

Sección A

Factores históricos y ambientales

- 1. El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico.**
- 2. La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales.**
- 3. Heterogeneidad ambiental y nichos de regeneración.**
- 4. Régimen de incendios y regeneración.**

CAPÍTULO 1

El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico

**Fernando Valladares, Jesús Julio Camarero, Fernando Pulido
y Eustaquio Gil-Pelegrín**

Resumen. *El bosque mediterráneo, un sistema humanizado y dinámico.* Tanto el clima como la estructura y funcionamiento de los bosques y matorrales mediterráneos han estado en constante cambio, cambios que se han acelerado en los últimos milenios como resultado de la intervención humana. Durante las oscilaciones glaciares del Cuaternario, los hábitats favorables del sur de Europa constituyeron un importante reservorio de diversidad vegetal, lo cual es un sólido argumento para insistir en la importancia de la conservación de los bosques mediterráneos. El fuego y el pastoreo han influido muy significativamente en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno. La acción antrópica es un elemento crítico de perturbación que determina cambios en las especies dominantes y conlleva cambios radicales en la diversidad y la cobertura arbórea y arbustiva. La aridificación climática de los últimos milenios supone en muchos casos poco más que una influencia de fondo a la que se superponen perturbaciones más bruscas. La consecuencia más extendida de la intervención humana es el adehesamiento de los densos bosques originales. Las dehesas albergan una notable biodiversidad derivada de ciertas prácticas que aumentan la diversidad a escala de explotación y de paisaje. La gestión de los bosques mediterráneos debe ser adaptativa, variando en función de la evolución del sistema, del efecto del manejo y de los cambios en las prioridades de la gestión. La integración de la silvicultura clásica y la ecología irá haciendo posible una mejor gestión y predicción del funcionamiento y evolución del bosque mediterráneo, si bien el marco temporal de las predicciones es necesariamente corto debido a la complejidad del sistema y a lo limitado de nuestros conocimientos.

Summary. *Mediterranean forests, a man-made and changing system.* Both the Mediterranean climate and the structure and functioning of Mediterranean forests and shrublands have undergone continuous changes, with increasing rate over the last millennia due to the influence of human activities. Favorable habitats in southern Europe were important reservoirs for plant diversity during Quaternary glaciations a fact that enhances the conservation value of present day Mediterranean forests. Fire and livestock husbandry have exerted an important influence on the evolution of the vegetation over the second half of the Holocene. Human practices became a critical perturbation that determined changes in dominant species, diversity and vegetation cover. The climatic aridification experienced over the last millennia influenced these changes only marginally. The main consequence of anthropization in low land Mediterranean forests is their transformation into savana-like dehesas, a semi-natural open wood pasture very of high biological diversity. Dehesas are an

example of how certain human practices may lead to increasing diversity at various scales. Management of Mediterranean forests must be adaptive, and should be able to change according to the evolution of the system, the effect of management, and the changes in management priorities. The integration of traditional silviculture with ecology will allow for a better management and enhanced prediction of the functioning and evolution of Mediterranean forests under changing environmental conditions. However, the time frame for these predictions is short due to the complexity of the system and to our still limited knowledge.

1. Introducción

La visión que se tiene del bosque mediterráneo es, o al menos incluye, un combinado de paradigmas en cierta medida falsos. Y esto es así empezando por las propias especies leñosas que lo forman, muchas de las cuales no son auténticamente mediterráneas al ser, en realidad, supervivientes del Terciario (Palamarev 1989, Herrera 1992). El verano seco, típico del clima mediterráneo, al que teóricamente estaría adaptada la vegetación mediterránea sólo ha sido típico en la Cuenca Mediterránea durante los últimos 5.000 años (Grove y Rackham 2001), un plazo demasiado breve para la evolución y especiación, sobre todo en el caso de especies longevas como los árboles mediterráneos actuales. Por tanto muchas de las presuntas adaptaciones de las plantas al clima mediterráneo no son sino pre-adaptaciones o rasgos funcionales que no han evolucionado bajo las condiciones ambientales de la actualidad. Tal es el caso, por ejemplo, de la esclerofilia de las hojas de muchas especies presentes en la Región Mediterránea (ver Capítulos 5 y 7). El significado real de este rasgo, tradicionalmente considerado “mediterráneo” al conferir presuntas ventajas adaptativas ante la sequía estival, es objeto de controversia y las fuerzas selectivas que han dado lugar a la evolución, distribución geográfica y papel funcional de la esclerofilia no están esclarecidas (Aerts 1995, Blondel y Aronson 1999). Además, ni el propio clima mediterráneo ni la fisonomía del paisaje mediterráneo han permanecido nunca constantes durante más de un siglo, con lo que la visión arquetípica del bosque mediterráneo está sesgada por nuestra incapacidad de integrar la variabilidad temporal en la estructura y funcionamiento del mismo más allá de unas pocas décadas (Carrión *et al.* 2000). Y unas pocas décadas es un periodo demasiado corto para captar la esencia de un sistema que como éste presenta dinámicas poblacionales y ciclos complejos de siglos, si no milenios, de duración. Esta lentitud de algunos procesos, como los de la regeneración natural de ciertas especies del género *Quercus*, compromete la viabilidad a largo plazo del bosque mediterráneo ya que una de las características de nuestro tiempo es la aceleración de las tasas de cambio ambiental. De esta forma, los procesos microevolutivos, que pueden darse en plazos de tiempo cortos en sistemas como las lagunas temporales y compensar así los efectos negativos de una tasa de cambio ambiental muy rápida, no son operativos para especies longevas y de lento crecimiento como las encinas (Rice y Emery 2003). Sin embargo, esta lentitud de algunos procesos clave no significa que la vegetación mediterránea no haya sufrido profundos cambios durante los últimos miles de años, cambios relacionados con fluctuaciones climáticas no menos profundas combinados en tiempos más recientes con alteraciones en el régimen de perturbaciones (e.g. por fuego) y en el nivel de explotación de los ecosistemas (e.g. pastoreo, carboneo y leña). Sin embargo, tanto las características adaptativas y competitivas de las especies como diversos procesos estocásticos han sido tan importantes o más que la conclusión de las fases glaciares y los cambios climáticos del Holoceno para el establecimiento de las especies dominantes después de cada crisis (Carrión 2003). Esta combinación de factores bióticos y abióticos ha permitido que algunos tipos de ecosistemas forestales hayan sido capaces de amortiguar el estrés que supusieron los cambios climáticos.

En este capítulo mostraremos que tanto el clima mediterráneo como la estructura y funcionamiento de los bosques y formaciones leñosas de estos ecosistemas han estado en constante cambio durante los últimos millones de años. Veremos la importancia de incluir la intervención humana para comprender los procesos que han dado lugar a los bosques que ahora tenemos. Y finalmente resumiremos algunos aspectos que deben tenerse en cuenta en la gestión de los bosques mediterráneos como reservorios de una notable diversidad biológica.

2. Reconstruyendo el pasado para comprender el futuro: paleoclima y paleovegetación

La Tierra ha experimentado en los últimos dos millones de años una alternancia periódica de fases glaciares e interglaciares, de forma que aproximadamente el 80% del Cuaternario del norte de Europa ha sido tiempo glacial. Estos descensos sostenidos de temperatura han tenido efectos directos e indirectos, a través de las repercusiones en la disponibilidad hídrica, sobre la distribución de los bosques. De esta forma, las latitudes mediterráneas experimentaron un incremento de la aridez mientras muchas de las especies arbóreas y arbustivas desaparecían en las zonas glaciadas (Carrión *et al.* 2000). Las especies forestales sobrevivieron en refugios microclimáticos en las montañas del sur de Europa y en algunas áreas próximas al mar (ver Capítulos 2 y 3). Con la llegada de cada fase interglaciar, las poblaciones refugiadas serían el punto de partida para la colonización de las regiones centrales y septentrionales de Europa, lo cual requirió de procesos de migración a larga distancia y gran escala (Carrión 2003). De esta forma los hábitats favorables del sur de Europa constituyeron un importante reservorio de diversidad vegetal para todo el continente europeo. En consecuencia, considerar especies como el haya, los abetos o los robles como propias de zonas templadas centroeuropeas no es muy real, ya que históricamente han estado más tiempo en la región mediterránea que fuera de ella; en particular durante los últimos dos millones de años (Carrión *et al.* 2000, Carrión 2003). Sin embargo, los datos ecofisiológicos o dendroecológicos tomados a corto y medio plazo muestran que en general son especies adaptadas a condiciones templadas de bajo estrés hídrico. Los estudios paleopolínicos de muestras obtenidas en turberas y lagunas han permitido identificar algunas de estas zonas de refugio, aunque su estructura ecológica está todavía por dilucidar. Por ejemplo, los valles interiores de Sierra Nevada y del macizo Segura-Cazorla-Alcaraz han actuado como importantes zonas de refugio para especies como *Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia* u *Olea europaea*, mientras que el litoral de Murcia y Almería sirvió de refugio durante la última glaciación para diversos pinos, encinas y robles, además de coscojares con palmito, acebuchares y matorrales ibero-norteafricanos de cornical (*Periploca angustifolia*) y arto (*Maytenus europaeus*), acompañados de otras especies termófilas como *Osyris quadripartita*, *Myrtus communis*, *Lycium intricatum*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia* (Carrión *et al.* 2000, Carrión 2003). Las reconstrucciones paleoecológicas de las secuencias polínicas sugieren que los cambios de vegetación pueden llegar a ocurrir en pocos siglos o incluso décadas, como consecuencia de cambios climáticos marcados que fuerzan migraciones altitudinales o latitudinales de las especies.

3. Reconstruyendo el pasado para comprender el futuro: el cambiante régimen de perturbaciones y la intervención humana

Además del clima, la intensa intervención humana es otra característica propia de los ecosistemas mediterráneos. Estos ecosistemas han sido muy alterados por el hombre desde comienzos del Neolítico (Cuadro 1.1), lo que ha provocado una reducción de su área original (Pons y

CUADRO 1.1
BREVE HISTORIA DEL CLIMA Y LOS BOSQUES MEDITERRÁNEOS

Los bosques mediterráneos han sufrido numerosos avatares climáticos e históricos que han determinado la estructura y dinámica de los bosques actuales y que tendrán indudables repercusiones en su respuesta futura al cambio global. La cronología que se incluye a continuación resume algunos de los principales momentos en la historia del clima y de los bosques mediterráneos y ha sido elaborada a partir de otros estudios lógicamente más extensos (Costa *et al.* 1998, Grove y Rackham 2001, Maldonado *et al.* 2002, Mesa-Jimenez 2002, Carrión 2003).

Las siglas BP, a.C. y MA indican antes del presente, antes de Cristo y millones de años respectivamente.

6.5 MA BP	Desecación Messiniense (Terciario, Mioceno) del Mediterráneo (crisis de salinidad). Expansión de táxones esteparios y de zonas salinas.
3.2 MA BP	Se establece por primera vez el clima Mediterráneo (Terciario, Plioceno), pero será interrumpido por grandes y duraderos cambios climáticos. Empobrecimiento inicial de especies. Dominio de coníferas. Bosques más abiertos. Se expanden las especies mediterráneas.
2.3 MA BP	Glaciaciones en Europa. Hasta 20 oscilaciones climáticas que son paralelas a alternancias de bosques y formaciones abiertas registradas durante el Cuaternario (Pleistoceno, 1.6-0.01 MA). La alternancia de bosques caducifolios y perennifolios se debe a oscilaciones pluviosidad-xericidad en el Norte de Europa y calentamiento-enfriamiento en el Sur.
100.000 BP	Última glaciación (Würm), comienzo del Holoceno. Desaparece la flora subtropical del Terciario de extensas zonas.
18.000 BP	Condiciones extremadamente frías y áridas. La mayoría de las especies actuales ya están caracterizadas. El registro fósil y polínico permite reconstrucciones precisas. Se distinguen ya en la Península Ibérica las tres zonas climáticas principales (atlántica al noroeste, mediterránea al sureste, de transición y muy continental en el interior).
10.000 BP	Crisis de aridez del Dryas.
8.000 BP	Período Atlántico, recuperación de bosques templados. Predominio de <i>Quercus</i> spp. en el Mediterráneo. Encinares y quejigares se expanden en periodos favorables y son dominantes. El alcornoque se hace más abundante. Los pinos suponen menos de un 20% de los registros polínicos, pero pueden ser localmente abundantes en zonas más secas y frías.
7.000 BP	Comienza a ser importante la incidencia de las actividades humanas (Neolítico, fuego). La deforestación favorece la expansión de matorrales heliófilos. Se inicia un periodo de 2.000 años de buena pluviometría.
5.000 BP	El clima mediterráneo, marcado por cierta aridez, se establece y se mantiene hasta la actualidad con sólo breves y moderadas interrupciones.
4.000 BP	La cultura de El Argar (Edad de Bronce) hace uso de herramientas para la tala de árboles. Se incrementa el mercado a larga distancia (incrementándose la diseminación de propágulos y especies exóticas) y la explotación intensiva de recursos.
3.000 BP	El pastoreo comienza a ser importante en el Mediterráneo.
2.800-2.000 BP	La Edad de Hierro trae nuevas tecnologías para la explotación del bosque, el cual es supeditado a la ganadería en el Norte y a la agricultura en el Sur.
s. II a.C.-s. IV	La dominación romana de la Península Ibérica trae sistemas agrosilvopastorales precursores de la dehesa. Los cultivos se extienden en los valles y se conservan los bosques y matorrales en zonas poco fértiles y montañosas que son aprovechadas para ganadería. Se introducen voluntaria e involuntariamente muchas especies animales y vegetales.
s. IV-s. VIII	La época visigótica y premusulmana mantiene las costumbres romanas de uso del terreno y se establecen medidas protectoras de la propiedad forestal y de la madera.
s. VIII-s. XV	Epoca musulmana. Se intensifican los cultivos, los agroecosistemas denotan un uso sostenido durante la cultura árabe. Se introducen muchos cultivos arbóreos, algunos de los cuales se naturalizan en el área mediterránea.
s. XI	Bajo el auspicio de Alfonso X se crea el Consejo de la Mesta, que incrementa su poderío hasta la época de los Reyes Católicos. Disminución de la superficie arbolada por uso ganadero y construcción de barcos, a pesar de medidas de protección de zonas boscosas de uso comunal.
s. XII-s. XIII	Desarrollo de la Marina militar (Fernando III) que consume mucha madera.

1320-1370	Primer máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inundaciones. Inviernos prolongados y elevada precipitación estival.
s. XVI	Auge de la Marina militar con Felipe II. Construcción de la Armada Invencible a costa de algunos de los mejores bosques ibéricos. Desaparecen grandes extensiones de bosque en la zona centro (Madrid y Toledo).
1560-1620	Segundo máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inundaciones y sequías. Inviernos fríos. Lluvia en verano.
s. XVII	Protección de masas arboladas por Felipe IV que apenas afectan la tendencia general de deforestación del territorio.
1680-1720	Tercer máximo de la Pequeña Edad de Hielo: sequía y frío.
s. XVIII	Los Borbones Felipe V y Fernando VI promueven la repoblación forestal, pero no frenan el avance general de la deforestación por el incremento poblacional, fomento de la Marina y requerimiento de leña para minas y herrerías. Primeras grandes sustituciones de quercíneas por pinos influidas por actividades humanas (e.g. <i>Quercus faginea</i> por <i>Pinus nigra</i> en la Sierra de Cazorla).
1810	Cuarto máximo de la Pequeña Edad de Hielo. Inviernos y veranos fríos
1812	Las Cortes de Cádiz y el pensamiento liberal llevan el suelo a manos del trabajador. Se inicia la “tragedia del bien común” a gran escala y se acelera la deforestación.
1837	La desamortización de Mendizábal retira tierras de manos de la Iglesia y se acrecienta el deterioro de los bosques. El proceso sigue hasta el último tercio del siglo XIX y se talan o dañan seriamente 4,5 millones de hectáreas de bosque.
1848	Surge el cuerpo de técnicos de montes (ingenieros), el cual logra proteger 8 millones de hectáreas de bosques en Guadarrama, Cazorla, Cuenca y Pirineos.
1902-1903	Se crea la Guardería Forestal y el Cuerpo de Auxiliares Administrativos de Montes. Se inician grandes programas de repoblación. Comienzan plantaciones a gran escala de coníferas y más tarde de eucaliptos, con fines productivistas.
s. XX	Crisis del mundo rural con grandes migraciones a las ciudades. Se abandonan campos que pasan a ser tierras forestales. Masiva política estatal de repoblaciones, sobre todo con especies de pinos, iniciada en los años 40.
1960-actualidad	Abandono de prácticas tradicionales: crisis de la dehesa, reviejado del monte bajo de quercíneas. La superficie arbolada general aumenta (e.g. un 16% entre 1965 y 1976). Se incrementa el número de espacios naturales protegidos. Surge la visión conservacionista del bosque.
1970-actualidad	Recuperación natural de encinares y alcornoques en áreas marginales submediterráneas menos secas. Los encinares se expanden en zonas montañosas y disminuyen de los llanos cerealistas, con balance neto negativo. La reducción de pastoreo en las montañas y su despoblación facilita la invasión de los pastos por matorrales (lignificación) y pinos. El balance es ligeramente positivo para los alcornoques. Se acrecienta el deterioro ambiental del aire y las aguas, y el ritmo del cambio climático. A pesar de que España cuenta con 540 espacios protegidos (3,3 millones de hectáreas), la protección de espacios naturales fuera de áreas de montaña o lugares históricos o emblemáticos es escasa. Los bosques mediterráneos quedan fragmentados y desconectados. España, con 40 millones de hectáreas en la zona climática Mediterránea, llega al final del segundo milenio con 15 millones de hectáreas de bosque, sólo 3 de ellos de bosque mediterráneo, y más de 3 millones de hectáreas de matorral mediterráneo.

