

Capítulo 6

Discusión general: síntesis multiescala

Nuestra habilidad para comprender la estructura y composición de los bosques es clave para lograr una buena gestión, conservación y restauración ecológica de estos ecosistemas. Abordar el análisis de la estructura de las comunidades vegetales a diferentes escalas espaciales permite estudiar las respuestas de los sistemas a los principales factores que operan a través de varias escalas de organización biológica (Wiens 1989; Reed *et al.* 1993). En los capítulos de esta Tesis Doctoral se ha aplicado una aproximación de análisis jerárquico, *hierarchical modelling approach* (ver Willis y Whittaker 2002; Pearson y Dawson 2003), en la que se ha ido modificando la escala espacial de análisis (desde una escala regional, al paisaje, rodal y microhábitat), combinando datos de inventarios forestales, bases de datos cartográficos y resultados de trabajos experimentales. Esta metodología multiescala nos ha permitido identificar diversos factores determinantes de la distribución y estructura de las principales especies forestales del sur de la Península Ibérica, así como analizar sus patrones y procesos de regeneración a lo largo de gradientes ambientales (Fig. 6.1). A continuación, a modo de síntesis vamos a integrar los resultados obtenidos a estas diferentes escalas.

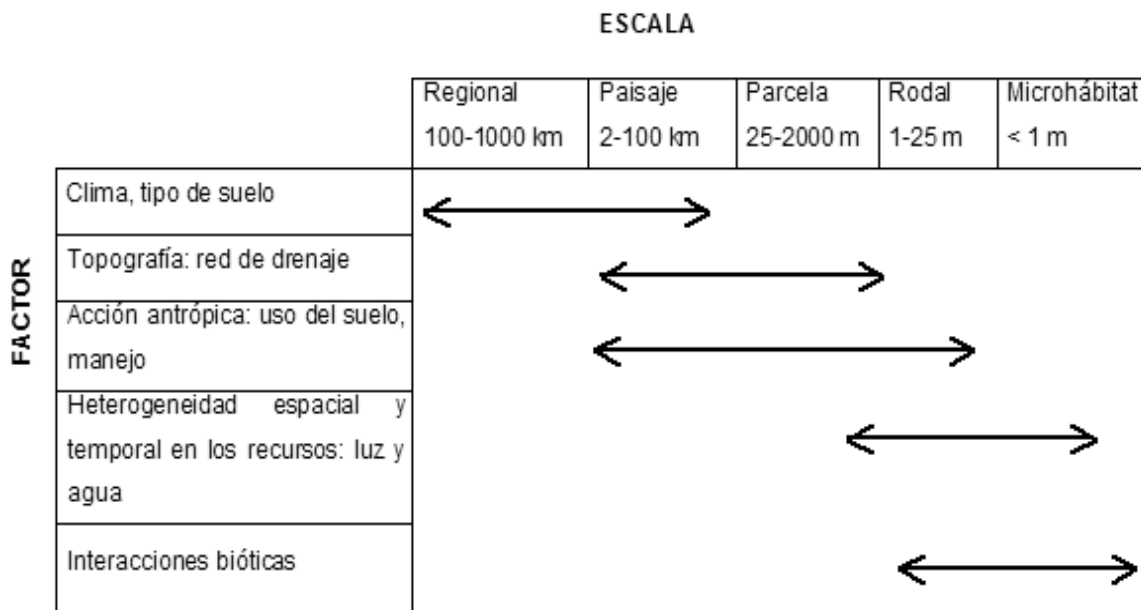


Figura 6.1 Esquema que ilustra cómo diferentes factores (abióticos, bióticos, antrópicos) operan a diferentes escalas espaciales como determinantes de la distribución y estructura de las especies arbóreas mediterráneas estudiadas. Modificado a partir de Willis y Whittaker (2002), Pearson y Dawson (2003).

Estructura de los bosques a lo largo de gradientes ambientales: influencia de los factores abióticos, las interacciones entre especies y la gestión forestal

La distribución de las especies vegetales a gran escala está determinada fundamentalmente por factores de tipo abiótico como el clima (Woodward 1987), pero la presencia de otras especies y sus interacciones pueden influir de forma importante en la abundancia y estructura de las comunidades arbóreas a lo largo de los gradientes ambientales (Callaway y Walker 1997). En el capítulo 2 se ha mostrado que las especies de pinos y robles del sur de la Península Ibérica presentan patrones de segregación a lo largo de gradientes fundamentalmente de tipo climático y edáfico a escala regional, confirmando las evidencias de estudios similares (Rouget *et al.* 2001; Thuiller *et al.* 2003; Purves *et al.* 2007). Los pinos aparecieron asociados al gradiente térmico, mientras que un gradiente de disponibilidad hídrica explicó fundamentalmente la distribución diferencial de los robles. El contenido en calcio del suelo fue un factor clave a la hora de diferenciar la distribución de algunas especies como el pino carrasco (*P. halepensis*), claramente asociado a suelos básicos, mientras que otras especies como el alcornoque (*Q. suber*) y el quejigo moruno (*Q. canariensis*) están asociadas a suelos ácidos.

