

UNIVERSIDAD DE GRANADA  
FACULTAD DE CIENCIAS



Departamento de Biología Animal y Ecología

---

Dinámica de la regeneración de los pinares autóctonos  
de Pino silvestre (*Pinus sylvestris* L. var. *nevadensis*  
Christ) de Sierra Nevada y Sierra de Baza

---

Jorge Castro Gutiérrez

TESIS DOCTORAL

GRANADA, 1999



*A Rafael Castro y Mercedes Gutiérrez; a Julio, Rafa y Trini.*



## **AGRADECIMIENTOS**

Es muy larga la lista de personas e instituciones que, directa o indirectamente, han contribuido al desarrollo de este trabajo. En primer lugar, los directores de investigación, Regino Zamora, Jose Antonio Hódar y Jose María Gómez, han sido pieza clave en todas las tareas llevadas a cabo en relación con esta memoria, aportando su apoyo, conocimiento y esfuerzo tanto en las labores de campo como en el laboratorio o ante el ordenador. El trabajo aquí presentado no habría sido posible sin el concurso de estas personas, por lo que esta memoria ha sido en todo momento un trabajo en equipo.

Daniel García ha mostrado igualmente su apoyo incondicional, participando activamente en parte del trabajo y ayudando en todas las tareas que lo requiriesen. Lorena Gómez llegó a tiempo para ser inmediatamente persuadida y transportada al campo.

La Delegación de Granada de la Consejería de Medio Ambiente y las direcciones del Parque Nacional y Natural de Sierra Nevada y Parque Natural de Sierra de Baza facilitaron el muestreo en áreas protegidas, así como diversos trabajos llevados a cabo por su personal. En este sentido ha sido crucial el apoyo prestado por Javier Sánchez, Juan Montes y Jose María Irurita (directores de los respectivos Parques), así como la ayuda de los guardas Pablo, Angel y Manolo, de los viveristas Joaquín y Angel y del resto del personal técnico. La empresa TRAGSA realizó la reforestación en la Loma de los Panaderos, y puso a nuestra disposición todo lo necesario para la realización del experimento.

Manuel Martín ayudó a la preparación de las interminables exclusiones de tela metálica. Luis García del Moral facilitó el uso del planímetro para la medida del área foliar, y Rafael Morales escuchó pacientemente algunas de mis dudas con la estadística. Ana Teresa Romero, tutora de doctorado, solventó con rapidez todos los trámites burocráticos relacionados con la tesis y los cursos de doctorado, y Ana Belén Robles facilitó los medios para consultar bibliografía en la Estación Experimental del Zaidín.

Un sentido agradecimiento dedico a multitud de amigos y familiares que, al primer descuido, eran por mí armados de libreta y papel para que apuntasen los datos, a veces para cosas peores. Juan Carlos Blasco y José Antonio Garrido me han acompañado al campo en diversas ocasiones, y alguna vez hemos pasado noches de



tertulia en torno a una hoguera. Julio, Inma, y mi padre, que me miraba de reojo mientras enterrábamos semillitas -- previamente pesadas y etiquetadas-- a exactamente 1 cm de profundidad, han sido también presa de mi delirio. Marga, finalmente, se ha llevado la palma, y mis cuadernos de campo están repletos de su letra en muestreos hechos hasta en las más prohibidas fechas (domingos y fiestas de guardar, aniversarios y horas de siesta).

Felipe Pascual, Director del Departamento de Biología Animal y Ecología, ha puesto siempre todos los medios a su alcance para este trabajo y para los trámites burocráticos requeridos.

Durante la realización de esta memoria he contado con becas del Ministerio de Educación y Ciencia (PFPI, Becas para Estancias Breves) así como con la financiación de los proyectos CICYT AMB95-0479, AGF98-0984 y de los Fondos para los Grupos de Investigación de la Junta de Andalucía, concedidos a Regino Zamora.

A todos ellos, y al que seguro se me ha olvidado, mis más sinceros agradecimientos.

Jorge Castro

22 de Diciembre de 1999



## INDICE

<b>Capítulo 1.- Especie y áreas de estudio. Justificación de esta memoria de doctorado</b>	1
1.1.- El pino silvestre	1
1.2.- Historia natural del pino silvestre en Andalucía	3
1.3.- Problemática del pino silvestre en Andalucía	8
1.4.- Planteamiento de esta memoria de doctorado	10
1.5.- Areas de estudio	14
1.5.1.- Localidades de estudio en Sierra Nevada	14
1.5.2.- Localidades de estudio en Sierra de Baza	16
1.6.- Notas previas sobre análisis estadísticos	18
<b>Capítulo 2.- Dispersión de semillas y predación pre y post-dispersiva</b>	19
2.1.- Introducción	19
2.2.- Material y métodos	21
2.2.1.- Producción inicial de semillas	21
2.2.2.- Predación predispersiva	21
2.2.3.- Lluvia de semillas	22
2.2.4.- Predación postdispersiva	23
2.2.5.- Muestreo observacional de abundancia de semillas tras la predación	24
2.2.6.- Análisis de datos	25
2.3.- Resultados	25
2.3.1.- Producción inicial de semillas	25
2.3.2.- Predación predispersiva	26
2.3.3.- Lluvia de semillas	26
2.3.4.- Predación postdispersiva	27
2.3.5.- Muestreo observacional de abundancia de semillas tras la predación	29
2.4.- Discusión	30
<b>Capítulo 3.- Efecto del peso de las semillas en el desarrollo de las plántulas</b>	34
3.1.- Introducción	34
3.2.- Material y métodos	36
3.2.1.- Diseño experimental	36
3.2.2.- Análisis de datos	37
3.3.- Resultados	39
3.3.1.- Variación en el peso de semilla y germinación en cámara de cultivo	39
3.3.2.- Emergencia y supervivencia de plántulas	40
3.3.3.- Crecimiento inicial (75 días tras la siembra)	42
3.3.4.- Crecimiento tras un año	43
3.4.- Discusión	44
<b>Capítulo 4.- Germinación de semillas y emergencia de las plántulas</b>	48
4.1.- Introducción	48
4.2.- Material y métodos	51
4.2.1.- Germinación de semillas	51
4.2.1.1.- Efecto del microhábitat	51
4.2.1.2.- Efecto del sustrato	53
4.2.1.3.- Efecto de la luz	54



4.2.2.- Emergencia de las plántulas	54
4.2.2.1.- Efecto del microhábitat	54
4.2.2.2.- Efecto de la cobertura de herbáceas	56
4.2.2.3.- Efecto combinado de perturbación y predadores en semillas depositadas de forma natural sobre el sustrato	57
4.2.2.4.- Efecto de la granulometría del sustrato	58
4.2.3.- Medida de parámetros ambientales	59
4.2.4.- Análisis de datos	59
4.3.- Resultados	60
4.3.1.- Germinación de semillas	60
4.3.1.1.- Efecto del microhábitat	60
4.3.1.2.- Efecto del sustrato	61
4.3.1.3.- Efecto de la luz	61
4.3.2.- Emergencia de plántulas	62
4.3.2.1.- Efecto del microhábitat	62
4.3.2.2.- Efecto de la cobertura de herbáceas	63
4.3.2.3.- Efecto combinado de perturbación y predadores en semillas depositadas de forma natural sobre el sustrato	64
4.3.2.4.- Efecto de la granulometría del sustrato	65
4.3.3.- Medida de parámetros ambientales	66
4.4.- Discusión	67
<b>Capítulo 5.- Establecimiento y crecimiento de las plántulas</b>	<b>73</b>
5.1.- Introducción	73
5.2.- Material y métodos	76
5.2.1.- Densidad y demografía de plántulas establecidas de forma natural	76
5.2.2.- Efecto del microhábitat	76
5.2.3.- Reclutamiento en prado de herbáceas	79
5.2.4.- Medida de parámetros ambientales	79
5.2.5.- Análisis de datos	80
5.3.- Resultados	81
5.3.1.- Densidad y demografía de plántulas establecidas de forma natural	81
5.3.2.- Efecto del microhábitat	82
5.3.3.- Reclutamiento en prado de herbáceas	91
5.3.4.- Medida de parámetros ambientales	92
5.4.- Discusión	93
<b>Capítulo 6.- Colonización de nuevas áreas: reclutamiento de plántulas en un gradiente altitudinal y de sustrato en Sierra Nevada</b>	<b>98</b>
6.1.- Introducción	98
6.2.- Material y métodos	100
6.2.1.- Expansión en un gradiente altitudinal	100
6.2.2.- Expansión en un gradiente de suelo	100
6.2.3.- Establecimiento de plántulas en Prados del Aire	101
6.2.4.- Medida de parámetros ambientales	101
6.2.5.- Análisis de datos	102
6.3.- Resultados	102
6.3.1.- Expansión en un gradiente altitudinal	102
6.3.2.- Expansión en un gradiente de suelo	103
6.3.3.- Establecimiento de plántulas en Prados del Aire	104
6.3.4.- Medida de parámetros ambientales	104
6.4.- Discusión	105



<b>Capítulo 7.- Crecimiento de juveniles</b>	109
7.1.- Introducción	109
7.2.- Material y métodos	110
7.2.1.- Supervivencia y densidad de juveniles	110
7.2.2.- Crecimiento de juveniles en un gradiente de condiciones	111
7.2.3.- Daños sufridos y efecto de la herbivoría por ungulados	112
7.2.4.- Muestreo de la abundancia de ungulados	113
7.2.5.- Análisis de datos	113
7.3.- Resultados	115
7.3.1.- Supervivencia y densidad de juveniles	115
7.3.2.- Crecimiento de juveniles en un gradiente de condiciones	116
7.3.3.- Daños sufridos y efecto de la herbivoría por ungulados	118
7.3.4.- Abundancia de herbívoros	122
7.4.- Discusión	123
<b>Capítulo 8.- Regeneración de los pinares mediante repoblación forestal: aplicación práctica de los resultados obtenidos</b>	127
8.1.- Introducción	127
8.2.- Material y métodos	129
8.2.1.- Diseño experimental	129
8.2.2.- Variables ambientales	131
8.2.3.- Análisis de datos	131
8.3.- Resultados	132
8.3.1.- Regeneración usando semillas	132
8.3.2.- Regeneración usando plantones	134
8.3.3.- Variables ambientales	136
8.4.- Discusión	136
<b>Capítulo 9.- Densidad de especies arbóreas y dinámica de sucesión</b>	140
9.1.- Introducción	140
9.2.- Material y Métodos	142
9.2.1.- Areas de estudio	142
9.2.2.- Muestreo de densidad de árboles	143
9.2.3.- Índice de regeneración	144
9.2.4.- Análisis de datos	144
9.3.- Resultados	145
9.3.1.- Densidad de juveniles y adultos de las especies arbóreas y abundancia relativa	145
9.3.2.- Distribución de juveniles bajo las copas de individuos adultos	148
9.3.3.- Herbivoría	151
9.4.- Discusión	152
<b>Conclusiones</b>	159
<b>Referencias</b>	162

Esta tesis está parcialmente basada en los siguientes trabajos.

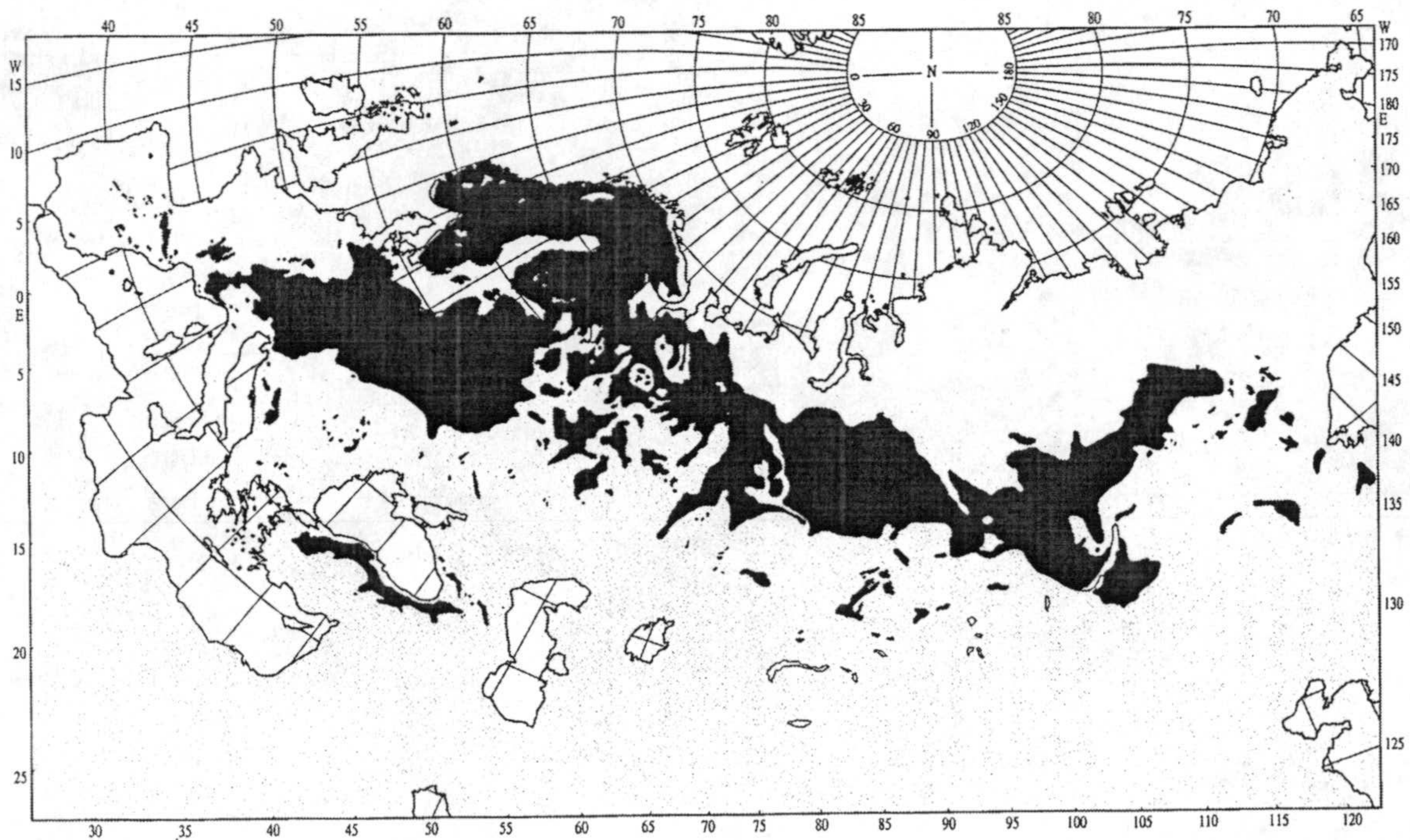
- Hódar J.A., Castro J., Gómez J.M., García D. y Zamora R. (1998). Effects of herbivory on growth and survival of seedlings and saplings of *Pinus sylvestris nevadensis* in SE Spain. Pp. 264-267 en: Papanastasis V.P. y Peter D. (eds.), *Ecological basis of Livestock grazing in mediterranean ecosystems*. EUR 18308, Luxembourg.
- Castro J. (1999). Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist* 144: 153-161.
- Castro J., Gómez J.M., García D., Zamora R. y Hódar J.A. (1999). Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.
- Zamora R., Gómez J.M., Hódar J.A., Castro J. y García D. (2000). Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* (en prensa).
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A. y Gómez J.M. (2000). The use of shrubs as nurse plants: a successional-friendly technique for pine afforestation in Mediterranean mountains. *Forest Ecology and Management* (en revisión).



## CAPITULO 1.- ESPECIE Y AREAS DE ESTUDIO. JUSTIFICACION DE ESTA MEMORIA DE DOCTORADO

### 1.1.- El pino silvestre

El pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) es la especie de pino que presenta un área de distribución geográfica más amplia en Europa y Asia (Gausen et al. 1964, Ceballos y Ruiz de la Torre 1971). Se extiende en latitud desde los 70°N en Escandinavia hasta casi los 37°N en Sierra Nevada y montañas del norte de Turquía, abarcando en longitud desde Galicia a Ojotsk (Rusia), en la Siberia oriental. Ocupa, por tanto, un intervalo de casi 35° en latitud y 150° en longitud (Fig. 1.1), encontrándose las mayores extensiones en Siberia y, dentro de Europa, en Alemania, Polonia y Escandinavia. Hacia el sur, sin embargo, se hace paulatinamente más escaso, y en la cuenca mediterránea su presencia se restringe a núcleos aislados en la alta montaña (Fig. 1.1). Puede alcanzar los 35-40 m de altura, diámetro de tronco comúnmente superiores a 1 m y una longevidad de 500-600 años (Rojo y Montero 1996).



**Figura 1.1.-** Distribución mundial del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.). A partir de Rojo y Montero (1996).

Dentro de las 12 especies de pinos que se reconocen en Europa (Gausen et al. 1964), el silvestre se enmarca en el grupo de pinos de montaña de Klaus (1989), característicos de la zona extramediterránea. Atendiendo a datos paleontológicos, su presencia se remonta en



Europa al período Terciario (Molotkov y Patlaj 1991). Se piensa que la especie se originó en el este de Asia, extendiéndose desde allí al resto del continente. Durante los sucesivos períodos glaciares del Pleistoceno su área de distribución sufrió continuos cambios latitudinales, longitudinales y altitudinales (Bennett et al. 1991, Bennett 1997, Willis et al. 1998), tal y como ocurrió con la mayor parte de la biota del continente (López-Vera 1986, Huntley y Webb 1989, Cox y Moore 1993). Así, con los máximos glaciares se extinguió en el centro y norte de Europa, mientras que durante los interglaciares recolonizó las áreas norteñas, al tiempo que las poblaciones del sur ascenderían en altitud en las montañas, acantonándose en puntos microclimáticos más húmedos y fríos. Por tanto, las montañas de la Europa mediterránea sirvieron de refugios que permitieron la supervivencia de ésta y otras especies durante los máximos glaciares y la posterior recolonización del continente durante los interglaciares (Bennett 1997, Taberlet et al. 1998, Vogel et al. 1999). Este proceso favoreció la formación de numerosas poblaciones que debieron quedar aisladas repetidamente (Molotkov y Patlaj 1991), lo que unido a la extensa área de distribución que ocupa este taxon actuaría de motor para la evolución divergente de las distintas poblaciones, de modo que se han reconocido hasta 150 variantes para la especie (Gausen et al. 1964). Algunas se han considerado subespecies, pero la mayoría de estas variantes siguen un patrón clinal y no es posible darles un tratamiento sistemático formal (Gausen et al. 1964, Franco 1986, Molotkov y Patlaj 1991).

La extensión y variedad del área natural del pino silvestre y su diversificación morfológica han favorecido también el desarrollo de una gran amplitud ecológica, creciendo en una multitud de suelos y climas (Dallimore y Jackson 1966, Ceballos y Ruiz de la Torre 1971). En lo referente a las temperaturas, el pino silvestre es una de las especies europeas que están más especializadas para soportar el frío. Del mismo modo resiste bien los vientos, nieves y heladas, con gran capacidad para soportar la continentalidad del clima (Ceballos y Ruíz de la Torre 1971, Franco 1986). Es por otra parte uno de los pinos europeos más exigentes en precipitación; la mínima necesaria dependerá, no obstante, de las características globales del clima, siendo menor en localizaciones frías como las boreales. En la Península Ibérica la precipitación requerida para su desarrollo aumenta al acercarnos al sur, considerándose que para el caso de Sierra Nevada y Sierra de Baza debe alcanzar al menos los 600-800 mm anuales (dependiendo de que sea exposición norte o sur, respectivamente), registrándose al menos 75 durante el verano (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971). En lo que respecta al sustrato, el pino silvestre crece en una gran variedad de suelos, tanto carbonatados como silíceos, siendo, a grandes rasgos, indiferente edáfico. Se considera, por otra parte, una especie marcadamente heliófila, no pudiendo sobrevivir ni regenerarse bajo



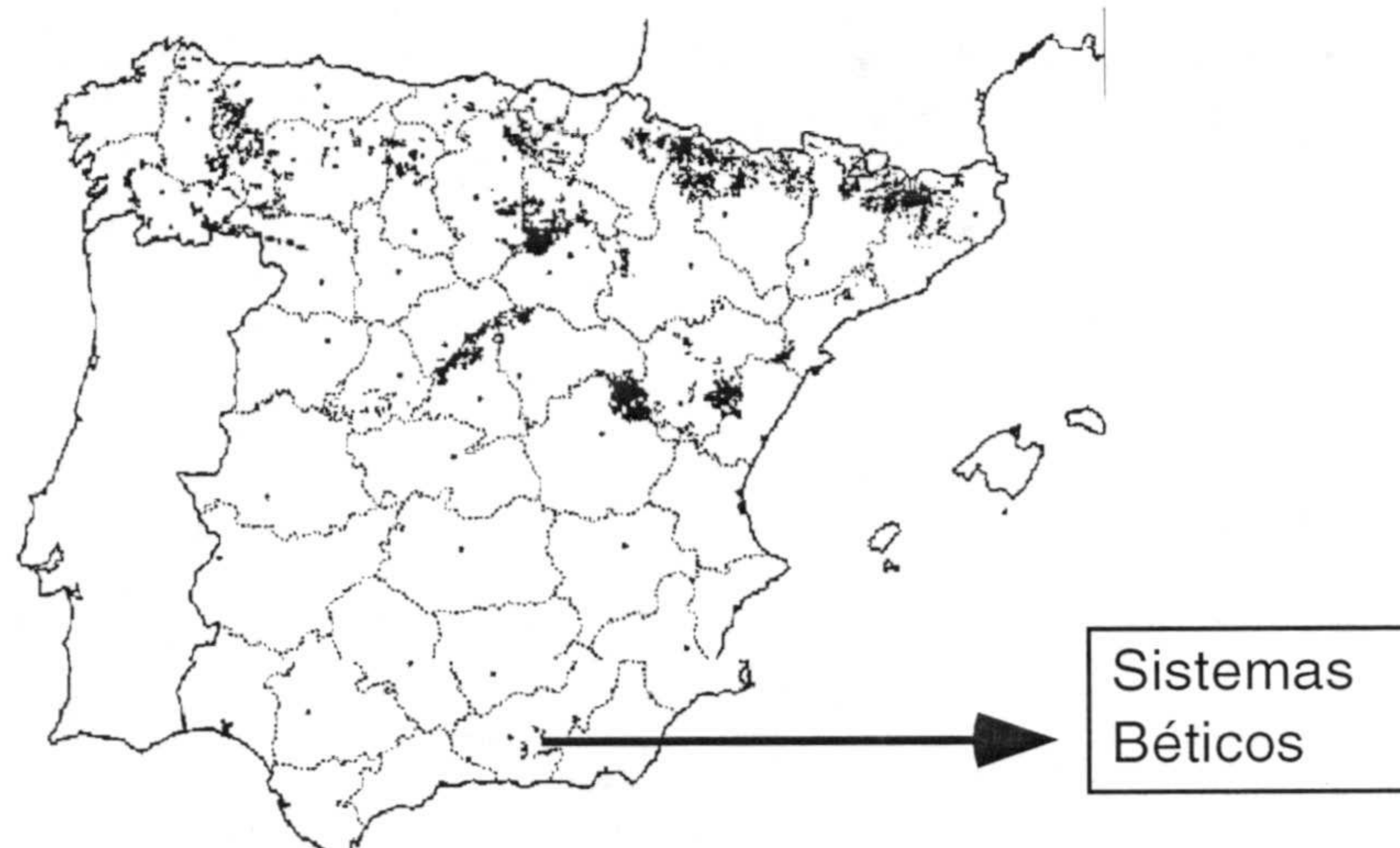
una sombra densa (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971, Franco 1986, Ferreras y Arozena 1987). Este conjunto de requerimientos ecológicos justifican que sea una especie arbórea dominante en los bosques boreales, mientras que en la cuenca del mediterráneo en general, y en la Península Ibérica en particular, el pino silvestre se localice sólo en áreas de alta montaña, que constituyen islas microclimáticas donde encuentra condiciones ambientales apropiadas para su supervivencia (mayor precipitación y menor temperatura) al tiempo que, probablemente, estas condiciones ambientales dificulten el crecimiento de posibles especies arbóreas competidoras (Willis et al. 1998).

En la Península Ibérica, los principales núcleos de habitación de las poblaciones naturales se hallan en el Pirineo, Sistema Ibérico y Sistema Central (Catalán-Bachiller 1991a, Rojo y Montero 1996; Fig. 1.2). En la mitad sur peninsular sólo se encuentran dos núcleos de pequeño tamaño en las Sierras Subbéticas (únicos existentes al sur del Sistema Central), uno en Sierra Nevada (en el área del Cerro del Trevenque), y otro en la Sierra de Baza, a unos 60 Km al norte del anterior (Fig. 1.2), ocupando cada una de ellas no más de 5 Km<sup>2</sup>. Estos núcleos se encuentran a su vez fragmentados en rodales de menor superficie, lo que puede estar condicionado tanto por la amplia heterogeneidad ambiental de estas montañas, que reduce las áreas con condiciones microclimáticas apropiadas para la especie, como por la acción humana, muy intensa en estas zonas desde milenios. Las poblaciones de estas montañas son las de distribución más meridional de la especie (Boratynski 1991), y se ha reconocido para ellas la forma *nevadensis* Christ, considerada como variedad o subespecie dependiendo de los autores (Gausen et al. 1964, Molotkov y Patlaj 1991, Ceballos y Ruiz de la Torre 1971; ver este último autor para una descripción de los caracteres diferenciadores).

### **1.2.- Historia natural del pino silvestre en Andalucía**

Los pinares de pino silvestre de las Cordilleras Béticas han llamado la atención de los naturalistas desde antaño, lo que en buena medida debe estar fundamentado en que los primeros en describirlos fueron viajeros de países donde esta especie es común. Las primeras referencias hoy conocidas de los bosques de pino silvestre del área del Trevenque fueron dadas por el botánico suizo Charles Edmond Boissier en la primera mitad del siglo XIX (Boissier 1839-1845). Posteriormente, dos naturalistas alemanes (Willkomm 1882, Voigt 1889), siguiendo en buena medida los pasos de Boissier por Sierra Nevada, ofrecen breves notas sobre el estado de los pinares en la zona del Trevenque, denunciando ya el declive de las





**Figura 1.2.-** Distribución del pino silvestre en la Península Ibérica. Se incluyen tanto poblaciones naturales como las principales masas de repoblación. A partir de Rojo y Montero (1996).

poblaciones debido a las cortas de árboles para el carboneo. De los pinares de Sierra de Baza, sin embargo, no disponemos de referencias históricas que se remonten a las fechas indicadas para la zona del Trevenque.

Las formaciones naturales de estos pinares se localizan entre los (1500)-1700 y 2200 m snm, constituyendo la zona de límite forestal superior en los lugares en los que se encuentran. Crecen sobre suelos carbonatados derivados de calizas y, en menor medida, de dolomías, así como sobre afloramientos de filitas que puntualmente aparecen entre las rocas carbonatadas. En Sierra Nevada se extienden por las localidades de Barranco del Espinar (30SVG5905) y Cerro del Tesoro (30SVG5805), encontrándose pies aislados en Loma de los Panaderos y Arroyo de Benalcázar (30SVG5904) y Trevenquillo (30SVG5803). En Sierra de Baza los núcleos más importantes se dan en la cara norte del Cerro de la Boleta (30SWG1237), Barranco de la Fonfría (30SWG1236) y prados aledaños (Prados del Rey y Collado del Mayoral). Núcleos menores se encuentran en la cabecera del Barranco de Relumbre, en su cara norte (30SWG1435), Calar de San Sebastián (30SWG1235) y Calar de Santa Bárbara (30SWG1436). La bibliografía no cita su presencia en otras localidades. Además, hemos visitado otras (tanto carbonatadas como silíceas) de Sierra Nevada, Sierra de Baza y Sierra de los Filabres, en cotas altitudinales propias de estos pinares, y con especial hincapié en localidades con toponimias que hiciesen mención a pinares, sin hallar nuevos restos de pino silvestre salvo dos individuos aislados (ver más adelante).



Ocupan estos pinares la zona del piso oromediterráneo, con ombroclima al menos subhúmedo, si bien ocasionalmente pueden descender al piso supramediterráneo, supuestamente en emplazamientos donde las peculiaridades climáticas o topográficas impiden el dominio de otras especies forestales (Martínez-Parras y Peinado 1987, Molero et al. 1992). Los suelos que se presentan en su área de distribución son variados; son frecuentes los regosoles, cambisoles y rendsinas, pudiendo aparecer litosoles en lugares de marcada pendiente y escasa cobertura vegetal (Gómez-Mercado y Valle 1988, Delgado et al. 1989, Catalán-Bachiller 1991a). La composición florística está caracterizada por la presencia del pino silvestre en el estrato arbóreo, con una cobertura media, que puede estar también acompañado de pino laricio *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. Cuando se presentan simultáneamente, el pino laricio ocupa zonas de inferior cota o exposiciones más soleadas, donde llega a desplazar al silvestre, mientras que éste ocupa las zonas más altas y umbrías. Por tanto, es común observar en valles encajonados el dominio de pino silvestre en la ladera orientada al norte y el dominio del pino laricio en orientación sur. En el estrato arbustivo son frecuentes el enebro *Juniperus communis* y la sabina *J. sabina*, así como un nutrido espinar representado por el majuelo *Crataegus granatensis*, el endrino *Prunus ramburii*, cerezo rastrero *P. prostrata*, agracejo *Berberis hispanica* y diversas especies de rosas *Rosa* spp. Otras especies frecuentes en estas comunidades son el heléboro *Helleborus foetidus*, madreSelva arbórea *Lonicera arborea*, *Daphne oleoides*, *Astragalus granatensis*, *Erinacea anthyllis*, *Salvia oxyodon*, *Poligala boissieri*, etc (para una descripción detallada de la flora y vegetación consultar Martínez-Parras y Peinado 1987, Martínez-Parras et al. 1987, Gómez-Mercado y Valle 1988, Blanca y Morales 1991, Molero et al. 1992).

En estos bosques la polinización del pino silvestre ocurre generalmente en Mayo. Las piñas polinizadas maduran durante el resto del año, durante todo el año siguiente, y finalmente dispersan las semillas entre Febrero y Abril del tercer año de desarrollo, prolongándose por tanto la maduración de las semillas unos 21 meses tras la polinización. El pino silvestre es una especie vecera, con intervalos de fructificación máxima entre 2 y 5 años, muy frecuentemente de 3 (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971); la cosecha registrada en 1996 fue la más alta, en 1997 y 1998 fue apreciablemente más baja y en 1999 fue prácticamente inexistente (observación personal). Las semillas son dispersadas por el viento, y en el momento de la dispersión es común la presencia de nieve en el sustrato, depositándose comúnmente sobre ésta tras la dispersión. Numerosos depredadores de semillas comunes en las zonas de estudio pueden consumir los piñones tanto antes como después de la dispersión, siendo muy frecuentes el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y varias especies de aves, entre las que destacan el piquituerto (*Loxia curvirostra*), carboneros (*Parus*



spp.), lúganos (*Carduelis spinus*) y otras paseriformes. La emergencia de las plántulas ocurre a finales de la primavera (finales de Mayo y principios de Junio), concluyendo en los primeros días del verano.

Los juveniles son ramoneados por ungulados, que comen los brotes terminales y, con frecuencia, el del eje principal, ocasionando así la pérdida de dominancia apical. El ganado doméstico (ovejas y cabras) es muy común en las localidades de estudio, que son utilizadas como zonas de pastoreo durante el verano. En el invierno la ganadería es conducida a zonas más bajas, si bien los ungulados silvestres (cabra montés) permanecen aún durante este período. La herbivoría repetida sobre los juveniles origina malformaciones en el patrón de desarrollo, pudiendo encontrarse pinos achaparrados y con ramaje muy denso, indicativo de reiteradas pérdidas de dominancia apical. Una vez que el juvenil alcanza 150-200 cm de altura suele estar libre de la pérdida del brote central, siendo entonces el crecimiento más rápido y, en caso de no sufrir excesivos daños, suelen entrar en edad reproductora al alcanzar los 200-250 cm de altura.

La herbivoría por insectos no suele tener gran relevancia, pudiendo mencionarse los daños causados por la larva de *Retinia resiniella*, que horada la médula de los brotes causando su pérdida. La procesionaria (*Thaumetopoea pityocampa*), no obstante, puede causar fuertes defoliaciones en los pinares de pino silvestre. Sin embargo, su incidencia ha sido muy escasa en las áreas de estudio durante los años de muestreo, a pesar de que en localidades próximas situadas a menor cota la plaga tuvo gran incidencia sobre los pinares, fundamentalmente de repoblación. La ausencia de ataque en los pinares autóctonos puede deberse a la mayor altitud a la que se encuentran, lo que unido a su ubicación en zonas de umbría ha de suponer temperaturas muy bajas para el desarrollo de las larvas. Como excepción, en la cota inferior del pinar en una de las localidades de estudio (Barranco del Espinar), el ataque por procesionaria fue alto durante uno de los años de estudio.

Una peculiaridad de las poblaciones naturales de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza es que sólo se asientan sobre los sustratos carbonatados mencionados, a pesar de que en ambas sierras este sustrato se continúa, en la misma cota, con suelos ácidos derivados de rocas silíceas (micaesquistos Nevado-Filábrides). Sólo ocasionalmente se encuentran de forma presuntamente natural individuos sobre estos suelos ácidos. Tal es el caso de un pie añoso, de enormes dimensiones (diámetro de tronco de 148 cm y altura aproximada de 20 m), localizado en el término municipal de Lugros (cara norte de Sierra



Nevada) a 1745 m snm<sup>\*</sup>; o el de un individuo de unos 35 años situado a 2100 m snm por encima del robledal de Monachil, cerca del área del Trevenque. El hecho de que la zona de contacto entre ambos tipos de sustratos se encuentre muy próxima a las zonas de distribución del pino silvestre, que la especie crezca en otras localidades de la península sobre sustratos ácidos derivados de esquistos y granitos, y que tanto en Sierra Nevada como en Sierra de los Filabres (continuación con Sierra de Baza) existan repoblaciones en estos suelos silíceos que presentan un crecimiento y desarrollo normales, plantea interrogantes acerca de esta segregación en función del tipo de roca. Hoy día no sabemos si es natural o, por el contrario, si la especie pudo ocupar áreas silíceas en tiempos recientes. No obstante, la ausencia casi total de restos hace pensar en algún tipo de limitación para el crecimiento en estas áreas. En cualquier caso, aun si sólo pudiesen crecer sobre sustratos carbonatados, hay muchas otras sierras próximas que presentan características edáficas y climáticas en principio similares a las de Baza y Trevenque, como son la Sierra de Castril, La Sagra, Cazorla, o el área del Dornajo en Sierra Nevada, todos ellos lugares en los que la especie está ausente.

Es muy probable que en el último máximo glacial, hace aproximadamente 20000 años (Covey 1991, Petit et al. 1999), el pino silvestre ocupase mayor extensión que la actual en estas sierras. En efecto, durante esa época los registros polínicos indican altos niveles de polen de *Pinus*, tanto en la Península Ibérica (Peñalba 1994, Pérez-Obiol y Julià 1994, Carrión y Dupre 1996, Muñoz-Sobrino et al. 1997, Ramil-Rego et al. 1998) como en otros puntos de la cuenca mediterránea (Willis 1992, 1994), siendo particularmente ilustrativo para el caso que nos ocupa el sondeo realizado por Pons y Reille (1988) en las Lagunas del Padul (Granada), en plenas Sierras Béticas. Desgraciadamente, no es posible distinguir la especie concreta a través del registro polínico. Sin embargo, dado que las temperaturas medias en la región mediterránea llegaron a ser 12 °C inferiores a las actuales y que el clima era más continental (Guiot 1987, Allen et al. 1999), lo que favorece a esta especie respecto a otras especies de pinos que habitan en Europa, cabe pensar que estos granos de polen correspondiesen en gran medida a pino silvestre (consultar Peñalba 1994, que además de polen identifica restos de hojas). Hacia el año 13000 AC, coincidiendo con una mejoría climática que situó al clima en un régimen de precipitación y temperatura similar al actual, se registra un cambio brusco en la secuencia polínica, que en lo referente al estrato arbóreo se traduce en una considerable disminución de la presencia de *Pinus* y aumento de *Quercus*, patrón que de nuevo se ha registrado tanto en las Cordilleras Béticas como en otros puntos de

---

\* Localización indicada por Mario Ruiz y Jose María Gil



la Península Ibérica o de otras montañas mediterráneas (ver referencias anteriores). A partir de este momento, el pino silvestre quedaría presumiblemente relegado a refugios microclimáticos de la alta montaña.

Parece claro, no obstante, que las poblaciones de pino silvestre de las Sierras Béticas han permanecido aisladas de las del resto de Europa desde hace mucho tiempo, probablemente desde el Terciario (Sinclair et al. 1999), representando reductos que han sobrevivido durante los sucesivos ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno. Sin embargo, esto no evita que, atendiendo a los registros polínicos, estas poblaciones hayan variado su extensión en el sur peninsular dependiendo de las condiciones climáticas, pudiendo haber ocupado zonas colindantes a su actual área de distribución e incluso otras sierras durante el último máximo glaciar. En este sentido, Rodríguez-Ariza et al. (1996) sugieren, apoyándose en estudios antracológicos realizados en yacimientos de las edades del Cobre y del Bronce (hace unos 4000 años), la posible existencia de pino silvestre en enclaves carbonatados del norte de Granada, como las Sierras de Orce y La Sagra. Hoy por hoy, no obstante, estos detalles permanecen en el más absoluto desconocimiento, y será necesaria la combinación de diversos estudios (polínicos, antracológicos, paleontológicos y genéticos), junto con mucha suerte para encontrar restos analizables, para determinar la historia de los pinares de pino silvestre de las Cordilleras Béticas durante el Holoceno. En cualquier caso, conviene tener presente que la vegetación puede sufrir cambios radicales incluso sin el concurso de la actividad humana, habiéndose registrado de hecho durante el Pleistoceno reemplazamientos de formaciones vegetales en intervalos inferiores a 200 años (Allen et al. 1999).

### **1.3.- Problemática del pino silvestre en Andalucía**

Los pinares de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza son, como se ha comentado, los de distribución más meridional del planeta. Están aislados del resto de poblaciones y presentan una identidad genética distintiva, habiendo sobrevivido a sucesivos períodos glaciares e interglaciares acantonados en los refugios proporcionados por estas montañas. Presentan además un estado de conservación muy aceptable, y constituyen una de las escasas representaciones de pinares de alta montaña aún existentes en el sur peninsular (Blanca y Morales 1991, Molero et al. 1992). Este cúmulo de circunstancias históricas, biológicas y medio ambientales han propiciado que estos pinares hayan sido uno de los objetivos prioritarios en los programas de conservación, estando de hecho protegidos bajo el amparo del Parque Nacional de Sierra Nevada y Parque Natural de Sierra de Baza.

La extensión de estos pinares ha sufrido una regresión constatable en tiempos recientes. Así, como se comentó anteriormente, tanto Willkomm (1882), como Voigt



(1889), denunciaron ya el declive de las poblaciones del área del Trevenque debido a las cortas de árboles para el carboneo. Para los pinares de Sierra de Baza no disponemos de referencias históricas que se remonten a estas fechas. Sin embargo, la actividad humana ha sido igualmente intensa en esta comarca desde milenios (Sánchez-Quirante 1998), con lo que el uso de madera de pino silvestre para distintos fines no puede descartarse. Por otro lado, la actividad minera, causante de extensas deforestaciones en nuestras montañas a lo largo de la historia (e.g. Sánchez-Picón 1996), ha sido particularmente intensa en esta sierra hasta hace un par de décadas (Sánchez-Quirante 1998), con el agravante en este caso de que se desarrolló fundamentalmente en las zonas más altas, justo en el área de distribución del pino silvestre. De hecho, hoy día se pueden encontrar restos de manejo del bosque (tocones cortados) que podrían estar en relación tanto con la explotación minera como con la entresaca de madera para otros fines. En este sentido, se puede constatar la corta de individuos de grandes dimensiones en tiempos muy recientes, como la ocurrida en torno a 1940 en el área del Calar de San Sebastián, donde se desmontaron entre 5000 y 10000 pinos silvestres autóctonos según testimonio de Jesús Lozano, guarda forestal de la Sierra de Baza durante más de cuatro décadas. Actualmente el lugar está ocupado por una repoblación de pino silvestre y laricio, mientras que los únicos ejemplares de silvestre autóctonos están relegados a los riscos más altos y escarpados de la loma, donde a buen seguro la inaccesibilidad les salvó del hacha. Por otra parte, la agricultura ha debido reducir también la extensión de estos bosques de pino silvestre, ya que hasta hace poco se sembraban cereales en terrenos roturados y parcialmente allanados colindantes a los bosquetes actuales, lo que puede confirmarse de nuevo por el testimonio de los habitantes más ancianos de esta sierra.

A pesar de que hoy día los pinares estén protegidos, su reducida área de distribución los hace muy vulnerables frente a perturbaciones frecuentes en los ambientes mediterráneos (como por ejemplo el fuego), por lo que se consideran en peligro de extinción (Rivas-Martínez et al. 1991, Blanca et al. 1998). Por otra parte, observaciones preliminares indican que son muy frecuentes en las poblaciones los individuos adultos e incluso viejos, y no en todas parece haber un número suficiente de juveniles que asegure el reemplazamiento de los adultos en un futuro inmediato. Siendo ésta una especie muy longeva, este panorama puede representar sólo una fase transitoria, pudiendo producirse fenómenos de reclutamiento puntuales que, aunque fuesen a intervalos de tiempo amplios, asegurarían el reemplazamiento (e.g. Platt et al. 1988, Ågren y Zackrisson 1990). No obstante, la situación actual de estos bosques, localizados en núcleos relictos, bajo un clima mediterráneo en principio adverso para el mantenimiento y desarrollo de poblaciones de especies boreo-alpinas como el pino silvestre, y bajo la amenaza de un cambio climático que predice una disminución de las



precipitaciones (al tiempo que un aumento de su variabilidad) así como un aumento de las temperaturas para la región mediterránea (IPCC 1996, Karl et al. 1997), hace pensar que su regeneración puede estar muy limitada.

La conservación de estos pinares requiere, por tanto, el conocimiento de las fases del ciclo de vida que puedan colapsar la regeneración natural de las poblaciones. Aunque numerosos autores han abordado el estudio de estos bosques desde un punto de vista fitosociológico (Martínez-Parras et al. 1987, Martínez-Parras y Peinado 1987, Gómez-Mercado y Valle 1988) y florístico (Blanca y Morales 1991), hasta la fecha no se ha realizado ninguna investigación en profundidad sobre la viabilidad de sus poblaciones y sobre el papel de los distintos factores ecológicos, tanto bióticos como abióticos, en su capacidad de regeneración poblacional. El objetivo de esta memoria de doctorado es analizar estos factores para poder determinar las fases del ciclo de vida que puedan colapsar la regeneración natural de las poblaciones, conocimiento éste esencial para afrontar con éxito la conservación de estos bosques.

#### **1.4.- Planteamiento de esta memoria de doctorado**

Los procesos ecológicos que pueden limitar la regeneración de las poblaciones vegetales son múltiples, e incluyen una constelación de factores bióticos y abióticos desde el momento mismo en que el individuo está en fase de semilla. Entre ellos se encuentran impedimentos derivados de la dispersión de las semillas (Howe y Smallwood 1982, Willson 1992, Chambers y MacMahon 1994), la predación pre- y post-dispersiva de las semillas (Janzen 1971, Crawley 1992), la disponibilidad de sitios apropiados para la germinación y supervivencia de las plántulas (Harper 1977, Fowler 1988, Schupp 1995), el establecimiento de relaciones con organismos del suelo (McGinley et al. 1994, Read 1994, Newsham et al. 1995, Little y Maun 1996, Saikkonen et al. 1998, Holan y Alexander 1999), las interacciones con otros vegetales, sean de competencia, mutualistas o facilitadoras (Tilman 1988, 1997, Bazzaz 1996, Watkinson 1997, Holzapfel y Mahall 1999) o la interacción con herbívoros durante el crecimiento de los individuos (Prins y Van der Jeugd 1993, Olf et al. 1999, Zamora et al. 1999), por citar algunos ejemplos. El estudio integrado de estos procesos resulta vital para el conocimiento de la viabilidad de las poblaciones vegetales, y es estrictamente necesario a la hora de conocer las medidas apropiadas para evitar su declive.

En esta memoria de doctorado pretendemos analizar los factores ecológicos que condicionan la capacidad de regeneración del pino silvestre en sus dos últimas poblaciones de Andalucía (Sierra Nevada y Sierra de Baza), así como explorar alternativas que permitan su



restauración. Para ello hemos analizado secuencialmente las fases del ciclo vital donde, en función tanto de la bibliografía existente como de observaciones preliminares en campo, sospechábamos que se producirían las principales pérdidas en potencial de reproducción y supervivencia. Además, hemos desarrollado técnicas de manejo que puedan favorecer la restauración. En los sucesivos capítulos se tratan estos aspectos siguiendo el ciclo natural de la especie. Iniciamos así el estudio con el análisis de la dispersión y predación de semillas, que se aborda en el capítulo 2. La dispersión de las semillas es un proceso clave ya que los lugares a los que éstas llegan muestran distintas condiciones para su propia supervivencia y para la supervivencia de las plántulas resultantes (Harper 1977, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). Los predadores de semillas, tanto pre- como postdispersivos, pueden no obstante reducir drásticamente el número de propágulos disponibles para iniciar el reclutamiento de plántulas (Crawley 1992, Hulme 1993), lo que puede suponer una limitación para la regeneración (Eriksson y Ehrlén 1992, Reader 1993). Diversos estudios muestran que las semillas de pino silvestre son consumidas por un elevado número de animales, tanto vertebrados como invertebrados (Turgeon et al. 1994, Nystrand y Granström 1997, Nystrand 1998). Teniendo en cuenta que muchos de estos predadores, u otros con características similares, se encuentran en las áreas de estudio, es predecible por tanto que la predación de semillas, tanto pre- como postdispersiva, pueda afectar al reclutamiento de nuevos individuos de pino silvestre.

Una vez dispersadas, el siguiente paso en la regeneración de la población es la germinación de las semillas y la emergencia y establecimiento de las plántulas. Estos procesos dependen de un amplio conjunto de factores, tanto intrínsecos (es decir, inherentes a la propia semilla), como extrínsecos (dependientes de factores ambientales, sean bióticos o abióticos). En el capítulo 3 se aborda el estudio del efecto de factores inherentes a la semilla en la emergencia y establecimiento. Se analiza así el efecto del peso de la semilla, factor que ejerce un profundo control sobre la germinación, la emergencia y el establecimiento de plántulas en muchas especies (Fenner 1985, Rice et al. 1993, Bonfil 1998, Vaughton y Ramsey 1998). Al mismo tiempo, se ha considerado el efecto de la madre de procedencia, aspecto que puede influir considerablemente en la interpretación de los resultados. Los experimentos se realizan en condiciones de vivero ya que el objetivo planteado requería un control exhaustivo difícil de conseguir en condiciones de campo.

Tanto la germinación como la emergencia y establecimiento de las plántulas son procesos que dependen de un amplio conjunto de condiciones físicas, químicas y bióticas del medio, tales como temperatura, humedad, radiación, ambiente químico, e interacción con otras especies vegetales y con organismos del suelo (Pons 1992, Probert 1992, Read 1994,



Larcher 1995, Bazzaz 1996, Everham et al. 1996, Lambers et al. 1998, Terwilliger y Pastor 1999). Por otro lado, la heterogeneidad espacial creada por la presencia de otros individuos de especies vegetales y por la variación de factores físicos tales como orientación o granulometría del suelo, origina un mosaico de microhábitats con diferencias en el conjunto de factores que determinan germinación, emergencia y supervivencia, que variarán así espacial y temporalmente dentro de la comunidad (Belsky et al. 1989, Barkman 1992, Sipe y Bazzaz 1995, Kolb y Robberecht 1996, Bazzaz 1996, Breshears et al. 1998). Como resultado, tanto la germinación y la emergencia (Anderson y Winterton 1996, Ehrlén y Ericksson 1996, Gobbi y Schlichter 1998, Escudero et al. 1999) como el establecimiento de plántulas (Owens et al. 1995, Tielbörger y Kadmon 1995, Gray y Spies 1996, 1997, García 1998, Alcántara 1998) muestran importantes variaciones espaciales dentro del hábitat. Por tanto, el estudio de estos procesos en el ambiente natural se ha desarrollado teniendo en cuenta la heterogeneidad espacial creada por los microhábitats más comunes en las áreas de estudio. De este modo, en el capítulo 4 se aborda el análisis de la germinación y la emergencia, mientras que el capítulo 5 se reserva para el estudio del establecimiento y crecimiento de las plántulas.

Los bosques naturales de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza ocupan una reducida extensión. Existen, no obstante, amplias áreas colindantes que podrían ser potencialmente colonizadas siempre y cuando llegasen semillas, lo que puede considerarse muy probable ya que se trata de una especie con semillas aladas dispersadas por el viento. No obstante, los límites de distribución de las poblaciones vegetales pueden estar determinados por un conjunto de circunstancias ajenas al clima, tales como tipo de suelo y presencia de herbívoros o predadores de semillas (Louda 1989, Stevens y Fox 1991, Crawley 1997). El capítulo 6 se dedica al estudio de la posibilidad de expansión del pino silvestre y colonización de áreas próximas de forma natural, para lo cual se ha considerado tanto un gradiente altitudinal manteniendo el mismo tipo de suelo en el que se desarrollan las poblaciones actuales, como un gradiente de tipos de suelo manteniendo la cota altitudinal de las poblaciones actuales. En todos los casos se tuvieron en cuenta los resultados obtenidos en los capítulos 4 y 5, de modo que los experimentos se llevaron a cabo considerando los dos microhábitats más comunes en las zonas donde el pino podría potencialmente expandirse (el suelo desprovisto de vegetación y los matorrales).

Una vez que los individuos de las especies arbóreas alcanzan el estado de juveniles la mortalidad desciende sensiblemente (Harper 1977, Begon et al. 1996). No obstante, diversos agentes bióticos y abióticos, tales como fertilidad del suelo, temperatura, precipitación, patógenos o herbívoros, pueden reducir sensiblemente el crecimiento de los



juveniles, causando incluso su muerte (Woodward 1990, Burdon et al. 1994, Zamora et al. 1999). En el capítulo 7 se aborda el estudio de la supervivencia y crecimiento de los juveniles, para lo que se ha considerado un conjunto de condiciones dadas por diferente altitud, pluviometría, fertilidad del suelo y daños infringidos tanto por animales como por factores abióticos.

Un objetivo prioritario de los planes de conservación de bosques naturales, especialmente si se encuentran en peligro de extinción, debe ser la búsqueda y puesta a punto de métodos que ayuden a su restauración, sin que ello suponga un deterioro del ecosistema. El capítulo 8 se dedica así al estudio de técnicas de reforestación que garanticen la supervivencia de los plantones de pino silvestre sembrados en repoblaciones forestales, para lo cual nos hemos basado en los resultados obtenidos en capítulos previos. En efecto, los capítulos 5 y 6 ponen de manifiesto que la supervivencia de las plántulas es mayor al amparo de los matorrales, que muestran así un efecto facilitador para las plántulas de pino. Esto plantea la posibilidad de utilizar a los matorrales como plantas nodriza que incrementen la supervivencia de las plántulas y plantones en repoblaciones forestales, lo que contradice, en principio, los presupuestos clásicos de la selvicultura en España, que considera a la vegetación preexistente como una fuente de competencia con el plantón sembrado (Mesón y Montoya 1993, García-Salmerón 1995). En este capítulo se analiza una técnica de reforestación alternativa, de escaso impacto en el ecosistema, consistente en el uso de matorrales como plantas nodriza.

Con los apartados anteriores completamos el estudio de los factores ecológicos que determinan el reclutamiento poblacional del pino silvestre, delimitando las fases donde se producen las mayores pérdidas de potencial reproductivo. Sin embargo, la regeneración del bosque debe tener en cuenta al conjunto de especies que integran el estrato arbóreo, ya que aunque una de ellas pueda tener una regeneración efectiva, podría ser desplazada por otra con mayor capacidad de regeneración. De este modo, en el capítulo 9 analizamos la dinámica de sucesión de las especies arbóreas presentes en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza teniendo en cuenta el banco de juveniles actual, que supuestamente constituirán el bosque del futuro inmediato. No obstante, la dinámica de regeneración puede estar modulada por multitud de factores bióticos, desde microorganismos hasta vertebrados que, en su interacción con las plantas, pueden cambiar el sentido de la sucesión, bien directamente o bien alterando la competencia por los recursos (McBrien et al. 1983, Gray et al. 1987, Cantor y Whitham 1989, Bowers 1993, Read 1994, Clay 1997, Zamora et al. 1999). Entre ellos, la herbivoría por vertebrados sobre partes vegetativas de la planta es el factor más determinante para el desarrollo de los juveniles en estos bosques, tal y como se



pone de manifiesto en el capítulo 7, por lo que se le ha prestado especial atención a la hora de evaluar la dinámica de sucesión. Concluimos finalmente esta memoria de doctorado con una reflexión que, teniendo como base los resultados obtenidos, pondera la capacidad de regeneración de estos pinares bajo las actuales condiciones ecológicas de la montaña mediterránea.

### **1.5.- Areas de estudio**

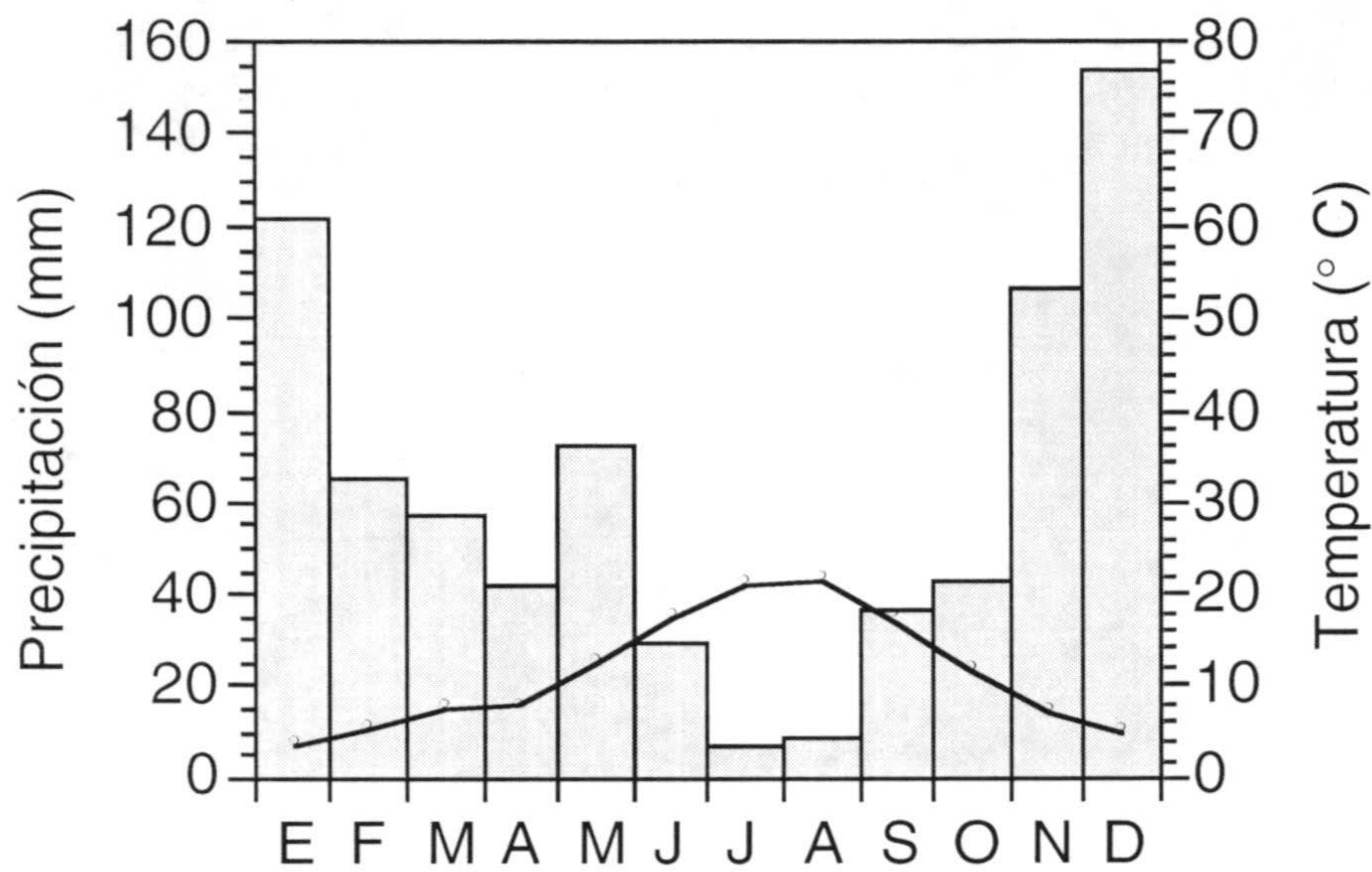
El presente trabajo se ha llevado a cabo durante 1995-1998 en bosques de pino silvestre, en su mayoría autóctonos, de Sierra Nevada y Sierra de Baza. En ambas sierras el clima es de tipo mediterráneo, con precipitaciones concentradas en el otoño e invierno y veranos muy secos (Capel-Molina 1981; ver Fig. 1.3). La nieve es frecuente durante los meses de invierno, pudiendo persistir incluso más de 2 meses. Los años de estudio estuvieron precedidos por una pertinaz sequía (1993-1995), mientras que la precipitación fue especialmente alta durante los años 1996 y 1997, siendo en estos casos también menor la sequía estival (Fig. 1.4). Todos los estudios se han realizado en estas sierras si bien se han utilizado diferentes localidades; las principales se detallan a continuación, aunque en algunos casos se realizaron experimentos en otros emplazamientos, indicándose en su momento.

#### **1.5.1.- Localidades de estudio en Sierra Nevada**

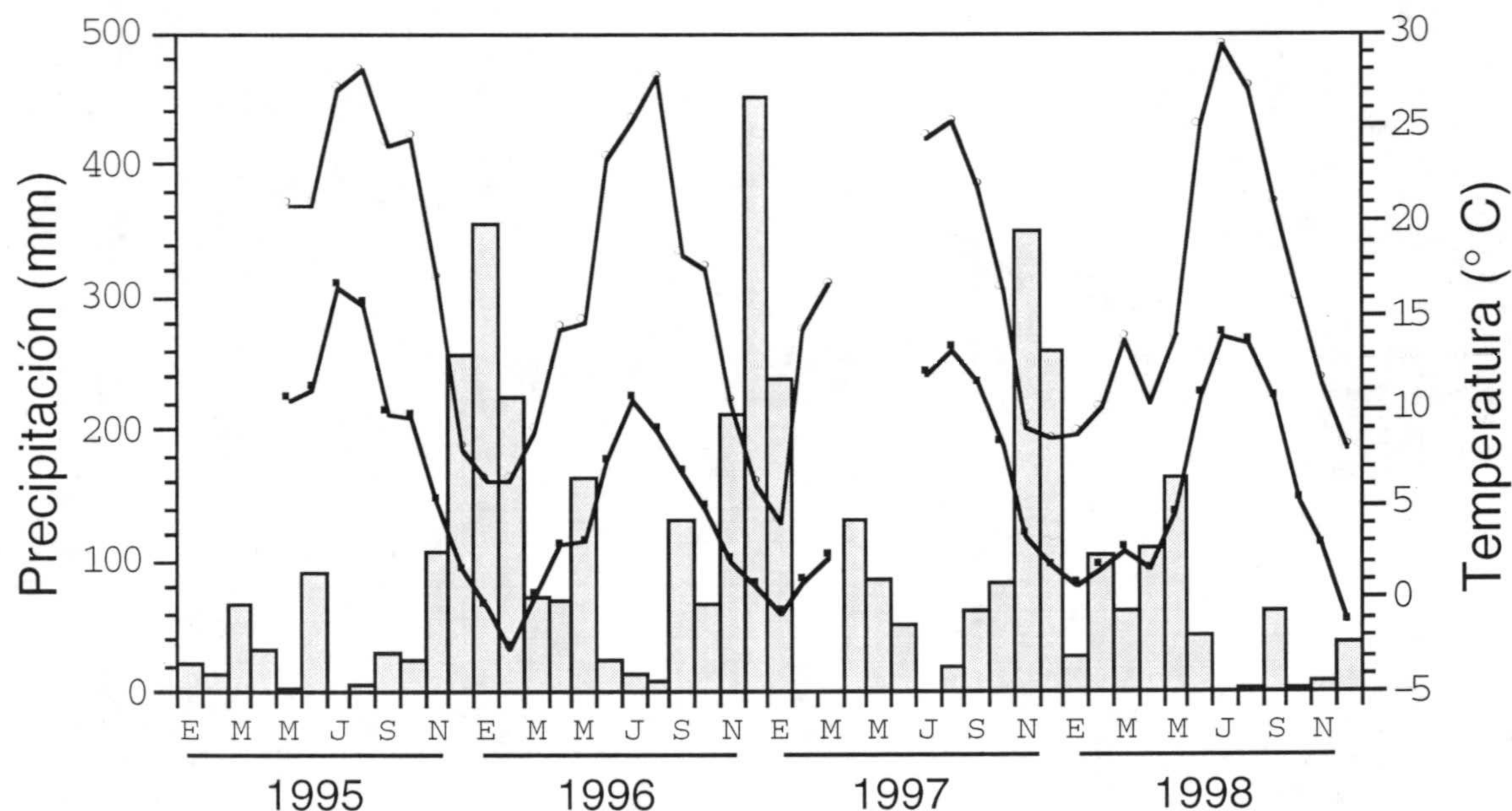
##### *Localidad 1, Barranco del Espinar (UTM 30SVG5905)*

En esta localidad el bosque de pino silvestre ocupa un amplio rango altitudinal, desde los 1900 m snm en su límite superior hasta los 1400 m snm en la zona inferior, donde su extensión se ve paulatinamente más restringida a ambos lados del cauce del arroyo que surca al barranco. La orientación general de toda la zona es N y NO. El sustrato es fundamentalmente carbonatado (básicamente calizas y, en menor medida, dolomías en las proximidades del Cerro del Tesoro), con afloramientos puntuales de filitas. La pendiente es marcada (en torno a 35°), si bien la complicada orografía permite la existencia de pequeños rellanos. Para los diferentes estudios realizados, el bosque se ha subdividido en dos parcelas: 1) parcela de bosque, donde el pinar ocupa la mayor extensión y presenta la mayor densidad de árboles (en torno a 1750 m snm, llamada bosque en lo sucesivo) y 2) parcela de límite forestal superior, donde la densidad de pinos es menor (en torno a 1900 m snm, límite forestal en lo sucesivo). Los táxones vegetales con mayor cobertura en ambas parcelas se mencionan en la Tabla 1.1. Ocasionalmente se consideró una tercera parcela en la zona de límite inferior del pinar, a 1550 m snm (parcela de límite inferior, en adelante).





**Figura 1.3.-** Precipitación y temperatura media registradas para cada mes en la estación meteorológica de La Cortijuela (situada en el área del Trevenque muy próxima a las localidades de estudio de Sierra Nevada) para el período 1989-1998.



**Figura 1.4.-** Precipitación y temperaturas (media de las máximas y media de las mínimas) registradas mensualmente en la estación meteorológica de La Cortijuela durante los años de estudio. Se aprecia cómo el año 1995 (651 mm) fue muy seco, los años 1996 y 1997 (1793 y 1283 mm respectivamente) fueron lluviosos, y 1998 fue de nuevo muy seco (632 mm). La temperatura no pudo registrarse durante algunos períodos, por lo que falta su representación en la gráfica. Para los



años 1993 y 1994 no hay registro continuo de la precipitación, si bien se pudo constatar un declive progresivo hasta alcanzar un máximo de sequía en 1995, patrón que fue general en toda la región.

#### *Localidad 2, Jardín Botánico de La Cortijuela (UTM 30SVG5804)*

El Jardín Botánico de La Cortijuela consiste en un área cercada de unas 8 ha, junto a la casa forestal del mismo nombre, situada en torno a 1685 m snm. La zona se localiza en el margen derecho de la cabecera del arroyo de Huenes, con orientación SO; no obstante, el valle es muy encajonado y, a pesar de esta orientación, presenta numerosos enclaves frescos. El sustrato es mayormente carbonatado (básicamente calizas y, en menor medida, dolomías), con afloramientos puntuales de filitas. La vegetación está constituida por individuos aislados de pino silvestre autóctonos, rodales de pino silvestre y laricio de repoblación, y encinas, con un sotobosque abundante de *Juniperus communis*, *J. oxycedrus*, *Salvia oxyodon*, *Genista cinerea*, *Prunus ramburii*, *Crataegus granatensis*, *Rosa* spp, *Berberis hispanica*, etc.

#### *Localidad 3, Loma de los Panaderos (UTM 30SVG5904)*

Zona situada entre el Jardín Botánico de La Cortijuela y el Barranco del Espinar, con sustrato constituido por calizas. La parcela de estudio se localiza en un área que ardió en 1983, ocupada en aquellos momentos por individuos autóctonos de pino silvestre mezclados con individuos repoblados de pinos silvestre y laricio. Hoy día esta zona, con una pendiente entre 10-35°, orientada al NO y situada en torno a 1825 m snm, se ha cubierto de forma espontánea con abundantes matorrales, predominando por su cobertura *Salvia oxyodon* y diversas especies de arbustos espinosos caducifolios como rosas (*Rosa* spp.), *Prunus ramburii*, *Crataegus granatensis* y *Berberis hispanica* (Tabla 1.1). En esta localidad, la Consejería de Medio Ambiente construyó en 1997 tres cercados de 3000 m<sup>2</sup> cada uno y separados entre sí unos 200 m, con una tela metálica de 1.5 m de altura que excluía el área encerrada del acceso de ungulados. Estos cercados se han utilizado para el desarrollo de diversos experimentos.

### **1.5.2.- Localidades de estudio en Sierra de Baza**

#### *Localidad 4, Boleta (UTM 30SWG1237)*

Loma con orientación NO en la que el bosque de pino silvestre se mezcla con un bosque natural de pino laricio, que lo reemplaza al descender en altitud. El sustrato está formado por calizas y la pendiente general es de 35°; puntualmente hay afloramientos de filitas en lugares de poca pendiente, donde se forman prados de herbáceas de extensión relativamente grande (centenares de m<sup>2</sup>). El sotobosque está constituido fundamentalmente por *Juniperus*



*communis*, *J. sabina*, *Prunus ramburii* y *Astragalus granatense* (Tabla 1.1). Para los diferentes estudios en esta localidad se han considerado dos parcelas, la de bosque o zona donde el pinar presenta mayor densidad (2000 m snm, llamada bosque en lo sucesivo), y la de límite forestal superior, situada por encima de la anterior (2150 m snm, llamada límite forestal en lo sucesivo). Ocasionalmente se consideró una tercera parcela, la de bosque de pino laricio, que se encuentra justo por debajo de la parcela de bosque de pino silvestre y constituye el límite forestal inferior de esta especie (1900 m snm, parcela de límite inferior).

	Barranco del Espinar		Boleta		Fonfría		Loma Panaderos
	Bosque	Lím for	Bosque	Lím for	Bosque	Lím for	
<u>Arboles</u>							
<i>Pinus sylvestris</i> (pino silvestre)	21.3	2.5	16.0	4.0	41.5	11.1	2.2
<i>Pinus nigra</i> (pino laricio)			4.8	0.4			
<i>Acer granatensis</i> (arce)	1.7		0.1				
<i>Taxus baccata</i> (tejo)	3.0						
<u>Arbustos &gt; 1 m altura</u>							
<i>Genista versicolor</i> (genista)	6.4	3.4					0.3
<i>Prunus ramburii</i> (endrino)	3.5	6.3	1.8	4.8			4.8
<i>Rosa</i> spp (rosas)	4.6	0.3	0.2		0.3		1.2
<i>Berberis hispanica</i> (agracejo)	11.6	9.3	4.8	6.1	4.7	3.6	3.1
Otros (†)	2.0	1.4					2.4
<u>Arbustos &lt; 1 m altura</u>							
<i>Juniperus communis</i> (enebro)	16.9	4.8	13.8	7.9	12.4	11.5	
<i>Juniperus sabina</i> (sabina)	11.8	1.0	19.6	28.3	3.2	6.0	
<i>Ononis aragonensis</i>	10.5	4.4	0.4	0.9	0.4	1.3	0.8
<i>Astragalus granatense</i>	0.1	2.6	6.4	0.1		0.3	
<i>Erinacea anthyllis</i>	3.9	12.5					2.0
<i>Vella spinosa</i>		5.5		2.5			
<i>Salvia oxyodon</i> (salvia)	0.2	9.5					28.3
Otros (*)	1.3	3.7	2.6	4.5	0.2	4.1	2.4
<u>Herbáceas</u>							
Suelo	11.7	5.5	3.6	3.0	1.9	3.1	14.7
Roca	11.6	22.4	38.2	28.4	62.7	55.9	36.4
	2.7	6.5	5.1	17.9	13.0	13.4	3.6

**Tabla 1.1.-** Estructura del hábitat en algunas de las localidades de estudio. Los números indican porcentaje de cobertura de cada especie, estimado mediante la realización de 10 transectos lineales por parcela de estudio, de 50 m de longitud, en los que se anotaba a intervalos de 1 m la naturaleza del contacto en sendos puntos localizados perpendicularmente a 1 m de distancia a cada lado del transecto (100 puntos por transecto, 1000 puntos en total). †Fundamentalmente *Amelanchier ovalis*, *Cotoneaster granatense*, *Crataegus granatensis* y *Lonicera arborea*. \*Fundamentalmente *Hormathophylla spinosa* y *Prunus prostrata*. Lim for = límite forestal. Entre paréntesis se da el nombre común de los táxones más mencionados en capítulos sucesivos.



#### *Localidad 5, Fonfría (UTM 30SWG1236)*

Barranco localizado en la cabecera del arroyo de Baúl, que presenta bosques de pino silvestre tanto en la ladera de umbría (con exposición NO) como en la de solana (con exposición SE), con una pendiente general en torno a 40°. El sustrato es carbonatado, constituido por calizas. En el conjunto de los estudios realizados se distinguieron tres parcelas: 1) bosque de la umbría, la zona con mayor densidad de arbolado (1900 m snm, llamada bosque en lo sucesivo); 2) parcela de límite forestal superior en la umbría (2150 m snm, llamada límite forestal en lo sucesivo); y 3) parcela de solana, en un bosque de pino silvestre situado frente a la zona de bosque de la umbría y a igual cota. En la umbría el pino silvestre es prácticamente el único árbol presente, mientras que en la solana también hay individuos de pino laricio. El sustrato y el sotobosque presentan las mismas características que en la localidad de Boleta (Tabla 1.1).

#### **1.6.- Notas previas sobre análisis estadísticos**

Los análisis estadísticos se han realizado mediante la utilización de alguno de los siguientes paquetes estadísticos: Statview 4.1 (Abacus Concepts Inc, 1992-94, Berkeley), JMP 3.1.5 (SAS Institute 1995, Cary) y SAS 6.12 (SAS Institute 1989-98, Cary). En los análisis paramétricos, los valores medios van seguidos del error estándar en todos los casos, lo que es igualmente aplicable a las gráficas. En el apartado "Material y métodos" de los siguientes capítulos se da información detallada sobre los análisis estadísticos utilizados en cada caso.



## CAPITULO 2.- DISPERSION DE SEMILLAS Y PREDACION PRE Y POST-DISPERSIVA

### 2.1.- INTRODUCCION

El reclutamiento de las poblaciones requiere la dispersión previa de las diásporas, convirtiéndose así este proceso en el puente de unión entre una generación y la siguiente. Los lugares a los que llegan las semillas pueden presentar distinta calidad para las siguientes fases del reclutamiento, ya que ofrecerán diferencias en cuanto a las condiciones de protección para las semillas ante sus predadores, la germinación, o la supervivencia de las plántulas. Por tanto, el proceso de dispersión afectará al tamaño de la población y a la capacidad de regeneración, ya que determina la disposición espacial de las semillas (Harper 1977).

El pino silvestre es una especie diseminada por el viento. Por consiguiente, el patrón de dispersión se caracterizará por dos hechos fundamentales (Fenner 1985, Willson 1992, Greene y Johnson 1993, Chambers y MacMahon 1994): por una parte, la dispersión primaria no estará dirigida hacia ningún microhábitat en particular; por otra, el patrón de dispersión seguirá una curva con máxima concentración de semillas en las proximidades del árbol focal, decreciendo monotónicamente con la distancia al mismo. La dispersión, sin embargo, puede sufrir la interferencia de los predadores de semillas, que pueden reducir considerablemente el número de propágulos disponibles para el inicio de la fase de reclutamiento. De hecho, valores de predación próximos al 100% se han registrado en numerosos estudios tanto por depredadores pre- como postdispersivos (revisado en Janzen 1971, Crawley 1992, Hulme 1993, 1998), lo que puede tener un profundo efecto en la dinámica de reclutamiento tanto de la especie consumida (Goldberg 1985, Traveset 1994, Yates et al. 1995, Bate et al. 1998, Edwards y Crawley 1999, Calvo-Irabién e Islas-Luna 1999) como de la comunidad en su conjunto (Brown y Heske 1990, Samson et al. 1992, Guo et al. 1995, Hoffmann et al. 1995, Asquith et al. 1997, Green et al. 1997, Marone et al. 1998).

El patrón de dispersión de las semillas puede ser alterado tanto cuantitativa como cualitativamente por los predadores (Harper 1977, Crawley 1992, Hulme 1993). De este modo, en el caso de que la predación sea predispersiva, los predadores originarán una disminución de la cantidad de semillas dispersadas, pero no alterarán el patrón de deposición. Por el contrario, en el caso de que la predación sea postdispersiva, los predadores alterarán tanto la cantidad como la pauta de deposición, afectando así al patrón espacial de reclutamiento. Al mismo tiempo, la dispersión de las semillas puede condicionar el patrón de forrajeo de los predadores, ya que éstos pueden seleccionar las áreas de búsqueda según



factores dependientes de la dispersión tales como la densidad de semillas (Hulme 1994, Willson y Whelan 1990, Lott et al. 1995, Cardina et al. 1996), estructura espacial del hábitat (Willson 1988, Myster y Pickett 1993, Vander Wall 1994, Boman y Casper 1995, Hulme 1997, Wurm 1998) o distancia a la fuente productora (Webb y Willson 1985, Schupp 1988, Schupp y Frost 1989, Traveset 1990, Notman et al. 1996). De este modo, dispersión y predación son dos procesos interrelacionados que pueden influirse mutuamente, y por tanto un conocimiento adecuado de la distribución de semillas disponibles para la germinación requiere el estudio simultáneo de ambos (Louda 1989, Crawley 1992). Su análisis es además crucial para entender la dinámica de reclutamiento, ya que todos los procesos posteriores a la germinación se verán afectados por el número de semillas y su distribución tras los eventos de dispersión y predación (Herrera et al. 1994, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995).

En los pinares autóctonos de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza habita gran número de predadores de semillas pertenecientes a distintos grupos animales. Entre los roedores, el más común es el ratón de campo *Apodemus sylvaticus*, un importante consumidor de semillas, incluidos los piñones (Montgomery y Gurnell 1985, Castells y Mayo 1993). Las aves que potencialmente consumen piñones tanto antes como después de la dispersión son muy abundantes, como el piquituerto (*Loxia curvirostra*), pinzones (*Fringilla coelebs* y *F. montifringilla*), escribanos (*Emberiza* spp), páridos (*Parus* spp), verderón (*Carduelis chloris*), lúgano (*Carduelis spinus*), perdiz (*Alectoris rufa*), etc. (Vaartaja 1950, Heikkilä 1977 [citado en Nystrand 1998], Senar 1981, Lescourret y Genard 1986, Benkman 1993). Finalmente, los insectos también pueden consumir semillas de pino, incluido el silvestre, antes y después de la dispersión (Acherar et al. 1984, Turgeon et al. 1994, Nystrand 1998). Esta gran variedad de posibles predadores, junto con la escasa extensión de estos pinares, hace sospechar que la predación de semillas pueda ser un factor biótico capaz de limitar el reclutamiento de nuevas plántulas de pino silvestre. De hecho, el efecto de los predadores puede ser particularmente drástico cuando el área de distribución de la especie atacada consiste en rodales aislados y de pequeño tamaño en comparación con poblaciones de mayor extensión (Nilsson y Wästljung 1987, Wästljung 1989, Santos y Tellería 1994, 1997, Asquith et al. 1997, Jules 1998), lo que puede repercutir en un menor reclutamiento de plántulas en los rodales más pequeños (Santos y Tellería 1997).

En este capítulo se estudia la producción y dispersión de semillas de pino silvestre, y el impacto que los predadores tienen en la abundancia y distribución de las semillas. El estudio se desarrolla siguiendo tanto metodologías observacionales como experimentales, y se llevó a cabo en el Barranco del Espinar (Sierra Nevada) durante 1996 y 1997, y en Boleta



(Sierra de Baza) en 1997. Los objetivos concretos que se plantean son 1) determinar el patrón de dispersión de las semillas, 2) cuantificar el grado en que los predadores de semillas reducen el número de semillas y 3) analizar la variación espacio-temporal de la predación.

## **2.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **2.2.1.- Producción inicial de semillas**

La proporción de semillas sanas y vanas por piña se muestreó en la localidad de Barranco del Espinar en 1996 y 1997. Para ello, en Enero de cada año se recolectaron piñas sanas de 11 árboles escogidos al azar, y se dejaron abrir individualizadas en laboratorio. Posteriormente se contabilizó el número de semillas por piña, para lo cual hubo que golpearlas vigorosamente contra una superficie dura (15 piñas por árbol en 1996, 4231 semillas contabilizadas; 10 piñas por árbol en 1997, 1533 semillas contabilizadas), anotando el número de semillas sanas y vanas.

### **2.2.2.- Predación predispersiva**

Se identificaron dos fuentes de predación predispersiva durante la maduración de las piñas: el piquituerto y la larva del microlepidóptero *Cydia conicolana* (Tortricidae). El piquituerto se alimenta de los piñones en maduración cortando las piñas y manipulándolas en los pinos y, una vez vacías, las deja caer directamente bajo la copa del árbol. Su efecto como depredador se evaluó estableciendo de manera permanente 3 cuadrados de muestreo de 1 m<sup>2</sup> de superficie bajo la copa de 12 pinos adultos tanto en la parcela de límite forestal como en la parcela de bosque. Los cuadrados se revisaron cada 15 días durante 1995 (cosecha que corresponde a las semillas que se dispersaron durante 1996) y 1996 (cosecha que corresponde a las semillas que se dispersaron durante 1997), recogiendo y anotando el número y tipo (depredado o intacto) de los conos encontrados. Los conos recogidos durante Noviembre y Diciembre se dejaron abrir en laboratorio (agrupados por cuadrado y muestreo), y posteriormente se contabilizó el tipo de semillas que contenían con objeto de evaluar el número de semillas sanas que quedaban en las piñas tras el manejo por el piquituerto; las piñas recolectadas antes de Noviembre no se consideraron para esta estima ya que, al contener semillas inmaduras, eran irrelevantes desde el punto de vista de la dispersión.

