

## Resumen

Esta Tesis Doctoral se centra en el estudio de la dinámica y estructura de los bosques de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo moruno (*Q. canariensis*) del Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz, Málaga), con especial énfasis en los procesos de regeneración forestal. Los objetivos principales fueron: i) identificar qué factores históricos y ambientales han determinado la estructura actual de los bosques, y ii) analizar los patrones diferenciales de regeneración del alcornoque y el quejigo a lo largo de gradientes de heterogeneidad ambiental a pequeña escala. Se combinaron datos de inventarios forestales e información cartográfica, trabajo de campo y modelización.

En primer lugar, se abordó un estudio a escala regional para analizar la distribución de cinco especies de *Quercus* y de *Pinus* y su regeneración a lo largo de gradientes climáticos, edáficos y topográficos en Andalucía, a partir de los datos del 2º Inventario Forestal Nacional. Posteriormente, los análisis se centraron en los bosques mixtos de alcornoque y quejigo. Mediante el análisis de inventarios forestales históricos se estudiaron los cambios ocurridos en la composición de estos bosques a lo largo del siglo XX y se analizó la estructura actual de las masas mixtas a lo largo de gradientes ambientales y de manejo a varias escalas espaciales. En la segunda parte de la Tesis, se realizaron experimentos de campo y se construyeron modelos de la probabilidad de supervivencia del alcornoque y el quejigo en varias fases de su ciclo de regeneración, desde que las bellotas son dispersadas hasta el establecimiento de plántulas de un año. Se estudió el efecto de factores como el tamaño de la bellota, la compactación del suelo, el contenido de agua en el suelo y la cobertura vegetal (luz) en el éxito de transición entre las fases demográficas.

Los resultados de la Tesis muestran que a escala regional, las especies de *Quercus* aparecen principalmente asociadas a un gradiente hídrico y las especies de *Pinus* a un gradiente térmico. La regeneración de los pinos es más abundante en las zonas sin cobertura arbórea, mientras que los robles regeneran bajo el dosel arbóreo. Los patrones encontrados para *Q. ilex* y *Q. faginea* sugieren que su distribución alcanza las zonas más áridas y frías gracias al efecto del dosel de los pinares, que facilita el establecimiento de las plántulas de *Quercus*. En los bosques mixtos de alcornoque y quejigo la gestión forestal del último siglo ha determinado fuertemente su composición y estructura. En tan sólo un siglo la silvicultura ha favorecido al alcornoque para la producción de corcho, en detrimento del quejigo y otras especies, especialmente en las zonas con mayor régimen de precipitaciones. Actualmente, los quejigares están claramente asociados a los hábitats más húmedos cercanos a los cursos de agua, mientras que las masas de alcornocal dominan a medida que aumenta la distancia a los fondos de valle, incluso en las zonas con mayor coste de accesibilidad para la extracción de corcho. Dado que la presión sobre el quejigo ha cesado en las últimas décadas y que las actuales políticas de conservación y gestión forestal lo protegen, cabría esperar una tendencia a la recuperación de los quejigares localmente en aquellas zonas donde esta especie ha sido desplazada por la acción humana.

La regeneración natural de los bosques de alcornoque y quejigo es escasa y parece estar limitada tanto por factores bióticos como abióticos. Una vez que las bellotas caen al suelo por gravedad, experimentan unas tasas de remoción muy elevadas por la acción de los pequeños roedores, sobre todo en los años en que la producción de frutos es escasa. La probabilidad de remoción de bellotas se incrementó con la cobertura vegetal y las bellotas más grandes fueron seleccionadas preferentemente por los ratones. A pesar de la caída más tardía de las bellotas de alcornoque, éstas fueron removidas en mayor proporción que las de quejigo, posiblemente debido a su mayor tamaño promedio. Durante las fases demográficas siguientes, las fuertes lluvias de otoño-invierno causaron episodios de encharcamiento del suelo, asociados a los microhábitats con poca cobertura vegetal, que resultaron en una disminución de la probabilidad de germinación y emergencia de plántulas. Asimismo, el encharcamiento provocó un retraso en la emergencia de las plántulas, lo cual redujo su posterior probabilidad de supervivencia durante la sequía estival.

Se encontró un conflicto entre las fases demográficas estudiadas, donde los microhábitats con menor riesgo de depredación para las semillas (abiertos) fueron los menos favorables para el establecimiento de las plántulas. La influencia del tamaño de la bellota en cada fase fue opuesta; mientras las bellotas más pequeñas mostraron mayor probabilidad de sobrevivir a la acción de los depredadores, a su vez fueron las que menor probabilidad de germinación y emergencia presentaron.