Al explorar la estructura de los bosques a partir de los datos del Segundo Inventario Forestal Nacional, se detectó una preocupante falta de regeneración forestal, con una proporción de rodales sin regenerado que variaba entre un 20% y un 60% para las especies de *Quercus*, y entre un 40% y un 50% para las especies de *Pinus*. A lo largo de los gradientes ambientales principales se encontró que las curvas de abundancia entre los adultos y el regenerado diferían para algunas especies, lo que pone de manifiesto que los requerimientos ambientales pueden variar a lo largo del ciclo de vida de los individuos, dando lugar a cambios ontogenéticos en sus nichos (Cavender-Bares y Bazzaz 2000; Miriti 2006; Quero *et al.* 2007). Se observó que los pinos regeneraban tanto bajo su propio dosel como de forma importante en zonas forestales sin cobertura arbórea, reflejando su mayor tolerancia a niveles elevados de radiación (Gómez-Aparicio *et al.* 2006), y su capacidad de colonizar nuevos hábitats (Richardson 1998). En algunas especies de *Quercus*, concretamente en la encina (*Q. ilex*) y el quejigo (*Q. faginea*), se observó una mayor abundancia de regeneración en el extremo del gradiente con mayor limitación ambiental, es decir, en las zonas más frías y áridas, donde no se desarrollaban encinares ni quejigares (Fig. 6.2). En estas zonas, donde cabría esperar que las condiciones microclimáticas fueran más limitantes para el establecimiento de plántulas de *Quercus*, la regeneración de encina y de quejigo se daba bajo la copa de los pinares. La cobertura de los pinares probablemente alivia el estrés ambiental, reduciendo la intensidad de la radiación y el déficit de agua, lo que facilita el posterior establecimiento de las plántulas de *Quercus*, que necesitan cierto grado de sombra para establecerse (Espelta *et al.* 1995; Broncano *et al.* 1998). Estudios previos han descrito la capacidad de las especies de *Quercus* para establecerse bajo el dosel de los pinares (Galindo-Jaimes *et al.* 2002; Pausas *et al.* 2006), siendo la dispersión de bellotas por el arrendajo (*Garrulus glandarius*) uno de los posibles mecanismos descritos (Gómez 2003; Pons y Pausas 2007). También es posible que los patrones encontrados sean parcialmente resultado de las reforestaciones de pinos realizadas en hábitats donde previamente se desarrollaban encinares y quejigares (Pausas *et al.* 2004).

Los resultados sugieren que los pinares pueden estar ejerciendo un efecto de facilitación en el establecimiento de las especies de *Quercus*, con el resultado de la expansión de su distribución (o nicho realizado) hacia zonas con condiciones ambientales más extremas (Fig. 6.2). Esto apoya las evidencias empíricas encontradas en ecosistemas mediterráneos donde las interacciones netas positivas, es decir, de facilitación entre especies son más probables a medida que la severidad

ambiental aumenta (Maestre *et al.* 2003; Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Por tanto, la distribución y estructura de las masas forestales a escala regional aparecen controladas por la influencia conjunta de los limitantes climáticos y edáficos, así como por las interacciones entre especies.

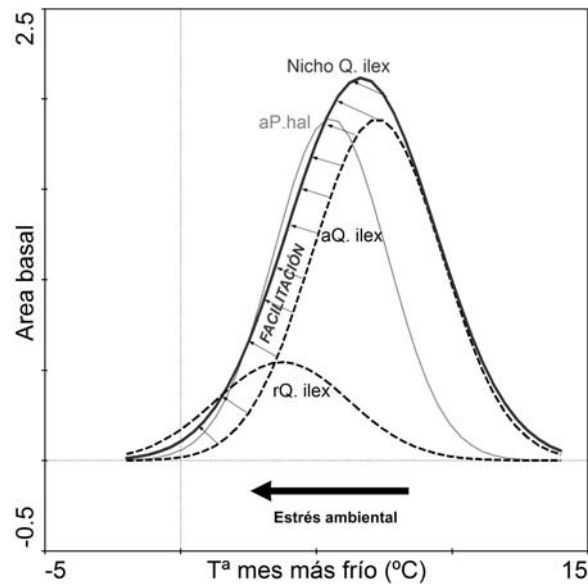


Figura 6.2 Abundancia (área basal, m²/ha) de la encina (*Quercus ilex*) a lo largo del gradiente de temperatura media del mes más frío (°C). La curva de regeneración de la encina (rQ.ilex) está desplazada hacia zonas más frías que la curva de abundancia de adultos (aQ.ilex). En este extremo del gradiente la encina regenera bajo el dosel de *Pinus halepensis* (aPhal) que probablemente alivia el estrés ambiental y facilita el establecimiento de las plántulas. Como resultado del efecto de facilitación, el nicho realizado total (regeneración + adultos) de la encina se expande hacia zonas con mayor limitación ambiental.

Otro factor crítico que ha configurado la estructura y composición de los bosques mediterráneos hasta épocas muy recientes es el impacto de las actividades humanas, tal y como se ha mostrado mediante el estudio y análisis de los cambios ocurridos durante el siglo XX en la composición de los bosques de alcornoque y quejigo moruno (capítulo 3). Los datos de inventarios históricos analizados, mostraron que en pocas décadas se recuperó la cobertura vegetal en los montes del área del Parque Natural Los Alcornocales, con un incremento espectacular de la densidad de alcornocales (ver Figs. 3.2, 3.3); a la vez que se constató un descenso de la precipitación media anual y un ligero aumento de la temperatura media durante el siglo XX. Estos cambios observados en un periodo de tiempo de tan sólo un siglo son atribuibles a la gestión forestal llevada a cabo a raíz de la ordenación de los montes alcornocales (Montoya 1986). La silvicultura favoreció claramente al alcornoque como principal recurso económico para la producción de corcho (estimulando el rebrote de cepa o raíz y mediante repoblaciones) a expensas del quejigo, del que se docu-

mentaron talas selectivas en diferentes épocas, pero que no fue completamente eliminado debido a los productos secundarios que proporcionaba (carbón, leña, montanera). Por tanto, la gestión forestal ha modificado la distribución de las especies de estudio fuera de los límites establecidos por los factores ambientales (*sensu* Thomson *et al.* 1996), expandiendo el nicho realizado del alcornoque a expensas del quejigo en las zonas más húmedas y más productivas (Fig. 6.3). Estos resultados apoyan las evidencias encontradas en estudios palinológicos de que los seres humanos han inducido fuertes cambios en la composición de los bosques de *Quercus* en la Cuenca Mediterránea, en particular favoreciendo a las especies esclerófilas (Blondel y Aronson 1995; Carrión *et al.* 2000; Reille 1977).