La larva del microlepidóptero horada las piñas consumiendo parte de sus piñones, y su actividad es fácilmente reconocible por los excrementos acumulados en la superficie de las piñas. La intensidad de predación se muestreó durante Enero recogiendo conos de árboles elegidos al azar. Las piñas recolectadas se examinaron en laboratorio anotando el número de



piñas sanas y atacadas (14 árboles en 1996, 4100 conos muestrados; 16 árboles en 1997, 2003 conos muestrados).

Adicionalmente, pudimos observar algunas especies de aves como el lúgano y varias especies de páridos (carbonero garrapinos *Parus ater* y herrerillo capuchino *P. cristatus*) que actuaban como predadores predispersivos justo en el momento en que las piñas se abrían. Estas aves se colgaban de las piñas y extraían los piñones de las escamas recién abiertas, eliminando el ala, que caía por tanto al suelo (ver Lescourret y Genard 1986 para una observación similar). La predación predispersiva por ellas ocasionada se registró contando el número de alas sin piñón en relación al número total de semillas que aparecieron en las bandejas colectoras utilizadas para el muestreo de lluvia de semillas (ver abajo), asumiendo por tanto que las alas sin semilla correspondían a semillas predadas por estas aves. Este procedimiento se justifica por dos razones. En primer lugar, de las 5784 semillas contadas a partir de conos vigorosamente golpeados con objeto de determinar la producción inicial de semillas (ver arriba), sólo se obtuvieron 8 alas que cayeron sin su semilla. Por tanto, podemos asumir que las semillas caerán generalmente con su ala a no ser que un agente biológico las elimine. En segundo lugar, si bien las piñas atacadas por el microlepidóptero pueden contener alas sin semilla (por haber sido ésta consumida), generalmente las alas sufren también daños, diferenciándose claramente de aquellas separadas por la actividad de los páridos y lúganos (observación personal) y, en cualquier caso, la predación por el microlepidóptero fue muy baja en los dos años de estudio (ver Resultados).

### **2.2.3.- Lluvia de semillas**

La lluvia de semillas se muestreó en el Barranco del Espinar en 1996 y 1997. Para ello se utilizaron trampas colectoras de semillas de 425 cm<sup>2</sup>, cubiertas con una malla de tela metálica de 1.1 cm de luz con objeto de evitar la predación de las semillas recogidas. Las bandejas colectoras se colocaron en 12 estaciones de muestreo en la parcela de límite forestal y 12 en la parcela de bosque. En cada estación de muestreo se consideraron los siguientes microhábitats: 1) Pino, bajo la copa de un individuo adulto de pino; 2) Suelo, en los espacios abiertos entre la vegetación y 3) Matorral, bajo la copa de matorrales, fundamentalmente enebro *Juniperus communis*, agracejo *Berberis hispanica* y endrino *Prunus ramburii*. En cada microhábitat se colocaron 4 bandejas por estación de muestreo, y para el caso de los microhábitats Matorral y Suelo las bandejas se repartieron al azar a una distancia entre 5 y 15 m del borde de la copa del pino focal. El contenido de las bandejas se muestreó cada 15 días durante el período de dispersión (de Febrero a Abril), retirándolo en cada muestreo y anotando el número y tipo de piñones (sanos, vanos y predados; estos últimos estaban



representados por alas sin piñón y corresponden básicamente a la predación por parte de páridos y lúganos justo en el momento de apertura de las piñas).

#### **2.2.4.-Predación postdispersiva**

##### *Experimento #1*

En 1996 se llevó a cabo un experimento en la localidad de Barranco del Espinar con objeto de determinar la magnitud de la predación postdispersiva, su distribución espacial entre parcelas (límite forestal y bosque) y microhábitats, y la capacidad de los predadores para seleccionar semillas sanas frente a las vanas. Para ello se escogieron aleatoriamente 10 estaciones de muestreo en cada parcela, y en cada una de ellas se seleccionaron los mismos microhábitats en los que se muestreó la lluvia de semillas. En cada uno de estos microhábitats se colocaron, por estación de muestreo, dos grupos de 5 semillas libres al acceso de todos los predadores y un grupo de 5 semillas excluido de los predadores con una cubierta de tela metálica de 1.1 cm de luz de malla (tratamiento control, en adelante). Los microhábitats elegidos en cada estación de muestreo se encontraban como mínimo a 10 m uno de otro y, dentro de un mismo microhábitat, los puntos de aporte se localizaron al menos a 1 m de distancia entre sí. Las 5 semillas de cada punto de aporte se colocaron sobre placas de Petri de 9 cm de diámetro, que estaban fijadas al suelo con clavos, enterradas hasta enrasar con la superficie del suelo y rellenas con sustrato del microhábitat en cuestión. Las semillas utilizadas provenían de un conjunto de semillas que se recolectaron ese mismo año antes de la dispersión, y que contenía un 62.7% de semillas sanas y un 37.3% de semillas vanas (estimado en laboratorio). A las semillas se les quitó previamente el ala para reducir pérdidas abióticas. Las estaciones de muestreo se revisaron a los 7 y a los 20 días tras el inicio del experimento, tomando nota de las pérdidas y del tipo de semillas que quedaron tras la predación (sanas o vanas). Los datos mostrados corresponden, sin embargo, sólo al muestreo a los 7 días (del 5 al 12 de Abril) ya que las pérdidas abióticas en los controles se incrementaron considerablemente a los 20 días, las pérdidas por predación a los 7 días fueron muy altas, representando el 80.7% de las registradas a los 20 días, y los patrones de pérdida de semillas entre tratamientos fueron similares a los 7 y 20 días.

##### *Experimento #2*

Siguiendo el mismo procedimiento, en 1997 se desarrolló un experimento en el que además de estudiar la magnitud de la predación y su distribución espacial entre parcelas y microhábitats, se analizaba el tipo de predadores postdispersivos así como la dimensión espacial de la predación a escala amplia, para lo cual el experimento se llevó a cabo



simultáneamente en el Barranco del Espinar (Sierra Nevada) y en Boleta (Sierra de Baza). Para ello se establecieron los siguientes tratamientos: 1) Control, como en el caso anterior, aporte de semillas con exclusión de los predadores mediante tela metálica y la adición, además, de un insecticida microgranulado alrededor de la placa de Petri; 2) Insectos, semillas protegidas con tela metálica pero sin insecticida, permitiendo el acceso de los insectos; 3) Aves, semillas colocadas en placas de Petri fijadas con clavos al extremo de una estaca de madera previamente hincada en el suelo, quedando la placa a una altura de unos 30 cm; la placa se rellenaba posteriormente con sustrato dejando una depresión en el centro para evitar la caída de las semillas; 4) Roedores, semillas cubiertas con un túnel de 20 cm de largo y 3 de altura elaborado con tela metálica, evitando así el acceso de las aves, y con insecticida alrededor de la placa para evitar el acceso de los insectos; 5) Todos, como en 1996, semillas accesibles a todos los predadores.

El insecticida utilizado fue clorpirifos al 5% (p/p, CHAS® 5G, Agrodan), usado a la máxima dosis agronómica recomendada. La tela metálica empleada en las exclusiones fue de 1.1 cm de luz de malla. La efectividad de los tratamientos aplicados se comprobó durante la recogida de datos según los restos dejados por distintos tipos de predadores (excrementos y fragmentos de semillas de distinto tipo dependiendo de que fuesen aves o roedores). En cada punto de aporte se colocaron 5 semillas sanas, y hubo una réplica de cada tratamiento experimental por estación de muestreo (n=10). El experimento duró 7 días, pues los datos de 1996 indicaban que en este tiempo la mayor parte de las semillas eran retiradas. Se realizaron dos pruebas en cada una de las localidades, separadas un mes una de otra (del 3 al 10 de Abril y del 9 al 16 de Mayo). Sin embargo, la primera prueba de Boleta fue seriamente dañada por una fuerte tormenta, y se ha excluido de los análisis.

#### **2.2.5.- Muestreo observacional de abundancia de semillas tras la predación**

Durante los dos años de estudio se muestreó en la localidad de Barranco del Espinar el número de semillas sanas, vanas y predadas que se encontraban en el suelo a finales del invierno, una vez que había pasado el pico más intenso de dispersión. Para ello, se establecieron cuadrados de muestreo (de 2 a 5 m<sup>2</sup> de superficie) en las dos parcelas (límite forestal y bosque), contabilizando las semillas de cada tipo que quedaban dentro de estas áreas. En ninguno de los dos años llovió o nevó en los 8 días anteriores al muestreo, por lo que se considera que en el muestreo se recoge sobradamente la actividad de todos los predadores. En 1996 la nieve cubría prácticamente toda la superficie de la zona de estudio en el momento de la toma de datos, y los puntos de muestreo (24 en el límite forestal y 24 en el bosque, totalizando 628 semillas contadas) se establecieron exclusivamente sobre la nieve, un sustrato en el que las



semillas de pino son muy conspicuas. En 1997 la cobertura de nieve fue menor, y los puntos de muestreo pudieron establecerse tanto en áreas con nieve (13 en el límite forestal y 17 en el bosque, con un total de 2589 semillas contabilizadas) como en áreas sin cobertura de nieve, que se localizaban exclusivamente bajo la copa de pinos adultos (20 puntos de muestreo y 1794 semillas contadas, sin distinción entre parcelas). La predación registrada en estos muestreos corresponde a predadores postdispersivos, ciertos predadores predispersivos (páridos y lúgano) y, en muy poca proporción, podría también estar representada la larva del microlepidóptero.

### **2.2.6.- Análisis de datos**

Todos los muestreos observacionales se han analizado con pruebas no paramétricas (pruebas de Kruskal-Wallis y de Mann-Whitney). Para la predación por el piquituerto, se ha agrupado el contenido de los 3 puntos de muestreo emplazados bajo cada árbol, y los análisis se han realizado con los conos encontrados por m<sup>2</sup>. Del mismo modo, para la lluvia de semillas se ha agrupado el contenido de las 4 bandejas que había en cada microhábitat por estación de muestreo, y los análisis se han realizado con las semillas por m<sup>2</sup> considerando sólo las sanas.

La predación postdispersiva se analiza con una tabla de contingencia multivariante en la que se examina simultáneamente el efecto de la parcela (bosque y límite forestal), del microhábitat y del tipo de predador en la pérdida de semillas, que se considera una variable nominal con 6 niveles (0, 1, 2, 3, 4 ó 5 semillas perdidas). El análisis se realizó inicialmente con las interacciones; sin embargo, cuando éstas fueron no significativas, se eliminaron y se repitió el análisis, uniendo sus grados de libertad a los del error (Zar 1996). Cuando un factor con más de dos niveles fue significativo tras el análisis de contingencia, las diferencias entre niveles se localizaron mediante una comparación *a posteriori* utilizando las pruebas de Nemenyi (para datos balanceados) o de Dunn (para datos no balanceados, Zar 1996), previa aplicación de la prueba de Kruskal-Wallis.

## **2.3.- RESULTADOS**

### **2.3.1.- Producción inicial de semillas**

La proporción inicial de semillas llenas en conos sanos fue de 67.2±1.3% en 1996 y 59.8±2.5% en 1997, siendo el resto vanas. El número de semillas llenas por cono fue de 17.2±0.8 en 1996 y 8.1±0.6 en 1997.



### 2.3.2.- Predación predispersiva

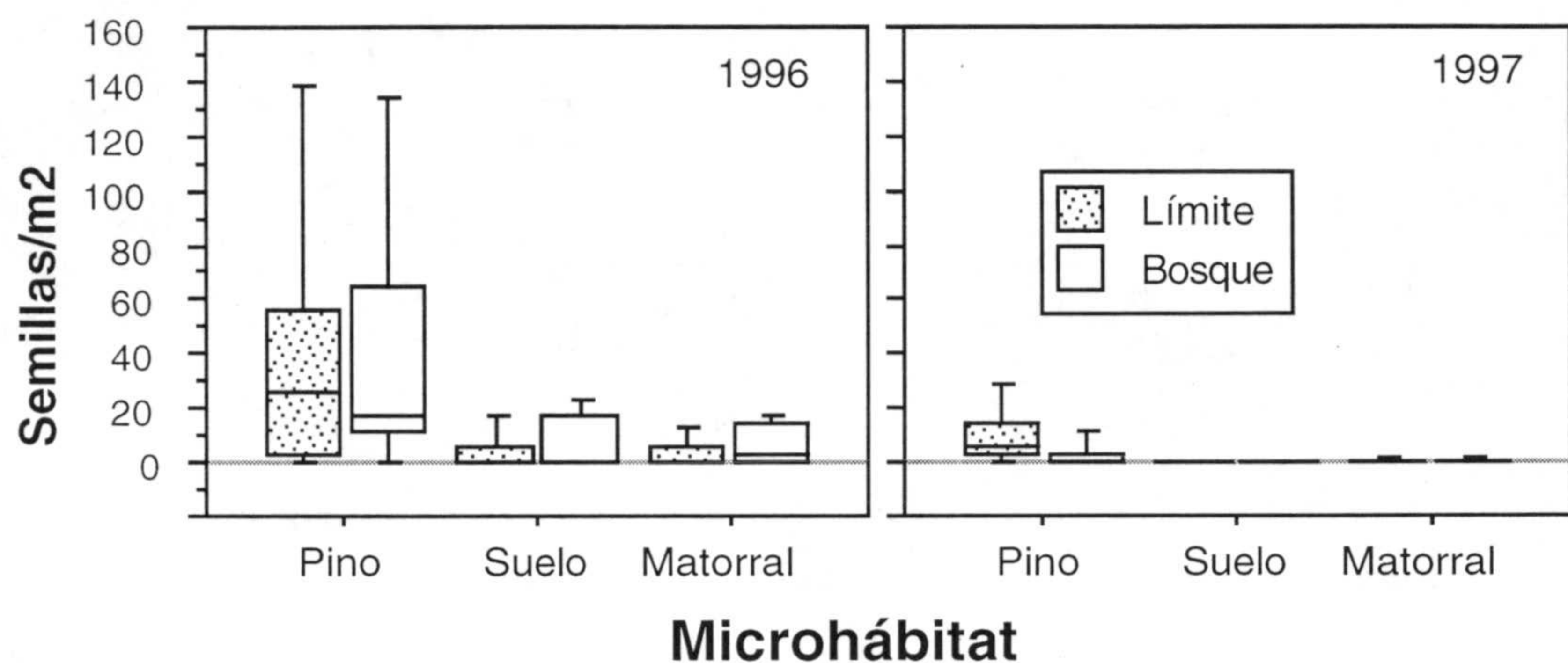
En 1995 se encontraron  $10.9 \pm 2.2$  conos/m<sup>2</sup> atacados por piquituerto en los cuadrados de muestreo, mientras que en 1996 la intensidad de ataque fue menor, con  $1.7 \pm 0.9$  piñas/m<sup>2</sup>, no existiendo diferencias entre parcelas (límite forestal y bosque) en ninguno de los dos años (prueba de Mann-Whitney, ns). De estas piñas, el piquituerto dañó casi todas, pues sólo el 6.2% cayeron intactas al suelo en 1995 y ninguna en 1996. Por otra parte, de los conos recogidos en Noviembre y Diciembre, sólo hubo  $0.30 \pm 0.15$  semillas sanas por cono en 1995 y ninguna en 1996. Por tanto, la predación de semillas por el piquituerto se ha estimado para cada año multiplicando el número de conos recogidos en 1 m<sup>2</sup> por el número medio de semillas sanas que contenían los conos, resultando en  $188.2 \pm 37.8$  semillas sanas/m<sup>2</sup> en 1995 y  $13.8 \pm 7.7$  en 1996. Por su parte, la larva de *Cydia conicolana* atacó al  $11.4 \pm 3.0\%$  de las piñas en 1996 y al  $3.7 \pm 0.9\%$  en 1997.

De las semillas recogidas en las bandejas colectoras, el 16.2% en 1996 y el 51.2% en 1997 estaban predadas, lo que corresponde básicamente a la predación por páridos y lúganos. En ambos años la proporción de semillas sanas y vanas recogidas en las trampas de semillas cambió con respecto a la proporción encontrada en los conos (1996: 62.7% sanas y 37.3% vanas en las bandejas colectoras, 67.2% sanas y 32.8% vanas en las piñas; 1997: 27.4% sanas y 72.6% vanas en las bandejas colectoras, 59.8% sanas y 40.2% vanas en las piñas), siendo las diferencias marginalmente significativas para 1996 ( $\chi^2=2.96$ , gl=1,  $p<0.1$ ) y significativas para 1997 ( $\chi^2=43.07$ , gl=1,  $p<0.0001$ ).

### 2.3.3.- Lluvia de semillas

La mayor parte de las semillas sanas se dispersaron directamente bajo la copa de los árboles en los dos años y en las dos parcelas (Fig. 2.1), mientras que a los otros microhábitats llegó un número bajo pero similar de semillas. Por otra parte, la lluvia de semillas fue, en conjunto, superior en 1996 que en 1997 ( $18.9 \pm 4.9$  semillas sanas/m<sup>2</sup> y  $2.3 \pm 0.7$ , respectivamente, prueba de Mann-Whitney,  $Z=4.88$ ,  $n=140$ ,  $p<0.0001$ ).





**Figura 2.1.-** Número de semillas sanas/m<sup>2</sup> en los diferentes microhábitats en la localidad de Barranco del Espinar. La figura indica la mediana (barra horizontal) y los percentiles 10, 25, 75 y 90. Hubo diferencias entre microhábitats en los dos años y en las dos parcelas (bosque y límite forestal). Todas las comparaciones se realizaron con la prueba de Kruskal-Wallis (H=10.22 a 29.62, gl=2, p desde 0.006 a <0.0001).

#### 2.3.4.- Predación postdispersiva

En 1996 (experimento #1) el porcentaje de semillas perdidas en el tratamiento de acceso a los predadores fue, en conjunto, considerablemente superior al tratamiento control (61.2% frente a 12.2%, parcelas y microhábitats unidos), existiendo diferencias significativas entre tratamientos pero no entre parcelas o microhábitats (Tabla 2.1, Fig. 2.2). Por otra parte, la proporción inicial de semillas sanas frente a vanas (62.7% y 37.3% respectivamente) cambió tras la actividad de los predadores (44.8% y 55.2% respectivamente,  $\chi^2=21.10$ , gl=1,  $p<0.001$ ), indicando que los predadores seleccionaron activamente las semillas sanas y rechazaron las vanas.

En 1997 (experimento #2) los valores de pérdida de semillas en las placas con acceso para todos los predadores variaron desde el 80% (primera prueba en Barranco del Espinar, valores de parcela y microhábitat unidos) hasta el 96% (Boleta). En conjunto, no hubo diferencias significativas entre la primera y segunda prueba en el Barranco del Espinar (prueba de Mann-Whitney,  $Z=0.36$ ,  $n=584$ ,  $p>0.05$ ). El único factor que ofreció diferencias significativas en las dos localidades fue el tratamiento (tipo de predador), mientras que ni la parcela ni el microhábitat tuvieron un efecto significativo (Tabla 2.2). Roedores y aves fueron los agentes predadores de semillas, mientras que los insectos no consumieron semillas (Fig. 2.3)

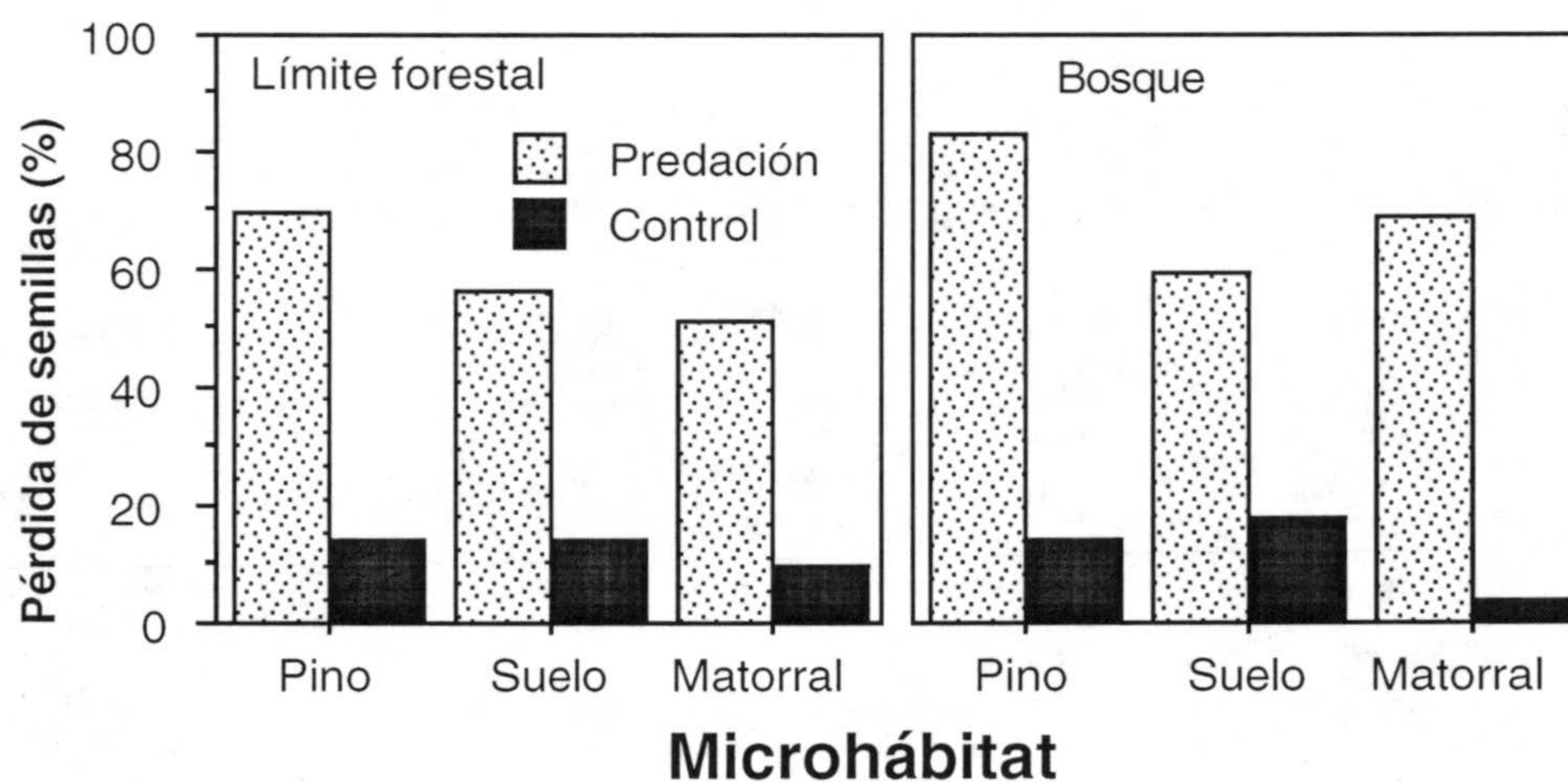


Fuente	gl	$\chi^2$ de Wald	p
Parcela	5	4.39	0.4950
Microhábitat	10	12.70	0.2407
Tratamiento	5	11.78	0.0379
Modelo	20	108.12	<0.0001

**Tabla 2.1.-** Resumen del análisis de contingencia multivariante para el efecto de los diferentes factores en la pérdida de semillas en el experimento #1 de predación postdispersiva (1996). El tratamiento se refiere al tipo de predador (control frente a acceso a todos los predadores).

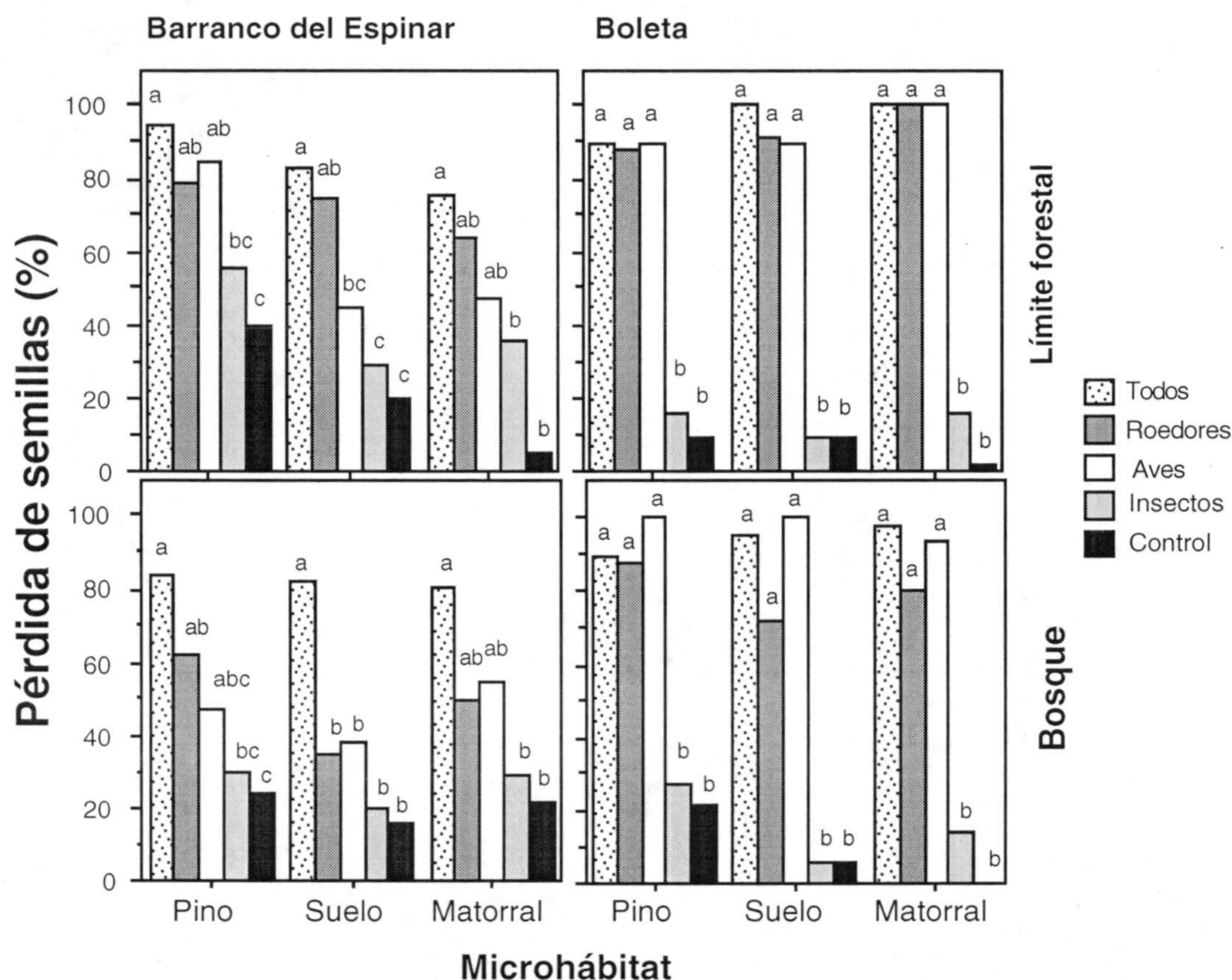
Fuente	gl	Barranco del Espinar				Boleta	
		Prueba 1		Prueba 2		$\chi^2$ Wald	p
		$\chi^2$ Wald	p	$\chi^2$ Wald	p		
Parcela	5	9.20	0.1014	8.50	0.1307	5.35	0.3746
Microhábitat	10	14.50	0.1516	16.23	0.0933	9.36	0.4985
Tratamiento	20	74.78	<0.0001	80.15	<0.0001	82.36	<0.0001
Modelo	35	142.31	<0.0001	154.40	<0.0001	345.84	<0.0001

**Tabla 2.2.-** Resumen del análisis de contingencia multivariante para el efecto de los diferentes factores en la pérdida de semillas en el experimento #2 de predación postdispersiva (1997). El tratamiento se refiere al tipo de predador (control, roedores, aves, insectos y acceso a todos los predadores).



**Figura 2.2.-** Pérdida de semillas registrada en 1996 en la localidad de Barranco del Espinar en el experimento #1 de predación postdispersiva.



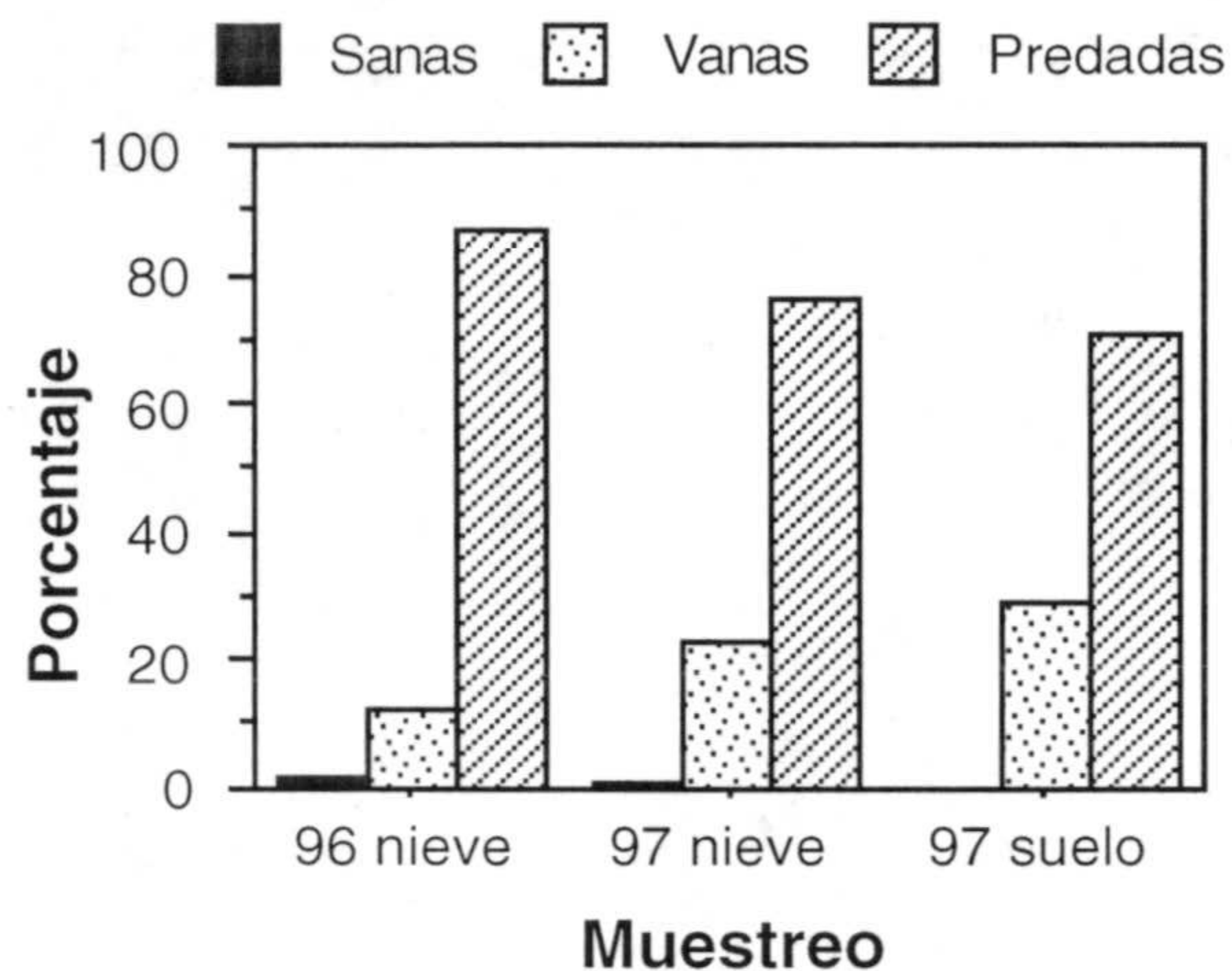


**Figura 2.3.-** Pérdida de semillas registrada en 1997 en el experimento #2 de predación postdispersiva. Para la localidad de Barranco del Espinar se han unido los datos de la primera y segunda prueba al no existir diferencias entre ellas (tamaño de muestra de 16 a 20). En Boleta se utilizan sólo los datos de la segunda prueba (n=10). Las comparaciones *a posteriori* entre las fuentes de pérdida de semillas se han realizado para cada microhábitat utilizando la prueba de Nemenyi (para datos balanceados) o de Dunn (para datos no balanceados).

### 2.3.5.- Muestreo observacional de abundancia de semillas tras la predación

La mayor parte de las semillas encontradas en los muestreos sobre nieve y suelo estaban predadas (Fig. 2.4), mientras que sólo una pequeña proporción (del 0.2 al 0.6%) estaban sanas. Por otra parte, el porcentaje de semillas sanas, vanas o predadas encontrado en los muestreos sobre nieve en 1997 no difirió significativamente del encontrado en las zonas sin nieve (prueba de Mann-Whitney, n=50, U=335.5, 339.0 y 357.5, respectivamente;  $p > 0.05$  en todos los casos), lo que indica que los predadores encontraron las semillas sanas independientemente de que el sustrato fuese más o menos críptico. Además, no hubo diferencias entre parcelas (límite forestal frente a bosque) en la proporción de semillas sanas para ninguno de los dos años (prueba de Mann-Whitney, U=289.00, n=48 para 1996; U=117.5, n=30 para 1997;  $p > 0.05$  en ambos casos).





**Figura 2.4.-** Porcentaje de los tipos de semillas (sanas, vanas y predadas) encontradas en los muestreos sobre nieve y en porciones de suelo sin nieve (localizadas bajo la copa de los pinos) en 1996 y 1997.

## 2.4.- DISCUSION

### *Dispersión de semillas*

Los valores de lluvia de semillas registrados en este estudio son considerablemente inferiores a los valores promedio dados para masas forestales de pino silvestre del norte de Europa (10 semillas sanas/m<sup>2</sup> y año como promedio frente a valores de 100 semillas, ver Koski 1991). Además, los resultados muestran que las semillas se dispersan fundamentalmente bajo la copa de los árboles productores, por lo que la disponibilidad de semillas para colonizar nuevas áreas se verá limitada tanto por la baja producción como por el patrón de dispersión.

Una vez que las semillas han alcanzado el suelo, diferentes agentes abióticos tales como la lluvia y el viento pueden redistribuir las semillas depositadas sobre el suelo, acumulándolas preferentemente alrededor de arbustos que actúan como barreras (Chambers y McMahon 1994, Russell y Schupp 1998). No obstante, se ha documentado que la dispersión secundaria de semillas aladas de distintas especies de pinos es de escasa magnitud (Vander Wall y Joyner 1998), quedando pronto atrapadas entre su propia hojarasca o la de otras especies. Del mismo modo, los movimientos de semillas aladas sobre nieve, otro sustrato que puede ser común durante el período de dispersión del pino silvestre, se consideran igualmente de poca importancia (Greene y Johnson 1997). Además, el escaso tiempo disponible entre la dispersión y la germinación (que se inicia a mediados de Abril), así como la alta y rápida tasa de predación, hacen sospechar que la posible redistribución de semillas sea de escasa magnitud. De este modo, es de suponer que la mayor parte de las semillas permanezcan en torno a los árboles adultos tras la dispersión, de modo que la capacidad de dispersión está muy limitada.



### *Magnitud de la predación*

Las pérdidas de semillas ocasionadas por distintos predadores fueron muy elevadas a lo largo de diferentes fases del ciclo de maduración de la semilla. En primer lugar, las piñas son consumidas durante el período de maduración por la larva del microlepidóptero y, fundamentalmente, por el piquituerto, que constituye un factor de mortalidad importante de las semillas de muchas pináceas (Benkman 1993). Considerando la cantidad de semillas ingeridas por el piquituerto y los valores de lluvia de semillas, podemos estimar que este ave depredó más del 80% de las semillas sanas cada año (semillas consumidas/[semillas consumidas + lluvia de semillas]). Posteriormente, una vez que las semillas estaban ya maduras, los páridos y lúganos consumieron hasta el 51% de las semillas que sobrevivieron al ataque de los piquituertos. Tras la dispersión, el pino silvestre aún pierde gran cantidad de semillas, siendo el ratón de campo y diversas aves los agentes predadores (Fig. 2.3). Estas pérdidas pueden considerarse, además, definitivas, ya que generalmente representan el consumo *in situ* de las semillas. El ratón de campo es el único vertebrado de la zona que puede presentar el hábito de almacenamiento de semillas de pino silvestre en despensas (las semillas probablemente resulten muy pequeñas para el arrendajo *Garrulus glandarius*) pero, en el caso de producirse, estos acúmulos los realizan en el interior de las madrigueras, a profundidades tales que impedirían el establecimiento de las plántulas (Montgomery y Gurnell 1985). Los valores de predación postdispersiva alcanzados (hasta el 96%) son incluso superiores a los mostrados por estudios anteriores con coníferas (Gashwiler 1967, 1970, Radvanyi 1970, Acherar et al. 1984, Johnson y Fryer 1996); ocasionalmente se han registrado niveles de predación del 100% para semillas de pino silvestre en áreas septentrionales, si bien se trata de valores puntuales y simultáneos con otros muy inferiores (hasta el 0%; Nystrand 1998).

Tanto los predadores pre- como los postdispersivos mostraron capacidad de consumir preferentemente las semillas sanas (ver Vander-Wall y Balda 1977, Senar 1981, Jordano 1990 para resultados similares), incrementando su efecto negativo sobre la capacidad de reproducción del pino silvestre. Además, tras la dispersión los predadores encontraron casi todas las semillas con independencia del camuflaje que podía ofrecer el sustrato (Fig. 2.4). Esto podría estar determinado por la capacidad del ratón de campo de localizar el alimento mediante el olfato (Jennings 1976), mientras que en sustratos donde las semillas estén más camufladas éstas serán menos localizadas por las aves, dependientes de la vista (e.g. Nystrand y Granström 1997). Como resultado final, una proporción de partida en torno al 60% de semillas sanas encontrada en las piñas se reduce hasta valores de 0.2% al 0.6% en las semillas encontradas en el suelo después de los eventos de predación (Fig. 2.4).



### *Constancia espacio-temporal de la predación*

La proporción de semillas perdidas debido a la actividad de los diferentes predadores fue similar en los diferentes microhábitats (Tablas 2.1 y 2.2). Estos resultados contrastan con la mayor parte de los estudios de predación postdispersiva, en los que generalmente se encuentra un incremento de la predación bajo o cerca de los matorrales (Bartholomew 1970, Herrera 1984, Willson 1988, Osunkoya 1994, Hulme 1997, Manson y Stiles 1998), lugares donde los predadores de semillas encuentran cobijo frente a sus propios depredadores (Lima 1985, Simonetti 1989, Hulme 1993, Lagos et al. 1995). La razón de esta ausencia de diferencias entre microhábitats puede deberse a que, en las localidades de estudio, la cobertura de arbustos es alta en todos los casos (>50%, ver Tabla 1.1) y se encuentran además mezclados con el resto de los microhábitats, lo que origina una matriz donde los predadores presumiblemente podrían encontrar cobijo con facilidad, permitiendo su actividad en todos los microhábitats disponibles.

La alta similitud en los valores de predación entre microhábitats tiene dos consecuencias inmediatas para la regeneración de los pinares. En primer lugar, el patrón de distribución generado por la lluvia de semillas se trasladará a la siguiente fase del reclutamiento y, como consecuencia, la mayor parte de las semillas continuarán bajo la copa de los pinos, microhábitat que no es el más apropiado para el reclutamiento (ver capítulo 5). En segundo lugar, esta constancia implica que no hay sitios seguros para las semillas ya que todas tienen la misma probabilidad de ser consumidas independientemente del microhábitat.

En una escala espacial más amplia, tanto la parcela (límite forestal frente a bosque) como la localidad (Barranco del Espinar frente a Boleta) mostraron presiones de predación post-dispersiva muy altas y constantes, y del mismo modo la intensidad de predación fue muy similar en una escala temporal (años 1996 y 1997) en la localidad de Barranco del Espinar, como demuestran tanto los muestreos sobre nieve y suelo (Fig. 2.4) como el diseño experimental, en el que el porcentaje de semillas consumidas fue similar en ambos años si se consideran sólo las semillas sanas. Estos resultados contrastan con la mayor parte de los estudios sobre predación post-dispersiva, donde son comunes una alta variabilidad espacial y temporal en los niveles de predación (Schupp 1990, Whelan et al. 1991, Ostfeld et al. 1997, Kollmann et al. 1998). La razón de esta constancia espacio-temporal puede atribuirse tanto a la pequeña extensión de estos bosque como al amplio conjunto de organismos que componen el gremio de predadores, por lo que las semillas se convierten así en un recurso muy explotado. Además, la dispersión de las semillas de pino silvestre en las zonas de estudio no se solapa con la de semillas o frutos de otras especies, y suele coincidir con períodos de innivación, con lo



que al depositarse sobre la nieve serán el recurso más disponible y localizable. Este conjunto de características hacen suponer, por una parte, que la constancia espacio-temporal se mantendrá en sucesivos años, pues el posible declive poblacional de algunos predadores puede ser reemplazado por la actividad de otros, y por otra parte, que la posibilidad de que las semillas puedan escapar masivamente a la predación en años de alta producción está muy restringida.

### *Conclusiones*

En conclusión, las semillas dispersadas se localizan fundamentalmente bajo la copa de las madres de procedencia, y sólo una pequeña fracción alcanza otros microhábitats. La predación de semillas es además muy alta, tanto por parte de predadores predispersivos como post-dispersivos, alcanzado valores superiores al 99%. Estos altos valores de predación son además homogéneos en el espacio y el tiempo. Como consecuencia, tanto la regeneración dentro de rodal como la colonización de nuevas zonas más allá del actual límite de distribución estará muy restringida, por lo que la predación en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza puede afectar sensiblemente a la regeneración, tal y como se ha sugerido para otras especies forestales aisladas en pequeños rodales (Nilsson y Wästljung 1987, Santos y Tellería 1994, 1997).



## **CAPITULO 3.- EFECTO DEL PESO DE LAS SEMILLAS EN EL DESARROLLO DE LAS PLANTULAS.**

### **3.1.- INTRODUCCION**

El efecto que las variaciones intraespecíficas en el peso de semillas tienen sobre la germinación, emergencia y desarrollo de las plántulas ha sido discutido con profusión en la últimas décadas. En general, un amplio número de estudios coinciden en que, en relación a las semillas más grandes, las semillas pequeñas tienen generalmente menor capacidad de germinación y emergencia (Zimmerman y Weis 1983, Weller 1985, Winn 1988, Tripathi y Khan 1990, Hendrix y Trapp 1992, Rice et al. 1993, Prinzie y Chmielewski 1994), y las plántulas resultantes muestran mayor mortalidad (Schaal 1980, Tripathi y Khan 1990, Bonfil 1998) y menor crecimiento (Wulff 1986a, Hendrix et al. 1991, Dawson y Ehleringer 1991, Baker et al. 1994, Moegenburg 1996, Weiner et al. 1997, Vaughton y Ramsey 1998, Bonfil 1998, Eriksson 1999). Sin embargo, algunos estudios no muestran relación entre el peso de las semillas y el desarrollo de las plántulas, como es el caso de los trabajos de Cipollini y Stiles (1991), Rice et al. (1993) y Vaughton y Ramsey (1998) para la germinación de semillas; Hendrix y Trapp (1992) para la supervivencia de plántulas; Dolan (1984) y Marshall (1986) para el desarrollo de las plántulas. La contradicción generada por estos resultados puede deberse en parte a las especies de estudio, que pueden presentar características diferentes y, además, a las condiciones de estudio. Así, el efecto del peso de la semilla puede variar según que los experimentos se realicen en campo o en condiciones de vivero (Stanton 1984, Marshall 1986, Paz et al. 1999). Del mismo modo, en las poblaciones naturales las consecuencias de la variación en el peso de semilla dependen de las condiciones ambientales en las que se van a encontrar las plántulas recién germinadas (competencia, estrés hídrico, etc), de forma que las diferencias en el desarrollo a partir de semillas de distinto tamaño son más marcadas bajo condiciones adversas, mientras que en condiciones más favorables son menores o incluso inexistentes (Dolan 1984, Gross 1984, Wulff 1986a, b, Gross y Smith 1991).

Algunos resultados contradictorios sobre el efecto del peso de la semilla en la germinación y desarrollo de las plántulas podrían también deberse a que, en la mayoría de los casos, los experimentos se han desarrollado con mezclas de distintas madres de procedencia, lo que puede confundir efectos atribuibles a la madre de procedencia con efectos atribuibles al peso de las semillas. El peso de las semillas puede estar afectado tanto por rasgos genéticos como fenotípicos (Roach y Wulff 1987). Los genéticos pueden depender de características de la planta polinizadora, de la planta portadora de los óvulos, o del embrión (Roach y Wulff



1987, Nakamura y Stanton 1989), aunque todas estas posibilidades se pueden resumir en dos grandes grupos (Antonovics y Schmitt 1986, Mazer 1987, Silvertown y Lovett-Doust 1993): por una parte, el genotipo del embrión en desarrollo puede influir en el tamaño que la semilla adquiere; por otra parte, la planta madre puede controlar la cantidad de recursos invertidos por semilla. Puesto que un mayor contenido de nutrientes (y por tanto un mayor peso de semilla) puede ser ventajoso para una plántula en desarrollo, puede surgir un conflicto entre la planta materna y la progenie en desarrollo (Casper 1990, Silvertown y Lovett-Doust 1993). Así, mientras que para una plántula particular puede ser ventajoso germinar a partir de una semilla lo más grande posible, para la planta madre puede ser ventajoso repartir los recursos en un número mayor de semillas, a costa de su tamaño. Por tanto, la contribución relativa de los rasgos maternos y los del embrión a la hora de determinar el peso de la semilla puede influir indirectamente en el desarrollo de las plántulas.

De este modo, si los experimentos se realizan con una mezcla de semillas procedentes de diversas madres, los resultados podrían estar influidos por el conjunto particular de semillas utilizadas. Por ejemplo, considérese una población en la que 1) el peso de semilla es muy constante dentro de planta madre, y que esto fuese atribuible a una falta de control del embrión sobre el peso de la semilla, y, 2) existen claras diferencias en el peso de las semillas entre distintas madres de procedencia, y que esto fuese atribuible a un control genético de las plantas portadoras de los óvulos. Asumamos que, como es esperable, las semillas más grandes originarán plántulas más vigorosas. Si en esta población se recolectasen semillas fundamentalmente de madres que producen semillas con un tamaño similar, podríamos encontrar que no hay relación entre el peso de la semilla y el desarrollo de las plántulas. Por el contrario, si al recolectar semillas lo hiciésemos de madres con tamaños de semilla marcadamente distintos, podríamos encontrar una relación positiva entre el peso y el desarrollo de las plántulas, relación que en realidad está basada en diferencias determinadas por las plantas madre y no por los embriones. En esta situación no sabríamos a qué atribuir una relación positiva, si a un efecto materno o a un efecto del embrión. Por tanto, el conocimiento del origen materno se torna esencial para interpretar correctamente los resultados.

En este capítulo se analiza el efecto del peso de las semillas en la emergencia y en el desarrollo de plántulas de pino silvestre. Puesto que el efecto del peso de las semillas puede depender de variables ambientales, los experimentos se realizaron en dos condiciones diferentes, representados por dos tipos distintos de suelos. Por otra parte, los experimentos



se llevaron a cabo separando la madre de procedencia con objeto de discriminar posibles efectos atribuibles al origen materno.

### **3.2.- MATERIAL Y METODOS**

#### **3.2.1.- Diseño experimental**

Los experimentos se llevaron a cabo con semillas procedentes del Barranco del Espinar. En Enero de 1996 se recolectaron piñas de 8 árboles madre, y se dejaron abrir en laboratorio a temperatura ambiente. Posteriormente se pesaron 100 semillas de cada una, que se utilizaron en el experimento de siembra desarrollado ese mismo año (ver abajo). En 1998 se recolectaron de nuevo piñas de estas 8 madres, y se pesaron 30 semillas de cada una con objeto de determinar la variación en el peso de semilla en dos años diferentes.

La emergencia de las semillas se analizó en dos tipos diferentes de sustrato, un suelo calizo procedente de la zona de estudio y otro silíceo procedente de una repoblación de pino silvestre localizada en Soportújar (Sierra Nevada, Granada). Los suelos se distribuyeron en bandejas forestales con alveolos de 200 cm<sup>3</sup> (12 cm de altura) y, una vez rellenas, las bandejas que contenían cada tipo de suelo se colocaron en dos pequeñas cubetas de hormigón, adyacentes y dispuestas en condiciones de total radiación incidente. Los dos tipos de suelo diferían fundamentalmente en la textura (Tabla 3.1), teniendo el calizo una mayor proporción de arcilla, lo que debió influir en la mayor compactación que se observó en este suelo durante el experimento. En cada tipo de suelo se sembraron, a 1 cm de profundidad, 50 semillas de las previamente pesadas de cada planta madre. El riego se efectuó mediante imbibición, para lo que se llenaba el fondo de la cubeta que contenía a las bandejas de siembra con 2-3 cm de agua hasta saturación del suelo. La humedad a saturación fue similar para ambos tipos de suelo ( $23.6 \pm 0.4\%$  y  $24.1 \pm 0.4\%$  para el suelo calizo y silíceo, respectivamente, estimación gravimétrica), y no hubo diferencias estadísticas entre ambos valores (Anova de 1 vía,  $F=0.76$ ,  $gl=1, 18$ ,  $p>0.05$ , transformación angular de los datos). La temperatura máxima y mínima registrada durante las 8 primeras semanas del experimento fue de  $22.0 \pm 0.6$  y  $11.4 \pm 0.4$  °C, respectivamente ( $n=38$  días). La siembra se realizó el 26 de Marzo de 1996, y la emergencia se registró diariamente hasta que dejaron de aparecer nuevas plántulas.

Simultáneamente al desarrollo del experimento en condiciones de vivero, la viabilidad de las semillas se comprobó en cámara de cultivo. Para ello se llevó a cabo en laboratorio un experimento de germinación de semillas de las distintas madres de procedencia. Las semillas se colocaron en placas de Petri de vidrio de 9 cm de diámetro, dispuestas sobre un disco de papel de filtro que a su vez descansaba sobre una capa de perlas de vidrio de 5 mm de



diámetro, estando todos los materiales previamente esterilizados. Al comienzo del experimento se añadió 15 ml de agua destilada y esterilizada a las placas, que quedaba por debajo del nivel del papel de filtro, y posteriormente se añadieron 5 ml cuando era necesario (cada 7 días aproximadamente). Cada placa de Petri contenía 30 semillas y se usaron 7 réplicas por madre de procedencia (salvo en un caso en el que se usaron 4 réplicas por falta de semillas). La germinación, identificada como elongación clara de la radícula, se registró durante 2 semanas.

El 9 de Junio (75 días tras la siembra), se midió la longitud del hipocotilo y del tallo (desde la inserción de los cotiledones hasta el ápice) de las plántulas supervivientes, y las que se encontraban en el suelo silíceo se transplantaron a macetas de 1200 cm<sup>3</sup> utilizando una mezcla 2:1 de este suelo silíceo y arena de río. Las macetas se dispusieron agrupadas y distribuidas al azar, en un terreno agrícola totalmente soleado, enterradas hasta nivel del suelo, y se regaron cuando fue necesario. Las plántulas del suelo calizo no se transplantaron por ser muy bajo el número de supervivientes por madre, lo que imposibilitaría posteriores análisis. En Enero de 1997, tras una estación de crecimiento, las plántulas se sacrificaron y se midió 1) la longitud del brote principal desde el cuello de la raíz, 2) el área foliar (utilizando un planímetro Li-Cor 3000), 3) el peso seco de la parte aérea (tallo más hojas) y 4) el peso seco radicular. Sólo 4 plántulas murieron durante este período.

	Silíceo	Calizo
Arcilla (%)	12.6	22.7
Limo (%)	33.2	41.4
Arena (%)	53.8	35.4
Densidad aparente (g cm <sup>-3</sup> )	1.8	1.9
Fósforo asimilable (ppm)	6	6
Potasio asimilable (ppm)	4	8
Nitrógeno total (%)	0.14	0.18
Mat. org. oxidable	2.3	3.1
pH (1:2.5)	7.3	8.0
Capacidad intercambio catiónico (cmol (+) Kg <sup>-1</sup> )	11.7	12.4

**Tabla 3.1.-** Análisis edafológico de los suelos usados en el experimento. Los análisis se realizaron en el Laboratorio Agroalimentario de la Junta de Andalucía, Atarfe (Granada).

### 3.2.2.- Análisis de datos

Las diferencias de peso de semillas entre madre y dentro de madre para diferentes años se analizan mediante Anovas. El porcentaje de germinación en la cámara de cultivo se analiza



mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Las diferencias en germinación y supervivencia entre los tipos de suelo se analizan usando tablas de contingencia.

El efecto del peso de semilla en la emergencia y supervivencia se analiza para cada madre y en cada tipo de suelo mediante una regresión logística (sólo semillas que emergieron en el análisis de supervivencia). Puesto que el peso de semilla difería considerablemente entre madres de procedencia, las regresiones logísticas realizadas para cada madre por separado podrían no detectar posibles tendencias que apareciesen al considerar todas las semillas simultáneamente. Por ello, se realizó un análisis adicional de regresión logística utilizando simultáneamente todas las semillas sembradas en cada tipo de suelo. Sin embargo, con objeto de evitar la no independencia de las semillas procedentes de una misma planta madre, en la regresión logística se utilizó como variable independiente los residuos de un Anova previo entre madre y peso de semilla, que representan la variabilidad no explicada por el factor madre. La relación entre el peso de semilla y la fecha de emergencia se analizó igualmente para todas las madres simultáneamente mediante una regresión logística en la que de nuevo se utilizó como variable independiente los residuos de un Anova previo entre madre y peso de semilla (utilizando sólo semillas que emergieron), y el análisis se realizó independientemente para cada tipo de suelo.

La longitud del hipocotilo y del tallo a los 75 días del inicio del experimento se analizó utilizando Ancovas, con el peso de semilla como covariable y la madre como factor. Sin embargo, puesto que el número de plántulas supervivientes en el suelo calizo fue muy bajo para algunas de las madres utilizadas, se realizaron dos Ancovas complementarios. En primer lugar, el efecto del suelo y de la madre de procedencia se analizó simultáneamente mediante un Anova de 2 vías utilizando 4 madres con suficiente número de muestra. En segundo lugar, con objeto de incrementar el número de madres de procedencia utilizadas, se realizó un Anova de 1 vía con las 8 madres pero sólo para el suelo silíceo. Finalmente, la correlación entre el peso medio de semillas y los valores medios de los parámetros de crecimiento medidos se analizó utilizando el coeficiente de correlación de Spearman.

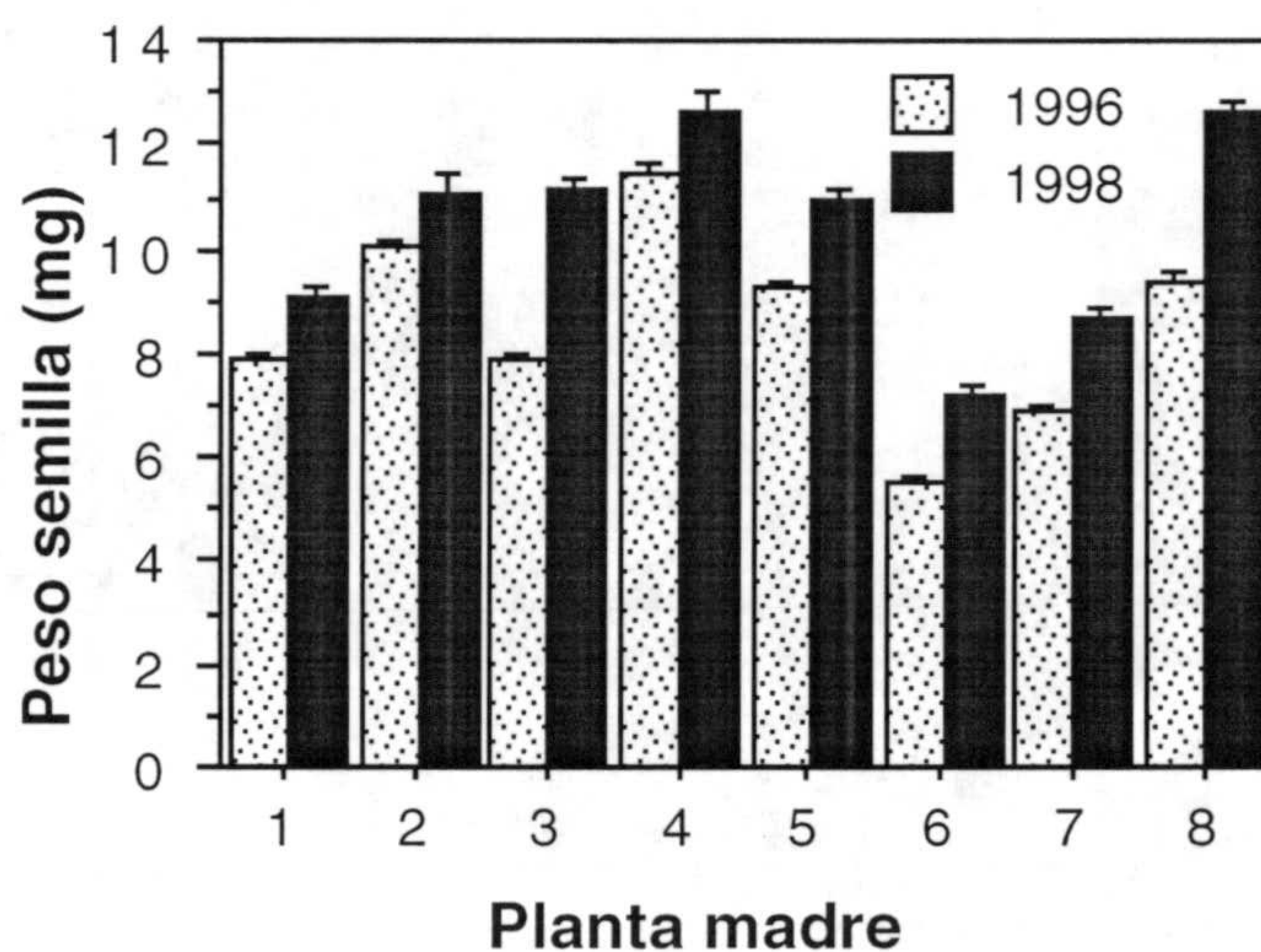
En los análisis paramétricos, la madre de procedencia se ha considerado como un factor aleatorio y el tipo de suelo como un factor fijo. Los datos se transformaron logarítmica o angularmente siguiendo a Zar (1996) para conseguir condiciones de normalidad y homocedasticidad. Los análisis se realizaron inicialmente con los modelos completos; sin embargo, cuando hubo interacciones no significativas los análisis se repitieron eliminándolas para unir sus grados de libertad a los del error, mejorando así el poder resolutivo del modelo (Zar 1996). Se ha utilizado la suma de cuadrados tipo III debido a que los modelos no estaban balanceados (Shaw y Mitchell-Olds 1993).



### 3.3.- RESULTADOS

#### 3.3.1.- Variación en el peso de semilla y germinación en cámara de cultivo

El peso medio de las semillas fue distinto entre árboles, oscilando entre  $5.50 \pm 0.08$  mg y  $11.46 \pm 0.14$  mg en 1996, y entre  $7.22 \pm 0.20$  y  $12.64 \pm 0.37$  en 1998. Por otra parte, el peso de las semillas producidas fue consistentemente mayor en 1998 para todas las madres de procedencia (Fig. 3.1). El peso de las semillas fue muy constante dentro de las plantas madre, con un coeficiente de variación que osciló entre el 12 y el 17% en 1996 y entre el 11 y el 21% en 1998, con valores extremos que nunca excedieron el doble de peso entre la semilla más pequeña y la más grande. La germinación de las semillas en cámara de cultivo fue muy alta en todas las madres, oscilando entre el  $92.8 \pm 1.1$  y el  $99.0 \pm 0.6\%$ . Aunque hubo diferencias entre madres de procedencia en el porcentaje de germinación alcanzado (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=23.80$ ,  $gl=7$ ,  $p=0.0012$ ), se consideró que el escaso rango de diferencias no representaba un valor a corregir en los experimentos en condiciones de vivero, y no se tuvieron en cuenta en el resto del experimento. Además, no hubo relación entre el peso medio de las semillas por madre de procedencia y el porcentaje de germinación obtenido (coeficiente de correlación de Spearman,  $r=0.57$ ,  $p=0.13$ ,  $n=8$ ).



**Figura 3.1.-** Peso medio de las semillas de las plantas utilizadas en el estudio. Hubo diferencias entre árboles para cada uno de los dos años de muestreo ( $F=231.01$ ,  $gl=7$ ,  $793$ ,  $p<0.0001$ , para 1996;  $F=47.41$ ,  $gl=7$ ,  $232$ ,  $p<0.0001$ , para 1998). El peso de las semillas fue consistentemente mayor en 1998 para todas las madres (Anovas de 1 vía,  $F$  entre  $7.05$  y  $205.63$ ,  $gl$  del tratamiento [año] = 1,  $gl$  del error entre  $127$  y  $130$ ,  $p<0.01$  en todos los casos).

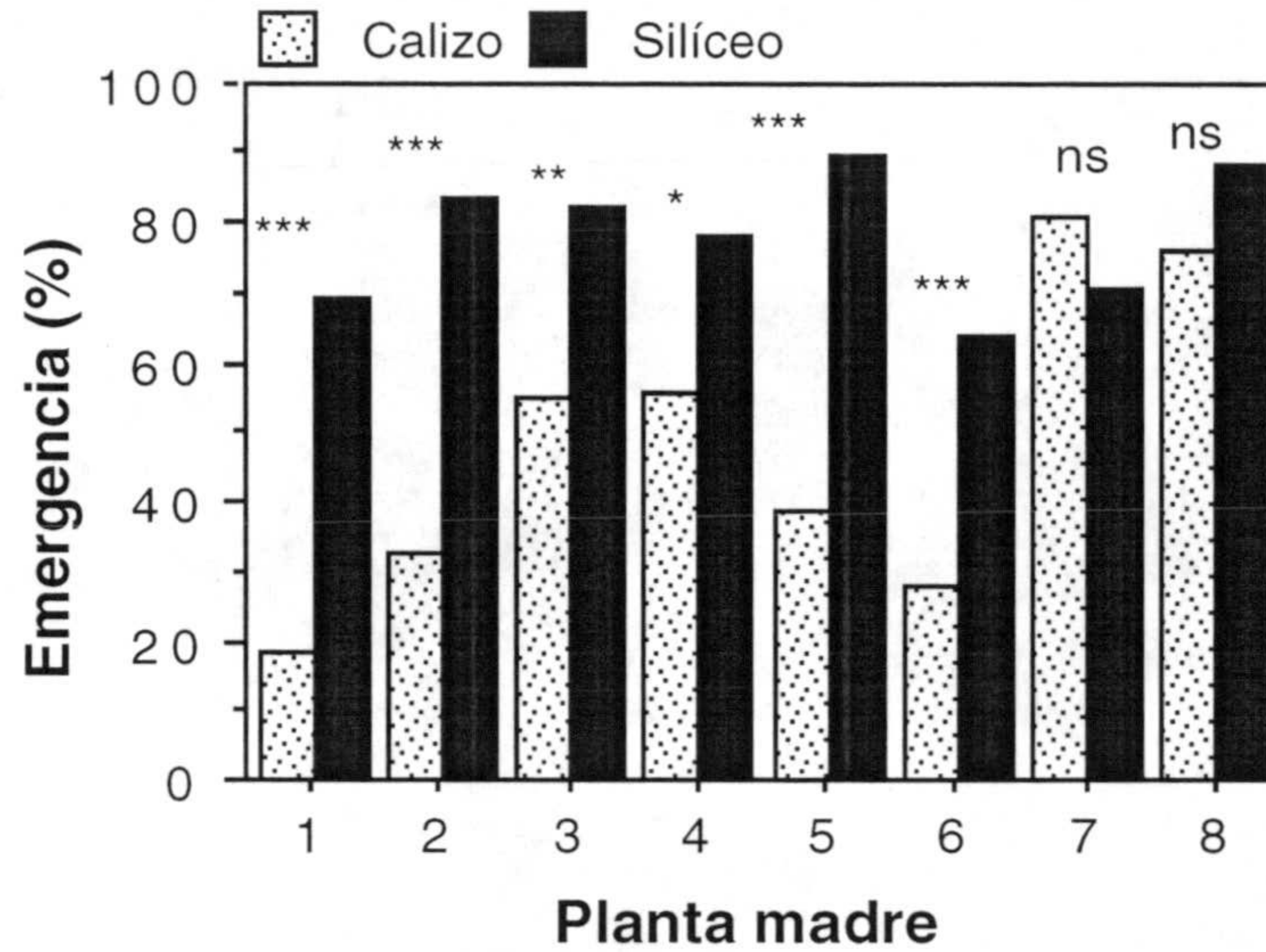


### 3.3.2.- Emergencia y supervivencia de plántulas

Las semillas emergieron entre los días 13 y 26 después de la siembra. En el suelo silíceo emergieron una mayor proporción (78.3%) que en el calizo (48.9%;  $\chi^2=75.25$ ,  $gl=1$ ,  $p<0.0001$ ), aunque esta tendencia no fue la misma para todas las madres de procedencia. Así, la emergencia fue mayor en el suelo silíceo para las madres 1 a 6, pero no así para los árboles 7 y 8, en los que no hubo diferencias entre suelos (Fig. 3.2). Las regresiones logísticas para cada planta madre por separado muestran que el peso de la semillas se relacionó positivamente con la emergencia en sólo 3 madres en suelo calizo y 1 en suelo silíceo, y esta relación se aprecia también al considerar todo el conjunto de madres simultáneamente (Tabla 3.2). En cualquier caso, la proporción de varianza explicada por el peso de la semilla fue muy baja ( $R^2$  entre 0.02 y 0.12, ver Tabla 3.2). La velocidad de emergencia fue similar entre los dos tipo de suelo ( $16.57\pm 0.12$  días para el silíceo,  $17.14\pm 0.16$  para el calizo), y no hubo relación entre el peso de las semillas y la fecha de germinación, tanto para el suelo calizo ( $F=0.04$ ,  $gl=1$ , 188,  $p>0.05$ ) como para el silíceo ( $F=0.71$ ,  $gl=1$ , 308,  $p>0.05$ ).

En conjunto, la mortalidad de las plántulas al cabo de los 75 días fue similar entre tipos de suelo (61.1% en el suelo calizo frente a 57.2% en el silíceo,  $\chi^2=0.75$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.39$ ). Sin embargo, hubo diferencias entre suelos para las plantas madre 1 y 2 ( $p<0.05$ , Fig. 3.3), así como para las madres 3, 4 y 5 ( $p<0.1$ , Fig. 3.3). En estos casos, la mortalidad de las plántulas fue generalmente superior en el suelo calizo, aunque en el árbol nº 5 se dio la tendencia inversa (Fig. 3.3). En general, el tamaño de las semillas no se relacionó con la supervivencia salvo en una planta madre en el suelo silíceo (madre 5:  $\chi^2=4.65$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.03$ ,  $r^2=0.09$ ; regresión logística), relación que tampoco apareció cuando se consideró el análisis con todas las madres unidas (datos no mostrados).



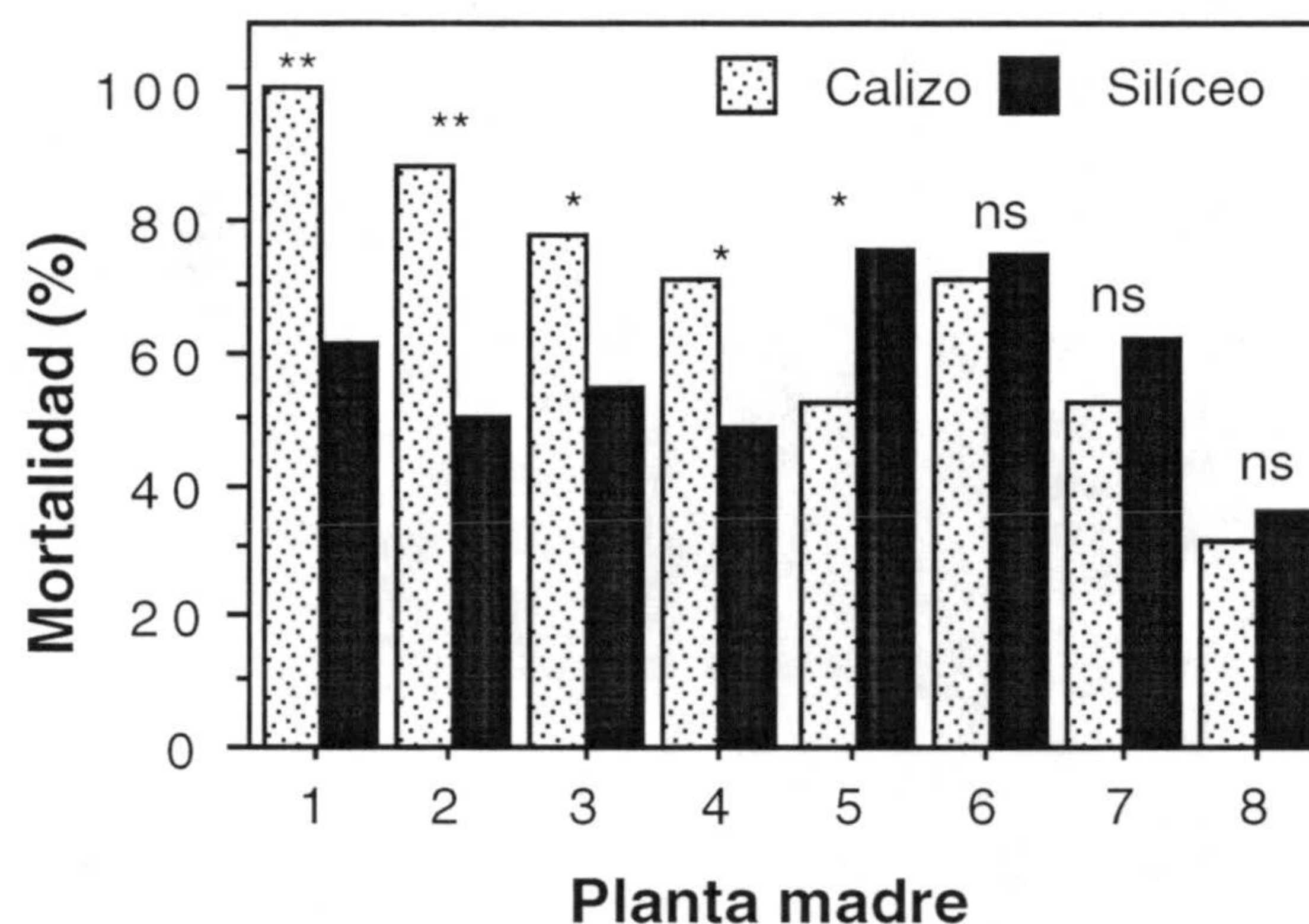


**Figura 3.2.-** Porcentaje de semillas emergidas en los distintos tipos de suelo. Las diferencias dentro de planta madre se analizan mediante la prueba de  $\chi^2$  (valores entre 1.35 y 28.41, gl=1). \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ , ns = no significativo.

Planta	EE	Suelo calizo			Suelo silíceo			
		$\chi^2$	P	R <sup>2</sup>	EE	$\chi^2$	P	R <sup>2</sup>
1	488.27	3.40	0.0652		253.15	0.78	0.3757	
2	188.94	4.18	0.0409	0.06	321.68	5.19	0.0227	0.12
3	327.22	6.13	0.0133	0.09	352.49	0.06	0.8105	
4	252.31	5.13	0.0235	0.07	240.00	0.59	0.4422	
5	260.41	0.23	0.6335		401.30	2.24	0.1348	
6	369.58	1.36	0.2432		418.39	0.46	0.4954	
7	310.65	0.13	0.7135		334.33	2.61	0.1065	
8	259.83	1.32	0.2502		326.36	2.68	0.1015	
Todas unidas	1.62	11.50	0.0007	0.02	1.90	7.10	0.0077	0.02

**Tabla 3.2.-** Resumen de los resultados de las regresiones logísticas entre peso de semilla y emergencia de plántulas para cada planta madre en cada tipo de suelo, así como para todas las plantas consideradas simultáneamente. El coeficiente de determinación se muestra sólo para los análisis significativos. Cada análisis tiene 1 gl, y el número de muestra para plantas individuales osciló entre 48 y 50. EE = error estándar.





**Figura 3.3.-** Porcentaje de plántulas muertas a los 75 días del inicio del experimento en cada tipo de suelo. Las diferencias dentro de planta madre se analizan mediante la prueba de  $\chi^2$  (valores entre 0.06 y 7.44, gl=1). \* $p < 0.1$ , \*\* $p < 0.05$ , ns = no significativo.

### 3.3.3.- Crecimiento inicial (75 días tras la siembra)

El Ancova de 2 vías muestra que todas las fuentes de variación consideradas, esto es, la madre de procedencia, el tipo de suelo y el peso de la semilla, afectaron a la longitud del hipocotilo y del tallo (Tabla 3.3). Sin embargo, la longitud del hipocotilo estuvo influida fundamentalmente por el tipo de suelo (Tabla 3.3;  $9.28 \pm 0.31$  mm en el suelo calizo,  $10.42 \pm 0.30$  mm en el silíceo) y, además, ni la madre de procedencia ni el peso de la semilla tuvieron un efecto significativo al considerar sólo las semillas plantadas en suelo silíceo (Tabla 3.4). Por el contrario, la longitud del tallo ( $12.32 \pm 0.01$  mm de media) estuvo determinada fundamentalmente por el peso de la semilla, con el que se relacionó positivamente, tal y como mostraron tanto el Ancova de 2 como de 1 vía (Tablas 3.3 y 3.4).

	Fuente	gl	SC	F	P
Long hipocotilo $R^2=0.09$	Planta	3	0.11	3.23	0.0244
	Suelo	1	0.10	8.72	0.0037
	Peso sem	1	0.07	6.03	0.0154
	Error	129	1.41		
Longitud tallo $R^2=0.09$	Planta	3	0.10	3.39	0.0200
	Suelo	1	0.04	3.73	0.0555
	Peso sem	1	0.08	7.99	0.0054
	Error	129	1.27		

**Tabla 3.3.-** Resumen del Ancova de 2 vías para la longitud del hipocotilo y del tallo tras 75 días de la siembra, considerando madre de procedencia y tipo de suelo como factores y peso de la semilla como covariable.  $R^2$  indica la variabilidad explicada por el modelo. Sólo se utilizaron 4 madres de procedencia ( $n^{\text{os}}$  4, 5, 7 y 8). El tamaño de muestra oscila entre 8 y 29 plántulas por madre de procedencia.



	Fuente	gl	SC	F	P
Long hipocotilo R <sup>2</sup> =0.10	Planta	7	0.16	2.07	0.0514
	Peso sem	1	0.03	3.18	0.0768
	Error	126	1.35		
Longitud tallo R <sup>2</sup> =0.29	Planta (P)	7	0.14	1.68	0.1431
	Peso sem (W)	1	0.15	16.17	0.0001
	PxW	7	0.15	2.25	0.0349
	Error	116	1.09		

**Tabla 3.4.-** Resumen del Ancova de 1 vía para la longitud del hipocotilo y del tallo tras 75 días de la siembra para las plantas sembradas en suelo silíceo (todas las plantas madre usadas), considerando madre de procedencia como factor y peso de la semilla como covariable. R<sup>2</sup> indica la variabilidad explicada por el modelo. El tamaño de muestra oscila entre 8 y 29 plántulas por madre.

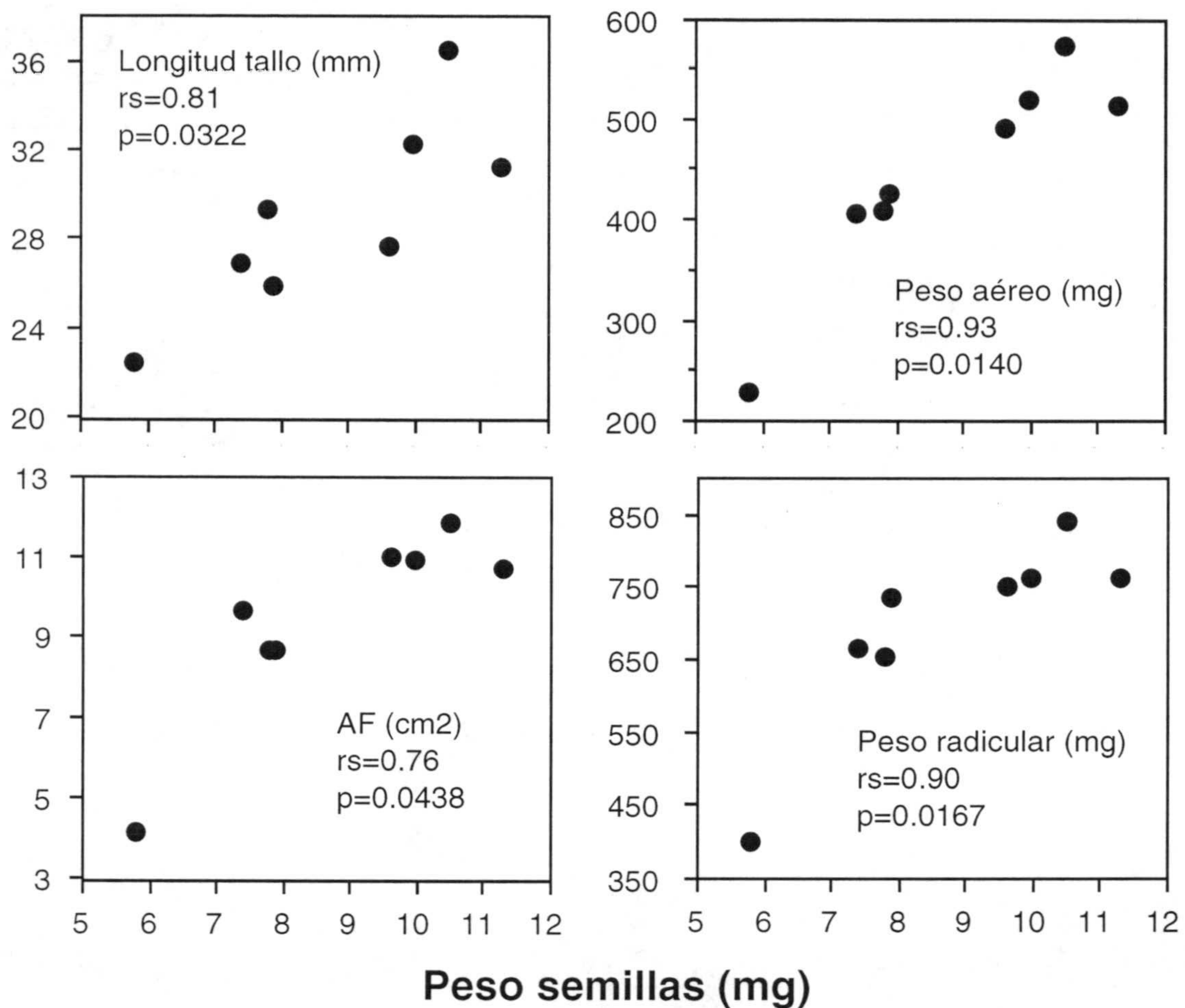
### 3.3.4.- Crecimiento tras un año

Los factores que afectaron al desarrollo de las plántulas cambiaron con el tiempo. Así, tras una estación de crecimiento, el peso de la semilla no se relacionó con ninguno de los parámetros de crecimiento medidos, mientras que éstos se vieron afectados exclusivamente por la identidad de la madre de procedencia (Tabla 3.5). Por otra parte, los valores medios de peso de semilla de cada madre se correlacionaron positivamente con los valores medios de los parámetros de crecimiento medidos (Fig. 3.4).