Suc 1980). En ausencia del hombre, los ecosistemas que deberían cubrir la Península Ibérica diferirían bastante de los actuales (Blondel y Aronson 1995). Uno de los procesos más significativos ocurridos en la Cuenca Mediterránea ha sido la desaparición de bosques de robles caducifolios y marcescentes a favor de bosques de especies esclerófilas como la encina. Los resultados de simulaciones fitoclimáticas demuestran que este proceso podría haber sido causado tanto por un cambio climático debido al incremento de la temperatura (González Rebollar *et al.* 1995), como por la erosión del suelo inducida por las actividades humanas (González Rebollar 1996) (ver Capítulo 11). Probablemente, ambas causas hayan actuado sinérgicamente en el pasado. El proceso de “esclerofilización” de los bosques, iniciado hace miles de años, ha continuado sin interrupción hasta el presente. En los últimos siglos, los bosques caducifolios de media monta-

ña han sido paulatinamente sustituidos por encinares supra-mediterráneos y por bosques de coníferas muchas veces repoblados (Ibáñez *et al.* 1997). En el norte de Marruecos y posiblemente en el sur de España, los bosques de quejigo (*Q. canariensis*), con hoja marcescente, fueron sustituidos por alcornoques (*Q. suber*), de hoja perenne y más resistente a la sequía y a los incendios (Reille y Pons 1992, Marañón *et al.* 1999). Como consecuencia de la influencia humana, una parte del bosque mediterráneo fue destruido para crear cultivos y pastos, mientras que el resto fue transformado en monte bajo para la producción intensiva de carbón y leña debido a su gran capacidad para el rebrote (por ej., *Q. pyrenaica*, *Q. faginea*). Por tanto, algunos de los bosques originales han desaparecido, mientras que otros han sido muy alterados en su estructura y funcionamiento, pasando a tratarse en régimen de monte bajo.

Los sistemas mediterráneos han estado y están típicamente expuestos a perturbaciones que pueden ser episódicas, como las sequías intensas e incendios, o crónicas, como la sobreexplotación y el pastoreo y ramoneo (ver Capítulos 4 y 6). La vegetación forestal se caracteriza por su inercia y gran resistencia a la invasión, aunque las perturbaciones reiteradas o de gran magnitud pueden provocar respuestas de tipo umbral, desencadenando extinciones locales relativamente abruptas (Carrión *et al.* 2001). La mayoría de los diagramas polínicos del Holoceno ibérico muestran cambios graduales o pautas de vegetación relativamente estables, los cuales han sido tradicionalmente interpretados según la dinámica climática que se observa en el norte de Europa. Algunos estudios en la Península Ibérica han revelado cambios bruscos que no se correlacionan con un proceso climático coetáneo o inmediatamente precedente, revelando la combinación de una inercia inicial con respuestas rápidas una vez que se han traspasado los umbrales de vulnerabilidad del sistema. La secuencia de Villaverde (Jaén) demuestra cómo el fuego es el condicionante primordial de la respuesta vegetal entre 3.500 y 1.000 años BP, con independencia de que su extensión y frecuencia estén determinadas por el régimen climático. En esta secuencia se observa cómo el encinar es remplazado tres veces por pinares de pino carrasco coincidiendo con la frecuencia de microcarbones, indicadores de la incidencia del fuego. Esta respuesta elástica en la que el pino se extiende y vuelve a disminuir rápidamente se volvió irreversible cuando la frecuencia de microcarbones tuvo una periodicidad corta (20-50 años), dando lugar a un cambio abrupto en la estructura ecológica del bosque (Carrión 2003). Otras secuencias de la zona se relacionan con los cambios climáticos del Tardiglacial y Holoceno, pero el control ejercido por el clima sobre la vegetación es modulado por las perturbaciones y la competencia interespecífica, dando lugar a retrasos de varios cientos de años y a respuestas tipo umbral. Al aumentar la escala espacial, el cambio climático aparece como un controlador más inmediato de los desplazamientos en los tipos forestales. Pero el fuego y, más tarde, el pastoreo influyeron muy significativamente en la evolución de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno. El aumento de la aridez en ciertos casos supone poco más que una influencia de fondo. Por tanto, la acción antrópica durante los últimos milenios es un elemento crítico de perturbación que determina cambios en las especies dominantes y conlleva cambios radicales en la diversidad y la cobertura arbórea y arbustiva.

4. La explotación como factor de cambio: las dehesas

El reflejo más generalizado de la acción humana sobre los bosques mediterráneos ha sido la creación de pastizales arbolados para facilitar el aprovechamiento de pastos y frutos por los herbívoros domésticos. Aunque la existencia de extensos bosques abiertos se ha documentado con anterioridad, no es hasta después de la Reconquista cuando comenzaron a establecerse las dehesas como tipo de paisaje íntimamente asociado a un régimen de gestión controlado a largo plazo y sobre grandes latifundios (Linares-Luján y Zapata-Blanco 2003). Sin embargo, al igual

que sucede con las fluctuaciones derivadas de fenómenos naturales descritas, la existencia de estos bosques abiertos ha de contemplarse enmarcada en una dinámica de cambio continuo, esta vez condicionado por tendencias socioeconómicas. Así, las dehesas (“monte hueco”) comenzaron a extenderse a costa del bosque denso (“monte pardo”) a medida que la presión demográfica implicaba una mayor demanda de tierras de labor y pasto, proceso que conoció un apogeo a mediados del siglo XIX (Linares-Luján y Zapata-Blanco 2003). Durante poco más de un siglo la superficie de pastizal arbolado sin matorral alcanzó su máxima extensión (entre 3 y 6 millones de hectáreas según las estimaciones), gracias a una gestión tradicional intensa que favoreció a las especies arbóreas más productivas (encina y alcornoque) y generalizó el uso de los antiguos pastos y matorrales como tierra de cultivo para abastecimiento humano.

A partir de esta época de máximo arriago, los cambios ocurridos en las dehesas han tenido presumiblemente dos tipos de efectos ecológicos: 1) modificaciones de la diversidad paisajística (Charco y García 2002) y 2) alteración específica de rasgos ambientales de los que dependen críticamente ciertas especies (Pulido y Díaz 2003). Los estudios modernos sobre cambios en el paisaje adehesado se basan en la comparación de tres instantáneas tomadas en los años 50, 80 y en la actualidad, analizándose generalmente los cambios de superficie de las unidades de paisaje y de densidad del arbolado allí donde se mantiene. Estos estudios identifican una primera fase (1956-1984) de abandono en áreas marginales y de intensificación en áreas productivas para el cultivo o la ganadería (Plieninger 2001, Charco y García 2002). Las consecuencias para el paisaje son la matorralización de zonas antes cultivadas y el aclareo parcial o total de áreas pastoreadas, es decir la sustitución del sistema tradicional de dehesa por un sistema simplificado de menor diversidad y con un fallo crónico de regeneración del arbolado (Pulido y Díaz 2003). La segunda fase de cambio abarca las dos últimas décadas, en las que la tendencia a la matorralización continúa pero cesa la desaparición de superficie arbolada, lo que provoca un incremento neto de superficie y densidad del arbolado. Aunque faltan estudios al respecto, estos cambios serían atribuibles en gran parte al nuevo uso cinegético del territorio y/o la declaración de espacios protegidos.

En la historia de las dehesas, desde su creación medieval hasta su reciente degradación o desaparición, puede reconocerse pues una dinámica de continuos cambios en la extensión y distribución espacial del mosaico de pastos, matorral, cultivos, acompañado de fluctuaciones en la densidad arbórea, asociados a la intensificación, el abandono o el cambio de aprovechamiento (Plieninger 2001). Pero además, estos cambios cuantitativos tienen repercusiones en la diversidad y la identidad de los organismos integrantes, algunos de los cuales (por ejemplo las aves necrófagas) han sido primero favorecidos por el aumento de la densidad de herbívoros, después amenazados por la intensificación y más tarde recuperados por la protección de espacios naturales (Díaz *et al.* 2003). Para los grupos indicadores bien documentados (pájaros, herbáceas y algunos gremios de invertebrados), la diversidad o la riqueza de especies de las dehesas aumenta respecto a los bosques de los que derivan. Este hecho ha sido tradicionalmente explicado por la mezcla de varios tipos de hábitat distintos, que permite la coexistencia de elementos faunísticos y florísticos forestales asociados al arbolado y al matorral, y de elementos propios de zonas abiertas, asociados a los pastizales y cultivos (Díaz *et al.* 2003). Por ejemplo, la riqueza de especies de plantas herbáceas es en promedio menor bajo las copas de los árboles que fuera de ellos, pero las especies presentes son distintas bajo la copa y fuera de ella por lo que la riqueza de especies a nivel de la parcela adehesada es grande (Marañón 1986). Y algo parecido ocurre con las aves nidificantes, cuyo número de especies aumenta con la cobertura arbolada en dehesas de encina sin matorral, pero las especies características de las dehesas más abiertas no son sustituidas por especies forestales a medida que aumenta la cobertura de arbolado sino que se añaden a ellas (Díaz *et al.* 2003).

Como se deduce de los ejemplos anteriores, la presencia de ciertas especies en los conteos de diversidad depende del mantenimiento de rasgos ambientales críticos para su supervivencia y que están enteramente sujetos a las prácticas de manejo, tales como la densidad y tamaño de los árboles o la estructura de la vegetación subarbórea. De ahí que, a lo largo de los siglos de historia de las dehesas, la intervención humana haya acelerado la tasa de cambio de la estructura y composición de los bosques, relegando en importancia a otros agentes de cambio.

5. Bosques *versus* matorrales: interacciones y sucesión secundaria

El avance del bosque que se ha ido experimentando en las últimas décadas en las zonas mediterráneas de Europa (Scarascia-Mugnozza *et al.* 2000) tiene como contrapartida un empobrecimiento local y regional en el número de especies por dos motivos principales: por el predominio de ambientes nemorales sombreados en sistemas típicamente bien iluminados y por la falta de agua en el sotobosque o en las zonas más bajas de la cuenca al ser transpirada por un dosel arbóreo en expansión. Por otro lado, la destrucción del bosque mediterráneo para favorecer la agricultura o la ganadería, o bien causada por incendios recurrentes, ha favorecido a las especies arbustivas colonizadoras que hoy dan lugar a grandes extensiones de matorrales y confieren al paisaje mediterráneo su fisonomía quizá más característica. La situación inversa, es decir, el abandono de las prácticas agrícolas, ha llevado también a un incremento de la superficie ocupada por matorrales (Brouwer 1991). Así pues, nos encontramos ante dos procesos diferentes en las zonas mediterráneas, el avance del bosque, que se vuelve más cerrado y conlleva en general una disminución de la diversidad biológica (Fig. 1.1), y el avance de los matorrales, que dan lugar con frecuencia a estructuras en mosaico, generalmente muy ricas en especies pero también con pérdidas locales de diversidad al reemplazar a pastos en general ricos en especies de gramíneas y leguminosas (Blondel y Aronson 1999). El predominio de un proceso u otro es el resultado de una serie de factores ecológicos, históricos y socio-económicos que operan tanto a escala local como regional (Grove y Rackham 2001).

Dada la frecuencia e intensidad de las perturbaciones en ambientes mediterráneos (ver Capítulo 4), la sensibilidad diferencial de las especies a estas perturbaciones es un mecanismo muy importante en la composición y en la dinámica espacial y temporal de las comunidades vegetales y animales (Zavala 2003) (ver Capítulos 8 y 13). Las comunidades de plantas leñosas mediterráneas experimentan cambios fisonómicos o estructurales muy notables como respuesta a las perturbaciones, pero pueden mantener una composición de especies prácticamente constante. El concepto de sucesión según el cual unas especies van reemplazando a otras con el tiempo está muy aceptado para los bosques templados y tropicales, y de alguna forma ha ido impregnando la ecología forestal mediterránea a pesar de las restricciones en estos reemplazos que impone la sequía (Valladares 2003). Para que la sucesión ocurra deben producirse exclusiones competitivas y/o facilitaciones entre especies a lo largo del tiempo. Se sabe que ambos procesos ocurren en los ecosistemas mediterráneos y se sabe que el signo de la interacción entre especies (negativa si es competencia, positiva si es facilitación) está modulado por el grado de adversidad ambiental (Pugnaire y Luque 2001, Pugnaire *et al.* 2004). Pero no se sabe con qué frecuencia ocurre cada tipo de proceso ni cuán compleja es la red de factores y procesos que afecta al signo de la interacción, por lo que en muchos sistemas mediterráneos podrían verificarse simultáneamente fenómenos de autosucesión, sucesión secundaria y cambios abruptos tipo umbral, asociados con perturbaciones. Dicho de otro modo, de un matorral se podría pasar a un bosque, quedarse en matorral o pasar a pastizal. Y dada la escasez creciente de agua disponible por efecto tanto del cambio climático como del cambio de usos del suelo, de un bosque podría pasarse a un matorral o a un pastizal no sólo como consecuencia de una perturbación, sino como resultado de una degeneración de la formación arbolada.

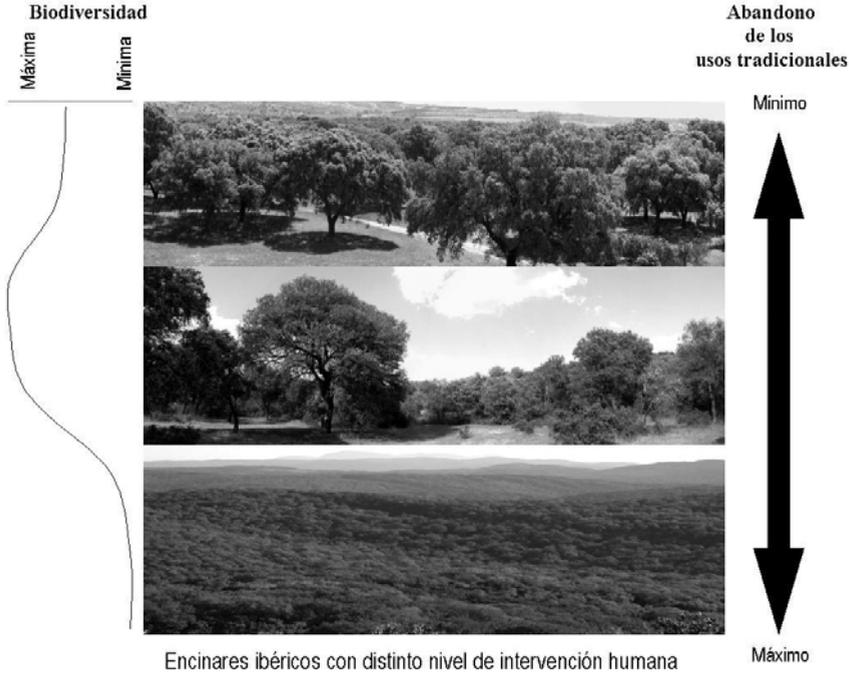


Fig. 1.1. Tres encinares ibéricos en los que el grado de abandono de los usos tradicionales (explotación agro-silvo-pastoral que da lugar a la dehesa) aumenta de arriba hacia abajo. Los niveles más altos de biodiversidad se encuentran en sistemas sometidos a niveles de intervención moderados, y en general el abandono total conlleva una disminución local de la riqueza de especies de flora y fauna (Díaz *et al.* 2003). No obstante, en los casos de abandono total puede facilitarse la recuperación de poblaciones de especies de gran valor por su grado de amenaza (e.g. águila imperial) o por su papel clave (animales que ayudan a la regeneración del arbolado dispersando sus semillas). Por tanto, la gestión de espacios naturales protegidos en ambientes mediterráneos debe identificar con precisión si el objetivo prioritario es la conservación del mayor número posible de especies o bien la conservación de ciertas especies clave ya que ambos pueden ser incompatibles.

La importancia de los procesos estocásticos e históricos, demostrada por ejemplo en la reconstrucción paleoecológica de secuencias de vegetación, hace que los esfuerzos de modelizar la sucesión y describir el equilibrio más o menos dinámico entre especies que coexisten en un determinado territorio no lleven en principio a modelos con un gran poder predictivo (Carrión 2003). Por tanto, simular y predecir la evolución de las comunidades de matorral o de bosque es en general un ejercicio difícil. Sin embargo, sí se cuenta con información suficiente sobre los principales rasgos funcionales diferenciadores de matorrales y bosques, lo cual permite estimar a corto plazo si los procesos llevan al predominio de unos u otros (ver Capítulos 9, 12 y 13).

6. Implicaciones para la gestión

Los modelos paleoecológicos establecen que los principales centros de dispersión post-glaciar europeos han sido el sur de la Península Ibérica, Italia y los Balcanes (Willis y Whitaker 2000). Por tanto, si una especie arbórea se extingue del sur de Europa, las posibilidades de extinción continental ante futuros cambios climáticos son mucho mayores que si la extinción afecta a las Islas Británicas o a Escandinavia (Carrión 2003). Esto representa un

sólido argumento para insistir tanto a nivel nacional como europeo en la importancia de la conservación de nuestros bosques y la aplicación de políticas de gestión forestal sostenible.