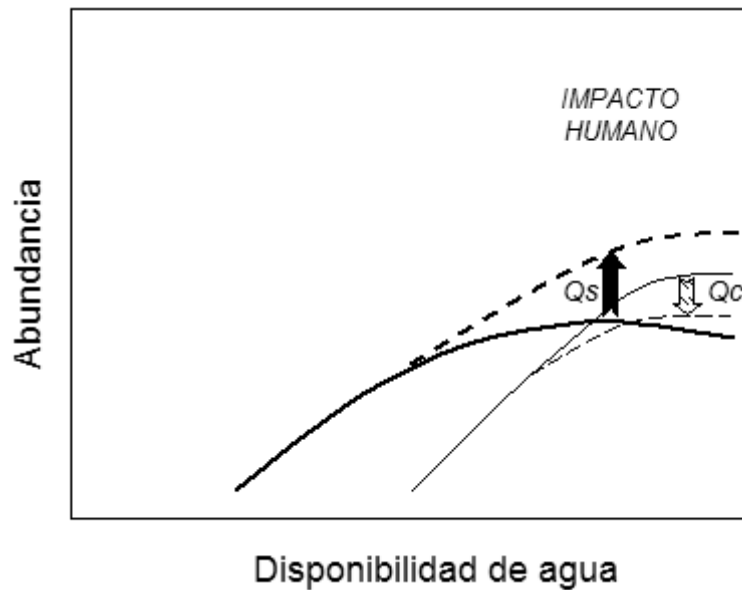


Figura 6.3 Diagrama que representa cómo la gestión forestal del último siglo ha modificado la distribución de las especies, favoreciendo al alcornoque (*Qs*) a expensas del quejigo moruno (*Qc*) en las zonas con mayor precipitación y por tanto más productivas. El tamaño y dirección de las flechas son proporcionales a la intensidad del impacto de la gestión en la abundancia de cada especie.

La huella del impacto humano se ve reflejada en la estructura actual de los bosques de alcornoque y quejigo. A escala regional se encontró que la abundancia media de las dos especies aumentaba a lo largo del gradiente de precipitación media anual, coexistiendo a partir de los 800 mm de precipitación (límite inferior para el quejigo), y con una abundancia siempre mayor de alcornoque para cualquier punto del gradiente (capítulo 3). No obstante, la estructura forestal mostró un patrón muy heterocedástico, es decir, con un incremento de la varianza, difícil de explicar sin tener en cuenta los factores de tipo local como la fisiografía del terreno o la propia historia del manejo del monte que operan a escalas espaciales menores, desde el paisaje al rodal (Fig. 6.1). Mediante el análisis realizado a escala de monte, se comprobó que el alcornoque y el quejigo mostraban una distribución diferencial en el paisaje determinada por la red de drenaje, con los quejigares claramente asociados a los hábitats más húmedos y probablemente más fértiles cercanos a los cursos

de agua (ver Fig. 3.5). En cambio, las masas de alcornoque dominaban en los rodales más alejados de los fondos de valle a mayor altitud y exposición, incluso en zonas con un mayor coste de accesibilidad, lo que pone de manifiesto que la actividad corchera se ha realizado extensamente a lo largo de toda la superficie del monte.

En los ecosistemas mediterráneos los gradientes asociados a la disponibilidad de agua son clave a la hora de explicar la distribución de las especies (Pigott y Pigott 1993; Zavala *et al.* 2000). Al comparar los rasgos entre especies esclerófilas y caducifolias, las caducifolias muestran una mayor área foliar específica (SLA, specific leaf area) y mayores tasas fotosintéticas, y por tanto un mayor crecimiento potencial que las especies esclerófilas (Reich *et al.* 1992; Antúnez *et al.* 2001; Villar *et al.* 2004). Como resultado, las caducifolias tienden a ser más abundantes en los hábitats productivos (con más nutrientes y disponibilidad de agua) por su mayor habilidad competitiva, mientras que las esclerófilas tienden a dominar en los hábitats más pobres y secos debido a su mayor eficiencia en el uso de nutrientes y mayor tolerancia a la sequía (Goldberg 1982; Aerts 1995; Corcuera *et al.* 2002). Específicamente para las especies de estudio se ha observado que bajo condiciones controladas en invernadero los tratamientos de adición de agua tuvieron efecto en parámetros fisiológicos de las especies caducifolias, con un incremento de la conductancia estomática y la tasa fotosintética de las plántulas de quejigo. Sin embargo, el efecto fue menor en las plántulas de alcornoque (ver Aranda *et al.* 2005; Pardos *et al.* 2005; Quero *et al.* 2006).

De forma similar, en el experimento de campo llevado a cabo en el capítulo 5, el aporte de agua en verano -simulando hábitats más húmedos- incrementó la supervivencia de las plántulas de quejigo, mientras que no afectó a las plántulas de alcornoque. Estos resultados sugieren que una mayor disponibilidad de agua beneficia de forma clara al quejigo. Además, Pérez-Ramos (2007) encontró valores más elevados de las tasas de asimilación neta (NARa) y de crecimiento relativo (RGRa) en condiciones limitantes de luz en las plántulas de quejigo, mientras que las plántulas de alcornoque en los sitios más sombríos obtuvieron valores negativos de asimilación neta y crecimiento relativo, indicando su menor tolerancia a la sombra. Por tanto, los diferentes rasgos morfológicos y fisiológicos del alcornoque y el quejigo pueden parcialmente explicar la distribución diferencial de las dos especies en el paisaje. Teniendo en cuenta el intenso manejo de estos bosques, parece probable que el alcornoque haya sido favorecido a lo largo de toda la superficie del monte y que los quejigares hayan sido relegados a los hábitats cercanos a los cursos de agua, más húmedos, fértiles y sombríos, donde esta especie encuentra las condiciones más favorables para su desarrollo.