	Source	gl	SC	F	P
Longitud tallo (R <sup>2</sup> =0.28)	Planta	7	0.15	3.68	0.0014
	Peso sem	1	0.01	1.02	0.3142
	Error	99	0.58		
Area foliar (R <sup>2</sup> =0.24)	Planta	7	0.64	3.09	0.0055
	Peso sem	1	0.03	0.99	0.3224
	Error	97	2.85		
Peso aéreo (R <sup>2</sup> =0.24)	Planta	7	0.33	2.27	0.0348
	Peso sem	1	0.03	1.42	0.2355
	Error	97	2.02		
Peso radicular (R <sup>2</sup> =0.18)	Planta	7	0.29	2.41	0.0254
	Peso sem	1	0.01	0.41	0.5213
	Error	99	1.69		

**Tabla 3.5.-** Resumen de los Ancova de 1 vía para los parámetros de crecimiento medidos tras una estación de crecimiento para las plantas transplantadas a suelo silíceo (todas las plantas madre usadas), considerando madre de procedencia como factor y peso de la semilla como covariable. R<sup>2</sup> indica la variabilidad explicada por el modelo. El tamaño de muestra osciló entre 8 y 23 plántulas por madre.





**Figura 3.4.-** Relación entre peso medio de las semillas por planta madre y valores medios de los parámetros de crecimiento medidos a las plántulas tras un año de crecimiento.  $rs$  = coeficiente de correlación de Spearman, AF = área foliar.

### 3.4.- DISCUSION

#### *Germinación de semillas y emergencia de plántulas*

Los resultados muestran que la emergencia de las plántulas estuvo relacionada positivamente con el peso de la semilla, tal y como mostraron los análisis considerando las plantas madre simultáneamente y los análisis para plantas individuales. Este último análisis revela también que esta relación se presenta sólo para algunas de las plantas madre, y fue más común en el suelo calizo (3 madres de 8) que en el silíceo (sólo 1 madre, Tabla 3.2). Esta diferencia en la respuesta de las semillas dependiendo del tipo de suelo debe estar relacionada con las características físicas de los suelos. En efecto, el suelo calizo tenía una mayor proporción de arcilla, lo que puede determinar la mayor compactación observada y otras características como menor oxigenación, circunstancias ambas que van en detrimento de la emergencia de las plántulas. De hecho, se ha observado con frecuencia que en condiciones más estresantes (como las que podría originar el suelo calizo en comparación con el silíceo), la germinación de las semillas de mayor tamaño puede estar favorecida respecto a las de menor tamaño, aunque esta



relación positiva pueda no presentarse en un ambiente más mésico (Dolan 1984, Gross 1984, Wulff 1986a, b, Gross y Smith 1991, Housard y Escarré 1991). En cualquier caso, el porcentaje de varianza explicado por el peso de semilla fue muy bajo (Tabla 3.2,  $R^2 < 0.15$  en todos los casos), indicando que la emergencia dependió en gran medida de otros factores, presumiblemente variabilidad genética de las semillas. Esto puede ser especialmente relevante para especies que no forman un banco de semillas, como es el caso del pino silvestre, ya que la variabilidad genética no se puede acumular con cosechas sucesivas (McCue y Holtsford 1998).

La emergencia de las plántulas no sólo estuvo afectada por el suelo y el peso de la semillas sino que, además, estuvo influida por la madre de procedencia. Así, las semillas de algunas plantas madre emergieron preferentemente en el suelo silíceo, mientras que otras no mostraron diferencias entre suelos (Fig. 3.2). Por otro lado, los patrones de mortalidad estuvieron aún más influidos por la madre de origen, con algunas madres mostrando mayor germinación en el suelo silíceo, una madre mostrando mayor germinación en el calizo y otras no mostrando diferencias entre suelos (Fig. 3.3). El hecho de que los patrones de germinación y supervivencia (respuestas fenotípicas) varíen entre familias dependiendo de un factor ambiental (tipo de suelo) sugiere la posibilidad de una variabilidad genética heredable para la emergencia y supervivencia de las plántulas. Esto puede ser importante para la supervivencia de las plantas en ambientes heterogéneos, pues permite que exploren un mayor rango de condiciones.

#### *Crecimiento de las plántulas*

La longitud del hipocotilo dependió del tipo de suelo (Tablas 3.3 y 3.4), y fue menor en el calizo, presumiblemente debido a la mayor compactación, lo que implicaría que una mayor cantidad de los recursos de las semillas deban consumirse en vencer la resistencia del suelo en detrimento de la elongación del hipocotilo. Por otra parte, tal y como ocurre en la mayor parte de los estudios (e.g. Weller 1985, Wulff 1986b, Tripathi y Khan 1990, Moegenburg 1996, Bonfil 1998; ver también referencias citadas en Introducción), hubo una relación positiva entre el peso de la semilla y el crecimiento inicial de las plántulas, estimado en este caso como la elongación del tallo (Tablas 3.3 y 3.4). Sin embargo, el efecto del peso de semilla en los parámetros de crecimiento desapareció con el tiempo, de modo que tras una estación de crecimiento el desarrollo de las plántulas sólo estuvo afectado por la madre de procedencia, mientras que la variación de peso de las semillas dentro de planta madre no afectó al crecimiento de las plántulas (Tabla 3.5).



Varias características sugieren que el peso de la semilla en el pino silvestre es un rasgo muy influido por la constitución genética de la planta madre. Así, hubo poca variación en el peso de semilla dentro de cada madre, y esto se observó en dos años diferentes; si el peso de la semilla fuese un rasgo más determinado por el genotipo del embrión, podríamos esperar (aunque no necesariamente) una mayor variación del peso de semillas procedentes de una misma madre, ya que los padres que fecundasen los distintos óvulos serían muy diversos. En segundo lugar, el patrón de variación dentro de planta madre fue constante en diferentes años, es decir, todas las madres incrementaron su peso medio de semilla de un modo similar en 1998 (Fig. 3.1). Este incremento coincidió con un período de mayor precipitación, y es un rasgo fenotípico frecuente bajo condiciones de mayor disponibilidad hídrica o de nutrientes (Marshall et al. 1986, Roach y Wulff 1987, Wulff y Bazzaz 1992, Aarsen y Burton 1990), apoyando así que el peso de las semillas esté fundamentalmente determinado por la planta de procedencia. De hecho, diversos estudios han demostrado la escasa influencia del genotipo del embrión a la hora de determinar el peso de la semilla en relación al efecto ejercido por el genotipo de la planta madre (Antonovics y Schmitt 1986, Mazer 1987, Nakamura y Stanton 1989, Mojonier 1998). Por otra parte, el peso medio de las semillas por planta madre se correlacionó positivamente con los valores promedio de los parámetros de crecimiento medidos (Fig. 3.4). Por tanto, el desarrollo de las plántulas tras un año de crecimiento depende de la madre de procedencia, aunque su efecto está mediatizado por el peso de la semilla.

Los resultados de este experimento contrastan, al menos inicialmente, con los obtenidos por Reich et al. (1994), quienes encontraron una relación positiva entre peso de las semillas y desarrollo de las plántulas para el pino silvestre, persistiendo esta relación incluso durante varios años. Estos autores, sin embargo, utilizaron una mezcla de semillas de distintas madres de procedencia, y las semillas fueron luego separadas en 4 categorías de tamaño. Sin embargo, al realizar esta separación en categorías de tamaño, lo más probable es que en realidad estos autores estuviesen separando las semillas según las madres de procedencia, pues, como se ha visto, determinan el peso de las semillas. Por tanto, el efecto que estos autores atribuyen al peso de la semilla en el desarrollo de las plántulas podría en realidad deberse a la madre de procedencia, de modo que tanto sus resultados como los aportados en este estudio podrían tener el mismo origen.

### *Conclusiones*

Los resultados muestran que el peso de las semillas tiene poco efecto durante los primeros momentos del desarrollo de las plántulas del pino silvestre (emergencia y primeros meses de



crecimiento). Esta escasa relevancia se pierde, además, tras una estación de crecimiento, dependiendo entonces el desarrollo exclusivamente de la madre de procedencia, si bien el efecto de la madre está mediatizado por el peso de la semilla, que depende del genotipo de procedencia. El hecho de que las semillas de mayor tamaño originan plántulas más vigorosas podría haberse constatado usando una mezcla de semillas de todas las madres. Este es, de hecho, el caso, y todos los parámetros de crecimiento medidos para plántulas de una savia están relacionados con el peso de la semilla cuando se analizan uniendo los datos de todas las plántulas sin considerar la madre de procedencia ( $R^2$  entre 0.11 y 0.18,  $gl=1$ , 106,  $F$  entre 13.70 y 24.26,  $p \leq 0.0003$  en todos los casos). Sin embargo, la discriminación entre la fuente de variación es crucial para interpretar correctamente los resultados, y casos como este sugieren que la evolución del peso de la semilla puede estar debida a la selección sobre plantas madre.



## **CAPITULO 4.- GERMINACION DE LAS SEMILLAS Y EMERGENCIA DE LAS PLANTULAS**

### **4.1.- INTRODUCCION**

Una vez que las semillas han sido dispersadas, la germinación es el proceso que continúa el reclutamiento de nuevos individuos en la población. La germinación tiene consecuencias irreversibles para el individuo, ya que una vez iniciada, la nueva planta no podrá detener su desarrollo incluso si las condiciones ambientales no son favorables. De este modo, las semillas deben "medir" el ambiente que les rodea y establecer el momento en el que iniciar la germinación (Mayer 1986, Bewley y Black 1994). Los requerimientos necesarios para que esto ocurra son particulares para cada especie (Fenner 1985). No obstante, los factores que controlan la germinación son generales para toda semilla, y pueden agruparse en dos categorías fundamentales, los internos y los externos (Mayer y Poljakoff-Mayber 1989, Bewley y Black 1994). El control interno reside en la propia semilla, y está regulado por procesos fisiológicos o estructuras anatómicas (como la resistencia impuesta por las cubiertas seminales) que originan la dormición, proceso por el que las semillas tienen impedida la germinación aun cuando las condiciones ambientales sean óptimas (Fenner 1985, Baskin y Baskin 1989, Vleeshouwers et al. 1995). Sin embargo, una vez que la dormición haya desaparecido, así como en aquellas semillas que no la presenten, la germinación estará condicionada exclusivamente por factores externos, dependientes del ambiente que rodea a la semilla, siendo éstos la disponibilidad de agua, de oxígeno, la temperatura y la luz (Mayer 1986, Mayer y Poljakoff-Mayber 1989, Bewley y Black 1994, Kigel y Galli 1995). Sólo una combinación adecuada de todo este conjunto de factores determinará el inicio del proceso. Además, la germinación puede estar también afectada por la presencia de agentes químicos producidos por las especies del entorno (alelopatías), pudiendo promoverla o inhibirla (Rice 1984, Karssen y Hilhorst 1992). De hecho, para el caso particular del pino silvestre se ha documentado ampliamente la existencia de efectos inhibitorios en áreas septentrionales, producidos tanto por musgos como por helechos y angiospermas (Nilsson y Zackrisson 1992, Dolling et al. 1994, Nilsson 1994, Steijlen et al. 1994, Dolling 1996).

La emergencia de las plántulas es el proceso inmediato a la germinación, y supone el crecimiento del embrión (Mayer y Poljakoff-Mayber 1989, Bewley y Black 1994). Desde que se inicia hasta que la plántula asoma por la superficie del suelo transcurre un intervalo de tiempo en el que ésta podría morir por multitud de causas, tales como ataque de patógenos, desecación de la radícula, agotamiento de los recursos de la semilla o herbivoría subterránea. De este modo, la capacidad de emergencia de las plántulas es comúnmente inferior a la de



germinación. La separación de ambos procesos resulta por tanto clave para conocer los factores que puedan limitar el reclutamiento en estas fases tempranas del desarrollo del individuo, a pesar de que en la literatura científica ambos conceptos se han tratado con frecuencia como sinónimos (ver Bewley y Black 1994).

La emergencia de las plántulas puede estar afectada por un amplio conjunto de circunstancias, tales como la profundidad a la que se encuentran las semillas, su edad, la densidad de semillas, o la posición que ocupan en el suelo (Harper 1977, Fenner 1985, Bergelson y Perry 1989, Dalling et al. 1994, Walmsley y Davy 1997, Vander Wall y Joyner 1998). No obstante, los factores generales más importantes para toda semilla son los mismos que determinan la germinación o cualquier otro proceso de crecimiento, esto es, la disponibilidad de agua, oxígeno, temperatura, luz y presencia de compuestos químicos (Harper 1977, Larcher 1995, Lambers et al. 1997). Adicionalmente, el grado de compactación del suelo resulta de especial relevancia, ya que determina parámetros físicos claves para la emergencia tales como la cantidad de agua que puede retener o la presión que las radículas deben ejercer para penetrar en el suelo (Vepraskas 1994, Verdú y García-Fayos 1996).

Para que se produzca el establecimiento de una plántula se necesita, por otra parte, que la radícula alcance el suelo mineral, fuente última de sostén y recursos. Sin embargo, la superficie del suelo está comúnmente ocupada por otras especies vegetales o por hojarasca, formando una barrera entre el suelo mineral y las semillas dispersadas. Esta situación puede favorecer la germinación y emergencia al proporcionar condiciones favorables de humedad y porosidad (De Steven 1991a, Everham et al. 1996, Facelli y Ladd 1996, Suding y Goldberg 1999), pero puede igualmente resultar perjudicial debido a distinto grado de infiltración y humedad, por alteración de la calidad de luz que llega a las semillas en germinación, presencia de patógenos y predadores, o por impedimento mecánico para que las radículas alcancen el suelo. De este modo, en numerosas ocasiones se ha documentado una disminución de la emergencia de plántulas tanto por la cobertura de plantas herbáceas (Harmon y Franklin 1989, McPherson 1993, Reader 1993, Wardle et al. 1995, Davis et al. 1998) como por la cobertura de hojarasca (Winn 1985, Facelli y Pickett 1991a, Molofsky y Augspurger 1992, Peterson y Facelli 1992, Bosy y Reader 1995, Eriksson 1995, Foster y Gross 1998). En tales circunstancias, las perturbaciones --entendidas como un proceso que crea micrositios para el establecimiento (Crawley 1997)--, pueden ser vitales para el reclutamiento de nuevos individuos al cambiar el microambiente en el que se encuentran semillas y plántulas (e.g. Chambers 1995a), incluyendo las que ocurren a pequeña escala tales como las producidas por la actividad de vertebrados (pisoteo, remoción de la capa superficial del



sustrato o actividad de animales minadores; Fenner 1985, D'Antonio 1993, Crawley 1997, Fischer y Matthies 1998, Paynter et al. 1998, Meyer y Schmid 1999). La perturbación puede además influir sobre la detectabilidad de las semillas por los predadores, lo que también se traduce en un efecto sobre la emergencia de plántulas (De Steven 1991a, Reader 1991, Bonser y Reader 1998).

Otro factor adicional que puede afectar a la germinación y emergencia de las plántulas es la microtopografía y granulometría de la superficie del sustrato (Harper 1977, Chambers et al. 1990, Wood y Morris 1990, Eldridge et al. 1991, Chambers 1995a, b, Cornett et al. 1997). La heterogeneidad creada por la existencia de pequeñas depresiones y crestas, o las diferencias dadas por distinto tamaño de partícula, pueden alterar el grado de contacto de las semillas con el sustrato, la insolación, humedad, etc. Además, la granulometría podría igualmente, como en el caso de las perturbaciones, influir en la detectabilidad de las semillas por los predadores de semillas.

Los factores externos que controlan la germinación y emergencia están además muy interrelacionados, afectándose mutuamente. Así, la radiación recibida en un microhábitat modulará tanto la temperatura como la humedad disponible (Larcher 1995, Lambers et al. 1998). Del mismo modo, tanto la producción como el efecto de los compuestos alelopáticos depende del estado hídrico de la planta, de la radiación recibida, de los nutrientes disponibles, e incluso de la propia estructura física del suelo (Waterman y Mole 1994, Inderjit y Dakshini 1994, Inderjit y del Moral 1997), al igual que la hojarasca o la cobertura de herbáceas, fuente potencial de fitotoxinas, puede también afectar a la humedad, a la luz y a la estructura del suelo (Vázquez-Yanes et al. 1990, Facelli y Pickett 1991a, Deregibus et al. 1994), por citar algunos ejemplos. Por consiguiente, todo esto conduce a una difícil separación de los factores que determinan tanto la germinación de las semillas como la emergencia de las plántulas (e.g. Inderjit y del Moral 1997).

Los pinares de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza presentan un rico sotobosque (Tabla 1.1), lo que se traduce en una alta heterogeneidad de microhábitats donde pueden encontrarse las semillas tras la dispersión. Esto permite presuponer un elevado número de condiciones microambientales asociadas al microhábitat, lo que puede condicionar la germinación y la emergencia. Por otra parte, los vertebrados originan numerosas perturbaciones en las áreas de estudio, tales como topineras, hozadas de jabalíes y pisoteo de ungulados en general. Finalmente, la estructura de las áreas de suelo sin vegetación varía sustancialmente entre localidades de estudio, y aun dentro de la propia localidad. En este sentido, es particularmente destacable la presencia en la Sierra de Baza de zonas de suelo con



abundante grava junto a zonas en las que el suelo apenas tiene piedras, constituido casi exclusivamente por arcilla y, por tanto, con textura más fina.

En este capítulo pretendemos analizar el efecto del microhábitat sobre la germinación de las semillas y la emergencia de las plántulas de pino silvestre. Para ello se sembraron semillas en los microhábitats más frecuentes de las áreas de estudio (Tabla 1.1). Puesto que el conjunto de factores que pueden determinar germinación y emergencia es muy complejo e interactuante, a continuación desarrollamos diversos experimentos para delimitar aquellos factores vinculados al microhábitat que, según las observaciones en campo y los datos obtenidos previamente, parecían los más determinantes para el proceso de germinación, siendo éstos la posible existencia de alelopatías, la intensidad luminosa y la humedad del sustrato. El efecto del microhábitat en la emergencia de las plántulas se analiza posteriormente para el conjunto más representativo de los microhábitats en los que previamente se analizó la germinación. Como en el caso anterior, se desarrollan experimentos para delimitar los factores más determinantes del proceso. Los experimentos de emergencia así planteados suponían la siembra de las semillas a 1 cm de profundidad. Sin embargo, tras la dispersión las semillas se depositan sobre la superficie del sustrato a diferentes profundidades; por tanto, se realizaron nuevos experimentos de emergencia de plántulas simulando las condiciones naturales de deposición de las semillas. En estos casos se consideró simultáneamente el efecto de otros dos factores que pueden modular la emergencia de las plántulas: la perturbación del sustrato y la predación de semillas. Por último, el papel de la granulometría del sustrato se analiza para áreas de suelo abierto, considerando también el efecto simultáneo de los predadores de semillas.

## **4.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **4.2.1.- GERMINACION DE SEMILLAS**

#### **4.2.1.1.- Efecto del microhábitat**

El efecto del microhábitat sobre la germinación de las semillas se analizó sembrando semillas *in situ* y registrando el porcentaje de germinación alcanzado. Para ello, se colocaron semillas sanas (viabilidad superior al 95%, comprobada previamente en cámara de cultivo) en bolsas de 8x5 cm aproximadamente elaboradas con tela mosquitera (2 mm de luz de malla). Las bolsas así preparadas, grapadas en sus extremos, se enterraron a 2 cm de profundidad bajo el sustrato de un número determinado de microhábitats; en los casos en los que el microhábitat consistía en la hojarasca encontrada bajo individuos adultos de una determinada especie la profundidad de enterramiento se consideró sin contar la capa superficial de hojas aún



íntegras, sin restos de descomposición. Se realizaron dos experimentos, uno en 1996 y otro en 1997.

#### *Experimento #1*

Se llevó a cabo en el Barranco del Espinar en 1996. Se seleccionaron 10 de los microhábitats más comunes en la zona de estudio, siendo éstos: 1) Pino silvestre, 2) Salvia (*Salvia oxyodon*), 3) Endrino (*Prunus ramburii*), 4) Agracejo (*Berberis hispanica*), 5) Enebro (*Juniperus communis*), 6) Sabina (*Juniperus sabina*), 7) Genista (*Genista versicolor*), 8) Prado (prado de gramíneas y dicotiledóneas vivaces), 9) Musgo (*Cratoneuron commutatum*), y 10) Suelo, áreas de suelo descubierto sin vegetación. El microhábitat Musgo se encuentra en un manantial que está directamente expuesto a la radiación solar, y su representación es muy baja en la zona; no obstante, se escogió para asegurar un microhábitat donde no hubiera falta de humedad al tiempo que altos niveles de radiación. En cada microhábitat se eligieron aleatoriamente 10 estaciones de muestreo, y en el sustrato localizado en cada uno de ellos (tierra en el microhábitat suelo, musgos vivos en el caso del musgo, raíces y tierra en el caso del prado, y hojarasca en el resto de los microhábitats) se enterraron 2 bolsitas que se dispusieron a 30 cm entre sí. Cada bolsita contenía 35 semillas sanas, y la siembra se realizó el 4 de Abril. La germinación de las semillas se revisó a los 40 días de la siembra (15 de Mayo), retirando *in situ* las semillas ya germinadas, y finalmente a los 70 días (15 de Junio) tras confirmar que no se estaban produciendo nuevas germinaciones. En cada revisión se anotó el número de semillas germinadas (considerado desde el momento de aparición de la radícula) y se midió en laboratorio la longitud de las radículas (n=65 en el primer muestreo, 72 en el caso de Agracejo; n=40-42 en el segundo muestreo).

#### *Experimento #2*

Se llevó a cabo en el Jardín Botánico de La Cortijuela en 1997. En principio, este experimento pretendía analizar el efecto de la humedad disponible en el microhábitat sobre la germinación de las semillas. Para ello, el 19 de Marzo se enterraron bolsitas en 3 microhábitats, siendo éstos: 1) Pino, bajo la copa de individuos adultos de pino silvestre; 2) Espinosa, bajo la copa de matorrales espinosos (comprendiendo individuos de *Prunus ramburii*, *Berberis hispanica* y *Crataegus granatensis*) y; 3) Suelo, áreas de suelo desprovistas de vegetación. Las bolsitas, con 25 semillas sanas cada una, se dispusieron emparejadas en 20 estaciones de muestreo por microhábitat, coincidiendo con los puntos de siembra de un experimento de emergencia de plántulas (ver abajo, *Emergencia de plántulas*). En cada punto de siembra una de las bolsitas se asignó como "control" y la otra como "adición



de agua”, pues se pretendía aplicar un tratamiento de riego cuando la humedad del sustrato descendiese a niveles limitantes para la germinación. No obstante, la precipitación fue particularmente alta durante la segunda quincena de Abril (ver *Parámetros ambientales*), período en el que se produce la germinación de la mayor parte de las semillas según los resultados obtenidos el año anterior. En el momento de la primera revisión, cuando aún no se había aplicado ningún tratamiento de riego, el porcentaje de germinación fue muy alto en todos los casos, y se decidió entonces concluir el experimento (8 de Mayo). Las muestras se retiraron y se llevaron al laboratorio para contabilizar el número de semillas germinadas y medir la longitud de las radículas (n=50). Por tanto, no se aplicó ningún tratamiento de riego, y de este modo el experimento se redujo a una repetición del realizado el año anterior para los tres microhábitats más comunes. No obstante, las diferencias de precipitación entre años permiten discutir el posible efecto de la humedad. Los experimentos siguientes exploran el efecto de otros dos factores determinantes de la germinación de las semillas: las alelopatías y la intensidad luminosa.

#### **4.2.1.2.- Efecto del sustrato**

La existencia de posibles efectos alelopáticos producidos por la hojarasca presente en cada uno de los microhábitats se analizó mediante un experimento en cámara de cultivo realizado el 2 de Mayo de 1996. Para ello se dispusieron semillas a germinar sobre restos de materia vegetal de los microhábitats en los que se analizó la germinación en campo en 1996 (sección anterior, experimento #1), salvo el microhábitat Suelo. El sustrato se recogió descartando la capa superficial apenas descompuesta en el caso de los microhábitats con hojarasca; en el caso del microhábitat Prado el sustrato utilizado consistió en restos de raíces y tallos mezclados con tierra, y en el caso del microhábitat Musgo consistió en musgos vivos. Una vez en laboratorio, los diferentes sustratos se dejaron secar a temperatura ambiente, para posteriormente disponer 5 g por placa de Petri de vidrio de 9 cm de diámetro. La cantidad de sustrato utilizada suponía el llenado casi total de la placa. A las placas se les añadió agua destilada y autoclavada hasta conseguir la imbibición total del sustrato (20 ml de agua en todos los casos), dejando transcurrir 24 h antes de la adición de las semillas. Como control se utilizaron placas con semillas colocadas sobre una capa de papel de filtro que a su vez estaba depositada sobre una capa de perlas de vidrio de 5 mm de grosor, añadiendo 15 ml de agua. Cada placa contenía 25 semillas y se utilizaron 7 réplicas por tipo de sustrato. La humedad se controló periódicamente con la adición de 5 ml de agua por placa. La temperatura de la cámara de cultivo se mantuvo constante a 20 °C y con un fotoperiodo de 16 horas luz y 8 horas de oscuridad. La germinación se registró diariamente durante 12 días.



#### **4.2.1.3.- Efecto de la luz**

En 1997 se llevó a cabo en laboratorio un experimento para estudiar el efecto de la luz en la germinación de las semillas. En Enero se recolectaron piñas maduras y cerradas de un número elevado de madres, mezclándolas posteriormente. De ellas, cierta porción se dejó abrir en laboratorio en condiciones ambientales (y, por tanto, recibiendo luz ambiental), mientras que otras se encerraron en una caja de cartón completamente sellada con objeto de que, una vez abiertas, las semillas no recibiesen luz. Para acelerar la apertura de las piñas la caja se colocó en una estufa a 40 °C; previamente se había comprobado que esta temperatura no afectaba a la capacidad de germinación (ver también Catalán-Bachiller 1991b, Escudero et al. 1997). Mientras permanecieron en la estufa, el resto de las piñas a utilizar en el experimento también se colocaron en ella con objeto de que todas las semillas recibiesen las mismas condiciones de temperatura. Las semillas se distribuyeron en 4 tratamientos: 1) Piñas abiertas en luz, semillas germinadas en luz; 2) Piñas abiertas en luz, semillas germinadas en oscuridad; 3) Piñas abiertas en oscuridad, semillas germinadas en luz; 4) Piñas abiertas en oscuridad, semillas germinadas en oscuridad. La germinación se llevó a cabo en placas de Petri de vidrio de 9 cm de diámetro, y el protocolo fue similar al empleado para el tratamiento control del experimento sobre efecto del sustrato (papel de filtro colocado sobre perlas de vidrio de 5 mm de grosor, con la adición inicial de 15 ml de agua destilada y autoclavada). La siembra se realizó el 6 de Marzo y se utilizaron 8 réplicas por tratamiento, cada una de ellas con 25 semillas. La cámara de cultivo se mantuvo a 20 °C con un fotoperiodo de 16 horas luz y 8 h de oscuridad. Las placas de los tratamientos que no debían recibir luz durante la germinación se sellaron con papel de aluminio. Todo manejo que incluyese a semillas que no debían recibir luz se hizo en completa oscuridad y utilizando un foco de 40 W de color verde, envuelto además en dos láminas de papel de celofán también verdes. La elección de este color se hizo debido a que es la luz que menos efectos tiene en los procesos fisiológicos de semillas y plantas (Bewley y Black 1994, Kendrick y Kronenberg 1994).

#### **4.2.2.- EMERGENCIA DE LAS PLANTULAS**

##### **4.2.2.1.- Efecto del microhábitat**

El efecto del microhábitat en la emergencia de las plántulas se analizó sembrando semillas en algunos de los microhábitats en los que se estudió la germinación. Las semillas se sembraron en grupos de 25, formando un cuadrado de 5x5 semillas separadas 3.5 cm entre sí,



enterradas a 1 cm de profundidad, y se excluyeron del ataque de posibles predadores mediante la colocación de una caja de malla electrosoldada (1.1 cm de luz de malla) de 30x30x10 cm. En los microhábitats con hojarasca se eliminó la capa superficial no descompuesta antes de la siembra, reponiéndola posteriormente. En el momento de la siembra la viabilidad de las semillas sanas se comprobó en cámara de cultivo, y en todos los casos fue superior al 95%. Una vez iniciada la emergencia, los experimentos se revisaron regularmente anotando las nuevas emergencias. Como plántula emergida se consideró toda aquella que sobresalía de la superficie del sustrato, con o sin la cubierta de la semilla, o bien en una fase más avanzada del establecimiento, y cada revisión se consideró como una cohorte de emergencia. Se realizaron dos experimentos, uno en 1996 y otro en 1997.

#### *Experimento #1*

Se llevó a cabo en 1996 en el Barranco del Espinar, y tenía como objetivo el estudio del efecto del microhábitat en la emergencia de las plántulas. En las parcelas de bosque y de límite forestal se escogieron 4 microhábitats que incluían especies utilizadas en el experimento de germinación que se realizó en la misma área de estudio durante 1996 (ver apartado 4.2.1.1, experimento #1), siendo éstos: 1) Suelo, áreas de suelo desprovistas de vegetación; 2) Espinosa, bajo individuos de *Prunus ramburii* o *Berberis hispanica*; 3) Enebro, bajo individuos de *Juniperus communis*; 4) Pino, bajo la copa de individuos adultos de pino silvestre. En cada una de las parcelas se dispusieron aleatoriamente 30 estaciones de muestreo por microhábitat, y en cada una de ellas se estableció un punto de siembra (25 semillas por punto, 3000 semillas por parcela, 6000 semillas en total). La siembra tuvo lugar el 12 de Abril de 1996.

#### *Experimento #2*

Se llevó a cabo en el Jardín Botánico de La Cortijuela en 1997, y tenía como objetivo, atendiendo a los resultados obtenidos el año anterior, analizar si la humedad del sustrato era determinante para la emergencia de las plántulas. Las semillas se sembraron el 12 de Marzo en los microhábitats que se utilizaron para el experimento de germinación en esa misma localidad durante 1997 (Suelo, Espinosa y Pino; ver apartado 3.2.1.1, experimento #2). En cada microhábitat se localizaron aleatoriamente 20 estaciones de muestreo, y en cada una de ellas se dispusieron, emparejados, dos puntos de siembra (con 25 semillas cada uno, 3000 semillas en total), que coincidían con los puntos de siembra de bolsitas en el experimento de germinación. En cada estación de muestreo uno de los cuadrados de siembra se asignó como "control" y el otro como "adición de agua", estableciéndose un tratamiento de riego con dos



niveles. Cuando se inició la emergencia (primeros de Mayo) se inició también el tratamiento de riego, consistente en la adición de 2 l de agua a cada uno de los puntos asignados como "adición"; la superficie irrigada (30 x 30 cm) fue superior al área del punto de siembra con objeto de evitar efecto borde y, teniendo en cuenta el agua añadida y la superficie, se estima una adición de 22.2 l/m<sup>2</sup>. No obstante, sólo se llegaron a aplicar dos riegos (12 de Mayo y 21 de Mayo) durante el período de emergencia, ya que entre finales de Mayo y primeros de Junio se registraron abundantes precipitaciones (117.3 mm entre el 24 de Mayo y el 6 de Junio), lo que anula el sentido de aplicar un tratamiento de riego con objeto de paliar la sequía. De hecho, la humedad del sustrato en los puntos control fue superior el 12 de Junio que el 12 de Mayo en todos los microhábitats (Anovas de 1 vía, gl=1, 18; Suelo, 10.3±0.4 frente a 11.6±0.3, F=6.77, p=0.02; Espinosa, 14.4±0.9 frente a 18.2±0.7, F=11.29, p=0.004; Pino, 16.1±1.1 frente a 24.1±4.0, F=4.13, p=0.05; datos transformados angularmente).

#### **4.2.2.2.- Efecto de la cobertura de herbáceas**

Los pinares naturales de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza presentan pequeños rodales cubiertos por prados de herbáceas, localizados en zonas de escasa pendiente y con suelos profundos. Estos prados constituyen microhábitats en los que, a pesar de presentar condiciones ambientales *a priori* favorables para el establecimiento de plántulas (profundidad de suelo, humedad aparentemente mayor), parecen imponer serias limitaciones al reclutamiento ya que no se encuentran plántulas de pino. En ellos se llevó a cabo un experimento de siembra de semillas para analizar la capacidad de emergencia de las plántulas en estos microhábitats, considerando simultáneamente el efecto de las perturbaciones.

El estudio se llevó a cabo en la localidad de Loma de los Panaderos durante 1997 y se repitió en 1998, dentro de las exclusiones de ungulados. En dos de los cercados se eligieron aleatoriamente 50 estaciones de muestreo en las que hubiese una cobertura en torno al 100% de plantas herbáceas y con una altura de 5-15 cm, y en cada una de ellas se establecieron los siguientes tratamientos: 1) Perturbación, consistente en una cavada con un azadón cortando el cepellón de hierbas por la raíz, de modo que afloraba una porción de tierra de 12x12 cm de superficie insertada en el prado; 2) Hierba cortada, la hierba se cortaba en el momento de la siembra a ras del suelo en un cuadrado de 12x12 cm, simulando el aspecto de un prado pastado; en el momento en que las plántulas comenzaron a emerger se aplicó otra siega; 3) Intacto, zona de hierba intacta. En cada punto de muestreo se sembraron 4 semillas formando un cuadrado, separadas 5-8 cm entre sí y enterradas a 1 cm de profundidad. Los distintos tratamientos dentro de una misma estación de muestreo se localizaron al menos a 30 cm de distancia. La fecha de siembra fue el 29 de Abril en 1997 y el 24 de Marzo en 1998, y el



diseño completo del experimento contempló la siembra de 1200 semillas por año (50 estaciones de muestreo x 3 tratamientos x 4 semillas x 2 cercados). La emergencia se registró periódicamente desde el momento de su inicio.

#### **4.2.2.3.- Efecto combinado de perturbación y predadores en semillas depositadas de forma natural sobre el sustrato**

En los experimentos anteriores sobre emergencia de las plántulas las semillas se sembraron a 1 cm de profundidad. No obstante, tras la dispersión las semillas se depositan a distintas profundidades sobre la superficie del sustrato, lo que podría alterar el porcentaje de emergencia alcanzado. Para comprobar si la emergencia ocurría de igual forma al depositarse las semillas sobre la superficie se diseñaron experimentos en los que las semillas se sembraban simulando la diseminación natural, y se simultanearon con el análisis del efecto ejercido por la perturbación del sustrato y los predadores de semillas. Los estudios se llevaron a cabo en 1998 en las localidades de Loma de los Panaderos y Boleta y consistió en dos experimentos. Por una parte, se analiza el efecto de la perturbación del sustrato en los microhábitats más comunes en las zonas de estudio (algunos de los considerados en la sección 4.2.1.1). Por otro lado, se analiza el efecto de la perturbación del sustrato en prados de herbáceas.

##### *Experimento #1.- Perturbación en distintos microhábitats*

El estudio estuvo repartido, por razones logísticas, entre las localidades de Loma de los Panaderos y Boleta. Se escogieron 3 microhábitats: 1) Suelo, como en casos anteriores, suelo desprovisto de vegetación, 2) Matorral, bajo matorrales, básicamente individuos de *Prunus ramburii*, *Berberis hispanica*, *Juniperus communis* y *J. sabina* y 3) Pino, bajo la copa de pinos adultos. En cada microhábitat se localizaron 20 (25 en suelo) estaciones de muestreo en las que se distribuyeron cuatro tratamientos distintos: 1) Control, 2) Intacto + exclusión de predadores, sustrato sin perturbar pero excluido de predadores de semillas post-dispersivos, 3) Perturbación + predación, sustrato perturbado sin exclusión de predadores y 4) Perturbación + exclusión de predadores, sustrato perturbado y excluido de predadores de semillas post-dispersivos. La perturbación del sustrato se efectuó con un pequeño azadón removiendo la superficie del sustrato, que quedaba tras la operación con un aspecto similar al producido por la actividad de diversos vertebrados (por ejemplo, hozadas de jabalíes, topineras). La exclusión de predadores de semillas se conseguía con la colocación de una caja de malla electrosoldada de 1.1 cm de luz de malla y 40x40 cm de superficie. Sobre cada punto de muestreo se dispersó por la superficie una mezcla de semillas sanas y vanas a razón de



200 semillas sanas/m<sup>2</sup>, simulando una lluvia de semillas intensa. A las semillas se les eliminó previamente el ala para reducir movimientos secundarios una vez depositadas en la superficie. La siembra se realizó el 25 y 26 de Marzo de 1997, y el diseño experimental completo incluyó el uso de 8320 semillas. La emergencia se registró periódicamente durante la primavera. Los tratamientos en el microhábitat Suelo se aplicaron en uno de los cercados de Loma de los Panaderos, mientras que para Matorral y Pino el experimento se llevó a cabo en Boleta.

#### *Experimento #2.- Perturbación en prado de herbáceas*

Se llevó a cabo en uno de los cercados de Loma de los Panaderos. Para ello se dispusieron 20 estaciones de muestreo en áreas cubiertas de herbáceas, y en cada una de ellas se establecieron los siguientes tratamientos: 1) Perturbación, consistente en una cavada con azadón cortando el cepellón de hierbas por la raíz, de modo que afloraba una porción de tierra de 25x25 cm de superficie insertada en el prado, simulando áreas hozadas o pisoteadas por ganado; 2) Hierba cortada, la hierba se cortaba en el momento de la siembra a ras del suelo en un cuadrado de 25x25 cm, simulando el aspecto de un prado pastado; en el momento en que las plántulas comenzaron a emerger se aplicó otra siega; 3) Intacto, zona de hierba intacta. Cada uno de los tratamientos se replicó con y sin exclusión de predadores, establecidas mediante el uso de cajas de tela metálica de 25x25 cm de superficie y 1.1 cm de luz de malla. Sobre cada punto de muestreo se dispersaron por la superficie 25 semillas sanas a las que previamente se les había quitado el ala para reducir movimientos secundarios postdispersivos (3000 semillas en total). La siembra se realizó el 24 de Marzo de 1998 y la emergencia se registró periódicamente. Prácticamente todos los puntos del tratamiento "perturbación + exclusión de predadores" fueron atacados por el ratón de campo, que consumió las semillas, por lo que se ha eliminado de los resultados.

#### **4.2.2.4.- Efecto de la granulometría del sustrato**

Este aspecto se analizó en Fonfría, y tenía como objetivo el estudio del efecto de la granulometría del sustrato en la emergencia y su interacción con los predadores postdispersivos de semillas. Se eligió esta localidad de la Sierra de Baza por presentar una característica que favorecía la puesta en marcha del experimento, esto es, la presencia de rodales de suelo dominados por partículas finas (y, por consiguiente, con una superficie muy homogénea) junto a rodales donde abundan en la superficie piedras de distinto grosor (que presentan por tanto una superficie más heterogénea). En cada tipo de sustrato se localizaron aleatoriamente 20 estaciones de muestro, situadas en áreas abiertas, y en cada una de ellas se



dispusieron dos tratamientos, 1) Control y 2) Exclusión, puntos de siembra excluidos de predadores post-dispersivos mediante una caja de tela metálica de 40x40 cm de superficie y 1.1 cm de luz de malla. En cada punto se dispersaron por la superficie 32 semillas sanas por m<sup>2</sup> (equivalente a 200 semillas por m<sup>2</sup>, que puede considerarse como una lluvia de semillas intensa) quitándoles previamente el ala para reducir movimientos secundarios una vez depositadas en la superficie (2560 semillas en total). La siembra tuvo lugar el 26 de Marzo de 1998, y la emergencia se registró periódicamente durante la primavera y primeros días del verano.

#### **4.2.3.- Medida de parámetros ambientales**

La humedad del sustrato se muestreó en los microhábitats en los que se analizó la germinación en campo en 1996 al inicio del experimento (4 de Abril), así como el 20 de Mayo (coincidiendo con la primera revisión de germinación) y el 3 de Julio (20 días después del final del experimento). Las muestras se tomaron a 1-6 cm de profundidad y la determinación del contenido en agua se realizó mediante el método gravimétrico (muestras secadas en estufa a 110 °C, 48 h).

La temperatura del sustrato a 3 cm de profundidad se determinó en los microhábitats en los que se realizaron los experimentos de germinación y emergencia en 1997. Para ello se colocó un termistor en cada uno de los microhábitats, que estaba a su vez conectado a un pequeño almacenador de datos (Hobo XT temperature data logger, Onset Computer Corporation, Massachusetts, USA), registrándose la temperatura a intervalos de una hora entre el 17 de Abril y el 4 de Mayo. La precipitación se registró en la estación meteorológica de La Cortijuela.

#### **4.2.4.- Análisis de datos**

Para el caso de la emergencia de las plántulas en el experimento de efecto del prado de herbáceas (sección 4.2.2.2), los datos se analizan mediante una tabla de contingencia multivariante en el que la variable dependiente (emergencia) toma valores 0, 1, 2, 3 ó 4. En el resto de los experimentos los análisis se realizan mediante Anova o mediante las pruebas no paramétrica de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis. En caso de utilizar Anova, los datos se transformaron logarítmica o angularmente siguiendo las recomendaciones de Zar (1996), y tanto parcela como microhábitat se han considerado factores fijos. Para los modelos no balanceados se ha utilizado la suma de cuadrados tipo III para el cálculo del valor de F (Shaw y Mitchell-Olds 1993). En los experimentos sobre efecto del microhábitat en la germinación (sección 4.2.1.1) se ha agrupado el contenido de las dos bolsitas enterradas en cada uno de los



puntos de muestreo, tanto en el experimento #1 como en el #2, considerándose cada punto como una única réplica con 70 ó 50 semillas respectivamente.

El experimento de riego (sección 4.2.2.1, experimento #2) se asemeja a un diseño en split-plot en el que cada punto de siembra puede considerarse como sujeto (*subject* o *whole plot*), el microhábitat (con tres niveles) es el factor entre sujetos (*between subject*), y riego (con dos niveles) es el factor dentro de sujeto (*within subject*), y la emergencia de las plántulas se ha analizado en este caso mediante un Anova de medidas repetidas (Edward 1985, Potvin 1993, von Ende 1993).

Los valores de germinación y emergencia obtenidos en el Jardín Botánico de La Cortijuela en 1997, donde los puntos de siembra de bolsitas y de emergencia coincidían (experimento #2 sección 4.2.1.1 y experimento #2 sección 4.2.2.1) se comparan para los tratamientos control de ambos experimentos mediante la prueba t-apareada para cada uno de los microhábitats.

#### **4.3.- RESULTADOS**

##### **4.3.1.- GERMINACION DE SEMILLAS**

###### **4.3.1.1- Efecto del microhábitat**

La germinación registrada en 1996 en el Barranco del Espinar (sección 4.2.1.1, experimento #1) fue diferente entre microhábitats a los 40 días (Anova de 1 vía,  $F=56.61$ ,  $gl=9, 89$ ,  $p<0.0001$ ), siendo máxima en Prado, Musgo y Suelo (Tabla 4.1). La germinación acumulada a los 70 días también fue diferente entre microhábitats ( $F=5.95$ ,  $gl=9, 89$ ,  $p<0.0001$ ). No obstante, el porcentaje se incrementó considerablemente para todos los microhábitats, alcanzando valores en torno al 85% en la mayoría de los casos (Tabla 4.1); Enebro y Pino fueron los únicos microhábitats con valores inferiores al 75%.

La longitud de las radículas siguió un patrón de variación entre microhábitats similar a la emergencia, De este modo, a los 40 días de la siembra fue máxima en Prado, Musgo y Suelo (Tabla 4.2; Anova de 1 vía,  $F=80.49$ ,  $gl=9, 647$ ,  $p<0.0001$ ). A los 70 días tras la siembra la longitud de las radículas también fue diferente entre microhábitats ( $F=3.01$ ,  $gl=6, 276$ ,  $p=0.007$ ), si bien las diferencias fueron sustancialmente menores, estando comprendidas en todos los casos entre 25 y 35 mm (Tabla 4.2).

La germinación registrada en 1997 en el Jardín Botánico de La Cortijuela (sección 4.2.1.1, experimento #2) fue significativamente diferente entre microhábitats (Anova de 1 vía,  $F=19.28$ ,  $gl=2, 115$ ,  $p<0.0001$ ), presentando Pino el menor valor ( $85.6\pm 1.7\%$ ) frente al  $94.6\pm 0.7\%$  y  $94.7\pm 0.8\%$  de Suelo y Matorral, respectivamente. La longitud de las radículas fue máxima en Suelo ( $39.6\pm 0.8$  mm), seguido de Matorral ( $35.0\pm 1.1$  mm) y Pino



( $17.3 \pm 1.4$  mm), existiendo diferencias significativas entre microhábitats ( $F=66.74$ ,  $gl=2$ ,  $147$ ,  $p<0.0001$ ).

#### 4.3.1.2.- Efecto del sustrato

El porcentaje de germinación obtenido en cámara de cultivo a los 6 días osciló entre el 66.9% en Musgo y el 89.0% en Control, existiendo diferencias significativas entre los sustratos empleados (Anova de 1 vía,  $F=4.24$ ,  $gl=9$ ,  $60$ ,  $p=0.0003$ ). A los 12 días de la siembra también existieron diferencias significativas entre tipos de sustrato (Anova de 1 vía,  $F=3.53$ ,  $gl=9$ ,  $60$ ,  $p=0.0014$ ), si bien el porcentaje de germinación fue muy alto en todos los casos (Pino 91.4%, Salvia 94.3%, Endrino 90.2%, Agracejo 96.3%, Enebro 90.2%, Sabina 93.9%, Genista 89.4%, Prado 86.1%, Musgo 90.2%, Control 94.7%).

	Pino	Salvia	Endrino	Agracejo	Enebro	Sabina	Genista	Prado	Musgo	Suelo
40 días	$23.1 \pm 2.8$	$54.4 \pm 4.7$	$59.4 \pm 5.6$	$42.4 \pm 6.7$	$12.1 \pm 2.4$	$27.7 \pm 5.5$	$19.1 \pm 3.5$	$85.4 \pm 1.7$	$84.3 \pm 2.0$	$94.0 \pm 0.8$
70 días	$69.6 \pm 5.7$	$86.2 \pm 1.3$	$84.7 \pm 3.4$	$75.7 \pm 5.2$	$61.7 \pm 6.2$	$83.9 \pm 7.0$	$85.3 \pm 2.4$	$91.6 \pm 0.9$	$94.9 \pm 1.0$	$94.2 \pm 0.8$

**Tabla 4.1.-** Porcentaje de germinación obtenido para las semillas enterradas en distintos microhábitats al cabo de 40 y 70 días (valor acumulado) en el experimento #1 sobre efecto del microhábitat en la germinación.

	Pino	Salvia	Endrino	Agracejo	Enebro	Sabina	Genista	Prado	Musgo	Suelo
40 días	$5.6 \pm 0.3$	$10.3 \pm 0.8$	$12.5 \pm 1.2$	$6.9 \pm 0.6$	$4.2 \pm 0.3$	$5.6 \pm 0.5$	$4.3 \pm 0.3$	$16.9 \pm 1.1$	$21.8 \pm 1.4$	$29.2 \pm 1.2$
70 días	$26.8 \pm 1.8$	$30.3 \pm 1.9$	$32.6 \pm 1.7$	$34.9 \pm 2.1$	$35.3 \pm 1.5$	$32.8 \pm 1.6$	$34.3 \pm 1.0$	--	--	--

**Tabla 4.2.-** Longitud (en mm) de las radículas de las semillas germinadas en los diferentes microhábitats tras 40 y 70 días de la siembra en el experimento #1 sobre efecto del microhábitat. La longitud no se estimó en los microhábitats Prado, Musgo y Suelo a los 70 días ya que casi todas las semillas se retiraron en el primer muestreo.

#### 4.3.1.3.- Efecto de la luz

La germinación fue más lenta para las semillas que germinaron en oscuridad, independientemente de que las piñas se abriesen en luz u oscuridad (Tabla 4.3). Sin embargo, el porcentaje de germinación alcanzado al cabo de 32 días fue muy alto y similar en todos los tratamientos (Anova de 1 vía,  $F=1.86$ ,  $gl=3$ ,  $28$ ,  $p>0.05$ ; Tabla 4.3).



	Abiertas oscurid, Germ. oscuridad	Abiertas oscuridad, Germinación luz	Abiertas luz, Germ. oscuridad	Abiertas luz, Germinación luz
Día 4	10.0±2.0 (a)	85.5±2.5 (b)	28.0±3.2 (c)	89.5±2.5 (b)
Día 8	68.0±2.1 (a)	95.5±1.4 (b)	83.5±2.1 (c)	97.5±1.0 (b)
Día 15	69.5±2.3 (a)	96.0±1.1 (b)	85.5±1.7 (c)	97.5±1.0 (b)
Día 25	72.5±2.3 (a)	96.0±1.1 (b)	85.5±1.7 (c)	97.5±1.0 (b)
Día 32	94.0±2.1 (a)	96.0±1.1 (a)	93.5±0.7 (a)	97.5±1.0 (a)

**Tabla 4.3.-** Porcentajes de germinación obtenidos en el experimento de efecto de la luz. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos, para cada uno de los intervalos de tiempo considerados, a  $p < 0.05$  según test de Bonferroni-Dunn.

#### 4.3.2.- EMERGENCIA DE PLANTULAS

##### 4.3.2.1.- Efecto del microhábitat

Las semillas sembradas en 1996 en el Barranco del Espinar (sección 4.2.2.1, experimento #1) comenzaron a emerger en la segunda quincena de Mayo, y la mayor parte de las que emergieron lo hicieron durante la primavera y principios del verano; sólo 6 plántulas emergieron en otoño. Hubo diferencias entre parcelas (bosque y límite forestal) y microhábitats en el porcentaje final de emergencia (Tabla 4.4), siendo en conjunto mayor en el bosque que en el límite forestal y, entre microhábitats, menor en Pino (Tabla 4.5). En total emergieron 2691 plántulas, el 44.9% de las semillas sembradas.

Fuente	gl	SC	F	P
Parcela	1	1.52	20.00	<0.0001
Microhábitat	3	3.47	15.25	<0.0001
P*M	3	0.08	0.36	0.7832
Error	232	17.59		

**Tabla 4.4.-** Resumen del Anova para el porcentaje de emergencia en el experimento #1 de efecto del microhábitat, considerando como factores la parcela y el microhábitat.

Microhábitat	Emergencia			Germinación	Pérdidas
	Bosque (B)	Límite (L)	Media (B+L)/2		
Espinosa	58.1±4.6	44.4±4.4	51.3±3.3	80.2±2.8	28.9
Enebro	56.8±3.2	44.8±5.8	50.8±3.4	61.7±6.2	10.9
Pino	35.6±3.6	20.5±3.9	28.1±2.8	69.6±5.7	41.5
Suelo	55.7±3.9	42.7±3.6	49.2±2.8	94.2±0.8	55.0

**Tabla 4.5.-** Valor final de emergencia alcanzado en las distintas parcelas y microhábitats en el experimento #1 de efecto del microhábitat. Se ofrecen también valores del porcentaje de germinación final obtenido en la misma área de estudio durante 1996, expresados previamente en la Tabla 4.1. Para el caso del microhábitat Espinosa, el porcentaje de germinación ofrecido es la media entre Endrino y Agracejo en la Tabla 4.1. Las "pérdidas" se calculan restando el porcentaje medio de emergencia al porcentaje de germinación, y hacen referencia a las semillas que, habiendo germinado, no logran emerger. Todos los valores son porcentajes.



La emergencia de las semillas sembradas en el Jardín Botánico de la Cortijuela en 1997 (sección 4.2.2.1, experimento #2) se inició en la primera semana de Mayo y concluyó en los primeros días del verano. El porcentaje final de emergencia fue diferente entre microhábitats (Tabla 4.6), siendo menor en Suelo y mayor en Espinosa (Tabla 4.7), y fue, en conjunto, ligeramente superior en los puntos de siembra regados que en los control, aunque sólo hubo diferencias significativas para el microhábitat pino (prueba apareada de la t,  $gl=1, 19, p=0.04$ ). En total emergieron 1414 plántulas (47.1%). La emergencia fue significativamente inferior a la germinación en todos los microhábitats (Tabla 4.7; prueba apareada de la t en tratamientos "control"; Pino:  $t=4.50, gl=18, p<0.001$ ; Espinosa:  $t=4.56, gl=19, p<0.001$ ; Suelo:  $t=8.87, gl=18, p<0.001$ ).

Fuente	gl	SC	F	P
Microhabitat	2	4.56	31.29	<0.0001
Error (entre)	57	4.15		
Trat. agua	1	0.09	4.22	0.0445
Trat. agua*Micro	2	0.06	1.34	0.2693
Error (dentro)	57	1.24		

**Tabla 4.6.-** Resumen del Anova de medidas repetidas para la emergencia de las plántulas en el experimento #2 de efecto del microhábitat.

Microhábitat	Emergencia		Germinación	
	Adición agua	Control	control	Pérdidas
Espinosa	67.8±4.2	60.6±5.1	94.7±0.8	34.1
Pino	58.0±3.0	48.6±4.3	85.6±1.7	37.0
Suelo	24.8±4.0	25.4±4.3	94.6±0.7	69.2

**Tabla 4.7.-** Porcentaje final de emergencia alcanzado en los diferentes tratamientos en el experimento #2. Se ofrecen también valores del porcentaje de germinación final obtenido en la misma área de estudio y en los mismos puntos de muestreo durante 1997. Las "pérdidas" se han calculado para el tratamiento "control" restando el porcentaje de emergencia al porcentaje de germinación, y hacen referencia a las semillas que, habiendo germinado, no logran emerger.

#### 4.3.2.2.- Efecto de la cobertura de herbáceas

No hubo diferencias entre tratamientos en la emergencia (Tabla 4.8), y ésta fue en conjunto superior en 1997 que en 1998 (26.7% frente a 19.8%,  $\chi^2$  de Wald=14.09,  $gl=4, p=0.007$ ).



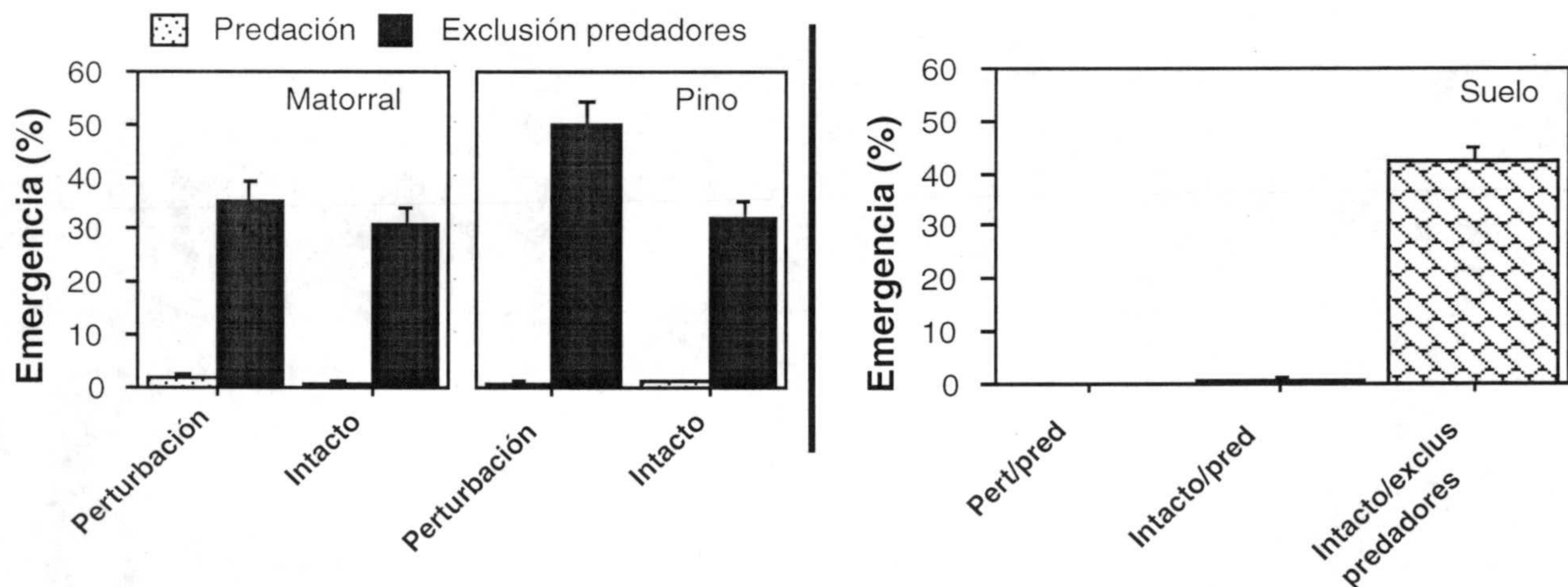
	Fuente	gl	$\chi^2$ de Wald	P
Año 1997 ( $R^2=0.02$ )	Cercado	4	7.90	0.10
	Tratamiento	8	7.10	0.52
Año 1998 ( $R^2=0.04$ )	Cercado	4	11.54	0.02
	Tratamiento	8	14.33	0.07

**Tabla 4.8.-** Resumen del análisis de contingencia multivariante para la emergencia de las plántulas en semillas sembradas a 1 cm de profundidad en prado de herbáceas, considerando cercado y tratamiento como factores. Los tratamientos son Perturbación, Hierba cortada e Intacto.

#### 4.3.2.3.- Efecto combinado de perturbación y predadores en semillas depositadas de forma natural sobre el sustrato

##### Experimento #1.- Perturbación en distintos microhábitats

Hubo claras diferencias en la emergencia entre los tratamientos excluidos de predadores y los no excluidos para cada uno de los microhábitats (Fig. 4.1, pruebas de Mann-Whitney significativas), de modo que prácticamente ninguna plántula emergió en los puntos no excluidos de los predadores. Considerando sólo los puntos con exclusión de predadores, se aprecia que la emergencia fue mayor en los puntos con perturbación (Fig. 4.1), si bien la diferencia fue significativa sólo para el microhábitat Pino (Anova de 1 vía,  $F=10.22$ ,  $gl=1$ ,  $36$ ,  $p=0.003$ ), pero no para el microhábitat Matorral (datos del microhábitat Suelo no analizados ya que hubo que eliminar al tratamiento "Perturbación + predación").

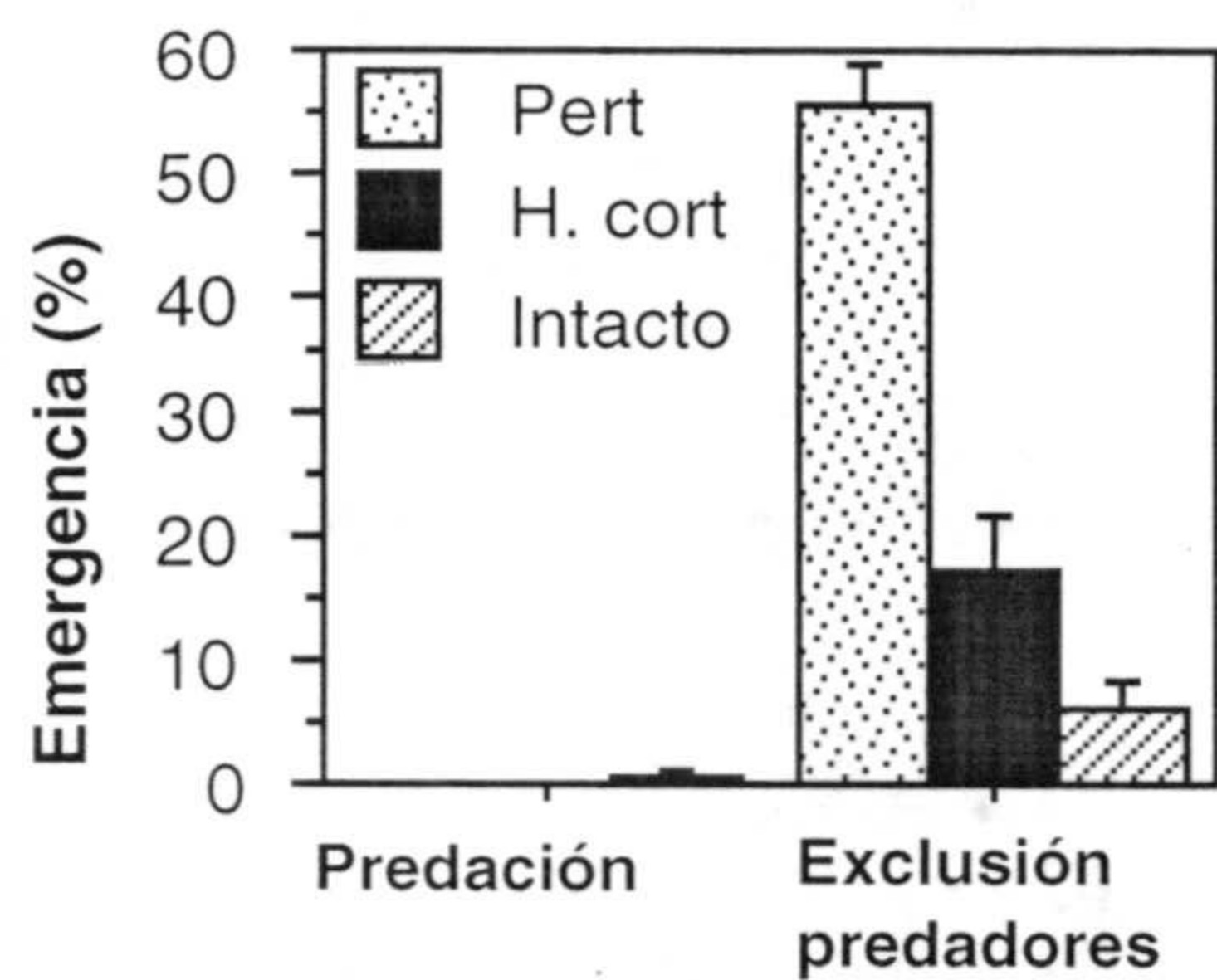


**Figura 4.1.-** Porcentaje de emergencia de las semillas sembradas en distintos tratamientos en el experimento #1 de efecto combinado del microhábitat, perturbación y predación sobre la emergencia de plántulas. En el microhábitat Suelo se perdieron todos los puntos del tratamiento *Perturbación + exclusión de predadores* por causa del ratón de campo, y se han eliminado de la figura. Pert = perturbación; pred = predación; exclus predadores = exclusión predadores.



#### Experimento #2.- Perturbación en prado de herbáceas

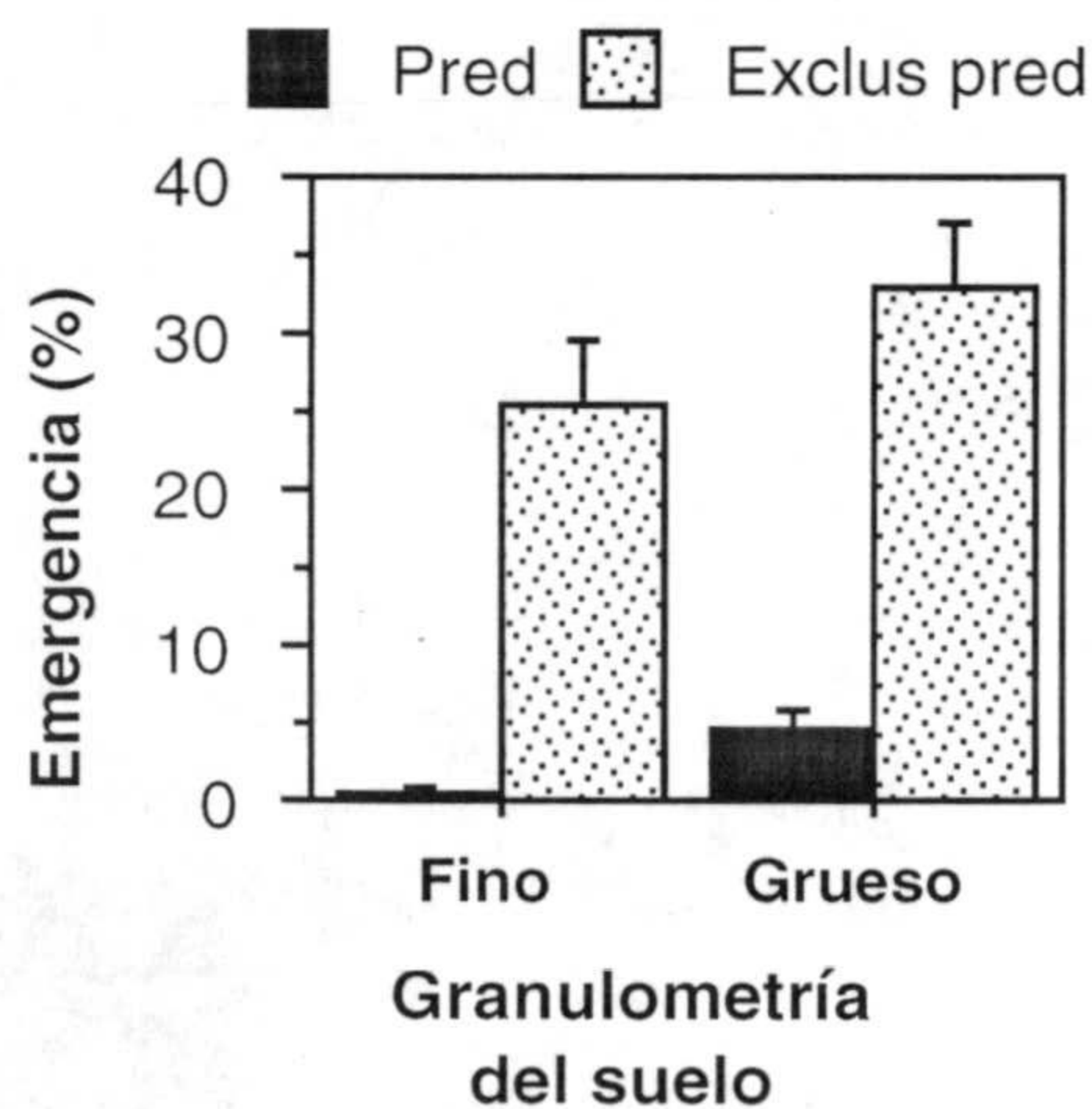
En este experimento sólo emergieron 5 plántulas en los tratamientos con predación, por lo que éstos no se han considerado para los análisis. Dentro de los puntos excluidos de predación, la mayor emergencia se registró en el tratamientos Perturbación y la menor en Intacto, con diferencias significativas entre ellos (Anova de 1 vía,  $F=6.55$ ,  $gl=2$ ,  $112$ ,  $p=0.002$ ; Fig. 4.2).



**Figura 4.2.-** Porcentaje de emergencia en distintos tratamientos de perturbación para el experimento #2 de efecto combinado del microhábitat, perturbación y predación sobre la emergencia de plántulas. Pert = perturbación; H. cort = Hierba cortada.

#### 4.3.2.4.- Efecto de la granulometría del sustrato

La emergencia fue claramente superior en el tratamiento de exclusión de predadores (Fig. 4.3); para este tratamiento no hubo diferencias en la emergencia entre tipos de suelo (Anova de 1 vía,  $F=1.30$ ,  $gl=1$ ,  $37$ ,  $p=0.26$ ). Sin embargo, para los puntos de muestreo sin exclusión de predadores se aprecia que el suelo grueso tuvo mayor porcentaje de emergencia que el suelo fino (Fig. 4.3; prueba de Mann-Whitney,  $Z=2.86$ ,  $n=40$ ,  $p=0.004$ ).



**Figura 4.3.-** Porcentaje de emergencia de las semillas sembradas en los distintos tratamientos en el experimento de granulometría del suelo. Los tipos de suelo utilizados fueron Fino y Grueso. Pred = predación; Excl pred = exclusión de predadores.

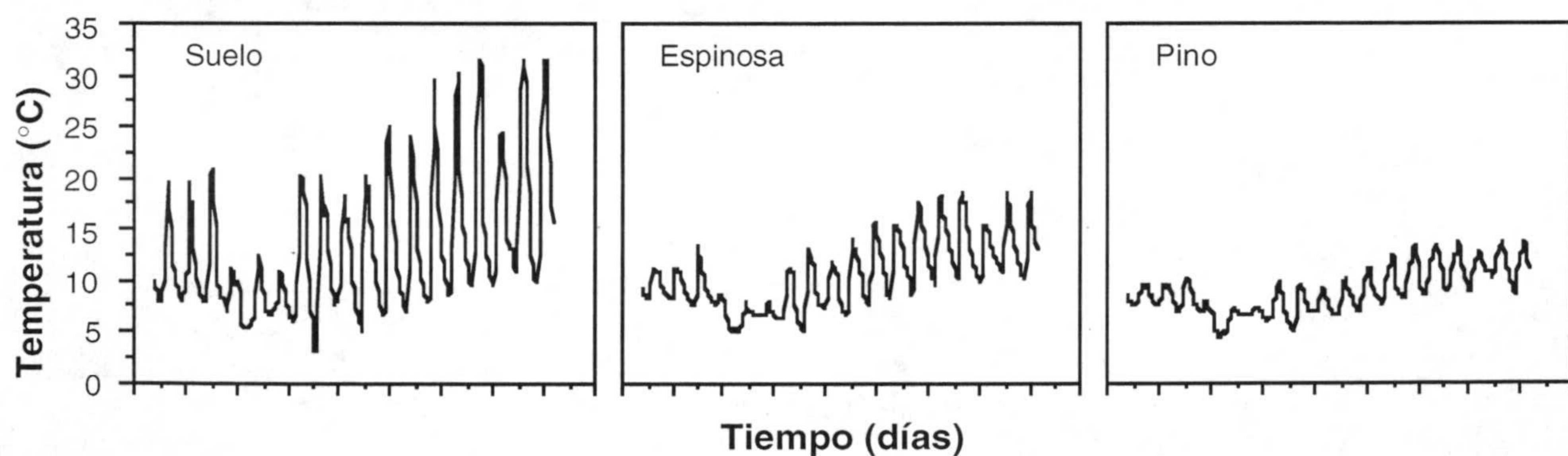


#### 4.3.3.- Medida de parámetros ambientales

La humedad del sustrato registrada en 1996 fue diferente entre microhábitats para cada uno de los períodos de muestreo (Anova de 1 vía, F entre 59.05 y 163.13,  $gl=9, 89, p<0.0001$  en los tres muestreos), siendo máxima en Musgo y mínima en Suelo en todos los casos (Tabla 4.9). En el último muestreo la humedad se mantuvo por debajo del 25.6% para todos los microhábitats salvo el Musgo, registrándose en Suelo un 7.5% (Tabla 4.9), valor que está por debajo del pF 4.2 ( $13.8\pm 0.6\%$  de humedad, determinado en laboratorio). La temperatura del sustrato a 3 cm de profundidad tuvo los valores más altos y contrastados en Suelo, presentando Pino y Espinosa valores mucho más tamponados (Fig. 4.4). La precipitación registrada en Abril en 1996 fue de 34.5 mm durante la primera quincena y 36.5 mm durante la segunda quincena; por el contrario, en 1997 la precipitación fue considerablemente superior, con 19.5 mm en la primera quincena y 110.8 mm en la segunda quincena.

Microhábitat	4 Abril	20 Mayo	3 Julio	<i>p</i>
Pino	52.6±3.9	57.2±2.0	25.6±3.1	0.0001
Salvia	36.9±2.6	31.9±2.0	15.8±1.2	0.0002
Endrino	35.3±2.7	29.7±0.9	11.8±0.7	<0.0001
Agracejo	37.3±2.2	33.8±1.3	19.2±3.2	0.0010
Enebro	37.6±2.4	32.1±1.9	22.1±2.0	0.0002
Sabina	35.1±1.7	30.0±1.8	13.5±1.2	<0.0001
Genista	39.4±1.4	32.4±0.8	18.1±1.0	<0.0001
Prado	35.0±1.8	30.1±1.6	14.7±1.3	<0.0001
Musgo	85.2±1.7	86.2±1.5	86.5±0.9	0.84
Suelo	21.8±1.3	17.6±0.6	7.5±0.4	<0.0001

**Tabla 4.9.-** Porcentaje de humedad registrado en los distintos microhábitats en el experimento de germinación realizado en 1996 en el Barranco del Espinar. Las diferencias entre muestreos dentro de microhábitat se han analizado mediante la prueba de Kruskal-Wallis ( $gl=2$  en todos los casos, H entre 0.34 y 24.13).



**Figura 4.4.-** Temperatura del sustrato registrada a 3 cm de profundidad en el Jardín Botánico de La Cortijuela entre el 17 de Abril y el 4 de Mayo de 1997 en el experimento de germinación en diferentes microhábitats.



#### 4.4.- DISCUSION

##### *Germinación de semillas*

Los resultados obtenidos muestran dos hechos con profundas repercusiones para la ecología de las semillas de pino silvestre. Por una parte, el porcentaje de germinación es muy elevado tanto en cámara de cultivo como en la mayor parte de los microhábitats en campo, con valores que alcanzan el 95%. Por otra parte, la germinación es muy rápida, pudiendo completarse en un período inferior a 12 días, constantándose así dos características previamente mostradas para la especie (ver Catalán-Bachiller 1991b, Reyes y Casal 1995, Escudero et al. 1997). Este alto porcentaje y velocidad de germinación sugiere que las semillas de pino silvestre no tienen ningún tipo de dormición, por lo que germinarán masivamente tan pronto como encuentren condiciones ambientales apropiadas (humedad, luz, temperatura y oxigenación), que en la zona de estudio se presentarán generalmente al inicio de la primavera.

Tras la dispersión, parte de las semillas podrán encontrarse en microhábitats que no permiten la germinación (por ejemplo, sobre una roca), pudiendo quedar disponibles para la germinación en un momento posterior tras su dispersión secundaria, por ejemplo el otoño. Sin embargo, la alta tasa de predación (capítulo 2) hace muy improbable la supervivencia de las semillas que no germinen, contribuyendo así a la ausencia de un banco de semillas (Johnson y Fryer 1996).

Los experimentos llevados a cabo en campo muestran que las semillas tienen gran capacidad de germinar en todos los microhábitats, con valores que oscilaron entre el 62% y el 95% (Tabla 4.1). No obstante, a pesar de que las diferencias no sean particularmente sustanciales, podrían repercutir en la dinámica de regeneración del bosque. Así, bajo pino, que es el microhábitat que mayor lluvia de semillas recibe (capítulo 2), se encuentran los menores valores de germinación en ambos años, lo que representa un desacoplamiento entre dispersión y germinación que se trasladará a las sucesivas fases del ciclo de vida de la planta.

##### *Origen de las diferencias entre microhábitats en el porcentaje de germinación*

Las diferencias encontradas entre microhábitats en el porcentaje de germinación parecen estar vinculadas a cambios en las condiciones físicas asociadas a los mismos, tales como luz, humedad y temperatura, y no a un efecto alelopático específico del sustrato. Varias evidencias apoyan esta hipótesis. En primer lugar, la germinación sobre distintos sustratos en cámara de cultivo muestra valores muy elevados en todos los casos, siendo además similarmente rápida; aunque no se cuantificó la elongación de las radículas, no se apreciaron diferencias que hiciesen pensar en un efecto inhibitorio. En segundo lugar, el experimento #1 de germinación en distintos microhábitats muestra que, a los 40 días, los mayores porcentajes



se obtuvieron en microhábitats que, como Prado, Musgo y Suelo, son los que más radiación directa reciben, por lo que supuestamente alcanzarán mayor temperatura (ver Fig. 4.4). Por el contrario, la germinación en este período fue mínima en los microhábitats constituidos por especies perennifolias o con denso ramaje (Pino, Enebro, Sabina y Genista), que presumiblemente recibirán la menor radiación, e intermedia en aquellos constituidos por especies caducifolias, sin hojas en el momento de la germinación, o las que tienen follaje poco denso (Endrino, Agracejo y Salvia, Tabla 4.1). Además, pasado cierto tiempo (70 días), el porcentaje de germinación alcanza valores próximos al máximo en casi todos los microhábitats. En tercer lugar, la germinación obtenida en Pino fue considerablemente superior en 1997, año en el que las abundantes precipitaciones registradas durante el período de germinación debieron reducir el estrés hídrico. Finalmente, la disminución en la intensidad luminosa retarda la germinación (Tabla 4.3), tal y como se ha puesto de manifiesto para el pino silvestre (Tillberg 1991) y para otras especies de pinos en la región mediterránea (Thanos y Skordilis 1987, Thanos et al. 1989), afianzando así la polaridad entre los microhábitats Pino (muy probablemente el más umbrío) y Suelo (totalmente soleado).

Todo esto sugiere que el metabolismo de las semillas está ralentizado en los microhábitats que menos radiación reciben (y por tanto con menor temperatura e intensidad luminosa), lo que afecta no sólo a la germinación sino también al crecimiento de la radícula, que siguió un patrón de variación entre microhábitats similar al de germinación. Las semillas necesitan unas condiciones mínimas de temperatura para iniciar el metabolismo y, con ello, el proceso de germinación (Mayer y Poljakoff-Mayber 1989, Bewley y Black 1994, Vleeshouwers et al. 1995). Estas condiciones llegarán escalonadamente a los distintos microhábitats, primero a los más expuestos a la radiación y después a los menos expuestos. Una vez iniciada la germinación, temperatura y luz modularán su velocidad y, en cualquier caso, el proceso estará condicionado por la disponibilidad de humedad del sustrato. Así, es muy probable que en el microhábitat Pino se obtengan los menores valores de germinación porque una vez alcanzadas las condiciones apropiadas de temperatura y luminosidad se entre paulatinamente en una fase de carestía de humedad (acuciante ya a los 70 días en el caso del experimento de 1996) existiendo así un desacoplamiento en las condiciones necesarias para la germinación. De este modo, las precipitaciones durante la segunda quincena de Abril de 1997 permitirían la confluencia en el microhábitat Pino de condiciones apropiados de humedad y temperatura para la germinación, incrementándose los valores obtenidos respecto a 1996, lo que indica que existe una relación positiva entre precipitación y porcentaje de germinación (ver Ohlsson y Zackrisson 1992). El microhábitat Musgo ejemplifica esta



situación: en un emplazamiento donde la humedad no falta en ningún momento, y donde la temperatura será obviamente menor que en Suelo debido a la presencia del agua que empapa a los musgos, la germinación alcanza finalmente el máximo valor (Tabla 4.1), a pesar de que inicialmente sea más alta en Suelo si las condiciones de humedad lo permiten. No obstante, aunque la germinación parezca estar afectada sólo por factores físicos, no se puede descartar la posibilidad de un efecto alelopático del sustrato, ya que podría estar vinculado a otras variables determinadas por el microhábitat (Inderjit y del Moral 1997), o aparecer en una fase posterior del desarrollo de la planta.