Los resultados sugieren que la variabilidad interanual de las precipitaciones puede favorecer la coexistencia del alcornoque y el quejigo. 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 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, agudizará el problema de regeneración en estos bosques.

**Palabras clave:** bosque mediterráneo, establecimiento de plántulas, Estrecho de Gibraltar, gestión forestal, gradientes ambientales, heterogeneidad, máxima verosimilitud, supervivencia, tamaño de semilla, tiempo de emergencia.

## Abstract

This Thesis addresses the study of the structure, dynamics and regeneration of *Q. suber* (cork oak)- *Q. canariensis* (Algerian oak) forests, located in Southern Spain (Los Alcornocales Natural Park, Cádiz-Málaga). The main objectives were: i) to identify the historical and environmental factors that have shaped forest composition and structure; and ii) to analyse differential regeneration patterns of both oak species along gradients of resource heterogeneity. The analyses were approached at several scales combining forest inventory data, cartographic information, field work and modelling techniques.

As an introductory study we first analysed the distribution and regeneration of five *Quercus* and five *Pinus* species along climatic, edaphic and topographic gradients at regional scale (Andalusia), based on the Spanish Second Forest Inventory data (chapter 2). The following analyses were focused on the mixed *Q. suber*- *Q. canariensis* forests. First, we quantified forest composition changes during the 20th century from a series of historical forest inventories, and studied current forest structure along management and environmental gradients at various spatial scales (chapter 3). Second, seed sowing experiments were carried out along natural gradients of resource availability (light and water) in order to study inter-specific differences in the early stages of the regeneration cycle of *Q. suber* and *Q. canariensis*. Models of acorn survival to removal by animals (chapter 3) and models of seedling establishment (chapter 4) were parameterised as function of vegetation cover (light), soil water content, soil compaction and seed size.

Results showed that at regional scale *Quercus* species segregated along a gradient of water availability, whereas pines were associated with a gradient of temperature. Pine's regeneration was more abundant in forest areas without tree cover, while for *Quercus* species' regeneration occurred primarily under forest canopy. The distribution patterns found for *Q. ilex* and *Q. faginea* suggest that both oak species reach the coldest and driest areas thanks to the facilitation effect of pine canopy on oak seedling establishment.

Last-century forest management has shaped *Q. suber*- *Q. canariensis* forest structure and composition severely. A sharp increase in the density of *Q. suber* trees was found. This species was clearly favoured for cork production at the expense of *Q. canariensis*, particularly in more rainy areas, providing further evidence for humans as major drivers of oak forest composition across the Mediterranean. The impact of management is imprinted on the present-day forest structure; *Q. suber* dominates in most of the stands, whereas *Q. canariensis* is associated with moister habitats near streams. Given that *Q. canariensis* stands are currently protected as forest habitat, it would be reasonable to predict an upward trend locally, in those areas where forest management has modified forest composition.

*Q. suber* and *Q. canariensis* regeneration is scarce and seems to be limited by both biotic and abiotic factors. Once seeds reach the ground, a high proportion is removed by mice. The probability of seed removal increased with plant cover for the two oak species. Inter-specific differences in acorn removal were higher in open areas and disappeared in closed microhabitats, especially during a non-mast year. Despite later seed-drop, *Q. suber* acorns were removed at a higher proportion probably due to their larger seed size on average. In the next regeneration stages, autumn-winter heavy rains caused over-abundant soil water levels, associated with the more open habitats. Soil waterlogging reduced germination and emergence and lengthened time to emergence, which in turn decreased seedling survival during the dry season. Species mortality peaks occurred in different life stages.

There seems to be a conflict between demographic stages; microhabitats with a low removal risk for seeds (open) may exhibit less favourable conditions for subsequent seedling recruitment, and vice versa. Similarly, seed size effect in each stage was opposite; while smaller seeds showed higher probability to survive predation, seedlings from smaller seeds had overall decreased probabilities of germination and emergence.

Results suggest that between-year variation in precipitation could favour *Q. suber* and *Q. canariensis* species coexistence. We speculate that under not such rainy winters (without waterlogging) *Q. suber* would benefit, since it showed higher germination and emergence rates in humid but well drained soils. Conversely, *Q. suber* would be negatively affected by heavy rains due to its greater delay in emergence, which would result in a lower recruitment for this species. On the other hand, late spring rains and particularly sporadic summer rains seems to favour *Q. canariensis*. As a whole, the decrease of precipitations and increase of temperature predicted for the climate change process, will negatively affect both oak species regeneration.

**Key words:** emergence time, environmental gradients, heterogeneity, human impact, maximum likelihood, Mediterranean forest, seed size, seedling establishment, Strait of Gibraltar, survival.