Regeneración y dinámica de los bosques mixtos de alcornoque y quejigo: respuesta a la heterogeneidad a pequeña escala

La dinámica natural de los bosques mixtos de alcornoque y quejigo no se conoce con detalle y permanece incierta debido a la preocupante falta de regeneración que presentan las dos especies. El éxito de la regeneración depende del cumplimiento sucesivo de las diferentes etapas que constituyen el ciclo, de tal forma que si la probabilidad de supervivencia de una etapa a otra es próxima a cero el reclutamiento de nuevos individuos puede verse seriamente limitado o incluso colapsado (Jordano y Herrera 1995; Nakashizuka 2001). Mediante los experimentos de manipulación y siembra de semillas a lo largo de gradientes de disponibilidad de luz y de agua a pequeña escala (capítulos 4 y 5), se detectaron dos tipos de factores que limitan la regeneración natural del alcornoque y el quejigo en las fases críticas de transición entre semilla y plántula: bióticos (animales depredadores de bellotas) y abióticos (principalmente la variabilidad temporal y espacial del contenido de agua en el suelo).

En la primera fase del ciclo de regeneración estudiada se encontró que una vez que las bellotas caen al suelo por gravedad, experimentan unas tasas de remoción muy elevadas en un corto periodo de tiempo. La probabilidad de remoción tanto para las bellotas de alcornoque como para las de quejigo se incrementó a mayor cobertura vegetal, ya que la actividad de los consumidores (principalmente pequeños roedores) es mayor en las zonas de matorral (Hulme y Kunt 1999), y las bellotas más grandes fueron seleccionadas preferentemente por los ratones. Esto indica que existe un marcado patrón espacial, donde si asumimos que la mayor parte de las semillas removidas son posteriormente consumidas (Kikuzawa 1988), el reclutamiento de plántulas en las zonas con mayor cobertura vegetal se verá seriamente limitado (Acácio *et al.* 2007). Al comparar las diferencias entre especies, se comprobó que a pesar de la caída más tardía de las bellotas de alcornoque, éstas fueron removidas más rápidamente y en mayor proporción que las de quejigo en todos los casos estudiados, debido principalmente que tienen un mayor tamaño como promedio. Las diferencias entre las dos especies fueron más acusadas en años donde la producción de bellota, y por tanto la disponibilidad de recursos (bellotas) en el suelo, fue abundante. En estos casos, las tasas de remoción fueron menores para el quejigo, particularmente en las zonas con menor cobertura (abiertas), donde las bellotas de menor tamaño podrían sobrevivir y eventualmente germinar. No obstante, teniendo en cuenta que una pequeña proporción de las semillas removidas podrían no ser consumidas sino dispersadas por los roedores (Jensen y Nielsen 1986; Xiao *et al.* 2005), la regeneración del alcornoque podría verse parcialmente favorecida por dispersión secundaria debido a su preferencia respecto al quejigo.

En las siguientes fases del ciclo de regeneración, desde la germinación de bellotas hasta la supervivencia de plántulas, se detectó que las plántulas sufren a lo largo de un año un doble estrés causado por el agua: primero por exceso en la época de lluvias y posteriormente por déficit durante la sequía estival. Las abundantes lluvias que cayeron desde el otoño hasta la primavera y que caracterizan la particularidad del clima mediterráneo subhúmedo de estas sierras (ver Fig. 5.1), originaron situaciones de saturación de agua en el suelo, es decir, de encharcamiento, asociadas a las zonas sin vegetación con suelos arcillosos poco permeables; mientras que en los microhábitats con mayor cobertura vegetal, el contenido de agua en el suelo no fue tan elevado gracias a la interceptación de la lluvia por la vegetación. Es importante resaltar que, a pesar del exceso de agua que presentaron los microhábitats abiertos durante la época de lluvias, los valores de humedad del suelo alcanzados durante el período estival fueron tan bajos como en las zonas más sombrías.

El fenómeno del encharcamiento afectó negativamente a las especies de *Quercus*, disminuyendo la capacidad de germinar de las bellotas y la emergencia de las plántulas a medida que el contenido de agua en el suelo era mayor, probablemente debido a las condiciones de hipoxia que provocaba. Se constató además que en las zonas con mayor acumulación de agua en el suelo (abiertas), las plántulas emergieron más tarde, lo que redujo su posterior probabilidad de supervivencia durante el verano. El encharcamiento puede llegar a restringir las tasas de respiración y fotosíntesis, dificultando el desarrollo normal de la radícula y el tallo (Kozłowski 1984; Voesenek *et al.* 2006; Folzer *et al.* 2006). Un menor desarrollo del sistema radical puede suponer una desventaja, especialmente en ecosistemas mediterráneos, al disminuir la capacidad de la planta para absorber agua a mayor profundidad cuando ésta escasea (Nicotra *et al.* 2002). Los resultados indican que un mayor retraso en la emergencia acorta la ventana de tiempo de la época de crecimiento, e impide que las plántulas desarrollen su sistema radicular suficientemente para poder afrontar la sequía estival (Fig. 6.4). Por tanto, si persisten los eventos de precipitación en otoño e invierno pero el comienzo de la sequía se adelanta, no habrá una ventana de tiempo adecuada para que las especies desarrollen su sistema radicular y se intensificarán los problemas de regeneración forestal.

El efecto negativo de los eventos locales de encharcamiento del suelo en la regeneración forestal ha sido documentado en bosques templados sometidos a períodos intermitentes de inundación (Vincke y Delvaux 2005; Battaglia y Sharitz 2006), pero su importancia no había sido considerada hasta ahora en los ecosistemas mediterráneos. Si bien el clima de nuestra zona de estudio es particular debido a la marcada influencia oceánica, en zonas mediterráneas más continentales donde los eventos de lluvias repentinas e intensas son frecuentes, habría que explorar si este factor (el encharcamiento) puede estar limitando la regeneración de las especies arbóreas.