#### *Emergencia de las plántulas*

El porcentaje de emergencia registrado para semillas sembradas a 1 cm de profundidad superó el 20% en todos los casos (Tablas 4.5 y 4.7), llegando a alcanzar valores del 60%. Esto supone que el pino silvestre tiene también alta capacidad de emerger, lo que en principio asegura un abundante banco de plántulas siempre y cuando haya disponibilidad de semillas y las condiciones ambientales sean favorables. Hubo además diferencias entre microhábitats, registrándose los mayores valores al amparo de los matorrales.

El porcentaje de emergencia fue, no obstante, muy inferior al de germinación, lo que puede apreciarse observando los datos obtenidos en campo en 1996 (Tabla 4.5) y pudo además analizarse para el caso de los experimentos en campo de 1997. Por tanto, un considerable número de individuos muere en la interfase germinación-emergencia antes de asomar sobre la superficie del suelo. Comparando los valores de germinación y de emergencia se aprecia que las mayores pérdidas de individuos ocurrieron en el microhábitat Suelo, mientras que las menores se registraron en localizaciones bajo matorrales (Tablas 4.5 y 4.7). Esto debe estar originado por la mayor compactación del sustrato en áreas de suelo abierto frente a localizaciones bajo matorrales, donde la presencia de materia orgánica aumenta la porosidad del sustrato y disminuye su densidad, siendo por tanto menor la mortalidad de plántulas por agotamiento de las reservas de la semilla antes de que emerjan a la superficie (Vepraskas 1994, Verdú y García-Fayos 1996; ver también diferencias de emergencia en suelo calizo frente a silíceo en capítulo 3).

Aparte del distinto grado de compactación del sustrato, las diferencias entre microhábitats podrían estar ocasionadas por un gran número de factores. Así por ejemplo, Bisigato y Bertiller (1999) encuentran mayores niveles de emergencia si el suelo es rico en nutrientes, lo que apoyaría los resultados obtenidos bajo matorral. Del mismo modo, los mayores niveles de humedad que pueden encontrarse bajo el dosel de los arbustos (Callaway y Pugnaire 1999, ver también capítulos 5 y 8) podría favorecer la emergencia en estos



microhábitats. De hecho, aunque el efecto de la adición artificial de agua al sustrato perdió relevancia dadas las altas precipitaciones que se registraron, llegó a ofrecer resultados significativos para el microhábitat Pino, lo que hace sospechar que la humedad sea un factor determinante en situaciones de menor precipitación (e.g. De Steven 1991a, Ohlsson y Zackrisson 1992). En cualquier caso, las diferencias entre microhábitats fluctuaron dependiendo del año, siendo la emergencia mínima en Pino durante 1996 y mínima en Suelo durante 1997. Estas variaciones, por otra parte comunes en la literatura (Borchert et al. 1989, De Steven 1991a, Paynter et al. 1998), pueden atribuirse al conjunto de condiciones ambientales reinantes en cada momento. Así, las diferencias de precipitación y temperatura entre años durante el período de germinación y emergencia pueden variar la capacidad de un determinado microhábitat para ofrecer condiciones de humedad, luz y temperatura apropiadas para el crecimiento del embrión, así como afectar al grado de compactación del sustrato.

En definitiva, la emergencia interfiere con el efecto ejercido por la germinación y modifica el resultado obtenido. La emergencia en el microhábitat Suelo, que en ambos años tuvo valores de germinación próximos al 100%, se vio reducida frente a otros microhábitats debido a la compactación, de modo que los valores mayores se registraron finalmente en otros microhábitats (espinosas y enebro).

#### *Interacción con las perturbaciones y los predadores*

Al simular una situación natural, con semillas depositadas sobre la superficie del suelo, se observa que la emergencia es también muy elevada cuando las semillas están excluidas de los predadores, lo que verifica la validez del procedimiento empleado en los experimentos con siembra de semillas a 1 cm de profundidad. No obstante, se aprecia que la emergencia estuvo afectada por la perturbación del sustrato (Figs. 4.1 y 4.2). El efecto final dependió, sin embargo, del microhábitat, y varias evidencias sugieren que existe una relación entre el efecto positivo de la perturbación y el grado de aislamiento respecto al suelo que impone el microhábitat. Así, un prado con una cobertura de herbáceas en torno al 100%, fundamentalmente de gramíneas, deja pocos sitios para que las semillas entren en contacto con el suelo mineral. Esto debe dificultar el establecimiento al impedir que las radículas alcancen el suelo (Fowler 1988), de modo que la emergencia es muy baja si no existe una perturbación que ponga el suelo al descubierto. De hecho, si las semillas se siembran a 1 cm de profundidad en el prado de herbáceas (con lo que las radículas tienen más posibilidades de alcanzar el suelo mineral), la emergencia es similar a la ocurrida si se siembran en un suelo despojado de la cobertura de herbáceas. Por el contrario, en microhábitats que no oponen tanto aislamiento con el suelo, como la hojarasca dejada por matorrales, la emergencia de las



plántulas no difirió significativamente entre perturbación y control. El microhábitat Pino muestra una situación intermedia, presumiblemente porque su hojarasca, de más difícil descomposición que la de arbustos caducifolios (e.g. Gillon et al. 1994), forma una capa más impermeable para las semillas, aunque ni mucho menos tan aislante como un prado de herbáceas. De este modo, las herbáceas muestran un efecto negativo más acusado que la hojarasca (ver Tripathi y Khan 1990, Facelli y Pickett 1991b). Bajo condiciones de extrema cobertura se puede establecer por tanto una interacción indirecta entre las plántulas de pino y los vertebrados, que a través del pisoteo, ramoneo o minado, causan microperturbaciones necesarias su establecimiento (e.g. De Simone y Zedler 1999). Por otra parte, donde la hojarasca es abundante, como ocurre bajo los matorrales y pinos, las herbáceas tienen escasa o nula presencia (observación personal), de modo que la hojarasca podría actuar indirectamente en estos microhábitats como promotor del reclutamiento de plántulas de pino silvestre impidiendo el desarrollo de las herbáceas (ver Facelli y Pickett 1991b, c).

El efecto de la perturbación no actuó aisladamente sobre la emergencia de las plántulas, sino que está supeditado al filtro previo que imponen los predadores post-dispersivos, que encontraron prácticamente la totalidad de las semillas en todos los microhábitats. Los resultados ponen así de manifiesto una vez más el papel determinante de los predadores de semillas, que anulan posibles diferencias que de otro modo aparecerían entre microhábitats. Por ejemplo, el reclutamiento en el prado de gramíneas a partir de semillas depositadas sobre la superficie es claramente inferior en los tratamientos Intacto e Hierba cortada respecto al de Perturbación en ausencia de predadores (Fig. 4.2), si bien estas diferencias desaparecen cuando los predadores tienen acceso a las semillas.

La emergencia de las plántulas también dependió de la granulometría del sustrato (Fig. 4.3), siendo mayor en un suelo con granulometría más gruesa (e.g. Wood y Morris 1990). Resultados similares se han atribuido con frecuencia a diferencias en las condiciones microclimáticas proporcionadas por las partículas del suelo, o bien a la mayor capacidad de ciertos sustratos de retener las semillas e impedir nuevos desplazamientos por dispersión secundaria (Harper 1977, Wood y Morris 1990, Chambers et al. 1990). No obstante, el hecho de que las diferencias se diesen sólo en los puntos de siembra excluidos de los predadores sugiere que éstos fueron el factor determinante del patrón observado. En el sustrato con granulometría más gruesa las semillas tendrían mayor probabilidad de escapar a los predadores al intercalarse entre los intersticios de las piedras, aparte de que posteriormente esto pueda también mejorar el establecimiento al aumentar la humedad del entorno. De hecho, el reclutamiento de plántulas de pino silvestre en Fonfría es inusualmente



alto en los acúmulos de grava de las cunetas de los caminos (observación personal). En este sentido, merece destacar que la densidad de plántulas naturales recién germinadas en 1997 fue mucho mayor en Fonfría que en el Barranco del Espinar (ver capítulo 5). Aunque multitud de factores pueden determinar estas variaciones, tales como lluvia de semillas, condiciones climáticas, etc, cabe sospechar que en buena parte estén basadas en diferencias en las características del suelo abierto en ambas localidades. En Fonfría el suelo muestra gran cantidad de pequeñas piedras, y es además muy suelto, lo que unido a una marcada pendiente podría hacer que las semillas queden enterradas al poco tiempo de ser dispersadas. En Barranco del Espinar, por contra, el suelo está más compactado y apenas hay grava, lo que disminuye la posibilidad de que las semillas lleguen a un sitio protegido de la predación.

### *Conclusiones*

Nuestros resultados indican que las semillas de pino silvestre no tienen dormición, y que los valores de germinación son muy elevados. Por otra parte, no parece haber efectos alelopáticos de la hojarasca y, por tanto, la germinación ocurrirá de forma masiva tan pronto como las semillas encuentren condiciones apropiadas de humedad y temperatura. Estos valores, además, son elevados en un amplio rango de microhábitats donde las semillas pueden encontrarse tras la dispersión, por lo que la germinación no debe representar un factor limitante para el reclutamiento de las plántulas siempre y cuando haya suficiente humedad durante la primavera. Del mismo modo, la emergencia de las plántulas es también muy elevada, y el valor alcanzado parece suficiente para garantizar la presencia inicial de plántulas en cualquier microhábitat. La perturbación del sustrato puede afectar al proceso de emergencia de las plántulas, más cuanto mayor sea el aislamiento que el sustrato imponga entre las semillas y el suelo mineral, pudiendo convertirse en elementos indispensables para la regeneración del pino silvestre en determinados microhábitats. Finalmente, la granulometría del sustrato también afecta a la emergencia, siendo mayor donde el tamaño de partícula permite a las semillas escapar de los predadores.



## CAPITULO 5.- ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO DE LAS PLANTULAS

### 5.1.- INTRODUCCION

En los capítulos anteriores hemos visto que las semillas de pino silvestre pueden llegar a multitud de microhábitats comunes en las áreas de estudio, y que en todos ellos pueden germinar y emerger. A partir de ese momento, el reclutamiento de las plántulas dependerá de su capacidad de supervivencia y crecimiento en estos microhábitats.

Al igual que ocurría para la germinación de las semillas (capítulo 4), la heterogeneidad espacial creada por los microhábitats originará un mosaico de condiciones con diferencias en factores físicos, químicos y bióticos tales como la radiación, temperatura, humedad, nutrientes, hojarasca, interacciones químicas, presencia de patógenos y predadores, etc (Belsky et al. 1989, Jones 1992, Sipe y Bazza 1995, Kolb y Robberecht 1996; Breshears et al. 1998, Raffaele y Veblen 1998, Nicotra et al. 1999). Esta heterogeneidad espacial se traducirá en diferentes respuestas de las plántulas, tales como tasa fotosintética, intercambio gaseoso, potencial hídrico o adquisición de nutrientes, que afectan a su supervivencia y desarrollo (Burton y Bazzaz 1995, Schulze y Caldwell 1995, Everham et al. 1996, Grubb et al. 1996, Lee et al. 1997, Cui y Caldwell 1997, Wied y Galen 1998, Barnes y Archer 1999).

A pesar de la gran variedad de microambientes que pueden encontrarse en cualquier medio, en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza la heterogeneidad espacial puede resumirse en tres microhábitats característicos: 1) bajo la copa de árboles adultos, que son casi exclusivamente individuos de pino silvestre; 2) bajo la cobertura de arbustos, que pueden ser de distintas especies (fundamentalmente *Juniperus* spp, *Berberis hispanica* y rosáceas, ver Tabla 1.1) y; 3) porciones de suelo desprovistas de vegetación (ver Russell y Schupp 1998, Chambers et al. 1999, para una aproximación similar al efecto del microhábitat sobre el reclutamiento). Las modificaciones en el ambiente proporcionadas por estos microhábitats pueden ser especie-específicas, estando basadas en interacciones químicas particulares, en la presencia de determinados microorganismos u hongos asociados específicamente al individuo adulto, en la capacidad de distintas especies de desarrollarse bajo las condiciones microclimáticas asociadas a dicho microhábitat, etc (e.g. Mahall y Callaway 1992, Callaway 1997, George y Bazzaz 1999). Sin embargo, los cambios en el microambiente pueden deberse a condiciones generales proporcionados por cualquier planta adulta, tales como la disminución en la radiación y temperatura incidentes ocasionados por el dosel, cambios en la cantidad de nutrientes, y disponibilidad de agua. Desde este punto de vista, las plántulas en desarrollo se encontrarán, a grandes rasgos, en una de dos situaciones:



1) al amparo de individuos adultos de otra o de la misma especie, en cuyo caso podría establecerse una relación asimétrica entre los dos individuos, y 2) fuera de la influencia de individuos adultos, en zonas de suelo desprovisto de vegetación.

La proximidad entre dos individuos de la misma o distinta especie puede suponer una disminución del crecimiento, reproducción o supervivencia respecto a un área desprovista de vegetación debido a la disminución de los recursos (Swank y Oechel 1991, Aguiar y Sala 1994, Aguilera y Lauenroth 1995, Grace y Platt 1995, Casper y Jackson 1997, Wada y Ribbens 1997, Briones et al. 1998, Paynter et al. 1998, Molofsky 1999), lo que puede ser especialmente relevante para una plántula que establezca una relación competitiva con un individuo adulto (Harmon y Franklin 1989, Kimberly y Aarsen 1989, Lorimer et al. 1994, Grace y Platt 1995, Kolb y Robberecht 1996, Buckley et al. 1998, Johnson et al. 1998). Sin embargo, la proximidad a individuos adultos puede ser también beneficiosa para las plántulas en desarrollo. Esto se ha puesto de manifiesto especialmente en ambientes muy estresantes como los que soportan una prolongada estación seca, en los que el beneficio de la asociación con un adulto supera los costos derivados de la competencia por los recursos, produciéndose fenómenos de facilitación (Bertness y Callaway 1994, Callaway 1995, Holmgren et al. 1997, Brooker y Callaghan 1998, Callaway y Pugnaire 1999).

De este modo, es obvio que la radiación será menor bajo el dosel de una planta adulta, lo que puede suponer menor crecimiento y supervivencia por falta de luz (Stephen y Young 1993, Kollmann y Reiner 1996, Tanouchi 1996, Lee et al. 1997, Alonso y Hartley 1998, Johnson et al. 1998, Le Duc y Havill 1998). Sin embargo, en ambientes muy soleados pueden producirse procesos de fotoinhibición y fotorrespiración que disminuyen la capacidad asimiladora de las plantas (Powles 1984, Larcher 1995, Lambers et al. 1998, Werner et al. 1999), que pueden además acentuarse bajo condiciones de sequía (Björkman y Powles 1984, Masojídek et al. 1991, Pereira y Chaves 1995). Por tanto, la supervivencia o el crecimiento de plántulas en ambientes soleados y secos puede ser mayor al amparo del dosel de individuos adultos que las protejan de las altas radiaciones y temperaturas (Franco y Nobel 1988, 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Vetaas 1992, Callaway 1992, Suzán et al. 1996, Broncano et al. 1998).

El efecto de la disponibilidad hídrica es igualmente contrapuesto. Así, la presencia de un individuo adulto puede suponer la disminución de la humedad del suelo debido al consumo que realiza la planta (Fitter y Hay 1987, Alpert y Mooney 1996, Flores-Martínez et al. 1998), afectando negativamente a las plántulas que se encuentren bajo su copa. Sin embargo, también se ha documentado que la humedad del sustrato puede ser mayor bajo el dosel de individuos adultos que en el suelo descubierto (Soriano y Sala 1986, De Jong y Klinkhamer



1988, Joffre y Rambal 1988, Aguiar y Sala 1994, Pugnaire et al. 1996a), lo que puede estar debido tanto a la disminución de la radiación incidente y la consecuente reducción de la temperatura y la evaporación (Larcher 1995, Lambers et al. 1998, Wied y Galen 1998), como por la posibilidad de un bombeo activo de agua a través de las raíces desde capas profundas del suelo hacia capas superficiales (Richards y Caldwell 1987, Caldwell y Richards 1989, Dawson 1993).

Un individuo adulto puede igualmente disminuir los nutrientes disponibles para una plántula dada su mayor capacidad de absorción (Fitter y Hay 1987, Larcher 1995, Lambers et al. 1997). Sin embargo, también puede representar una fuente adicional de nutrientes debido a la acumulación de su propia hojarasca (Franco y Nobel 1989, Callaway et al. 1991, Belsky 1994, Schlesinger 1996, Moro et al. 1997, Bisigato y Bertiller 1999). Además, en ambientes secos los mayores niveles de humedad que pueden encontrarse bajo su dosel pueden incrementar la velocidad de descomposición (Mazzarino et al. 1991), así como las poblaciones de bacterias y microorganismos que promueven el reciclaje de nutrientes (Freckman y Mankau 1986, Gallardo y Schlesinger 1995, Herman et al. 1995), resultando de este modo en una mayor disponibilidad de nutrientes para las plántulas. Por otra parte, la presencia de un individuo adulto puede llevar aparejada la mejora de las condiciones físicas y químicas del suelo bajo su copa (Hirose y Tatenno 1984, Joffre y Rambal 1988, Rostagno et al. 1991, Pugnaire et al. 1996b).

Finalmente, la asociación entre plantas con un individuo adulto tiene también efectos contrapuestos de cara a la herbivoría. Así, en ocasiones se ha documentado un incremento del daño tanto por vertebrados como invertebrados para plántulas localizadas bajo el dosel de individuos adultos (Bartholomew 1970, Parker 1982, Holmes y Jepson-Innes 1989). Sin embargo, otros trabajos muestran que la asociación con un adulto, especialmente si es poco palatable o muy intrincado, puede proteger a las plántulas tanto del consumo como de daños mecánicos sufridos por el pisoteo (Jaksic y Fuentes 1980, McAuliffe 1986, Herrera 1991, Callaway 1992, Cody 1993, Rousset y Lepart 1999). Como consecuencia de todo este conjunto de efectos contrapuestos, el conocimiento de la dinámica de regeneración de las poblaciones de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza requiere el estudio de la respuesta de las plántulas a la heterogeneidad ambiental creada por los distintos microhábitats.

Los bosques autóctonos de pino silvestre de Andalucía sufren la prolongada sequía estival característica de la región mediterránea. En ellos, áreas de suelo descubierto se mezclan con áreas cubiertas por individuos adultos de otras especies vegetales (Tabla 1.1), de modo que existe un conjunto de microhábitats que variarán las condiciones físicas y



bióticas del medio. En este capítulo se estudia el patrón espacial de reclutamiento de las plántulas de pino silvestre en su hábitat natural. Para ello hacemos un seguimiento previo de plántulas establecidas de forma natural, y posteriormente diseñamos experimentos que analizan el efecto de los dos factores más determinantes para el establecimiento y desarrollo: el microhábitat y la disponibilidad hídrica durante el verano. Los objetivos concretos planteados son 1) determinar las principales causas de mortalidad de las plántulas, 2) determinar el efecto del microhábitat en el establecimiento y desarrollo de las plántulas, y 3) determinar el efecto de la sequía estival en el establecimiento y desarrollo de las plántulas.

## **5.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **5.2.1.- Densidad y demografía de plántulas establecidas de forma natural**

La densidad de plántulas naturales se estimó durante 1996-98 en la localidad de Barranco del Espinar y durante 1997 y 1998 en Fonfría. Para ello se establecieron aleatoriamente cuadrados de 2x2 m en diferentes microhábitats (suelo abierto, bajo matorral y bajo pino; n entre 25 y 35 unidades de muestreo por microhábitat), anotando el número de plántulas vivas que se encontraban. Los muestreos se realizaron tanto en la parcela de bosque como en la de límite forestal, llevándose a cabo en torno al 10 de Julio en 1996, el 29 y 30 de Julio en 1997 y el 30 y 31 de Agosto en 1998.

En 1996 se marcaron en la localidad de Barranco del Espinar (entre finales de Junio y primera quincena de Julio) 207 plántulas emergidas durante ese año. Igualmente, en este año se marcaron en la localidad de Fonfría (26 de Julio) 230 plántulas, 63 de ellas emergidas durante 1996 y 167 con edad comprendida entre 2-4 años. En 1997 se marcaron en la localidad de Fonfría (durante la última semana de Julio) 417 plántulas emergidas en ese año. La mayor parte de las plántulas (93%) se localizaron en todos los casos en suelo abierto (donde se detectan más fácilmente), por lo que no se analizan diferencias entre microhábitats.

### **5.2.2.- Efecto del microhábitat**

El estudio del microhábitat en la supervivencia y desarrollo de las plántulas se analiza en su mayor parte realizando un seguimiento de las plántulas que emergieron en los experimentos sobre efecto del microhábitat en la emergencia, iniciados en el Barranco del Espinar en 1996 y en el Jardín Botánico de La Cortijuela en 1997 (sección 4.2.2.1). La descripción sobre la metodología de siembra se puede encontrar en el capítulo anterior. Adicionalmente, en 1996 se realizó otro experimento parecido a los anteriores pero sin exclusión de predadores. A continuación se detallan los tres experimentos realizados.



### *Experimento #1*

Corresponde al iniciado en el Barranco del Espinar en 1996 (sección 4.2.2.1, experimento #1), y tenía como objetivo analizar el efecto del microhábitat. Resumiendo, las semillas se sembraron en 4 microhábitats (Suelo, Espinosa, Enebro y Pino), en grupos de 25 y excluidas de vertebrados con cajas de tela metálica de 1.1 cm de luz de malla. Se establecieron 30 puntos de muestreo por microhábitat y parcela (bosque y límite forestal), resultando un total de 6000 semillas. La emergencia de las plántulas se revisó regularmente a intervalos de 10-15 días, y cada revisión se ha considerado como una cohorte de emergencia. Tras el primer año, las revisiones de supervivencia se restringieron únicamente al final del invierno y al final del verano.

Al final del primer verano, cuando las plantas supervivientes tenían una savia, se tomaron medidas de distintos parámetros de crecimiento, incluyendo longitud del tallo (excluyendo al hipocotilo), número de hojas y longitud de la hoja más larga. En las sucesivas estaciones de crecimiento las medidas de crecimiento registradas en campo se restringieron a la longitud del crecimiento del tallo durante ese año y la longitud total del tallo (excluyendo al hipocotilo). Tras el verano de 1998 (plántulas con 3 savias) se sacrificaron algunas plántulas de cada microhábitat y se llevaron al laboratorio para medir peso seco de la parte aérea. Las plántulas sacrificadas de los microhábitats Espinosa y Enebro se escogieron arrancando aleatoriamente una o dos en aquellos puntos en los que aún quedaba muestra. Las plántulas de los microhábitats Suelo y Pino, sin embargo, fueron todas sacrificadas dado el bajo número que quedaba. De hecho, para obtener muestra suficiente del microhábitat Suelo hubo que coger plántulas que se habían secado durante ese verano, lo que puede subestimar el peso seco de las plantas.

### *Experimento #2*

Se llevó a cabo en Barranco del Espinar en las mismas fechas que el experimento #1. Sin embargo, en este caso las semillas se sembraron en líneas (10 semillas por línea, enterradas aproximadamente 1 cm) y sin exclusión de predadores. Los microhábitats usados fueron los mismos salvo el Suelo, que no se incluyó en el diseño. Como en el caso anterior, se llevó a cabo en las parcelas de bosque y de límite forestal, y el número de muestra fue de 30 por microhábitat y parcela (1800 semillas en total).

### *Experimento #3*



Corresponde al iniciado en el Jardín Botánico de La Cortijuela en 1997 (sección 4.2.2.1, experimento #2), y tenía como objetivo principal determinar el efecto de la sequía estival sobre el establecimiento y desarrollo de las plántulas en distintos microhábitats. Resumiendo, las semillas se sembraron en 3 microhábitats (Suelo, Espinosa y Pino), en grupos de 25 y excluidas de vertebrados. Se establecieron 20 estaciones de muestreo (3000 semillas en total), y en cada una de ellas se aplicó un tratamiento de riego con dos niveles, "control" y "adición de agua", que se asignaron a cada uno de los dos puntos de siembra emparejados por estación de muestreo. En los puntos de adición de agua se aplicaron 10 riegos a lo largo del verano, entre el 20 de Junio y el 15 de Septiembre, a intervalos de unos 10 días aproximadamente. Los riegos consistieron en la adición de 2 l de agua, lo que representa la adición de 22.2 l/m<sup>2</sup>. La emergencia de las plántulas se revisó regularmente a intervalos de 10-15 días, y cada revisión se ha considerado como una cohorte de emergencia.

En Noviembre de 1997, tras la primera estación de crecimiento, se tomaron medidas en campo de distintos parámetros de crecimiento, incluyendo longitud del tallo (excluyendo al hipocotilo), número de hojas y longitud de la hoja más larga. Días después se sacrificó cierto número de plántulas por tratamiento para evaluar en laboratorio el peso seco aéreo y radicular. Puesto que estábamos interesados en obtener el peso de la raíz, no hubo más remedio que sacrificar puntos de muestreo completos, con objeto de evitar daños a las raíces de plantas vecinas; los puntos de muestreo para arrancar plántulas se seleccionaron al azar hasta completar el número deseado de plántulas por tratamiento. Esto impide, en principio, obtener una muestra aleatoria de las plántulas de cada tratamiento. Sin embargo, con los datos de crecimiento tomados previamente en el campo pudimos comprobar, para cada microhábitat y nivel de riego, que el crecimiento de las plántulas contenidas en los puntos que se seleccionaron para arrancar no difería significativamente del crecimiento registrado en las plántulas que no fueron sacrificadas (Anovas de 1 vía, gl desde 1, 25 hasta 1, 157: F desde 0.74 hasta 3.55,  $p > 0.05$  en todos los casos para número de hojas; F desde 0.005 hasta 3.42,  $p > 0.05$  para longitud de la hoja más larga en todos los casos). Esto permitió suponer que las plántulas seleccionadas para arrancar constituían una muestra representativa de cada tratamiento, por lo que se procedió a realizar el análisis de crecimiento considerando a las plantas individuales como unidad muestral. Tras la segunda estación de crecimiento (verano de 1998) todas las plantas supervivientes fueron sacrificadas y llevadas al laboratorio para estimar peso seco aéreo (secadas durante 48 h a 80 °C). Puesto que era prácticamente imposible distinguir el cuello de la raíz en plantas tan pequeñas, el punto de corte para separar parte aérea y radicular se efectuó en todos los casos por debajo de la inserción de los cotiledones, incluyendo así el peso radicular al hipocotilo.



Las variables que globalmente se analizan en el conjunto de los experimentos son 1) porcentaje de supervivencia al final de distintas estaciones de crecimiento y global, 2) relación entre cohorte de emergencia y supervivencia, 3) relación entre cohorte de emergencia y crecimiento de las plántulas, 4) crecimiento de las plántulas y 5) causas de mortalidad. Como causas de muerte probables más importantes se identificaron las siguientes: 1) sequía estival, cuando la planta se secaba a en el transcurso del verano; 2) patógenos (básicamente podredumbre de cuello), plántulas con síntomas de podredumbre al poco tiempo de la emergencia, comenzando la necrosis generalmente por la base del hipocotilo; 3) herbivoría por insectos y/o micromamíferos, plántulas que aparecían cortadas por debajo de los cotiledones o bien con la yema comida; 4) pisoteo por ungulados silvestres o domésticos; 5) topillos, plántulas dañadas por topineras de los topillos (topillo común *Microtus duodecimcostatus*); 6) helada, que generalmente no afectaba directamente a la planta, sino al suelo, originando la rotura de las raíces; 7) granizada, plántulas que murieron por el impacto de los granizos durante tormentas estivales. En el caso de que no se encontrasen restos de la plántula, su muerte se asignó como causa desconocida.

### **5.2.3.- Reclutamiento en prado de herbáceas**

Este aspecto se analizó utilizando las plántulas emergidas en el experimento sobre efecto del prado de herbáceas en la emergencia (sección 4.2.2.2). Resumiendo, las semillas se sembraron en 3 microhábitats (Perturbación, Hierba cortada e Intacto), en grupos de 4. Se establecieron 50 estaciones de siembra por tratamiento en dos de los cercados de Loma de los Panaderos, resultando un total de 1200 semillas sembradas por año. Como en los casos anteriores, las plántulas se diferenciaron por cohortes de emergencia, y se registró la supervivencia a lo largo del período de estudio. En el caso del experimento iniciado en 1998 la supervivencia se registró sólo al final del primer verano. El crecimiento se registró en las plántulas emergidas en 1997.

### **5.2.4.- Medida de parámetros ambientales**

La humedad del sustrato a 1-6 cm de profundidad se muestreó en los experimentos de efecto del microhábitat (sección 5.2.2) durante el primer año de establecimiento, en cuatro ocasiones en el experimento #1 (entre Julio y Octubre, n=5 ó 6 por microhábitat y parcela) y el 5 de Agosto en el experimento #2 (sólo para el tratamiento control, n=10 por microhábitat). El contenido en agua se determinó según el método gravimétrico a partir de la diferencia entre peso húmedo y seco tras secado en estufa a 110 °C durante 48 h.



La temperatura del sustrato a 3 cm de profundidad se determinó para el experimento #3 de efecto del microhábitat (sección 5.2.2) entre el 13 y el 19 de Junio en los tratamientos control. Para ello se colocaron dos termistores en los microhábitats Espinosa y Pino y uno en Suelo, conectados a respectivos almacenadores de datos (Hobo XT temperature data logger, Onset Computer Corporation, Massachusetts, USA), registrándose la temperatura a intervalos de 1 h.

#### 5.2.5.- Análisis de datos

La supervivencia de las plántulas se ha analizado con procedimientos de Anova o con las pruebas no paramétricas de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, dependiendo de que los datos se ajustasen o no a los requerimientos de normalidad y homocedasticidad necesarios para la utilización de pruebas paramétricas. La supervivencia se analiza para cada estación (veranos e inviernos), así como globalmente al término de los muestreos, y para el caso de los experimentos con exclusión de ungulados se eliminan secuencialmente de los análisis los puntos que fueron dañados por pisoteo a lo largo del período de estudio.

El experimento de riego (sección 5.2.2.1, experimento #2) se asemeja a un diseño en split-plot, en el que cada punto de siembra puede considerarse como sujeto (*subject* o *whole plot*), el microhábitat (con tres niveles) es el factor entre sujetos (*between subject*), y riego (con dos niveles) es el factor dentro de sujeto (*within subject*), y la supervivencia de las plántulas se ha analizado en este caso mediante un Anova de medidas repetidas (Edward 1985, Potvin 1993, von Ende 1993).

La relación entre cohorte de emergencia y supervivencia se analiza para cada microhábitat por separado mediante la prueba de  $\chi^2$ . Cuando la primera o última cohorte de emergencia tenían un número muy bajo de plántulas (<5% sobre el total) se reagrupaban con la más próxima. En el caso del experimento #3 de efecto del microhábitat, en el que se consideran dos factores simultáneamente (microhábitat y riego), se utiliza un análisis de contingencia multivariante. La relación entre cohorte de emergencia y crecimiento se analiza con Anova o con la prueba de Kruskal-Wallis, también para cada microhábitat por separado y considerando las posibles reagrupaciones de cohortes de emergencia que se hiciesen para el análisis anterior. Las causas de muerte se analizan con  $\chi^2$ . Tanto los análisis de supervivencia como los de crecimiento fueron precedidos de una comprobación de ausencia de efecto densidad-dependencia para los puntos en los que se sembraron 25 semillas. Para ello, se regresionó el número de plántulas por punto de muestreo con el valor de supervivencia o, en el caso del crecimiento, con el valor promedio de los parámetros de crecimiento medidos en



cada punto. En ningún caso hubo relación entre ambas variables, sugiriendo que la densidad no afectó ni a la supervivencia ni al crecimiento.

Para el experimento de efecto de cobertura de herbáceas, la supervivencia se analiza mediante una tabla de contingencia multivariante en la que la variable dependiente (supervivencia) se categoriza en tres niveles:  $<1/3$ ,  $1/3-2/3$  y  $>2/3$  de supervivencia.

Las variables de crecimiento tomadas en campo se analizan considerando como réplica los valores promedio de cada punto de siembra, salvo que se indique lo contrario, y mediante el uso de Anova. El peso seco determinado en laboratorio para plántulas arrancadas se analiza también mediante Anova pero considerando cada plántula individual como réplica.

En caso de utilizar Anova, los datos se transformaron logarítmica o angularmente siguiendo las recomendaciones de Zar (1996). Para los modelos no balanceados se ha utilizado la suma de cuadrados tipo III para el cálculo del valor de F (Shaw y Mitchell-Olds 1993). Todos los factores incluidos en los análisis (parcela y microhábitat) se han considerado fijos.

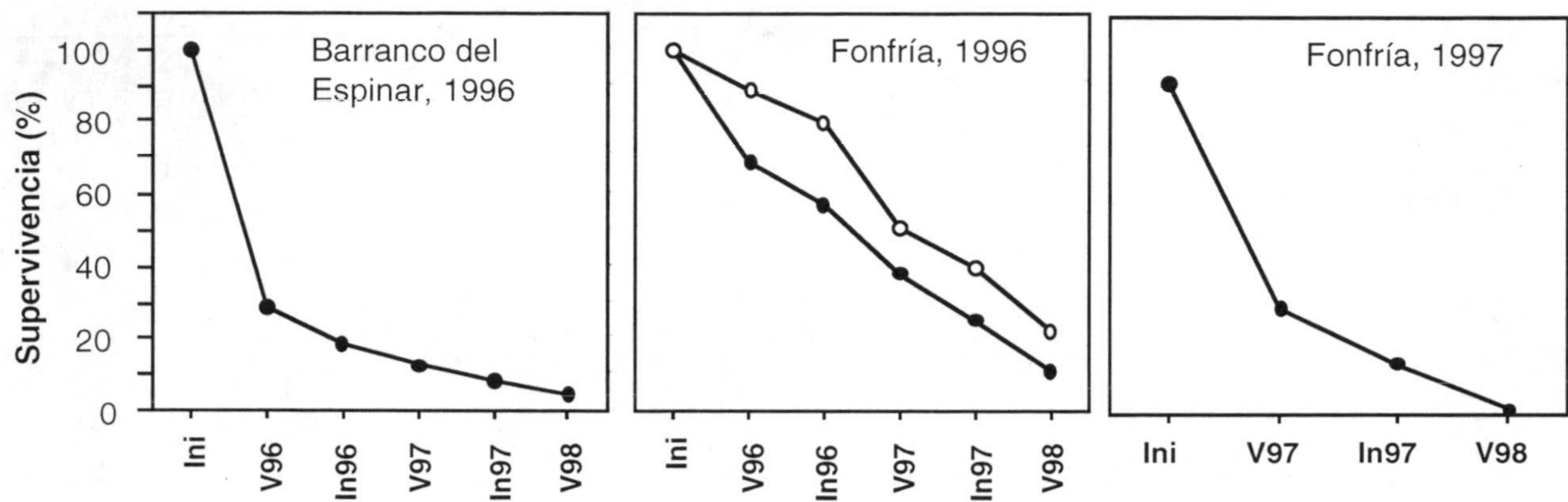
### **5.3.- RESULTADOS**

#### **5.3.1.- Densidad y demografía de plántulas establecidas de forma natural**

La densidad de plántulas establecidas de forma natural fue muy baja en todos los años, no existiendo en la mayoría de los casos diferencias entre microhábitats ni entre parcelas (pruebas de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney). En la localidad de Barranco del Espinar hubo  $2.0 \pm 0.6$  plántulas/100 m<sup>2</sup> en 1996 y  $1.6 \pm 0.5$  en 1997 (datos de parcelas y microhábitats unidos), mientras que en 1998 no se encontró ninguna (muestreo realizado en Agosto). En la localidad de Baza hubo  $19.9 \pm 2.5$  plántulas por cada 100 m<sup>2</sup> en 1997 (datos de parcelas y microhábitats unidos), mientras que en 1998 sólo se encontró una plántula viva (muestreo realizado en Agosto).

La mortalidad de las plántulas marcadas fue muy alta en todos los casos, y las plántulas continuaron muriendo incluso durante el tercer verano (Fig. 5.1). Como resultado, la supervivencia registrada al final de los muestreos osciló, para el caso de las plántulas emergidas durante el año de marcaje, entre el 2.2 y el 11.1%. Téngase en cuenta que este porcentaje de mortalidad está subestimado ya que en el momento del muestreo muchas de las plántulas emergidas en ese año estaban ya muertas, y no se marcaron. La principal causa de mortalidad fue en todos los casos la sequía estival (entre el 66 y el 74%), seguida del pisoteo por ungulados o los daños producidos por movimientos del suelo, ya sean naturales o causadas por el pisoteo del ganado (entre el 21 y el 32% de las muertes).





**Figura 5.1.-** Supervivencia de las plántulas emergidas de forma natural a lo largo del período de estudio, expresado en todos los casos sobre el número inicial de plántulas marcadas. Ini = inicial; V = verano, In = invierno. Los círculos en negro indican plántulas que se marcaron en el año en que emergieron (1996 o 1997); los círculos en blanco indican plántulas que en el año de marcaje (1996) tenían 2-4 años de edad.

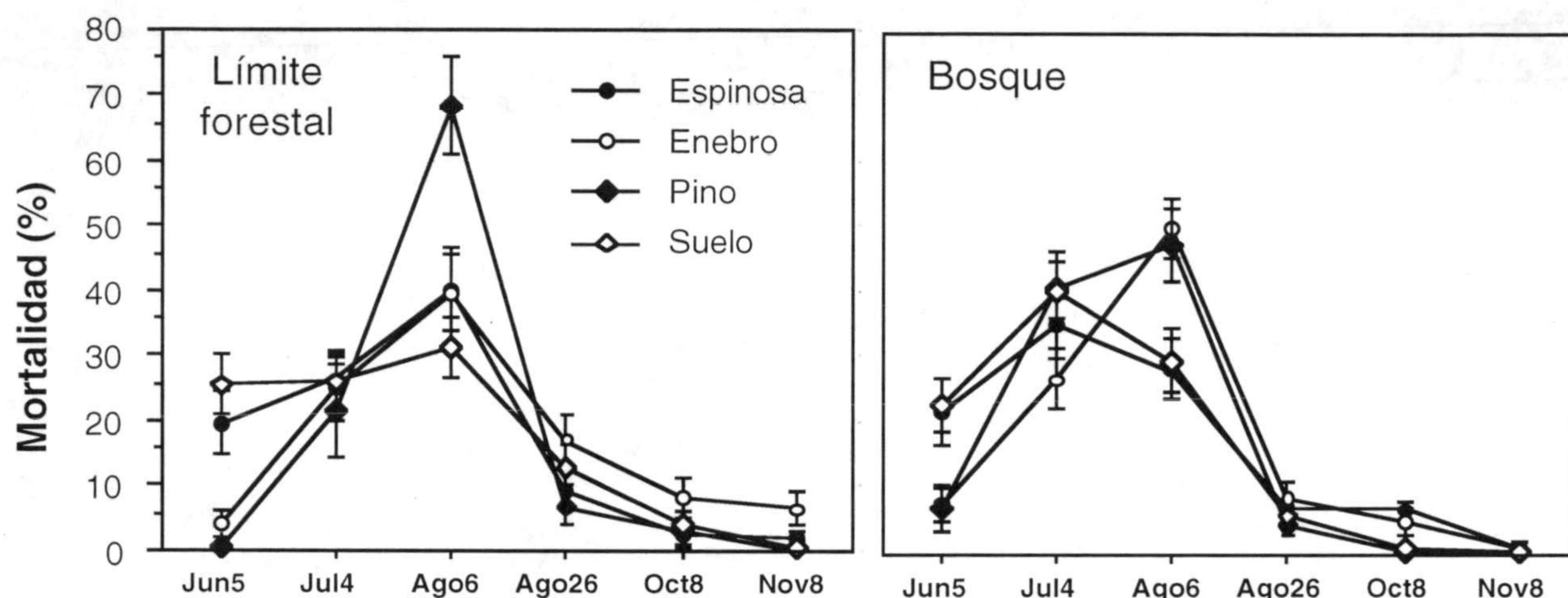
### 5.3.2.- Efecto del microhábitat

#### Experimento #1

#### A) Establecimiento

El 90.1% de las 2691 plántulas emergidas murieron durante su primer verano, coincidiendo los mayores valores de mortalidad con el período más seco del verano (Julio y Agosto, Fig. 5.2). No hubo diferencias entre parcelas pero sí entre microhábitats (Tabla 5.1), siendo la supervivencia mínima en Pino (Tabla. 5.2). Durante el resto de las estaciones también se registró mortalidad de plántulas, con valores que se aproximaron incluso al 60% en el verano 3. En todas estas estaciones se aprecia en general una tendencia a una menor supervivencia en el microhábitat Suelo, si bien los análisis son en su mayor parte no significativos (pruebas de Kruskal-Wallis, datos no mostrados). Tras 3 años de estudio (correspondientes a tres veranos y dos inviernos), la supervivencia de las plántulas emergidas fue superior en el microhábitat Enebro (Tabla 5.2), con diferencias significativas en el bosque y una tendencia similar en el límite forestal (pruebas de Kruskal-Wallis; Bosque:  $H=11.93$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.008$ ; Límite:  $H=7.59$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.05$ ), mientras que Suelo y Pino presentaron en conjunto los menores valores (Tabla 5.2). Por otra parte, la supervivencia al cabo de los tres años de muestreo fue superior en el bosque que en el límite forestal (prueba de Mann-Whitney,  $Z=2.16$ ,  $n=228$ ,  $p=0.03$ , todos los microhábitats unidos).





**Figura 5.2.-** Mortalidad (expresada como número de plántulas muertas en cada período de muestreo con respecto al total de plántulas muertas) durante el primer verano en el experimento # 1 de efecto del microhábitat en cada uno de los muestreos realizados. La mayor mortalidad coincide con el período de máxima sequía estival (véase Tabla 5.7).

Fuente	gl	SC	F	P
Parcela	1	0.15	2.10	0.1486
Microhábitat	3	1.11	4.98	0.0023
Error	227	16.86		

**Tabla 5.1.-** Resumen del Anova para porcentaje de supervivencia tras el primer verano en el experimento #1 de efecto del microhábitat, considerando como factores la parcela y el microhábitat. La interacción no fue significativa.

Microhábitat	1 <sup>er</sup> verano		Final (3 años)	
	Bosque	Límite	Bosque	Límite
Espinosa	14.1±3.4	3.6±1.4	6.4±2.9	0.7±0.5
Enebro	14.2±4.0	11.2±3.8	10.1±3.4	6.3±2.7
Pino	1.8±1.1	1.5±2.1	1.8±1.1	0.4±0.4
Suelo	6.6±1.8	11.4±4.5	1.8±1.4	2.8±2.0

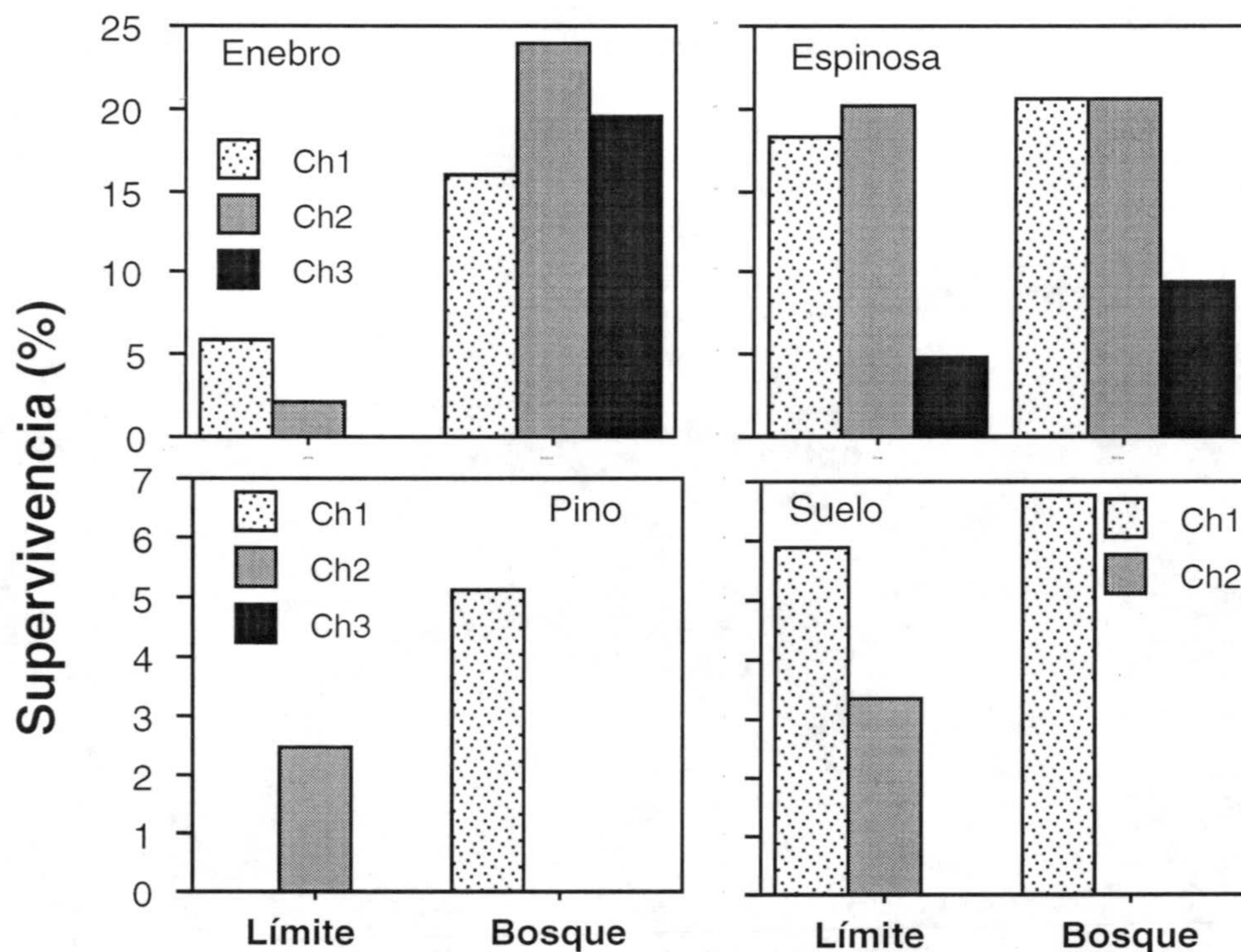
**Tabla 5.2.-** Porcentaje de supervivencia a lo largo de las diferentes estaciones de muestreo en el experimento #1 de efecto del microhábitat al cabo del primer verano y tras tres años de estudio.

De las 2424 plántulas muertas en el primer verano, pudo reconocerse la causa de muerte en el 78.5% de los casos. De ellas, el 92.9% estaban secas (posibles muertas por patógenos incluidas) y el 5.5% herbivorizadas, con obvias diferencias entre las causas de muerte ( $\chi^2$ ,  $p < 0.0001$ ). Durante los sucesivos veranos (veranos 2 y 3) se reconoció la causa de muerte en el 90.8 y 92.0% de las plántulas, respectivamente, siendo la sequía estival la causa en el 81.8% de los casos. Durante los inviernos también se registró mortalidad de



plántulas, si bien los valores fueron considerablemente inferiores (por debajo del 10%), ocurriendo la mayor mortalidad en el microhábitat Suelo (38.1% del total de muertas en el invierno 1; 57.1% en el invierno 2). En consecuencia, la principal causa de mortalidad fue la sequía estival, y las plántulas continuaron secándose incluso tras tres años.

En general, la supervivencia de las plántulas tras el primer verano se relacionó positivamente con la cohorte de emergencia, de modo que las plántulas que emergieron en la primera o segunda cohorte tuvieron más probabilidad de supervivencia (Fig. 5.3). Los análisis, sin embargo, no se realizaron ya que muchas celdillas quedaron sin datos (valores de mortalidad del 100% o próximos en varios casos).



**Figura 5.3.-** Porcentaje de supervivencia tras el primer verano para las plántulas emergidas en diferentes cohortes en el experimento #1 de efecto del microhábitat. Para los microhábitats Enebro, Espinosa y Pino se distinguieron 3 cohortes de emergencia, Para el microhábitat Suelo sólo se distinguieron dos cohortes de emergencia. Ch = cohorte de emergencia.

#### B) Crecimiento

Considerando todos los microhábitats simultáneamente, la longitud del tallo tras el primer verano fue superior en la parcela de límite forestal que en la parcela de bosque (prueba de Mann-Whitney,  $Z=2.23$ ,  $n=62$ ,  $p=0.02$ , media de cada punto considerada como unidad muestral). En el segundo año de crecimiento (verano de 1997) no hubo diferencias entre



parcelas en la longitud del tallo (prueba de Mann-Whitney ns, media de cada punto considerada como unidad muestral).

La longitud total del tallo alcanzada tras tres años de muestreo fue diferente entre microhábitats (Anova de 1 vía,  $F=3.19$ ,  $gl=3$ ,  $45$ ,  $p=0.03$ , plántulas individuales consideradas como réplica; bosque y límite forestal considerados simultáneamente), siendo menor en Pino (Fig. 5.4). El peso seco aéreo tras tres períodos de crecimiento fue también diferente entre microhábitats (Anova de 1 vía,  $F=8.92$ ,  $gl=3$ ,  $45$ ,  $p<0.0001$ ), siendo considerablemente mayor en el microhábitat Suelo (Fig. 5.4), a pesar de que de las 13 plántulas usadas en este microhábitat, 5 estaban secas cuando se recolectaron y 5 habían sido dañadas por pisoteo durante ese período de crecimiento, circunstancias ambas que pueden reducir el peso de las muestras. El microhábitat Pino fue donde menos peso adquirieron las plántulas.

La relación entre cohorte de emergencia y crecimiento tras el primer verano se analizó sólo para los microhábitats Espinosa y Enebro, pues para el resto no hubo suficiente muestra. Se aprecia como tendencia general que las plántulas que emergieron antes tuvieron mayor desarrollo (Fig. 5.5). Esta relación fue significativa para el microhábitat Enebro (longitud del tallo: prueba de Kruskal-Wallis,  $H=14.30$ ,  $p=0.0002$ ; longitud de hoja máxima:  $H=28.35$ ,  $p<0.0001$ ; número de hojas,  $H=14.96$ ,  $p=0.0006$ ;  $gl=2$  en todos los casos), mientras que para Espinosa fue marginalmente significativa para la longitud del tallo (Kruskal-Wallis,  $H=3.91$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.07$ ) pero no fue significativa para el número de hojas ( $H=4.14$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.12$ ) ni para la longitud de la hoja mayor ( $H=3.47$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.18$ ).

### *Experimento #2*

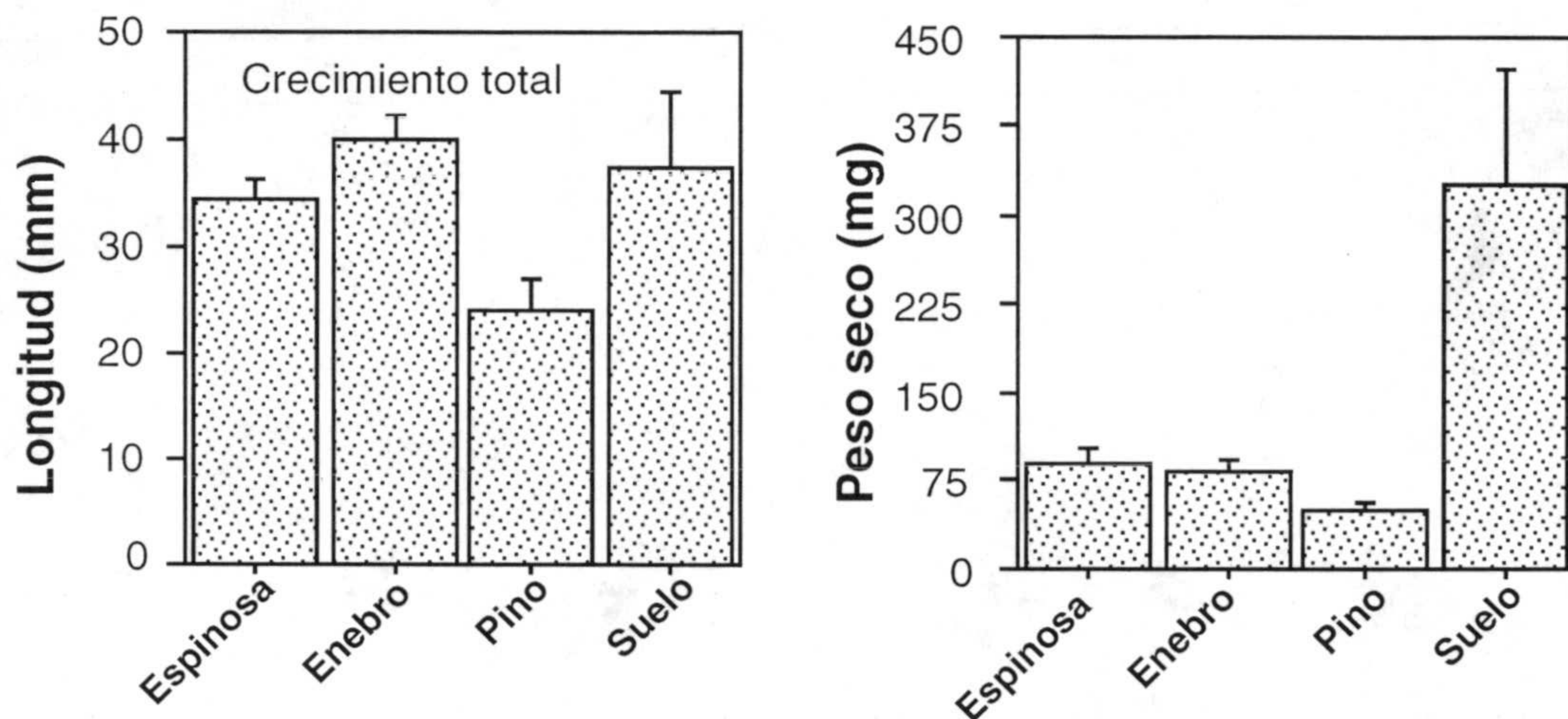
De las 220 plántulas que emergieron, durante el primer verano murieron el 95.9%, no llegando ninguna a sobrevivir bajo pino. De las muertas en este primer verano se pudo reconocer la causa de muerte en el 47.6% de los casos. De ellas, el 80.8% estaban secas y el 18.2% cortadas por invertebrados o pequeños vertebrados. Tras tres años de estudio sólo sobrevivieron 3 plántulas (0.01% de las emergidas), estando las tres bajo enebro.

### *Experimento #3*

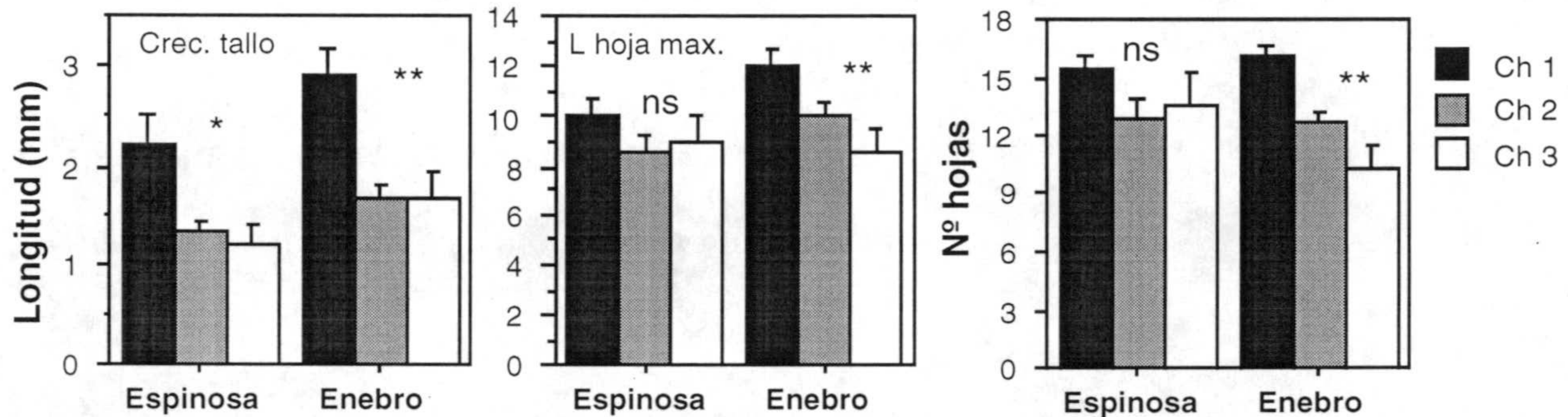
#### *A) Establecimiento*

La supervivencia tras el primer verano fue mayor en los puntos de riego y también fue distinta entre microhábitats, siendo ligeramente inferior en Pino (Tablas 5.3 y 5.4). En este primer verano pudo reconocerse la causa de muerte del 85.3% de las plántulas que





**Figura 5.4.-** Parámetros de crecimiento medidos en plántulas sacrificadas de tres años de edad en el experimento #1 de efecto del microhábitat. El crecimiento se refiere a la longitud del tallo, sin incluir al hipocotilo. El peso seco es el de la parte aérea de la plántula (sin hipocotilo).



**Figura 5.5.-** Relación entre cohorte de emergencia y crecimiento al término del primer verano para las plántulas de los microhábitats Espinosa y Enebro en el experimento #1 de efecto del microhábitat. \* $p < 0.1$ , \*\* $p < 0.05$ , ns = no significativo, Ch = cohorte de emergencia, L hoja max = longitud de la hoja mayor.

murieron, siendo la principal causa la sequía estival (73.2%), seguida de patógenos (17.6%) y herbivoría (4.4%). Las causas de muerte estuvieron además influidas por el tratamiento de riego, de modo que las muertes por patógenos fueron más frecuentes en los puntos regados que en los control, mientras que las muertes por sequía fueron más frecuentes en los puntos control que en los de adición de agua (Fig. 5.6). La mortalidad durante el invierno ascendió al 6.8%, siendo Suelo el microhábitat con mayores valores (50% de las muertas), debiéndose la mayor parte de las muertes a la rotura de las raíces por la congelación del suelo (86.4%). Durante el segundo verano murieron el 49.1% de las plántulas, estando el 98.7% secas. Por tanto, la principal causa de mortalidad, considerando todo el período de muestreo, fue la sequía estival. La supervivencia se relacionó con la cohorte de emergencia (Tabla 5.5), de modo que para cada microhábitat las plántulas que antes emergieron sobrevivieron en mayor proporción (Fig. 5.7).

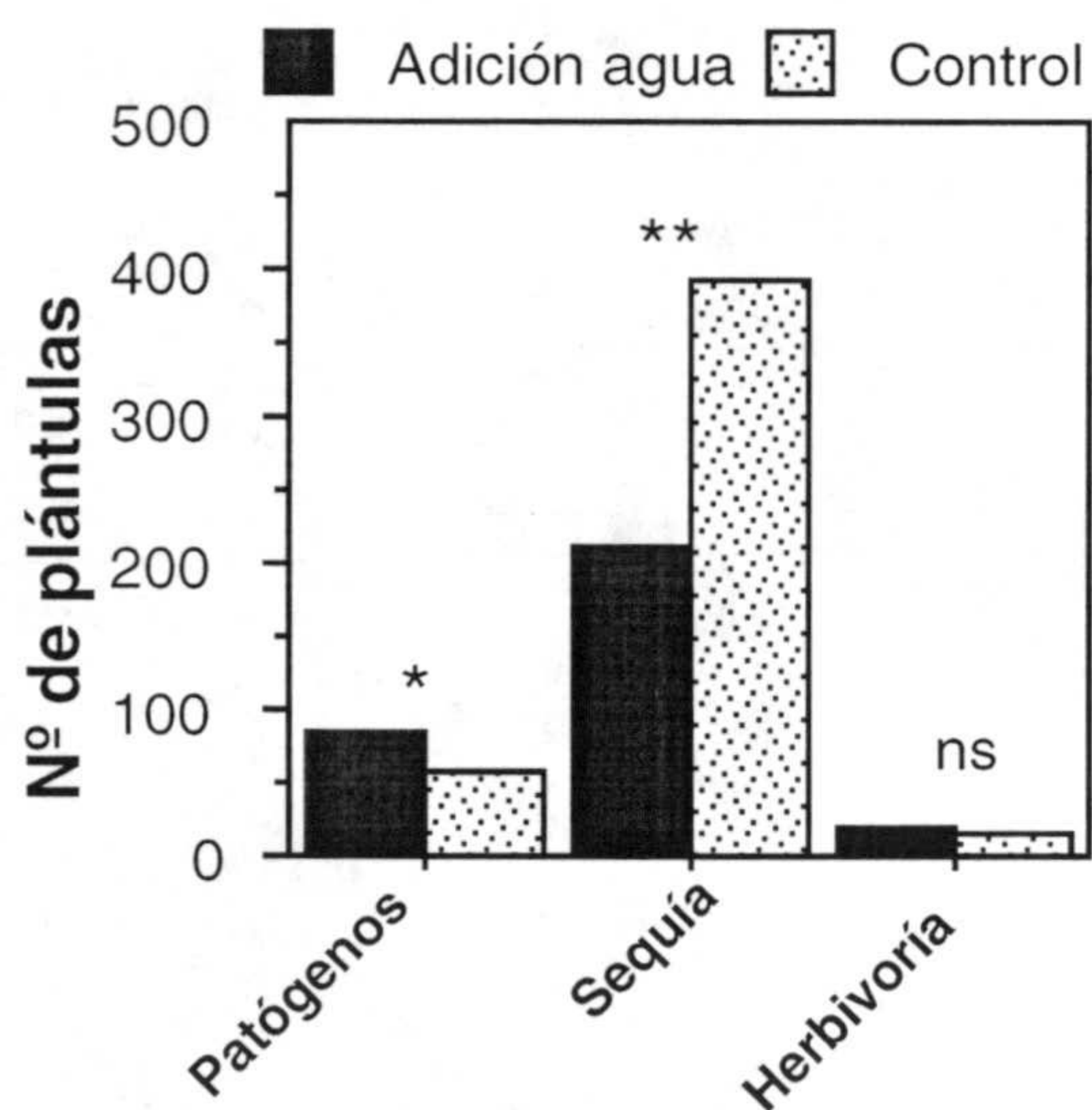


Fuente	gl	SC	F	P
Microhabitat	2	0.98	3.23	0.0470
Error (entre)	56	8.47		
Riego	1	2.42	24.59	<0.0001
Riego*Microhábitat	2	0.44	2.24	0.1159
Error (dentro)	56	5.51		

**Tabla 5.3.-** Resumen del Anova de medidas repetidas para la supervivencia de las plántulas tras el primer verano en el experimento #3 de efecto del microhábitat.

Microhábitat	Control	Adición agua
Espinosa	16.6±4.3	44.9±5.4
Pino	9.7±3.8	35.9±5.7
Suelo	34.5±6.9	45.0±7.1

**Tabla 5.4.-** Porcentaje de supervivencia de las plántulas tras el primer verano en el experimento #3 de efecto del microhábitat. La supervivencia fue mayor en los puntos con adición de agua.

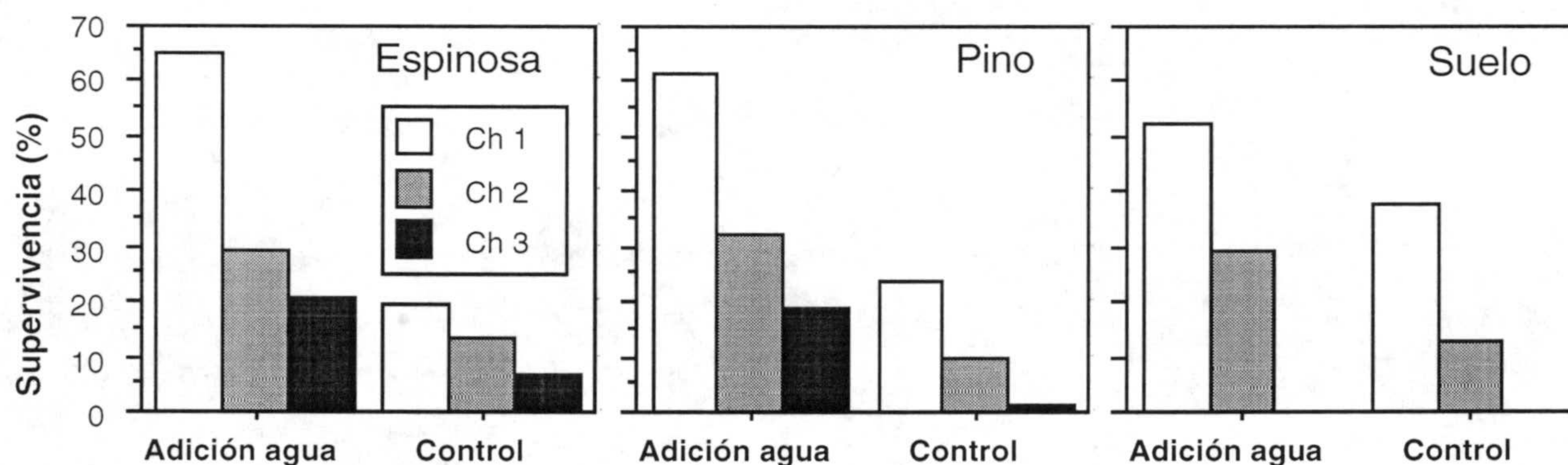


**Figura 5.6.-** Número de plántulas muertas por distintas causas en los puntos con adición de agua y control en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Las diferencias entre tratamientos se analizan para cada causa de muerte mediante  $\chi^2$  ( $\chi^2=5.68$  para muerte por patógenos y 6.90 para muerte por sequía, gl=1 en ambos casos). \*p<0.05, \*\*p<0.01, ns = no significativo.



	Fuente	gl	$\chi^2$ de Wald	P
Matorral	Riego (A)	1	19.62	0.0000
	Ch. emergencia (B)	2	29.73	0.0000
	AxB	2	5.86	0.0533
	Modelo ( $R^2=0.16$ )	5	127.00	<0.0001
Pino	Riego (A)	1	27.24	0.0000
	Ch. emergencia (B)	2	33.03	0.0000
	AxB	2	2.04	0.3597
	Modelo ( $R^2=0.20$ )	5	122.59	<0.0001
Suelo	Riego	1	5.51	0.0189
	Ch. emergencia	1	8.04	0.0046
	Modelo ( $R^2=0.05$ )	3	15.80	0.0004

**Tabla 5.5.-** Resumen del análisis de contingencia multivariante para la relación entre la cohorte de emergencia y porcentaje de supervivencia para cada microhábitat en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Ch emergencia = cohorte de emergencia.



**Figura 5.7.** Relación entre cohorte de emergencia y porcentaje de supervivencia para el experimento #3 de efecto del microhábitat. Se distinguieron 3 cohortes de emergencia en los microhábitats Espinosa y Pino, y 2 cohortes en Suelo. Ch = cohorte de emergencia. Ver tabla 5.5 para resultados de los análisis.



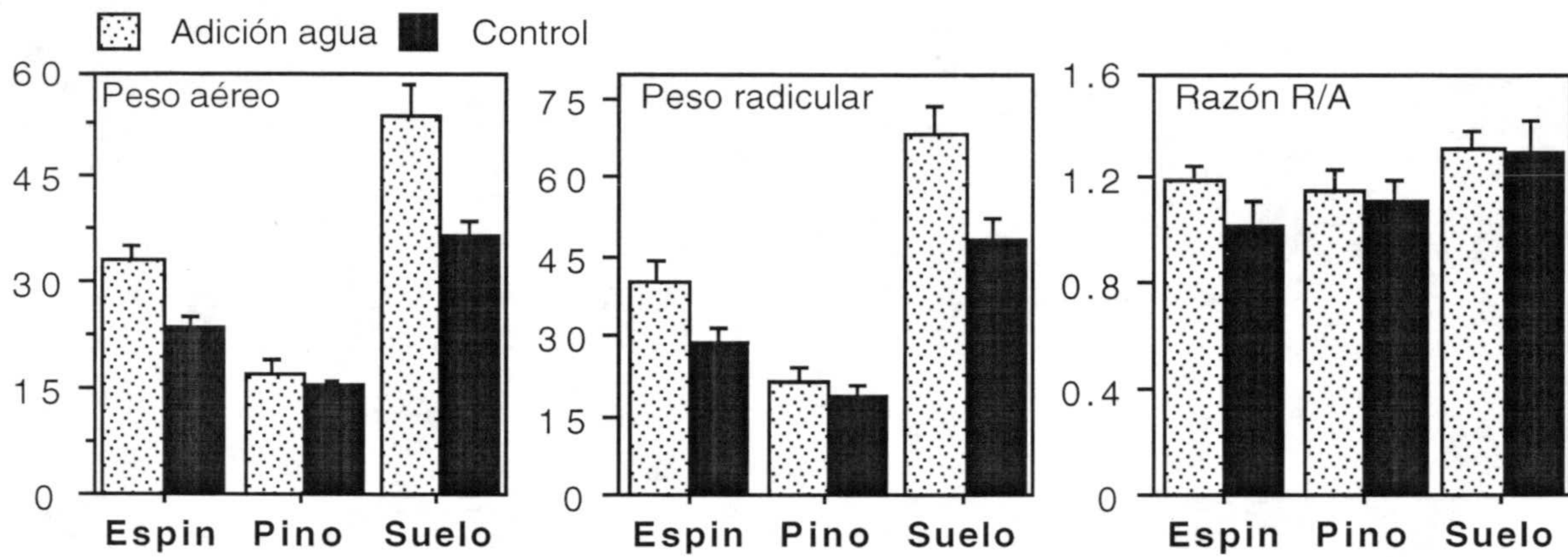
### B) Crecimiento

El crecimiento de las plántulas estuvo afectado tanto por el microhábitat como por el riego (Tabla 5.6). El peso seco de la parte aérea y radicular tras el primer verano fue superior en los puntos con adición de agua y, entre microhábitats, en el Suelo (Fig. 5.8). Pino fue el microhábitat donde menos biomasa alcanzaron las plántulas, y la adición de agua no tuvo efecto en este caso (Fig. 5.8, Anovas de 1 vía para control frente a adición de agua para este microhábitat:  $F=0.07$ ,  $gl=1$ , 39,  $p=0.79$  para peso aéreo;  $F=0.97$ ,  $gl=1$ , 27,  $p=0.33$  para peso radicular, plántulas con raíz parcialmente rota eliminadas del análisis). La razón peso radicular/peso aéreo no estuvo afectada por el tratamiento de adición de agua, aunque sí por el microhábitat, siendo máxima en suelo (Tabla 5.6, Fig. 5.8). Las diferencias de desarrollo permanecieron tras dos períodos de crecimiento, de modo que el peso seco aéreo fue también mayor en los puntos con adición de agua y, entre microhábitats, en Suelo (Fig. 5.9); no obstante, el riego no afectó al crecimiento en Pino (Fig. 5.9; Anova para control frente a adición de agua,  $F=0.03$ ,  $gl=1$ , 66,  $p=0.86$ ). Por último, las plántulas que antes emergieron tuvieron mayor crecimiento (Fig. 5.10).

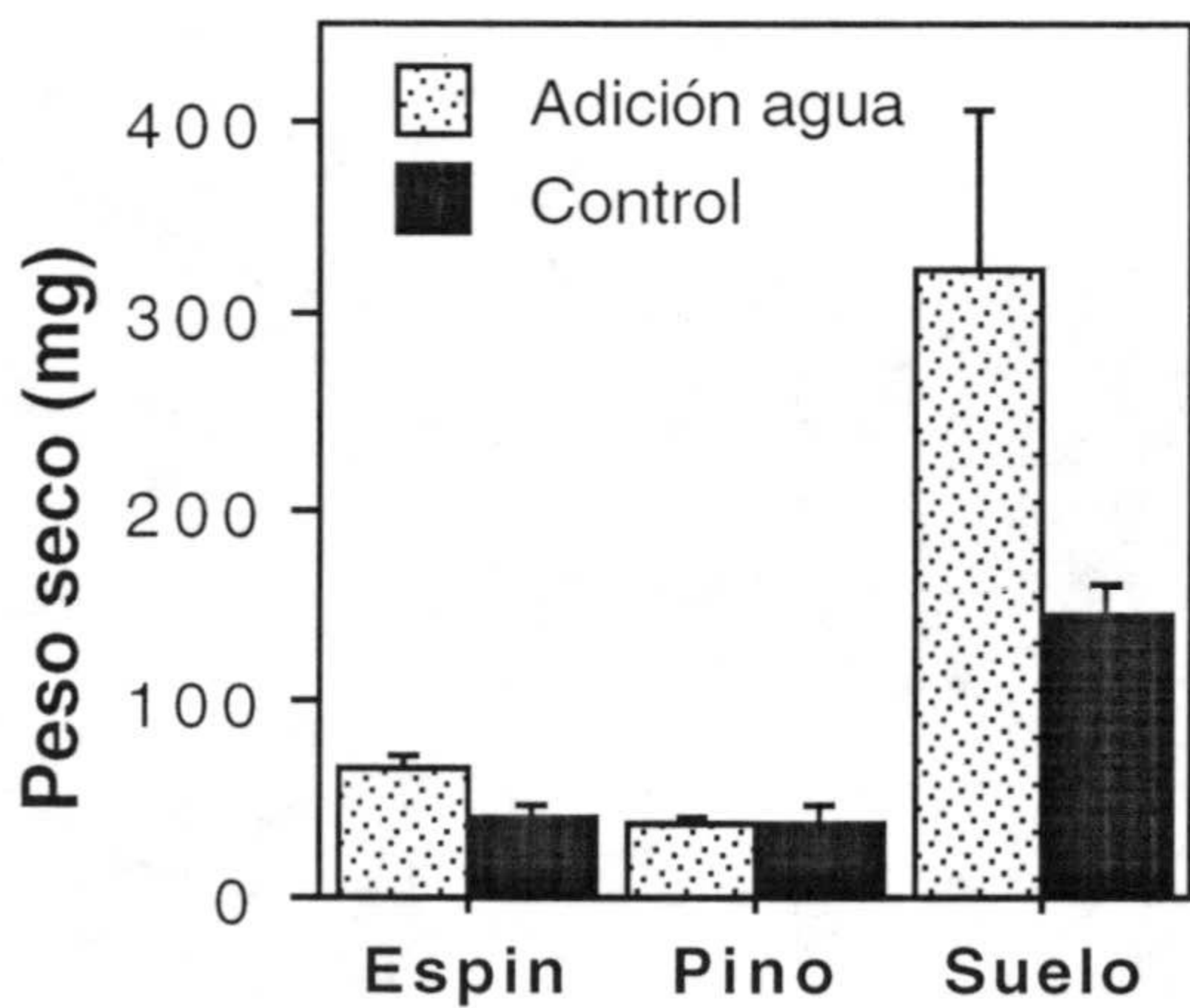
	Fuente	gl	SC	F	P
Peso aéreo ( $R^2=0.56$ )	Microhábitat	2	3.53	67.36	<0.0001
	Riego	1	0.35	13.45	0.0004
	Error	110	2.88		
	Modelo	3	3.82	48.56	<0.0001
Peso raíz ( $R^2=0.51$ )	Microhábitat	2	3.48	49.54	<0.0001
	Riego	1	0.46	13.17	0.0004
	Error	102	3.58		
	Modelo	3	3.93	37.23	<0.0001
Razón raíz/aéreo ( $R^2=0.06$ )	Microhábitat	2	0.08	3.12	0.0500
	Riego	1	0.02	1.94	0.1671
	Error	75	0.94		
	Modelo	3	0.10	2.67	0.0534

**Tabla 5.6.-** Resumen de los Anovas para los parámetros de crecimiento medidos en laboratorio a las plántulas sacrificadas tras el primer verano en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Análisis hecho considerando como réplica a las plántulas individuales.



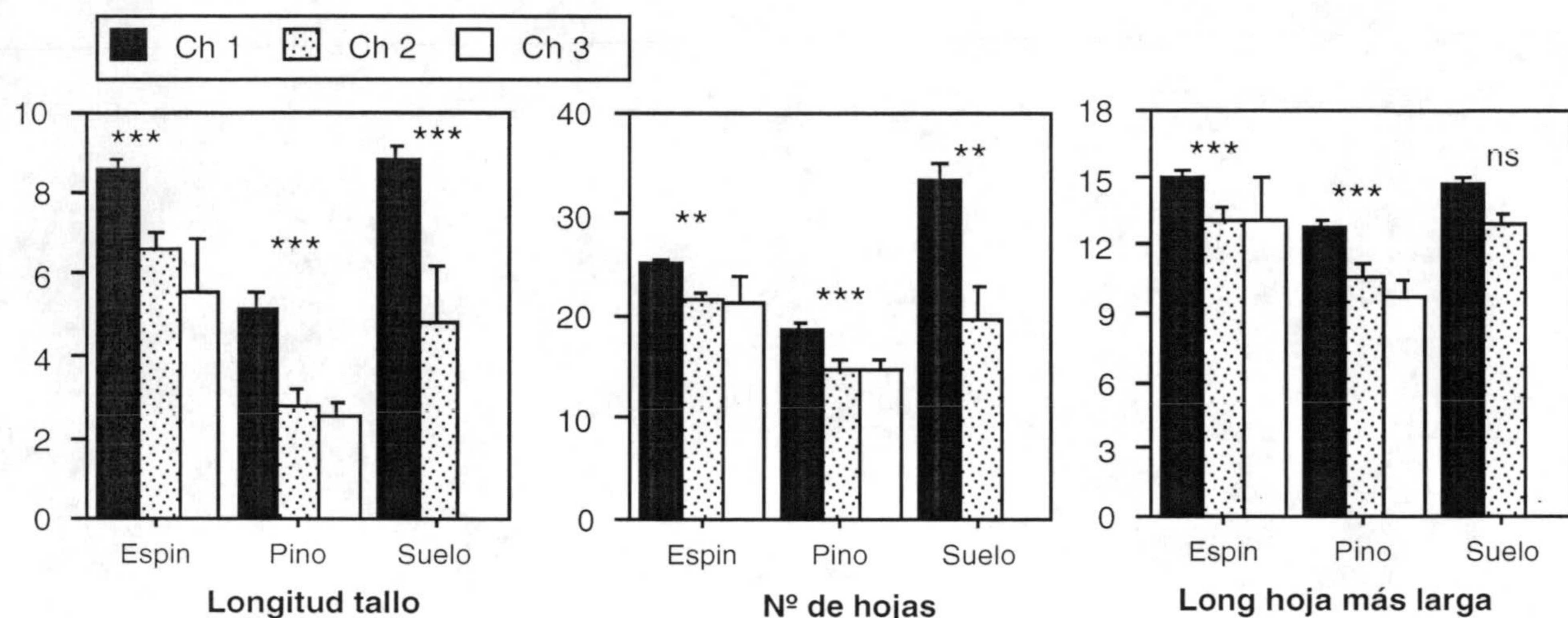


**Figura 5.8.-** Representación del peso aéreo, radicular y de la razón entre peso radicular y aéreo (R/A) para las plántulas sacrificadas tras una estación de crecimiento (final del verano 1) en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Medidas de peso dadas en mg. El número de muestra osciló entre 6 y 15 por tratamiento. Ver tabla 5.6 para resultados de los análisis. Espin = Espinosa.