Casi el 90% del carbono en forma de biomasa lo acumulan los bosques, lo que supone el 50% del carbono orgánico terrestre. Sin embargo, Körner (2003) ha evidenciado recientemente la asimetría temporal que supone el lento crecimiento de un árbol y la brusquedad de las perturbaciones (incendio, tala, herbivorismo, decaimiento). Esto implica que la lenta asimilación de carbono debida al crecimiento está descompensada respecto a la rápida liberación de carbono asociada a la muerte del árbol. Fijémonos en el caso del monte bajo de encinas y robles dominante en muchas sierras ibéricas. La mayor parte de este paisaje ha experimentado un brusco cambio a partir de la industrialización del país y el despoblamiento de la zonas rurales. El uso tradicional de estos montes para leña y carbón se ha abandonado alargándose mucho los turnos de corta que antes rara vez sobrepasaban los 25 años (Fig. 1.2). Nos encontramos ante un monte bajo “reviejado” en el que las cepas presentan numerosos pies pasados de turno muchas veces con un crecimiento muy lento, lo que puede implicar una mayor vulnerabilidad ante distintos factores de estrés abiótico (por ej., sequía) o biótico (p.ej., defoliadores). Siguiendo el argumento de Körner (2003), la perturbación intensa que supone un tratamiento silvícola de este monte como el resalveo puede producir la liberación rápida de carbono asimilado lentamente durante años. Por otro lado, si no se realiza tratamiento alguno se corre el riesgo de que el escaso crecimiento de estas masas “reviejadas” y su mayor vulnerabilidad ante situaciones de estrés pueda conducir a episodios de decaimiento agudo (p.ej., la seca) y mortalidad, y, de nuevo, provocar la liberación brusca de carbono. Esta paradoja es

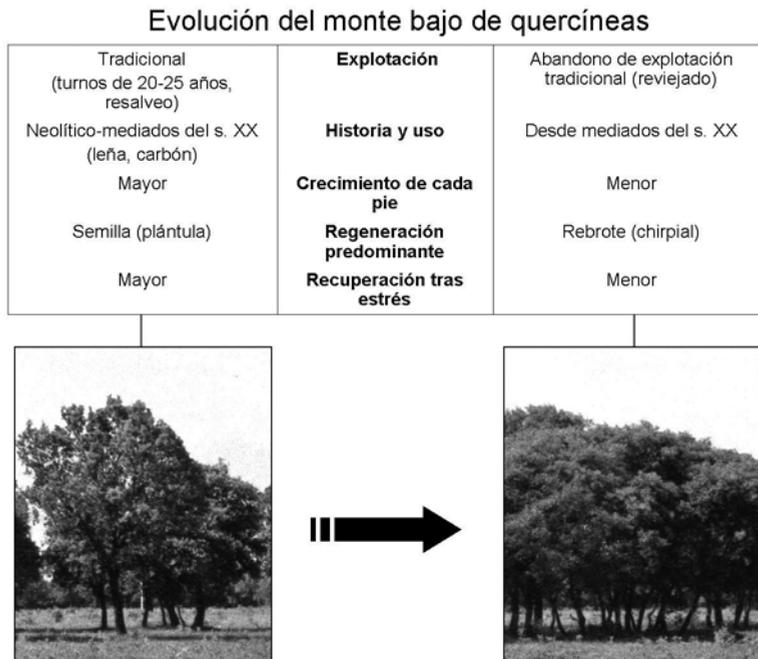


Fig. 1.2. Características y cambios observados o esperables en la evolución del monte bajo mediterráneo de quercíneas cuando su uso tradicional (resalveo con turnos de corta de 10-25 años) se abandona y se genera un monte bajo pasado de turno o “reviejado”. Un monte “reviejado” mostraría menor crecimiento por pie, una regeneración predominantemente asexual y una mayor vulnerabilidad potencial ante factores de estrés abiótico (e.g. sequía o temperaturas extremas) y biótico (e.g. plagas de insectos defoliadores, micosis).

actualmente irresoluble debido a nuestro desconocimiento del funcionamiento del monte bajo y crea serias dudas sobre el papel de estas formaciones de quercíneas como sumidero “ibérico” de carbono. Estas dudas se trasladan desde la investigación a la gestión y deben resolverse para decidir cómo manejar este paisaje valorando también su papel como reservorio de biodiversidad (ver Capítulos 14, 17 y 18).

El bosque mediterráneo actual no se entiende sin la intervención humana, y un paradigma claro lo suponen los sistemas o adhesados (Fig. 1.1). Aunque los cambios en el clima y en el régimen de fuegos y perturbaciones podrían conducir a que las dehesas se mantengan por medios distintos al uso humano, en la actualidad tanto las dehesas como la diversidad que albergan dependen de una correcta gestión forestal y ganadera (Díaz *et al.* 2003). La gestión de estos sistemas es la gestión de elevados niveles de diversidad biológica, que podrían contribuir a su mantenimiento y conservación gracias al valor que la sociedad otorga a los sistemas ricos en especies (Blondel y Aronson 1995). A pesar de que está demostrada la necesidad de la intervención humana para mantener la coexistencia local entre el pastizal y el arbolado en la dehesa aún no están dilucidados los procesos y mecanismos por los cuales resulta tan importante la intervención humana para el mantenimiento de esta coexistencia (Marañón *et al.* 1999). Por tanto, la gestión de estos sistemas debe ser adaptativa y se debe ir cambiando en función de la propia evolución del sistema y se debe retroalimentar con los resultados del manejo que en cada caso se haya aplicado (Rojas 2001, Charco 2002) (ver Capítulo 18).

Si bien la intervención humana en los bosques mediterráneos tiende a aumentar los niveles de diversidad biológica, en los casos de abandono total de los usos tradicionales puede facilitarse la recuperación de poblaciones de especies de gran valor por su grado de amenaza (e.g. águila imperial) o por su papel clave (e.g. animales que ayudan a la regeneración del arbolado dispersando sus semillas) (Fig. 1.1). La gestión se enfrenta pues a la asociación entre elevados valores de diversidad y ausencia de sostenibilidad (baja regeneración del arbolado), paradoja que debe resolverse mediante la identificación del objetivo prioritario en cada caso.

A la luz de los estudios paleoecológicos, la contingencia histórica aparece como un responsable significativo de la trayectoria temporal de las comunidades vegetales. La exploración de secuencias vegetales de varios miles de años revela interacciones múltiples, abundancia de pautas no repetidas y una gran sensibilidad a la situación inicial, todo lo cual hace poco apropiadas las explicaciones mecanicistas y desafían la simulación. Debemos, por tanto, resignarnos y aceptar que la mayor parte de la naturaleza no es lineal y no puede predecirse con facilidad. Sin embargo, hay cada vez más evidencia de que la paulatina integración de los conocimientos de la silvicultura clásica y la ecología aplicada irán haciendo posible la gestión y predicción del funcionamiento y de la evolución del bosque mediterráneo en un ambiente cambiante (Zavala 2003) (ver Capítulos 15 y 18). No obstante, tanto la gestión como la predicción han de barajar por el momento escalas temporales necesariamente cortas dada la complejidad de los procesos, la lentitud de algunas de las respuestas del bosque mediterráneo y nuestro aún limitado conocimiento.

Agradecimientos

Gracias a Teodoro Marañón por sus sugerencias y revisiones críticas. Este trabajo se ha escrito gracias a resultados obtenidos mediante diversos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (ECOFIARB REN2000-0163-P4 y TALMED REN2001-2313) de FV.

Bibliografía

- Aerts, R. 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: Human and non-human determinants. Páginas: 43-105 *En*: G. W. Davis y D. M. Richardson, edit. *Mediterranean-Type ecosystems: The function of biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Blondel, J. y J. Aronson. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, New York.
- Brouwer, F. M. 1991. Land use changes in Europe: processes of change, environmental transformations and future patterns. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Campos-Palacín, P. 1984. *Economía y energía en la dehesa extremeña*. Instituto de Estudios Agrarios, Pesqueros y Alimentarios, Madrid.
- Carrión, J. S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/revision1.htm>.
- Carrión, J. S., A. Andrade, K. D. Bennett, C. Navarro y M. Munuera. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.
- Carrión, J. S., M. Munuera, C. Navarro y F. Sáez. 2000. Paleoclimas e historia de la vegetación cuaternaria en España a través del análisis polínico. *Viejas falacias y nuevos paradigmas*. *Complutum* 11: 115-142.
- Charco, J. 2002. Conclusiones generales y propuestas para la regeneración de los bosques mediterráneos ibéricos. Páginas: 279-290 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Costa, M., C. Morla y H. Sainz. 1998. *Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica*. Geopláneta, Barcelona.
- Díaz, M., F. J. Pulido y T. Marañón. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adeshados. *Ecosistemas* 2003-3: URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>.
- González Rebollar, J. L. 1996. Sistemas agrarios sostenibles en áreas marginales. Páginas: 173-182 *En*: T. Lasanta y J. M. García Ruíz, edit. *Erosión y Recuperación de Tierras en Áreas Marginales*. Instituto de Estudios Riojanos y Sociedad Española de Geomorfología, Logroño.
- González Rebollar, J. L., A. García-Álvarez y J. J. Ibáñez. 1995. A mathematical model for predicting the impact of climate changes on Mediterranean plant landscapes. Páginas: 757-762 *En*: S. Zewer, R. S. A. R. van Rompaey, M. T. J. Kok y M. M. Berk, edit. *Climate Change Research: Evaluation and Policy Implications*. Elsevier, Amsterdam.
- Grove, A. T. y O. Rackham. 2001. *The nature of Mediterranean Europe. An ecological history*. Yale University Press, New Haven.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- Ibáñez, J. J., J. L. González Rebollar, A. García Álvarez y A. Saldaña. 1997. Los Geosistemas mediterráneos en el espacio y en el tiempo. Páginas: 27-130 *En*: J. J. Ibáñez, B. L. Valero-Garcés y C. Machado, edit. *El paisaje mediterráneo a través del espacio y del tiempo: implicaciones en la desertificación*. Geoforma, Logroño.
- Körner, C. 2003. Slow in, rapid out-carbon flux studies and Kyoto targets. *Science* 300: 1242.
- Linares-Lujan, A. M. y S. Zapata-Blanco. 2003. Una visión panorámica de ocho siglos de la dehesa. Páginas: *En*: F. Pulido, P. S. Campos y G. Montero, edit. *La gestión forestal de las dehesas*. Junta de Extremadura-IPROCOR, Mérida.
- Maldonado, J., M. Benito, R. A. Sanchez y H. Sainz. 2002. Evolución reciente de las áreas de los bosques esclerófilos ibéricos. Cambios deducidos a partir de la cartografía forestal. Páginas: 217-236 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Marañón, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like "dehesa" of S.W. Spain. *Ecología Mediterránea* 12: 131-141.
- Marañón, T., R. Ajbilou, F. Ojeda y J. Arroyo. 1999. Biodiversity of woody species in oak woodlands of southern Spain and northern Morocco. *Forest Ecology and Management*. 115: 147-156.
- Mesa-Jimenez, S. 2002. Historia de los bosques de la Península Ibérica. Páginas: 153-169 *En*: J. Charco, edit. *La regeneración natural del bosque mediterráneo en la Península Ibérica*. ARBA-Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Palamarev, E. 1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll den-droflora. *Plant Systematics and Evolution* 162: 93-107.
- Plieninger, T. y C. Wilbrand. 2001. Land use, biodiversity conservation, and rural development in the dehesas of Cuatro Lugares, Spain. *Agroforestry Systems* 51: 23-34.
- Pons, A. y J. P. Suc. 1980. Lés témoignages de structures de végétation Méditerranéennes dan le passé antérieur à l'action de l'home. *Natur. Monsp.* HS 69-78.
- Pugnaire, F. I., C. Armas y F. Valladares. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science* 15: 85-92.

- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93: 42-49.
- Pulido, F.J. y Díaz, M. 2003. Dinámica natural de la regeneración del arbolado de encina y alcornoque. Páginas: 39-62. En: F.J. Pulido, P. Campos G. Montero, edit. La gestión forestal de las dehesas. Historia, Ecología, Silvicultura y Economía. Instituto del Corcho, la Madera y el Carbón, Junta de Extremadura. Mérida.
- Reille, M. y A. Pons. 1992. The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of the Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Vegetatio* 99-100: 13-17.
- Rice, K. J. y N. C. Emery. 2003. Managing microevolution: restoration in the face of global change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 469-478.
- Rojas, E. 2001. Política forestal y conservación de la biodiversidad en los montes mediterráneos. Páginas: 75-84 En: J. Camprodon y E. Plana, edit. Conservación de la biodiversidad y gestión forestal. Su aplicación en la fauna vertebrada. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- Scarascia-Mugnozza, G., H. Oswald, P. Piussi y R. Kalliopi. 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. Páginas: 439-471 En: K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig, edit. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Willis, K. J. y R. J. Whittaker. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Zavala, M. A. 2003. Dinámica y sucesión en bosques mediterráneos: modelos teóricos e implicaciones para la silvicultura. Páginas: 43-63 En: J. M. Rey Benayas, T. Espigares y J. M. Nicolau, edit. Restauración de Ecosistemas Mediterráneos. Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.

CAPÍTULO 2

La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales

Juan Arroyo, José S. Carrión, Arndt Hampe y Pedro Jordano

Resumen. *La distribución de las especies a diferentes escalas espacio-temporales.* En este capítulo se explora cómo las especies del bosque mediterráneo han modificado su ámbito geográfico en respuesta a los cambios naturales del medio, desde el establecimiento del clima mediterráneo en nuestra región. Se analizan primero los cambios históricos reconocibles a través del registro fósil, cuyos datos han proporcionado nuevas perspectivas sobre la dinámica del bosque mediterráneo a largo plazo. Posteriormente se describen los tipos de distribución geográfica y las distintas metodologías de su análisis en una revisión crítica de la literatura sobre sectorización biogeográfica y distribución de la diversidad florística de la Península Ibérica. Aumentando progresivamente el detalle de la perspectiva, se describe a continuación la dinámica poblacional histórica de algunas especies emblemáticas del bosque mediterráneo. Ésta ha sido revelada recientemente mediante métodos moleculares, una herramienta poderosa para reconstruir la historia de los linajes, y el estudio de la regeneración de las especies en situaciones de relictualidad. La última sección está dedicada a las implicaciones que la distribución de las plantas tiene en diversos aspectos de su biología, como por ejemplo las interacciones con otros organismos. En particular, se discuten las posibles consecuencias de la modificación reciente de las áreas de distribución a escala regional y local (frecuente pero no necesariamente debida a factores antrópicos), especialmente cuando la distribución es parcheada (i.e. dinámica metapoblacional).

Summary. *The species range at different spatio-temporal scales.* We explore in this chapter how the biota of the mediterranean forests in our region has been modifying their range in response to environmental changes since the onset of the mediterranean-type climate. First, we report historical changes recognizable from the fossil record, which has provided us with new perspectives upon the long-term dynamics of mediterranean forests. Then we describe the different types of geographical distributions and methodologies used for their analysis based on a critical review of the literature dealing with biogeographic sectorization and distribution of floristic diversity across the Iberian Peninsula. Progressively increasing the detail of our perspective, we continue with reporting on historical population dynamics of some emblematic species of the mediterranean forest. These have recently been revealed by molecular techniques, a powerful tool to reconstruct the history of lineages, and assess of the regeneration of populations of relict species. The last section is dedicated to the implications of species' distribution upon their biology, for instance shaping their interactions with other organisms. In particular, we discuss the

possible consequences of modern range modifications at regional and local scales (often, but not always, due to human activities), especially in situations of fragmented distribution (i.e. metapopulation dynamics).

1. Introducción

Algo que parece una obviedad tanto para el profano como para el especialista, que las especies no viven todas en todas partes, no fue tan evidente para los primeros observadores atentos de la naturaleza. Aunque los primeros naturalistas helénicos ya notaron que las condiciones ambientales en que vivían las plantas variaban entre *especies*, pensaban que ese cambio se repetía en otras zonas geográficas. Aunque fuera más bien por evidencia negativa que por deducción empírica, a través de los siglos se fueron acumulando datos sobre la distribución discontinua de las especies. Esta acumulación fue el caldo de cultivo en el que surgió la Biogeografía como ciencia autónoma, en paralelo al desarrollo científico de los siglos XVII y XVIII. Un punto de inflexión estuvo marcado por la información recopilada por los influyentes viajeros naturalistas de esa época, siendo quizás el más notable Alexander von Humboldt (véase Brown y Lomolino 1998, para una breve revisión histórica).

De una forma similar, aunque más retrasada por su mayor dificultad de percepción, se fue haciendo evidente que las plantas no muestran una distribución estable en el tiempo. Por un lado algunos cambios perceptibles a la escala temporal humana (e.g., sucesión de ambientes de cambio rápido, como en las dunas; efecto de cambios catastróficos por vulcanismo o sismo) y por otro la consideración progresiva del registro fósil como fuente de datos y conocimiento, hacía ver que la existencia de las plantas ha cambiado en el tiempo. Se podía reconocer la existencia en el pasado de plantas hoy extintas o presentes en zonas muy alejadas.