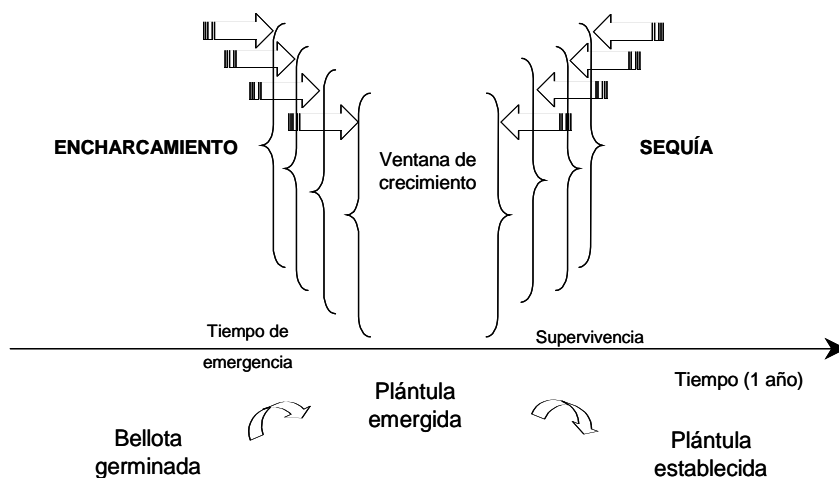


Figura 6.4 Efecto del doble estrés que causa el agua, por exceso (encharcamiento) y por déficit (sequía), en el establecimiento de plántulas de *Quercus* a lo largo de un año. Cuanto más se prolonguen en el tiempo los eventos de encharcamiento en el suelo durante la época de lluvias y más se adelante el comienzo de la sequía, menor será la ventana de tiempo que tendrán las plántulas para emerger y desarrollar un sistema radicular suficiente que les permita afrontar la sequía y sobrevivir tras el verano.

Siguiendo la metodología utilizada en los capítulos anteriores, se han explorado las diferencias entre el alcornoque y el quejigo en la probabilidad de establecimiento de plántulas a lo largo de los gradientes de luz y agua es decir, ajustando los modelos desde que las semillas fueron sembradas hasta el último censo después de un año. Se ha encontrado que la probabilidad de establecimiento de plántulas disminuye de forma exponencial a medida que la oscilación (diferencia entre el periodo húmedo y seco) del contenido de agua en el suelo es mayor (Fig. 6.5), pero no se aprecian diferencias claras entre las dos especies, que muestran una probabilidad de establecimiento similar a lo largo de todo el gradiente, aunque algo mayor para el alcornoque en el extremo más seco. Por tanto, aparentemente el alcornoque y el quejigo no difieren en su respuesta global al efecto del agua en el suelo, y muestran un patrón similar: el establecimiento de plántulas se ve seriamente limitado en las zonas que acumulan mayor cantidad de agua en el suelo en la época de lluvias y se secan en la época estival.

No obstante, tal y como se ha mostrado en el capítulo 5, al analizar la respuesta de las especies en cada fase por separado (germinación, emergencia y supervivencia), se ha encontrado que las especies difirieron en los picos de mortalidad entre fases. El quejigo experimentó unas tasas de germinación más bajas que el alcornoque a lo largo de todo el gradiente de agua en el suelo, que parecen intrínsecas a la especie ya que también se observaron en condiciones de laboratorio (Pérez-Ramos 2007). Sin embargo, su emergencia fue mayor y más temprana, lo que determinó su mayor supervivencia tras el verano, especialmente en aquellas plántulas que emergieron más temprano y recibieron un aporte extra de agua. Por el contrario, las bellotas de alcornoque mostraron una mayor capacidad de germinación que las de quejigo para cualquier nivel de contenido de agua en el suelo; pero su emergencia fue algo menor y más tardía, lo que provocó una mayor mortalidad de las plántulas durante el verano. El tamaño de semilla también jugó un papel importante en el establecimiento de plántulas, tal y como ha sido argumentado en otros estudios (p.ej., Bonfil 1998; Poorter y Rose 2005). Un mayor tamaño de semilla tuvo un efecto positivo en la germinación y emergencia del alcornoque, mientras que para el quejigo este efecto no fue tan determinante, e incluso fue negativo para su emergencia.

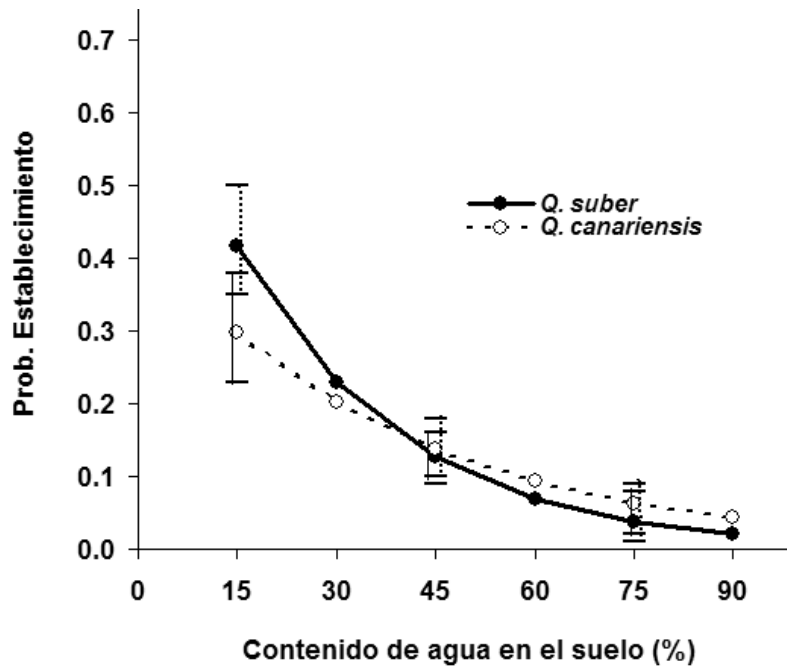


Figura 6.5 La probabilidad de establecimiento de las plántulas de alcornoque y de quejigo disminuye exponencialmente a lo largo del gradiente de oscilación de agua en el suelo (calculado como la diferencia entre el contenido de agua en la época de lluvias y en la época seca). El establecimiento de plántulas es prácticamente nulo en las zonas que experimentan mayor oscilación (encharcamiento-sequía). Las dos especies muestran una respuesta similar, aunque la probabilidad de establecimiento del alcornoque es algo mayor que la del quejigo en el extremo más seco del gradiente.