**Figura 5.9.-** Peso seco de la parte aérea de las plántulas tras 2 años de crecimiento en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Hubo diferencias significativas entre microhábitats ( $gl=2$ ,  $F=75.88$ ,  $p<0.0001$ ) y tratamiento de adición de agua ( $gl=1$ ,  $F=4.86$ ,  $p=0.02$ ); Anova de dos vías, interacción no significativa ( $gl$  del error=137,  $R^2=0.52$ ). El número de muestra osciló entre 5 y 63 plántulas. Espin = Espinosa.





**Figura 5.10.-** Relación entre cohorte de emergencia y crecimiento tras el primer verano en el experimento #3 de efecto del microhábitat. Se representan sólo las plántulas del tratamiento de adición de agua. Hubo 3 cohortes para los microhábitats Espinosa y Pino y 2 cohortes para el microhábitat Suelo. Análisis realizados mediante Anova de 1 vía; número de muestra entre 5 y 115, F entre 1.14 y 17.75; \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ , ns=no significativo, Ch = cohorte de emergencia, Espin = Espinosa. Medidas de longitud dadas en mm.

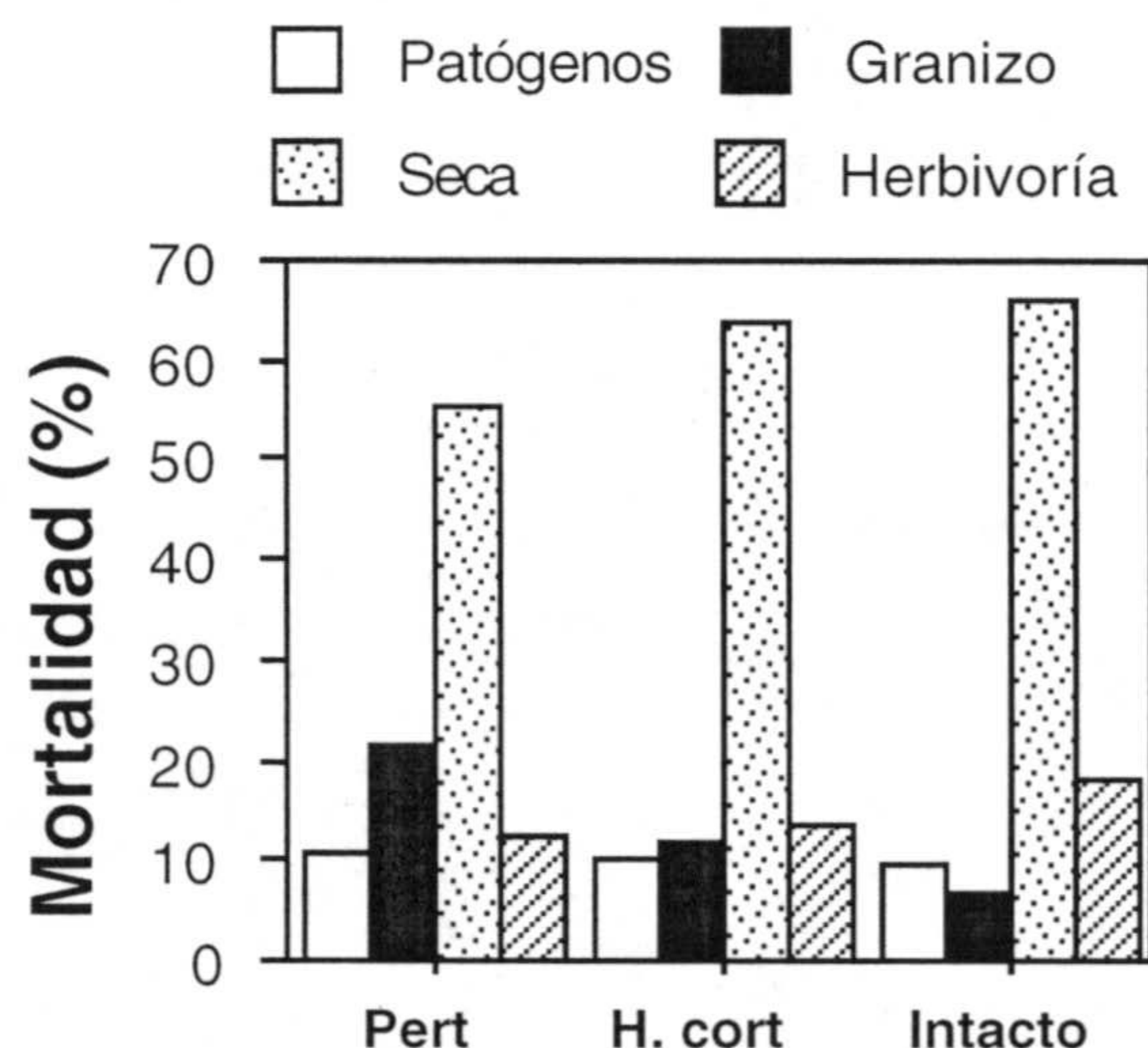
### 5.3.3.- Reclutamiento en prado de herbáceas

El 84.4% de las plántulas surgidas de semillas sembradas en 1997 murieron durante el primer verano, no existiendo diferencias entre tratamientos ( $\chi^2$  de Wald=0.25, gl=4,  $p > 0.05$ , datos de los dos cercados unidos). De las muertas en este primer verano se pudo reconocer la causa de muerte en el 72.6% de los casos, atribuyéndose la mayoría a la sequía estival (61.7%, Fig. 5.11). En conjunto, no hubo diferencias entre tratamientos en las causas de muerte, si bien se aprecian ciertas tendencias. Así, la granizada afectó más a las plántulas del tratamiento Perturbación, siendo menor su efecto en Hierba cortada y aún menor en Intacto (Fig. 5.11,  $\chi^2=5.13$ , gl=2,  $p < 0.1$ ). En el invierno murieron 4 plántulas (8%); en el verano de 1998 murieron 17 (37.0%), todas ellas por sequía. En conjunto, tras dos años de estudio tampoco hubo diferencias de supervivencia entre tratamientos ( $\chi^2$  de Wald=1.17, gl=4,  $p > 0.05$ , datos de los dos cercados unidos), alcanzando la mortalidad el valor del 93.0%.

Para las semillas sembradas en 1998 tampoco hubo diferencias entre tratamientos para la supervivencia tras el primer verano ( $\chi^2$  de Wald=0.52, gl=4,  $p > 0.05$ , datos de ambos cercados unidos), alcanzando la mortalidad el valor del 94.1%. En esta ocasión se reconoció la causa de muerte en el 65.3% de los casos, siendo en el 98.0% debidas a la sequía estival.



Para las semillas sembradas en 1997 no hubo diferencias entre tratamientos en los parámetros de crecimiento medidos al término del primer verano (longitud del tallo en 1998, número de hojas en 1998 y longitud de la hoja más larga en 1998; Anovas de 1 vía,  $gl=2$ , 26, F entre 0.51 y 1.35,  $p>0.05$ , media de cada punto considerada como unidad muestral).



**Figura 5.11.-** Distribución de las causas de muerte reconocidas durante el primer verano para las plántulas emergidas en 1997 a partir de semillas sembradas a 1 cm de profundidad en prado de herbáceas. Pert = perturbación; H. cort = hierba cortada.

#### 5.3.4.- Medida de parámetros ambientales

La humedad del sustrato registrada en 1996 en el experimento #1 de efecto del microhábitat fue similar entre parcelas para cada uno de los microhábitats y muestreos (Anovas de 1 vía, ns), por lo que las diferencias entre microhábitats se han analizado uniando los datos de ambas parcelas (bosque y límite forestal). Hubo diferencias entre microhábitats para los muestreos realizados durante el verano (Anovas de 1 vía; 2 de Julio:  $F=7.33$ ,  $gl=3$ , 40,  $p=0.0005$ ; 3 de Agosto:  $F=5.73$ ,  $gl=3$ , 36,  $p=0.003$ ), que presentaron además los menores valores de humedad (Tabla 5.7), mientras que una vez que se registraron las primeras precipitaciones del otoño dejaron de existir tales diferencias (muestras 3º y 4º; Anovas de 1 vía, ns).

La humedad del sustrato estimada para el experimento #3 de efecto del microhábitat (5 de Agosto) fue también diferente entre microhábitats (Anova de 1 vía,  $F=16.20$ ,  $gl=2$ , 27,  $p<0.0001$ ), registrándose la menor en Suelo ( $1.9\pm 0.1\%$ ), seguida de Espinosa ( $4.3\pm 0.6\%$ ) y Pino ( $15.8\pm 3.1\%$ ). La temperatura del suelo registrada en estos microhábitats tuvo los valores más altos y contrastados en Suelo (media =  $20.8\pm 0.4$ ; media de las máximas =  $29.0\pm 1.6$ ; media de las mínimas =  $14.3\pm 0.5$ ), mientras que Espinosa y Pino tuvieron temperaturas más tamponadas (Espinosa: media =  $15.6\pm 0.2$ , media de las máximas =  $18.7\pm 0.6$ , media de las mínimas =  $12.7\pm 0.4$ ; Pino: media =  $13.0\pm 0.1$ , media de las máximas =  $15.1\pm 0.6$ , media de las mínimas =  $11.0\pm 0.4$ ; valores en °C).



Microhábitat	2 de Julio	3 de Agosto	3 de Sept	7 de Octubre
Espinosa	6.3±0.8 (a)	6.2±0.4 (a)	23.3±1.0 (b)	26.7±1.5 (b)
Enebro	7.1±0.7 (a)	7.9±1.3 (a)	21.9±1.4 (b)	22.3±1.4 (b)
Pino	12.1±2.6 (a)	9.1±1.3 (a)	24.6±2.2 (b)	23.8±1.8 (b)
Suelo	4.2±0.4 (a)	4.0±0.7 (a)	19.0±1.0 (b)	22.3±1.3 (b)

**Tabla 5.7.-** Porcentaje de humedad registrado en los distintos microhábitats en el experimento # 1 sobre efecto del microhábitat, realizado en 1996 en el Barranco del Espinar. Se han unido los datos de las parcelas (bosque y límite forestal). Las diferencias entre muestreos dentro de microhábitat se han analizado mediante Anova de 1 vía; letras diferentes indican diferencias significativas según test de Bonferroni-Dunn.

#### 5.4.- DISCUSION

##### *Supervivencia*

Tanto los resultados experimentales como el seguimiento de plántulas establecidas de forma natural muestran que la mortalidad de las plántulas fue muy alta, superando en conjunto el 90% en el primer verano y rozando, tras dos o tres años de muestreo, el 99%. La principal causa de mortalidad fue la sequía estival (tal y como confirman tanto los restos de las plántulas muertas como el experimento de riego), agente que constituye la principal causa de mortalidad de muchas especies leñosas en ambientes mediterráneos (Arista 1993, 1994, Fisher y Gardner 1995, García-Fayos y Verdú 1998, García et al. 1999, Escudero et al. 1999). La mortalidad por sequía estival puede alcanzar valores drásticos en veranos particularmente secos, como fue el de 1998. En ese año murieron la práctica totalidad de las plántulas emergidas en la primavera (99.8%) debido a la sequía estival, tanto en Sierra Nevada como en Sierra de Baza, lo que se puso de manifiesto con un elevado número de experimentos (por ejemplo, plántulas emergidas en los experimentos mostrados en el capítulo 6; asimismo, un elevado número de plántulas emergidas en diversos experimentos iniciados en 1998 y cuyos datos no se muestran ya que, dados los niveles de mortalidad, no fueron analizables estadísticamente).

Las siguientes causas de mortalidad fueron el pisoteo por ungulados y la herbivoría por insectos y/o microvertebrados. Los ungulados no ocasionaron mortalidad por consumo directo de plántulas de pino. No obstante, el pisoteo o el enterramiento de las plántulas por el movimiento de tierra ocasionado por el paso de estos animales, en rebaños numerosos en el caso de las ovejas y cabras domésticas, causó entre el 21 y el 32% de las muertes en plántulas establecidas de forma natural (ver Izhaki y Ne'eman 1996, Faber 1996 para resultados similares en otras especies de pinos). Los invertebrados o microvertebrados, por su parte, ocasionaron la muerte del 18.2% de las plántulas cuando éstas no estaban protegidas con una caja de tela metálica. El conjunto de animales que potencialmente podrían causar esta



herbivoría es alto, pudiendo teóricamente incluir a gran número de insectos, micromamíferos como topillos o ratones, o incluso a aves con hábitos herbívoros como la perdiz (ver Davis et al. 1991, Ostfeld y Canham 1993, Nystrand 1998). Sin embargo, en raras ocasiones pudieron constatarse observaciones directas, aunque ocasionalmente observamos a escarabajos y saltamontes consumiendo los cotiledones y hojas de plántulas recién emergidas.

#### *Efecto facilitador de los matorrales sobre la supervivencia de las plántulas*

La supervivencia fue consistentemente mayor al amparo de los matorrales (enebro y especies de arbustos espinosos), que actuaron así como plantas nodriza tanto para la emergencia (capítulo 4) como para el establecimiento. Su efecto facilitador puede estar relacionado en gran medida con la protección frente a la sequía estival, principal causa de mortalidad. Así, la sombra que proporcionan puede proteger a las plántulas de pino ante las altas radiaciones y temperaturas (Franco y Nobel 1988, 1989, Valiente-Banuet y Ezcurra 1991, Vetaas 1992, Callaway 1992, Suzán et al. 1996). Por otra parte, y como consecuencia de lo anterior, la temperaturas máximas del suelo bajo los matorrales fueron claramente inferiores y, consecuentemente, la humedad del suelo fue mayor, situación que mejora el estado hídrico de las plántulas (Larcher 1995, Lambers et al. 1998, Wied y Galen 1998). De este modo, los beneficios de la asociación con una planta nodriza (que se traducen en mayor supervivencia) superan los costos derivados de la competencia por los recursos (luz, agua y nutrientes), tal y como se ha puesto de manifiesto en ambientes particularmente estresantes (Bertness y Callaway 1994, Callaway 1995, Brooker y Callaghan 1998, ver referencias en Introducción). De hecho, el reclutamiento de las plántulas es generalmente mayor al amparo de matorrales en ambientes que, como los mediterráneos, están caracterizados por una pronunciada sequía estival (Ellison 1949, Kellman 1985, McAuliffe 1988, Ludwig et al. 1988, Keeley 1992, Cody 1993, Franco-Pizaña et al. 1995, Sans et al. 1998, Chambers et al. 1999).

Un exceso de sombra, no obstante, no parece favorecer la supervivencia de las plántulas a pesar de que se incrementa la humedad del suelo. De este modo, la humedad bajo pino (que muy probablemente es el microhábitat con menor radiación) fue siempre la más alta en los experimentos realizados y, sin embargo, la supervivencia fue inferior a la registrada bajo los matorrales. Esto sugiere que el efecto facilitador de las plantas nodriza aparece cuando los costos derivados de una menor radiación son rebasados por los beneficios originados por una mejora en el estado hídrico de las plántulas, un conflicto crítico para el desarrollo de interacciones positivas entre plantas (Holmgren et al. 1997).



Los matorrales pueden también incrementar la supervivencia de plántulas que crezcan a su amparo a través de la protección ante los ungulados (Jaksic y Fuentes 1980, McAuliffe 1986, Rousset y Lepart 1999). Aunque no se detectó consumo directo por parte de estos animales, el pisoteo es el causante de una proporción importante de la mortalidad, sea directa o indirectamente a través del enterramiento de las plántulas por movimientos del suelo. En este sentido, aunque los resultados no permiten verificar el efecto de los ungulados al no tener suficientes plántulas marcadas en distintos microhábitats sin protección con rejillas, es de suponer que la mortalidad por ellos causada será menor al amparo de matorrales, tanto por impedir la marcha de los animales como por la estabilización del suelo proporcionada por las raíces, disminuyendo así el enterramiento por movimientos de tierra. Además, en el experimento #1 de efecto del microhábitat, a pesar de que las semillas estaban protegidas con rejillas, la mayor parte de los daños por pisoteo fueron infringidos a puntos de muestreo localizados en el microhábitat Suelo.

Los matorrales pueden suponer también una protección frente a las heladas invernales (Carlsson y Callaghan 1991, Shevtsova et al. 1995, Kikvidze y Nakhutsrishvili 1998, Núñez et al. 1999), un factor ambiental característico de la alta montaña mediterránea. La mortalidad por helada puede afectar directamente a los tejidos de la planta o bien actuar indirectamente a través de la congelación y descongelación cíclicas del suelo, lo que origina cambios de volumen que pueden causar la rotura de las raíces de las plántulas y su muerte (Ellison 1949, Gill y Marks 1991, Ryser 1993, Gobbi y Schlichter 1998). De hecho, la mayoría de las plántulas muertas durante el invierno estaban parcial o totalmente arrancadas y elevadas sobre el suelo, secándose rápidamente en los primeros días calurosos de la primavera siguiente. Los mayores niveles de mortalidad invernal se registraron además en el suelo descubierto. Bajo los matorrales, por el contrario, la mortalidad invernal fue menor, lo que puede deberse a una combinación de factores asociados a la presencia de un dosel vegetal tales como el efecto tamponador del microambiente, o el efecto estabilizador de los cambios de volumen del sustrato (proporcionados tanto por la mejora de la estructura debido al mayor contenido en materia orgánica como por el propio sistema radicular de la planta nodriza), lo que disminuye la rotura de las raíces de las plántulas. Por tanto, los matorrales facilitan el establecimiento de plántulas de pino silvestre tanto en verano como en invierno.

### *Crecimiento*

El crecimiento de las plántulas también fue distinto entre microhábitats, siendo menor en Pino y máximo en Suelo. Además, estas diferencias fueron muy marcadas, de modo que tras tres años de estudio las plántulas localizadas en Suelo tenían un peso seco en torno a 5 veces



superior a las crecidas bajo matorrales y bajo la copa de los pinos (Fig. 5.4). De este modo, una vez que las plántulas han conseguido establecerse mantienen una alta tasa de crecimiento con niveles de radiación elevados. En cualquier caso, el crecimiento fue bajo en estas etapas iniciales (3-4 cm en tres años), lo que supone que las plántulas necesitarán un tiempo considerable para alcanzar el estado de juveniles, estando expuestas durante un período considerable a factores como la herbivoría (ver capítulo 7). Por otra parte, la adición de agua incrementó considerablemente el crecimiento, si bien su efecto no fue el mismo en los diferentes microhábitats. Así, la respuesta ante la adición de agua fue máxima en suelo, intermedia bajo matorral y nula bajo pino (Fig. 5.9). Esto sugiere de nuevo, como en el caso de la supervivencia, que la baja radiación supuso un factor limitante que pudo afectar tanto al establecimiento como al crecimiento de las plántulas en microhábitats con radiación muy reducida.

La razón raíz/tallo no varió entre plántulas regadas y no regadas. Una limitación tanto en la disponibilidad de agua como de nutrientes (que a su vez está muy relacionada con la disponibilidad de agua en el suelo, Gollan et al. 1992, Pereira y Chaves 1995) conlleva generalmente un incremento en el cociente raíz/tallo (Chapin et al. 1987, Pereira y Chaves 1995, Gedroc et al. 1996). Esto sugiere que las plántulas de pino silvestre tienen poca plasticidad, no siendo capaces de modificar su patrón de crecimiento ante circunstancias de mayor o menor sequía. Por otra parte, esta razón fue muy inferior a la obtenida por Lloret et al. (1999) para especies de matorrales mediterráneos y, considerando que altos valores en este cociente son ventajosos para la supervivencia de plántulas en ambientes secos (Gedroc et al. 1996), podemos suponer que las plántulas de pino silvestre tienen poca capacidad de soportar la sequía estival en relación a la vegetación mediterránea.

Tanto la supervivencia como el crecimiento de las plántulas se relacionó con la cohorte de emergencia (ver también Fowler 1988, Martínez y Moreno-Casasola 1993, Jones et al. 1997, Seiwa 1998), a pesar de que las cohortes estaban separadas por muy pocos días (en torno a 10). Esta relación podría estar igualmente condicionada por la sequía estival, de modo que las plántulas que emergen antes pueden tener mayor desarrollo de las raíces, lo que permite un uso más eficiente del agua superficial (Hilbert y Canadell 1995), incrementando por consiguiente la supervivencia y el crecimiento.

#### *Diferencias entre las parcelas de bosque y de límite forestal*

En el experimento #1 de efecto del microhábitat, la supervivencia de las plántulas al cabo de tres años fue superior en el bosque que en el límite forestal. Aunque la humedad no se diferenció significativamente entre las dos parcelas, sí tendió sin embargo a ser mayor en



bosque (datos no mostrados), y la falta de diferencias pudo deberse al bajo número de muestra. Además, es de esperar que en la parcela de bosque, con mayor densidad de árboles, exista un ambiente más tamponado que en la de límite forestal, lo que explicaría los mayores valores de supervivencia. Sin embargo, el crecimiento al cabo del primer verano fue superior en el límite forestal, y no hubo diferencias entre ambas parcelas para el segundo año. Puesto que en el límite altitudinal de distribución es de esperar menor desarrollo de las plántulas (Grace y Norton 1990, James et al. 1994), los resultados sugieren que el actual límite forestal en el Barranco del Espinar puede ser artificial (debido a causas antrópicas), o bien que esté desplazado hacia arriba por cambios climáticos recientes en relación al ciclo de vida de la planta (ver capítulos 6 y 9).

*Conclusiones: el dilema supervivencia/crecimiento*

En resumen, como consecuencia de los distintos agentes causantes de mortalidad, la supervivencia de las plántulas de pino silvestre fue muy baja. No obstante, la supervivencia fue diferente entre microhábitats, siendo mayor bajo los matorrales que en el suelo desprovisto de vegetación o bajo la copa de los pinos adultos. Los matorrales actuaron así como plantas nodriza, proporcionando nichos de regeneración (*sensu* Grubb 1977) para las plántulas de pino silvestre; su papel es además determinante, ya que pueden representar la dicotomía entre presencia o ausencia de plántulas. El efecto facilitador de los matorrales parece estar asociado a la sombra producida por sus copas, que se traduce en el mantenimiento de niveles de humedad altos en relación al suelo descubierto pero causando una reducción moderada de la radiación. Por tanto, humedad y radiación aparecen como los factores que determinan el establecimiento y desarrollo de las plántulas de pino silvestre. El crecimiento de las plántulas es, sin embargo, mayor en suelo descubierto que bajo matorrales. De este modo, surge un conflicto entre supervivencia y crecimiento: teóricamente, las plantas tendrán mejor desarrollo en suelo abierto si disponen de la suficiente humedad; sin embargo, las características del clima mediterráneo, con veranos marcados por la sequía estival (coincidiendo con el período de crecimiento de la especie) hacen muy improbable la confluencia de niveles adecuados de humedad y radiación en un suelo desprovisto de vegetación, por lo que la supervivencia de las plántulas está confinada a ambientes más húmedos encontrados bajo los matorrales, aun a costa de un menor crecimiento.



## CAPITULO 6.- COLONIZACION DE NUEVAS AREAS: RECLUTAMIENTO DE PLANTULAS EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL Y DE SUSTRATO EN SIERRA NEVADA

### 6.1.- INTRODUCCION

En el capítulo anterior hemos visto que la mortalidad de plántulas de pino silvestre es muy elevada, debido fundamentalmente a la sequía estival. Esto supone que el reclutamiento de nuevos individuos necesitará un elevado número de plántulas de partida para asegurar que algunas de ellas sobrevivan. El reclutamiento requiere, además, la presencia de matorrales, que actúan de plantas nodriza proporcionando microhábitats adecuados para el establecimiento. Por otra parte, en el capítulo 2 vimos que la dispersión de las semillas está muy limitada, concentrándose alrededor del árbol focal, de modo que las semillas no alcanzarán masivamente áreas adyacentes a los actuales núcleos de distribución. Ambas características se presentan así como dos factores sinérgicos que podrían limitar considerablemente la capacidad del pino silvestre para colonizar nuevas áreas más allá de sus actuales emplazamientos. Sin embargo, algunas semillas podrían alejarse de las plantas madre transportadas por violentas turbulencias del aire, que son comunes en la alta montaña, por lo que la posibilidad de colonización de áreas colindantes con los actuales núcleos de población existe potencialmente.

Los límites de distribución de las poblaciones vegetales pueden estar acotados no sólo por factores climáticos (Woodward 1987, 1990, 1997, Stevens y Fox 1991, Pigott 1992, Pigott y Pigott 1993), sino también por un amplio conjunto de características que incluyen el tipo de suelo, presencia de herbívoros y predadores de semillas, circunstancias históricas, etc. (Louda 1989, Galen 1990, Huntley 1990, Stevens y Fox 1991, Barton 1993, Crawley 1997, Bruelheide y Scheidel 1999). En las montañas béticas, las poblaciones naturales de pino silvestre se localizan, como se comentó en el capítulo 1, en áreas carbonatadas que, tanto en Sierra Nevada como en Sierra de Baza, se continúan en la misma cota altitudinal con suelos silíceos derivados fundamentalmente de micaesquistos (complejo geológico Nevado-Filábride). Sin embargo, las poblaciones naturales no se encuentran en estos suelos silíceos, a pesar de que 1) se localizan a igual altitud que los carbonatados, 2) el pino silvestre crece en otras localidades en los dos tipos de suelo (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971, Franco 1986) y 3) existen repoblaciones en estos suelos silíceos de Sierra Nevada que presentan crecimiento y desarrollo normales, donde además se puede observar el reclutamiento de nuevos individuos. Dentro ya del núcleo carbonatado, los suelos derivados de estas rocas se localizan aun por encima del actual límite de distribución del pinar. De este modo, los pinares



podrían teóricamente extenderse tanto en la misma banda altitudinal (sobre suelos carbonatados y silíceos) como en un gradiente altitudinal, donde de nuevo encontrarían la opción de colonizar suelos carbonatados o silíceos. Esto plantea la cuestión de si los actuales límites de distribución de las poblaciones de pino silvestre en las montañas béticas son naturales y, en cualquier caso, si la especie tiene capacidad de colonización y expansión hacia áreas periféricas.

En este capítulo se estudia la posibilidad de colonización de nuevas áreas por el pino silvestre a partir de las poblaciones naturales en Sierra Nevada. Para ello se han considerado tres áreas de expansión. Por un lado, cotas altitudinales superiores a las del actual límite de distribución. La elección de este gradiente se justifica porque, según las predicciones generales sobre cambio climático --que postulan un aumento de las temperaturas (IPCC 1996)--, podría esperarse un ascenso generalizado de las bandas de vegetación en las montañas (e.g. Innes 1991, Rochefort et al. 1994, pero ver Hattenschwiler y Körner 1995). Las cotas por debajo del actual límite de distribución no se han considerado ya que las condiciones climáticas actuales y futuras, representadas por mayor temperatura y menor precipitación respecto a cotas superiores, favorecen claramente el dominio de especies más resistentes a la sequía y más sensibles a las bajas temperaturas (Barton y Teeri 1993), como la encina *Quercus ilex* o el pino laricio *Pinus nigra*.

Como segunda área potencialmente colonizable se ha considerado un gradiente de suelo, desde el calizo de su área de distribución hasta el silíceo adyacente, manteniéndose en la actual cota altitudinal de distribución. La elección de este gradiente se justifica, tal y como se comentó anteriormente, por la existencia de repoblaciones de pino silvestre en suelo silíceo que aparentemente tienen un desarrollo normal, así como por la existencia de grandes extensiones de suelo silíceo en Sierra Nevada que podrían ser colonizadas.

Por último se considera una tercera zona en los Prados del Aire (Sierra Nevada, UTM 30SVG6207), localidad con sustrato silíceo situada a 2200 m snm, que se localiza en el margen derecho de la cabecera del valle del río Monachil y, por tanto, frente a la localidad de Barranco del Espinar, a unos 3 Km en línea recta. La vegetación potencial atribuida a esta localidad, que se encuentra en el piso bioclimático oromediterráneo, está representada por arbustos y nanofanerófitos prostrados como enebro *Juniperus communis*, sabina *J. sabina*, *Hormatophylla spinosa* y *Genista versicolor* (Molero et al. 1992). La elección de esta localidad se realizó con objeto de analizar la posibilidad de colonización a larga distancia de una zona que además de tener suelo silíceo se encuentra a una altitud superior al límite forestal atribuido a Sierra Nevada.



## **6.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **6.2.1.- Expansión en un gradiente altitudinal**

Para estudiar la posible colonización de cotas superiores a las del actual límite de distribución altitudinal, pero manteniendo el mismo tipo de sustrato calizo, se inició en 1997 un experimento en el Barranco del Espinar. Para ello se establecieron 3 cotas altitudinales: la inferior se situó a 1900 m snm (cota 1 en adelante) coincidiendo con la parcela de límite forestal de esta localidad (ver capítulo 1, sección 1.5); la intermedia (cota 2 en adelante) se localizó a 80 m sobre la anterior y la superior (cota 3 en adelante) se situó a 180 m sobre la cota 1 (2080 m snm). En cada cota se escogieron dos microhábitats: 1) Suelo, que como en casos anteriores consistió en suelo desprovisto de vegetación, y 2) Matorral, bajo el borde de especies de matorral (fundamentalmente *Prunus ramburii*, *Berberis hipanica*, *Juniperus communis* y *J. sabina*), siempre en la parte del matorral más baja considerando la pendiente. En cada cota y microhábitat se establecieron aleatoriamente 25 estaciones de muestreo, y en cada una de ellas se sembraron el 24 de Abril 20 semillas dispuestas en línea y enterradas a 1-2 cm de profundidad aproximadamente (con semillas distanciadas 5-8 cm entre sí) y sin exclusión de herbívoros (3000 semillas en total). La emergencia y supervivencia se registraron periódicamente, anotándose las causas de muerte cuando se reconocieron (ver sección 5.2.2 para determinación de las causas de muerte). Al final de cada estación de crecimiento se tomaron en campo medidas de parámetros de crecimiento, incluyendo longitud del tallo, número de hojas y longitud de la hoja más larga.

### **6.2.2.- Expansión en un gradiente de suelo**

El experimento se llevó a cabo en 1998 en Sierra Nevada, y tenía como objetivo principal el estudio de la emergencia y establecimiento en un gradiente de suelo (calizo frente a silíceo). Desde la zona del Barranco del Espinar (suelo calizo) podemos adentrarnos siguiendo la misma cota altitudinal en dirección a la cabecera del río Monachil, donde el sustrato está ya constituido por esquistos Nevado-Filábrides que originan suelos silíceos. Entre estos dos puntos hay una franja estrecha de transición donde ambos tipos de sustrato se mezclan. El área de estudio para este experimento se estableció en este gradiente, en el que se seleccionaron tres puntos situados en la misma cota altitudinal (o muy similar): 1) límite forestal del Barranco del Espinar (zona caliza en adelante, 1900 m snm), 2) zona de transición entre ambos tipos de suelos (zona intermedia en adelante, 1935 m snm), localizada a 1 Km aproximadamente del punto anterior y 3) en la zona de suelo silíceo (zona silícea en adelante, 1900 m snm), localizada en la Loma de la Perdiz (UTM 30SVG6105), a



1.5 Km del punto inicial. En cada zona se establecieron dos microhábitats, Suelo (zonas de suelo sin vegetación) y Matorral (bajo el borde de matorrales). Los matorrales utilizados en las dos primeras zonas fueron fundamentalmente *Prunus ramburii*, *Berberis hispanica*, *Juniperus communis* y *J. sabina*. En la zona silíceo, sin embargo, sólo se utilizaron como plantas nodriza individuos de *Genista versicolor* por ser el único matorral con cobertura considerable. En cada zona y microhábitat se establecieron aleatoriamente 25 estaciones de muestreo, y en cada una de ellas se sembraron 20 semillas dispuestas en línea (con semillas distanciadas 5-8 cm entre sí), enterradas a 1-2 cm de profundidad aproximadamente y sin exclusión de herbívoros (3000 semillas en total).

### **6.2.3.- Establecimiento de plántulas en Prados del Aire**

El área de estudio se localizó en una zona de pinar de repoblación con árboles de unos 35 años de edad y 8-10 m de altura (sembrados en un marco de plantación de 2 m y con cobertura de copas casi total), así como un claro colindante, actualmente vallado y excluido del ganado, originado tras la destrucción de parte de este pinar por un fuego ocurrido hace 9 años, estando hoy día ocupado en un 50% de su superficie por diversos arbustos (fundamentalmente *Genista versicolor*). Se realizaron dos experimentos, uno en 1997 y otro en 1998. En 1997 se eligieron 2 microhábitats en el área vallada colindante al pinar de repoblación, que como en casos anteriores fueron Suelo (consistente en suelo desprovisto de vegetación) y Matorral (bajo individuos de *Genista versicolor*), y en cada uno de ellos se establecieron aleatoriamente 25 estaciones de muestreo. En cada estación se sembraron 20 semillas dispuestas en línea, distanciadas 5-8 cm entre sí y sin exclusión de herbívoros. En 1998 se repitió el experimento siguiendo el mismo protocolo, si bien en esta ocasión se incluyó en el diseño un tercer microhábitat, bajo el dosel de la copa de los pinos del pinar de repoblación.

### **6.2.4.- Medida de parámetros ambientales**

La humedad del sustrato a 1-6 cm de profundidad se muestreó en los experimentos de expansión en gradiente altitudinal y establecimiento en Prados del Aire en los diferentes tratamientos, determinándose el contenido en agua según el método gravimétrico a partir de la diferencia entre peso húmedo y seco tras secado en estufa a 110 °C durante 48 h. En el primer caso la humedad se determinó el 17 de Junio y el 18 de Agosto de 1997 (n=10 por muestreo, cota y microhábitat); en el segundo caso la humedad se muestreó el 20 de Junio de 1997 (n=10 por microhábitat).

La temperatura del sustrato a 3 cm de profundidad se determinó a intervalos de 1 h en los experimentos de expansión en gradiente altitudinal y establecimiento en Prados del Aire



usando termistores conectados a respectivos almacenadores de datos (Hobo XT temperature data logger, Onset Computer Corporation, Massachusetts, USA). En el primer caso el muestreo se realizó entre el 10 y el 20 de Mayo de 1997, y se colocó un sensor por cota y microhábitat; en el segundo caso el muestreo se realizó entre el 21 y el 28 de Junio de 1997, colocándose tres sensores en el microhábitat Suelo y dos en el microhábitat Matorral.

#### **6.2.5.- Análisis de datos**

La emergencia, supervivencia y contenido en humedad del sustrato se analizan con Anova (previa transformación angular de los datos) o con la prueba de Kruskal-Wallis. Las diferencias entre causas de mortalidad se analizan con la prueba de la  $\chi^2$ . Para el caso de los parámetros de crecimiento se toma como valor para los análisis el promedio por punto de muestreo. Todos los factores (microhábitat, cota o tipo de sustrato) se consideran fijos en el caso de análisis paramétricos.

### **6.3.- RESULTADOS**

#### **6.3.1.- Expansión en un gradiente altitudinal**

La emergencia fue diferente entre cotas y microhábitats (Tabla 6.1), siendo en todos los casos mayor bajo matorral y, en conjunto, mayor en la cota 3 (Tabla 6.2). La supervivencia al final del primer verano fue claramente superior bajo matorral que en suelo abierto, donde apenas quedaron plántulas (Tabla 6.2) y, considerando sólo el microhábitat Matorral, no hubo diferencias entre cotas (Anova de 1 vía,  $gl=2$ ,  $69$ ,  $F=1.73$ ,  $p=0.19$ ). Durante este primer verano murieron el 92.8% de las plántulas, pudiendo reconocerse la causa de muerte de 493 (68.2%). Hubo diferencias entre microhábitats en las causas de muerte reconocidas ( $\chi^2=56.16$ ,  $gl=4$ ,  $p<0.0001$ ). Así, las muertes por granizo y pisoteo fueron considerablemente más abundantes en Suelo que en Matorral (Fig. 6.1); no obstante, la principal causa de mortalidad fue de nuevo la sequía estival. La mortalidad acumulada tras el segundo verano alcanzó el 97.0%, y todas las plántulas del microhábitat Suelo murieron para esta fecha (Tabla 6.2); los datos no se analizan dado que las pocas plántulas supervivientes se localizaron en muy pocos puntos de muestreo.

En cuanto al crecimiento, tras el primer verano no hubo diferencias entre cotas para las plántulas que se encontraban bajo matorral para ninguno de los parámetros medidos (longitud del tallo, número de hojas y longitud de la hoja más larga; pruebas de Kruskal-Wallis,  $H$  desde 0.88 hasta 3.48,  $gl=2$ ,  $p>0.05$ ).

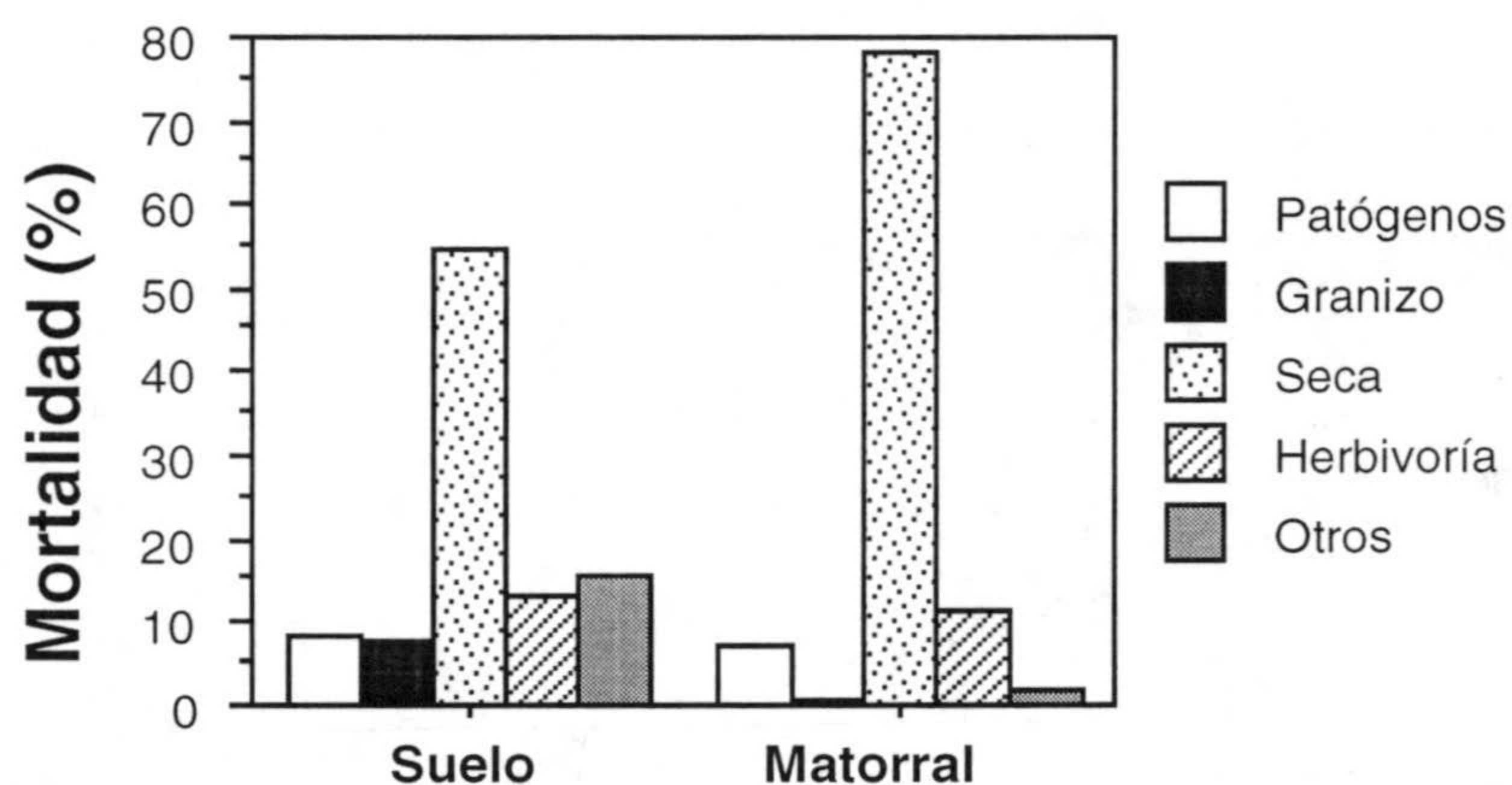


Fuente	gl	SC	F	P
Cota (C)	2	0.47	5.22	0.0065
Microhábitat (M)	1	1.39	30.92	<0.0001
C x M	2	0.16	1.73	0.1810
Error	142	6.39		

**Tabla 6.1.-** Resumen del Anova para el porcentaje de emergencia de las plántulas en el experimento de gradiente altitudinal, considerando como factores la cota altitudinal y el microhábitat.

	Emergencia		Supervivencia verano 1		Supervivencia acumulada	
	Suelo	Matorral	Suelo	Matorral	Suelo	Matorral
Cota 1	16.2±2.6	23.8±3.1	1.1±1.1	14.2±4.8	0	3.5±2.2
Cota 2	21.4±3.2	36.4±3.1	0	4.7±2.0	0	0.8±0.6
Cota 3	19.6±2.7	40.6±3.5	1.1±0.8	8.9±3.2	0	1.8±0.9

**Tabla 6.2.-** Porcentaje de emergencia y supervivencia de las plántulas en el experimento de gradiente altitudinal. Supervivencia acumulada = supervivencia tras dos años de estudio.



**Figura 6.1.-** Causas de mortalidad reconocidas en el primer verano en el experimento de gradiente altitudinal.

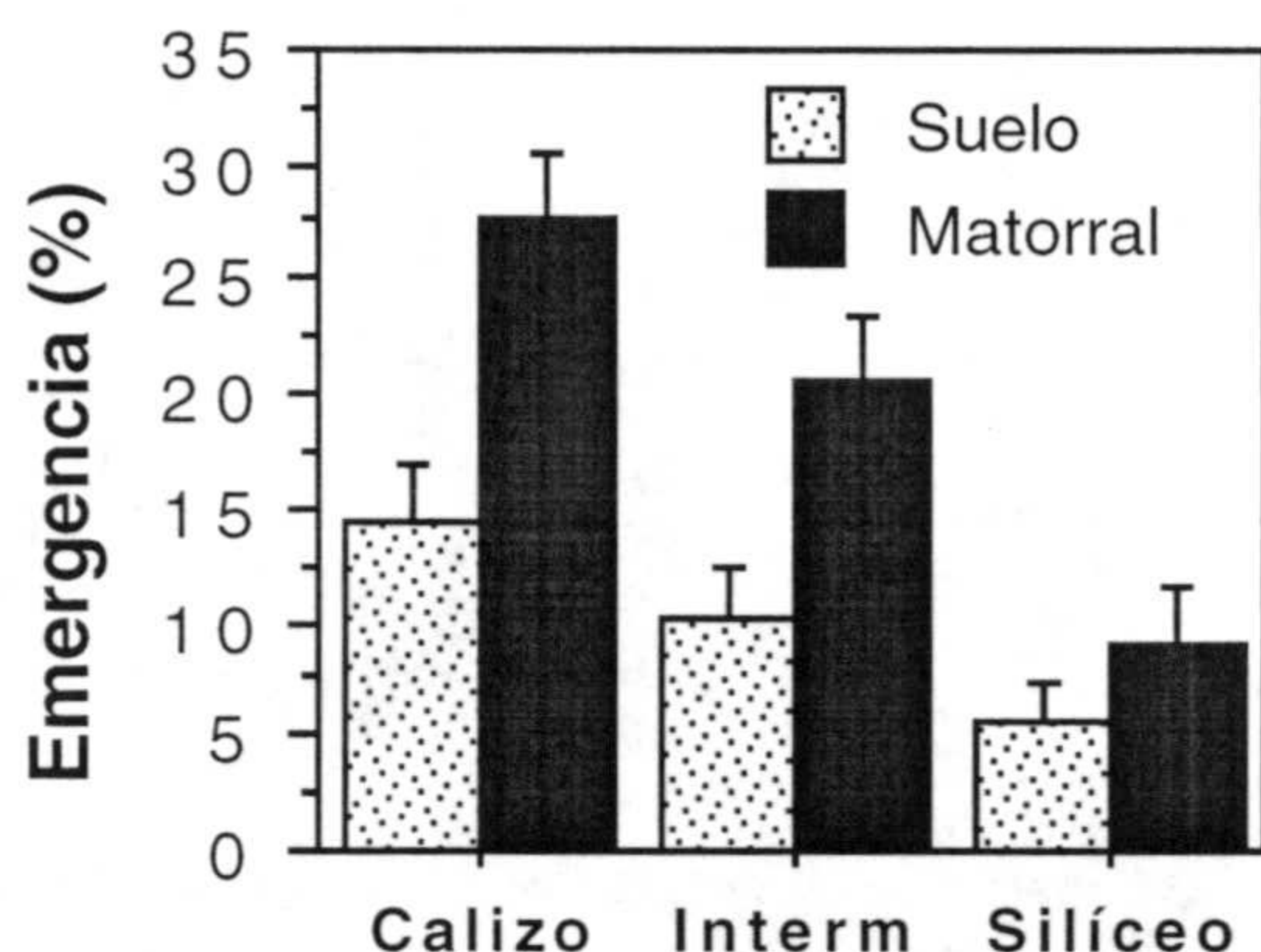
### 6.3.2.- Expansión en un gradiente de suelo

La emergencia fue distinta entre zonas y microhábitats (Tabla 6.3), siendo siempre mayor bajo matorral y, en conjunto, mayor en la zona caliza (Fig. 6.2). De las 547 plántulas que emergieron, sólo sobrevivieron 2 al final del primer verano (99.6% de mortalidad), siendo la sequía estival la principal causa de mortalidad reconocida (observación personal).



Fuente	gl	SC	F	P
Tipo suelo (A)	2	1.39	17.67	<0.0001
Microhábitat (B)	1	0.71	18.03	<0.0001
A*B	2	0.09	1.18	0.3096
Error	144	5.66		

**Tabla 6.3.-** Resumen del Anova para el porcentaje de emergencia de las plántulas en el experimento de gradiente de suelo, considerando como factores la zona (tipo de suelo) y el microhábitat.



**Figura 6.2.-** Porcentaje de emergencia alcanzado en los distintos tipos de suelo y microhábitats en el experimento de gradiente de suelo.

### 6.3.3.- Establecimiento de plántulas en Prados del Aire

En el experimento realizado en 1997 la emergencia de las plántulas fue mayor en el microhábitat Matorral ( $19.8 \pm 2.8$ ) que en Suelo ( $8.0 \pm 1.6$ ; Anova de 1 vía,  $F=14.78$ ,  $gl=1$ ,  $48$ ,  $p=0.0004$ ). Todas las plántulas emergidas en Suelo murieron al final del primer verano; en Matorral sólo sobrevivieron 4, y al término del segundo verano sobrevivieron 2. Durante el primer verano se reconoció la causa de muerte en el 46.2% de los casos; de ellas, el 55.7% se debieron a sequía estival, el 26.2% a la herbivoría por invertebrados o microvertebrados, el 11.5% a granizo y el 6.6% pudo atribuirse a patógenos.

En el experimento realizado en 1998 la mayor emergencia se registró de nuevo en el microhábitat Matorral ( $27.6 \pm 4.2^a$ ), seguida de Suelo ( $12.0 \pm 2.1^b$ ) y Pino ( $6.6 \pm 1.6^b$ ) (Anova de 1 vía,  $F=15.30$ ,  $gl=2$ ,  $72$ ,  $p<0.0001$ ; letras diferentes indican diferencias significativas a  $p<0.05$  según prueba de Bonferroni-Dunn). Todas las plántulas murieron al término del primer verano.

### 6.3.4.- Medida de parámetros ambientales

La humedad del sustrato registrada en el experimento de expansión en un gradiente altitudinal fue en conjunto superior en Junio que en Agosto (Tabla 6.4; Anova de 1 vía,  $F=239.05$ ,  $gl=1$ ,  $118$ ,  $p<0.0001$ ). Para cada uno de los muestreos hubo diferencias significativas entre



microhábitats y cotas (Tabla 6.5), y en general la humedad fue superior en el microhábitat Matorral (Tabla 6.4). Para el experimento de establecimiento en Prados del Aire en 1997 no hubo diferencias significativas entre microhábitats en la humedad del sustrato (Suelo:  $3.0 \pm 0.3\%$ ; Matorral:  $4.3 \pm 0.8\%$ ; Anova de 1 vía,  $F=1.98$ ,  $gl=1$ ,  $18$ ,  $p=0.18$ ; muestreo realizado el 20 de Junio), siendo además particularmente baja en relación a la obtenida en fechas similares (17 de Junio) en el experimento de gradiente altitudinal (consultar Tabla 6.4).

La temperatura del sustrato registrada a 3 cm de profundidad en el experimento de expansión en gradiente altitudinal fue mayor en el microhábitat Suelo que en Matorral para las tres cotas (cota 1:  $10.0 \pm 0.4$  frente a  $7.7 \pm 0.2$ ; cota 2:  $9.5 \pm 0.5$  frente a  $7.5 \pm 0.3$ ; cota 3:  $9.1 \pm 0.7$  frente a  $7.1 \pm 0.3$ ; valores en °C). Del mismo modo, en el experimento de establecimiento en Prados del Aire la temperatura del sustrato a 3 cm de profundidad fue de nuevo mayor en el microhábitat Suelo que en Matorral ( $22.1 \pm 0.7$  °C frente a  $18.0 \pm 0.4$  °C).

	17 de Junio		18 de Agosto	
	Suelo	Matorral	Suelo	Matorral
Cota 1	$18.3 \pm 3.0$	$19.6 \pm 2.1$	$4.1 \pm 0.8$	$5.2 \pm 0.8$
Cota 2	$10.8 \pm 1.0$	$15.7 \pm 1.5$	$2.6 \pm 0.8$	$2.7 \pm 0.3$
Cota 3	$11.5 \pm 1.3$	$14.5 \pm 1.5$	$3.0 \pm 0.3$	$4.9 \pm 0.8$

**Tabla 6.4.-** Humedad del sustrato registrada en 1997 en los microhábitats Suelo y Matorral para el experimento de expansión en un gradiente altitudinal.

	Fuente	gl	SC	F	P
17 de Junio	Cota (C)	2	0.08	6.53	0.0029
	Microhábitat (M)	1	0.03	5.31	0.0250
	CxM	2	0.01	0.51	0.6006
	Error	54	0.32		
18 de Agosto	Cota (C)	2	0.03	6.54	0.0029
	Microhábitat (M)	1	0.01	4.71	0.0345
	CxM	2	0.00	0.69	0.5064
	Error	54	0.13		

**Tabla 6.5.-** Resumen de los Anova para porcentaje de humedad del sustrato en el experimento de expansión en un gradiente altitudinal en el verano de 1997.

#### 6.4.- DISCUSION

Los resultados muestran que las semillas de pino silvestre tienen capacidad de germinar y emerger tanto a mayor altitud que la ocupada actualmente por los pinares como sobre suelos



silíceos. No obstante, las limitaciones para el establecimiento de plántulas en áreas periféricas a los actuales núcleos de habitación del pino silvestre en Sierra Nevada son similares a las encontradas en el capítulo anterior en el seno de los bosques actuales, mostrando los mismos patrones de supervivencia. De este modo, la sequía estival aparece de nuevo como la principal causa de mortalidad, seguida de la predación por invertebrados o microvertebrados. Igualmente, las tormentas de granizo pueden ser un factor de mortalidad importante, especialmente en el microhábitat Suelo. Los parámetros ambientales registrados en distintos microhábitats ofrecen resultados similares a los encontrados en el capítulo 5, siendo la humedad mayor, y la temperatura del sustrato inferior, al amparo de los matorrales. Como resultado, la supervivencia de las plántulas, a pesar de ser muy baja, es mayor bajo los matorrales en todas las cotas altitudinales, mientras que en suelo desprovisto de vegetación puede ser nula al cabo de dos estaciones de crecimiento, convirtiéndose así los matorrales en elementos indispensables para el reclutamiento de nuevos individuos (ver capítulo 5).

El experimento de expansión en un gradiente altitudinal muestra que tanto el establecimiento como el crecimiento de las plántulas al cabo del primer año fue similar entre cotas. Estos resultados son similares a los mostrados en el capítulo 5, en el que el crecimiento de las plántulas fue similar, o incluso mayor, en el límite forestal que en el bosque (sección 5.3.2). Puesto que en el límite altitudinal de distribución es esperable menor supervivencia y crecimiento (e.g. Grace y Norton 1990, James et al. 1994, Sveinbjörnsson et al. 1996), los datos sugieren que el actual límite altitudinal dentro del área caliza en el área del Trevenque (Sierra Nevada) podría situarse a mayor altitud. Esta suposición está además apoyada por la existencia ocasional de individuos adultos aislados --pero no de juveniles-- por encima de la línea de límite forestal aquí considerada (situada a 1900 m snm), y por el hecho de que en la Sierra de Baza los pinares llegan a 2100 m de altitud.

El establecimiento de plántulas en la localidad de Prados del Aire parece, por el contrario, improbable. La práctica totalidad de las plántulas emergidas en 1997 murieron, a pesar de ser éste un año que podría considerarse favorable para el establecimiento dadas las altas precipitaciones registradas (Fig. 1.4). Esta mortalidad de plántulas casi total contrasta con los valores registrados el mismo año en el experimento de expansión en un gradiente altitudinal en el sustrato calizo, en el que en promedio sobrevivieron el 5.0% de las plántulas al término del primer verano. La razón principal puede basarse en las características del suelo en Prados del Aire, que presenta una textura apreciablemente arenosa en contraposición a la textura arcillosa de las localidades con suelo derivado de calizas (observación personal; ver también Tabla 3.1). Esto originaría una menor capacidad de retención de agua (Bonneau y



Souchier 1987, White 1997), como de hecho ponen de manifiesto análisis de humedad realizados de forma simultánea en ambas localidades (en torno al 15% de humedad en suelo calizo frente al 3.5% en Prados del Aire), afectando negativamente a la supervivencia. Nótese, no obstante, que esta textura arenosa no tiene por qué ser tan marcada en suelos silíceos localizados en cotas inferiores, donde el mayor enriquecimiento con materia orgánica la mejoraría (Bonneau y Souchier 1987, White 1997). Del mismo modo, el color oscuro del suelo silíceo debe contribuir a la mayor temperatura alcanzada a 3 cm de profundidad en relación a la obtenida para otros muestreos simultáneos en la zona caliza (en torno a 20 °C frente a los 15 °C obtenidos como promedio en un suelo calizo en fechas similares, ver capítulo 8, Tabla 8.4). En definitiva, parece improbable que pueda ocurrir regeneración natural del pino silvestre en estas cotas situadas en suelo silíceo por encima del límite forestal altitudinal atribuido a Sierra Nevada, dentro ya del piso bioclimático oromediterráneo, a pesar de que el desarrollo de juveniles plantados sea posible. Esto pone de manifiesto que las limitaciones para la colonización de nuevas áreas pueden variar según la fase del ciclo de vida en el que se encuentre la planta (e.g. Körner 1998).

La capacidad de colonización en un gradiente de suelo dentro de la banda altitudinal actual del pino silvestre no pudo determinarse ya que, al morir todas las plántulas (salvo 2), el experimento no aportó datos aptos para el análisis, resultado que fue similar al de otros experimentos iniciados en ese año y que debe atribuirse a la sequía estival, más acusada en 1998 que en años anteriores (Fig. 1.4). Sí queda claro, no obstante, la posibilidad de emergencia de plántulas en los tres tipos de sustrato analizados. Además, diversas evidencias como el crecimiento similar de plántulas sembradas en suelo silíceo o calizo en condiciones de vivero (capítulo 3), o la existencia de reclutamiento de juveniles en repoblaciones de pino silvestre en áreas silíceas de Sierra Nevada y Filabres situadas en cotas similares, sugieren que las plántulas podrían potencialmente colonizar estas áreas al menos mientras se trate de la misma cota altitudinal, siempre y cuando lleguen semillas.

De este modo, la colonización de áreas adyacentes a los actuales núcleos de población, tanto en un gradiente altitudinal como de suelo, parece potencialmente posible, ya que las plántulas podrían establecerse y, además, los juveniles plantados en repoblaciones no parecen tener serias limitaciones incluso en localizaciones que ya son extremas para las plántulas (como es el caso de Prados del Aire). Sin embargo, esta colonización está tremendamente limitada por una cadena de factores, analizados en capítulos anteriores, que afectan al establecimiento de las plántulas. Así, 1) la capacidad de dispersión de las semillas es escasa, depositándose sólo una pequeña fracción a unas decenas de metros de las madres dispersantes; 2) la predación postdispersiva de semillas podría ser muy alta en estas áreas



colindantes, a juzgar por los datos mostrados en el capítulo 2 y; 3) finalmente, las semillas dispersadas deben pasar los filtros de la germinación, emergencia y, especialmente riguroso, el de la supervivencia de las plántulas, con valores inferiores al 5% al término del primer verano y con una alta probabilidad de morir en años sucesivos, filtros que en estas áreas adyacentes operan de modo similar a lo mostrado en los rodales actuales de pino silvestre. Esto sugiere que la limitada capacidad de dispersión de las semillas es la causa de que el reclutamiento de nuevos individuos ocurra sólo dentro de los hábitats parentales, donde hay un aporte de semillas continuo año tras año. Por el contrario, en áreas adyacentes a los actuales núcleos de distribución, la escasez inicial de semillas supone unos valores de reclutamiento de plántulas prácticamente nulos (ver Eriksson y Ehrlén 1992, Primack y Miao 1992, Salonen y Setälä 1992, Golley et al. 1994, Scherff et al. 1994, Fischer y Matthies 1998).

En conclusión, los resultados muestran que la colonización de nuevas áreas es improbable de forma natural bajo las condiciones climáticas actuales y, más aun, bajo las que se preveen en el futuro inmediato. Por tanto, el incremento de la superficie de los pinares autóctonos actuales pasa necesariamente por realizar labores de reforestación. Los mecanismos y técnicas que garanticen el éxito de tales labores con un mínimo impacto en el ecosistema constituyen el objetivo abordado en el capítulo 8.



## CAPITULO 7.- CRECIMIENTO DE JUVENILES

### 7.1.- INTRODUCCION

En los capítulos anteriores hemos analizado los principales factores que determinan la regeneración de los pinares en las fases de semilla y plántula. Las pérdidas secuenciales de potencial reproductivo a lo largo de estos estadíos han resultado ser enormes, con lo que sólo una pequeña fracción de individuos llegarán a constituirse como juveniles. Una vez alcanzado este estado, la mortalidad de las especies arbóreas disminuye sensiblemente (Harper 1977, Begon et al. 1996). Sin embargo, los juveniles están aún sometidos a multitud de factores que pueden limitar tanto su crecimiento como la supervivencia, tales como presencia de micorrizas, patógenos, nutrientes, temperatura, sequía, herbivoría, etc. (Harper 1977, Crawley 1983, 1997, Fitter y Hay 1987, Basra 1994, James et al. 1994, Woodward 1997, Lambers et al. 1998).

La disponibilidad de recursos en el suelo, incluida el agua, es uno de los factores más determinantes de la supervivencia y, especialmente, del desarrollo de los juveniles de especies vegetales (Fitter y Hay 1987, Basra 1994, Lambers et al. 1998). Ambos factores están además íntimamente relacionados, ya que una mayor disponibilidad hídrica se traduce generalmente en mayor producción vegetal y, por ende, mayor cantidad de nutrientes que se incorporan al suelo. De este modo, numerosos estudios ponen de manifiesto que el crecimiento de los juveniles es inferior cuando el suelo es menos fértil o cuando la disponibilidad hídrica es menor, tanto para el pino silvestre (Oberhuber et al. 1998) como para otras especies de árboles (Gutiérrez 1991, Tessier et al. 1994).

La herbivoría, tanto por vertebrados como por invertebrados, constituye otro de los factores que más afectan al desarrollo de los juveniles, lo que se puede constatar de nuevo en numerosos estudios tanto para el pino silvestre (Miller y Cummins 1982, Edenius et al. 1993, 1995, Danell et al. 1991a, b, 1994, Honkanen et al. 1994) como para otras especies arbóreas (Crawley 1983, 1997, Lehtonen y Heikkinen 1995, Hulme 1996, Humphrey y Swaine 1997, Duncan et al. 1998). El consumo por los herbívoros puede además cambiar la forma de los individuos atacados y retardar el crecimiento en altura (Danell et al. 1997 y referencias ahí citadas), ocasionando incluso su muerte cuando la presión de herbivoría es muy alta (Faber 1996, Izhaki and Ne'eman 1996, Welch y Scott 1998). El efecto de la herbivoría sobre el crecimiento es además particularmente negativo en áreas en las que, como las mediterráneas, los vegetales presentan un lento crecimiento (Egli 1998).

La montaña mediterránea se caracteriza por presentar baja disponibilidad de nutrientes y de agua (Mooney 1981, Archibold 1995), factores que son particularmente



determinantes del desarrollo de las comunidades vegetales en ambientes mediterráneos (Vilà y Sardans 1999). Además, la disponibilidad hídrica en particular presenta una marcada variación temporal dependiendo de la climatología anual (Capel-Molina 1981). Por otra parte, la herbivoría, especialmente la causada por ungulados domésticos y salvajes, es muy común en estos ambientes (e.g. Perevolotsky y Seligman 1998). Este conjunto de características es común en los pinares autóctonos de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza, donde los suelos son en general pobres (Gómez-Mercado y Valle 1988, Catalán-Bachiller 1991a) y la densidad de herbívoros ungulados elevada (Zamora et al. 1996). Por otra parte, estos pinares se distribuyen en una banda altitudinal muy amplia (hasta 500 m en el Barranco del Espinar), con lo que pueden establecerse diferencias en condiciones ambientales, como la temperatura, que afectan tanto a la supervivencia como al crecimiento de juveniles (Grace y Norton 1990, James et al. 1994).

En este capítulo se estudia la supervivencia y crecimiento de juveniles de pino silvestre en Sierra Nevada y Sierra de Baza, así como los factores que determinan ambos procesos. Para ello se marcaron juveniles en las distintas localidades de estudio y se muestrearon durante 4 años. Como individuos juveniles se consideran todos aquellos que sean prerreproductores y que tengan más de 5 años de edad. Los objetivos planteados fueron: 1) determinar el índice de mortalidad de los juveniles; 2) analizar el crecimiento de los juveniles considerando un gradiente de condiciones representadas por a) cota altitudinal y b) disponibilidad hídrica; y 3) determinar las principales fuentes de daño a los juveniles y analizar su efecto sobre el crecimiento.

## **7.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **7.2.1.- Supervivencia y densidad de juveniles**

La supervivencia de los juveniles se estudió en las localidades de Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría durante el período 1995-1998. Para ello se estableció en 1995 una parcela de 2 ha de superficie aproximadamente en el bosque y otra en el límite forestal en cada una de estas localidades. En cada una de las parcelas se marcaron todos los juveniles encontrados (619 en total), y se muestrearon a finales de verano y finales de invierno durante los años de estudio anotando su estado (vivo o muerto). Los individuos marcados se utilizaron igualmente para el estudio de los daños sufridos por los juveniles.

La densidad de juveniles se muestreó en las parcelas anteriores mediante el establecimiento de transectos de 50x20 m (n=15 por parcela), en los que se contó el número de juveniles que aparecían. En esta ocasión se consideraron como individuos a muestrear



aquellos que tuviesen una altura comprendida entre 50 y 250 cm, descartando por tanto juveniles de menor tamaño con objeto de facilitar su búsqueda.

### 7.2.2.- Crecimiento de juveniles en un gradiente de condiciones

El crecimiento de juveniles se comparó entre hábitats que diferían en condiciones ambientales. Para ello se consideraron las mismas parcelas en los que se analiza la supervivencia, esto es, las parcelas de bosque y límite forestal de las localidades de Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría (ver arriba). Adicionalmente, en el área del Trevenque se consideraron dos parcelas más. Por un lado, la zona inferior de distribución del bosque en el Barranco del Espinar, situada a 1550 m snm (límite inferior, en adelante). Por otra parte, una zona de poca pendiente, con suelo profundo y fresco debido a la proximidad de un manantial, y que, según observaciones *in situ*, puede considerarse como un punto donde el agua y los nutrientes están disponibles en mayor cantidad (suelo fértil, en adelante); esta zona se encontraba en la localidad de Loma de los Panaderos, a la misma cota altitudinal que la parcela de bosque. Para la localidad de Fonfría se consideró una tercera parcela, constituida por la ladera de solana que hay frente al bosque de la umbría (solana, en adelante; ver Tabla 7.1).

SIERRA NEVADA		SIERRA DE BAZA		
		Boleta	Fonfría	
Loma de los Panaderos	Barranco del Espinar		Ladera norte	Ladera sur
	Límite forestal (1900)	Límite forestal (2150)	Límite forestal (2150)	
Suelo fértil (1750)	Bosque (1750)	Bosque (2000)	Bosque (2000)	Solana (2000)
	Límite inferior (1550)			

**Tabla 7.1.-** Parcelas en los que se ha muestreado el crecimiento de los juveniles de pino silvestre, agrupados por localidades. Entre paréntesis se indica la altura (en m) a la que se encuentran las parcelas.

En cada una de estas parcelas se escogieron al azar juveniles de pino silvestre (entre 17 y 40) que no hubiesen sufrido pérdida de dominancia apical entre los años 1993 y 1997, y que tuviesen una altura comprendida entre 25 y 250 cm. En cada uno de ellos se midió el crecimiento del vástago principal durante estos años y la altura total alcanzada hasta 1997. El crecimiento de los juveniles se expresó de dos maneras. Por un lado, la longitud (en cm)



del internodo. Por otra parte, con objeto de obtener una estima que no estuviese afectada por el tamaño inicial del pino, se ha considerado el RGR (*relative growth rate*). El RGR se ha definido como la diferencia entre el ln de las alturas final ( $W_2$ ) e inicial ( $W_1$ ) dividido entre el tiempo transcurrido ( $t_2 - t_1$ , en años) (Leopold y Kriedemann 1975, Fitter y Hay 1987, Johnson et al. 1998):

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / (t_2 - t_1)$$

Esto permite relativizar el crecimiento y poder comparar así simultáneamente pinos que no tienen la misma altura de partida ni la misma edad.

### 7.2.3.- Daños sufridos y efecto de la herbivoría por ungulados

Los daños sufridos por los juveniles se determinaron durante el período 1995-97 en los 619 pinos marcados para el análisis de la supervivencia, localizados en las parcelas de bosque y límite forestal de las localidades de Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría (ver arriba, sección 7.2.1). Para cada uno de los juveniles marcados se anotaron las siguientes variables: 1) altura; 2) edad, estimada como número de internodos, método de datación que es eficiente para individuos de pino silvestre menores de 30 años (Edenius et al. 1995); 3) diámetro del tronco en la base; y 4) crecimiento de los internodos. Los pinos marcados se revisaron dos veces al año (al final del invierno y al final del verano) con objeto de identificar las fuentes de mortalidad y los daños sufridos. Como daños se identificaron: 1) herbivoría por ungulados; 2) herbivoría por la larva de *Retinia resiniella* (Tortricidae); y 3) helada de la yema terminal de los tallos. De todos ellos, la herbivoría por ungulado fue con mucho el daño más común (ver Resultados), por lo que se analizó en mayor detalle.

La herbivoría por ungulados se cuantificó durante 1995, 1996 y 1997 mediante tres estimas. En primer lugar se considera el "Riesgo de herbivoría", o porcentaje de plantas herbivorizadas desde el piso correspondiente a 1993 y, por tanto, en su parte apical, cualquiera que sea la magnitud del daño sufrido. En segundo lugar se considera la "Intensidad de daño", o proporción de brotes consumidos por los herbívoros respecto al total de brotes, considerándose de nuevo desde el internodo de crecimiento correspondiente a 1993 en adelante. Esto representa una estima acumulada de la intensidad de herbivoría, ya que incluye al número de tallos consumidos durante el período completo de seguimiento (1995-97). En tercer lugar se considera la "Pérdida de dominancia apical", estimada como el porcentaje de pérdidas del brote terminal desde el establecimiento del individuo. Esto se pudo determinar dadas las marcas que deja en el tallo principal la pérdida de dominancia, consistente en un



engrosamiento y ligera desviación en el punto de la pérdida. Debido a que los ungulados fueron los causantes de la mayor parte de la pérdida de brotes (ver abajo), consideramos a la proporción de pérdidas de dominancia apical (número de pérdidas dividido por la edad del juvenil) como un estimador de la presión de herbivoría sufrida por cada juvenil desde el momento de su establecimiento. Esto representa, no obstante, un valor subestimado de la presión de herbivoría, ya que un ungulado puede consumir brotes terminales aparte del vástago central y, por tanto, no dejar reflejo de su actuación. Como salvedad, las estimas de herbivoría se realizaron en la localidad de Fonfría sólo durante 1996 y 1997.

#### **7.2.4.- Muestreo de la abundancia de ungulados**

La abundancia de ungulados se estimó mensualmente durante 1995 y 1996 mediante la recogida de los excrementos acumulados en cada mes a lo largo de 6 transectos preestablecidos de 50x2 m. El peso seco de los excrementos se considera como un estimador indirecto de la abundancia (Sutherland 1996).

#### **7.2.5.- Análisis de datos**

##### *Análisis de la tasa de crecimiento*

La tasa de crecimiento relativo (RGR) se comparó para las parcelas escogidos en cada una de las localidades de estudio mediante Anova, considerando el período 1993-1997 completo; posteriormente, para este período se comparó el RGR entre localidades de estudio considerando sólo las parcelas de bosque y límite forestal, presentes en todas ellas. Además, con objeto de analizar la relación entre crecimiento y precipitación registrada en distintos años, el RGR calculado para cada uno de los años individuales se comparó para los pinos localizados en cada parcela, lo que permite determinar los años en los que se produjo mayor crecimiento.

##### *Análisis del efecto de la herbivoría por ungulados sobre el crecimiento*

Las distintas estimas de intensidad de herbivoría se compararon entre localidades (Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría) mediante las pruebas de  $\chi^2$  y Anovas. La variabilidad temporal en la herbivoría se analizó mediante un Anova de medidas repetidas. Este tipo de análisis requiere un diseño balanceado (von Ende 1993). Sin embargo, al considerar todos los años de estudio no se pudieron obtener combinaciones de bosque x año en todos los casos (sólo dos años de muestreo en Fonfría), estando por tanto el diseño desbalanceado; puesto que en la localidad de Fonfría hubo una intensidad de herbivoría muy baja (ver abajo), el rmAnova se realizó con los datos de los tres años de estudio y las localidades de Barranco del Espinar y Boleta.



Con objeto de analizar el efecto de la herbivoría sobre el desarrollo de los juveniles, se ha comparado la tasa de crecimiento entre juveniles herbivorizados y no herbivorizados. Esta tasa de crecimiento se ha ajustado a una ecuación exponencial, puesto que este tipo de ecuación es la que mejor describe el crecimiento de las plantas en las fases iniciales del desarrollo, cuando la energía se emplea aún exclusivamente en el crecimiento y no en la reproducción (Leopold y Kriedemann 1975, Peters 1983, Fitter y Hay 1987, Niklas 1994). La ecuación asume que el RGR es constante y depende exclusivamente de la biomasa inicial del individuo (Fitter y Hay 1987); por tanto, comprobamos previamente que el RGR empírico hallado para cada pino fue constante durante el período para el que se aplica la curva. Para ello, el RGR de cada individuo se regresionó frente a los valores de la altura. En todos los casos la pendiente de la recta resultante no difirió significativamente de cero (Barranco del Espinar,  $F=0.23$ ,  $gl=1$ , 239,  $p=0.64$ ; Boleta,  $F=0.27$ ,  $gl=1$ , 76,  $p=0.61$ ; Fonfría no se considera ya que al ser muy baja la herbivoría no se realiza comparación entre individuos herbivorizados y no herbivorizados), lo que confirma que el RGR permaneció constante.

Para los análisis hemos utilizado la siguiente curva de crecimiento (ver Peters 1983, Niklas 1994):

$$W=W_0 e^{kt}$$

donde  $W$  es la altura del individuo en cm,  $W_0$  es una constante que representa el valor de la altura cuando el tiempo  $t=0$ ,  $e$  es la base del logaritmo neperiano (2.71828),  $k$  es una constante que representa la tasa per cápita de crecimiento y  $t$  es el tiempo en años. Esta ecuación toma la forma de una recta cuando se representa en escala semilogarítmica, siendo el RGR la pendiente de la línea de regresión resultante (Leopold y Kriedemann 1975). Se ajustó una curva diferente para cada grupo de juveniles (Barranco del Espinar y Boleta; bosque y límite forestal considerados simultáneamente) y para cada grupo de pinos (con y sin herbivoría).

Para comprobar si la tasa de crecimiento difería entre pinos con y sin herbivoría se utilizaron Ancovas con interacciones, en los que como variables independientes se consideran la edad (covariable) y la herbivoría (categórica: si, no), y como variable dependiente el crecimiento ( $\ln$  de la altura adquirida durante los años de estudio). La existencia de interacción significativa supone que los árboles pertenecientes a diferentes grupos (herbivoría: si, no) presentan rectas de crecimiento con distinta pendiente (Dowdy y Wearden 1991), y por tanto distinta tasa de crecimiento.



### 7.3.- RESULTADOS

#### 7.3.1.- Supervivencia y densidad de juveniles

Los juveniles marcados tuvieron una edad comprendida entre 6 y 41 años. La mortalidad fue muy baja, muriendo tan sólo 3 juveniles durante todo el período de muestreo, dos de ellos debido a sequía estival. La densidad de juveniles fue mayor en Fonfría ( $137 \pm 15$  pinos/ha) que en el resto de localidades ( $72 \pm 13$  en Barranco del Espinar y  $29 \pm 3$  en Boleta; prueba de Kruskal-Wallis,  $H=32.89$ ,  $gl=2$ ,  $P<0.0001$ , parcelas de bosque y límite forestal consideradas simultáneamente). La distribución de frecuencias de la altura de los juveniles fue diferente entre Fonfría y Barranco del Espinar (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2=12.87$ ,  $p=0.003$ ) y entre Fonfría y Boleta (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2=13.15$ ,  $p=0.003$ ), mientras que en Barranco del Espinar y Boleta fue similar (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2=5.64$ ,  $p=0.12$ ). De este modo, en Fonfría hubo mayor proporción de juveniles de mayor tamaño (Fig. 7.1).

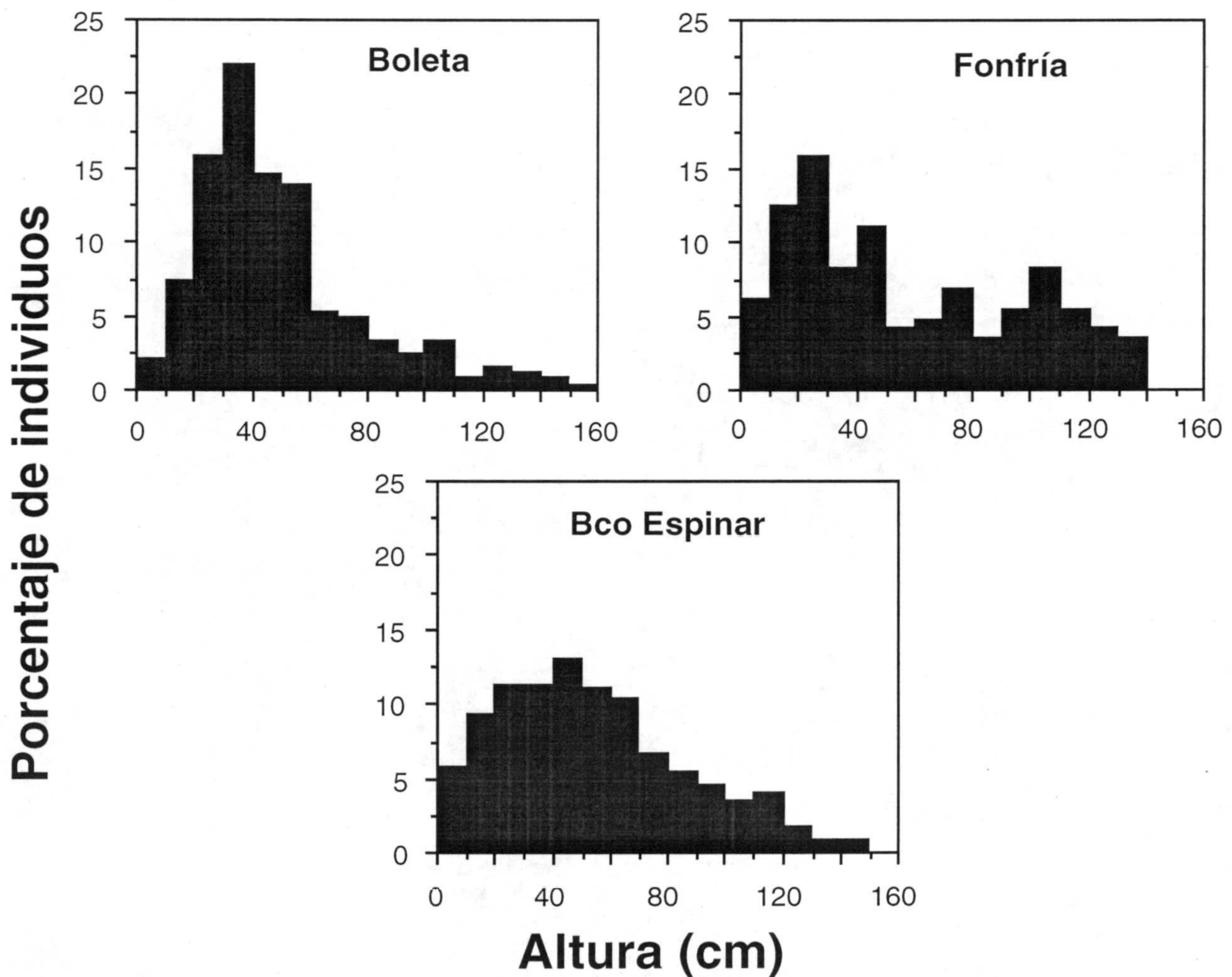


Figura 7.1.- Distribución de frecuencias de la altura de los juveniles marcados en las tres localidades de estudio (datos de bosque y límite forestal unidos).