El siglo XIX supuso, como en otras ciencias, un cambio radical en la concepción de la disposición espacio-temporal de las especies en la Tierra. No tanto porque no se supiera que esta disposición es cambiante, sino porque empezaron a vincularse los *movimientos* de las plantas con la alteración de su naturaleza por efectos de su *evolución*. Aunque pronto se vio que la relación de causalidad es compleja.

La biogeografía de las especies era un ingrediente fundamental en el desarrollo de la teoría de la evolución por efectos de la selección natural de Charles Darwin (1859; véanse los capítulos XII y XIII de *The Origin of Species...*) y queda más patente aún en la obra de Alfred R. Wallace (e.g., 1876), quien para muchos es el primer biogeógrafo evolucionista moderno. Desde ese momento el estudio de la biogeografía y la evolución de las especies forma parte de una dialéctica en la que difícilmente puede explicarse una sin recurrir a la otra.

En nuestro país, el estudio de la distribución de las especies (Corología) fue casi siempre subsidiario de la Sistemática, fundamentalmente como ayuda a ella, provocando no pocos argumentos circulares sobre el origen y las consecuencias de una distribución particular. No en vano la circunscripción taxonómica ha dependido muchas veces del patrón geográfico observado y las deducciones sobre el origen de los taxones implicados se han realizado a partir de ese patrón. No obstante, en la actualidad este tipo de argumentación está fuera de la agenda de los taxónomos evolucionistas, lo que ha empezado a permitir realizar inferencias directas sobre el origen y desarrollo de nuestra flora y fauna (Vargas 2003, Gómez y Lunt 2006).

De una forma más aséptica, sin implicaciones evolutivas directas pero también con menor poder resolutivo sobre las causas de los patrones biogeográficos, la distribución de los taxones se ha utilizado para caracterizar la singularidad de nuestra flora y vegetación, incluso

al nivel de comunidad (Fitosociología, Rivas Martínez 1987). Particularmente éste ha sido el caso de las especies de distribución muy restringida, las endémicas, que han permitido, por ejemplo, nombrar tipos distintos de comunidades, aunque funcionalmente sean equivalentes a otras especies. Más recientemente, las especies endémicas han sido objeto de especial interés desde el momento en que se han erigido en uno de los criterios esenciales para ser incluidas en *listas rojas* de especies (e.g., Blanca *et al.* 2000, Arroyo 2003).

Como no se pueden explicar los procesos sin haber descrito previamente los patrones y el marco histórico en el que éstos se desenvuelven, en este capítulo se repasarán brevemente los cambios temporales que más han marcado la evolución de las plantas, especialmente en el ámbito mediterráneo, mayoritario en la Península Ibérica, y los tipos de distribución de éstas. Aunque esta información es muy dependiente del contexto geográfico (es decir, no serviría para la flora canaria o para la templada), se asume que la amplia representación del bosque mediterráneo en nuestra Península, posiblemente el de mayor extensión al nivel mundial, justifica tal decisión. La determinación de los patrones de distribución y sus causas en la flora de la Península Ibérica nos informará necesariamente sobre la naturaleza cambiante del bosque mediterráneo, que alberga en cualquiera de sus etapas sucesionales la mayor parte de la flora y vegetación de la Península.

En un segundo paso de este capítulo se analizan los principales correlatos ambientales de la concentración de diversidad biogeográfica de nuestra flora y se dilucidan algunos casos de estudio en los que el uso de herramientas modernas ha permitido reconstruir la historia del movimiento de las plantas.

La aproximación adoptada en este capítulo es a varios niveles espaciales. La escala geográfica normalmente sólo puede ser inferida a partir de las huellas dejadas en el registro histórico, sean éstas los fósiles y sus relaciones de semejanza fenética, o las semejanzas genéticas y filogenéticas de poblaciones y especies actuales inferidas a partir de marcadores moleculares apropiados. Sin embargo, las escalas más reducidas pueden permitir estudiar procesos más finos que ayudan a comprender patrones generales. Desde este punto de vista se ofrecen algunos ejemplos de cómo las plantas se *mueven* a escala regional o local. Evidentemente, cuando nos referimos a la movilidad de las plantas estamos asignando esta capacidad al nivel de grupo (movimientos de la distribución de especies u otros grupos de organismos) o al de gen (movilidad en este caso a través de polen y semillas; Ennos 1994). Todos los casos de estudio comentados en este capítulo tienen que ver con el bosque mediterráneo en sentido amplio, desde las especies arbóreas responsables de la fisonomía de este tipo de vegetación paradigmático de nuestra Península, hasta especies herbáceas ligadas a las etapas sucesionales de ese bosque, pasando por especies de animales que forman parte intrínseca del mismo.

2. La escala temporal: aspectos de ecología histórica

La mayor parte de los paleobiólogos estarán de acuerdo en que el bioma mediterráneo europeo tiene su origen en el **Terciario**, aunque no sea razonable considerar que las condiciones climáticas asociadas no hayan concurrido con anterioridad en otras regiones del planeta. Las razones de esa premisa son, por tanto, esencialmente paleogeográficas: la región Mediterránea es un vestigio de los márgenes del antiguo Mar de Tetis, un océano mesozoico que experimentó profundas modificaciones debido a los desarrollos geomorfológicos asociados con la orogenia alpina, la cual prácticamente se completa a finales del Mioceno, en torno a unos 7 millones de años antes del presente (Ma). La aparición del clima mediterráneo típico de la Cuenca Mediterránea es posterior, hace unos 3,2 Ma (Suc 1984).

Ya en relación con la historia florística, es conveniente enfatizar, en primer lugar, que el contacto entre Eurasia y Norteamérica se prolonga en algunos puntos hasta finales del **Paleoceno**, hace unos 60 Ma. Dicho contacto explica la existencia de géneros comunes entre Norteamérica y el Mediterráneo europeo (Raven y Axelrod 1981, Xiang *et al.* 2000). Entre éstos, hay que mencionar *Acer*, *Alnus*, *Arbutus*, *Clematis*, *Crataegus*, *Berberis*, *Helianthemum*, *Cupressus*, *Fraxinus*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Prunus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Rubus*, *Smilax*, *Lavatera*, *Salvia*, *Viburnum*, *Vitis* y, sobre todo, *Pinus* y *Quercus*.

El **Mioceno** incluye fases con grandes áreas emergidas y estrechos contactos iberoafricanos, alternando con otras en las que, por ejemplo, buena parte del actual extremo suroriental de la Península Ibérica vino a ser un mar salpicado de pequeñas islas. Es probable que esta configuración espacial haya inducido fenómenos de especiación alopatrica. Por añadidura, el final del Mioceno, fase denominada **Mesiniense** (6,7-5,2 Ma), supuso tal aridez regional que buena parte de lo que hoy es el Mar Mediterráneo se transformó en un mosaico de marjales susceptibles de ser invadidos por especies halófilas y xerófilas de origen sahariano o iranoturánico (*Gypsophila*, *Suaeda*, *Salsola*, *Eurotia*, *Stipa*, *Astragalus*, *Microcnemum*, etc.; Hsü 1983). La fisiografía miocena, en cualquier caso, ha sido y sigue siendo objeto de enconados debates y muchos datos necesitan cierta destilación. Las investigaciones paleoclimáticas de los últimos años sugieren una complejidad espacial mucho mayor de lo que se había imaginado inicialmente, con abundancia de ecosistemas húmedos y tropicales en el norte de África y sur de Europa, especialmente en las regiones montañosas.

El **Plioceno** se asocia con la intervención de crisis climáticas episódicas, con acentuación de la mediterraneidad, aridez y cierto enfriamiento, además de una notable transgresión marina como consecuencia de la reapertura del Estrecho de Gibraltar. Todos los análisis paleoclimáticos parecen indicar que la doble estacionalidad característica del clima mediterráneo en Europa se define acumulativamente en las crisis fechadas en 3,4-3,3, 2,7-2,6, y 2,4-2,3 Ma, en paralelo a la desaparición de las secuoyas y palmeras, las primeras evidencias de glaciación en el Hemisferio norte y la llegada del mamut y el caballo a Europa occidental (Fauquette *et al.* 1998).

Desde el punto de vista paleoecológico, lo más llamativo del final del Terciario es la particular combinación florística. Así, la evidencia proviene de conjuntos fósiles de *Quercus ilex*, *Q. faginea*, *Q. coccifera*, *Q. cerris*, *Castanea*, *Acer monspessulanum*, *Carpinus orientalis*, *Smilax*, *Phillyrea*, *Cistus*, *Olea*, *Myrica* o *Pistacia* junto con palmáceas (*Sabal*, *Chamaerops*), lauráceas (*Laurus*, *Cinnamomum*, *Persea*, *Sassafras*, *Oreodaphne*), juglandáceas (*Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya*, *Engelhardia*), taxodiáceas (*Taxodium*, *Sequoia*, *Sciadopitys*), rizoforáceas (*Rhizophora*), celastráceas (*Microtropis*), hamamelidáceas (*Liquidambar*, *Hamamelis*, *Parrotia*), nisáceas (*Nyssa*), coníferas (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, *Cedrus*, *Cathaya*) y árboles caducifolios (*Fagus*, *Corylus*, *Betula*, *Tilia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Alnus*) (Wrenn *et al.* 1999). La configuración de los bosques mediterráneos ibéricos se ha visto también fuertemente afectada por los cambios climáticos del **Cuaternario**, que comienza entre 2 y 1,8 Ma. En primer lugar, las glaciaciones provocan extinciones acumulativas, implicando en Europa a *Taxodium*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*, *Diospyros*, *Liquidambar*, *Sciadopitys*, *Myrica*, *Eucommia*, *Nyssa*, *Parrotia*, *Tsuga*, *Symplocos*, *Carya*, *Pterocarya*, *Platycarya* y *Engelhardia*, entre otros.

En segundo lugar, se produce la contracción episódica (fases glaciares) de las áreas de distribución de las formaciones dominadas por *Quercus*, *Pinus*, *Cedrus* y *Juniperus*, mientras avanzan las vegetaciones helioxerófilas (*Artemisia*, *Ephedra*, poáceas, quenopodiáceas, asteráceas, lamiáceas, etc.). En el seno de los interglaciares, es frecuente el registro de procesos de sucesión polínica como reflejo aparente de una migración diferencial. En el seno de las

fases glaciares, a menudo se hace patente una alternancia estadal-interstadial, caracterizable por variaciones en el grado de cobertura arbórea o por procesos similares a los que caracterizan a los interglaciares.

Como en el resto de Europa, el Cuaternario supone en la Península Ibérica la extinción de muchos taxones que son abundantes y característicos de los bosques del Plioceno. Sin embargo, todo parece indicar que los episodios de extinción no son sincrónicos a los del resto del continente. Las taxodiáceas, por ejemplo, se extinguen a finales del Plioceno, pero *Aesculus*, *Carya*, *Liquidambar*, *Nyssa*, *Ostrya*, *Symplocos*, *Engelhardia* y *Zelkova* sobreviven hasta el Waaliense (1,4-1 Ma: Pleistoceno Inferior) (Postigo 2003). Otros, como *Castanea*, *Celtis* y *Juglans* lo hacen hasta el Holoceno.

Parece ser que buena parte del control de la dinámica climática descrita se debe a variaciones predecibles en dos o tres parámetros astronómicos (Imbrie y Imbrie 1979). Plausiblemente, la influencia de un factor extrínsecamente estresante, como el clima, habría provocado aislamiento geográfico en un buen número de las poblaciones preexistentes. Sin embargo, estamos todavía muy lejos de conocer en detalle la historia cuaternaria de los movimientos migratorios y procesos de expansión de la mayor parte de los taxones mediterráneos (véase Filogeografía, en el apartado 4). Pero más que una marcada extinción taxonómica, lo que provocan los cambios del Cuaternario en relación con los bosques mediterráneos son procesos de redistribución y cambios en la estructura ecológica. Es tan comprensible como determinante que una variación sostenida y considerable de la temperatura global tuviera repercusiones en la disponibilidad hídrica de la región mediterránea, como sucedió en otras áreas subtropicales y tropicales. Es demostrable que, de hecho, la mayor parte de las especies arbóreas y arbustivas desaparecieron de las zonas estrictamente glaciadas y de su entorno periglacial, donde predominaron fenómenos de soliflucción incompatibles con la existencia de un ecosistema forestal. Y también lo es el que estas condiciones de frío generalizado en el norte de Europa fueran coetáneas de un incremento importante de la xericidad en latitudes mediterráneas.

¿Dónde sobrevivieron, entonces, las especies forestales? Desde principios de los noventa, se admite que, durante el último intervalo frío (75.000-10.000), lo hicieron en la región mediterránea, en microclimas asociados a valles profundos dentro de cadenas montañosas y en áreas litorales (Bennett *et al.* 1991). Sin embargo, esta asunción tiene fuertes connotaciones teóricas y lo cierto es que los datos paleobotánicos son insuficientes y, en su mayor parte, se limitan a secuencias tardiglaciares o cubren intervalos demasiado breves dentro del último ciclo climático cuaternario. Desde el punto de vista de la paleogeografía forestal europea, el fenómeno más relevante vendría a ser que en torno al 80% del tiempo cuaternario estaría caracterizado por condiciones glaciares. En otras palabras, la mayor parte de los árboles europeos deberían su supervivencia a la existencia de reservorios meridionales y, en cierto sentido, ésto justificaría contemplar incluso a las especies deciduas como árboles *mediterráneos*.

En el caso de la Península Ibérica, persiste el reto de la localización de las zonas de refugio glacial. Hasta el momento, existiendo amplias lagunas geográficas que no han sido sometidas a estudio, las regiones más importantes parece ser que fueron el litoral meridional y las cordilleras béticas (Carrión 2002). Durante este período, el *erg* sahariano estuvo netamente más extendido que en la actualidad, tanto hacia el norte como a través de la franja saheliana e incluso la mayor parte de las áreas mesetarias de la Península Ibérica contemplaron un paisaje estepario dominado por gramíneas, *Artemisia*, quenopodiáceas y *Ephedra*. Sin embargo, los valles intramontañosos de las cordilleras béticas retuvieron poblaciones de especies leñosas mediterráneas (*Quercus ilex-rotundifolia*, *Q. faginea*, *Pinus nigra*, *P. pinaster*, *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea angustifolia-media*, *Olea europaea*, etc.) y

caducifolias (*Corylus avellana*, *Betula celtiberica*, *Fraxinus angustifolia*, *Ulmus minor-glabra*, *Juglans regia*).

En la costa oriental de la Península Ibérica también se han localizado refugios de vegetación termófila a través del análisis polínico de sedimentos de cuevas y abrigos (Dupré 1988, Burjachs y Julià 1994, Carrión *et al.* 2003b). Además de la existencia de bosques dispersos de pinos y encinas con robles, estos ambientes submontanos litorales permitieron en el sureste la supervivencia de coscojares, acebuchares y de las típicas formaciones arbustivas de *Periploca angustifolia*, *Chamaerops humilis*, *Maytenus europaeus*, *Osyris quadripartita*, *Withania frutescens* y *Calicotome intermedia*, entre otras especies (Carrión *et al.* 1995, Carrión *et al.* 2003b). A esto se unen algunos análisis antracológicos y paleocarpológicos de la costa mala-gueña, demostrando la pervivencia glacial del pino piñonero (*Pinus pinea*).

En principio, la existencia de refugios suroccidentales sería defendible sobre la base de la distribución de determinados taxones (elementos iberonorteafricanos o iberotingitanos como *Quercus lusitanica*, *Q. canariensis*, *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Lonicera periclymenum* subsp. *hispanica*, *Ruscus hypophyllum*, *Cistus populifolius* subsp. *major*, *Genista tridentata*, *Genista triacanthos*, *Thymelaea villosa*, *Halimium alyssoides* y *Davallia canariensis*; Arroyo 1997), pero también por algunos indicadores palinológicos, aunque limitados a secuencias marinas (Sánchez-Goñi *et al.* 2002). Sin embargo, todavía no disponemos de una base de datos corológica y fósil adecuada para probar los posibles procesos de dispersión entre esta región y el norte de África durante las fases de regresión marina del Cuaternario. En cualquier caso, en la Estremadura portuguesa litoral, algunos estudios antracológicos confirman irrefutablemente la supervivencia de poblaciones leñosas para *Olea europaea*, *Quercus spp.*, *Arbutus unedo*, *Buxus sempervirens*, *Erica spp.*, leguminosas, *Pinus sylvestris*, *Prunus spinosa* y *Crataegus* (Figueiral y Terral 2002).

Uno de los modelos de dinámica vegetal asociada con los refugios glaciares asume la intervención de procesos migratorios a larga distancia con el advenimiento del **Holoceno** (Brewer *et al.* 2000). Lo cierto es que dicho modelo se está modificando con la llegada de nuevos datos paleobotánicos o con la reinterpretación de los ya existentes (Willis y Whittaker 2000, Carrión *et al.* 2003b). La cuestión crucial es si las señales polínicas porcentualmente bajas de taxones arbóreos se deben realmente al transporte a larga distancia, o son más bien el resultado de deficiencias en la dispersión o en la producción polínica. Porque si consideráramos los sitios polínicos donde aparecen señales de esa magnitud durante la última fase glacial, la distribución actual centroeuropea habría que explicarla más bien por expansión regional de poblaciones estacionarias que por procesos de migración continental desde un número reducido de poblaciones refugiadas lejos en el sur.