Teniendo en cuenta las diferencias interespecíficas encontradas entre las fases de establecimiento de plántulas, así como la fenología de las especies, cabría encontrar patrones diferenciales de reclutamiento entre el alcornoque y el quejigo en función de la variación interanual de las precipitaciones, que podrían favorecer la coexistencia de las dos especies. A pesar de que es necesario tener cautela a la hora de extrapolar los resultados de un experimento de un año, el amplio gradiente de agua en el suelo capturado nos permite lanzar algunas hipótesis sobre lo que ocurriría en la dinámica de la regeneración de las dos especies bajo diferentes escenarios. Durante inviernos no muy lluviosos, sin encharcamiento, el alcornoque se beneficiaría respecto al quejigo por sus mayores tasas de germinación y emergencia bajo condiciones de suelo húmedo pero bien drenado. Sin embargo, ante lluvias intensas de otoño e invierno, el alcornoque experimentaría un mayor retraso en su emergencia (por su caída de la bellota más tardía y su menor tolerancia al encharcamiento) que resultaría en un menor reclutamiento de esta especie. Por otra parte, las lluvias tardías de primavera y en especial las esporádicas de verano parecen favorecer al quejigo. De forma global, una reducción general en las precipitaciones y el aumento de la temperatura, como está previsto en el actual proceso de cambio climático, perjudicará a las dos especies.

Modelo integrado de regeneración

Al comparar todas las etapas del ciclo de regeneración estudiadas, parece existir un conflicto entre las fases demográficas (*sensu* Schupp 1995), donde los microhábitats con menor riesgo de depredación para las semillas son los menos favorables para el subsiguiente establecimiento de plántulas y viceversa. De esta forma, la probabilidad de las bellotas de escapar de los depredadores es mayor en las zonas abiertas, pero es precisamente en estas zonas donde las condiciones para el establecimiento de plántulas son menos favorables debido al efecto de los episodios de encharcamiento y sequía en el suelo. Asimismo, la influencia del tamaño de la bellota en cada fase es opuesta, es decir, las bellotas más pequeñas tienen mayor probabilidad de sobrevivir a la acción de los depredadores, pero a su vez son las que menor probabilidad de germinación y emergencia presentan (ver Gómez 2004).

Dados estos resultados, cabe preguntarse qué ocurre de forma global en ambas especies si integramos todas las fases del ciclo estudiadas, desde que las bellotas caen al suelo y sobreviven a la acción de los depredadores hasta el establecimiento de plántulas de un año. Es decir, ¿difieren el alcornoque y el quejigo en la probabilidad de reclutamiento acumulada en función de los dos factores principales encontrados, la cobertura vegetal y el tamaño de semilla? Para comprobarlo, se han expresado las ecuaciones de cada fase del ciclo en función del peso de la semilla y el índice de área foliar (LAI). Para el modelo de remoción de bellotas se ha tomado la ecuación del año en que la producción de bellotas fue escasa, por la que es razonable asumir que todas las bellotas removidas fueron posteriormente consumidas, y por tanto no sobrevivirán a la siguiente fase. En las fases de germinación, emergencia y supervivencia de plántulas se han tomado los modelos que incluían el contenido de agua en el suelo y el tamaño de la semilla. Posteriormente, en estas ecuaciones el contenido de agua en el suelo (SVWC) ha sustituido por la expresión que lo relaciona con el gradiente de luz, donde $LAI = 65,05 - 10,10 \times SVWC$.

El resultado de multiplicar las probabilidades de transición entre las fases a lo largo de los gradientes de luz y peso de la bellota se muestran en la Figura 6.6. La combinación de zonas con poca cobertura vegetal y las plántulas de bellotas de menor tamaño parece la más favorable para el reclutamiento efectivo de plántulas de las dos especies. Prácticamente a lo largo de todo el gradiente de cobertura vegetal el alcornoque presenta una probabilidad de reclutamiento nula para

cualquier tamaño de bellota; tan solo en las zonas abiertas las plántulas de bellotas de menor tamaño podrían llegar a establecerse con una probabilidad media de 0,02. El quejigo muestra una probabilidad de reclutamiento mayor (~ 0,05) que el alcornoque en estas zonas.