### 7.3.2.- Crecimiento de juveniles en un gradiente de condiciones

La tasa de crecimiento relativo de los juveniles en Sierra Nevada fue diferente dependiendo de la parcela (Anova de 1 vía,  $F=29.24$ ,  $gl=3$ ,  $120$ ,  $p<0.0001$ ). Los mayores valores de RGR se registraron en la zona de suelo fértil, con crecimientos relativos que casi doblaron a los del resto de las parcelas (Tabla 7.2); sin embargo, no hubo diferencias significativas entre el resto de las parcelas, de modo que la cota altitudinal a la que se encontrasen los pinos no afectó al crecimiento (Tabla 7.2). En la localidad de Boleta tampoco hubo diferencias entre cotas altitudinales (Anova de 1 vía,  $F=0.18$ ,  $gl=1$ ,  $77$ ,  $p=0.68$ ). En la localidad de Fonfría hubo de nuevo diferencias entre parcelas (Anova de 1 vía,  $F=12.31$ ,  $gl=2$ ,  $117$ ,  $p<0.0001$ ), dándose los mayores valores de RGR en las parcelas de límite forestal y solana, y los menores en bosque (Tabla 7.2).

Considerando sólo los juveniles encontrados en las parcelas de bosque y límite forestal (hábitats presentes en las tres localidades), hubo diferencias significativas en el RGR entre localidades (Anova de 1 vía,  $F=3.26$ ,  $gl=2$ ,  $220$ ,  $p=0.04$ ), si bien éstas fueron de escasa magnitud (Barranco del Espinar,  $0.13\pm 0.01^a$ ; Boleta,  $0.11\pm 0.00^b$ ; Fonfría,  $0.12\pm 0.00^{ab}$ ; letras diferentes indican diferencias significativas según prueba de Bonferroni-Dunn a  $p<0.05$ ).

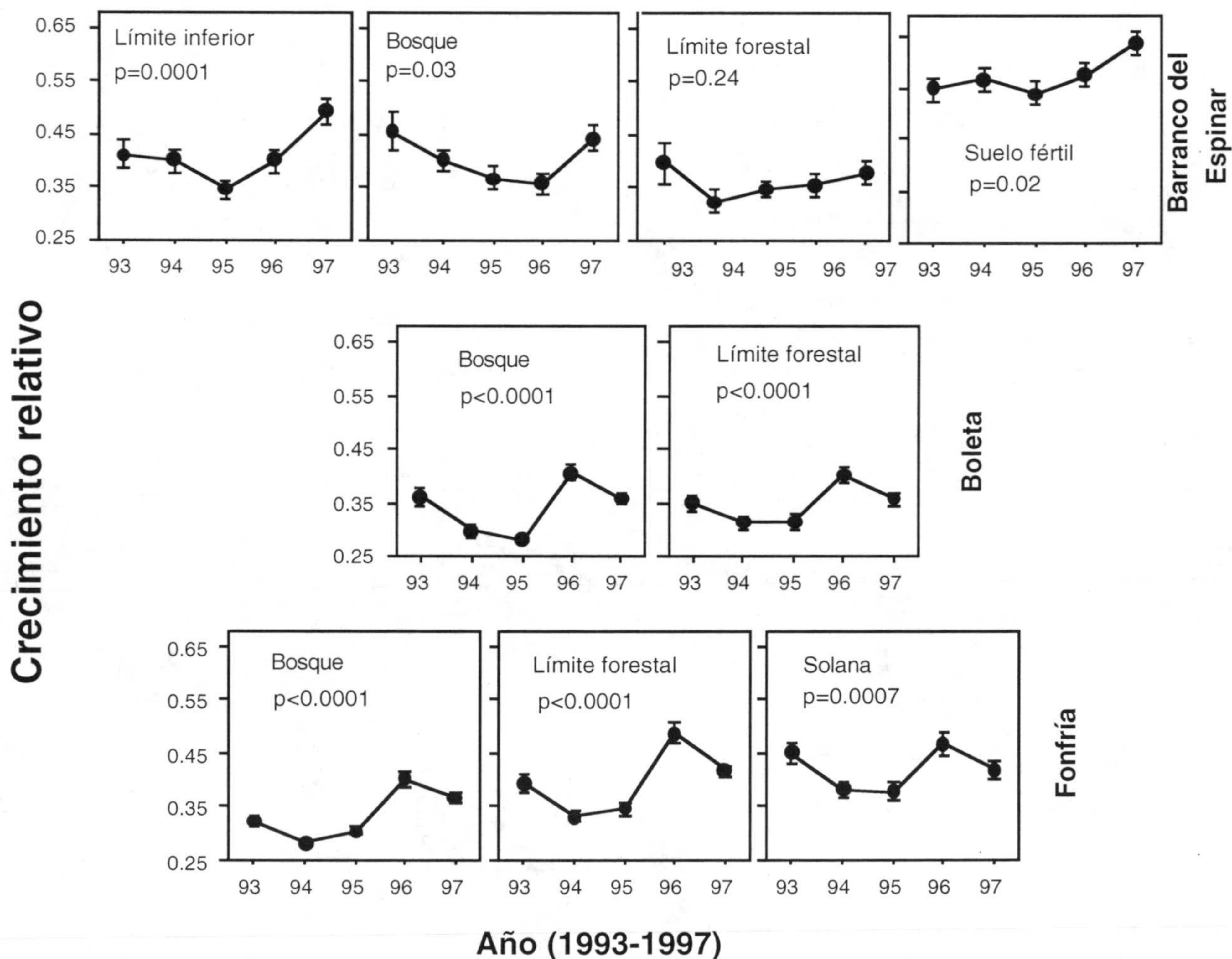
El RGR fue diferente entre años en todas las parcelas salvo el límite forestal en la localidad de Barranco del Espinar (Fig. 7.2). En los casos en los que hubo diferencias se aprecia como tendencia general que el RGR fue menor en los años 1994 y 1995, los de mayor sequía del período de muestreo (ver Fig. 1.4), mientras que fue generalmente mayor en los años más lluviosos (Anovas de 1 vía para cada parcela y localidad,  $F$  entre  $1.37$  y  $23.93$ ,  $gl$  entre  $4$ ,  $111$  y  $4$ ,  $195$ ; Fig. 7.2).

El crecimiento medio del internodo durante el período 1993-1997, expresado en cm, fue de  $16.6\pm 1.4$  en límite inferior,  $14.3\pm 1.2$  en bosque,  $8.6\pm 1.1$  en límite forestal y  $19.1\pm 0.8$  en suelo fértil para la localidad de Barranco del Espinar;  $8.4\pm 0.6$  en bosque y  $10.9\pm 0.8$  en límite forestal para la localidad de Boleta; y  $11.7\pm 0.6$  en bosque,  $12.0\pm 0.8$  en límite forestal y  $13.3\pm 0.9$  en solana para la localidad de Fonfría.



Localidad	Parcelas				
	Límite inferior	Bosque	Límite forestal	Suelo fértil	Solana
Barranco del Espinar	0.15±0.01a (n=20)	0.15±0.01a (n=24)	0.12±0.01a (n=40)	0.26±0.01b (n=40)	- -
Boleta	- -	0.11±0.01a (n=39)	0.11±0.01a (n=40)	- -	- -
Fonfría	- -	0.11±0.00a (n=40)	0.14±0.01b (n=40)	- -	0.16±0.01b (n=40)

**Tabla 7.2.-** Crecimientos relativos (RGR, en cm/año) estimados para el período 1993-97 en distintas parcelas y localidades. Letras diferentes indican diferencias significativas entre parcelas dentro de localidad según prueba de Bonferroni-Dunn ( $p < 0.05$ ).



**Figura 7.2.-** Crecimiento relativo (RGR, en cm/año) para cada año y parcela durante el período 1993-97 para las distintas localidades de estudio. Los valores de cada año se comparan dentro de parcela y localidad mediante Anovas (ver texto).



### 7.3.3.- Daños sufridos y efecto de la herbivoría por ungulados

#### *Daños a juveniles y presión de herbivoría*

La principal causa de daño fue la herbivoría por ungulados sobre los brotes, que representaron el 98% del total de daños; las heladas y las larvas de *Retinia resiniella* fueron la causa en el 2% restante de pérdidas. También se observaron otros daños causados por larvas de lepidópteros que se alimentan de las hojas, pero en ningún caso afectó de forma apreciable al crecimiento de los tallos. Ocasionalmente se observaron juveniles descortezados por jabalíes, tanto en el tallo como en las raíces, pudiendo acarrear la muerte del individuo. Sin embargo, la frecuencia de aparición fue baja, y nunca se registró en ninguno de los pinos marcados. Por tanto, la principal fuente de daño de los juveniles de pino silvestre fue el consumo de brotes por ungulados.

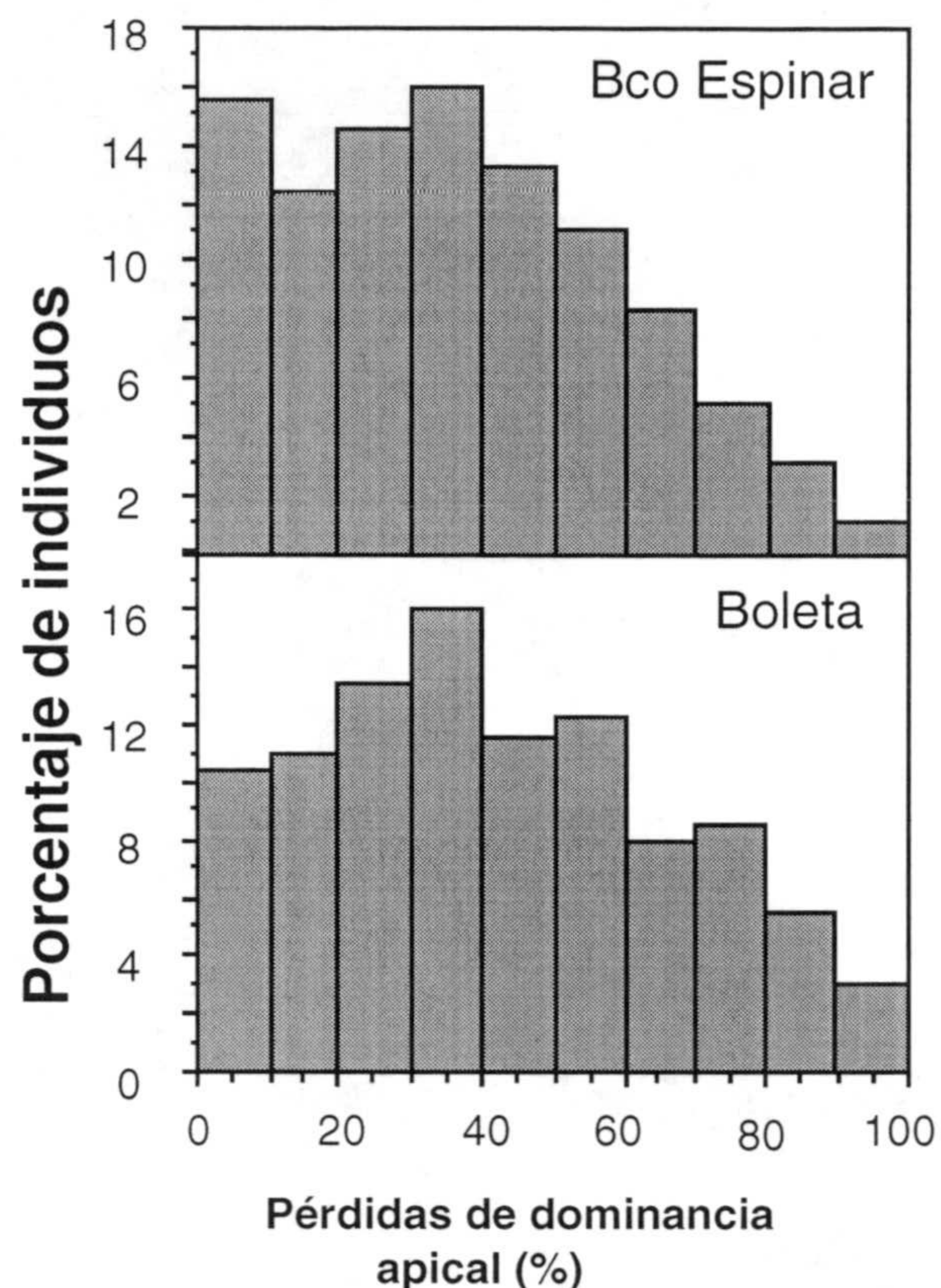
Los juveniles fueron herbivorizados sólo durante el verano. El 72% de los pinos marcados fueron herbivorizados por los ungulados al menos una vez durante los años de estudio. En conjunto, cuando se alimentaron sobre un árbol, los ungulados consumieron el  $28.4 \pm 1.4\%$  de sus brotes.

Los ungulados consumieron el brote central en el 33% de los juveniles, causando por tanto la pérdida de dominancia apical, lo que ocurrió en el  $37.1 \pm 1.3\%$  de los años de vida de los individuos. Más del 85% de los árboles perdieron la dominancia apical al menos una vez durante su vida, y el 16.5% de ellos la perdieron durante los tres años de estudio. (Fig. 7.3).

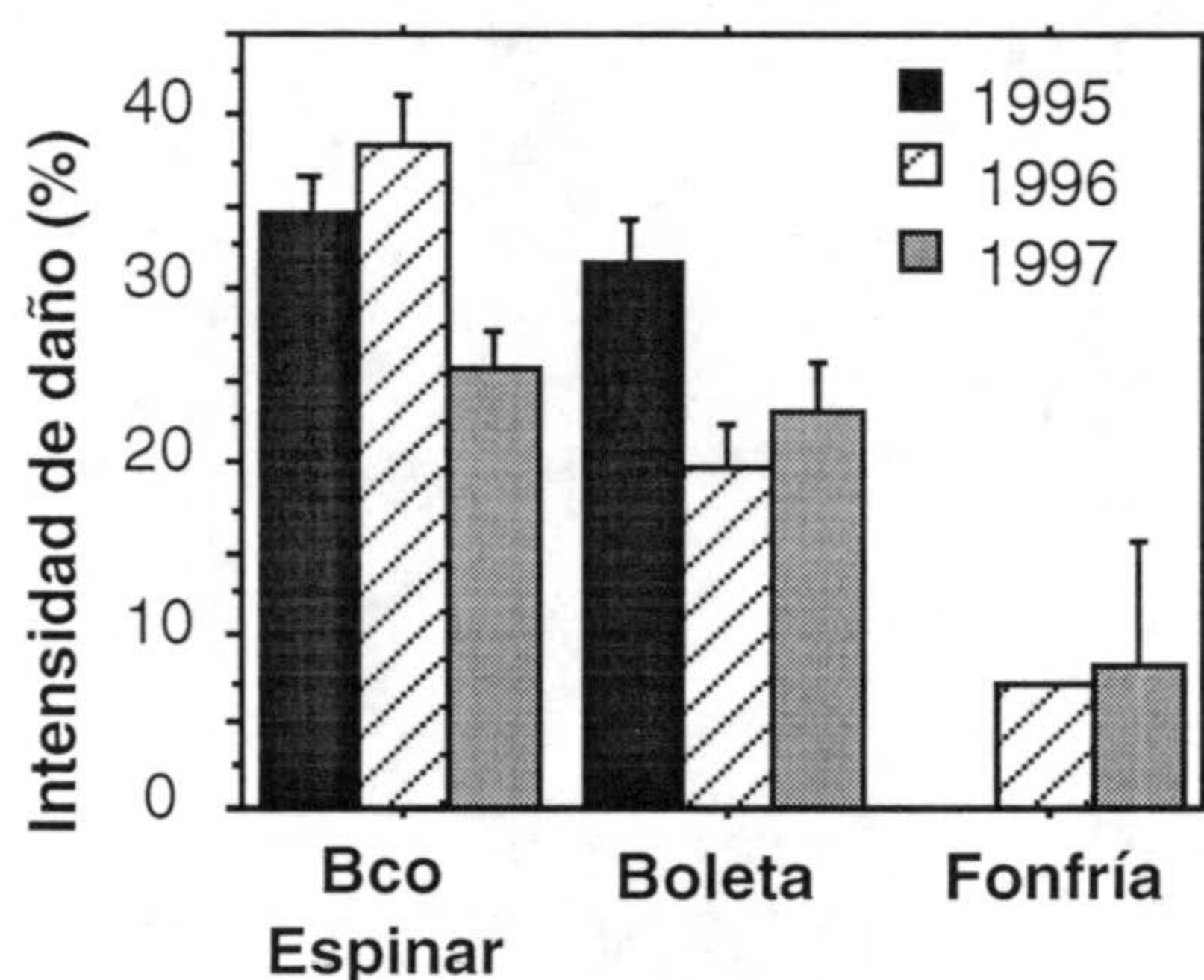
La presión de herbivoría fue variable entre localidades. De este modo, el Riesgo de herbivoría fue mayor en Barranco del Espinar (73% de los juveniles herbivorizados) y Boleta (85% de los juveniles herbivorizados) que en Fonfría (4.2%;  $\chi^2=7.5$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.0001$ ). La Intensidad de daño durante el período de estudio también varió entre localidades (Anova de 1 vía,  $F=8.22$ ,  $gl=1$ , 451,  $p=0.004$ ; Fonfría se excluyó del análisis dado el bajo número de juveniles herbivorizados), siendo mayor en Barranco del Espinar ( $20.9 \pm 1.1\%$  de brotes consumidos) que en Boleta ( $15.0 \pm 1.1\%$ ) y Fonfría (menos del 5%, ver Fig. 7.3). La Pérdida de dominancia apical también varió entre localidades (Anova de 1 vía,  $F=6.76$ ,  $gl=1$ , 552,  $p=0.0001$ ; Fonfría excluido del análisis), siendo mayor en Boleta ( $40.9 \pm 2.0\%$  de pérdidas de dominancia apical por árbol) que en Barranco del Espinar ( $34.8 \pm 1.4\%$ ).

La presión de herbivoría también varió temporalmente. Así, el 51% de los juveniles del Barranco del Espinar y el 86% de los de Boleta fueron herbivorizados durante 1995 (Riesgo de herbivoría), mientras que sólo el 31% y el 22% fueron herbivorizados durante 1996 y el 43% y 27% durante 1997, respectivamente ( $p < 0.0001$ ,  $\chi^2$ ). Del mismo





**Figura 7.3.-** Distribución de frecuencias de pérdidas de dominancia apical en los juveniles de pino silvestre en las localidades de Barranco del Espinar y Boleta.



**Figura 7.4.-** Variación espacio-temporal en la Intensidad de daño (estimada como porcentaje de brotes consumidos por ungulados) sufrido por los juveniles de pino silvestre durante el período de estudio. Fonfría sólo se estudió durante 1996 y 1997.

	gl	SC	F	P
Localidad	1	716.7	1.05	0.307
Error (entre)	322	330549.7		
Año	2	20779.7	27.43	0.0001
Año * Localidad	2	11595.3	15.31	0.0001
Error (dentro)	644	243887.2		

**Tabla 7.3.-** Resumen del Anova de medidas repetidas para la Intensidad de daño en juveniles de pino silvestre. Sólo se incluyen en el modelo las localidades de Barranco del Espinar y Boleta.

modo, la Intensidad de daño fue diferente entre años, siendo mayor en 1995 que en 1996 y, sobre todo, que en 1997 (Tabla 7.3). Sin embargo, la interacción localidad x año fue



significativa (Tabla 7.3), ya que la Intensidad de daño disminuyó desde 1995 a 1997 en Boleta, mientras que en Barranco del Espinar fue mayor en 1996 (Fig. 7.4).

#### *Relación entre tamaño del juvenil y presión de herbivoría*

El Riesgo de herbivoría se relacionó con la altura de los juveniles ( $\chi^2=54.81$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.0001$ , regresión logística), de modo que ningún juvenil mayor de 1.5 m fue herbivorizado en su parte apical. Sin embargo, para los juveniles que estaban bajo este límite de altura, la herbivoría fue mayor en los más altos tanto en Barranco del Espinar ( $\chi^2=12.72$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.0004$ , regresión logística) como en Boleta ( $\chi^2=10.45$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.0012$ , regresión logística). Del mismo modo, la Intensidad de daño fue mayor en los juveniles más altos en ambas localidades (Barranco del Espinar,  $\beta=0.15\pm 0.01$ ,  $t=2.66$ ,  $p=0.008$ ; Boleta,  $\beta=0.24\pm 0.00$ ,  $t=3.12$ ,  $p=0.002$ ), así como en los de mayor edad (Barranco del Espinar,  $\beta=0.26\pm 0.01$ ,  $t=4.51$ ,  $p=0.0001$ ; Boleta,  $\beta=0.26\pm 0.01$ ,  $t=3.45$ ,  $p=0.0007$ ). Finalmente, la Pérdida de dominancia apical también estuvo relacionada con la altura; así, los más altos tuvieron un mayor número de pérdidas acumuladas (Barranco del Espinar,  $\beta=0.33\pm 0.00$ ,  $t=5.87$ ,  $p=0.0001$ ; Boleta,  $\beta=0.26\pm 0.01$ ,  $t=3.41$ ,  $p=0.0008$ , regresiones lineales).

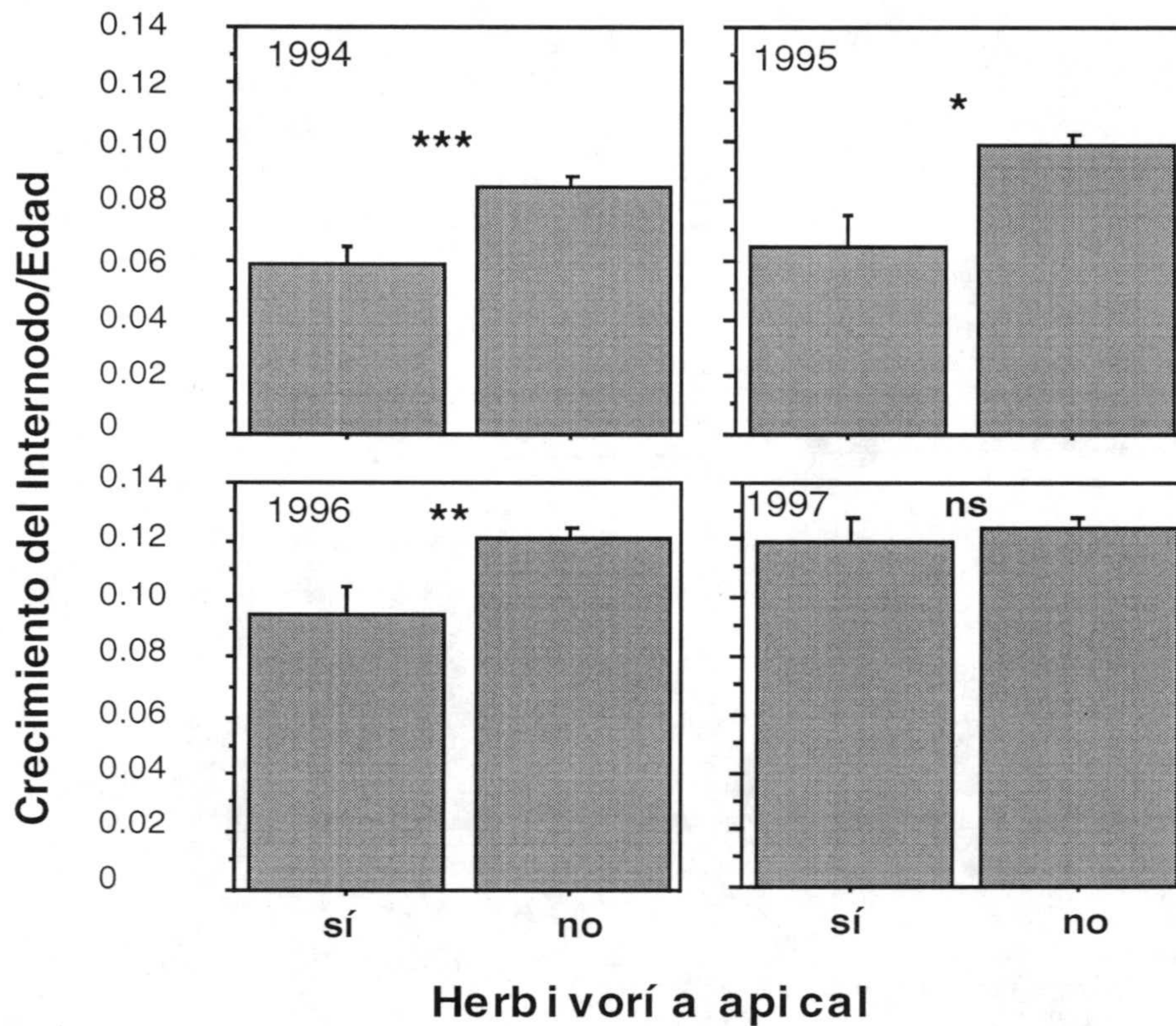
#### *Efecto de la herbivoría en el crecimiento de los juveniles*

El crecimiento de los internodos en el período 1995-97 fue significativamente mayor para pinos no herbivorizados que para aquellos consumidos al menos durante alguno de los años de estudio, tanto en Boleta ( $6.5\pm 0.7$  frente a  $4.4\pm 0.5$  cm/año,  $\chi^2=7.13$ ,  $p=0.05$ ) como en Barranco del Espinar ( $6.6\pm 0.8$  frente a  $5.6\pm 0.4$  cm/año,  $\chi^2=7.49$ ,  $p=0.05$ ). Además, el crecimiento de los internodos se relacionó negativamente con la Intensidad de daño tanto en Barranco del Espinar ( $\beta=-0.11\pm 0.07$ ,  $t=1.57$ ,  $p=0.03$ ) como en Boleta ( $\beta=-0.15\pm 0.09$ ,  $t=1.67$ ,  $p=0.04$ , regresiones lineales), de modo que los pinos que sufrieron mayor tasa de herbivoría produjeron internodos más cortos. Por otra parte, la herbivoría tuvo efecto en los años sucesivos, de modo que el crecimiento del brote terminal fue menor si el juvenil fue herbivorizado el año previo (Fig. 7.5).

El ajuste de la curva de crecimiento exponencial muestra que el crecimiento de los juveniles no herbivorizados fue más rápido que el de los herbivorizados (Fig. 7.6). De hecho, el RGR calculado por las ecuaciones de regresión fue mayor para los juveniles no herbivorizados (0.126 y 0.122, Barranco del Espinar y Boleta respectivamente) que para los juveniles no herbivorizados (0.084 y 0.059, respectivamente). Las pendientes de las rectas fueron significativamente diferentes (interacción significativa en Ancova, Tabla 7.4),



indicando por tanto que el RGR fue distinto para los dos grupos de pinos (herbivorizado frente a no herbivorizado). De este modo, las ecuaciones de crecimiento predicen que los juveniles no herbivorizados necesitan 21 años en Barranco del Espinar y 22 en Boleta para alcanzar una altura de 150 cm, mientras que los herbivorizados requieren 25 y 35 años respectivamente.

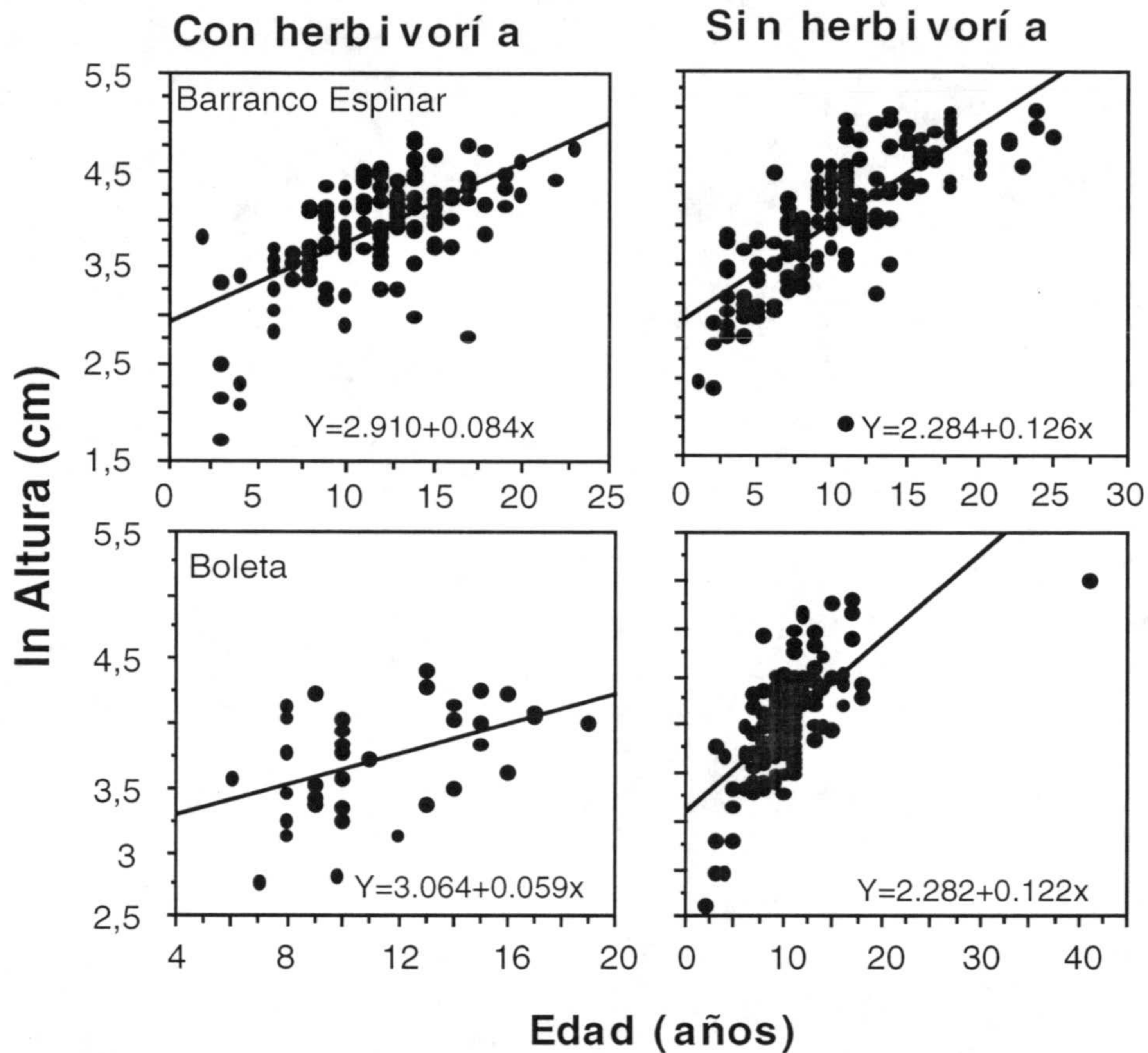


**Figura 7.5.-** Crecimiento del eje principal (brote con dominancia apical) para juveniles que sufrieron herbivoría el año previo (sí) frente a los que no sufrieron herbivoría el año previo (no). \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$  según Anova de 1 vía.

	gl	SC	F	P
<u>Bco. Espinar*</u>				
Herbivoría	2	0.750	8.313	0.0003
Edad	1	0.168	3.723	0.054
Herb x Edad	2	0.521	5.775	0.003
Error	299	13.496		
<u>Boleta†</u>				
Herbivoría	2	9.629	59.424	0.0001
Edad	1	1.357	8.377	0.004
Herb x Edad	2	1.197	7.386	0.007
Error	157	25.440		

**Tabla 7.4.-** Resumen del Anova para crecimiento de pinos herbivorizados y no herbivorizados, considerando la herbivoría como factor y la edad del individuo como covariable. Las interacciones significativas indican diferencias significativas en las pendientes de las rectas (ver Fig. 7.6). (\*) Modelo completo en Barranco del Espinar:  $F=82.96$ ,  $p=0.0001$ ,  $R^2=0.57$ ; (†) Modelo completo en Boleta:  $F=43.20$ ,  $P=0.0001$ ,  $R^2=0.44$ .





**Figura 7.6.-** Diferencias en la tasa de crecimiento de los juveniles herbivorizados y no herbivorizados en las localidades de Barranco del Espinar y Boleta. Las ecuaciones obtenidas empíricamente para Barranco del Espinar son las siguientes: para juveniles herbivorizados,  $Altura=18.3e^{0.084Edad}$  ( $R^2=0.39$ ,  $P<0.0001$ ); para juveniles no herbivorizados,  $Altura=9.8e^{0.126Edad}$  ( $R^2=0.61$ ,  $P<0.0001$ ). Las ecuaciones obtenidas para Boleta son las siguientes: para juveniles herbivorizados,  $Altura=21.4e^{0.059Edad}$  ( $R^2=0.21$ ,  $P<0.0001$ ); para juveniles no herbivorizados  $Altura=9.8e^{0.122Edad}$  ( $R^2=0.47$ ,  $P<0.0001$ ).

#### 7.3.4.-Abundancia de herbívoros

El período de actividad de los ungulados estuvo comprendido entre principios de verano (Junio) y finales del otoño (Septiembre-Noviembre). La abundancia de ungulados varió entre localidades (Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría; prueba de Kruskal-Wallis,  $H=22.72$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.001$ ), pero no entre años (pruebas de Mann-Whitney para todas las comparaciones,  $p>0.11$ ). De este modo, los ungulados fueron más abundantes en Boleta ( $0.55\pm 0.08$  g de excrementos secos/m<sup>2</sup>,  $n=132$  censos) que en Barranco del Espinar ( $0.30\pm 0.03$ ,  $n=132$ ) y, sobre todo, que en Fonfría ( $0.11\pm 0.03$ ,  $n=60$ ). Los ungulados observados en cada localidad fueron cabra doméstica (*Capra hircus*) y cabra montés (*Capra pyrenaica*) en Barranco del Espinar, y oveja (*Ovis aries*) en Boleta y Fonfría.



## 7.4.- DISCUSION

### *Supervivencia y crecimiento*

Los resultados muestran que los juveniles de pino silvestre raramente mueren en las áreas de estudio, pues sólo 3 de 619 pinos marcados murieron en un período de 4 años. No obstante, la tasa de crecimiento de los juveniles fue muy baja (en torno a 10-12 cm/año en caso de no sufrir daños) contrastando claramente con los valores registrados para juveniles de pino silvestre en bosques septentrionales (en torno a 25 cm/año, ver Danell et al. 1991a, Väisänen et al. 1992, Edenius et al. 1995), donde el pino silvestre puede tener altas tasas de crecimiento durante el verano aprovechando la disponibilidad de agua y días muy largos.

La tasa de crecimiento relativo (RGR) fue considerablemente superior en juveniles localizados en un suelo fértil y con mayores niveles de humedad (Tabla 7.2), y el crecimiento fue además generalmente mayor durante los años lluviosos (Fig. 7.2). Esto sugiere que el crecimiento de los juveniles en estas montañas mediterráneas está muy condicionado por la disponibilidad de agua, ya que incluso en lugares que reciben un aporte adicional de agua durante el verano el crecimiento fue mayor en años lluviosos (ver Gutiérrez 1991, Tessier et al. 1994, para otras especies en ambientes mediterráneos; ver también capítulo 5, efecto del riego en el crecimiento de las plántulas). La limitación para el crecimiento es particularmente relevante durante el verano por ser éste un período en el que se produce un marcado desacoplamiento entre condiciones apropiadas de temperatura y condiciones desfavorables en cuanto a disponibilidad hídrica. De este modo, los juveniles necesitan un tiempo muy prolongado para alcanzar una altura umbral de 150 cm en la que sean menos probables las pérdidas de dominancia apical (al menos 21 años si no sufren daños), de modo que la posibilidad de sufrir algún tipo de daño durante la fase de juvenil es mucho mayor que en los bosques del centro y norte de Europa, donde las tasas de crecimiento son mayores (e.g. Danell et al. 1991a).

Las tasas de crecimiento relativo fueron, en general, similares entre parcelas situadas a distintas cotas, esto es, parcelas de bosque, límite forestal, y límite inferior. La única diferencia existente se registró en la localidad de Fonfría y, en tal caso, el RGR fue mayor en el límite forestal que en bosque. Puesto que el crecimiento de los juveniles se reduce al alcanzar los límites de distribución altitudinales y latitudinales (e.g. Grace y Norton 1990, James et al. 1994), los resultados sugieren una vez más --junto a los obtenidos en los capítulo 5 y 6 para establecimiento de plántulas en distintas cotas altitudinales--, que el límite altitudinal actual del pino silvestre en Sierra Nevada y Sierra de Baza podría localizarse en cotas superiores a las actuales. En el caso de la localidad de Fonfría, la menor tasa de crecimiento relativo en la parcela de bosque respecto a la de límite



forestal puede estar condicionada por la disminución de la radiación incidente debida tanto a lo encajonado del valle (que reduciría la radiación en cotas inferiores) como, sobre todo, a la mayor densidad de adultos. Por otra parte, la tasa de crecimiento relativo fue igualmente menor en la parcela de bosque que en la de solana, situada a la misma cota, lo que puede deberse de nuevo a la menor radiación incidente o a la menor temperatura que debe registrarse en la ladera norte respecto a la de solana durante los meses de verano (e.g. Kullman 1996, Despland y Houle 1997).

#### *Daños producidos por los ungulados a los juveniles*

La principal causa de daños en los juveniles fue la herbivoría por ungulados, mientras que la herbivoría causada por otros agentes, o los daños provocados por helada, fueron mínimos (menos del 2%). La herbivoría por ungulados fue muy frecuente, de modo que más del 75% de los pinos sufrieron daños en los brotes desarrollados entre 1995 y 1997 al menos durante alguno de los años. Además, la mayoría de los juveniles sufrieron la pérdida de dominancia apical en algún año de su vida (Fig. 7.3), lo que tiene repercusiones particularmente negativas para el desarrollo del individuo en relación a la herbivoría sufrida en otras partes de la planta (Crawley 1983, Honkanen et al. 1994).

El impacto de los ungulados varió entre localidades, pudiendo atribuirse tanto a la abundancia como a las especies de ungulados presentes. Así, la herbivoría fue consistentemente más baja en Fonfría (Fig 7.4), lo que puede deberse a las menores densidades de herbívoros y al hecho de que en este caso se trataba exclusivamente de ovejas, que se alimentan principalmente de hierbas antes que de leñosas arbustivas o arbóreas (García-González y Cuartas 1989, 1992a, 1992b; Fandós 1991, Cuartas y García-González 1992, Bartolomé et al. 1998). La mayor intensidad de herbivoría en Boleta respecto a Fonfría, donde el ungulado presente es igualmente oveja, se explica por la mayor densidad y presencia reiterada de ganado en esta localidad. Finalmente, en Barranco del Espinar la intensidad de herbivoría fue mayor que en Boleta a pesar de tener menor densidad de herbívoros, probablemente debido a que en este caso los principales ungulados presentes eran cabras domésticas y monteses, especies muy ramoneadoras y que prefieren la vegetación leñosa (García-González y Cuartas 1989, 1992a, 1992b, Fandós 1991, Cuartas y García-González 1992, Bartolomé et al. 1998).

El Riesgo de herbivoría y la Intensidad de daño variaron anualmente, a pesar de que la abundancia de herbívoros fue similar en 1995 y 1996. Así, la presión de herbivoría fue mucho mayor en 1995, un año muy seco (ver Fig. 1.4), que en 1996 y 1997, años que fueron más lluviosos (Fig. 7.4). Esto podría deberse a la mayor producción de biomasa



durante los años más lluviosos para todas las plantas de la comunidad y, en particular, de las herbáceas, con lo que los ungulados dispondrían de un mayor rango de alimentos de los que nutrirse, disminuyendo por tanto la presión de herbivoría sobre los pinos (e.g. Rojo y Montero 1996). De este modo, una misma carga ganadera puede ejercer distinto efecto sobre el desarrollo de los juveniles dependiendo de las condiciones climáticas del año.

*Presión de herbivoría y desarrollo de los juveniles: consecuencias para la regeneración*

Los ungulados tuvieron un importante impacto en el desarrollo de los juveniles de pino silvestre, ya que la tasa de crecimiento fue considerablemente menor en los individuos herbivorizados (ver también Väisänen et al. 1992). Esto se traduce en un aumento del tiempo necesario para alcanzar una altura umbral (150 cm aproximadamente) a partir de la cual el juvenil puede escapar de la posible pérdida de dominancia apical e iniciar la fase reproductora.

La magnitud del efecto negativo ejercido por los herbívoros ungulados está basada en varias características de nuestro sistema de estudio. En primer lugar, dentro del intervalo de altura en el que los juveniles aún no han escapado a la herbivoría en su parte terminal (<150 cm), los ungulados atacaron preferentemente a los más grandes (ver también Crawley 1997), presumiblemente porque los más pequeños están escondidos entre los arbustos o representan menos cantidad de alimento para el herbívoro. En consecuencia, los juveniles más intensamente herbivorizados son precisamente los que tienen mayor potencial de crecimiento, lo que incrementa el efecto negativo de la herbivoría de cara a la regeneración. En segundo lugar, los ungulados consumieron frecuentemente el brote apical del vástago central, ocasionando la pérdida de dominancia apical. Esto retarda considerablemente el crecimiento de la planta y origina la formación de individuos achaparrados, de poca estatura y con patrones de crecimiento anómalos (Miller y Cummins 1982, Crawley 1983, Cuartas y García-González 1992), lo que a su vez incrementa el tiempo necesario para superar el umbral de altura apropiado para escapar a la herbivoría. En tercer lugar, la tasa de crecimiento del pino silvestre en estas montañas mediterráneas es muy baja, lo que agudiza el efecto negativo de la herbivoría dada la escasa capacidad de compensar las pérdidas de biomasa en ambientes pobres (e.g. Danell et al. 1991a, 1997, Edenius 1993, Edenius et al. 1995, Honkanen et al. 1994). Por último, los daños por herbivoría ocurren durante el verano, presentando así consecuencias más negativas en relación a la herbivoría sufrida durante el invierno ya que no sólo supone una pérdida de biomasa durante el año en curso, sino también para el año siguiente debido a una disminución del crecimiento del internodo (ver también Danell et al. 1994, Honkanen et al. 1994).



El impacto de los ungulados en el desarrollo de los juveniles de pino silvestre se acentúa por el hecho de que la mayor parte de los individuos fueron herbivorizados repetidamente (ver Danell et al. 1994, Edenius et al. 1993, Duncan et al. 1998 para resultados similares). Así, los juveniles fueron herbivorizados, en promedio, durante el 30% de sus años de vida. Del mismo modo, muchos de los juveniles perdieron el brote terminal el 75% de los años de vida y, consecuentemente, la dominancia apical. Esta herbivoría reiterada está al mismo tiempo relacionada con la baja tasa de crecimiento del pino silvestre en estas montañas, que incrementa el tiempo de riesgo de ataque. De este modo, herbivoría y baja tasa de crecimiento actúan sinérgicamente retardando la entrada de los pinos en fase reproductora.

Los ungulados pueden representar así un elemento responsable de las diferencias estructurales encontradas entre las localidades de estudio. De este modo, en Fonfría --donde se registró la menor presión de herbivoría-- se encuentra la mayor densidad de juveniles (ver también capítulo 9) y, al mismo tiempo, estos juveniles son los de mayor tamaño, superando muchos de ellos la altura umbral de 150 cm (Figura 7.1), con lo que entrarán en breve en fase reproductora. Por el contrario, en Barranco del Espinar y Boleta, donde la presión de herbivoría es superior, tanto la densidad como el número de juveniles de gran tamaño es considerablemente inferior (Fig. 7.1).

En conclusión, la mortalidad de los juveniles de pino silvestre es muy baja en los bosques de Sierra Nevada y Sierra de Baza. No obstante, la tasa de crecimiento es también muy baja debido a las condiciones ambientales, muy marcadas por la sequía estival, lo que supone que los juveniles estarán un tiempo muy prolongado bajo el riesgo de ser dañados por los ungulados. El consumo por ungulados supone además un retardo en el crecimiento y, como consecuencia, un retraso en la entrada de nuevos individuos en fase reproductora.



## **CAPITULO 8.- REGENERACION DE LOS PINARES MEDIANTE REPOBLACION FORESTAL: APLICACION PRACTICA DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS**

### **8.1.- INTRODUCCION**

En el capítulo 5 vimos que la mortalidad de las plántulas de pino silvestre es muy alta durante los meses del verano, siendo la principal causa la sequía. No obstante, hubo marcadas diferencias entre microhábitats, de modo que la supervivencia fue mucho mayor al amparo de matorrales en relación a áreas de suelo desprovisto de vegetación, donde la mayoría de las plántulas morían. Los matorrales actuaron así de plantas nodriza, mejorando el microambiente para el establecimiento de las plántulas, y los resultados indicaban que tal mejora estaba en relación directa con la reducción de las altas radiaciones y temperaturas y con el incremento de la humedad del sustrato encontrados bajo el dosel de los matorrales. Esto plantea la posibilidad de utilizar a los matorrales como microhábitats de siembra en las repoblaciones forestales con pino silvestre, cuestión que se aborda en el presente capítulo.

Las repoblaciones forestales se han realizado en la cuenca mediterránea con distintos fines a lo largo de la historia, tales como obtención de materia prima para la construcción, como fuente de combustible, para alimento del hombre o del ganado, etc. (Bauer 1980, García et al. 1989, Pemán y Navarro 1998). En España tuvieron un notorio incremento durante el siglo XVIII con objeto de proporcionar madera para la construcción naval (Bauer 1980, Aranda 1990). No obstante, las repoblaciones se comenzaron a realizar de forma particularmente intensa a partir de la década de 1940, período en el que se plantaron fundamentalmente tanto pinos autóctonos como alóctonos con los fines principales de proteger el suelo y, especialmente, para la producción de madera y resinas (Groome 1989, Sigüero 1999, Mulero 1999). Actualmente, sin embargo, los criterios meramente economicistas se han complementado en gran medida con valores ambientales como la lucha contra la erosión, mantenimiento de la biodiversidad, regulación del ciclo hidrológico, esparcimiento y ocio, o la obtención de recursos alternativos (Plan Forestal Andaluz 1989, BOJA 1998), lo que por otra parte también tiene una repercusión económica (empleo rural, comercialización de productos derivados, demanda de espacios naturales). Muchas de las repoblaciones forestales actuales están por tanto orientadas a la mejora del medio ambiente y de la calidad de vida de los ciudadanos, y conllevan la creación de considerables beneficios tanto directos como indirectos (Plan Forestal Andaluz 1989, Azqueta 1999)

A pesar de este marcado interés social, ecológico y económico, las repoblaciones forestales que se realizan en nuestro país sufren cuantiosas pérdidas (marras) debidas fundamentalmente a la sequía estival --que puede originar la muerte masiva de plántulas o



plantones--, y a los daños provocados por los herbívoros tanto a las semillas (roedores y jabalíes) como a los plantones (ungulados silvestres y domésticos; Mesón y Montoya 1993, García-Salmerón 1995, Pemán y Navarro 1998, Siguero 1999). Para combatir estos problemas se han empleado diversas técnicas con objeto de incrementar la disponibilidad de agua para el plantón e impedir el consumo por los herbívoros, tales como la construcción de banquetas, utilización de geles en la zona radicular, uso de plantas con cepellón, uso de protectores individuales, uso de repelentes, etc (García-Salmerón 1995, Martínez de Azagra 1996, Siguero 1999). No obstante, la utilización de cualquiera de estas técnicas incrementa considerablemente el coste de la repoblación, lo que limita su empleo. Además, en ocasiones ocurre que técnicas que son apropiadas para promover el establecimiento de plantones en climas templados no resultan adecuadas en ambientes mediterráneos. Así por ejemplo, el uso de protectores individuales (generalmente de plástico) ha resultado ventajoso en Europa central (Potter 1991, Savill et al. 1997). Sin embargo, los escasos análisis realizados en España muestran que, al contrario de lo deseado, pueden incrementar la mortalidad de los plantones (Peñuelas et al. 1997), posiblemente debido a las altas temperaturas que se alcanzan dentro de estas estructuras.

Sea cual sea la metodología empleada, las técnicas de repoblación vigentes consideran a la vegetación arbustiva mediterránea como un competidor con la planta sembrada, por lo que antes de la siembra se procede a su eliminación mediante quemas, cortas, uso de herbicidas, etc. y, en el caso de que la eliminación del matorral se evite con objeto de disminuir riesgos de erosión, los plantones se siembran lo suficientemente retirados de los matorrales como para evitar su influencia (Mesón y Montoya 1993, García-Salmerón 1995, Pemán y Navarro 1998, Siguero 1999). Sin embargo, cada vez se acumula mayor número de evidencias que sugieren que las interacciones entre especies vegetales pueden variar de negativas (competencia e interferencia) a positivas (facilitación y mutualismo), dependiendo de las condiciones ambientales (Bertness y Callaway 1994, Callaway 1995, Holmgren et al. 1997, Brooker y Callaghan 1998, Callaway y Pugnaire 1999). Así, en ambientes templados, la proximidad espacial determina normalmente balances netos negativos en el resultado de la interacción de dos especies debido a la competencia por los recursos (luz, nutrientes). Por el contrario, en ambientes donde la disponibilidad hídrica es más limitada, como los mediterráneos y semiáridos, la combinación de temperaturas máximas elevadas con precipitaciones reducidas durante el verano provoca una situación de estrés en las plantas, convirtiéndose la disponibilidad de agua en uno de los factores más limitantes para el crecimiento de la vegetación (e.g. Vilà y Sardans 1999). En tales circunstancias, los cambios en el microambiente proporcionados por una planta nodriza pueden favorecer la



supervivencia de las especies creciendo bajo su dosel, tal y como se puso de manifiesto en el capítulo 5 para las plántulas de pino silvestre, cuya supervivencia fue mayor al amparo de los matorrales en relación a zonas desprovistas de vegetación.

El efecto facilitador que las plantas nodriza pueden proporcionar en los ambientes mediterráneos está basado en varios mecanismos interrelacionados. Así, pueden proteger a las plántulas y plantones recién repoblados frente a altas radiaciones y temperaturas estivales o ante las heladas invernales, proporcionar mayor humedad, mayor concentración de nutrientes, o protección contra los herbívoros (ver referencias en capítulo 5). De este modo, la utilización de matorrales como plantas nodriza podría plantearse como una alternativa que incrementase la supervivencia de los plántulas y plantones sembrados en las repoblaciones forestales.

En este capítulo analizamos la posibilidad de usar los matorrales como plantas nodriza para las repoblaciones forestales con pino silvestre. Dados los resultados obtenidos en capítulos precedentes, planteamos la hipótesis de que los matorrales proporcionarán un microclima adecuado para el establecimiento de plántulas y plantones, incrementando su supervivencia. Los objetivos concretos abordados son: 1) determinar las variables ambientales reinantes en los matorrales en relación al suelo desprovisto de vegetación; 2) analizar la supervivencia y crecimiento de plántulas y plantones en los distintos microhábitats y 3) determinar el éxito de la repoblación usando semillas frente a plantones.

## **8.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **8.2.1.- Diseño experimental**

El estudio se llevó a cabo en la Loma de los Panaderos durante 1997 y 1998. En esta localidad se establecieron aleatoriamente 3 parcelas separadas unos 200 m entre sí, y en cada una de ellas se cercó un área de unos 3000 m<sup>2</sup> aproximadamente con una valla metálica de 1.5 m de altura (ver capítulo 1, sección 1.5.1). De este modo, en cada parcela se estableció una zona libre del acceso de los ungulados (zona vallada) y otra adyacente a la que los ungulados tenían acceso (6 celdillas en total). En cada una de las celdillas se distinguieron 4 microhábitats: 1) Salvia, bajo individuos de *Salvia oxyodon*; 2) Matorral norte, bajo el borde de matorrales espinosos caducifolios (fundamentalmente *Prunus ramburii*, *Crataegus granatensis* y *Berberis hispanica*), en su lado N o NE; 3) Matorral sur, como en la caso anterior pero en el lado S o SW; y 4) Suelo, suelo desprovisto de vegetación. Los individuos de *Salvia oxyodon* utilizados como plantas nodriza tenían una altura entre 20 y 35 cm; los individuos de matorrales utilizados como nodrizas en los microhábitats Matorral norte y Matorral sur



tenían una altura entre 90 y 150 cm. Se llevaron a cabo dos experimentos paralelos, uno con semillas y otro con plantones.

#### *Experimento #1.- Siembra de semillas*

En cada una de las celdillas y microhábitats se escogieron aleatoriamente 25 estaciones de siembra. En cada una de ellas se sembró un grupo de 10 semillas dispuestas en línea, quedando las semillas de cada punto separadas 5-8 cm entre sí (6000 semillas en total). La zanja para la siembra se realizó con una picola, eliminando previamente la hojarasca si la hubiere, y las semillas se enterraron a 1 cm de profundidad aproximadamente, realizándose la siembra entre el 14 y el 16 de Abril de 1997. La emergencia y supervivencia se registraron periódicamente durante el primer verano, una vez al final del primer invierno, y una vez al final del segundo verano, anotándose las causas de muerte cuando fue posible identificarlas.

#### *Experimento #2.- Siembra de plantones*

En cada celdilla y microhábitat se establecieron aleatoriamente 50 puntos de siembra, plantándose en cada uno de ellos un plantón de pino silvestre de 2 savias de edad. La plantación formaba parte de una repoblación más amplia que se llevó a cabo en las 8 ha de la localidad de Loma de los Panaderos (ejecutada por TRAGSA para la Consejería de Medio Ambiente) y se realizó entre el 14 y el 21 de marzo de 1997. La planta utilizada provenía de semillas de madres autóctonas del área del Trevenque, y fueron proporcionadas por el vivero forestal de Soportújar (provincia de Granada) de la Consejería de Medio Ambiente. Los agujeros de siembra, de unos 40 cm de profundidad aproximadamente, se excavaron con un ahoyador portátil manejado por dos operarios. El procedimiento de siembra fue diferente dependiendo del microhábitat. Así, la barrena utilizada en el microhábitat Suelo tenía un diámetro de 30 cm, y tras la siembra se realizó una bina alrededor del plantón, allanando el terreno en un área de 0.50 m<sup>2</sup> aproximadamente, lo que mejora la capacidad de retención de agua por el suelo (García-Salmerón 1995); éste es el método que comúnmente se estaba empleado en las reforestaciones de la zona. Para el resto de los microhábitats la barrena utilizada fue sensiblemente menor (12 cm de diámetro) con objeto de reducir daños en las raíces de los matorrales, y no se practicaron labores adicionales alrededor del plantón, siendo el método alternativo que se pretende probar; tanto la menor cantidad de tierra removida en el agujero de siembra como la ausencia de labores posteriores alrededor del plantón son características que desfavorecen este método en relación al empleado en el microhábitat Suelo (García-



Salmerón 1995, Savill et al. 1997). Los plantones se sembraron a raíz desnuda, impregnando ésta previamente con barro formado con tierra cribada.

En Junio de 1997, antes del inicio de la sequía estival, los plantones se revisaron descartando para el experimento aquellos que no hubiesen agarrado (4.6%). Como consecuencia, el número de muestra inicial osciló entre 38 y 50 por microhábitat y celdilla. Para cada pino experimental se muestreó: 1) la supervivencia, muestreada i) al final del primer verano y una vez que las lluvias otoñales aparecieron (Octubre de 1997), ii) tras el primer invierno y antes de que se iniciase la estación seca (Mayo de 1998) y iii) tras el segundo verano y una vez que las lluvias aparecieron (Octubre de 1998); 2) la causa de muerte y 3) el crecimiento del brote apical, que se midió en los muestreos de verano (Octubre de 1997 y 1998).

### **8.2.2.- Variables ambientales**

La humedad del sustrato se estimó a 10-15 cm de profundidad. Las muestras se obtuvieron con un cilindro de acero de 5 cm de diámetro y 5 de profundidad (n=10 por muestreo y microhábitat), y el contenido en agua se determinó a partir de la diferencia entre peso húmedo y seco tras secado en estufa a 110 °C durante 48 h (método gravimétrico). La temperatura del suelo se registró a intervalos de una hora durante el período de muestreo usando termistores conectados a un pequeño almacenador de datos (Hobo XT temperature data logger, Onset Computer Corporation, Massachusetts, USA). El 6 de Agosto de 1997, un día sin nubes, se procedió a la medida de la radiación total y humedad relativa del aire a 10 cm del suelo. Para ello se establecieron 6 estaciones de muestreo en cada uno de los microhábitats, tomando medidas periódicamente a lo largo del día (entre las 10:00 h y las 16:00 h solares). El circuito de 24 estaciones de muestreo se completaba en un tiempo aproximado de 20 min (7 ciclos completos). La radiación total (en W/s) se midió con un piranómetro Li-Cor Li-200 sz, y la humedad relativa del aire con una sonda Rotronic (Mod. SA-100), conectados ambos a un almacenador de datos Li-Cor LI-1000 (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, USA).

### **8.2.3.- Análisis de datos**

El diseño de estos experimentos se ideó con la intención de estudiar el efecto que tenían sobre la emergencia, establecimiento y desarrollo de las plántulas y plantones repoblados el microhábitat y la presencia de ungulados. Sin embargo, el efecto de los ungulados sobre las plántulas y plantones resultó prácticamente nulo durante los años de estudio debido a que la presión de herbivoría fue muy baja (sólo 8 plantones con herbivoría por ungulado en 1997 y 6 en 1998, no muriendo ninguno por esta causa). Además, las plántulas emergidas en Suelo



(las más susceptibles al pisoteo por los ungulados) murieron en su mayoría muy pronto debido a una fuerte tormenta de granizo (ver capítulo 5), por lo que un posible efecto del pisoteo a más largo plazo no pudo determinarse. Por tanto, el factor ungulado no aportó datos analizables en relación a la supervivencia de las plántulas y plantones, y se ha eliminado de los análisis. Para el caso de la repoblación con semillas, los puntos de siembra de cada parcela se han unido para los análisis (n=50 por celdilla). Para el caso de la repoblación con plantones, sólo se han considerado para el análisis los sembrados dentro de las zonas cercadas (n entre 38 y 50 por celdilla).

La emergencia de las plántulas obtenidas a partir de semillas se analiza mediante Anova en el que la parcela se considera un factor aleatorio y el microhábitat un factor fijo, y la supervivencia mediante la prueba de Kruskal-Wallis. Para los plantones repoblados, la supervivencia tras el primer verano y la supervivencia acumulada tras los dos años de estudio se analizan mediante tablas de contingencia multivariantes en las que se considera simultáneamente el efecto de la parcela, el microhábitat y las interacciones. Para la supervivencia del invierno y del segundo verano hubo celdillas sin valores (0% de mortalidad para Salvia y Matorral norte); en tal caso, se unieron los datos de las tres parcelas para poder analizar el efecto del microhábitat. Finalmente, las diferencias entre microhábitats para la supervivencia acumulada se determinaron subdividiendo la prueba de  $\chi^2$  considerando los datos de todas las parcelas simultáneamente (Zar 1996). El crecimiento del brote terminal tras dos años se analizó con un Anova de medidas repetidas en el que como variable dependiente se considera los valores de crecimiento en ambos años, microhábitat se considera como factor fijo y parcela como factor aleatorio.

### **8.3.- RESULTADOS**

#### **8.3.1.- Regeneración usando semillas**

El porcentaje final de emergencia (31.0% en conjunto) fue distinto entre microhábitats (Tabla 8.1), siendo Salvia el microhábitat con los mayores valores (Fig. 8.1). La supervivencia al final del primer verano fue distinta entre microhábitats (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=31.55$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.0001$ , todas las parcelas consideradas simultáneamente), siendo mayor en Salvia y Matorral norte y claramente inferior en Suelo y Matorral sur (Fig. 8.2A).

Durante el primer verano murieron el 90.3% de las plántulas, pudiendo reconocerse la causa de muerte en el 54.3% de los casos. Hubo diferencias significativas entre microhábitats en las causas de muerte reconocidas ( $\chi^2=118.29$ ,  $gl=9$ ,  $p<0.0001$ ; causas denominadas como "otros" en Fig. 8.3 eliminados del análisis por falta de muestra), siendo la



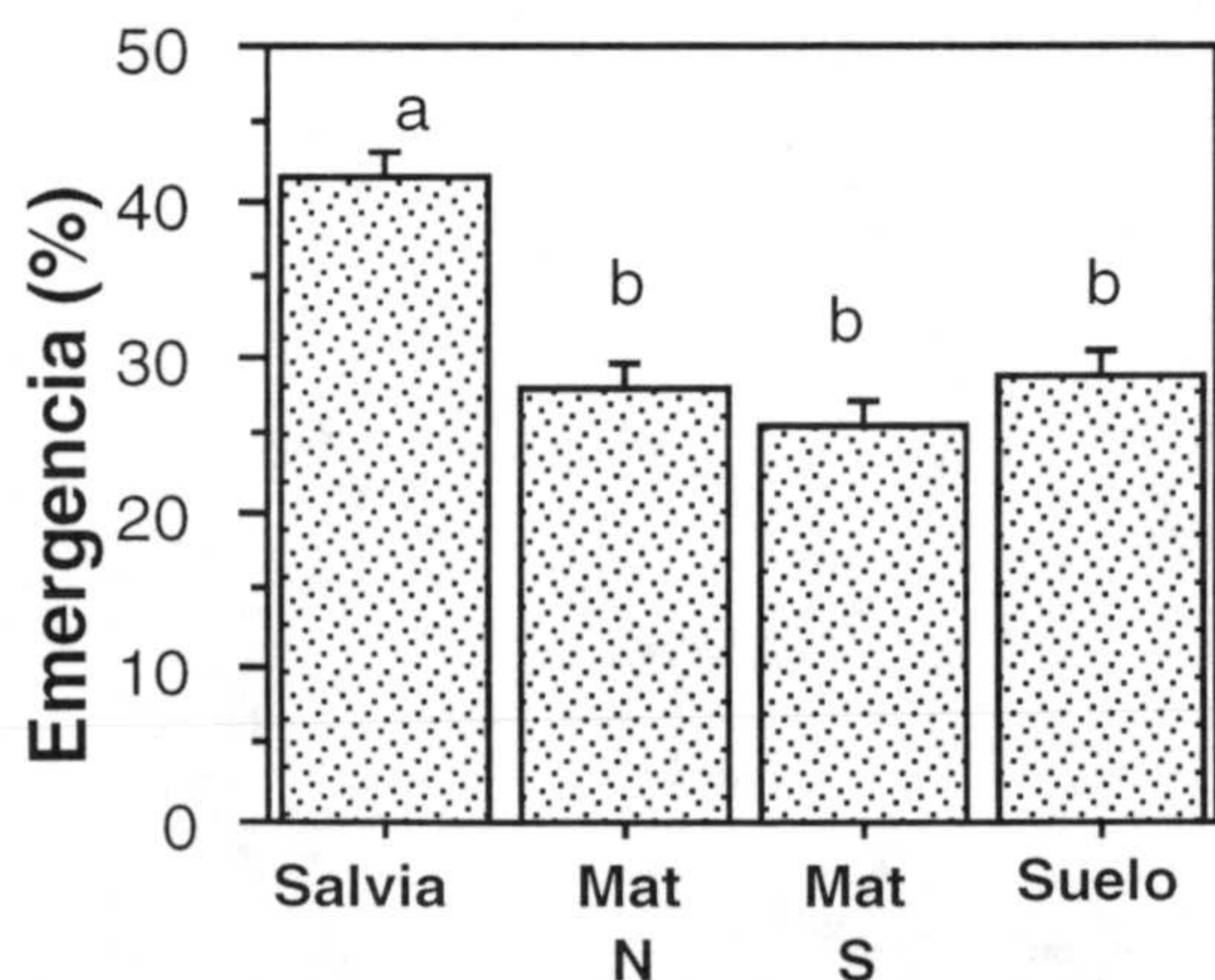
más importante, en conjunto, la herbivoría (Fig. 8.3). La granizada afectó considerablemente al microhábitat Suelo, causando la muerte del 59.8% de las plántulas (Fig. 8.3). La mortalidad fue sensiblemente inferior durante el invierno (7.2%), pudiéndose atribuir casi en su totalidad a la rotura de raíces por hielo.

En el segundo verano la mortalidad se incrementó de nuevo hasta el 31.1%, siendo máxima en Suelo y Matorral sur (66.6 y 64.3% respectivamente), seguido de Matorral norte (52.0%) y Salvia (15.8%), existiendo diferencias entre microhábitats (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=13.89$ ,  $gl=3$ ,  $p=0.0031$ , todas las parcelas consideradas simultáneamente). Durante este segundo verano pudo reconocerse la causa de muerte del 96.1% de las plántulas, siendo en el 84.6% de los casos la sequía estival.

Considerando todo el período de muestreo, la supervivencia fue máxima en Salvia, seguida de Matorral norte, Matorral sur y casi testimonial (0.5%) en Suelo (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=54.82$ ,  $gl=3$ ,  $p<0.0001$ , Fig. 8.2B). Globalmente se reconoció la muerte del 64.7% de las plántulas (1202 plántulas), que fue también diferente entre microhábitats ( $\chi^2=212.74$ ,  $gl=12$ ,  $p<0.0001$ ), siendo la sequía estival la principal causa de mortalidad en el conjunto de los dos años de estudio (Fig. 8.3).

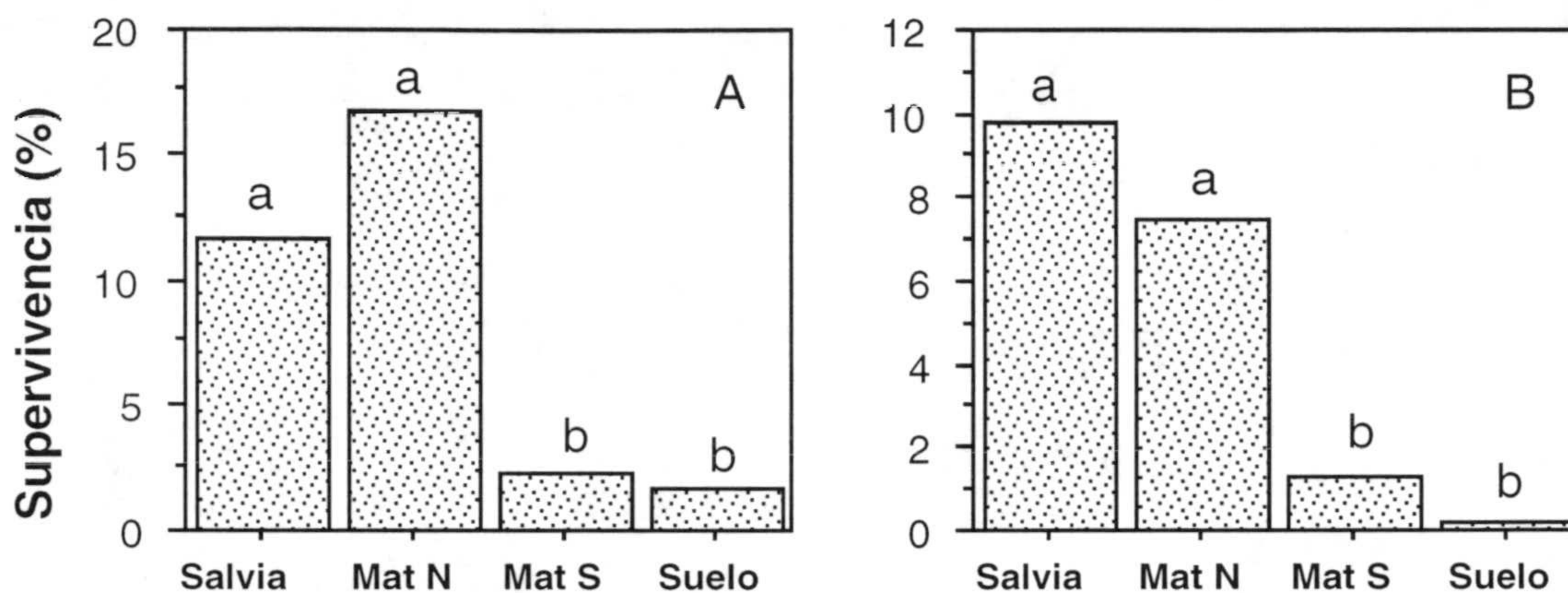
Fuente	gl	SC	F	P
Parcela	2	1.86	12.95	<0.0001
Microhábitat	3	4.05	18.85	<0.0001
Error	594	42.57		
Modelo ( $R^2=0.11$ )	5	5.91	16.49	<0.0001

**Tabla 8.1.-** Resumen del Anova para porcentaje de emergencia en el experimento #1 (siembra de semillas), considerando como factores la parcela (aleatorio) y el microhábitat (fijo). Interacción no significativa.

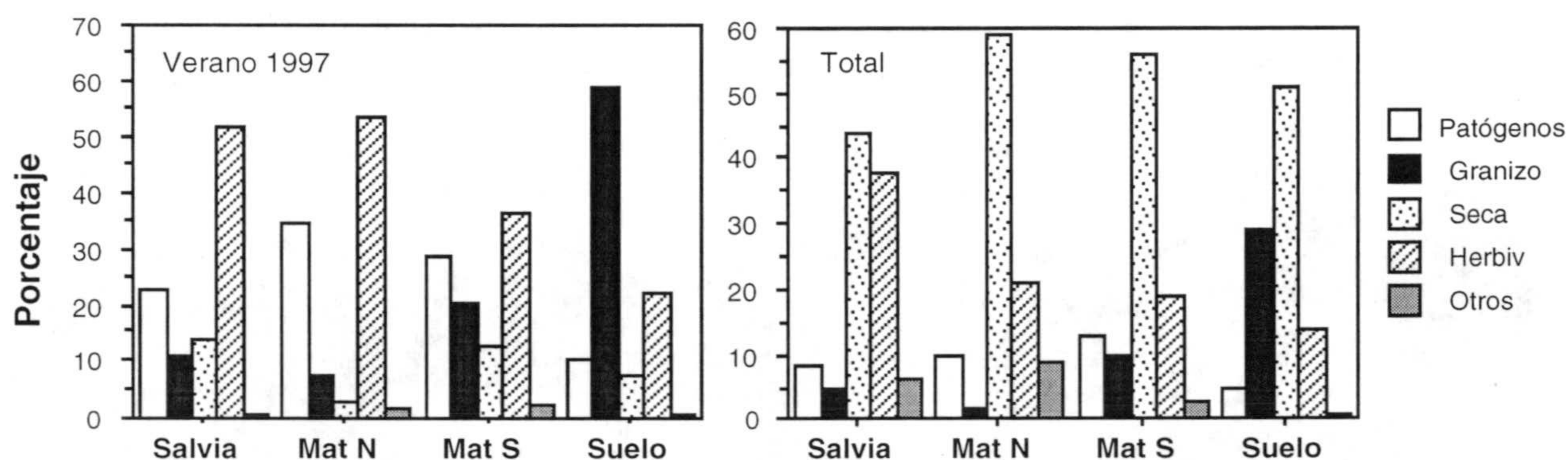


**Figura 8.1.-** Porcentaje de emergencia alcanzado en los distintos microhábitats en el experimento #1 (siembra de semillas), considerando los datos de las tres parcelas simultáneamente. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p<0.05$ ) según test de Bonferroni-Dunn. Mat N = Matorral norte; Mat S = Matorral sur.





**Figura 8.2.-** Porcentaje de supervivencia de las plántulas en el experimento #1 (siembra de semillas) tras el primer verano (A) y al cabo de 2 años (B) considerando todas las parcelas simultáneamente. Letras diferentes indican diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) según la prueba no paramétrica de Dunn. Mat N = Matorral norte; Mat S = Matorral sur.



**Figura 8.3.-** Causas de muerte reconocidas en las plántulas emergidas a partir de la siembra de semillas durante el primer verano y al cabo de 2 años (experimento #1). Nótese cómo la granizada afectó proporcionalmente más al microhábitat Suelo. Causas denominadas como otros incluyen básicamente minas de topillos y pisoteo por ungulados. Mat N = Matorral norte; Mat S = Matorral sur.

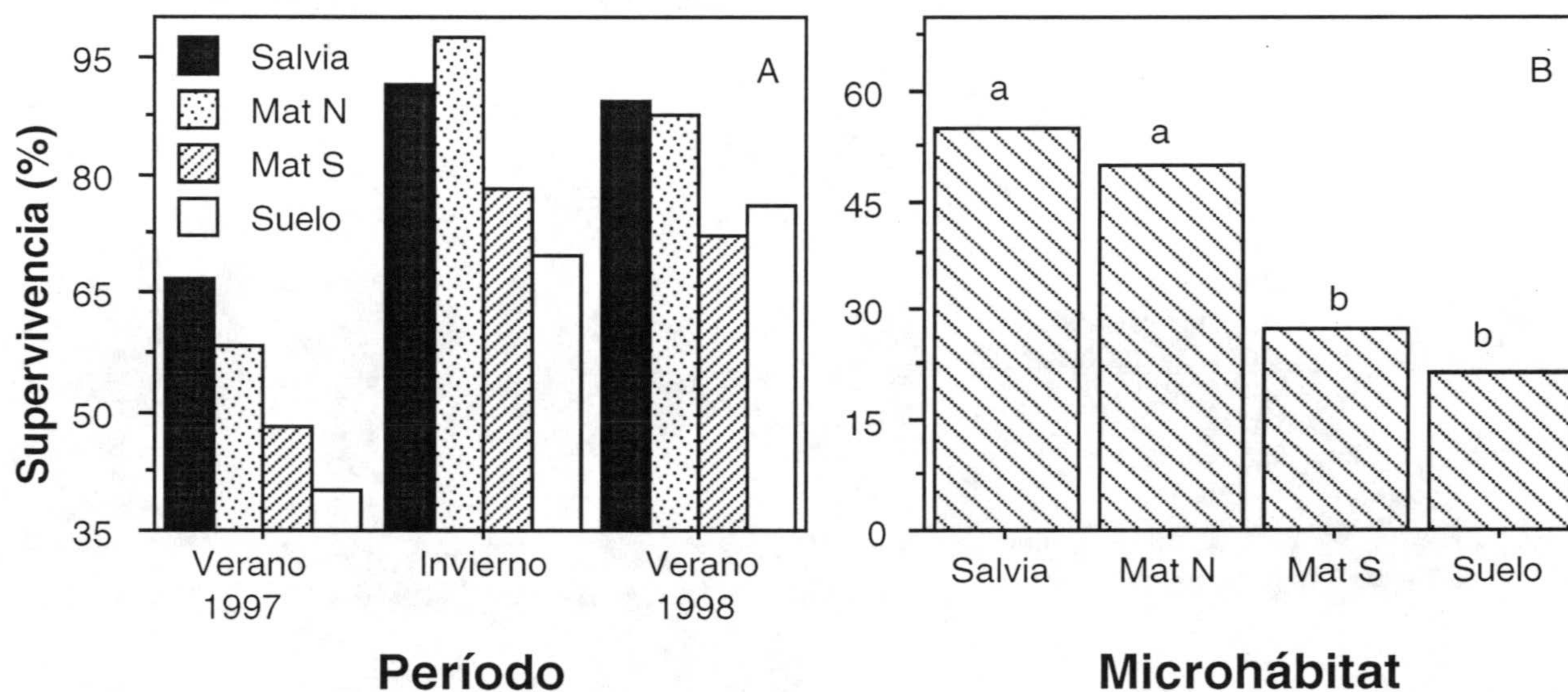
### 8.3.2.- Regeneración usando plantones

La mayor mortalidad de plantones ocurrió durante el primer verano (47.1%), mientras que en el invierno murieron el 14.2% de las que quedaban y en el segundo verano el 17.0%. La sequía fue la causa de muerte reconocida en verano, mientras que la rotura de raíces por la congelación del suelo fue la responsable de la mortalidad de invierno. Sólo 1 plantón murió debido a otras causas (actividad minadora de topillos). El microhábitat tuvo un efecto significativo en la supervivencia tanto en verano como en invierno (Tabla 8.2). Los patrones de variación fueron similares en todas las estaciones, con Salvia y Matorral norte mostrando los mayores valores de supervivencia y Suelo y Matorral sur los menores (Fig. 8.4A). En consecuencia, la supervivencia acumulada al cabo de dos años fue igualmente máxima en Salvia y Matorral norte y mínima en Suelo y Matorral sur (Tabla 8.2, Fig. 8.4B).



	Fuente	gl	R <sup>2</sup>	$\chi^2$	P
Verano 97	Modelo	11	0.07	50.90	<0.0001
	Parcela (P)	2		10.64	0.0049
	Microhábitat (M)	3		21.86	0.0001
	P x M	6		14.29	0.0266
Invierno	Microhábitat	3	0.12	29.03	<0.0001
Verano 98	Microhábitat	3	0.04	9.03	0.0288
Acumulada	Modelo	11	0.09	69.34	<0.0001
	Parcela (P)	2		6.91	0.0316
	Microhábitat (M)	3		45.68	0.0000
	P x M	6		13.20	0.0399

**Tabla 8.2.-** Resumen de los análisis de contingencia realizados para la supervivencia de los plantones de pino silvestre sembrados en los distintos microhábitats en el experimento #2.



**Figura 8.4.-** Supervivencia de los plantones de pino silvestre sembrados en el experimento #2. A) Distintos microhábitats a lo largo de diferentes estaciones; B) supervivencia acumulada tras dos años. En B, letras diferentes indican diferencias significativas a  $p < 0.05$  (subdivisión de la  $\chi^2$ ). Mat N = Matorral norte; Mat S = Matorral sur.

Fuente	gl	SC	F	P
Parcela	2	0.68	3.39	0.0358
Microhabitat	3	0.56	1.83	0.1427
Error (entre)	204	20.62		
Año	1	0.42	9.07	0.0029
Año*Parcela	2	0.14	1.52	0.2208
Año*Microh	3	0.32	2.30	0.0783
Error (dentro)	204	9.52		

**Tabla 8.3.-** Resumen del Anova de medidas repetidas realizado para el crecimiento de los plantones tras dos años en el experimento #2, considerando como factores a la parcela (aleatorio) y al microhábitat (fijo).



El crecimiento del tallo principal fue diferente entre años, siendo menor durante el segundo año ( $4.41 \pm 0.1$  cm frente a  $4.2 \pm 0.2$ ), si bien no hubo diferencias entre microhábitats al cabo de dos períodos de crecimiento (Tabla 8.3).

### 8.3.3.- Variables ambientales

La radiación total recibida fue distinta entre microhábitats; Suelo y Matorral sur presentaron los mayores valores, mientras que Matorral norte y Salvia tuvieron los menores (Tabla 8.4). Suelo tuvo los menores valores de humedad relativa del aire, mientras que Salvia tuvo los mayores (aunque sin diferencias significativas respecto a Matorral norte, Tabla 8.4). La humedad del sustrato fue significativamente más alta en Salvia y Matorral norte que en Suelo (Tabla 8.4). La temperatura del sustrato tuvo los valores mayores y más contrastados en Suelo, mientras que Matorral norte y Salvia tuvieron los valores más tamponados (Tabla 8.4). Durante los últimos días de la primavera, y una vez que la emergencia de las plántulas ya se había iniciado, se registraron fuertes tormentas acompañadas de granizo.