En términos de aislamiento geográfico, el encapsulamiento de especies arbóreas en pequeñas áreas de refugio durante las fases frías del Cuaternario tiene una extraordinaria importancia evolutiva. La distribución de alelos de las poblaciones actuales de muchas especies está relacionada con la posibilidad de que las poblaciones glaciares hayan o no entrado en contacto durante las fases interglaciares, después de la larga disrupción glacial. Los datos filogeográficos obtenidos para el continente europeo apuntan a que los Balcanes y la Península Ibérica habrían sido las regiones más importantes a la hora de definir el proceso de colonización postglacial, pues la Península Itálica habría quedado bloqueada por los Alpes. Esto parece ser cierto para especies vegetales como *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* y varias especies de *Quercus*, así como para algunos animales como *Ursus arctos* o *Erinaceus europaeus* (Hewitt 2000) (véase Filogeografía, apartado 4).

El origen de la distribución actual de los pinos mediterráneos ha sido objeto de fuertes controversias, sobre todo porque algunas interpretaciones tradicionales sostenían el carácter alóctono de especies y poblaciones. Salvador *et al.* (2000) han mostrado la presencia de refugios glaciares para *Pinus pinaster* en el sistema ibérico meridional y en las cordilleras béticas. Estos datos, de nuevo, encajan con la paleodistribución inferida desde los diagramas polínicos (Carrión *et al.* 2000a, Carrión 2003). La amplia distribución de *Pinus halepensis* en España también está relacionada con la existencia de numerosas poblaciones refugio durante el último episodio glacial (Agúndez *et al.* 1997). El **Tardiglacial**, o fase de deglaciación (14.000-10.000 BP), en la Península Ibérica supone un gradiente latitudinalmente transgresivo de colonización forestal de quercíneas que se iniciaría en las posiciones más meridionales y alcanzaría los territorios cántabro-pirenaicos en unos 2000-2500 años.

La abundancia de palinogramas para este período durante los últimos años sugiere nuevamente que deberíamos abandonar la hipótesis inicial de migración a larga distancia desde unos pocos refugios en el extremo sur de la Península Ibérica, por otra en la cual habría que hacer intervenir un mosaico añadido de pequeños núcleos dispersos de vegetación leñosa en áreas más continentales y septentrionales.

Este escenario, que implicaría un *puzzle* de vegetaciones glaciares, supone asumir una mayor complejidad en las respuestas a la deglaciación, las cuales habrían sido, en cada caso, muy sensibles a la situación inicial del sistema y a las interacciones ecológicas emergentes con el atemperamiento climático. En ocasiones, son más sensibles que a los condicionantes fisiográficos locales, como queda demostrado por la continua dominancia del pino en las vegetaciones forestales del Tardiglacial y Holoceno de muchos diagramas polínicos de la Iberia oriental y central (Franco *et al.* 2001). De hecho, la gran extensión territorial de los pinares durante el Pleistoceno Superior habría sido un factor de primer orden en la persistencia de los mismos con posterioridad.

Como en otros puntos del Hemisferio Norte, y aunque se desconocen todavía las causas geofísicas de esta catástrofe, se constata en el Mediterráneo ibérico la aparición de una signature polínica para el **Dryas** reciente, pulsación fría que supuso un desplazamiento meridional del frente atlántico entre 10.500 y 10.000 BP, así como la expansión de las formaciones esteparias. Por añadidura, algunas secuencias demuestran la existencia de episodios anteriores de naturaleza similar multicentenario durante los cuatro mil años de la deglaciación wurmiense. Como el Tardiglacial, el comienzo del **Holoceno** en la región mediterránea peninsular se caracteriza por una enorme complejidad en las respuestas de sucesión forestal al cambio climático. En algunos casos se observan desplazamientos altitudinales de la vegetación controlados por la variación climática multimilenaria, pero el cuadro siempre aparece complicado por la intervención de fenómenos de competencia interespecífica, a veces mediados por la frecuencia y virulencia del fuego (fig. 2.1). El período entre 7500 y 4500 BP representa el óptimo termomesofítico, el mínimo xerofítico, la fase de menor actividad de incendios y, de acuerdo con los indicadores paleolimnológicos, el episodio de niveles lacustres más elevados. Los espectros de variación hidrológica y actividad eólica en el norte de África y Sahel, así como en muchas zonas de clima monzónico, muestran una correlación excelente con la Iberia mediterránea meridional y escasa conexión con los condicionamientos del frente atlántico que determinan un óptimo anterior en varios milenios. La palinología proporciona también pruebas de que el Holoceno peninsular ha estado punteado por cambios climáticos abruptos que han provocado pulsaciones y transiciones rápidas en sistemas hidrológicos y en la distribución geográfica de poblaciones vegetales. La demostración más fiable viene del episodio centrado en 8200 cal BP, cuya correlación es magnífica tanto con el evento frío de Groenlan-

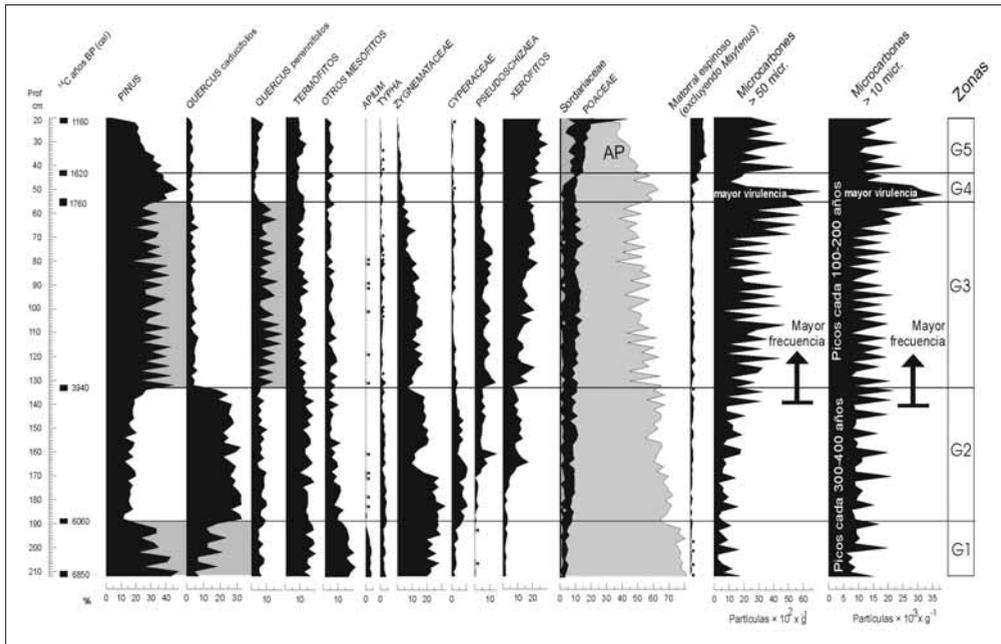


Figura 2.1. Diagrama polínico sintético de Gádor (Carrión *et al.* 2003a). Nótese el papel del fuego como modulador directo de los cambios en los elementos dominantes de la vegetación forestal: *Pinus* durante G1, *Quercus* caducifolios durante G2, *Pinus* en competencia con *Quercus* perennifolios durante G3, *Pinus* durante G4. Este fenómeno es particularmente notable en la transición G2-G3. La deforestación en la Sierra de Gádor es primordialmente antropogénica y se inicia hace unos 1600 años, concluyendo en las últimas centurias con la acción roturadora asociada a la minería del plomo.

dia, como con un descenso en los niveles lacustres en las zonas monzónicas de África. Un segundo evento, de carácter más regional y naturaleza aridificante, se observa entre 5200 y 4100 cal BP (Magny *et al.* 2003).

Las respuestas de los bosques mediterráneos a los cambios climáticos abruptos del Holoceno parecen haber sido amortiguadas en la mayor parte del territorio. Sin embargo, en el límite forestal superior de la Sierra de Segura (secuencia de la Cañada de la Cruz, Jaén), se observa que la reactividad pudo ser muy acentuada en áreas de ecotono bioclimático (Carrión *et al.* 2001b). La resolución de los controles del cambio en los ecosistemas forestales mediterráneos forma parte de la agenda de investigación de numerosos proyectos multidisciplinarios. En diversas secuencias palinológicas del sureste ibérico, la regresión de los bosques de montaña se presenta como un proceso natural inducido por una tendencia climática aridificante que viene agudizándose durante los últimos 4500-5000 años. Sin embargo, el fuego, influenciado por la aridez y la acción roturadora del hombre, habría sido un factor determinante del *tempo* del cambio en las especies dominantes del bosque durante todo el Holoceno (fig. 2.1). Durante los últimos dos milenios, y plausiblemente antes, la incidencia combinada de fuego y pastoreo habría llevado a muchos ecosistemas forestales más allá de su umbral de vulnerabilidad (Carrión 2001b, 2002, Carrión *et al.* 2003a). Así, por ejemplo, las formaciones oro y supramediterráneas, actualmente dominadas por gramíneas xerofíticas, enebros rastreros, pinos dispersos, arbustos espinosos y especies nitrófilas, representarían un escenario antropogénico (fig. 2.1).

Como en el marco general del Cuaternario, el clima durante el Holoceno ha ejercido un control a largo plazo sobre el cortejo florístico disponible. En nuestra área mediterránea resul-

ta mucho más difícil de demostrar que el clima sea, como se ha asumido demasiado a menudo (de ahí las correlaciones con la climatoestratigrafía de latitudes templado-boreales), el determinante primordial de los cambios de vegetación observados en la escala de milenios y, por lo tanto, merece la pena cuestionarse el interés de la elaboración de mapas de paleovegetación ilustrando la variación de parámetros climáticos sobre la base exclusiva de series palinoestratigráficas. Las propias secuencias polínicas proporcionan elementos de apoyo suficientes para sostener que los desfases en la respuesta de la vegetación al clima, como consecuencia de condicionantes bióticos (inercia, competencia, sucesión), pueden superar el lapso crítico de mil años. Curiosamente, las respuestas de la vegetación pueden producirse en centurias y décadas como reacciones de tipo umbral a la intervención de factores no climáticos (fig. 2.2).

Los avances en la resolución de todos estos problemas pasan por 1) una selección más rigurosa de los puntos de muestreo convencional, basada en la posibilidad de estudiar en alta resolución los depósitos cercanos a los núcleos hipotéticos de refugio glaciar y ecotono bioclimático, 2) la formulación de un marco conceptual propio para cada tipo sedimentario basado en protocolos de experimentación tafonómica estandarizados, 3) el incremento en la resolución temporal del muestreo y en la discriminación taxonómica de microfósiles no polínicos, 3) un mayor recurso a los depósitos del fondo oceánico, 4) la utilización complementaria de sedimentos de cuevas y abrigos bajo una estrategia multiseccional con espectros polínicos mediados, y 5) la multiplicación de estudios combinados de polen y macrorrestos sobre coprolitos, paleoletrinas y paleomadrigueras, con el objetivo primordial de compensar los sesgos en favor de las especies de polinización anemófila.

Por su propia complejidad, el tópico de los condicionantes climáticos de la distribución vegetal ha suscitado intensas polémicas en paleoecología. Digamos que, por encima de todo, se trata de un problema de escala, tanto temporal como espacial. En las relaciones con el clima surgen tres problemas esenciales (Carrión 2001). En primer lugar, el cambio climático es un proceso extraordinariamente complejo: las variables climáticas cambian continuamente y, además, pueden no hacerlo de forma simultánea. En segundo lugar, la dinámica vegetal es, a su vez, polifacética e insuficientemente comprendida; de hecho, incluye respuestas a factores no climáticos. Es igualmente crucial la discriminación entre respuesta individual, poblacional o de comunidades. Finalmente, los datos polínicos, la evidencia más consistente de cambio vegetal, no dejan de proporcionar un registro fragmentario y precisan su correlación con otras evidencias paleobotánicas y paleofisiográficas.

En la escala de los procesos macroevolutivos, los cambios climáticos globales han producido eventos de migración, extinción de especies y reorganización de la estructura ecológica (DiMichele *et al.* 2001). Parece que algunos tipos de paleoecosistemas fueron capaces de absorber el estrés climático hasta límites insospechados. Por ejemplo, la respuesta de muchas floras pasadas al advenimiento y la conclusión de fases glaciares estuvo bióticamente condicionada por una gran resistencia a la invasión. En otras palabras, las características adaptativas de los grupos fueron tan importantes o más que el propio sentido del cambio climático en orden a establecer los grupos dominantes después de cada crisis.

Las secuencias palinológicas que cubren los últimos 15000 años han venido también a demostrar un hecho que resulta de enorme trascendencia para la ciencia de la vegetación: la respuesta de las especies forestales al cambio climático ha sido individualista, es decir, la composición florística en un momento dado no está determinada abióticamente, sino que resulta de una conjunción histórica de contingencias físicas y biológicas. Esta conclusión se extrajo inicialmente del estudio de los procesos de dinámica postglaciar en latitudes templa-

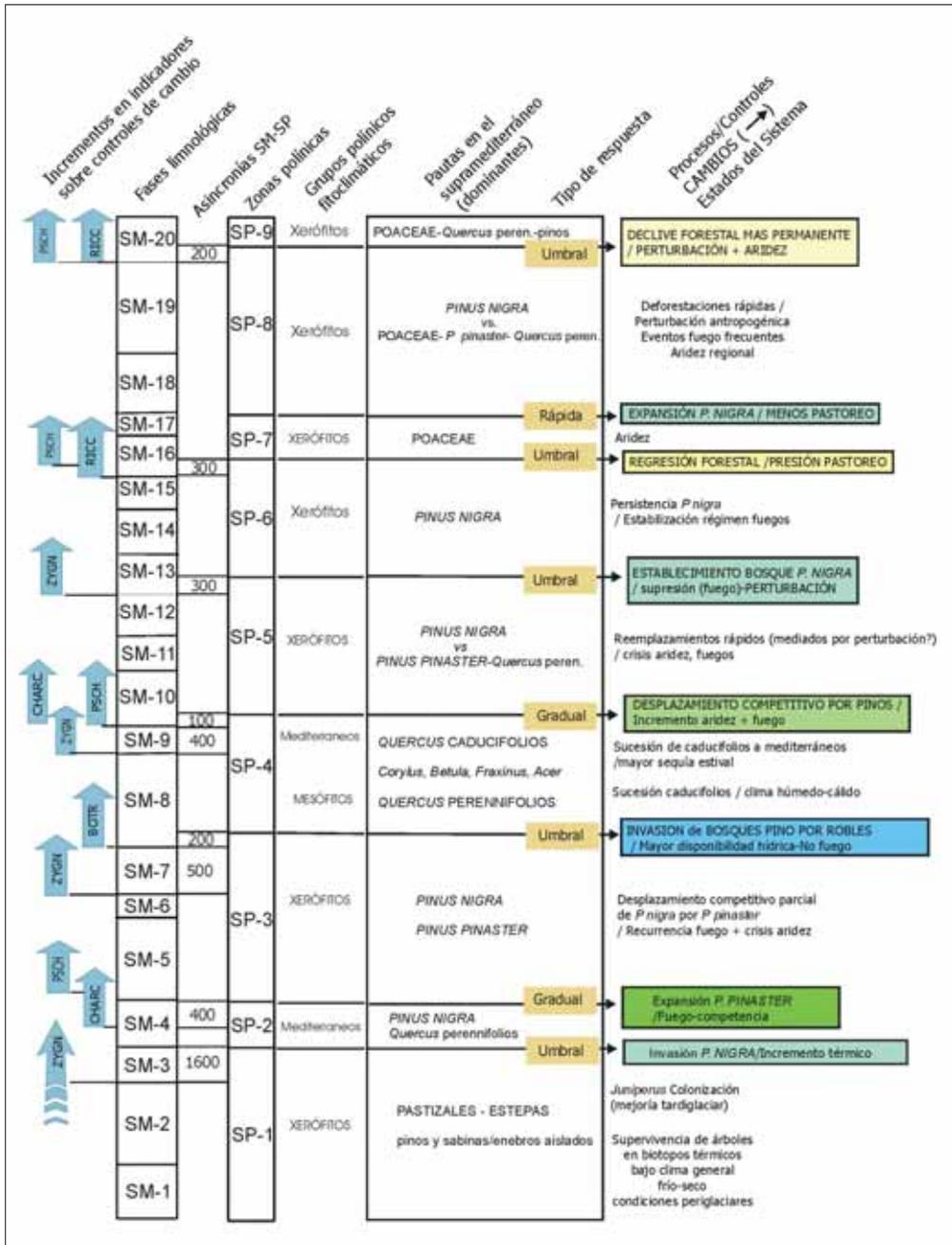


Figura 2.2. Relaciones temporales entre las zonas limnológicas (SM) y polínicas (SP) en la secuencia paleoecológica de la Laguna de Siles, Jaén (Carrión 2002). Hipótesis para los principales procesos y controles de la dinámica vegetal. Las flechas indican incrementos en los siguientes microfósiles: ZYGN=Zygnemataceae, CHARC=microcarbones, PSCH= *Pseudoschizaea*, BOTR= *Botryococcus*, RICC=*Riccia*. Las líneas basales representan el inicio de las curvas ascendentes de estos microfósiles. Se observa cómo los cambios influenciados climáticamente tienen lugar a menudo como respuestas umbral condicionadas por interacciones competitivas, crisis de aridez, incremento de la disponibilidad hídrica, presión de herbivoría y perturbación por fuego. Los retrasos en la respuesta de la vegetación tienen lugar en la escala de las centurias. Los cambios inducidos bióticamente se observan más en la variación intrazonal que interzonal.

das (Huntley y Birks 1983), pero también resulta aplicable a las bajas latitudes (Carrión *et al.* 2001a).