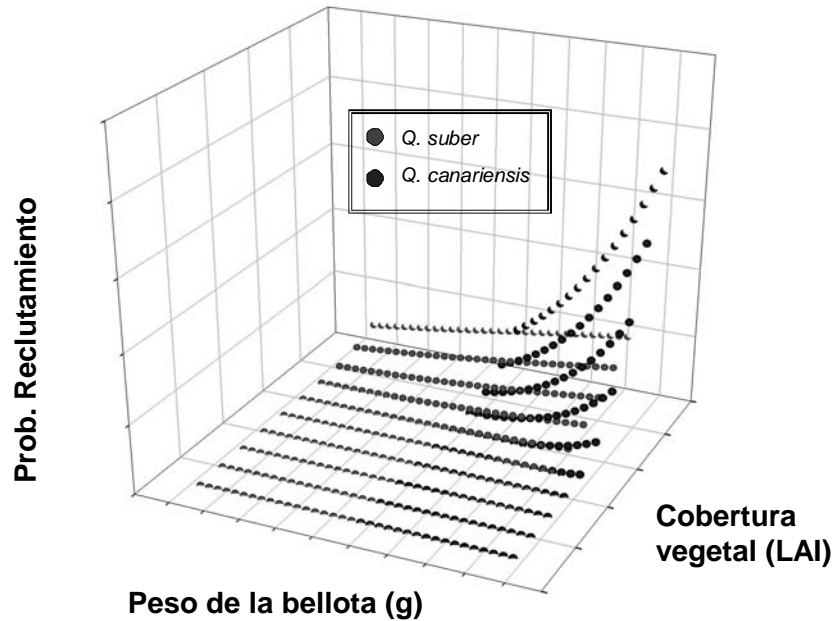


Figura 6.6 Probabilidad de reclutamiento acumulada para el alcornoque y el quejigo, calculada como el producto de las probabilidades de supervivencia de las fases de depredación y establecimiento de plántulas en función del gradiente de cobertura vegetal y el peso de la bellota. El reclutamiento de las dos especies es prácticamente nulo en las zonas con mayor cobertura vegetal. Tan sólo en las zonas más abiertas una pequeña proporción de plántulas con semillas más pequeñas lograrían sobrevivir, siendo la probabilidad media para el quejigo mayor que para el alcornoque.

En conclusión, teniendo en cuenta que la limitación del reclutamiento y la falta de regeneración es mayor para el alcornoque (Montero 1987; Cueto 2000; Ajbilou *et al.* 2006), que la producción de corcho está disminuyendo debido al envejecimiento de las masas de alcornocal (Torres *et al.* 1994; Torres 1995), y que la presión sobre el quejigo ha cesado en las últimas décadas gracias a las recientes políticas de conservación y gestión forestal que lo protegen como especie de Interés Especial (Ley de la Flora y la Fauna silvestres, BOJA 12/11/2003; Anónimo 2004), cabe esperar una tendencia a la recuperación de los quejigares localmente en aquellas zonas más húmedas donde esta especie ha sido desplazada por la acción humana.

Perspectivas de investigación: escalando los patrones de regeneración a la estructura forestal en el paisaje

Las predicciones de cambio en la estructura de las masas mixtas y la toma de decisiones a la hora de elaborar los planes de restauración forestal no pueden basarse únicamente en la extrapolación de los patrones vegetación-ambiente que observamos en la actualidad, ya que estos bosques han sido sometidos a una fuerte transformación antrópica. Investigar cómo interaccionan la fenología de las especies, la producción de semillas, la abundancia de depredadores, la estructura del hábitat y la variabilidad en las precipitaciones parecen clave para comprender los patrones de regeneración de los bosques de alcornoque y quejigo y dilucidar parcialmente la dinámica de estos bosques.

Las futuras líneas de investigación que darán continuidad a los resultados obtenidos en esta Tesis Doctoral, van a centrarse en el desarrollo de modelos dinámicos de la regeneración del alcornoque y del quejigo a partir de las funciones de respuesta de las dos especies a la heterogeneidad ambiental a pequeña escala obtenidas de la parametrización de los datos experimentales presentados en los capítulos 4 y 5. En concreto, el objetivo será concatenar las diferentes fases del ciclo de regeneración de las dos especies e incluir la variabilidad interanual en la producción de frutos y la dispersión, para simular el reclutamiento de nuevos individuos en el paisaje bajo diferentes escenarios de duración e intensidad de las precipitaciones. Estos modelos podrán ayudar a resolver las incertidumbres que existen en cuanto a la regeneración y dinámica de los bosques mixtos de alcornoque y quejigo ante los posibles efectos del cambio climático y se pretende que sirvan como herramientas de decisión en los programas de restauración forestal.

Bibliografía

- Acácio, V., Holmgren, M., Jansen, P.A. y Schrotter, O. (2007) Multiple recruitment limitation causes arrested succession in Mediterranean cork oak systems. *Ecosystems* 10: 1220-1230.
- Aerts, R. (1995) The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 402-407.
- Ajbilou, R., Marañón, T. y Arroyo, J. (2006) Ecological and biogeographical analyses of Mediterranean forests of northern Morocco. *Acta Oecologica* 29: 104-113.
- Anónimo (2004) Plan de Ordenación de los Recursos Naturales (PORN) y Plan Rector de Uso y Gestión (PRUG) del Parque Natural Los Alcornocales. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla, Spain.
- Antúnez, I., Retamosa, E.C. y Villar, R. (2001) Relative growth rate in phylogenetically related deciduous and evergreen woody species. *Oecologia* 128: 172-180.
- Aranda, I., Castro, L., Pardos, M., Gil, L. y Pardos, J.A. (2005). Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* 210:117-129.
- Battaglia, L.L. y Sharitz, R.R. (2006) Responses of floodplain forest species to spatially condensed gradients: a test of the flood-shade tolerance trade-off hypothesis. *Oecologia* 147: 108-118.
- Blondel, J. y Aronson, J. (1995) Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants. En: Davis, G.W. y Richardson, D.M. (eds.). *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania, pags. 43-119.
- Bonfil, C. (1998) The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany* 85: 79-87.
- Broncano, M.J., Riba, M. y Retana, J. (1998) Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multi-factor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.

- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro, C. y Munueras, M. (2000) Past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6: 29-44.
- Cavender-Bares, J. y Bazzaz, F.A. (2000) Changes in drought response strategies with ontogeny in *Quercus rubra*: implications for scaling from seedlings to mature trees. *Oecologia* 124: 8-18.
- Corcuera, L., Camarero, J.J., Gíl-Pelegrín, E. (2002) Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure-volume curves. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 465-472.
- Cueto, M. (2000). Análisis del Inventario Forestal Nacional en la provincia de Cádiz: consideraciones para el Parque Natural de Los Alcornocales y para el Campo de Gibraltar. *Almoraima* 23: 115-122.
- Espelta, J.M., Riba, M. y Retana, J. (1995) Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forest influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 465-472.
- Folzer, H. Dat, J.F., Capelli, N., Rieffel, D. y Badot, P.M. (2006) Response of sessile oak seedlings (*Quercus petraea*) to flooding: an integrated study. *Tree Physiology* 26: 759-766.
- Galindo-Jaimes, L., González-Espinosa, M., Quintana-Ascencio, P. y García-Barríos, L. (2002) Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. in the highlands of Chiapas, México. *Plant Ecology* 162: 259-272.
- Goldberg, D. E. (1982) The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, Mexico, and a general model. *Ecology* 63: 942-951.
- Gómez, J.M. (2003) Spatial patterns in long-distance of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez, J.M. (2004) Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* 58: 71-80.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. y Baraza, E. (2004) Applying plant positive interactions to reforestation in Mediterranean mountains: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., Valladares, F. y Zamora, R. (2006) Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology* 26: 947-958.
- Hulme, P.E. y Kunt, M.K. (1999) Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology* 68: 417-428.
- Jensen, T.S. y Nielsen, O.F. (1986) Rodents as seed dispersers in a heath-oak wood succession. *Oecologia* 70: 214-221.
- Jordano, P. y Herrera, C.M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- Kikuzawa, K. (1988) Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broadleaved deciduous forest. 2. Scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management* 25: 9-16.
- Kozłowski, T.T. (1984) Responses of woody plants to flooding. En: Kozłowski, T.T. (ed.). *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, EEUU, pages. 129-163.
- Maestre, F.T., Bautista, S. y Cortina, J. (2003) Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Miriti, M. (2006) Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94: 973-979.
- Montero, G. (1987) Producción y regeneración de los alcornocales. *Montes* 15: 37-45.
- Montoya, J.M. (1986) Ecología, silvopascicultura y ordenación de alcornocales. Una síntesis práctica. Bol. Est. Cen. Ecología. ICONA, Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Nakashizuka, T. (2001) Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 205-210.
- Nicotra, A.B., Babicka, N. y Westoby (2002) Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130: 136-145.
- Pardos, M., Jiménez, M.D., Aranda, I., Puértolas, J. y Pardos, J.A. (2005) Water relations of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings in response to shading and moderate drought. *Annals of Forest Science* 62: 377-384.
- Pausas, J.G., Bladé, C., Valdecantos, A., Seva, J.P., Fuentes, D., Alloza, J.A., Vilagrosa, A., Bautista, S., Cortina, J. y Vallejo, R. (2004) Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes in Spain: New perspectives for an old practice - a review. *Plant Ecology* 171: 209-220.

- Pausas, J.G., Ribeiro, E., Dias, S.G., Pons, J. y Beseler, C. (2006) Regeneration of a marginal Cork oak (*Quercus suber*) forest in the eastern Iberian Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 17: 729-738.
- Pearson, R.G. y Dawson, T. P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimatic envelop models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.
- Pérez-Ramos, I.M. (2007) Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla.
- Pigott, C.D. y Pigott, S. (1993) Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology* 81: 557-566.
- Pons, J. y Pausas, J.G. (2007). Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153: 903-911.
- Poorter, L. y Rose, S.A. (2005) Light-dependent changes in the relationship between seed mass and seedling traits: a meta-analysis for rain forest tree species. *Oecologia* 142: 378-387.
- Purves, D.W., Zavala, M.A., Ogle, K., Prieto, F. y Rey Benayas, J.M. (2007) Environmental heterogeneity, bird-mediated directed dispersal, and oak woodland dynamics in Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77: 77-97.
- Quero, J.L., Villar, R., Marañón, T. y Zamora, R. (2006) Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* 170: 819-834
- Quero, J.L., Gómez-Aparicio, L., Zamora, R. y Maestre, F.T. (2007) Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: using an ecological concept for application. *Basic and Applied Ecology*, en prensa.
- Reed, R.A., Peet, R.K., Palmer M.W. y White, P.S. (1993) Scale-dependence of vegetation-environment correlation: a case study of a North Carolina piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4: 329-340.
- Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- Reille, M. (1977) Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). Xe Congrès INQUA, Birmingham 1977. Supplement au Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire 1: 53-76.
- Richardson, D.M. (ed.) (1998). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Rouget, M., Richardson, D.M., Lavorel, S., Vayreda, J., Gracia, C. y Milton, S.J. (2001) Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *Journal of Vegetation Science* 12: 491-502.
- Schupp, E.W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Thomson, J.D., Weiblen, G., Thomson, B.A., Alfaro, S. y Legendre, P. (1996) Untangling multiple factors in spatial distributions: lilies, gophers, and rocks. *Ecology* 77: 1698-1715.
- Thuiller, W., Vayreda, J., Pino, J., Sabate, S., Lavorel, S. y Gracia, C. (2003) Large-scale environmental correlates of forest tree distributions in Catalonia (NE Spain). *Global Ecology & Biogeography* 12: 313-325.
- Torres, E., Montero, G., Ortiga, C. y Cañellas, I. (1994) Aspectos selvícolas, económicos y sociales del alcornoque. *Agricultura y sociedad* 73:137-194.
- Torres, E. (1995) Estudio de los principales problemas silvícolas de los alcornocales del macizo del Aljibe (Cádiz y Málaga). Tesis Doctoral, ETSIM, Madrid.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J.L., Poorter, H., Valladares, F. y Marañón, T. (2004) Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (Ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid, pags. 191-227.
- Vincke, C. y Delvaux, B. (2005) Porosity and available water of temporarily waterlogged soils in a *Quercus robur* (L.) declining stand. *Plant and Soil* 271: 189-203
- Voesenek, L.A.C.J., Colmer, T.D., Pierik, R., Millenaar, F.F. y Peeters, A.J.M. (2006) How plants cope with complete submergence. *New Phytologist* 170: 213-226.
- Wiens, J.A. (1989) Scale in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Willis, K. J. y Whittaker, R. J. (2002) Species diversity - scale matters. *Science* 295: 1245-1248.
- Woodward, F.I. (1987) *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Xiao, Z.S., Zhang, Z.B., Wang, Y.S. (2005) Effect of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica* 28: 221-229.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. y Retana, J. (2000) Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. *Botanical Review* 66: 119-149.