Variable ambiental	Microhábitats			
	Salvia	Matorral N	Matorral S	Suelo
Radiación (W/m <sup>2</sup> )	$473.1 \pm 61.1^a$	$340.2 \pm 40.4^a$	$895.7 \pm 26.2^b$	$916.9 \pm 3.2^b$
Humedad relativa aire (%)	$26.5 \pm 0.8^a$	$26.4 \pm 0.3^{ab}$	$24.3 \pm 0.3^b$	$22.3 \pm 0.4^c$
Humedad del sustrato (%)	$11.7 \pm 0.3^a$	$11.1 \pm 0.5^a$	$10.6 \pm 0.3^{ab}$	$8.6 \pm 0.9^b$
Temperatura del sustrato en °C (*)	15.0 (13.7-16.3)	14.7 (10.8-20.0)	16.7 (11.0-27.1)	18.5 (10.6-32.9)

**Tabla 8.4.-** Variables ambientales medidas en los cuatro microhábitats utilizados en la plantación de semillas y plantones. Las diferencias estadísticas se han comparado mediante Anova. Para la radiación y la humedad relativa del aire se ha utilizado como variable dependiente el valor medio por estación de muestreo a lo largo del día. Los resultados de las pruebas estadísticas son los siguientes: radiación,  $F=23.33$ ,  $gl=3$ ,  $20$ ,  $p<0.0001$ ; humedad relativa del aire,  $F=17.57$ ,  $gl=3$ ,  $20$ ,  $p<0.0001$ ; humedad del sustrato,  $F=5.42$ ,  $gl=3$ ,  $36$ ,  $p=0.004$  (datos transformados logarítmica o angularmente). Letras diferentes indican diferencias significativas a  $p<0.05$  según prueba de Bonferroni-Dunn. (\*) Los datos de la temperatura del suelo no se pudieron analizar debido a la falta de réplicas; entre paréntesis se muestra la media de las mínimas y la media de las máximas.

### 8.4.- DISCUSION

Los resultados muestran que tanto la supervivencia de las plántulas como la de los plantones fue mayor al amparo de los matorrales (Salvia y Matorral norte). Para el caso de los plantones, que es el modo de siembra usualmente empleado para la repoblación con esta especie, la supervivencia al cabo de dos años fue 2.5 veces superior en Salvia que en Suelo, a



pesar de que las condiciones de siembra fueron mejores de partida en este microhábitat. De hecho, a igualdad de profundidad del hoyo, los plantones sembrados en el microhábitat Suelo tenían un 84% más tierra removida que el resto de los microhábitats, lo que mejora el enraizamiento y establecimiento (García-Salmerón 1995, Savill et al. 1997). Además, el crecimiento de los plantones fue similar en todos los microhábitats, y no cabe esperar que pueda ser menor en el futuro ya que en breve rebasarán a sus plantas nodriza, especialmente para el caso de los sembrados en Salvia. De este modo, los matorrales, especialmente *Salvia oxyodon*, pueden actuar de plantas nodriza indispensables para el establecimiento durante los primeros años de vida del plantón, mientras que una vez que el juvenil rebase su altura podrá tener un crecimiento vigoroso aprovechando la mayor cantidad de radiación fuera ya del riesgo de muerte por sequía.

La sequía estival fue la principal causa de muerte tanto de las plántulas como de los plantones. De este modo, el efecto facilitador de los matorrales debe estar motivado, tal y como se comentó en el capítulo 5, por una mejora en las condiciones microclimáticas relacionadas con una disminución de la radiación (Callaway 1995, Holmgren et al. 1997; ver referencias citadas en capítulo 5). Así, la temperatura del suelo fue menor y estuvo más tamponada en Salvia y Matorral norte, del mismo modo que la humedad relativa del aire y la humedad del suelo fueron mayores en relación a Matorral sur y Suelo (Tabla 8.4). Matorral sur muestra unas condiciones ambientales parecidas a las encontradas en Suelo, y de hecho ambos microhábitats tienen valores de supervivencia similares (Figs. 8.2 y 8.4), mientras que la cara norte de los matorrales espinosos, que es la que menos radiación recibe, presenta un efecto facilitador mayor que el lado sur (ver Valiente-Banuet et al. 1991, Fisher y Gardner 1995, Rousset y Lepart 1999 para resultados similares).

Durante el invierno también se produjo mortalidad de plántulas y plantones como consecuencia, fundamentalmente, de la congelación del suelo, proporcionando Salvia y Matorral norte protección en relación al suelo descubierto. De nuevo, la facilitación de los matorrales debe relacionarse con el tamponamiento del microambiente originado por el dosel y con el efecto estabilizador de los cambios de volumen del suelo proporcionado por raíces y hojarasca, que impedirían la rotura de las raíces de las plántulas y juveniles por la congelación del suelo (Ellison 1949, Gill y Marks 1991, Ryser 1993; ver también capítulo 5). Para el caso particular de las plántulas los matorrales también proporcionaron protección frente a las fuertes tormentas y granizadas, un elemento frecuente en la montaña mediterránea y que ocasionó la muerte de un elevado porcentaje de plántulas en suelo descubierto (Fig. 8.3). Este porcentaje está, además, subestimado, ya que muchas plántulas del microhábitat suelo que no murieron en el momento de las tormentas fueron sin embargo



seriamente dañadas, mostrando roturas en los cotiledones y magulladuras en el tallo, que estaba en muchos casos tronchado. Estas plántulas sobrevivieron, sin embargo, hasta entrado el verano, momento en el que la mayoría murieron asignándose la causa de muerte a la sequía estival, aun cuando probablemente la muerte estuviese también condicionada en gran medida por el debilitamiento causado por la granizada.

El efecto facilitador de algunos de estos matorrales contrasta con el efecto negativo que generalmente se les ha atribuido. Este es, por ejemplo, el caso de *Salvia oxyodon*, una planta que, como la mayor parte de las labiadas, produce terpenoides (Hedge 1978), sustancias que se han considerado inhibidoras de la germinación de semillas y del crecimiento de plántulas localizadas en las proximidades de las especies que las producen (Rice 1984, Tarayre et al. 1995, pero ver Bartholomew 1970). Esto hace sospechar que otras muchas especies de matorrales típicos de ambientes mediterráneos y con características morfológicas similares a *Salvia*, esto es, con un dosel que reduzca las altas radiaciones y con un tamaño que sea fácilmente rebasable por los plantones en pocos años, podrían actuar también como facilitadoras del enraizamiento y supervivencia en repoblaciones forestales con pino silvestre.

La mayor parte de las repoblaciones realizadas en España se llevan a cabo con plantones previamente crecidos en vivero, lo que es particularmente común en el caso de las coníferas (García-Salmerón 1995, Pemán y Navarro 1998, Sigüero 1999), mientras que la siembra directa de semillas se reserva para especies con un tamaño de semilla suficientemente grande como para asegurar el crecimiento rápido de una fuerte raíz pivotante que garantice la supervivencia de la plántula. Las ventajas e inconvenientes de ambos métodos son múltiples, aunque a grandes rasgos se pueden resumir en el coste económico y en la probabilidad de éxito: el uso de plantones es más costoso pero tiene mayor garantía de establecimiento, mientras que el uso de semillas resulta mucho más económico aunque las probabilidades de supervivencia son menores (García Salmerón 1995, Pemán y Navarro 1998).

No obstante, los resultados obtenidos en este capítulo sugieren que la idoneidad de una u otra opción estará influida por la técnica de plantación. Así, si se siembran semillas de pino silvestre en suelo descubierto de vegetación es muy probable que mueran todas las plántulas emergidas. Sin embargo, el uso de matorrales como plantas nodriza puede garantizar el reclutamiento de plántulas, con lo que la siembra directa de semillas podría ser exitosa. Los costes de repoblación con plantones son, en promedio, unas 175000 pts/ha, sembrando a una densidad de 1000 plantones/ha. Teniendo en cuenta los valores de supervivencia de los plantones sembrados en el microhábitat Suelo tras dos años de estudio (21.5%) podemos



estimar que habrán sobrevivido 215 plántulas por hectárea. Considérese ahora la plantación directa de semillas. Estimamos que con el método empleado (pequeña zanja abierta con picola en la que se depositen 10-15 semillas y se entierren con 1 cm de tierra), un operario podría plantar 3000 semillas diarias. Asumiendo un porcentaje de emergencia del 30% de las semillas en el microhábitat *Salvia* (por debajo del 40% realmente obtenido en este estudio), y asumiendo una supervivencia final de las plántulas del 4% (por debajo del 9.7% obtenido en *Salvia* para el segundo año en este estudio), quedarían 36 plántulas establecidas. Si se dedicasen 6 operarios a 1 hectárea se obtendrían 216 plántulas establecidas, cifra similar a la obtenida en suelo abierto según una técnica tradicional usando plántulas. Sin embargo, el coste de la operación sería el sueldo de los operarios (unas 40000 pts/ha) y el precio de las semillas, con lo que a buen seguro no rebasaría las 45000 pesetas. Aunque las cifras son sólo orientativas, sugieren que el uso de técnicas alternativas podría replantear el método de siembra a seguir (plántula frente a semilla).

En resumen, sea mediante el uso de semillas o de plántulas, los resultados contradicen los presupuestos clásicos establecidos a la hora de efectuar una repoblación forestal, que consideran a la vegetación arbustiva preexistente como una fuente de competencia con el plántula sembrado. La utilización de matorrales como plantas nodriza en las repoblaciones forestales se plantea así como una clara alternativa que ofrece ventajas tanto económicas como ecológicas, más aun considerando que las áreas a repoblar tienen generalmente una cobertura de matorrales de partida. Entre las ventajas económicas hay que considerar que esta técnica supone un ahorro ya que 1) se reducen las labores de preparación del terreno y 2) hay que realizar menor esfuerzo en la reposición de matorrales, ahorrando tanto plantas como trabajo. Por tanto, este ahorro se podría trasladar en una mayor superficie repoblada con el mismo coste. Desde un punto de vista ecológico, esta técnica supone la regeneración de una masa forestal con un impacto mínimo sobre la vegetación preexistente y, por tanto, sobre toda la comunidad. Por otra parte, el menor grado de alteración del medio evita los problemas de erosión asociados con otras técnicas de repoblación más agresivas con el ecosistema. En consecuencia, el uso de esta técnica debería extenderse en las labores de reforestación.



## CAPITULO 9.- DENSIDAD DE ESPECIES ARBOREAS Y DINAMICA DE SUCESION

### 9.1.- INTRODUCCION

En los capítulos anteriores hemos analizado la supervivencia de los propágulos de pino silvestre en los bosques naturales de Sierra Nevada y Sierra de Baza, así como los factores que afectan a su regeneración. En el capítulo 2 vimos que las semillas son dispersadas fundamentalmente bajo la copa de las madres de procedencia, y sólo una pequeña fracción alcanza otros microhábitats. La predación de semillas es muy alta, tanto por parte de predadores predispersivos (fundamentalmente el piquituerto y, en menor medida, páridos y lúgano) como post-dispersivos (aves y roedores), alcanzando valores superiores al 99%. La predación es además homogénea en el espacio, consumiendo los predadores las semillas sea cual sea la parcela o microhábitat en el que se encuentran, e igualmente constante entre años. Este patrón de predación, junto con la escasa extensión de estos pinares, puede convertir a la predación en un factor limitante de la regeneración de estas masas forestales, tal y como se ha sugerido para otras especies arbóreas aisladas en pequeños rodales (Nilsson y Wästljung 1987, Wästljung 1989, Santos y Tellería 1994, 1997).

La germinación y emergencia de las semillas dispersadas depende de un conjunto de factores tanto intrínsecos como extrínsecos a la semilla, tales como madre de procedencia, temperatura, humedad, grado de compactación del suelo, y granulometría o perturbación del sustrato (capítulos 3 y 4). No obstante, como resultado general es destacable que los niveles de germinación alcanzados son altos en una gran variedad de microhábitats y que las semillas no tienen dormición. Esto se traduce en dos hechos determinantes para las poblaciones de pino silvestre: por una parte, germinación y emergencia se iniciarán tan pronto como confluyan condiciones apropiadas de radiación, humedad y temperatura (lo que ocurre en primavera), completándose ambos procesos en pocas semanas; por otra parte, no se forma un banco de semillas, por lo que el reclutamiento dependerá de las semillas producidas en cada año.

La supervivencia de las plántulas está especialmente limitada por la sequía estival (capítulo 5), tal y como ocurre para otras especies leñosas en ambientes mediterráneos (Arista 1993, 1994, Alcántara 1998, García et al. 1999). El establecimiento de las plántulas puede considerarse así como otro proceso particularmente limitante para la regeneración del pinar. No obstante, la elevada heterogeneidad ambiental creada por la existencia de diferentes microhábitats hace que la supervivencia sea muy variable espacialmente, con niveles próximos a cero en áreas de suelo desprovisto de vegetación pero superiores bajo la copa de individuos adultos de especies arbustivas. Los matorrales actúan así de plantas nodriza (Callaway 1995), protegiendo a las plántulas de pino no sólo de la



deseccación, sino también del pisoteo de los ungulados, de las heladas invernales, y de agentes atmosféricos como fuertes tormentas de lluvia y granizo. En este sentido, el uso de especies de matorrales como plantas nodriza en los trabajos de repoblación forestal incrementó sustancialmente la supervivencia de los plantones (capítulo 8), apoyando aún más el efecto facilitador de los matorrales.

Por último, una vez que los individuos han alcanzado el estado de juveniles, su crecimiento se ve seriamente afectado por la herbivoría por ungulados, que lo retrasan considerablemente. El impacto de la herbivoría es además variable entre años, siendo mayor en años secos ya que, al escasear el pasto, los ungulados buscan alimento en otras plantas como el pino. La herbivoría por ungulados supone así no sólo un retraso del crecimiento de los individuos, sino que ralentiza además la entrada en edad reproductora y, por tanto, la incorporación de nuevas semillas que inicien el reclutamiento.

La regeneración de las poblaciones de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza es así un proceso seriamente limitado en tres fases del ciclo de vida de la planta: en estado de semilla, de plántula y de juvenil. Teniendo en cuenta estos resultados, cabe preguntarse si estos pinares tienen capacidad de regeneración, manteniendo así los niveles poblacionales actuales, o si por el contrario su densidad y/o extensión pueden reducirse en el futuro. Además, estos bosques presentan otras especies arbóreas en su composición (como la encina, el arce o el pino laricio, Tabla 1.1), que aunque estén en menor proporción podrían tener diferentes tasas de regeneración a la del pino silvestre, contribuyendo así a una hipotética alteración de la composición específica del bosque en el futuro.

La dinámica de regeneración de un bosque puede estar modulada por multitud de factores, tanto bióticos como abióticos, capaces de producir un desacoplamiento entre el banco de juveniles y el estrato arbóreo (Harper 1977, Gray et al. 1987, Bazzaz 1996). Los factores bióticos pueden ser numerosos, incluyendo desde microorganismos hasta vertebrados que, en su interacción con las plantas, pueden cambiar el sentido de la sucesión, bien directamente o bien por alteración de la magnitud de la competencia (McBrien et al. 1983, Cantor y Whitham 1989, Gray et al. 1987, Clay 1997, Terwilliger y Pastor 1999, Rohner y Ward 1999, Zamora et al. 1999). Entre ellos, la herbivoría por vertebrados sobre partes vegetativas de la planta ha sido documentada en numerosas ocasiones como una de las causas principales que pueden cambiar la dirección de la sucesión (revisado en Crawley 1983, 1997, Huntly 1991, Olf et al. 1999). Aunque los ejemplos son muy abundantes, son clásicos los casos de regeneración de especies arbóreas en las sabanas africanas coincidiendo con una disminución drástica de las poblaciones de elefantes (Prins y Van der Jeugd 1993), el colapso de la regeneración de robledales en Inglaterra por la herbivoría causada sobre las



plántulas por los conejos, originándose en su lugar un herbazal (Crawley 1990), o el cambio en la composición específica de la comunidad debido a la herbivoría por ungulados domésticos o silvestres (Pigott 1983, Bowers 1993, Belsky y Blumenthal 1997).

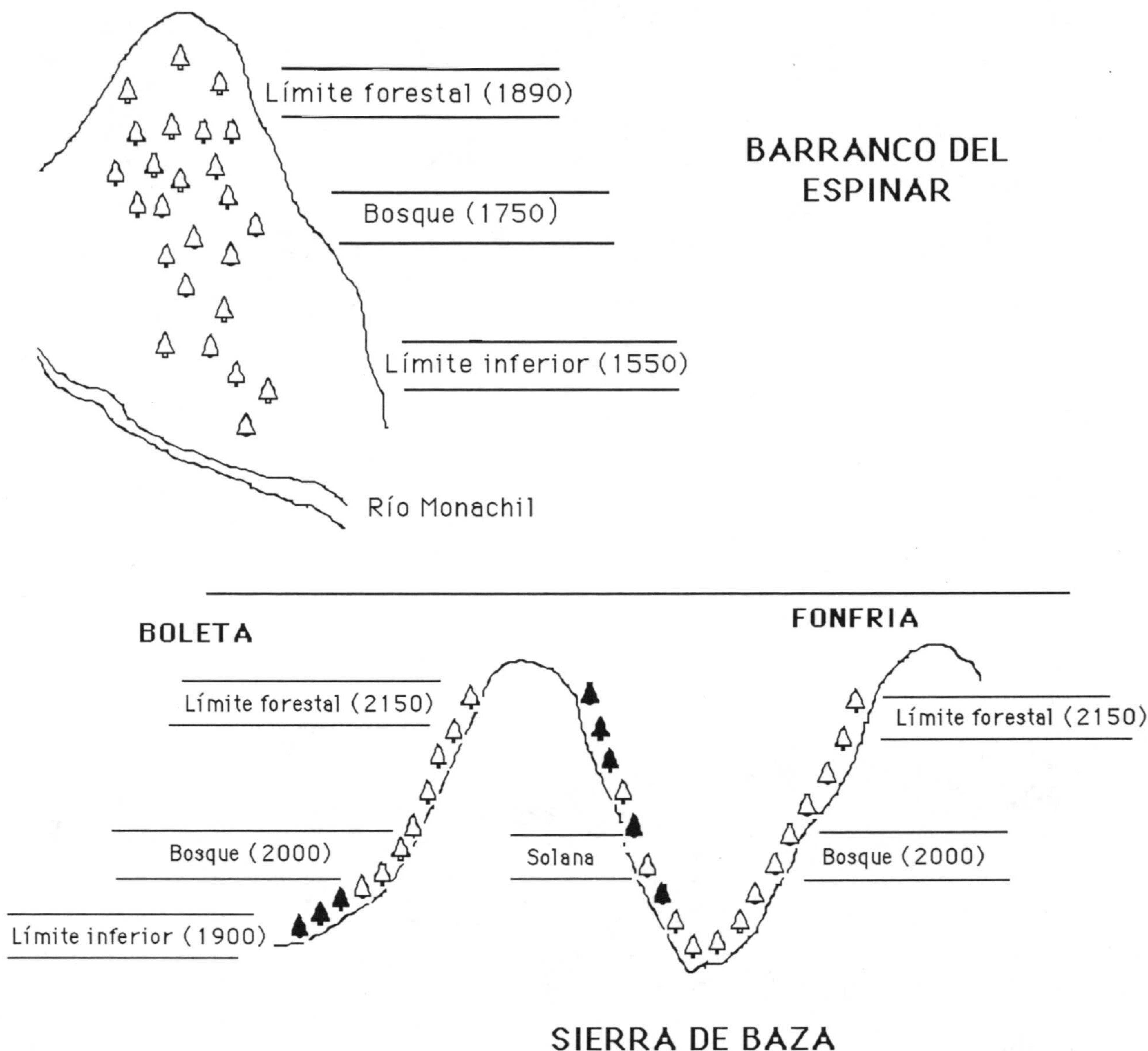
En el presente capítulo analizamos la dinámica de sucesión de las especies arbóreas presentes en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza. Para ello hemos considerado la relación entre el banco de juveniles (los candidatos para constituir el bosque del futuro) y el número de adultos. Puesto que la herbivoría es una fuerza capaz de modificar el sentido de la sucesión (Crawley 1983, Olff et al. 1999) y, tal y como se vio en el capítulo 7, afecta seriamente al crecimiento de los juveniles de pino silvestre, se ha tenido en cuenta a la hora de analizar la regeneración de las distintas especies arbóreas que habitan en estos bosques. Los objetivos planteados son 1) cuantificar la abundancia de juveniles y adultos para cada una de las especies arbóreas, 2) cuantificar los daños por herbivoría en las distintas especies arbóreas y 3) evaluar la capacidad de regeneración de las especies arbóreas. Los resultados se discuten en el marco de la dinámica de sucesión del conjunto de especies arbóreas presentes en estos bosques.

## **9.2.- MATERIAL Y METODOS**

### **9.2.1.- Areas de estudio**

El estudio se llevó a cabo en 1998 en las localidades de Barranco del Espinar, Boleta y Fonfría. En cada una de ellas se estableció una parcela de muestreo en diferentes hábitats caracterizados por encontrarse a distinta altitud o exposición (Fig. 9.1). Así, en el Barranco del Espinar se estableció una parcela en el límite inferior del pinar (1550 m snm, límite inferior en adelante), otra en el centro del pinar (1750 m snm, bosque en adelante) y otra en el límite altitudinal superior del pinar (1900 m snm, límite forestal en adelante). En Boleta se estableció una parcela en la zona superior del bosque de pino laricio, que constituye el límite inferior de distribución del pinar de pino silvestre (1900 m snm, límite inferior en adelante), otra en el centro del pinar de pino silvestre (2000 m snm, bosque en adelante) y otra en el límite altitudinal superior del pinar (2150 m snm, límite forestal en adelante). En Fonfría se establecieron dos parcelas en la ladera de umbría, una en el centro del pinar de pino silvestre (2000 m snm, bosque en adelante) y otra en el límite altitudinal superior del pinar (2150 m snm, límite forestal en adelante); una tercera parcela se estableció en la ladera de solana localizada enfrente, a igual cota altitudinal que la parcela de bosque (solana, en adelante; ver Fig. 9.1).





**Figura 9.1.-** Parcelas en las que se ha estudiado la dinámica de regeneración de las especies arbóreas presentes en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada (Barranco del Espinar) y Sierra de Baza (Boleta y Fonfría). Entre paréntesis se indica la altitud (en m) a la que se encuentran. Árboles en blanco: pino silvestre; árboles en negro: pino laricio.

### 9.2.2.- Muestreo de densidad de árboles

En cada uno de las parcelas mencionadas se muestreó la densidad y tamaño de las especies arbóreas existentes utilizando diversos métodos. Para los individuos mayores de 50 cm de altura el muestreo se realizó trazando transectos de 50x20 m ( $n=10$  ó 15) y contando el número de árboles dentro del transecto. A los individuos con una altura superior a los 250 cm se les midió el diámetro del tronco a 150 cm de altura, y se han considerado como adultos en lo sucesivo. Los individuos entre 50 y 250 cm se consideran juveniles y, por tanto, prerreproductores.



La densidad de individuos menores de 50 cm de altura se muestreó trazando transectos de 50x2 m (n=10 ó 15), procedimiento que se eligió por ser abundante la cobertura de matorrales que dificultaban la búsqueda de individuos de pequeño tamaño. En este caso se anotó el porcentaje de herbivoría que presentaban los individuos, estimado como el número de brotes apicales consumidos en relación a los brotes apicales totales. Estos individuos se han considerado igualmente como juveniles.

La densidad de juveniles (hasta 150 cm de altura) también se muestreó bajo la copa de individuos adultos de las distintas especies de árboles de cada parcela (usualmente n entre 20 y 30, salvo n=15 para arce y n=16 para tejo). Para cada uno de los individuos encontrados se anotó la altura y el porcentaje de herbivoría, estimado como en el caso anterior. En todos los muestreos se descartaron las plántulas menores de 5 años, considerándose por tanto sólo los individuos lignificados y presuntamente establecidos.

### **9.2.3.- Índice de regeneración**

Para evaluar la capacidad de regeneración de las distintas especies arbóreas se estableció un índice semicuantitativo (índice de regeneración o IR, en adelante). En cada parcela, el IR para cada una de las especies se calculó a partir de los muestreos de densidad en transectos, dividiendo el número de juveniles entre el número de adultos (ver Hogg y Schwarz 1997 para un procedimiento similar). Asumimos que, en ausencia de mortalidad de juveniles, un valor de 1 en este índice aseguraría el reemplazamiento de los adultos en el futuro; un valor <1 es indicativo de una menor capacidad de regeneración (pudiendo incluso suponer una menor densidad de adultos en el futuro), mientras que un valor >1 es indicativo de un mayor potencial de regeneración. Este índice se calculó sólo si el número de individuos adultos de la especie en cuestión representaba más del 3% del total de adultos, descartando por tanto las especies arbóreas con escasa representación de adultos en cada una de las parcelas.

### **9.2.4.- Análisis de datos**

Las densidades de árboles en los muestreos por transectos o bajo la copa de individuos adultos se comparan mediante las pruebas no paramétricas de Mann-Whitney o Kruskal-Wallis.

El porcentaje de herbivoría sufrido por las distintas especies se compara mediante un Anova teniendo en cuenta los siguientes puntos: 1) se han utilizado simultáneamente para un único análisis los individuos muestreados en transectos de 50x2 y los muestreados bajo las copas de árboles adultos realizados en todas las parcelas y localidades (por lo que la altura de los individuos puede ser mayor de 50 cm), ya que las especies de plantas y herbívoros presentes son similares; 2) para los análisis se excluyen los individuos menores de 10 cm de



altura ya que las plántulas de especies arbóreas aparecen en su mayor parte asociadas a matorrales, de modo que las muy pequeñas están con frecuencia protegidas mecánicamente de los herbívoros (lo que reduciría considerablemente el porcentaje de herbivoría estimado incluso para especies muy palatables); 3) se excluyen igualmente los individuos mayores de 150 cm de altura, que se ha considerado como límite para que un herbívoro tenga acceso a la parte apical de la planta.

### 9.3.- RESULTADOS

#### 9.3.1.- Densidad de juveniles y adultos de las especies arbóreas y abundancia relativa

##### *Barranco del Espinar*

La densidad de árboles adultos disminuyó con la altitud, siendo 236/ha en el límite inferior, 104/ha en el bosque y 72/ha en el límite forestal (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=13.45$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.001$ ; Fig. 9.2). Las especies arbóreas presentes y la dinámica de regeneración variaron en las distintas parcelas.

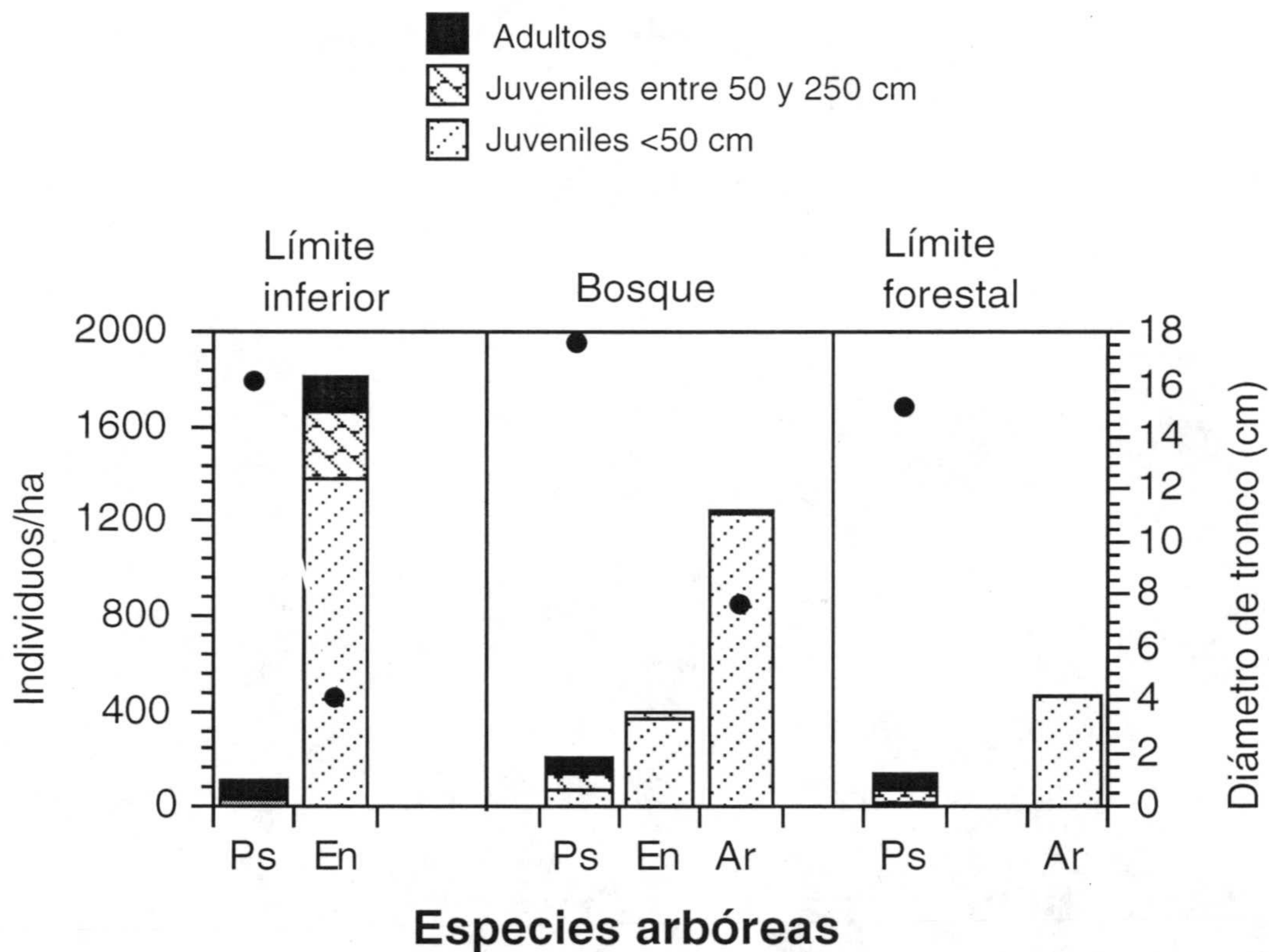
La especie arbórea más frecuente en el límite inferior fue la encina (*Quercus ilex*, 92.6% del total considerando las tres categorías de tamaño, Fig. 9.2), seguida del pino silvestre (6.4%). No obstante, la densidad de adultos no difirió entre especies (prueba de Mann-Whitney,  $U=29.00$ ,  $n=20$ ,  $p=0.11$ ; Fig. 9.2), si bien los individuos de pino fueron mucho más grandes (mayor diámetro de tronco; prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2=82.85$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.0001$ , Fig. 9.2; las encinas raramente superaban 5 cm de diámetro). Los juveniles de encina fueron tremendamente más abundantes que los de pino (Fig. 9.2; prueba de Mann-Whitney para densidad:  $U=3.50$ ,  $p=0.0004$ ,  $n=20$ ), presentando la encina un índice de regeneración de 11 frente a 0.4 del pino.

En el bosque las especies arbóreas más frecuentes fueron el arce (64.5% del total de individuos considerando las tres categorías de tamaño), seguida de encina (20.3%) y pino silvestre (10.9%). El pino silvestre fue la especie con mayor densidad de adultos (86.4% del total, Fig. 9.2), siendo inferior la de arce (11.4%) y muy baja la de encina (prueba de Mann-Whitney para densidad:  $U=12.00$ ,  $n=20$ ,  $p=0.003$ ; encina excluida del análisis). La mayor densidad de juveniles entre 50 y 250 cm correspondió de nuevo al pino silvestre (69.9%), seguido de encina (22.6%) y arce (7.5%; prueba de Kruskal-Wallis,  $H=15.46$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.0003$ ; Fig. 9.2). Sin embargo, el patrón de densidad de juveniles menores de 50 cm fue drásticamente distinto, siendo mínima en pino (4.2% del total), intermedia en encina (22.2%) y máxima en arce (73.6%; prueba de Kruskal-Wallis para densidad,  $H=7.43$ ,



gl=2, p=0.02; Fig. 9.2), resultando un índice de regeneración de 1.8 para el pino y de 124 para el arce.

En el límite forestal el pino silvestre fue prácticamente la única especie con individuos adultos; todos los juveniles entre 50 y 250 cm fueron también de pino (Fig. 9.2). No obstante, la mayor densidad de juveniles menores de 50 cm correspondió al arce (93.9% frente al 4.3% de pino; prueba de Mann-Whitney para densidad, U=27.00, n=20, p<0.05; Fig. 9.1). El índice de regeneración para el pino silvestre fue de 0.9. Para el arce no se calculó dado el bajo número de adultos, aunque es destacable el mayor número de plántulas en relación al pino silvestre.



**Figura 9.2.-** Densidad de adultos y juveniles en las parcelas establecidos en Barranco del Espinar. El punto indica la mediana del diámetro de tronco de los individuos adultos (aquellos con más de 250 cm de altura). Ps = pino silvestre; En = encina; Ar = arce.

### Boleta

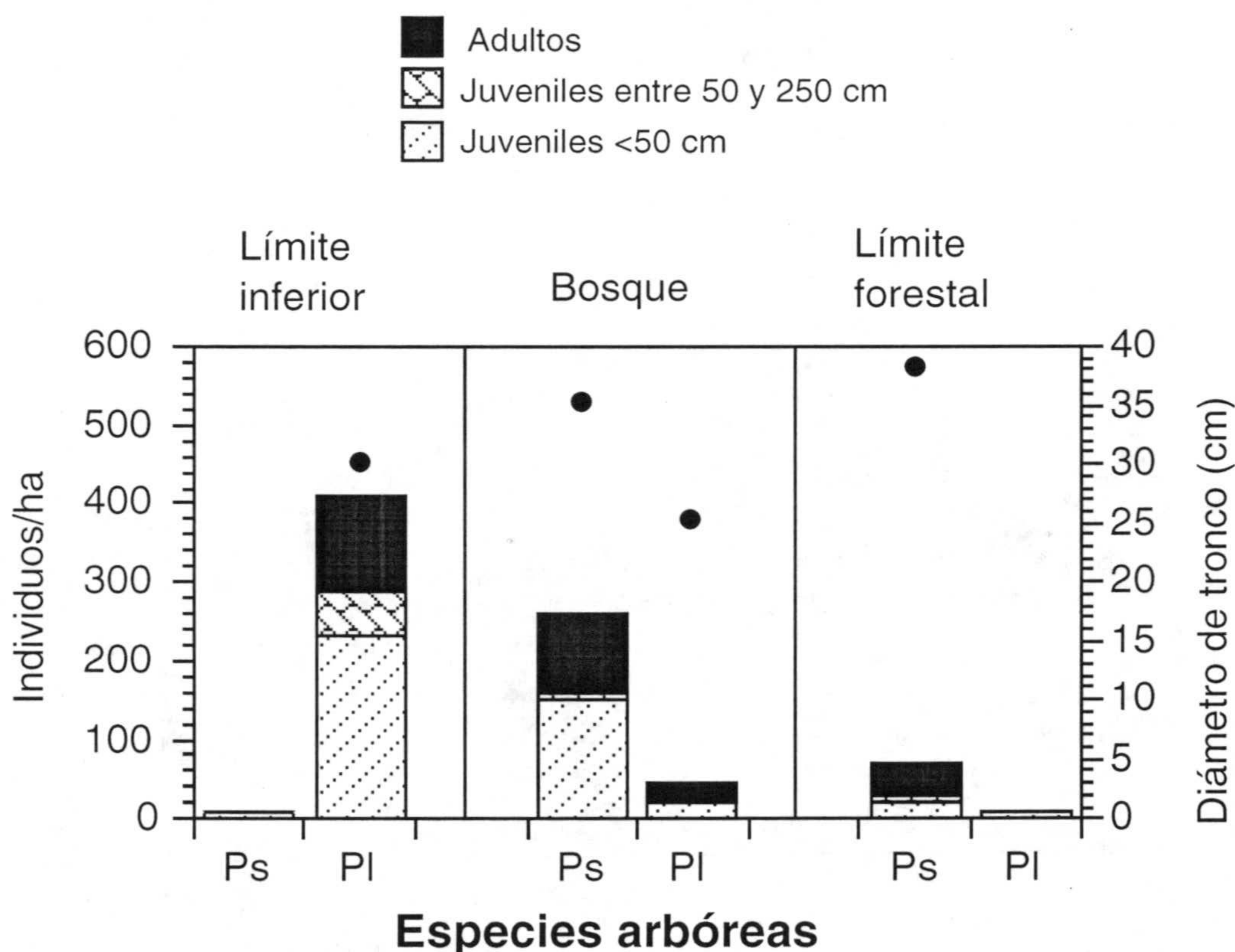
La parcela de límite inferior y la de bosque presentaron los mayores valores de densidad de adultos (125 y 127 individuos/ha, Fig. 9.3) y la del límite superior la menor densidad (43/ha; prueba de Kruskal-Wallis: H=11.82, gl=2, p=0.003).

En el límite inferior la especie arbórea dominante fue el pino laricio (94.7% considerando todas las categorías de tamaño simultáneamente) que presentó un índice de regeneración de 2.4; el pino silvestre apareció en muy baja proporción (Fig. 9.3).



En el bosque las especies arbóreas presentes fueron el pino silvestre (84.5% del total considerando las tres categorías de tamaño simultáneamente) y el pino laricio (15.1%; prueba de Mann-Whitney,  $U=27.50$ ,  $n=30$ ,  $p=0.0003$ ). La distribución de diámetros de tronco fue distinta entre los adultos de ambas especies (prueba de Kolmogorov-Smirnov,  $\chi^2=16.40$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.0006$ ), presentando el pino silvestre individuos con mayor diámetro (Fig. 9.3). Los índices de regeneración fueron 1.5 para el pino silvestre y 0.8 para el pino laricio.

En el límite forestal la única especie con individuos adultos fue el pino silvestre, con un IR de 0.6; ocasionalmente se encontraron plántulas de pino laricio, si bien su densidad fue baja (10 individuos/ha; Fig 9.3).



**Figura 9.3.-** Densidad de adultos y juveniles en las parcelas establecidos en Boleta. El punto indica la mediana del diámetro de tronco de los individuos adultos (aquellos con más de 250 cm de altura). Ps = pino silvestre; Pl = pino laricio.

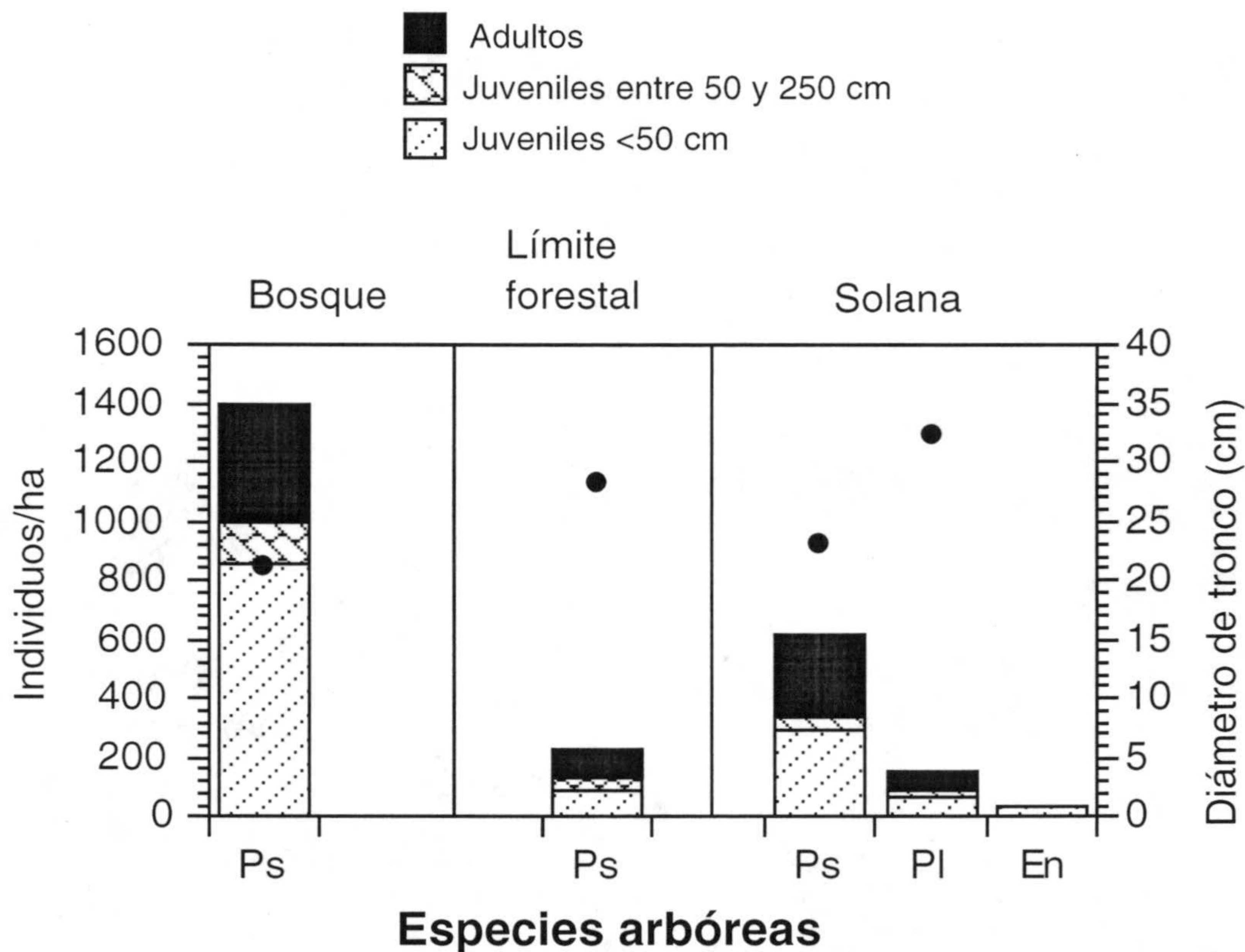
#### Fonfría

La mayor densidad de árboles adultos se presentó en el bosque (403 individuos/ha), seguida de solana (325/ha) y límite forestal (92/ha, todas las especies consideradas simultáneamente; prueba de Kruskal-Wallis,  $H=24.99$ ,  $gl=2$ ,  $p<0.0001$ ; Fig. 9.4).



La especie más abundante en el bosque fue el pino silvestre (99.3%, Fig. 9.4), con un IR de 2.5. En el límite forestal el pino silvestre fue la única especie arbórea presente, con un IR de 1.5 (Fig. 9.4).

Las especies arbóreas más abundantes en la solana fueron el pino silvestre (78.1% considerando las tres categorías de tamaño simultáneamente), pino laricio (16.8%) y encina (4.4%). El pino silvestre fue el que presentó mayor densidad de adultos (prueba de Mann-Whitney,  $U=20.00$ ,  $n=30$ ,  $p=0.0001$ ; encina excluida del análisis; Fig. 9.4). El IR fue de 1.2 para el pino silvestre y de 2.0 para el pino laricio.



**Figura 9.4.-** Densidad de adultos y juveniles en las parcelas establecidos en Fonfría. El punto indica la mediana del diámetro de tronco de los individuos adultos (aquellos con más de 250 cm de altura). Ps = pino silvestre; Pl = pino laricio; En = encina.

### 9.3.2.- Distribución de juveniles bajo las copas de individuos adultos

#### *Barranco del Espinar*

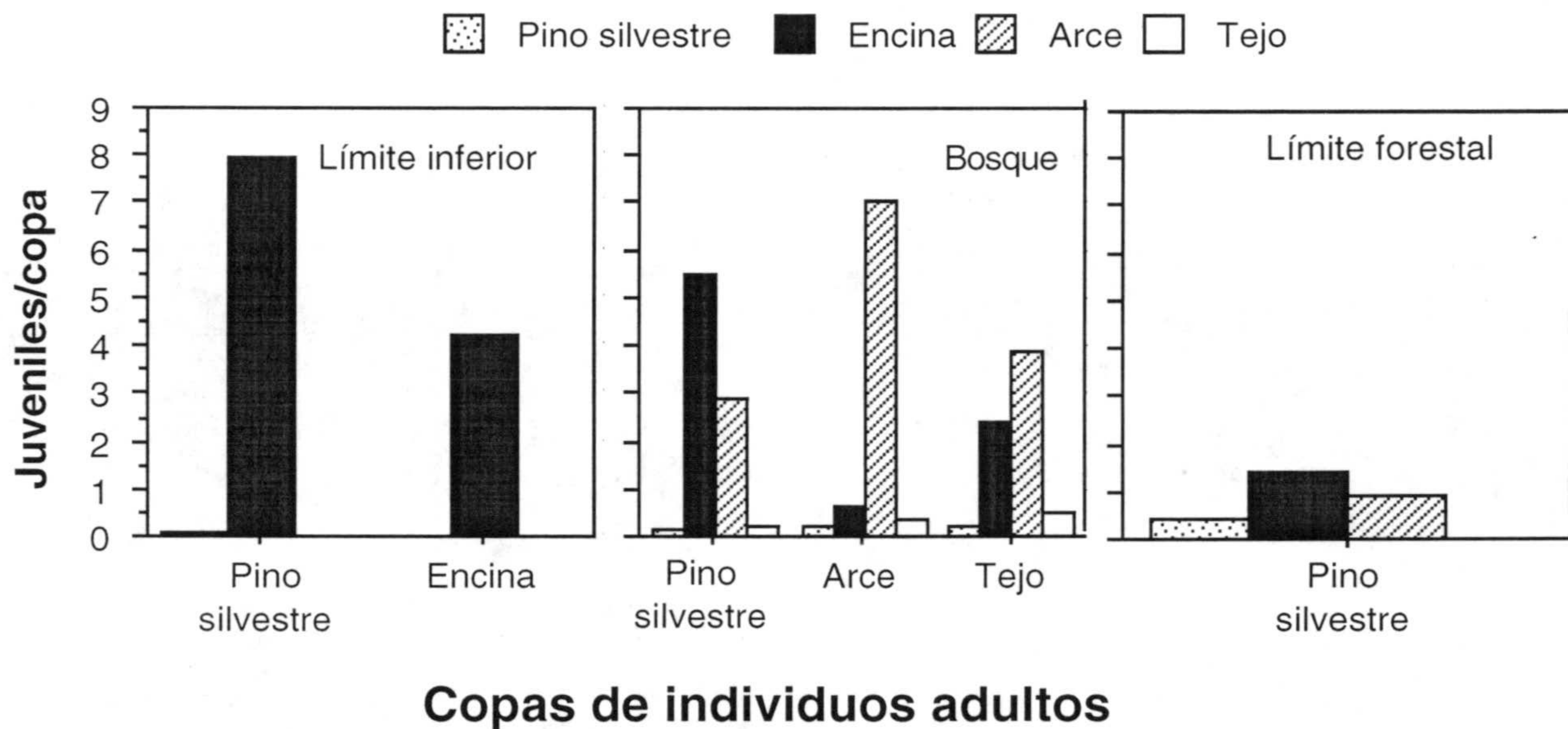
Los juveniles encontrados bajo las copas de individuos adultos fueron distintos dependiendo de la parcela de estudio. Así, en el límite inferior del Barranco del Espinar prácticamente todos los individuos encontrados bajo la copa de árboles adultos fueron encinas (323 frente a 3 individuos de pino silvestre, Fig. 9.5), y éstas tuvieron una altura media de  $127 \pm 6$  cm (Fig. 9.8).



En el bosque los juveniles más abundantes bajo la copa de árboles adultos fueron los de encina y arce (pruebas de Kruskal-Wallis:  $H=61.72$ ,  $p<0.0001$  para individuos bajo pino silvestre;  $H=20.89$ ,  $p=0.0001$  para individuos bajo tejo;  $H=7.50$ ,  $p=0.058$  para individuos bajo arce;  $gl=3$  en todos los casos, Fig. 9.5).

En el límite forestal no hubo diferencias significativas entre especies en la densidad de juveniles encontrados bajo la copa de individuos adultos de pino silvestre (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=4.01$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.13$ ). En cualquier caso, el número de juveniles por adulto disminuyó considerablemente respecto a las otras parcelas (Fig. 9.5).

La altura de los juveniles fue diferente entre especies, siendo los de arce y encina los de menor tamaño (Anovas de 1 vía:  $F=77.30$ ,  $gl=2$ ,  $455$ ,  $p<0.0001$  para bosque;  $F=4.44$ ,  $gl=2$ ,  $59$ ,  $p=0.02$  para el límite forestal; Fig. 9.8).



**Figura 9.5.-** Densidad de juveniles encontrada bajo la copa de individuos adultos de las especies arbóreas más frecuentes en Barranco del Espinar (juveniles/copa).

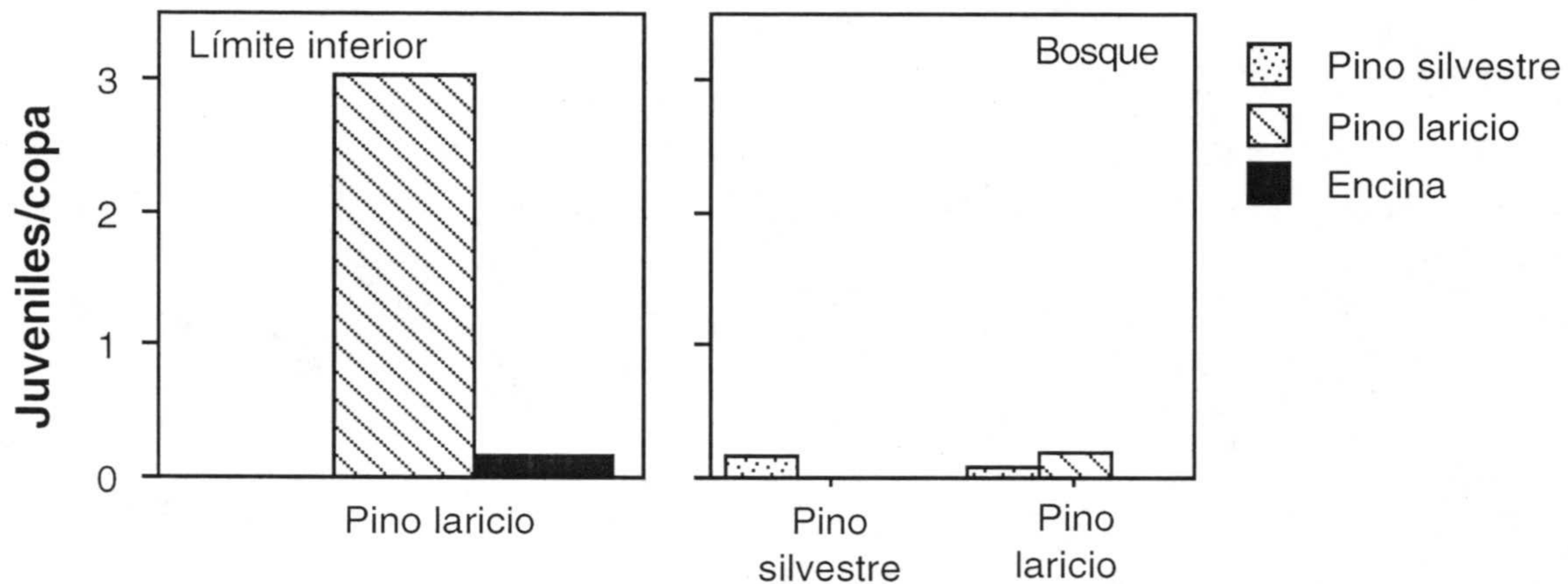
#### Boleta

En la localidad de Boleta el número de juveniles encontrado bajo la copa de los adultos en el límite forestal fue muy bajo ( $< 0.05$  por adulto para cada una de las especies: pino silvestre, pino laricio y encina).

En el límite inferior los juveniles más abundantes bajo las copas de individuos adultos fueron los de pino laricio, mientras que la encina se encontró en muy baja proporción y no hubo ningún individuo de pino silvestre (Fig. 9.6, prueba de Mann-Whitney para densidad,  $Z=4.22$ ,  $n=64$ ,  $p<0.0001$ ).



En el bosque los juveniles encontrados bajo la copa de pinos silvestres fueron siempre de pino silvestre (Fig. 9.6); bajo la copa de los pinos laricios se encontraron tanto pinos silvestre como laricios, no existiendo diferencias significativas en la densidad (prueba de Mann-Whitney,  $Z=0.50$ ,  $n=50$ ,  $p=0.61$ ). En cualquier caso, el número de juveniles por copa en la parcela de bosque fue en conjunto muy bajo (inferior a 1, Fig. 9.6).



### Copas de individuos adultos

**Figura 9.6.-** Densidad de juveniles encontrada bajo la copa de individuos adultos de las especies arbóreas más frecuentes en Boleta (juveniles/copa). Los datos de la parcela de límite forestal no se representan por tener muy baja densidad (ver texto).

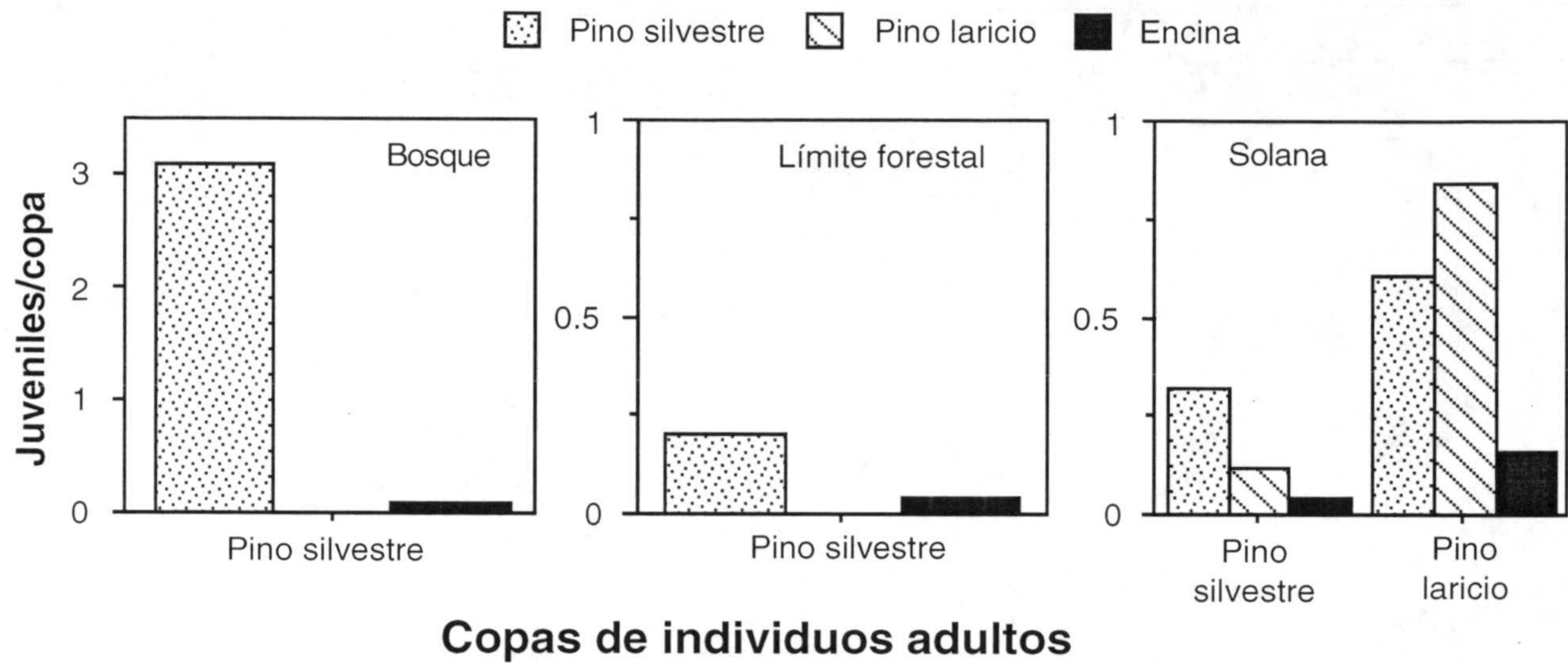
#### Fonfría

En la localidad de Fonfría las especies encontradas bajo las copas de los adultos en la ladera de umbría fueron pino silvestre y encina, siendo los juveniles de pino silvestre los más abundantes tanto en el bosque como en el límite forestal (Fig. 9.7; prueba de Mann-Whitney:  $Z=4.89$ ,  $n=50$ ,  $p<0.0001$  para bosque;  $Z=1.72$ ,  $n=50$ ,  $p=0.08$  para límite superior); en el límite superior la densidad de individuos bajo las copas fue no obstante muy baja ( $<0.5$  por copa, Fig. 9.7).

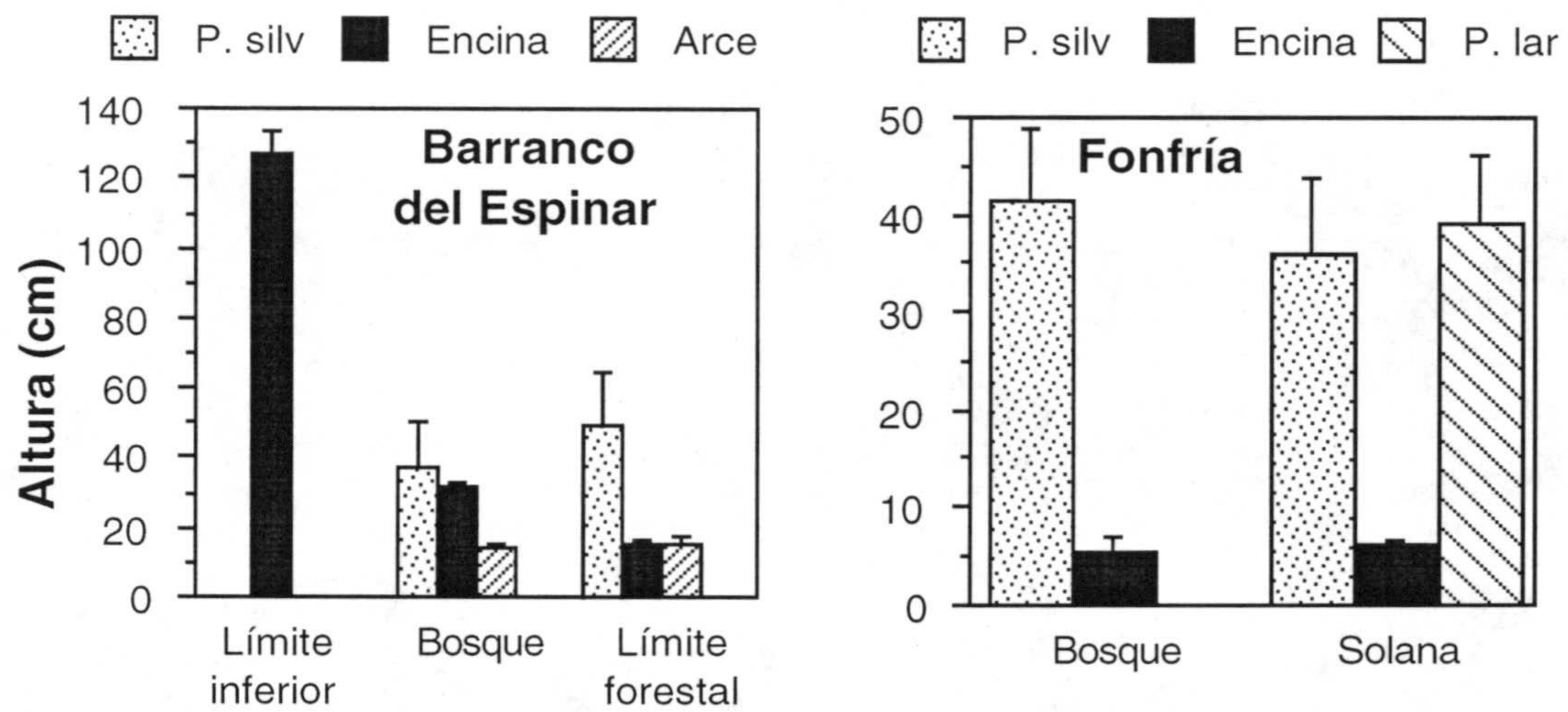
En la solana las especies encontradas bajo las copas de adultos fueron pino silvestre, pino laricio y encina. Bajo las copas de pino silvestre los juveniles más frecuentes fueron los de pino silvestre (Fig. 9.7; prueba de Kruskal-Wallis,  $gl=2$ ,  $H=5.16$ ,  $p=0.08$ ). Bajo las copas de pino laricio los individuos más frecuentes fueron los de pino laricio (Fig. 9.7), si bien no hubo diferencias significativas (prueba de Kruskal-Wallis,  $H=2.24$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.33$ ).

La altura de los juveniles fue diferente entre especies, siendo los de encina los de menor tamaño (bosque: prueba de Mann-Whitney,  $U=12.00$ ,  $n=79$ ,  $p=0.04$ ; solana: prueba de Kruskal-Wallis,  $H=13.27$ ,  $gl=2$ ,  $p=0.001$ ; Fig. 9.8).





**Figura 9.7.-** Densidad de juveniles encontrada bajo la copa de individuos adultos de las especies arbóreas más frecuentes en Fonfría (juveniles/copa).

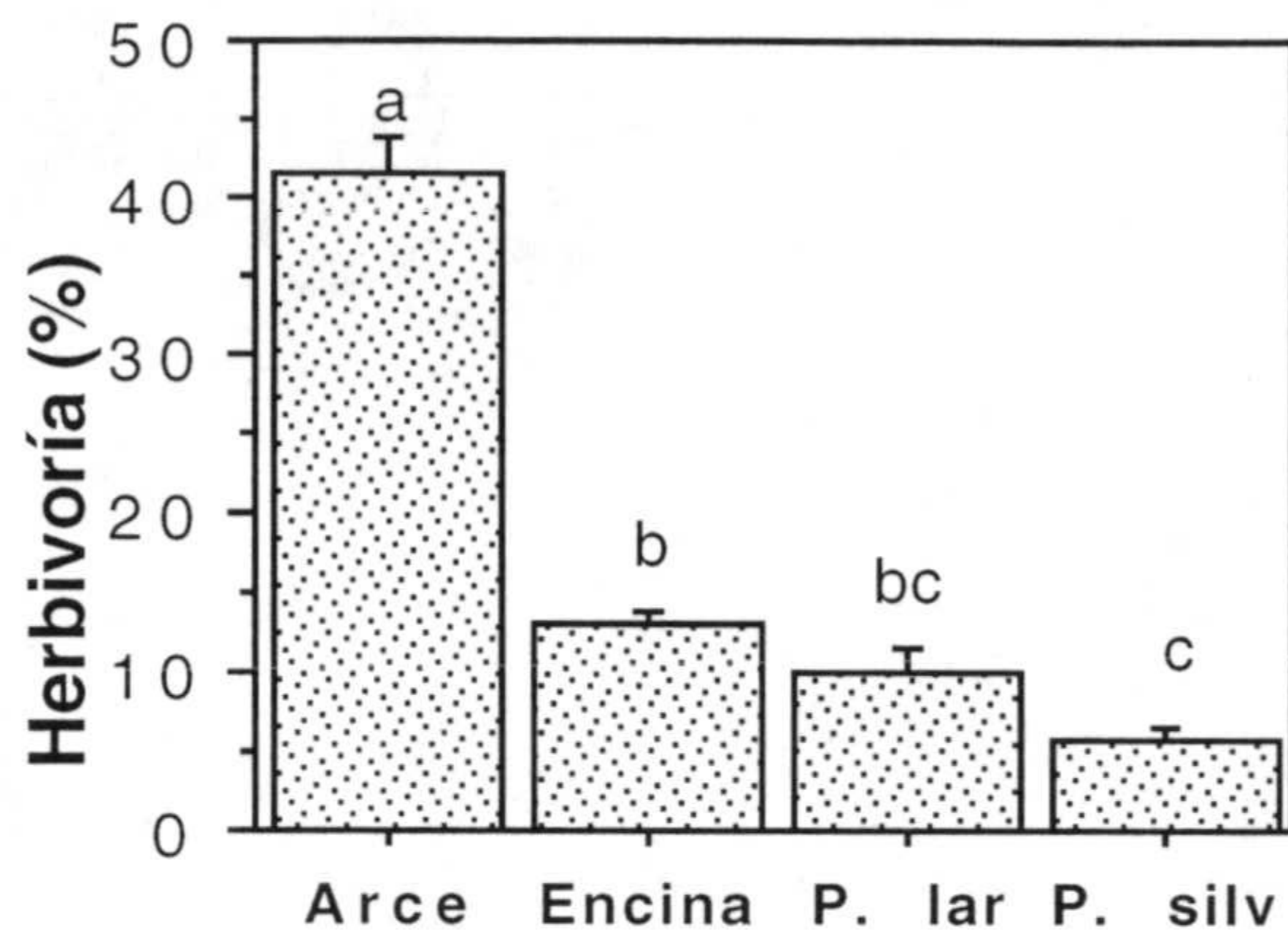


**Figura 9.8.-** Altura de los juveniles encontrados bajo las copas de individuos adultos (todos los adultos considerados simultáneamente). La localidad de Boleta no se incluye dado el bajo número de juveniles encontrado. P. silv = pino silvestre; P. lar. = pino laricio.

### 9.3.3.- Herbivoría

La herbivoría sufrida por las plantas comprendidas entre 10 y 150 cm de altura fue distinta entre especies (Anova de 1 vía,  $F=117.39$ ,  $gl=3$ ,  $1310$ ,  $p<0.0001$ ), siendo el arce la especie más consumida (Fig. 9.9).





**Figura 9.9.-** Porcentaje de herbivoría (brotos consumidos respecto a brotes totales) sufrido por los individuos comprendidos entre 10 y 150 cm de altura. Se han unido los datos de los transectos de 50x2 y los de muestreos de juveniles bajo copas de adultos. Hay diferencias significativas entre especies (Anova con datos transformados,  $F=103.14$ ,  $gl=3$ ,  $1201$ ,  $p<0.0001$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies a  $p<0.05$  según prueba de Bonferroni/Dunn.

#### 9.4.- DISCUSION

Los resultados muestran que la dinámica de regeneración está sufriendo marcados desfases entre cotas altitudinales, de modo que los pinares de pino silvestre están acusando un retroceso en las cotas altitudinales inferiores y exposición de solana, zonas que presumiblemente tienen temperaturas más altas y sequía más intensa y, por tanto, con características mediterráneas más marcadas.

Así, la regeneración del pinar en el límite inferior del Barranco del Espinar (1550 m snm) es prácticamente inexistente, estando abocado a la extinción en un futuro inmediato y al reemplazamiento, ya casi un hecho, por el encinar, que presenta gran cantidad de juveniles y de adultos de corta edad. Por otra parte, en el bosque (1750 m snm) el banco de juveniles menores de 50 cm de altura es tremendamente mayor para encina y arce que para pino silvestre. En este caso, no obstante, el pino silvestre presenta el mayor porcentaje de individuos adultos. Cabe así esperar, salvo que otros factores como la herbivoría intervengan (ver abajo), una sustitución del pinar por estos planifolios en un futuro algo más lejano que en la cota inferior. Igualmente, en el límite forestal (1900 m snm) se repite *grosso modo* este esquema, con pino silvestre siendo la única especie con adultos pero presentando el arce, con mucho, la mayor densidad de juveniles menores de 50 cm de altura.

En la localidad de Boleta el pino silvestre no tiene relevancia alguna en el seno del bosque de pino laricio (1900 m snm), que constituye su límite inferior, y no podrá por tanto implantarse en esta cota. En la cota inmediatamente superior (el bosque de pino silvestre, 2000 m snm), es la especie dominante, pero en esta parcela también hay individuos de pino laricio, tanto juveniles como adultos; además, los adultos de laricio muestran un diámetro de tronco inferior a los de pino silvestre, lo que podría indicar una colonización relativamente reciente (Fig. 9.2). En el límite forestal (2150 m snm), todos los adultos son de pino silvestre, pero hay también una pequeña proporción de juveniles de pino laricio menores de



50 cm de altura. Por tanto, mientras que el pino laricio podría potencialmente ascender en altura, el pino silvestre no podrá instalarse en cotas inferiores.

En la umbría de Fonfría es donde el bosque de pino silvestre presenta el mejor estado, con la mayor densidad de pies y la menor densidad de otras especies (sólo hay adultos de pino silvestre). Probablemente la umbría de este valle presente las menores temperaturas de todas las localidades de estudio, pues a pesar de estar a una altitud similar a la de Boleta tiene una orientación y pendientes que reducen la radiación recibida; de hecho, la acumulación y persistencia de la nieve durante el invierno es mayor que en Boleta (observación personal). Por el contrario, en la solana de Fonfría, donde la temperatura debe ser mayor y la sequía estival más marcada, coexisten las dos especies de pino y, aunque el silvestre es más abundante, el laricio muestra gran capacidad de regeneración.

En consecuencia, aunque los patrones de regeneración son diferentes entre las distintas localidades, en todas ellas se aprecia una variación con la altitud o la exposición. Las razones de estas pautas de regeneración pueden buscarse en la interacción de estas especies arbóreas con animales que modulan la sucesión y, sobre todo, en las condiciones climáticas actuales.

#### *Influencia de los dispersantes de semillas (arrendajo) en la dinámica de sucesión.*

El patrón de reemplazamiento observado puede estar condicionado por cambios recientes en el patrón de colonización de la encina. Esta especie se está introduciendo en la práctica totalidad de las parcelas muestreadas, aunque sea en baja proporción (datos mostrados sólo para las localidades donde eran más abundantes). Además, es destacable que, con la salvedad de la parcela de límite inferior de Barranco del Espinar, en todas las demás se cumple que 1) no hay adultos dentro de las parcelas de estudio que puedan servir como fuente de semillas, 2) se trata siempre de individuos jóvenes y 3) las mayores concentraciones se dan bajo la copa de otros árboles adultos (que suelen ser pinos), de modo que casi se puede establecer que en localidades como el bosque de Barranco del Espinar no hay pino sin sus correspondientes plántulas de encina asociadas.

Esta disposición podría responder a la actividad de los arrendajos (*Garrulus glandarius*), comunes en las localidades de estudio. Este ave tiene el hábito de almacenar frutos (frecuentemente de fagáceas), transportándolos a distancias considerables (incluso centenares de metros) y enterrándolos individualmente a poca profundidad, para consumirlos posteriormente durante el invierno. Parte de estos frutos son luego olvidados o perdidos, y en consecuencia el arrendajo actúa como dispersante, favoreciendo la colonización de nuevas áreas por las especies de las que se alimenta (Bossema 1979, Kollmann y Schill 1996 y



referencias allí citadas). Además, comúnmente escogen hitos como postes o árboles para enterrar las semillas en sus proximidades, presumiblemente con objeto de encontrarlas posteriormente (Bossema 1979). Por otra parte, durante el invierno la nieve es más escasa o está ausente bajo la copa de los pinos en relación a las áreas circundantes, lo que determinará igualmente una preferencia por enterrar las bellotas próximas al tronco.

Dado que la encina está presente en zonas próximas a los pinares es de suponer que el transporte de bellotas por el arrendajo, con la consecuente emergencia de plántulas de encina en el seno de los pinares, haya ocurrido continuamente. Por alguna razón, estas encinas debieron tener limitado su crecimiento, de modo que no llegaban a constituirse como adultos, ya que no hay restos de su posible existencia en las últimas decenas de años (ausencia de pies aislados y de tocones). Una imposibilidad para que las plántulas de encina continúen su desarrollo por falta de luz (tal y como se ha constatado cuando crecen bajo doseles densos, Espelta et al. 1995) debe descartarse en este caso ya que la mayor parte de las plántulas mostraban un aspecto vigoroso, y la disminución de radiación proporcionada por pinos aislados es improbable que pueda afectar negativamente a su desarrollo (antes aun, puede que le favorezca al reducir el efecto de la sequía y las altas radiaciones, ver capítulo 5). Además, se pueden encontrar encinas fuera de la copa de los pinos, con el mismo aspecto y tamaño. Quizás esta carencia de reclutamiento en décadas anteriores podría estar relacionada con unas condiciones climáticas más húmedas y frías, reinantes al menos durante la primera mitad del siglo XX y muy probablemente con anterioridad (ver abajo). Esto perjudicaría el desarrollo de las encinas en favor del pino silvestre, especie que crece mejor en climas más fríos y húmedos (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971).

#### *Influencia de los herbívoros ungulados en la dinámica de sucesión*

Los herbívoros pueden tener un profundo efecto en el ciclo de regeneración de las plantas afectando a distintos estados del reclutamiento de las especies (Edwards y Gillman 1987). En este sentido, la herbivoría por ungulados parece ser clave para determinar el papel del arce en la dinámica de sustitución de algunos de los pinares de pino silvestre. Esta especie es poco abundante en los pinares de Sierra de Baza. En Sierra Nevada, sin embargo, es muy frecuente en el seno del pinar, con índices de regeneración muy superiores a los del pino. No obstante, el porcentaje de herbivoría sufrido es tremendamente superior al encontrado en el resto de las especies arbóreas, siendo evidentemente una planta muy palatable (Fig. 9.9). De hecho, esta preferencia por el arce se constata al observar que los individuos son buscados por el ganado hasta en los emplazamientos más recónditos (por ejemplo, bajo la protección de espinosas), y que los juveniles existentes están muy ramoneados, pudiendo envejecer con



forma achaparrada pero sin entrar en fase reproductora y sin superar dos palmos de altura. El mayor consumo de arce (e incluso de encina) frente al pino silvestre explica que los juveniles de aquellos sean de menor tamaño que los de pino (Fig. 9.8).

El arce es por tanto una especie cuyo reclutamiento está limitado claramente por los ungulados. Si la presión de herbivoría fuese marcadamente inferior a la actual, y teniendo en cuenta la elevada tasa de crecimiento de esta especie, tal vez se produciría un reclutamiento intenso de adultos de arce, lo que cambiaría profundamente la composición del bosque. Por tanto, es probable que los ungulados canalicen la dinámica de sucesión hacia un sentido distinto del esperable según el banco de juveniles en el bosque y límite forestal del Barranco del Espinar, tal y como se ha puesto de manifiesto para otros sistemas donde la acción de los ungulados condiciona las especies arbóreas que se establecerán como adultos en el bosque (Latham y Blackstock 1998, Ritchie et al. 1998, Miller y Halpern 1998, Suominen et al. 1999).

Aunque la verificación de este supuesto para nuestro sistema de estudio necesitaría el seguimiento de la evolución del bosque en parcelas acotadas a los herbívoros, es muy probable que sea cierto apoyándose en los resultados y en el aspecto que presentan los arces. De este modo, se da la paradoja de que la herbivoría afecta negativamente al crecimiento de los juveniles de pino silvestre, como se vio en el capítulo 7, pero por otra parte podría ayudar a mantener el pinar al impedir el reclutamiento de otra especie, el arce. No obstante, podemos hipotetizar que, dada la especial preferencia del arce por parte de los ungulados, es probable que una disminución considerable de las poblaciones de herbívoros mantuviese aún unos altos niveles de herbivoría para esta especie, mientras que la presión de herbivoría sobre el pino silvestre podría reducirse. De este modo, un nivel moderado de herbivoría podría ser beneficioso para el pino silvestre a pesar de que ocasione un retraso en su crecimiento (ver, por ejemplo, Belsky y Blumenthal 1997, Rohner y Ward 1999 para otras especies).

#### *Dinámica de sucesión y perturbaciones: potencial de regeneración de las poblaciones*

La dinámica de sucesión puede ser alterada por perturbaciones puntuales de gran magnitud que produzcan un cambio brusco en las condiciones ambientales (Pickett y White 1985). En este sentido, el fuego es una perturbación a gran escala frecuente en los ecosistemas mediterráneos (Trabaud 1981, Whelan 1995). Se estima que la frecuencia de aparición natural en nuestra región es, para un área determinada, de un incendio cada 230 años (López-Soria y Castell 1992), y la frecuencia real de aparición, debido a causas antrópicas, puede ser muy superior. Por tanto, los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza podrían verse afectados por un incendio si consideramos una escala temporal amplia.



La vegetación mediterránea presenta un conjunto de adaptaciones que le confieren capacidad de regeneración ante perturbaciones como el fuego o la sequía, tales como capacidad de rebrote o la estimulación de la germinación con el calor intenso (Trabaud 1981, Keeley 1991, Whelan 1995). Sin embargo, el pino silvestre carece de estos rasgos, ya que no se reproduce vegetativamente, siendo totalmente dependiente de la reproducción sexual para la regeneración (Ceballos y Ruíz de la Torre 1972, Zasada et al. 1992). Por otra parte, sus semillas no tienen dormición (capítulo 4), germinando en el mismo año de la dispersión tan pronto como encuentran condiciones apropiadas de humedad y temperatura, por lo que no se forma un banco de semillas que pueda tamponar temporalmente el efecto de una perturbación. Además, las semillas tampoco sobreviven a las altas temperaturas registradas en el suelo durante un incendio (Escudero et al. 1997). Finalmente, la supervivencia de las plántulas en estas montañas mediterráneas está muy afectada por la sequía estival, y es muy dependiente de la existencia de matorrales que amortigüen las condiciones de insolación, temperatura y humedad.

Este conjunto de circunstancias aumentan la amenaza de desaparición de los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza bajo las actuales condiciones climáticas, ya que en caso de aparición de una perturbación como el fuego es muy probable que se produjese una recolonización por parte de especies mediterráneas, más resistentes a la sequía y/o con capacidad de rebrote, tales como el pino laricio o la encina, especialmente si, como en el caso de la encina, presentan además un sistema de dispersión como el ofrecido por el arrendajo. La eventualidad de un incendio, suceso muy probable en la región mediterránea en una escala de tiempo amplia, podría así suponer la reducción, o incluso extinción, de estos pinares de pino silvestre, ya de por sí de extensión muy reducida. Tal es el caso, por ejemplo, de la Loma de los Panaderos (en el área del Trevenque), localidad que presentaba un bosque de pino silvestre que no se ha regenerado tras un incendio ocurrido hace ya 17 años.

Perturbaciones de este tipo podrían igualmente haber contribuido a la disminución de unas poblaciones hipotéticamente mayores durante el Holoceno. Así, el declive progresivo de las masas de pinares del sur peninsular desde mediados del interglaciar (ver capítulo 1) puede deberse tanto a factores climáticos como al hombre, que desde hace milenios pudo favorecer con su actividad (recolección de madera, fuegos, cultivos) la desaparición de bosques de pino silvestre (que no rebrota ni forma banco de semillas que amortigüe el efecto de las perturbaciones) frente a quercíneas rebrotadoras (ver Carrión y Dupre 1996, Rojo y Montero 1996, Escudero et al. 1997). Bajo estas circunstancias, es muy probable que un pinar desaparezca sin dejar ni rastro de su anterior existencia. En este sentido, tanto Willkomm (1882), como Voigt (1889), ya denunciaban un declive de las poblaciones de pino



silvestre del área del Trevenque por la actividad humana, e indicaban que la extensión de los pinares fue mayor en el pasado.

En definitiva, las condiciones climáticas actuales, caracterizadas por una sequía estival muy limitante para la supervivencia de las plántulas de pino silvestre en estas localidades, hace que esta especie tenga pocas probabilidades de supervivencia ante una perturbación que, como el fuego, tiene una alta probabilidad de ocurrir en la montaña mediterránea al considerar una escala de tiempo moderadamente amplia.