Los bosques mediterráneos de la Península Ibérica se han modificado continuamente durante el Cuaternario, incluso en los últimos milenios, habiendo tenido lugar un intercambio individualista de especies de forma reiterada. Del mismo modo, la mayor parte de las sabanas no son etapas de degradación de la selva tropical; como los matorrales mediterráneos no lo son necesariamente del bosque de encinas.

Finalmente, los estudios de paleoecología cuaternaria aportan elementos para la discusión de los modelos tradicionales de equilibrio. Fenómenos como el fuego, los animales o el hombre han sido siempre considerados como factores de alteración y cambio negativo o degradante. Sin embargo, todos ellos son la quintaesencia del mantenimiento de muchos ecosistemas. Las sabanas, por ejemplo, oscilan continuamente y a veces lo hacen de forma caótica debido a su propia dinámica interna. Pero persisten y tienen gran resistencia. Para un paleoecólogo no existe, por tanto, nada que pueda ser llamado *bosque en equilibrio*, ni climax como final estable de una sucesión.

3. La escala geográfica

Patrones de distribución

Tradicionalmente, la clasificación de los distintos tipos de distribución de las plantas presenta dos grandes limitaciones. Por un lado, uno de los criterios más ampliamente utilizados es el puramente geográfico, que por su propia naturaleza sólo es aplicable en cada zona geográfica, sobre todo para distribuciones restringidas. Una clasificación exclusivamente geográfica incluiría una diversidad inmanejable de tipos al nivel mundial, desde el momento en que un alto porcentaje de la flora mundial es endémico de alguna provincia florística (véase Takhtajan 1986). Aún así, éste es un criterio ampliamente utilizado, sobre todo para recalcar el nivel de endemismo de un determinado territorio normalmente pequeño (e.g., se estima que el 30% de la flora ibérica es endémica, Pineda *et al.* 2002). Otros criterios se basan en el origen y en el tipo de proceso que determina la distribución actual. Así, se consideran disyunciones, vicarianzas, reliquias, invasoras (éstas son frecuentemente cosmopolitas), que implican un cierto conocimiento de las relaciones taxonómicas, evolutivas e históricas de los taxones (Brown y Lomolino 1998). La asignación de una especie a un tipo de distribución geográfica depende de un buen conocimiento de su corología, esto es, de su área de distribución. Esta asignación puede realizarse con una metodología intuitiva, aproximada, o con herramientas numéricas diseñadas *ad hoc*, asumiendo (Humphries *et al.* 1995) o no (Crovello 1981) las relaciones filogenéticas en el grupo taxonómico, pero no presenta mayores problemas metodológicos. Cuando se trata de conocer, por ejemplo, el grado de relictualidad o vicarianza de toda una flora la situación es más compleja, a menos que se conozcan las relaciones evolutivas de todos sus componentes. Una solución parcial puede consistir en la elección de algunos taxones que se consideren representativos y usarlos como sistemas modelo para probar la existencia de tales procesos biogeográficos (véase más adelante). Por la relativa escasez de estudios evolutivos y filogenéticos sobre nuestra flora, es esperable que existan en la actualidad más trabajos descriptivos y correlativos sobre la distribución de las especies de la flora (o partes importantes de ella), utilizando casi exclusivamente la tipología geográfica.

La obra de mayor alcance que, utilizando una metodología clásica, intuitiva, ha tenido una amplia repercusión en medios académicos botánicos de nuestro país es la síntesis corológica de

Rivas-Martínez (1973). En esta obra el objeto de estudio es más el territorio y su división biogeográfica que los patrones de distribución de las especies. De este modo se han separado dos grandes áreas: la región Eurosiberiana y la región Mediterránea, que a su vez se separan en distintas superprovincias, provincias, sectores y subsectores según la presencia de especies particulares, pero también teniendo en cuenta características edáficas, climáticas y de vegetación de esas áreas. Esta obra ha sido objeto de numerosas modificaciones menores. En función de las características ambientales (suelos, clima, vegetación) de las unidades definidas se hacen ciertas inferencias sobre las relaciones biogeográficas. Dentro de este marco conceptual no ha sido posible avanzar más, de forma que los intentos posteriores se han centrado en 1) utilizar herramientas numéricas progresivamente más sofisticadas, que estandaricen el procedimiento, y 2) en un mejor conocimiento corológico de las especies; esto último es posible en buena medida gracias a una ambiciosa obra en curso sobre nuestra flora vascular (Castroviejo *et al.* 1986-2005) o a bases de datos específicas, como el proyecto *Anthos* (<http://www.anthos.es/>).

Para los estudios cuantitativos se han empleado análisis multivariantes de especies presentes en territorios y análisis de parsimonia de endemidad. Los análisis de clasificación proporcionan resultados muy intuitivos si se asume que las zonas biogeográficas están encajadas jerárquicamente (McLaughlin 1992), mientras que los análisis de ordenación han sido más útiles para detectar gradientes de cambio florístico, que se han correlacionado con diversas características del medio con objeto de inferir las posibles causas de esa variación (e.g., Myklestad y Birks 1993). Quizás los ejemplos más comprehensivos, dado que los datos se refieren a componentes muy importantes de nuestra flora, son los realizados sobre dicotiledóneas endémicas (Sáinz-Ollero y Hernández-Bermejo 1985), monocotiledóneas endémicas (Moreno Sáiz *et al.* 1998), vasculares endémicas y no endémicas (aunque la lista no es completa debido a lagunas de información corológica, el porcentaje de taxones incluidos es alto; Castro Parga *et al.* 1996) y finalmente una selección de taxones animales y vegetales (García-Barros *et al.* 2002). Prácticamente en todos los casos se encontró una buena correspondencia entre las unidades delimitadas con métodos numéricos y la sectorización de Rivas-Martínez (1973) (fig. 2.3). Las principales diferencias estriban en las unidades de menor categoría y en la representatividad del grupo elegido. Por ejemplo, las monocotiledóneas endémicas representan un número menor y tienen una fuerte concentración taxonómica que probablemente sufra unos efectos filogenéticos importantes. Incluso en este caso los grandes territorios florísticos permanecen inalterados: Iberia occidental, donde predominan los suelos ácidos, frente a la oriental, donde los básicos son característicos, o la singularidad del sureste árido. Las sectorizaciones resultantes de la inclusión conjunta con datos de distribución de especies animales (García-Barros *et al.* 2002) vuelve a ser básicamente congruente con las anteriores (fig. 2.3): las principales unidades biogeográficas (independientemente de su jerarquización) vuelven a ser la cornisa superior no mediterránea (Cordillera Cantábrica y Pirineos, con cierto grado de diferenciación entre ellos) y, dentro del área mediterránea, las mitades occidental y oriental ibéricas (complicadas por la diferenciación de las montañas del sureste árido) y las Islas Baleares.

En otras ocasiones se han realizado análisis biogeográficos cuantitativos utilizando como objeto de estudio sólo las especies de algún grupo taxonómico que puede tener interés desde el punto de vista ecológico, por ejemplo por constituir un componente importante del bosque mediterráneo. Ejemplos paradigmáticos son los brezos (subfamilia ericoideas de la familia ericáceas; Ojeda *et al.* 1998), las genistas y aulagas (tribu citiseas de la familia fabáceas; Gómez-González *et al.* 2004) y las pteridofitas (Márquez *et al.* 1997, 2001, Pausas y Sáez 2000). En estos casos los resultados son difícilmente extrapolables al conjunto de la flora y vegetación mediterráneas de nuestra península, pero son muy interesantes porque son muy dependientes del devenir histórico y evolutivo de estos grupos taxonómicos que, a su vez, son muy repre-

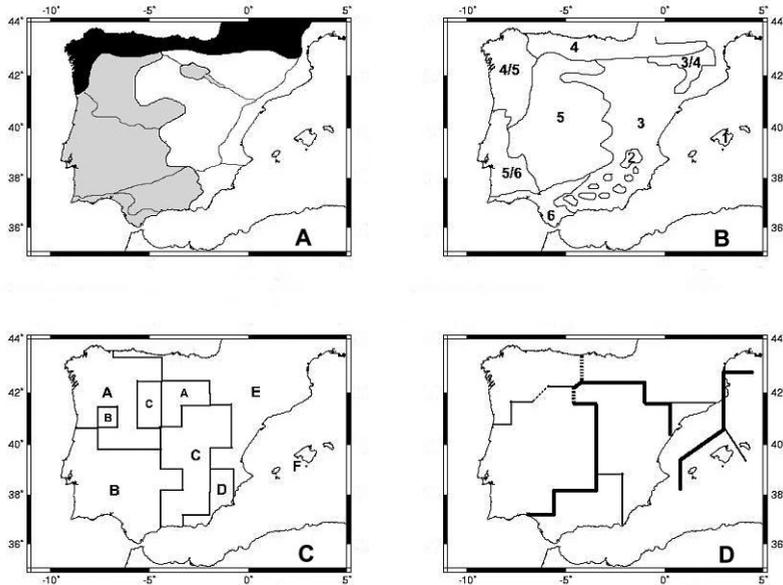


Figura 2.3. Sectorización corológica de la Península Ibérica de (A) Rivas-Martínez (1973), (B) Sáinz-Ollero y Hernández-Bermejo (1985), (C) Moreno Sáiz *et al.* (1998) y (D) García-Barros *et al.* (2002). En A se distingue la región Eurosiberiana (en negro) de la región Mediterránea (en gris y en blanco; estos dos tonos representan las dos grandes superprovincias de la región Mediterránea). En B los distintos números representan las grandes regiones/provincias y las fracciones representan zonas de transición. En C los territorios biogeográficos están representados por letras, mientras que en D el grosor de las líneas representa el nivel en la jerarquía de la sectorización. Para los nombres de los territorios véanse las referencias originales. Nótese la semejanza entre los patrones, tanto en la delimitación de los territorios como en el patrón geográfico de complejidad, que hace aumentar el número de unidades hacia el sureste peninsular, que es donde se concentra el mayor número de endemismos. Nótese también la semejanza cuando se incluyen taxones animales (D). (Elaborado a partir de las referencias originales).

sentativos de los avatares que ha sufrido el bosque mediterráneo en su historia. Estos casos también son útiles para analizar los efectos de ciertas características biológicas y ecológicas propias de estos grupos. A pesar de las diferencias taxonómicas, filogenéticas y de diversidad, algunos de estos casos de estudio muestran una sorprendente semejanza. Así, genistas, aulagas y brezos son muy característicos de ciertos matorrales de degradación y de sotobosques del bosque mediterráneo (brezales y aulagares; Rivas Martínez 1979), muestran su mayor diversidad en la región cercana al Estrecho de Gibraltar (fig. 2.4), suelen convivir y aparecen ciertas características ambientales (climáticas) asociadas a estos patrones de distribución.

En todos los estudios anteriores, independientemente del tipo de metodología que hayan usado, se ha pasado por alto implícita o explícitamente las plantas invasoras, que constituyen también un tipo de distribución (véase Thompson 2005). El bosque mediterráneo de nuestra Península, al menos en sus fases más maduras, es, hasta el presente, relativamente resistente a la invasión de plantas foráneas. Más bien somos exportadores de plantas que en otros ambientes mediterráneos del mundo sí han invadido sistemas naturales (Groves y DiCastrì 1991). Las excepciones más notables a esta regla parecen ser los extremos del gradiente ambiental de nuestra vegetación mediterránea: las zonas más húmedas y las más secas son las que realmente sufren más la invasión de plantas foráneas, pero ya nos situamos fuera de los límites ecológicos del bosque mediterráneo. En una flora mediterránea típica como es la de Andalucía Occidental (Valdés *et al.* 1987) el porcentaje de especies exóticas naturalizadas es

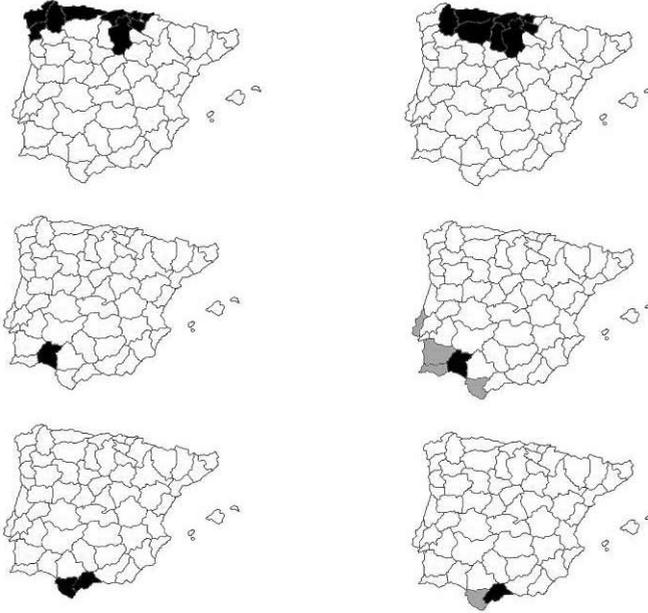


Figura 2.4. Sectorización biogeográfica mediante análisis de clasificación multivariante de las especies de brezo (subfamilia ericoideas, familia ericáceas; mapas de la izquierda) y de las genistas, aulagas y escobones (tribu citiseas, familia fabáceas; mapas de la derecha). Se han elegido algunos de los territorios florísticos más significativos a partir de la distribución de los brezos y la distribución geográfica de algunos corotipos (conjuntos de especies de distribución similar, en negro los territorios que mejor se ajustan al corotipo) de citiseas, comprobándose su correspondencia geográfica. Modificado a partir de Ojeda *et al.* (1998) y Gómez-González *et al.* (2004).

aproximadamente del 5%, la mayoría de origen (sub)tropical americano, y prácticamente ninguna de ellas invade comunidades relativamente conservadas (Arroyo, inédito). Sin embargo, en nuestras islas mediterráneas la tasa de invasión es mayor (8%, Vilà 2001). Están todavía pendientes estudios sobre los patrones biogeográficos (lugares de origen) y ecológicos (invasibilidad de los hábitats) del conjunto de nuestra flora invasora.

Puntos calientes

Sea utilizando la flora completa o partes de ella (taxones), representativas o no, sea con un análisis intuitivo o con herramientas numéricas sofisticadas, los estudios biogeográficos desembocan casi invariablemente en la descripción y análisis de los patrones de diversidad a escala geográfica. Quizá el más notable de los estudios recientes que usan una metodología tradicional para toda la Cuenca Mediterránea sea el del Médail y Quézel (1997), que disecciona los principales centros de diversidad (*puntos calientes*) con lo que nos sirve para poner en contexto mediterráneo la diversidad de nuestra flora (fig. 2.5) (véase Thompson 2005 para un tratamiento comprehensivo).

La asignación de estos puntos calientes de diversidad se realiza en función del número de endemismos y su significación. El resultado no es nuevo para alguien familiarizado con la flora ibérica, pero pone especial énfasis en el carácter mediterráneo de nuestros puntos calientes ibéricos y su relevancia en la Cuenca Mediterránea. Por un problema relacionado principalmente con la amplia escala de estudio, ese trabajo pasa por alto algunos puntos que se han revelado de especial interés. Mientras que el ambiente de las altas montañas, en especial las

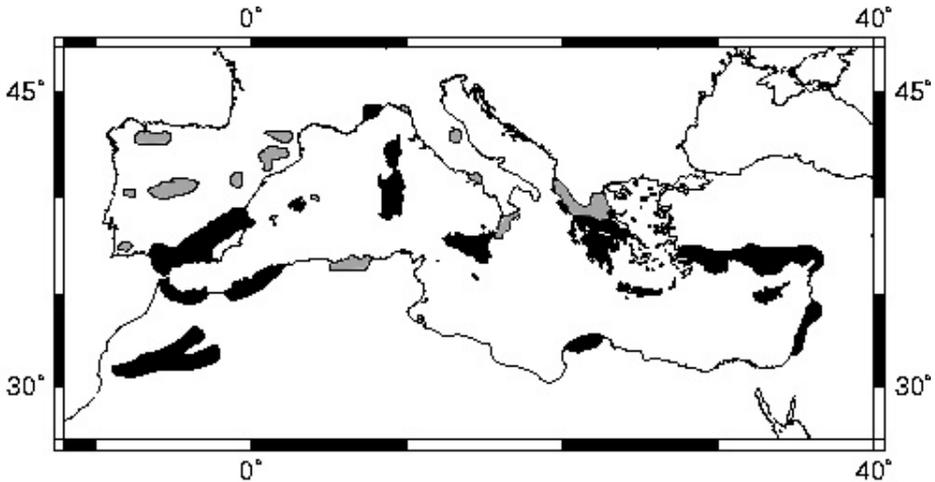


Figura 2.5. Distribución de los principales puntos calientes de biodiversidad vegetal de la Cuenca Mediterránea. En negro se delimitan los principales puntos calientes y en gris otras áreas de elevado endemismo (modificado a partir de Médail y Quézel, 1997).

calizas, se ha asignado como la principal causa de la diversidad florística y endemismo en la Península Ibérica, algunos puntos de enorme y, sobre todo, diferenciada diversidad han pasado desapercibidos. Un caso especial se refiere a los bosques y matorrales mediterráneos sobre areniscas en la región de ambos lados del Estrecho de Gibraltar (Ojeda *et al.* 2001). En este área ni el sustrato es calizo ni las montañas son altas y aisladas, ni han sido zonas que comparativamente hayan sufrido grandes cambios climáticos durante el Pleistoceno. Su flora está repleta de elementos endémicos y disyuntos (con parientes en zonas más templadas), asociados a suelos pobres en nutrientes y toxicidad por las elevadas concentraciones de aluminio (Ojeda *et al.* 1996). Es interesante que estos elementos sean mayoritariamente plantas leñosas de cierto tamaño (arbustos y arbolillos, en comparación con los hemicriptófitos y caméfitos de las altas montañas calizas; Arroyo 1997, Ojeda *et al.* 2001), por lo que en este caso su relevancia para la diversidad del *bosque mediterráneo* en sentido estricto es más notable (Rodríguez-Sánchez *et al.*, 2008).