*Dinámica de sucesión y cambio climático: regeneración de las poblaciones bajo condiciones futuras*

La variación de la dinámica de sucesión con la altitud o la exposición podrían estar relacionadas con la actividad de dispersantes y herbívoros. Sin embargo, el motor último de esta dinámica reside en las condiciones climáticas reinantes, factor fundamental en la determinación de la distribución de las especies vegetales (Woodward 1990, Pigott 1992, Silvertown y Lovett-Doust 1993, Bennett 1997).

Hace unos 12-13000 años, y motivado por un cambio en las condiciones climáticas, se inició un declive progresivo de las masas de coníferas en el sur de Europa y, del mismo modo, debió ocurrir una disminución de lo que debieron ser mayores extensiones de bosques de pino silvestre en el sur peninsular (capítulo 1). No obstante, durante el presente siglo se ha constatado un cambio climático particularmente rápido --motivado en gran medida por causas antrópicas-- caracterizado por un aumento generalizado de las temperaturas (IPCC 1996, Bush 1997) y, para el caso del SE peninsular, un descenso de las precipitaciones al tiempo que un incremento de su irregularidad (Benavente et al. 1986, Rodríguez et al. 1996). A pesar de que sólo existen datos desde la segunda mitad del siglo XX, podemos suponer que incluso dentro de este siglo o finales del XIX las precipitaciones en las Cordilleras Béticas fuesen mayores y, fundamentalmente, las temperaturas algo inferiores a las actuales, lo que puede inferirse a partir de escritos que relatan una Sierra Nevada con nieves perpetuas, donde los neveros no desaparecían en todo el año y se podían ver pequeños circos glaciares (e.g. Madoz 1845-1850, Boissier 1839-1845, Willkomm 1882, Brenan 1957, Titos 1997).

Este cambio reciente de las condiciones climáticas ha debido permitir el ascenso altitudinal de táxones mediterráneos como la encina o el pino laricio, que constituyen formaciones boscosas en cotas inferiores y colindantes a las ocupadas por el pinar, mientras que perjudican al pino silvestre, más resistente al frío y con mayores requerimientos de humedad (Ceballos y Ruiz de la Torre 1971). De hecho, el retroceso actual de los bosques de



coníferas en su límite sur de distribución (lo que se asemeja de algún modo al límite inferior en un gradiente altitudinal) se ha atribuido tanto al aumento de las temperaturas como al descenso de la humedad edáfica originado por la confluencia de menores precipitaciones y mayores temperaturas (Hamburg y Cogbill 1988, Hogg 1994). En Sierra Nevada esto podría acarrear un desplazamiento futuro de todo el sistema hacia cotas superiores hoy día no colonizadas; no obstante, las dificultades de colonización de nuevas áreas, expuestas en el capítulo 7, hacen remota esta posibilidad. En Sierra de Baza, por el contrario, el pino silvestre ocupa ya las cimas de los calares, con lo que un desplazamiento altitudinal de todo el sistema no sería posible.

Es imposible predecir con exactitud cuál será la composición futura de estos bosques, ya que está sometida a multitud de factores interaccionantes que pueden favorecer o impedir alternativamente su regeneración. De hecho, durante el presente interglaciar se han sucedido episodios de condiciones climáticas favorables y desfavorables para la regeneración de bosques de coníferas (e.g. Ågren y Zackrisson 1990, Foster y Zebryk 1993, Zackrisson et al. 1995), lo que muy probablemente habrá ocurrido de forma similar en los bosques de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza. Sin embargo, las condiciones climáticas predecibles para el siglo XXI en la cuenca mediterránea son aún más drásticas que las actuales, con un aumento de la temperatura, descenso de las precipitaciones e incremento de su irregularidad (IPCC 1996, Karl et al. 1997), lo que se traduce en un incremento de la mediterraneidad del clima en general y de la sequía estival en particular. Teniendo en cuenta las limitaciones para el reclutamiento expuestas a lo largo de esta memoria para el pino silvestre (con escaso número de semillas disponibles para la germinación, altas tasas de mortalidad de plántulas por sequía estival, baja tasa de crecimiento y escasa probabilidad de expansión a nuevas áreas), estas condiciones climáticas pueden suponer una disminución de la extensión de estos pinares, que serían reemplazados en sus cotas inferiores por especies mediterráneas mejor adaptadas al nuevo escenario, del mismo modo que en localidades del centro y norte de Europa los pinares de pino silvestre están siendo reemplazados por planifolios que encuentran mejores condiciones para su supervivencia con el incremento de la temperatura (Andrzejczyk y Brzeziecki 1995). Ante este panorama, la conservación de los últimos bosques de pino silvestre del sur peninsular requiere planes de gestión que garanticen su regeneración y restauración bajo las actuales condiciones ecológicas mediterráneas.



## CONCLUSIONES

Las conclusiones más importantes del presente trabajo son las siguientes:

1.- Los bosques naturales de pino silvestre de Sierra Nevada y Sierra de Baza muestran una producción de semillas muy baja en relación a la producción media en bosques septentrionales, lo que en buena parte debe estar influido por la baja densidad de árboles. La dispersión de semillas ocurre fundamentalmente bajo la copa de los árboles productores, llegando sólo una pequeña fracción a otros microhábitats.

2.- La predación de semillas, tanto por predadores predispersivos como postdispersivos, es muy alta, alcanzando en conjunto valores próximos al 100%. El gremio de predadores es muy amplio, comprendiendo diversas aves y un roedor (ratón de campo), y tanto aves como roedores consumen casi todas las semillas. La predación postdispersiva es homogénea en una escala espacial (localidades y microhábitats) y temporal (distintos años). Este conjunto de circunstancias reduce la posibilidad de que las semillas puedan eventualmente escapar a la predación en caso de declive de las poblaciones de algún predador, ya que su actividad sería reemplazada por la de otro predador.

3.- El peso de las semillas es muy constante dentro de árbol, y es una variable determinada en gran medida por la madre de procedencia. El crecimiento de las plántulas se relaciona positivamente con el peso de las semillas. Sin embargo, puesto que el peso está determinado en última instancia por la madre, el crecimiento es por tanto una variable muy vinculada al genotipo materno.

4.- Las semillas no tienen dormición y germinan masivamente y con rapidez cuando las condiciones son adecuadas. Los factores que determinan la germinación son fundamentalmente físicos, dependiendo de la confluencia de niveles adecuados de humedad y temperatura del sustrato, lo que en el campo ocurre a finales de primavera. La emergencia de las plántulas es igualmente elevada. Los factores que la determinan son fundamentalmente la humedad, temperatura y compactación del sustrato. La emergencia de las plántulas es un proceso variable espacialmente, siendo mayor al amparo de los matorrales.

5.- La supervivencia de las plántulas es muy baja (a veces nula), y la sequía estival es la principal causa de mortalidad. La supervivencia es muy variable espacialmente, siendo



máxima al amparo de los matorrales y prácticamente nula en suelo desprovisto de vegetación o bajo la copa de pinos adultos. Los matorrales actúan así de plantas nodriza, proporcionando condiciones microclimáticas apropiadas caracterizadas por una reducción de la radiación incidente, descenso de la temperatura, y aumento de la humedad del sustrato durante el verano. El crecimiento de las plántulas que consiguen establecerse es, no obstante, mayor en suelo abierto. Surge así un conflicto entre supervivencia y crecimiento, de modo que el reclutamiento de nuevas plántulas queda confinado a la protección de los matorrales aun a costa de un menor crecimiento.

6.- La escasa capacidad de dispersión de las semillas, junto con los altos niveles de predación y de mortalidad de plántulas por sequía estival, hacen que la posibilidad de colonización de nuevas áreas más allá de los actuales límites de distribución sea muy reducida.

7.- La tasa de supervivencia de los juveniles es muy alta. Su crecimiento, sin embargo, es muy lento, estando muy limitado por la sequía estival. Los ungulados domésticos y silvestres también reducen el crecimiento de los juveniles al causar la pérdida de los brotes terminales y de la dominancia apical. El impacto de la herbivoría es además variable entre años, siendo mayor en años secos puesto que, al escasear el pasto, los ungulados buscan alimento en otras plantas como el pino.

8.- El uso de los matorrales como plantas nodriza en las repoblaciones forestales es una técnica que favorece el establecimiento de los plantones sin reducir su crecimiento. Ofrece así resultados considerablemente mejores que los obtenidos con las técnicas tradicionales al uso, al tiempo que presenta claras ventajas económicas (reducción de costos) y ecológicas (reducido impacto en el ecosistema).

9.- La regeneración de estas poblaciones de pino silvestre está así particularmente limitada por la disponibilidad de semillas, la supervivencia de las plántulas y el crecimiento de los juveniles. La regeneración requiere por tanto la confluencia simultánea de un conjunto de circunstancias tales como abundante producción de semillas, baja predación y veranos relativamente lluviosos durante 3-5 años seguidos, confluencia que no es frecuente bajo las actuales condiciones climáticas mediterráneas. De hecho, estos bosques están ya sufriendo un retroceso en sus cotas inferiores frente a especies mediterráneas más adaptadas a la sequía estival y a mayores temperaturas, como la encina o el pino laricio.



10.- La conservación de los últimos bosques de pino silvestre del sur peninsular requiere por tanto una gestión que conduzca a paliar en lo posible las causas que limitan la regeneración. Estas actuaciones deben considerar la conservación de los matorrales como elementos indispensables para el reclutamiento de las plántulas, así como planes de gestión y control de la carga ganadera.



## REFERENCIAS

- Aarsen L.W. y Burton S.M. (1990). Maternal effects at four levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. *American Journal of Botany* 77: 1231-1240.
- Acherar M., Lepart J. y Debussche M. (1984). La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Miller) en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica* 5: 179-189
- Ågren J. y Zackrisson O. (1990). Age and size structure of *Pinus sylvestris* populations on mires in central and northern Sweden. *Journal of Ecology* 78: 1049-1062.
- Aguiar M.R. y Sala O.E. (1994) Competition, facilitation, seed distribution, and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70: 26-34.
- Aguilera M.O. y Lauenroth W.K. (1995). Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis*. *Journal of Ecology* 83: 87-97.
- Alcántara J.M. (1998). Dinámica de regeneración natural en el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*). Influencia de factores bióticos, abióticos y de fenotipo. Tesis Doctoral. Universidad de Jaén, Jaén.
- Alonso I. y Hartley S.E. (1998). Effects of nutrient supply, light availability and herbivory on the growth of heather and three competing grass species. *Plant Ecology* 137: 203-212.
- Allen J.R.M., Brandt U., Brauer A., Hubberten H.-W., Huntley B., Keller J., Kraml M., Mackensen A., Mingram J., Negendank J.F.W., Nowaczyc N.R., Oberhansli H., Watts A., Wulff S. y Zolitschka B. (1999). Rapid environmental changes in southern Europe during the last glacial period. *Nature* 400: 740-743.
- Alpert P. y Mooney H.A. (1996). Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio* 122: 83-93.
- Anderson L.J. y Winterton A.J. (1996). Germination as a determinant of seedling distribution among natural substrates in *Picea engelmannii* (Pinaceae) and *Abies lasiocarpa* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 83: 112-117.
- Andrzejczyk T. y Brzeziecki B. (1995). The structure and dynamics of old-growth *Pinus sylvestris* (L.) stands in the Wigry National Park, north-eastern Poland. *Vegetatio* 117: 81-94.
- Antonovics J.A. y Schmitt J. (1986). Paternal and maternal effects on propagule size in *Anthoxanthum odoratum*. *Oecologia* 69: 277-282.
- Aranda G. (1990). Los bosques flotantes. Historia de un roble del siglo XVIII. ICONA, Madrid.
- Archibold O.W. (1995). Ecology of world vegetation. Chapman & Hall, Londres.
- Arista M. (1993). Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Botanica Malacitana* 18: 173-177.
- Arista M. (1994). Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. en su hábitat natural. *Anales Jardín Botánico de Madrid* 51: 193-198.
- Asquith N.M., Wright S.J. y Clauss M.J. (1997). Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Azqueta D. (1999). El valor económico del bosque: sustentabilidad y desarrollo. *Ecosistemas* 3: 22-23.
- Baker K., Richards A.J., Tremeayne M. (1994). Fitness constraints on flower number, seed number and seed size in the dimorphic species *Primula farinosa* L. and *Armeria maritima* (Miller) Willd. *New Phytologist* 128: 563-570.
- Barkman J.J. (1992). Canopies and microclimate of tree species mixtures. Pp. 181-188 en: Cannell M.H.R., Malcolm D.C. y Robertson P.A. (eds.), *The ecology of mixed-species stands of trees*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Barnes P.W. y Archer S. (1999). Tree-shrub interactions in a subtropical savanna parkland: competition or facilitation? *Journal of Vegetation Science* 10: 525-536.



- Bartholomew B. (1970). Bare zone between California shrub and grassland communities: the role of animals. *Science* 170: 1210-1212.
- Bartolomé J., Franch J., Plaixats J. y Seligman N.G. (1998). Diet selection by sheep and goats on Mediterranean heath-woodland range. *Journal of Range Management* 51: 383-391.
- Barton A.M. (1993). Factors controlling plant distributions: drought, competition and fire in montane pines in Arizona. *Ecological Monographs* 63: 367-397.
- Barton A.M. y Teeri J.A. (1993). The ecology of elevational positions in plants: drought resistance in five montane pine species in southeastern Arizona. *American Journal of Botany* 80: 15-25.
- Baskin J.M. y Baskin C.C. (1989). Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology. Pp. 53-66 en: Leck M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. (eds.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego.
- Basra A.S. (ed.) (1994). *Mechanism of plant growth and improved productivity*. Marcel Dekker, Inc, Nueva York.
- Bauer E. (1980). *Los montes de España en la historia*. MAPA, Madrid.
- Bazzaz F.A. (1996). *Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon M., Mortimer M. y Thompson D.J. (1996). *Population ecology. A unified study of animals and plants*, 3ª ed. Blackwell Science, Oxford.
- Belsky A.J. (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922-932.
- Belsky A.J. y Blumenthal D.M. (1997). Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology* 11: 315-327.
- Belsky A.K., Amundson R.G., Duxbury J.M., Riha S.J., Ali A.R. y Mwong S.M. (1989). The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semiarid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26: 1005-1024.
- Benavente J., Frontana J. y Chica M. (1986). Estudio del régimen pluviométrico en la ciudad de Granada durante el período 1902-1983. Pp. 581-588 en: Pulido A. (ed.), *El agua en Andalucía*, vol 2. Universidad de Granada, Granada.
- Benkman C.W. (1993). Adaptation to single resources and the evolution of Crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecological Monographs* 63: 305-325.
- Bennett K.D. (1997). *Ecology and evolution: a pace for life*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennett K.D., Tzedakis P.C. y Willis K.J. (1991). Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-105.
- Bergelson J. y Perry R. (1989). Interspecific competition between seeds: relative planting date and density affect seedling emergence. *Ecology* 70: 1639-1644.
- Bertness M.D. y Callaway R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 191-193.
- Bewley J.D. y Black M. (1994). *Seeds. Physiology of development and germination*, 2ª ed. Plenum Press, Nueva York.
- Bisigato A. y Bertiller M.B. (1999). Seedling emergence and survival in contrasting soil microsites in Patagonian Monte shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 335-342.
- Björkman O. y Powles S.B. (1984). Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161: 490-504.
- Blanca G. y Morales C. (1991). *Flora del parque natural de la Sierra de Baza*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Granada, Granada.
- Blanca G., Cueto M., Martínez-Lirola M.J. y Molero-Mesa J. (1998). Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain). *Biological Conservation* 85: 269-285.



- Blate G.M., Peart D.R. y Leighton M. (1998). Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. *Oikos* 82: 522-538.
- Boissier C.E. (1839-1845). *Voyage botanique dans le midi de l'Espagne pendant l'année 1837*. Paris. [Ed. en español: Fundación Caja de Granada (1995), Granada].
- BOJA (Boletín Oficial de la Junta de Andalucía) (1998). Decreto 31/1998, 35: 3613-3621.
- Boman J.S. y Casper B.B. (1995). Differential postdispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest. *The American Midland Naturalist* 134: 107-116.
- 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.
- Bonneau M. y Souchier B. (1987). *Edafología vol. II. Constituyentes y propiedades del suelo*. Masson, Barcelona.
- Bonser S.P. y Reader R.J. (1998). Species and biomass dependence of an indirect effect of vegetation on seedling recruitment. *Écoscience* 5: 207-212.
- Boratynski A. (1991). Range of natural distribution. Pp. 19-30 en: Giertych M. y Mátyás C. (eds.), *Genetics of Scots pine*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Borchert M.I., Davis F.W., Michaelsen J. y Oyler L.D. (1989). Interactions of factors affecting seedling recruitment of Blue oak (*Quercus douglasii*) in California. *Ecology* 70: 389-404.
- Bossema Y. (1979). Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1-117.
- Bosy J.L. y Reader R.J. (1995). Mechanism underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9: 635-639.
- Bowers M.A. (1993). Influence of herbivorous mammals on an old field plant community years 1-4 after disturbance. *Oikos* 67: 129-141.
- Brenan G. (1957). *South from Granada* [Ed. en español: Tusquets Editores, 2ª ed. (1999), *Al sur de Granada*].
- Breshears D.D., Nyhan J.W., Heil C.E. y Wilcox B.P. (1998). Effects of woody plants on microclimate in a semiarid woodland: soil temperature and evaporation in canopy and intercanopy patches. *International Journal of Plant Science* 159: 1010-1017.
- Briones O., Montaña C. y Ezcurra E. (1998). Competition intensity as a function of resource availability in a semiarid ecosystem. *Oecologia* 116: 365-372.
- 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 multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138: 17-26.
- Brooker R.W. y Callaghan T.V. (1998) The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 196-207.
- Brown J.H. y Heske J.H. (1990). Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- Bruelheide H. y Scheidel U. (1999). Slug herbivory as a limiting factor for the geographical range of *Arnica montana*. *Journal of Ecology* 87: 839-848.
- Buckley D.S., Sharik T.L. e Isebrands J.G. (1998). Regeneration of northern Red oak: positive and negative effects of competitor removal. *Ecology* 79: 65-78.
- Burdon J.J., Wennström A., Müller W.J. y Ericson L. (1994). Spatial patterning in young stands of *Pinus sylvestris* in relation to mortality caused by the snow blight pathogen *Phacidium infestans*. *Oikos* 71: 130-136.
- Burton P.J. y Bazzaz F.A. (1995). Ecophysiological responses of tree seedlings invading different patches of old field vegetation. *Journal of Ecology* 83: 99-112.
- Bush M.B. (1997). *Ecology of a changing planet*. Prentice Hall, Nueva Jersey.



- Caldwell M.M. y Richards J.H. (1989). Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79: 1-5.
- Callaway R.M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Callaway R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway R.M. (1997). Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia* 112: 143-149.
- Callaway R.M. y Pugnaire F.I. (1999). Facilitation in plant communities. Pp 623-648 en: Pugnaire F.I. y Valladares F. (eds.), *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, Nueva York.
- Callaway R.M., Nadkarni N.M. y Mahall, B.E. (1991). Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in central California. *Ecology* 72: 1484-1499.
- Calvo-Irabién L.M. e Islas-Luna A. (1999). Predispersal predation of an understory rainforest herb *Aphelandra aurantica* (Achantaceae) in gaps and mature forest. *American Journal of Botany* 86: 1108-1113.
- Cantor L.F. y Whitham T.G. (1989). Importance of belowground herbivory: Pocket gophers may limit Aspen to rock outcrop refugia. *Ecology* 70: 962-970.
- Capel-Molina J.J. (1981). *Los climas de España*. Oikos-Tau, Barcelona.
- Cardina J., Norquay H.M., Stinner B.R. y McCartney D.A. (1996). Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science* 44: 534-539.
- Carlsson B.A. y Callaghan T.V. (1991) Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology* 79: 973-983.
- Carrión J.S. y M. Dupre (1996). Late Quaternary vegetational history at Navarrés, Eastern Spain. A two core approach. *New Phytologist* 134: 177-191.
- Casper B.B. (1990). Seedling establishment from one- and two-seeded fruits of *Cryptantha flava*: a test of parent-offspring conflict. *The American Naturalist* 136: 167-177.
- Casper B.B. y Jackson R.B. (1997). Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 545-570.
- Castells A. y Mayo M. (1993). *Guía de los mamíferos en libertad de España y Portugal*. Pirámide, Madrid.
- Catalán-Bachiller G. (1991a) (ed). *Las regiones de procedencia de Pinus sylvestris L. y Pinus nigra Arn. subsp. salzmannii (Dunal) Franco en España*. ICONA, Madrid.
- Catalán-Bachiller G. (1991b). *Semillas de árboles y arbustos forestales*. ICONA, Madrid.
- Ceballos L. y Ruiz de la Torre J. (1971). *Arboles y arbustos de la España peninsular*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- Cipollini M.L. y Stiles E.W. (1991). Seed predation by bean weevil *Acanthoscelides obtectus* on *Phaseolus* species: consequences for seed size, early growth and reproduction. *Oikos* 60: 205-214.
- Clay K. (1997). Fungal endophytes, herbivores and the structure of grassland communities. Pp. 151-169 en: Gange A.C. y Brown V.K. (eds.), *Multitrophic interactions in terrestrial systems*. Blackwell Science, Londres.
- Cody M.L. (1993). Do Cholla cacti (*Opuntia* spp., Subgenus *Cylindropuntia*) use or need nurse plants in the Mojave Desert? *Journal of Arid Environments* 24: 139-154.
- Cornett M.W., Reich P.B. y Puettmann K.J. (1997). Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Écoscience* 4: 353-364.
- Covey C. (1991). *Orbita terrestre y periodos glaciales*. Pp. 18-27 en: *El clima*. Libros de Investigación y Ciencia. Rotographick, Barcelona.



- Cox C.B. y Moore P.D. (1993). Biogeography: an ecological and evolutionary approach, 5<sup>a</sup> ed. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Crawley M.J. (1983). Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Crawley M.J. (1990). Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland. *Journal of Applied Ecology* 27: 803-820.
- Crawley M.J. (1992). Seed predators and plant population dynamics. Pp. 157-191 en: Fenner M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- Crawley M.J. (1997). Plant-herbivore dynamics. Pp. 401-474 en: Crawley M.J. (ed.), *Plant ecology*, 2<sup>a</sup> ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cuartas P. y García-González R. (1992). *Quercus ilex* browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). *Vegetatio* 99-100: 317-330.
- Cui M. y Caldwell M.M. (1997). Shading reduces exploitation of soil nitrate and phosphate by *Agropyron desertorum* and *Artemisia tridentata* from soils with patchy and uniform nutrient distributions. *Oecologia* 109: 177-183.
- Chambers J.C. (1995a). Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *American Journal of Botany* 82: 421-433.
- Chambers J.C. (1995b). Relationships between seed fates and seedling establishment in an alpine ecosystem. *Ecology* 76: 2124-2133.
- Chambers J.C. y MacMahon J.A. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- Chambers J.C., MacMahon J.A. y Brown R.W. (1990). Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71:1323-1341.
- Chambers J.C., Vander Wall S.B. y Schupp E.W. (1999). Seed and seedling ecology of piñon and juniper species in the pygmy woodlands of Western America. *The Botanical Review* 65: 1-38.
- Chapin III F.S., Bloom A.J., Field C.B. y Waring R.H. (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37: 498-507.
- D'Antonio C.M. (1993). Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74: 83-95.
- Dallimore W. y Jackson A.B. (1966). *A handbook of Coniferae and Ginkgoaceae*. Edward Arnold, Londres.
- Dalling J.W., Swaine M.D. y Garwood N.C. (1994). Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Functional Ecology* 9: 119-121.
- Danell K., Niemelä P., Varvikko T. y Vuorisalo T. (1991a). Moose browsing on Scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology* 72: 1624-1633.
- Danell K., Edenius L. y Lundberg P. (1991b). Herbivory and tree stand composition: Moose patch use in winter. *Ecology* 72: 1350-1357.
- Danell K., Bergström R. y Edenius L. (1994). Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Journal of Mammalogy* 75: 833-844.
- Danell K., Haukioja E. y Huss-Danell K. (1997). Morphological and chemical responses of mountain birch leaves and shoots to winter browsing along a gradient of plant productivity. *Écoscience* 4: 296-303.
- Davis M.A., Villinski J., McAndrew S., Scholtz H. y Young E. (1991). Survivorship of *Penstemon grandiflorus* in an oak woodland: combined effects of fire and pocket gophers. *Oecologia* 86: 113-118.



- Davis M.A., Wrage K.J. y Reich P.B. (1998). Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: support for a theory of resource supply and demand. *Journal of Ecology* 86: 652-661.
- Dawson T.E. (1993). Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95: 565-574.
- Dawson T.E. y Ehleringer R. (1991). Ecological correlates of seed mass variation in *Phoradendron juniperinum*, a xylem-tapping mistletoe. *Oecologia* 85: 332-342.
- De Jong T.J. y Klinkhamer G.L. (1988). Seedling establishment of the biennials *Cirsium vulgare* and *Cynoglossum officinale* in a sand-dune area: the importance of water for differential survival and growth. *Journal of Ecology* 76: 393-402.
- De Simone S.A. y Zedler P.H. (1999). Shrub seedling recruitment in unburned Californian coastal sage scrub and adjacent grassland. *Ecology* 80: 2018-2032.
- De Steven D. (1991a). Experiments on mechanism of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- De Steven D. (1991b). Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- Delgado R., Delgado G., Párraga J., Gámiz E., Sánchez M. y Tenorio M.A. (1989) Mapa de suelos, hoja 1027 (Güejar Sierra). ICONA, Madrid.
- Deregibus V.A., Casal J.J., Jacobo E.J., Gibson D., Kauffman M. y Rodriguez A.M. (1994). Evidence that heavy grazing may promote the germination of *Lolium multiflorum* seeds via phytochrome-mediated perception of high red/far-red ratios. *Functional Ecology* 8: 536-542.
- Despland E. y Houle G. (1997). Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern north America. *American Journal of Botany* 84: 928-937.
- Dolan R.W. (1984). The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 71: 1302-1307.
- Dolling A. (1996). Interference of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) with Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) seedling establishment. *Forest Ecology and Management* 88: 227-235.
- Dolling A., Zackrisson O. y Nilsson M.C. (1994). Seasonal variation in phytotoxicity of bracken (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn). *Journal of Chemical Ecology* 20 (12): 3163-3172.
- Dowdy S. y Wearden S. (1991). *Statistics for research.*, 2ª ed. Wiley Interscience, Nueva York.
- Duncan A.J., Hartley S.E. e Iason G.R. (1998). The effect of previous browsing damage on the morphology and chemical composition of Sitka spruce *Picea sitchensis* saplings and on their subsequent susceptibility to browsing by red deer *Cervus elaphus*. *Forest Ecology and Management* 103: 57-67.
- Edenius L. (1993). Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resource availability. *Ecology* 74: 2261-2269.
- Edenius L., Danell K. y Bergström R. (1993). Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66: 286-292.
- Edenius L., Danell K. y Nyquist H. (1995). Effects of simulated moose browsing on growth, mortality, and fecundity in Scots pine: relations to plant productivity. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 529-535.
- Edward A.L. (1985). *Multiple regression and the analysis of variance and covariance*, 2ª ed. Freeman, Nueva York.
- Edwards P.J. y Gillman M.P. (1987). Herbivores and plant succession. Pp. 295-314 en: Gray A.J., Crawley M.J. y Edwards P.J. (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Londres.



- Edwards G.R. y Crawley M.J. (1999). Rodent seed predation and seedling recruitment in mesic grassland. *Oecologia* 118: 288-296.
- Egli B.R. (1998). Effects of grazing on the natural forest of western Crete. Pp.103-106 en: Papanastasis V.P. y Peter D. (Eds.), *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems*. EUR 18308, Luxemburgo.
- Ehrlén J. y Eriksson O. (1996). Seedling recruitment in the perennial herb *Lathyrus vernus*. *Flora* 191: 377-383.
- Eldridge D.J., Westoby M. y Holbrook K.G. (1991). Soil-surface characteristics, microtopography and proximity to mature shrubs: effects on survival of several cohorts of *Atriplex vesicaria* seedlings. *Journal of Ecology* 78: 357-364.
- Ellison L. (1949) Establishment of vegetation on depleted subalpine range as influenced by microenvironment. *Ecological Monographs* 19: 96-121.
- Eriksson O. (1995). Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190: 65-70.
- Eriksson O. (1999). Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. *Acta Oecologica* 20: 61-66.
- Eriksson B. y Ehrlén J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Escudero A., Barrero S. y Pita J.M. (1997). Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*, *P. sylvestris* var *iberica*). *Annales des Sciences Forestieres* 54: 553-562.
- Escudero A., Somolinos R.C., Olano J.M. y Rubio A. (1999). Factors controlling the establishment of *Helianthemum squamatum*, an endemic gypsophile of semi-arid Spain. *Journal of Ecology* 87: 290-302.
- 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.
- Everham III E.M., Myster R.W. y Van de Genachte E. (1996). Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany* 83: 1063-1068.
- Faber W.E. (1996). Bark stripping by moose on young *Pinus sylvestris* in South-central Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 11: 300-306.
- Facelli J.M. y Pickett S.T.A. (1991a). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Facelli J.M. y Pickett S.T.A. (1991b). Indirect effects of litter on woody seedlings subject to herb competition. *Oikos* 62: 129-138.
- Facelli J.M. y Pickett S.T.A. (1991c). Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.
- Facelli J.M. y Ladd B. (1996). Germination requirements and responses to leaf litter of four species of eucalypt. *Oecologia* 107: 441-445.
- Fandós P. (1991). La cabra montés (*Capra pyrenaica*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y las Villas. ICONA, Madrid.
- Fenner M. (1985). *Seed ecology*. Chapman & Hall, Londres.
- Ferreras C. y Arozena M.E. (1987). *Guía física de España. Los bosques*. Alianza Editorial, Madrid.
- Fischer M. y Matthies D. (1998). Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. *Ecography* 21: 269-278.
- Fisher M. y Gardner A.S. (1995). The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* woodland in the northern mountains of Oman. *Vegetatio* 119: 33-51.



- Fischer M. y Matthies D. (1998). Experimental demography of the rare *Gentianella germanica*: seed bank formation and microsite effects on seedling establishment. *Ecography* 21: 269-278.
- Fitter A.H. y Hay R.K.M. (1987). *Environmental physiology of plants*, 2ª ed. Academic Press, Londres.
- Flores-Martínez A., Ezcurra E. y Sánchez-Colón S. (1998). Water availability and the competitive effect of a columnar cactus on its nurse plant. *Acta Oecologica* 19: 1-8.
- Foster D.R. y Zebryk T.M. (1993). Long-term vegetation dynamics and disturbance history of a *Tsuga*-dominated forest in New England. *Ecology* 74: 982-998.
- Foster B.L. y Gross K.L. (1998). Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.
- Fowler N.L. (1988). What is a safe site?: neighbour, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* 69: 947-961.
- Franco J.D.A. (1986). *Pinus*. Pp. 168-174 en: Castroviejo S., Laínz M., López-González G., Montserrat P., Muñoz-Garmendia F., Paiva J. y Villar L. (eds.). *Flora Ibérica*, vol. I. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Franco A.C. y Nobel P.S. (1988). Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731-1740.
- Franco A.C. y Nobel P.S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Franco-Pizaña J., Fulbright T.E. y Gardiner D.T. (1995). Spatial relations between shrubs and *Prosopis glandulosa* canopies. *Journal of Vegetation Science* 6: 73-78.
- Freckman D.W. y Mankau R. (1986). Abundance, distribution, biomass and energetics of soil nematodes in a northern Mojave Desert ecosystem. *Pedobiologia* 29: 129-142.
- Galen C. (1990). Limits to the distribution of alpine tundra plants: herbivores and the alpine skipilot, *Polemonium viscosum*. *Oikos* 59: 355-358.
- Gallardo A. y Schlesinger W.H. (1995). Factors determining soil microbial biomass and nutrient immobilization in desert soils. *Biogeochemistry* 28: 55-68.
- García A., Yoldi L. y Canga J.L. (1989). Transformación y reconstrucción del bosque hasta el siglo XX. Pp. 109-136 en: Ortega C. (ed.). *El libro rojo de los bosques españoles*. ADENA-WWF España, Madrid.
- García D. (1998). Regeneración natural del enebro *Juniperus communis* L. en áreas de alta montaña mediterránea: conectando la ecología reproductiva con el reclutamiento poblacional. Tesis Doctoral. Universidad de Granada, Granada.
- García D., Zamora R., Hódar J.A. y Gómez, J.M. (1999). Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biological Conservation* 87: 215-220.
- García-Fayos P. y Verdú M. (1998). Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19: 357-366.
- García-González R. y Cuartas P. (1989). A comparison of the diets of Wild Goat (*Capra pyrenaica*), Domestic Goat (*Capra hircus*), Mouflon (*Ovis musimon*) and Domestic sheep (*Ovis aries*) in the Cazorla Mountain range. *Acta Biologica Montana* 9: 123-132.
- García-González R. y Cuartas P. (1992a). Feeding strategies of Spanish Wild Goat in the Cazorla Sierra (Spain). *Ungulates* 91: 167-170.
- García-González R. y Cuartas P. (1992b). Food habits of *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* and *Dama dama* in the Cazorla Sierra (Spain). *Mammalia* 56: 195-202.
- García-Salmerón J. (1995). *Manual de repoblaciones forestales II*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Madrid.



- Gashwiler J.S. (1967). Conifer seed survival in a western Oregon clearcut. *Ecology* 48: 431-438.
- Gashwiler J.S. (1970). Further study of conifer seed survival in a western Oregon clearcut. *Ecology* 51: 849-854.
- Gausen H., Heywood V.H. y Chater A.O. (1964). *Pinus*. Pp. 32-35 en: Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Valentine D.H., Walters S.M. y Webb D.A. (eds), *Flora Europaea*, vol I. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gedroc J.J., McConnaughay K.D. y Coleman J.S. (1996). Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology* 10: 44-50.
- George L.O. y Bazzaz F.A. (1999). The fern understory as an ecological filter: emergence and the establishment of canopy-tree seedlings. *Ecology* 80: 833-845.
- Gill D.S. y Marks P.L. (1991). Tree and shrub colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.
- Gillon D., Joffre R. y Ibrahima A. (1994). Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment on Mediterranean species. *Canadian Journal of Botany* 72: 946-954.
- Gobbi M. y Schlichter T. (1998). Survival of *Austrocedrus chilensis* seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management* 111: 137-146.
- Goldberg D.E. (1985). Effects of soil pH, competition, and seed predation on the distributions of two tree species. *Ecology* 66: 503-511.
- Gollan T., Schurr U. y Schulze E.-D. (1992). Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant, Cell and Environment* 15: 551-559.
- Golley F.B., Pinder III J.E., Smallidge P.J. y Lambert N.J. (1994). Limited invasion and reproduction of Loblolly pines in a large South Carolina old field. *Oikos* 69: 21-27.
- Gómez-Mercado F. y Valle F. (1988). Mapa de vegetación de la Sierra de Baza. Universidad de Granada, Granada.
- Grace J. y Norton D.A. (1990). Climate and growth of *Pinus sylvestris* at its upper altitudinal limit in Scotland: evidence from tree growth-rings. *Journal of Ecology* 78: 601-610.
- Grace S.L. y Platt (1995). Neighborhood effects on juveniles in an old-growth stand of longleaf pine, *Pinus palustris*. *Oikos* 72: 99-105.
- Gray A.N. y Spies T.A. (1996). Gap size, within-gap position and canopy structure effects on conifer seedling establishment. *Journal of Ecology* 84: 635-645.
- Gray A.N. y Spies T.A. (1997). Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* 78: 2458-2473.
- Gray A.J., Crawley M.J. y Edwards P.J. (eds.) (1987). *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Londres.
- Green P.T., O'Dowd D.J. y Lake P.S. (1997). Control of seedling recruitment by land crabs in rain forest on a remote oceanic island. *Ecology* 78: 2474-2486.
- Greene D.F. y Johnson E.A. (1993). Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos* 58: 69-74.
- Greene D.F. y Johnson E.A. (1997). Secondary dispersal of tree seeds on snow. *Journal of Ecology* 85: 329-340.
- Groome H. (1989). Historia de la política forestal. Pp. 137-149 en: Ortega C. (ed.), *El libro rojo de los bosques españoles*. ADENA-WWF España, Madrid.
- Gross K.L. (1984). Effects of seed size and growth form on seedling establishment of six monocarpic perennial plants. *Journal of Ecology* 72: 369-387.
- Gross K.L. y Smith A.D. (1991). Seed mass and emergence time effects on performance of *Panicum dichotomiflorum* Michx. across environments. *Oecologia* 87: 270-278.



- Grubb P.J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 52: 107-145.
- Grubb P.J., W.G. Lee, J. Kollmann y J.B. Wilson (1996). Interaction of irradiance and soil nutrient supply on growth of seedlings of ten European tall-shrub species and *Fagus sylvatica*. *Journal of Ecology* 84: 827-840.
- Guiot J. (1987). Late Quaternary change in France estimated from multivariate pollen time series. *Quaternary Research* 28: 100-118.
- Guo Q, Thompson D.B., Valone T.J. y Brown J.H. (1995). The effects of vertebrate granivores and folivores on plant community structure in the Chihuahuan Desert. *Oikos* 73: 251-259.
- Gutiérrez E. (1991). Climate tree-growth relationship for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish pre-Pyrenees. *Acta Oecologica* 12: 213-225.
- Hamburg S.P. y Cogbill C.V. (1988). Historical decline of red spruce populations and climatic warming. *Nature* 331: 428-431.
- Hamrick J.L. y Lee J.M. (1987). Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *American Journal of Botany* 74: 451-457.
- Harmon M.E. y Franklin J.F. (1989). Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology* 70: 48-59.
- Harper J.L. (1977). Population biology of plants. Academic Press, Nueva York.
- Hattenschwiler S. y Körner C. (1995). Responses to recent climate warming of *Pinus sylvestris* and *Pinus cembra* within their montane transition zone in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science* 6: 357-368.
- Hedge I.C. (1978). Labiatae. Pp. 239-240 en: Heywood V.H. (ed.), Flowering plants of the world. Oxford University Press, Oxford.
- Hendrix S.D. y Trapp E.J. (1992). Population demography of *Pastinaca sativa* (Apiaceae): effects of seed mass on emergence, survival, and recruitment. *American Journal of Botany* 79: 365-375.
- Hendrix S.D., Nielsen E., Nielsen T. y Schutt M. (1991). Are seedlings from small seeds always inferior to seedlings from large seeds? Effects of seed biomass on seedling growth in *Pastinaca sativa* L. *New Phytologist* 119: 299-305.
- Herman R.P., Provencio K.R., Herreramatos J. y Torrez R.J. (1995). Resource islands predict the distribution of heterotrophic bacteria in Chihuahuan desert soils. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 1816-1821.
- Herrera, C.M. (1984). Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. *Oecologia* 63: 386-393.
- Herrera C.M., Jordano P., López-Soria L. y Amat J.A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Herrera J. (1991). Herbivory, seed dispersal, and the distribution of a ruderal plant living in a natural habitat. *Oikos* 62: 209-215.
- Hilbert D.W. y Canadell J. (1995). Biomass partitioning and resource allocation of plants from Mediterranean-type ecosystems: possible response to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. Pp. 76-120 en: Moreno J.M. y Oechel W.C. (eds.), Global change and Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag, Nueva York.
- Hirose T. y Tateno M. (1984) Soil nitrogen patterns induced by colonization of *Polygonum cuspidatum* on Mt. Fuji. *Oecologia* 61: 218-223.
- Hoffmann L.A., Redente E.F. y McEwen L.C. (1995). Effects of selective seed predation by rodents on shortgrass establishment. *Ecological Applications* 5: 200-208.



- Hogg E.H. (1994). Climate and the southern limit of the western Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1835-1845.
- Hogg E.H. y Schwarz A.G. (1997). Regeneration of planted conifers across climatic moisture gradients on the Canadian prairies: implications for distribution and climate change. *Journal of Biogeography* 24: 527-534.
- Holan J.C. y Alexander H.M. (1999). Soil pathogenic fungi have the potential to affect the coexistence of two tallgrass prairie species. *Journal of Ecology* 87: 598-608.
- Holmes R.D. y Jepson-Innes K. (1989). A neighborhood analysis of herbivory in *Bouteloua gracilis*. *Ecology* 70: 971-976.
- Holmgren M., Scheffer M. y Huston M.A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Holzappel C. y Mahall B.E. (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 1747-1761.
- Honkanen T., Haukioja E. y Suomela J. (1994). Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Functional Ecology* 8: 631-639.
- Houssard C. y Escarré J. (1991). The effect of seed mass on growth and competitive ability of *Rumex acetosella* from two successional old-fields. *Oecologia* 86: 236-242.
- Howe H.F. y Smallwood J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hulme P.E. (1993). Post-dispersal seed predation by small mammals. *Proceedings of the Symposium of the Zoological Society of London* 65: 269-287.
- Hulme P.E. (1994). Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and source of variation. *Journal of Ecology* 82: 645-652.
- Hulme P.E. (1996). Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84: 43-51.
- Hulme P.E. (1997). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.
- Hulme P.E. (1998). Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 32-46.
- Humphrey J.W. y Swaine M.D. (1997). Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology* 34: 585-593.
- Huntley B. (1990). European post-glacial forests: compositional changes in response to climatic change. *Journal of Vegetation Science* 1: 507-518.
- Huntley B. y Webb III T. (1989). Migration: species' response to climatic variations caused by changes in the earth's orbit. *Journal of Biogeography* 16: 5-19.
- Huntly N. (1991). Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 477-503.
- Inderjit y Dakshini K.M.M. (1994). Allelopathic effect of *Pluchea lanceolata* (Asteraceae) on characteristics of four soils and tomato and mustard growth. *American Journal of Botany* 81: 799-804.
- Inderjit y del Moral R. (1997). Is separating resource competition from allelopathy realistic?. *The Botanical Review* 63: 221-230.
- Innes J.L. (1991). High-altitude and high-latitude tree growth in relation to past, present and future global change. *Holocene* 1: 168-173.



IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (1996). Houghton J.T., Meira-Filho L.G., Callander B.A., Harris N., Kattenberg A. y Maskell K. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, MA.

Izhaki Y. y Ne'eman G. (1996). The effect of porcupine and bast scale on Aleppo pine recruitment after fire. *Acta Oecologica* 17: 97-107.

Jaksic F.M. y Fuentes E.R. (1980). Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing? *Journal of Ecology* 68: 665-669.

James J.C., Grace J. y Hoad S.P. (1994). Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology* 82: 297-306.

Janzen D.H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

Jennings T.J. (1976). Seed detection by Wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 27: 174-177.

Joffre R. y Rambal S. (1988). Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologia (Oecologia Plantarum)* 9: 405-422.

Johnson E.A. y Fryer G.I. (1996). Why Engelmann spruce does not have a persistent seed bank. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 872-878.

Johnson J.E., Lindow S.G. y Rogers R. (1998). Light, soil, and seedling characteristics associated with varying levels of competition in a red pine plantation. *New Forests* 15: 23-36.

Jones H.G. (1992). *Plants and microclimate*, 2ª ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Jones R.H., Allen B.P. y Sharitz R.R. (1997). Why do early-emerging tree seedlings have survival advantages?: a test using *Acer rubrum* (Aceraceae). *American Journal of Botany* 84: 1714-1718.

Jordano P. (1990). Utilización de los frutos de *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) por el Verderón Común (*Carduelis chloris*). Pp. 145-153 en: Arias L., Recuerda P. y Redondo T. (eds.), *Actas I Congreso Nacional de Etología*. Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba, Córdoba.

Jordano P. y Herrera C.M. (1995). Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.

Jules E.S. (1998). Habitat fragmentation and demographic changes for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.

Karl T.R., Nicholls N. y Gregory J. (1997). El clima que viene. *Investigación y Ciencia* 250: 4-10.

Karssen C.M. y Hilhorst W.M. (1992). Effect of chemical environment on seed germination. Pp. 327-348 en: Fenner, M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.

Keeley J.E. (1991). Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. *The Botanical Review* 57: 81-116.

Keeley J.E. (1992). Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.

Kellman M. (1985). Forest seedling establishment in Neotropical savannas: transplant experiments with *Xylopiya frutescens* and *Calophyllum brasiliense*. *Journal of Biogeography* 12: 373-379.

Kendrick R.E. y Kronenberg G.H.M. (eds.) (1994). *Photomorphogenesis in plants*, 2ª ed. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Kigel J. y Galli G. (eds.) (1995). *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc. Nueva York.

Kikvidze Z. y Nakhutsrishvili G. (1998). Facilitation in subnival vegetation patches. *Journal of Vegetation Science* 9: 261-264.

Kimberly T. y Aarsen W. (1989). Neighbor effects in mast year seedlings of *Acer Saccharum*. *American Journal of Botany* 76: 546-554.



- Klaus W. (1989). Mediterranean pines and their history. *Plant Systematics and Evolution* 162: 133-163.
- Kolb P.F. y Robberecht R. (1996). *Pinus ponderosa* seedling establishment and the influence of competition with the bunchgrass *Agropyron spicatum*. *International Journal of Plant Science* 157: 509-515
- Kollmann J. y Reiner S.A. (1996). Light demands of shrub seedlings and thier establishment within scrublands. *Flora* 191: 191-200.
- Kollmann J. y Schill H.-P. (1996). Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- Kollmann J., Coomes D.A. y White S.M. (1998). Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology* 12: 683-690.
- Körner C. (1998). A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- Koski, V. (1991). Generative reproduction and genetic processes in nature. Pp. 59-72 en: Giertych M. y Mátyás C. (eds.), *Genetics of Scots pine*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Kullman L. (1996). Rise and demise of cold-climate *Picea abies* forest in Sweden. *New Phytologist* 134: 243-256.
- Lagos V.O., Contreras L.C., Meserve P.L., Gutiérrez J.R. y Jaksic F.M. (1995). Effects of predation risk on space use by small mammals: a field experiment with a Neotropical rodent. *Oikos* 74: 259-264.
- Lambers H., Chapin III F.S. y Pons T.L. (1998). *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Berlín.
- Larcher W. (1995). *Physiological plant ecology*, 3ª ed. Springer-Verlag, Berlín.
- Latham J. y Blackstock T.H. (1998). Effects of livestock exclusion on the ground flora and regeneration of an upland *Alnus glutinosa* woodland. *Forestry* 71: 191-197.
- Le Duc M.G. y Havill D.C. (1998). Competition between *Quercus petraea* and *Carpinus betulus* in an ancient wood in England: seedling survivorship. *Journal of Vegetation Science* 9: 873-880.
- Lee D.W., Baskaran K., Mansor M., Mohamad H. y Yap S.K. (1996). Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology* 77: 568-580.
- Lee D.W., Oberbauer S.F., Krishnapilay B., Mansor M., Mohamad H. y Yap S.K. (1997). Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia* 110: 1-9.
- Lehtonen J. y Heikkinen K. (1995). On the recovery of mountain birch after *Epirrita* damage in Finnish lapland, with a particular emphasis on reindeer grazing. *Écoscience* 2: 349-356.
- Leopold A.C. y Kriedemann P.E. (1975). *Plant growth and development*, 2ª ed. McGraw Hill, Nueva York.
- Lescourret F. y Genard M. (1986). Consommation des graines de pin a crochets (*Pinus uncinata* Miller ex Mirbel) avant leur dissemination par les petits vertebres dans les Pyrénées-orientales. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 41: 219-236.
- Lima S.L. (1985). Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade-off in Black-capped Chickadee. *Oecologia* 66: 60-67.
- Little L.R. y Maun M.A. (1996). The "*Ammophila* problem" revisited: a role for mycorrhizal fungi. *Journal of Ecology* 84: 1-7.
- López-Soria L. y Castell C. (1992). Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 91: 493-499.
- López-Vera J. (1986) (ed). *Quaternary climate in western Mediterranean*. Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.



- Lorimer C.G., Chapman J.W. y Lambert W.D. (1994). Tall understory vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath mature stands. *Journal of Ecology* 82: 227-237.
- Lott R.H., Harrington G.N., Irvine A.K. y McIntyre S. (1995). Density-dependent seed predation and plant dispersion of the tropical palm *Normanbya normanbyi*. *Biotropica* 27: 87-95.
- Louda S.M. (1989). Predation in the dynamics of seed regeneration. Pp. 25-51 en: Leck M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. (eds.), *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, Inc. San Diego.
- Ludwig J.A., Cunningham G.L. y Whitson P.D. (1988). Distribution of annual plants in North American deserts. *Journal of Arid Environments* 15: 221-227.
- Lloret F., Casanovas C. y Peñuelas J. (1999). Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water nitrogen use. *Functional Ecology* 13: 210-216.
- Madoz P. (1845-1850). Sierra Nevada. En: *Diccionario geográfico-estadístico-histórico*. Edición facsímil Ambito Ediciones (1988), Valladolid.
- Mahall B.E. y Callaway R.M. (1992). Root communication mechanism and intracommunity distributions of two Mojave desert shrubs. *Ecology* 73: 2145-2151.
- Manson R.H. y Stiles E.W. (1998). Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82: 37-50.
- Marone L., Rossi B.E. y López de Casenave J. (1998). Granivore impact on soil-seed reserves in the central Monte desert, Argentina. *Functional Ecology* 12: 640-645.
- Marshall D.L. (1986). Effect of seed size on seedling success in three species of *Sesbania* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 73: 457-464.
- Marshall D.L., Levin D.A. y Fowler N.L. (1986). Plasticity of yield components in response to stress in *Sesbania macrocarpa* and *Sesbania vesicaria* (Leguminosae). *The American Naturalist* 127: 508-521.
- Martínez M.L. y Moreno-Casasola P. (1993). Survival of seedling cohorts of a tropical legume on a sand dune system along the Gulf of Mexico: influence of germination date. *Canadian Journal of Botany* 71: 1427-1433.
- Martínez de Azagra A. (1996) *Diseño de sistemas de recolección de agua para la repoblación forestal*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Martínez-Parras J.M. y Peinado M. (1987). Andalucía oriental. Pp. 231-255 en: Peinado M. y Rivas-Martínez S. (eds), *La vegetación de España*. Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- Martínez-Parras J.M., Peinado M. y Alcaraz F. (1987). *Comunidades vegetales de Sierra Nevada (España)*. Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- Masojídek J., Trivedi S., Halshaw L., Alexiou A. y Hall D.O. (1991). The synergistic effect of drought and light stresses in Sorghum and Pearl millet. *Plant Physiology* 96: 198-207.
- Mayer A.M. (1986). How do seeds sense their environment? Some biochemical aspects of the sensing of water potential, light and temperature. *Israel Journal of Botany* 35: 3-16.
- Mayer A.M. y Poljakoff-Mayber A. (1989). *The germination of seeds*, 4ª ed. Pergamon Press, Oxford.
- Mazer S.J. (1987). The quantitative genetics of life history and fitness components in *Raphanus raphanistrum* L. (Brassicaceae): ecological and evolutionary consequences of seed-mass variation. *The American Naturalist* 130: 891-914.
- Mazzarino M.J., Oliva L., Abril A. y Acosta M. (1991). Factors affecting nitrogen dynamics in a semiarid woodland (Dry Chaco, Argentina). *Plant and Soil* 138: 85-98.
- McAuliffe J.R. (1986). Herbivore-limited establishment of a Sonoran desert tree, *Cercidium microphyllum*. *Ecology* 67: 276-280.
- McAuliffe J.R. (1988). Markovian dynamics of simple and complex desert plant communities. *The American Naturalist* 131: 459-490.



- McBrien H., Harmsen R. y Crowder A. (1983). A case of insect grazing affecting plant succession. *Ecology* 64: 1035-1039.
- McCue K.A., Holtsford T.P. (1998). Seed bank influences on genetic diversity in the rare annual *Clarkia springvillensis* (Onagraceae). *American Journal of Botany* 85: 30-36.
- McGinley M.A., Dhillon S.S. y Neumann J.C. (1994). Environmental heterogeneity and seedling establishment: ant-plant-microbe interactions. *Functional Ecology* 8: 607-615.
- McInnes P.F., Naiman R.J., Pastor J. y Cohen Y. (1992). Effect of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan USA. *Ecology* 73: 2059-2075.
- McPherson G.R. (1993). Effects of herbivory and herb interference on oak establishment in a semi-arid temperate savanna. *Journal of Vegetation Science* 4: 687-692.
- Mesón M. y Montoya M. (1993). *Selvicultura mediterránea*. Mundi Prensa, Madrid.
- Messier C., Parent S. y Bergeron Y. (1999). Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *Journal of Vegetation Science* 9: 511-520.
- Meyer A.H. y Schmid B. (1999). Seed dynamics and seedling establishment in the invading perennial *Solidago altissima* under different experimental treatments. *Journal of Ecology* 87: 28-41.
- Miller G.R. y Cummins R.P. (1982). Regeneration of Scots pine *Pinus sylvestris* at a natural tree-line in the Cairngorm Mountains, Scotland. *Holarctic Ecology* 5: 27-34.
- Miller E.A. y Halpern C.B. (1998). Effects of environment and grazing disturbance on tree establishment in meadows of the central Cascade Range, Oregon, USA. *Journal of Vegetation Science* 9: 265-282.
- Moegenburg S.M. (1996). *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Mojonnier L. (1998). Natural selection on two seed-size traits in the common Morning glory *Ipomoea purpurea* (Convolvulaceae): patterns and evolutionary consequences. *The American Naturalist* 152: 188-203.
- Molero J., Pérez F. y Valle F. (1992). *Parque Natural de Sierra Nevada*. Rueda, Madrid.
- Molofsky J. (1999). The effect of nutrients and spacing on neighbor relations in *Cardamine pensylvanica*. *Oikos* 84: 506-514.
- Molofsky J. y Augspurger C.K. (1992). The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Molotkov P.I. y Patlaj I.N. (1991). Systematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy. Pp 31-40 en: Giertych M. y Mátyás C. (eds.), *Genetics of Scots pine*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Montgomery W.I. y Gurnell J. (1985). The behaviour of *Apodemus*. *Proceedings of Symposia of the Zoological Society of London* 55: 89-115.
- Mooney H.A. (1981). Primary production in mediterranean-climate regions. Pp. 249-255 en: di Castri F., Goodall D.W. y Specht R.L. (eds.), *Ecosystems of the world. Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- Moro M.J., Pugnaire F.I., Haase P. y Puigdefábregas J. (1997). Effect of the canopy of *Retama sphaerocarpa* on its understorey in a semiarid environment. *Functional Ecology* 11: 425-431.
- Mulero A. (1999). *Introducción al medio ambiente en España*. Ariel Geografía, Barcelona.
- Muñoz-Sobrino C., Ramil-Rego P. y Rodríguez-Gutián M. (1997). Upland vegetation in the north-west Iberian peninsula after the last glaciation: forest history and deforestation dynamics. *Vegetation History and Archaeobotany* 6: 215-233.
- Myster R.W. y Pickett S.T.A. (1993). Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.



- Nakamura R.R. y Stanton M.L. (1989). Embryo growth and seed size in *Raphanus sativus*: maternal and paternal effects in vivo and in vitro. *Evolution* 43: 1435-1443.
- Newsham K.K., Fitter A.H. y Watkinson A.R. (1995). Multi-functionality and biodiversity in arbuscular mycorrhizas. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 407-411.
- Nicotra A.B., Chazdon R.L. y Iriarte S.V.B. (1999). Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Niklas K.J. (1994). *Plant allometry*. Chicago University Press, Chicago.
- Nilsson M.C. (1994). Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia* 98: 1-7.
- Nilsson M.C. y Zackrisson O. (1992). Inhibition of Scots pine seedling establishment by *Empetrum hermaphroditum*. *Journal of Chemical Ecology* 18: 1857-1870.
- Nilsson S.G. y Wästljung U. (1987). Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus sylvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
- Notman E., Gorchov D.L. y Cornejo F. (1996). Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal-dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia* 106: 221-227.
- Núñez C.I., Aizen M.A. y Ezcurra C. (1999). Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 357-364.
- Nystrand O. y Granström A. (1997). Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla* spp: ground substrate affects selection for seed color. *Oecologia* 110: 353-359.
- Nystrand O. (1998). Post-dispersal predation on conifer seeds and juvenile seedlings in boreal forest. Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Oberhuber W., Stumböck M. y Kofler W. (1998). Climatic-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees* 13: 19-27.
- Ohlsson M. y Zackrisson O. (1992). Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 1869-1877.
- Olf H., Brown V.K. y Drent R.H. (eds.) (1999). *Herbivores: between plants and predators*. Blackwell Science, Oxford.
- Ostfeld R.S. y Canham C.D. (1993). Effects of meadow vole population density on tree seedling survival in old fields. *Ecology* 74: 1792-1801.
- Ostfeld R.S., Manson R.H. y Canham C.D. (1997). Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Osunkoya O.O. (1994). Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology* 19: 52-64.
- Owens M.K., Wallace R.B. y Archer S.R. (1995). Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos* 74: 493-502.
- Parker M.A. (1982). Association with mature plants protects seedlings from predation in an arid grassland shrub, *Gutierrezia microcephala*. *Oecologia* 53: 276-280.
- Paynter Q., Fowler S.V., Memmott J. y Sheppard A.W. (1998). Factors affecting the establishment of *Cytisus scoparius* in southern France: implications for managing both native and exotic populations. *Journal of Applied Ecology* 35: 582-595.
- Paz H., Mazer S.J. y Martínez-Ramos M. (1999). Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594-1606.
- Pemán J. y Navarro R. (1998). *Repoblaciones forestales*. Universidad de Lérida, Lérida.
- Peñalba M.C. (1994). The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82: 815-832.



- Peñuelas J.L., Ocaña L., Domínguez S. y Renilla Y. (1997). Experiencias sobre control de la competencia herbácea en repoblaciones de terrenos agrícolas abandonados. Resultados de tres años en campo. Cuadernos de la SECF 4: 119-126.
- Pereira J.S. y Chaves M.M. (1995). Plant responses to drought under climate change in Mediterranean-type ecosystems. Pp. 140-160 en: Moreno J.M. y Oechel W.C. (eds), Global change and Mediterranean-type ecosystems. Springer-Verlag, Nueva York.
- Perevolotsky A. y Seligman N.G. (1998). Role of grazing in Mediterranean rangeland ecosystems. *BioScience* 48: 1007-1017.
- Pérez J.M., Granados J.E. y Soriguer R.C. (1994). Population dynamic of the Spanish ibex *Capra pyrenaica* in Sierra Nevada Natural Park (southern Spain). *Acta Theriologica* 39: 289-294.
- Pérez-Obiol R. y Julià R. (1994). Climatic change on the Iberian Peninsula recorded in a 30.000-Yr pollen record from lake Banyoles. *Quaternary Research* 41: 91-98.
- Peters R.H. (1983). Ecological implications of body size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peterson C.J. y Facelli J.M. (1992). Contrasting germination and seedling growth of *Betula alleghaniensis* and *Rhus typhina* subjected to various amounts and types of plant litter. *American Journal of Botany* 79: 1209-1216.
- Petit J.R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N.I., Barnola J.-M., Basile I., Bender M., Chappellaz J., Davis M., Delaygue G., Delmotte M., Kotlyakov V.M., Legrand M., Lipenkov V.Y., Lorius C., Pépin L., Ritz C., Saltzman E. y Stievenard M. (1999). Climatic and atmospheric history of the past 420.000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436.
- Pickett y White (1985).- The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc., San Diego.
- Pigott C.D. (1983). Regeneration of oak-birch woodland following exclusion of sheep. *Journal of ecology* 71: 629-646.
- Pigott C.D. (1992). Are the distribution of species determined by failure to set seeds?. Pp. 203-216 en: Marshall C. y Grace J. (eds.), Fruit and seed production. Aspects of development, environmental physiology and ecology. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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.
- Plan Forestal Andaluz (1989). Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía.
- Platt W.J., Evans G.W. y Rathbun S.L. (1988). The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *The American Naturalist* 131: 491-525.
- Pons A. y Reille M. (1988). The Holocene- and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 243-263.
- Pons T.L. (1992). Seed response to light. Pp. 259-283 en: Fenner M. (ed.), Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. CAB International, Wallingford.
- Potter M.J. (1991). Treeshelters. Forestry Commission handbook 7, Londres.
- Potvin C. (1993). ANOVA: Experiments in controlled environments. Pp. 46-68 en: Scheiner S.M. y Gurevitch J. (Eds.), Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall, Nueva York.
- Powles S.B. (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 15-44.
- Primack R.B. y Miao S.L. (1992). Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513-519.
- Prins H.H.T. y Van der Jeugd P. (1993). Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa. *Journal of Ecology* 81: 305-314.



- Prinzie T.P. y Chmielewski J.G. (1994). Significance of achene characteristics and within-achene resource allocation in the germination strategy of tetraploid *Aster pilosus* var. *pilosus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 81: 259-264.
- Probert R.J. (1992). The role of temperature in germination ecophysiology. Pp. 285-325 en: Fenner M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- Pugnaire F.I., Haase P. y Puigdefábregas J. (1996a). Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77: 1420-1426.
- Pugnaire F.I., Haase P., Puigdefábregas J., Cueto M., Clark C. y Incoll L.D. (1996b). Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76: 455-464.
- Radvanyi A. (1970). Small mammals and regeneration on white spruce forest in western Alberta. *Ecology* 51: 1102-1105.
- Raffaele E. y Veblen T.T. (1998). Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 693-698.
- Ramil-Rego P., Muñoz-Sobrino C., Rodríguez-Gutián M. y Gómez-Orellana L. (1998). Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16.000 years. *Plant Ecology* 138: 41-62.
- Read D.J. (1994). Plant-microbe mutualism and community structure. Pp. 181-209 en: Schulze E.-D. y Mooney H.A. (eds.), *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlín.
- Reader R.J. (1991). Control of seedling emergence by ground cover: a potential mechanism involving seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 2084-2087.
- Reader R.J. (1993). Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81: 169-175.
- Reich P.B., Oleksyn J. y Tjoelker M. G. (1994). Seed mass effects on germination and growth of diverse European Scots pine populations. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 306-320.
- Reyes O. y Casal M. (1995). Germination behaviour of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires. *Annales des Sciences Forestieres* 52: 385-392.
- Rice E.L. (1984). *Allelopathy*, 2ª ed. Academic Press, Orlando.
- Rice K.J., Gordon D.R., Hardison J.L. y Welker J.M. (1993). Phenotypic variation in seedlings of a keystone tree species (*Quercus douglasii*): the interactive effects of acorn source and competitive environment. *Oecologia* 96: 537-547.
- Richards J.H. y Caldwell M.M. (1987). Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisia tridentata* roots. *Oecologia* 73: 486-489.
- Ritchie M.E., Tilman D. y Knops J.M.H. (1998). Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79: 165-177.
- Rivas-Martínez S., Asensi A., Molero J. y Valle F. (1991). Endemismos vasculares de Andalucía. *Rivasgodaya* 6: 5-76.
- Roach D.A. y Wulff R.D. (1987). Maternal effects in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 209-235.
- Rocheffort R.M., Little R.L., Woodward A. y Peteron D.L. (1994). Changes in sub-alpine tree distribution in western North America: a review of climatic and other causal factors. *Holocene* 4: 89-100.
- Rodríguez A., Montávez J.P., Roldán C. y Jiménez J.I. (1996). Análisis y contraste de las series climatológicas de Granada y Sierra Nevada. Pp. 71-85 en: Chacón J. y Rosúa J.L. (eds.), 1ª Conferencia internacional Sierra Nevada, conservación y desarrollo sostenible. Universidad de Granada, Granada.



- Rodríguez-Ariza M.O., Valle F. y Esquivel J.A. (1996). The vegetation from the Guadix-Baza (Granada, Spain) during the Copper and Bronze Ages based on anthracology. *Archeologia e Calcolatori* 7: 537-558.
- Rohner C. y Ward D. (1999). Large mammalian herbivores and the conservation of arid *Acacia* stands in the middle East. *Conservation Biology* 13: 1162-1171.
- Rojo A. y Montero G. (1996). El pino silvestre en la Sierra de Guadarrama. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Rostagno C.M., del Valle H.F. y Videla L. (1991). The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 20: 179-188.
- Rousset O. y Lepart J. (1999). Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10: 493-502.
- Russell S.K. y Schupp E.W. (1998). Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- Ryser P. (1993). Influences of neighboring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.
- Saikkonen K., Faeth S.H., Helander M. y Sullivan T.J. (1998). Fungal endophytes: a continuum of interactions with host plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 319-343.
- Salonen V. y Setälä H. (1992). Plant colonization of bare peat surface --relative importance of seed availability and soil. *Ecography* 15: 199-204.
- Samson D.A., Philippi T.E. y Davidson D.W. (1992). Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* 65: 61-80.
- Sánchez-Picón A. (1996). La presión humana sobre el monte en Almería durante el siglo XIX. Pp. 169-202 en: Sánchez-Picón A. (ed.), *Historia y medio ambiente en el territorio almeriense*. Servicio de publicaciones de la Universidad de Almería, Almería.
- Sánchez-Quirante L. (1998). La minería. Pp. 198-202 en: *Guía para conocer y visitar el Parque Natural Sierra de Baza*. Asociación Proyecto Sierra de Baza, Granada.
- Sans F.X., Escarré J., Gorse V. y Lepart J. (1998). Persistence of *Picris hieracioides* populations in old fields: an example of facilitation. *Oikos* 83: 283-292.
- Santos T. y Tellería J.L. (1994). Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- Santos T. y Tellería J.L. (1997). Vertebrate predation on Holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Savill P., Evans J., Auclair D. y Falck J. (1997). *Plantation silviculture in Europe*. Oxford University Press, Oxford.
- Schaal B.A. (1980). Reproductive capacity and seed size in *Lupinus texensis*. *American Journal of Botany* 67: 703-709.
- Scherff E.J., Galen C. y Stanton M.L. (1994). Seed dispersal, seedling survival and habitat affinity in a snowbed plant: limits to the distribution of snow buttercup, *Ranunculus adoneus*.
- Schlesinger W.H. (1996). On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374.
- Schulze E.-D. y Caldwell M.M. (eds.) (1995). *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Schupp E.W. (1988). Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp E.W. (1990). Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.



- Schupp E.W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Schupp E.W. y Frost E.J. (1989). Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
- Schupp E.W. y Fuentes M. (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Seiwa K. (1998). Advantages of early germination for growth and survival of seedlings of *Acer mono* under different overstorey phenologies in deciduous broad-leaved forests. *Journal of Ecology* 86: 219-228.
- Senar J.C. (1981). On the Siskin's ability to discriminate between edible and aborted pine seeds. *Miscel.lània Zoològica* 7: 224-226.
- Shaw R.G. y Mitchell-Olds T. (1993). Anova for unbalanced data: an overview. *Ecology* 74: 1638-1645.
- Shevtsova A., Ojala A., Neuvonen S., Vieno M. y Haukioja E. (1995). Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: annual variation and above-ground interactions with neighbours. *Journal of Ecology* 83: 263-275.
- Siguero P.L. (1999). Manual de reforestación con especies autóctonas. A.G. Gavilán, Madrid.
- Silvertown J.W. y Lovett-Doust J. (1993). Introduction to plant population biology. Blackwell Science, Oxford.
- Simonetti J.A. (1989). Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.
- Sinclair W.T., Morman J.D. y Ennos R.A. (1999). The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8: 83-88.
- Sipe T.W. y Bazzaz F.A. (1995). Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76: 1587-1602.
- Soriano A. y Sala O.E. (1986). Emergence and survival of *Bromus setifolius* seedlings in different microsites of a Patagonian arid steppe. *Israel Journal of Botany* 35: 91-100.
- Stanton M.L. (1984). Seed size variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* 65: 1105-1112.
- Steijlen I., Nilsson M.C. y Zackrisson O. (1994). Seed regeneration of Scots pine forest stands dominated by lichen and feather moss. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 713-723.
- Stephen R.J. y Young D.R. (1993). Factors contributing to the decline of *Pinus taeda* on a Virginia barrier island. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120: 431-438.
- Stevens G.C. y Fox J.F. (1991). The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- Suding K. N. y Goldberg D.E. (1999). Variation in the effects of vegetation and litter on recruitment across productivity gradients. *Journal of Ecology* 87: 436-449.
- Suominen O., Danell K. y Bergström R. (1999). Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. *Oikos* 84: 215-226.
- Sutherland W. J. (1996). Ecological census techniques, a handbook. Cambridge University Press, Cambridge.
- Suzán H., Nabham G. y Patten D.T. (1996). The importance of *Oleña tesota* as a nurse plant in the Sonoran Desert. *Journal of Vegetation Science* 7: 635-644.
- Sveinbjörnsson B., Kauhanen H. y Nordell O. (1996). Treeline ecology of mountain birch in the Torneträsk area. *Ecological Bulletins* 45: 65-70.
- Swank S.E. y Oechel W.C. (1991). Interactions among the effects of herbivory, competition, and resource limitation on chaparral herbs. *Ecology* 72: 104-115.



- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G. y Cosson J.F. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- Tanouchi H. (1996). Survival and growth of two coexisting evergreen oak species after germination under different light conditions. *International Journal of Plant Sciences* 157: 516-522.
- Tarayre M., Thompson J.D., Escarré J. y Linhart Y.B. (1995). Intra-specific variation in the inhibitory effects of *Thymus vulgaris* (Labiatae) monoterpenes on seed germination. *Oecologia* 101: 110-118.
- Tegelmark D.O. (1998). Prediction of regeneration success and wood properties in naturally regenerated stands of Scots pine. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Terwilliger J. y Pastor J. (1999). Small mammals, ectomycorrhizae, and conifer succession in beaver meadows. *Oikos* 85: 83-94.
- Tessier L., Nola P. y Serre-Bachet F. (1994). Deciduous *Quercus* in the Mediterranean region: tree-ring/climate relationships. *New Phytologist* 126: 355-367.
- Thanos C.A. y Skordilis A. (1987). The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *P. brutia* seeds. *Seed Science and Technology* 15: 163-174.
- Thanos C.A., Marcou S., Christodoulakis D. y Yannitsaros A. (1989). Early post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos island (Greece). *Acta Oecologica (Oecologia Plantarum)* 10: 79-94.
- Tielbörger K. y Kadmon R. (1995). Effect of shrubs on emergence, survival and fecundity of four coexisting annual species in a sandy desert ecosystem. *Écoscience* 2: 141-147.
- Tillberg E. (1991). Effect of light on abscisic acid content in photosensitive Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seed. *Plant Growth Regulation* 11: 147-152.
- Tilman D. (1988). Dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.
- Tilman D. (1997). Mechanism of plant competition. Pp. 214-238 en: Crawley M.J. (ed.), *Plant ecology*, 2ª ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Titos M. (1997). Sierra Nevada: una gran historia. Universidad de Granada, Granada.
- Trabaud L. (1981). Man and fire: impacts on Mediterranean vegetation. Pp. 523-537 en: di Castri F., Goodall D.W. y Specht R.L. (eds.), *Ecosystems of the world. Mediterranean-type shrublands*. Elsevier, Amsterdam.
- Traveset A. (1990). Post-dispersal predation of *Acacia farnesiana* seeds by *Stator vachelliae* (Bruchidae) in Central America. *Oecologia* 84: 506-512.
- Traveset A. (1994). Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71: 152-162.
- Tripathi R.S. y Khan M.L. 1990. Effects of seed mass and microsite characteristics on germination and seedling fitness in two species of *Quercus* in a subtropical wet hill forest. *Oikos* 57: 289-296.
- Turgeon J.J., Roques A. y de Groot P. (1994). Insect fauna of coniferous seed cones: diversity, host plant interactions, and management. *Annual Review of Entomology* 39: 179-212.
- Vaartaja O. (1950). On factors affecting the initial development of pine. *Oikos* 2: 89-108.
- Väisänen R., Heliövaara K. y Kemppe E. (1992). Height growth loss in Scots pine infested by the pine resin gall moth, *Retinia resinella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Forest Ecology and Management* 50: 145-152.
- Valiente-Banuet A. y Ezcurra E. (1991). Shade as a cause of association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.



- Valiente-Banuet A., Bolongaro-Crevenna A., Briones O., Ezcurra E., Rosas M., Núñez H., Barnard G. y Vázquez E. (1991). Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.
- Vander Wall S.B. (1994). Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
- Vander-Wall S.B. y Balda R.P. (1977). Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs* 47: 89-111.
- Vander Wall S.B. y Joyner J.W. (1998). Secondary dispersal by the wind of winged pine seeds across the ground surface. *The American Midland Naturalist* 139: 365-373.
- Vaughton G. y Ramsey M. (1998). Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology* 86: 563-573.
- Vázquez-Yanes C., Orozco-Segovia A., Rincón E., Sánchez-Coronado E., Huante P., Toledo J.R. y Barradas V.L. (1990). Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71: 1952-1958.
- Vepraskas M.J. (1994). Plant response mechanism to soil compaction. Pp 263-287 en: Wilkinson E. (ed.), *Plant-environment interactions*. Marcel Dekker, Nueva York.
- Verdú M. y García-Fayos P. (1996). Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275-280.
- Vetaas O.R. (1992). Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3: 337-344.
- Vilà M. y Sardans J. (1999). Plant competition in mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 281-294.
- Vleeshouwers L.M., Bouwmeester H.J. y Karssen C.M. (1995). Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology* 83: 1031-1037.
- Vogel J.C., Rumsey F.J., Schneller J.J., Barrett J.A. y Gibby M. (1999). Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 23-37.
- Voigt C. (1889). Wanderungen in der S. Nevada. *Ent. Ztg. Stettin* 50: 356-412. [Ed. en español: Fundación Caja de Granada (1995). Granada].
- von Ende C.N. (1993). Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. Pp. 113-137 en: Scheiner S.M. y Gurevitch J. (eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, Nueva York.
- Wada N. y Ribbens E. (1997). Japanese maple (*Acer palmatum* var. *matsumurae*, Aceraceae) recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors. *American Journal of Botany* 84: 1294-1300.
- Walmsley C.A. y Davy A.J. (1997). Germination characteristics of shingle beach species, effects of seed ageing and their implications for vegetation restoration. *Journal of Applied Ecology* 34: 131-142.
- Wardle D.A., Nicholson K.S., Ahmed M. y Rahman A. (1995). Influence of pasture forage species on seedling emergence, growth and development of *Carduus nutans*. *Journal of Applied Ecology* 32: 225-233.
- Wästljung U. (1989). Effects of crop size and stand size on seed removal by vertebrates in hazel *Corylus avellana*. *Oikos* 54: 178-184.
- Waterman P.G. y Mole S. (1994). *Analysis of phenolic plant metabolites*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Watkinson A.R. (1997). Plant population dynamics. Pp. 359-400 en: Crawley M.J. (ed.), *Plant ecology*, 2ª ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.



- Webb S.L. y Willson M.F. (1985). Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* 67: 150-153.
- Weiner J., Martinez S., Müller-Schärer H., Stoll P. y Schmid B. (1997). How important are environmental maternal effects in plants? A study with *Centaurea maculosa*. *Journal of Ecology* 85: 133-142.
- Welch D. y Scott D. (1998). Bark stripping damage by red deer in a Sitka spruce forest in western Scotland IV. Survival and performance of wounded trees. *Forestry* 71: 225-235.
- Weller S.G. (1985). Establishment of *Lithospermum caroliniense* on sand dunes: the role of nutlet mass. *Ecology* 66: 1893-1901.
- Werner C., Correia O. y Beyschlag W. (1999). Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica* 20: 15-23.
- Whelan C.J., Willson M.F., Tuma C.A. y Souza-Pinto Y. (1991). Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.
- Whelan J.R. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- White R.E. (1997). *Principles and practice of soil science*, 3ª ed. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Wied A. y Galen C. (1998). Plant parental care: conspecific nurse effects in *Frasera speciosa* and *Cirsium scopulorum*. *Ecology* 79: 1657-1668.
- Willis K.J. (1992). The late Quaternary vegetational history of northwest Greece. III. A comparative study of two contrasting sites. *New Phytologist* 121: 139-155.
- Willis K.J. (1994). The vegetational history of the Balkans. *Quaternary Science Reviews* 13: 139-155.
- Willis K.J., Bennett K.D. y Birks H.J.B. (1998). The late Quaternary dynamics of pines in Europe. Pp. 107-121 en: Richardson D.M. (ed), *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Willkomm M. (1882). *Aus den Hochgebirgen von Granada*, Viena. [Ed. en español: Fundación Caja de Granada (1995). Granada].
- Willson M.F. (1988). Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. *Australian Journal of Ecology* 13: 137-145.
- Willson M.F. (1992). The ecology of seed dispersal. Pp. 61-86 en: Fenner M. (ed.), *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford.
- Willson M.F. y Whelan C.J. (1990). Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Winn A.A. (1985). Effects of seed size and microsite on seedling emergence of *Prunella vulgaris* in four habitats. *Journal of Ecology* 73: 831-840.
- Winn A.A. (1988). Ecological and evolutionary consequences of seed size in *Prunella vulgaris*. *Ecology* 69: 1537-1544.
- Wood D.M. y Morris W.F. (1990). Ecological constraints to seedling establishment on the pumice plains, Mount St. Helens, Washington. *American Journal of Botany* 77: 1411-1418.
- Woodward F.I. (1987). *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Woodward F.I. (1990). The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 326: 585-593.
- Woodward F.I. (1997). Life at the edge: a 14-year study of a *Verbena officinalis* population's interactions with climate. *Journal of Ecology* 85: 899-906.
- Wulff R.D. (1986a). Seed size variation in *Desmodium paniculatum* II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of Ecology* 74: 99-114.



- Wulff R.D. (1986b). Seed size variation in *Desmodium paniculatum* III. Effects on reproductive yield and competitive ability. *Journal of Ecology* 74: 115-121.
- Wulff R.D. y Bazzaz F.A. (1992). Effect of the parental nutrient regime on growth of the progeny in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany* 79: 1102-1107.
- Wurm P.A.S. (1998). A surplus of seeds: high rates of post-dispersal seed predation in a flooded grassland in monsoonal Australia. *Australian Journal of Ecology* 23: 385-392.
- Yates C.J., Taplin R., Hobbs R.J. y Bell R.W. (1995). Factors limiting the recruitment of *Eucalyptus salmonophloia* in remnant woodlands. II. Post-dispersal seed predation and soil seed reserves. *Australian Journal of Ecology* 43: 145-155.
- Zackrisson O., Nilsson M-C., Steijlen Y. y Hörnberg G. (1995). Regeneration pulses and climate-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. *Journal of Ecology* 83: 469-483.
- Zamora R., Gómez Sal A., Soriguer R., Fernández Haeger J., Jordano D. y Jordano P. (1996). Herbivoría en espacios protegidos. *Ecosistemas* 18: 70-71.
- Zamora R., Hódar J.A. y Gómez J.M. (1999). Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. Pp. 677-718 en: Pugnaire F.I. y Valladares F. (eds.) *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, Nueva York.
- Zar J.H. (1996). *Biostatistical analysis*, 3ª ed. Prentice Hall, Nueva Jersey.
- Zasada J.C., Sharik T.L. y Nygren M. (1992). The reproductive process in boreal forest trees. Pp. 85-125 en: Shugart H.H., Leemans R. y Bonan, G.B. (eds.), *System analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zimmerman J.K. y Weis I.M. (1983). Fruit and size variation and its effects on germination and seedling growth in *Xanthium strumarium*. *Canadian Journal of Botany* 61: 2309-2315.