Otros estudios, con una metodología cuantitativa explícita, han sido mucho más precisos en la identificación de estos *puntos calientes* de nuestra península, pero coinciden en su carácter eminentemente mediterráneo (Castro Parga *et al.* 1996, Lobo *et al.* 2001). Es también notable la semejanza del resultado cuando se incluye la distribución de taxones animales (García-Barros *et al.* 2002).

Diversidad y rareza

Prácticamente todos los estudios sobre distribución geográfica de la diversidad se basan en la cantidad de especies (sin cualificar) o, a lo sumo, de especies endémicas (cualificadas según su rareza geográfica). Sin embargo, la rareza de las plantas es un concepto con múltiples facetas. Las plantas pueden ser raras por diferentes motivos, algunos de los cuales tienen un significado especial para comprender la historia cambiante de nuestro bosque mediterráneo. Una de las aportaciones más notables a esta naturaleza multifactorial de la rareza se debe a Rabinowitz *et al.* (1986), quienes de forma elegantemente sencilla describieron tres componentes de rareza: además de la distribución restringida, la especificidad del hábitat y el tama-

ño poblacional. A pesar de su aparente simplicidad y aplicabilidad, este análisis no ha sido realizado en nuestra flora, ni siquiera para las especies más propias del bosque mediterráneo (por ej. las leñosas). Esta asignación ofrecería pistas muy interesantes sobre los mecanismos ecológicos que promueven la diferenciación en los puntos calientes. No deja de ser curiosa, por temprana, la nota de Rojas Clemente (1807): “Ya es tiempo de que aspiremos a engrandecerla y hacerla respetar [la Botánica], extendiendo nuestras indagaciones a las latitudes, alturas, exposiciones, temperamento y atmósfera en que vive cada planta, a su organización, propiedades y usos, y, en suma, a cuantas relaciones pueda tener con los demás seres y fenómenos del universo”. Estas indagaciones habrían permitido disponer ya de información útil para analizar los correlatos ecológicos de los patrones geográficos de diversidad y rareza de nuestra flora. Las floras biológicas existentes en algunos países europeos (por ejemplo la serie *Biological Flora of the British Isles*, publicada por la revista *Journal of Ecology*) constituyen un ejemplo a seguir, aunque la diversidad de nuestra flora ibérica (aproximadamente 7500 especies vasculares; Pineda *et al.* 2002) supone un reto adicional.

Más recientemente, de forma independiente, se han sugerido otros componentes de rareza más relacionados con aspectos históricos y evolutivos. La singularidad filogenética (May 1990) ha sido quizás la más exitosa de las nuevas propuestas y ha generado todo un cuerpo teórico-práctico con un objetivo principalmente conservacionista (Humphries *et al.* 1995). Sin embargo, su aplicabilidad se ha visto limitada por la dependencia de la resolución de filogenias de los grupos taxonómicos de cada flora. Aunque el progreso es rápido, nuestra flora cumple este requisito sólo en una parte pequeña. Una posible solución temporal consiste en la utilización de las relaciones taxonómicas como sustitutas de las filogenéticas. Ojeda *et al.* (1995) han utilizado esta aproximación a escala local (comunidades) en los bosques y matorrales de la región del Estrecho de Gibraltar y los resultados parecen concordantes con los obtenidos al nivel florístico (Ojeda *et al.* 2001). En parte porque distintos componentes de biodiversidad suelen covariar. Por ejemplo, singularidad taxonómica y endemismo suelen estar negativamente correlacionados (fig. 2.6).

Los estudios futuros deben incluir más componentes de biodiversidad, por ejemplo qué tipo de rareza geográfica tienen las especies. Es decir, no sólo si son endémicas, sino qué tipos de endémicas (e.g. Favarger y Contrandopoulos 1961), relictas y porciones disjuntas de especies de rango amplio. Otros componentes pueden referirse a aspectos funcionales (Pausas 1999) e históricos (Herrera 1992), a medida que la información vaya estando disponible.

La idea básica es que una flora es tanto más diversa cuantos más grupos funcionales de especies contenga. La aproximación funcional más sencilla posible, el uso de tipos biológicos (esto es, de arquitectura de las plantas) parece ser de cierta utilidad, ya que ha mostrado una asociación entre algunos tipos y la probabilidad de rarificación causada por la presión antrópica (Verlaque *et al.* 2001). Aunque queda mucho camino por recorrer, en nuestro bosque mediterráneo Pausas (1999) se ha aproximado a la cuantificación de la diversidad funcional (*sensu* Martínez 1994). De hecho, ha mostrado explícitamente cómo la inclusión de los tipos biológicos y algunas otras características de las plantas (relacionadas con sus resistencia/tolerancia a las perturbaciones), pueden definir los grupos funcionales de nuestra flora. Dado que la definición de grupo funcional es muy dependiente del contexto (del factor ambiental que promueve la función), es un reto pendiente ligar los tipos funcionales tradicionales (tipos biológicos, en respuesta al clima) y otros factores que puedan ser más críticos en nuestra flora (e.g., perturbación). No obstante, debe recalarse que debemos esperar una interacción entre la respuesta funcional a distintos factores. Por ello, propuestas como la de García y Zamora (2003), que sugieren la consideración de la respuesta demográfica a un conjunto de condicio-

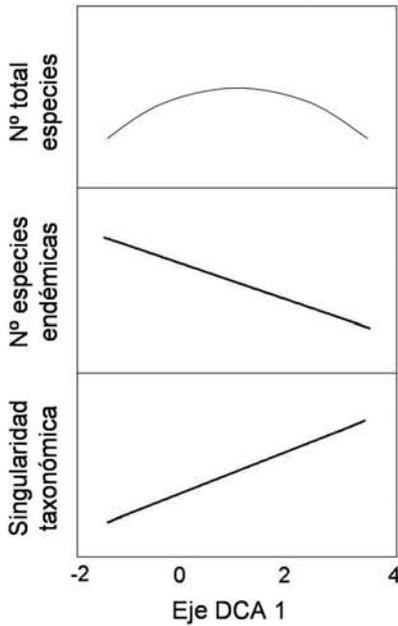


Figura 2.6. Gráfica esquemática de singularidad filogenética, diversidad de especies y endemismo. Se representan los patrones obtenidos en el estudio de Ojeda *et al.* (1996) al relacionar estos tres componentes de diversidad con un gradiente ambiental (representado por un eje multivariante). En el extremo izquierdo de este eje las condiciones son de suelos pobres en nutrientes, ácidos y poco profundos, mientras que en el extremo derecho los suelos son profundos, húmedos y más fértiles.

nes ambientales, son especialmente bienvenidas. La presencia de un tipo u otro de estrategia demográfica podría ser considerada como caracterizadora de grupos funcionales. Evidentemente, es prematura la detección de patrones geográficos en estos grupos funcionales, dado que la información disponible es muy fragmentaria.

En cuanto a los componentes históricos, el estudio pionero de Herrera (1992) ha permitido disponer de una base de datos (al nivel de género y sólo para la flora andaluza) que puede utilizarse directamente. En ese estudio se ha propuesto la existencia de dos tipos morfofuncionales y biogeográficos que corresponden a plantas premediterráneas, que evolucionaron antes de la existencia del clima mediterráneo, y plantas que se han diversificado con el clima mediterráneo. En bosques de la provincia de Tánger, similares a los gaditanos, Ajbilou (2001) ha cuantificado la presencia y abundancia de estos tipos, encontrando un buen ajuste a lo esperado: a mayor altitud, en bosques más abiertos (menor cobertura), sobre suelos pobres y ácidos y con mayor incidencia de fuegos, predominan las plantas de tipo mediterráneo, mientras que las premediterráneas tienden a ocupar el extremo ambiental opuesto. De hecho, las plantas de tipo mediterráneo son mayoritarias (en número y cobertura) en todos los tipos de comunidades leñosas del área, excepto en los lentiscares.

La definición de los grupos funcionales abre una caja de Pandora llena de complejidades cuando incluye las interacciones entre especies: nodos de redes tróficas, de redes de interacciones, antagonistas y mutualistas. Aunque existe un marco teórico para desarrollar estos aspectos, su integración como componentes de biodiversidad es un reto pendiente. Sin embargo, su potencial explicativo sobre el mantenimiento de la diversidad es enorme (Bascompte *et al.* 2003, Bascompte y Jordano 2007). Un estudio que analiza la variación geográfica en redes de interacciones mutualistas de plantas y polinizadores (Olesen y Jordano 2002), aunque realizado a escala global, pone de manifiesto la alta conectividad de los sistemas mediterráneos. En el caso de las interacciones de frugivoría, el análisis comparado de su estructura ha revelado similitudes con las interacciones de polinización y patrones que se repiten en diferentes

tipos de ecosistemas. Los trabajos recientes sobre redes de interacción en hábitats mediterráneos (Jordano *et al.* 2003, Bascompte *et al.* 2003, 2007) ponen de manifiesto su gran complejidad a la vez que su semejanza con patrones de interacción de otros ecosistemas como los tropicales. Estas redes se estructuran de forma consistente alrededor de un núcleo de especies generalistas, que interactúan entre sí de forma predominante, al que se añade un número elevado de especies especialistas, que sólo interactúan con las generalistas. Es lo que se denomina un patrón “encajado”, que aparece de forma repetida en interacciones plantas-polinizadores y plantas-frugívoros.

Sería muy interesante conocer en qué medida existen también patrones a escala más reducida. Por ejemplo, cómo cambia el patrón de las redes en respuesta a cambios en las comunidades tras perturbaciones, a través de la posible pérdida de especies clave (*keystone species*) o por efecto de la invasión de especies exóticas (Jordano *et al.* 2003). O cómo influyen los cambios temporales (estacionalidad) en la estructura de estas redes de interacción. Es posible que en medios más estacionales estas interacciones aparezcan más estructuradas, esto es, en forma de grupos de especies más relacionadas entre sí debido a restricciones fenológicas. Por otra parte, es muy poco conocido aún cuál es el papel de la heterogeneidad espacial en la estructura de estas redes de interacción. Podría ocurrir que gran parte de la estructura de la red pudiese ser explicada si grupos de especies que comparten un tipo de hábitat determinado interactúan de modo más intenso que aquéllas que se localizan en diferentes hábitats de un paisaje heterogéneo.

El principal problema de esta aproximación multifactorial a la biodiversidad estriba en su difícil cuantificación. Tanto porque los componentes pueden ser en parte interdependientes (y por tanto redundantes en cierta medida), como porque sus magnitudes suelen medirse en unidades no comparables y porque las relaciones causales de cada uno de ellos pueden ser difíciles de asignar. Quizás por ello, los avances analíticos más profundos a escala geográfica hayan venido con una simplificación forzada de la rareza: rango geográfico de las especies y abundancia de individuos dentro de él (Gaston 1994).

Aunque la descripción y análisis causal de la distribución de la biodiversidad de nuestro bosque mediterráneo no es una tarea alcanzable a corto plazo, dadas las dificultades técnicas y los pocos investigadores dedicados a ello, existen vías para avanzar cualitativamente. Sería necesaria la selección de una serie de tipos de bosque particulares replicados (hasta donde ello sea posible) en los que se pudieran llevar a cabo estudios integrados, cuantitativos e incluso experimentales, sobre los distintos componentes de biodiversidad, las relaciones entre ellos y con los factores del medio.

Correlaciones ambientales

La mayor parte de los estudios que relacionan diversidad y factores ambientales son de carácter ecológico en sentido estricto. En estos casos, la escala espacial de medida es la de comunidad y la variable respuesta alguna relacionada con el número y abundancia de las especies (Rey Benayas 2001 y referencias ahí citadas). Pocos estudios han analizado de forma explícita y cuantitativa qué factores ambientales están asociados a la diversificación o rarificación del conjunto de la flora del bosque mediterráneo, y menos aún tratan de inferir el efecto de los cambios históricos de esos factores. Aunque la teoría predice que a medida que crece la diversidad ambiental (heterogeneidad) debe aumentar la diversidad (número) de especies, esto funciona razonablemente bien a escala geográfica amplia y para las plantas de las zonas donde hay poco endemismo. En áreas de alto endemismo, como muchas de nuestra Península, los factores históricos, no necesariamente relacionados con la heterogeneidad actual, alteran frecuentemente ese patrón (Araujo *et al.* 2001).

En los estudios de carácter no cuantitativo más arriba mencionados sobre los patrones de distribución de nuestra flora se han sugerido qué factores ambientales deben ser los que promueven los procesos de diferenciación. Sin desmerecer los logros de tales aproximaciones, esta orientación está muy limitada porque (1) no discrimina entre causas diferentes que pueden actuar simultáneamente, y (2) no se basa en una aproximación cuantitativa que contraste apropiadamente hipótesis previas sobre las relaciones entre factores ambientales y patrones de distribución; más bien se ha tratado de una interpretación *a posteriori* de las condiciones ambientales de las zonas donde hay más diversidad. Aunque hoy en día nadie puede dudar de los efectos de la altitud o el aislamiento orográfico (que no son lo mismo) en la promoción del endemismo (a causa del aislamiento reproductor y de los refugios pleistocénicos, Médail y Quézel 1999), estos efectos pueden variar entre áreas en intensidad y pueden ocurrir interacciones con otros factores, por ejemplo los edáficos, cuyo efecto individualizado es reconocido también desde antiguo (e.g. Kruckeberg y Rabinowitz 1986).

El estudio cuantitativo más comprehensivo realizado hasta la fecha sobre las correlaciones ambientales de los patrones de distribución de la diversidad de plantas vasculares de la Península Ibérica es el de Lobo *et al.* (2001). Aunque la variable respuesta que analizan estos autores es sólo la riqueza de especies en todas las unidades territoriales de 50 x 50 km (UTM), sin entrar a valorar el tipo de distribución de las distintas especies, encuentran un patrón muy bien definido a esa escala geográfica. La riqueza de especies vasculares está determinada, en orden decreciente de importancia, por la altitud, el sustrato, la heterogeneidad ambiental y, finalmente, el clima. El efecto espacial intrínseco es particularmente débil: no hay influencia directa de la latitud o la longitud. Aunque estos resultados ya habían sido mostrados por otros autores de forma muy intuitiva, el mérito de Lobo *et al.* (2001) estriba en su fino análisis cuantitativo que calibra la contribución relativa de las distintas variables. Así por ejemplo, es de resaltar que más que la altitud máxima de un área, es decisivo el intervalo de altitudes, que debe indicar mejor la existencia de orografías complejas, una situación que promueve la especiación por aislamiento. En otras palabras, un área de la meseta puede tener una altitud elevada, pero su topografía ser plana, su intervalo de altitudes muy reducido y la diversidad de especies baja. Si esto es cierto, debería ponerse de manifiesto mejor si la variable respuesta fuera la diversidad de endemismos locales, algo aún no analizado cuantitativamente hasta la fecha. Ya hace tiempo que se mostró el alto nivel de endemismo de las montañas mediterráneas (Favarger 1972). No debe olvidarse que el estudio de Lobo *et al.* (2001) refleja patrones de riqueza al nivel de toda la Península, por lo que se encontrarán desviaciones locales del patrón. Un ejemplo notable de alta diversidad de especies y endemismo en zonas de relativa baja altitud ocurre en la región del Estrecho de Gibraltar (véase también Castro Parga *et al.* 1996), debido en este caso a aislamiento ecológico (edáfico; Ojeda *et al.* 2001, Rodríguez-Sánchez *et al.* 2008), que en el modelo de Lobo *et al.* (2001) era un factor de segundo orden.

De especial significado es la relación positiva encontrada entre cobertura del bosque y diversidad de especies en las áreas de muestreo de Lobo *et al.* (2001). Esto es más notable aún cuando el bosque es mediterráneo, ya que espacialmente es más complejo que el templado (presenta mayor heterogeneidad ambiental).

Otros estudios que han utilizado herramientas cuantitativas similares se han dirigido a un contexto geográfico o taxonómico más restringido. En estos casos, los resultados son dependientes de ese contexto y difícilmente extrapolables al conjunto de la flora. Sin embargo estos estudios son útiles cuando se realizan en zonas de interés ecológico o biogeográfico particular (e.g., zonas de contacto) o en grupos de plantas de un significado ecológico o histórico-evolutivo especial. En estos casos Lobo *et al.* (2001) predicen que las variables relacionadas

con el clima deben cobrar importancia. Los pocos estudios realizados corroboran esa predicción (Pteridofitas: Márquez *et al* 1997, Brezos: Ojeda *et al* 1998, Genistas y aulagas: Gómez-González *et al.* 2004; plantas leñosas de Galicia: Retuerto y Carballeira 2004). Un reto consiste en la elección de especies modelo, que ejemplifiquen patrones diferentes de distribución, en las que estudiar la influencia de los factores ambientales en su distribución a lo largo de todo su área (por ejemplo *Drosophyllum lusitanicum* para las endémicas del occidente ácido ibérico, Garrido *et al.* 2003). Otra línea de trabajo aún poco desarrollada consiste en la determinación de los correlatos biológicos de las especies endémicas, en relación con las especies relacionadas no endémicas (cf. Lavergne *et al.* 2003, 2004, Thompson 2005).

4. Los mecanismos que determinan la distribución de las plantas

Filogeografía

La distribución actual de nuestra flora es un mosaico resultante de los movimientos continuos de sus piezas, las poblaciones de las diferentes especies. Podemos percibir sus cambios de distribución a pequeña escala espacio-temporal, por ejemplo, cuando dunas vírgenes son cubiertas por la vegetación o cuando plantas de matorral invaden pastizales abandonados. Pero los cambios de mayor alcance se escapan de la observación directa y requieren métodos indirectos para su documentación y estudio. Esto es particularmente obvio cuando se trata de la dinámica fitogeográfica a gran escala ligada a cambios climáticos. Este fenómeno es conocido sobre todo en relación con las glaciaciones del Cuaternario, aunque los cambios climáticos han acompañada a la vida en la Tierra continuamente a lo largo de su historia (Willis y Niklas 2004).

La sección 2 (*La escala temporal: aspectos de ecología histórica*) de este capítulo ha descrito cómo la paleoecología contribuye al desarrollo de una imagen cada vez más fundamentada y detallada de los ambientes históricos y de la distribución y dinámica de las especies vegetales en la Península Ibérica. Sin embargo, los estudios basados en el registro fósil son limitados en su alcance por el carácter fragmentario de los hallazgos. Lugares no aptos para la fosilización, organismos que no dejan huellas en el registro o cuyos restos no permiten su determinación taxonómica constituyen problemas tan generalizados como inevitables para la investigación paleoecológica. Además, cualquier proceso evolutivo que no se expresa en cambios fenotípicos reconocibles en el registro fósil pasa desapercibido.

La filogeografía es una disciplina reciente, complementaria a la paleoecología, que ha ampliado considerablemente nuestra comprensión de los ambientes históricos y la dinámica de las especies en ellos (Avice 2000). Basada en herramientas moleculares, la filogeografía identifica e interpreta las señales genéticas que los cambios de distribución geográfica dejan en las poblaciones, más concretamente, en su estructura y diversidad genética y en las relaciones de parentesco de los linajes. Los análisis inferenciales de estos parámetros permiten reconstruir los procesos históricos de expansión, regresión o migración que han producido la configuración de poblaciones que componen el área de distribución de cada especie.

Para poder reflejar los procesos de interés, las herramientas moleculares tienen que ajustarse al contexto geográfico, temporal y taxonómico de los organismos investigados y sus dinámicas. Marcadores muy conservadores dificultan la detección de mutaciones, indispensables para distinguir linajes y reconstruir movimientos migratorios, mientras que marcadores muy variables tienden a esconder los grandes patrones filogeográficos bajo la variación genética causada por múltiples mutaciones posteriores. El modo de herencia de los marcadores moleculares también afecta a la interpretación de los datos. Todos los organismos superiores llevan

dos tipos diferentes de ADN en sus células, localizados en el núcleo y en diferentes orgánulos (mitocondrias y, en las plantas, también en cloroplastos). El ADN nuclear experimenta una recombinación regular, de manera que los progenitores reúnen parte del genoma materno y paterno. Por el contrario, el ADN de los orgánulos suele ser heredado sólo desde uno de los padres (Tabla 2.1). Este modo de herencia uniparental tiene dos importantes ventajas para los análisis filogeográficos: 1) Los linajes son mucho más fáciles de reconstruir, ya que las diferencias entre genotipos son exclusivamente el resultado de mutaciones, no de recombinación. 2) Se pueden identificar sin ambigüedad los linajes maternales. Esto es decisivo en filogeografía, porque la fundación de nuevas poblaciones requiere necesariamente la contribución materna, mientras que el componente paterno depende de plantas ya establecidas para su propagación. En el caso de las plantas superiores, el componente materno es portado por las semillas y el paterno por el polen. Los marcadores más usados en filogeografía se basan por lo tanto en el ADN organular. Éste es un orden de magnitud más conservado en las plantas que en los animales (Tabla 2.1), y su uso estuvo por lo tanto limitado hasta hace pocos años a estudios taxonómicos a nivel interespecífico. Actualmente los estudios filogeográficos siguen siendo mucho más abundantes en animales que en plantas (debido a la mayor mutabilidad del ADN mitocondrial), pero la reciente descripción de marcadores universales ha contribuido a un incremento exponencial de los estudios filogeográficos en plantas en los últimos años (Petit y Vendramin 2004). En muchos casos se están utilizando también marcadores nucleares de gran variabilidad (e.g., AFLP) para detectar patrones filogeográficos de diversidad.

Patrones filogeográficos en la flora ibérica

Los grandes cambios climáticos del Cuaternario son el principal factor determinante de los actuales patrones biogeográficos en las regiones templadas del hemisferio Norte. La investigación filogeográfica europea se ha centrado sobre todo en la respuesta de las especies a estos cambios. En este marco geográfico continental, numerosos estudios han documentado el importante papel de la Península Ibérica como uno de los principales refugios glaciales de la flora templada de Europa durante las fases más críticas de las glaciaciones (Hewitt 2000). Sin embargo, muchos de estos estudios no tienen una relación directa con el bosque mediterráneo en sentido estricto, bien porque las especies analizadas no formen parte dominante de él, bien porque no sean especies intrínsecamente asociadas al mismo. Los datos empíricos son por lo tanto limitados y sólo en algunas especies disponemos ya de una visión detallada de su dinámica histórica.

TABLA 2.1.

Comparación del tamaño y la tasa de mutación de los genomas cloroplásticos (cp) y mitocondriales (mt) en plantas y animales (según Petit y Vendramin 2004)

	ADNcp	ADNmt plantas	ADNmt animales
Herencia ¹	materna (A) ² paterna (G)	materna (A) ² materna (G)	materna
Tamaño (kilobases)	120-217	200-2500	14- >30
Mutaciones silenciosas (por 10 ⁹ años) ³	1,5	0,5	20-50
Mutaciones no silenciosas (por 10 ⁹ años) ³	0,2	0,1	2-3
Transferibilidad entre especies	universal	universal	baja

¹ A: angiospermas, G: gimnospermas.

² Se han descrito algunas excepciones aisladas.

³ Las mutaciones silenciosas se refieren a cambios de bases en un sitio definido del ADN que no afectan el fenotipo del organismo (y supuestamente no experimentan selección natural), mientras que las mutaciones no silenciosas causan cambios fenotípicos.

Generalmente, los patrones filogeográficos de la flora y fauna ibéricas se pueden dividir en dos grandes grupos, según la localización de la distribución de los refugios de las especies durante los máximos glaciales. Por un lado, los taxones naturales del bosque mediterráneo parecen haber estado restringidos en su mayoría a enclaves costeros localizados en el Mar Mediterráneo y/o el Océano Atlántico, desde donde se expandieron de nuevo hacia el centro peninsular y el sur de Francia según las condiciones climáticas iban mejorando. Varias especies tuvieron una distribución disyunta durante el periodo pleniglacial y las poblaciones de los diferentes refugios divergieron hasta formar linajes distintos. Éstos volvieron a encontrarse posteriormente en el centro de la Península, donde en muchos casos se puede identificar todavía una zona bien definida de mezcla. Este es el caso en la encina (*Quercus ilex/rotundifolia*), el pino resinero (*Pinus pinaster*) y el acebuche (*Olea europaea*), tres especies emblemáticas del bosque mediterráneo, presentadas a continuación en más detalle. Una división entre dos linajes principales procedentes de refugios en el noroeste y el suroeste peninsular aparece también en el conejo común (*Oryctolagus cuniculus*), un animal cuya distribución cosmopolita actual hace olvidar fácilmente que es un componente natural y originario de los bosques mediterráneos ibéricos (Branco *et al.* 2002). Los lugares concretos de los refugios glaciales varían según la especie y a menudo son difíciles de identificar. El laurel (*Laurus nobilis*) parece haber sobrevivido al último máximo glacial a lo largo de la costa atlántica y en la región del Estrecho de Gibraltar (Arroyo-García *et al.* 2001), conservando posteriormente su estructura filogeográfica porque, al contrario que muchas otras especies, experimentó una expansión postglacial muy limitada. La flor de Santiago, *Senecio gallicus*, sí se expandió desde su refugio en el extremo suroeste de la Península y recolonizó el centro peninsular (Comes y Abbott 1998). Este último caso destaca porque se trata de una planta anual, forma biológica muy característica de la flora mediterránea, mientras que la filogeografía se ha dedicado hasta ahora mayoritariamente a las plantas leñosas.

Encina (*Quercus ilex/rotundifolia*): Nuestros conocimientos sobre la filogeografía de esta especie de distribución casi circummediterránea se deben principalmente al estudio de Lumaret *et al.* (2002), un trabajo modelo para ilustrar cómo los análisis filogeográficos pueden ayudar a explorar una gran diversidad de procesos históricos. Según estos autores, la encina tiene su origen en el este del Mediterráneo, de donde se expandió durante el Terciario por el lado norte del Mar Mediterráneo hasta la Península Ibérica y el noroeste de África. Al igual que muchas especies de los bosques templados, las poblaciones de encina se dividen en tres linajes distintos ligados a las tres grandes penínsulas del norte mediterráneo (Iberia, Italia y los Balcanes), seguramente como resultado de la persistencia continua de poblaciones de encina en cada una de ellas durante las oscilaciones climáticas del Cuaternario. Además, al contrario que muchas otras especies, para la encina sí está documentada la existencia de refugios glaciales independientes en el norte de África (Rodríguez-Sánchez *et al.* 2008). Las poblaciones africanas constituyen un linaje parecido, pero claramente distinguible, al linaje ibérico. Podría parecer sorprendente esta discontinuidad a través del Estrecho de Gibraltar - manifiesta también en el alcornoque (*Quercus suber*; Tuomi y Lumaret 1998, Lumaret *et al.* 2005) - ya que las bellotas de ambas especies suelen ser dispersadas regularmente sobre grandes distancias por el arrendajo (*Garrulus glandarius*; Gómez 2003 y referencias citadas). Por tanto, algún evento de colonización podría haber ocurrido a lo largo de los muchos milenios del Cuaternario. Sin embargo, ni siquiera los mismos arrendajos parecen haber experimentado un intercambio genético notable a través del Estrecho, ya que el sur de España y el norte de Marruecos albergan distintas subespecies, claramente diferenciadas. Igual que el Estrecho de Gibraltar en el sur, los Pirineos dificultaron los movimientos migratorios de la encina en el norte de la Península. Las poblaciones ibéricas sólo consiguieron rodear esta cordillera por el

este y avanzar hasta el valle del Ródano, mientras que los encinares que hoy crecen en el suroeste de Francia provienen de una colonización desde Italia. Finalmente, Lumaret *et al.* (2002) identificaron varios genotipos fuera de su área como probable resultado de plantaciones humanas. Este fue el caso en varios puntos de Italia, mientras que los autores encontraron plantas de origen portugués en un encinar francés plantado hace varios siglos y árboles de probable origen catalán o francés en Andalucía y el extremo norte de Marruecos.

Pino resinero (*Pinus pinaster*): Siendo un típico representante de los pinos mediterráneos, el pino resinero está distribuido de forma natural por el oeste de la Cuenca y es uno de los árboles más plantados en la Península Ibérica. Cuatro estudios recientes filogeográficos permiten una visión detallada de la historia Cuaternaria de esta especie (Burban *et al.* 1999, Salvador *et al.* 2000, Burbán y Petit 2003, Gómez *et al.* 2005). El área de distribución está claramente dividida en tres linajes principales que indican la persistencia de poblaciones durante la última glaciación en Italia y el sur de Francia, en España y el oeste de Francia y en Marruecos. Dentro de la Península Ibérica, la estructura genética de poblaciones apunta a dos refugios glaciales localizados en el sur y en el este de España. La fig. 2.7 muestra su expansión después del último máximo glacial e indica que las poblaciones del este de España fueron las más exitosas en recolonizar el centro y oeste de la Península, así como Francia occidental. Marcadores moleculares de diferente modo de herencia (véase Tabla 2.1) revelaron la existencia de flujo génico a través del Estrecho de Gibraltar mediante polen, aunque no se encontraron señales de flujo mediante semillas. Este flujo génico podría tener un papel importante en relación con una plaga del pino resinero: el homóptero *Matsucoccus feytaudi* es un parásito específico del pino resinero que procede del norte de África. Las poblaciones marroquíes son más o menos resistentes, mientras que el insecto causa graves daños en el norte de España, en Francia e Italia. Es interesante que las poblaciones andaluzas (procedentes del refugio

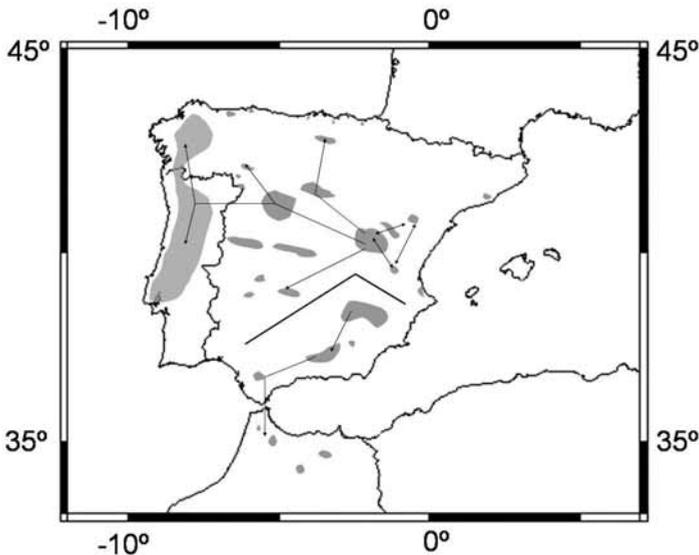


Figura 2.7. Distribución actual y migraciones postglaciales del pino resinero (*Pinus pinaster*) en la Península Ibérica (adaptado según Critchfield y Little 1966 y Salvador *et al.* 2000). La línea gruesa marca la frontera entre los dos linajes procedentes de refugios glaciales situados en el sur y el este peninsular y las flechas indican procesos de colonización inferidos a partir de los datos moleculares.

meridional) sufran bastante menos esta plaga y parezcan casi tan resistentes como las poblaciones de Marruecos. El flujo génico a través de polen podría haber contribuido a aumentar la resistencia de las poblaciones andaluzas (Burban y Petit 2003).

Acebuche y olivo (*Olea europaea*): Es tal vez el taxón más emblemático de la Cuenca Mediterránea, aunque su distribución geográfica natural es mucho más amplia e incluye núcleos en Macaronesia, todo el norte y el sur de África, Arabia y hasta en China. La Cuenca Mediterránea alberga la subespecie *O. europaea* subsp. *europaea*, el ancestro del olivo cultivado. Los acebuches procedentes del este y del oeste mediterráneo muestran una diferenciación genética muy marcada. El flujo génico (vía semillas) entre estas dos regiones debe por lo tanto haber sido extremadamente reducido, al menos a lo largo del Cuaternario (Besnard *et al.* 2002, Lumaret *et al.* 2004). La importante diferencia genética entre los linajes orientales y occidentales de la Cuenca Mediterránea permite la reconstrucción de un proceso interesante: los hallazgos arqueológicos indican que la domesticación del olivo a partir del acebuche silvestre comenzó en el Oriente Próximo y se expandió posteriormente hacia el oeste (Zohary y Spiegel-Roy 1975). Los análisis filogeográficos de variedades silvestres y cultivadas han revelado recientemente que la expansión involucró también las variedades de cultivo, de forma que la mayoría de los olivos cultivados hoy en la Península Ibérica pertenecen a linajes procedentes del este mediterráneo (Besnard *et al.* 2002, Lumaret *et al.* 2004). Hoy, los antiguos olivos asilvestrados y los acebuches silvestres de origen autóctono crecen frecuentemente juntos y es imposible distinguirlos a simple vista. Los análisis genéticos sí revelan su origen, lo que se ha usado para documentar el ámbito autóctono de poblaciones que crecen fuera de la zona mediterránea, en el norte de España (Vargas y Kadereit 2001). Un aspecto más relevante en términos de conservación de recursos genéticos es el hecho de que el amplio cultivo de olivos, con su abundante producción de polen y eficaz dispersión de frutos por aves, haya afectado profundamente la composición genética de las poblaciones silvestres de acebuche en casi toda la Cuenca Mediterránea (Lumaret y Ouazzani 2001, Rubio *et al.* 2006). Esto es de especial importancia, porque los acebuches asilvestrados procedentes de linajes cultivados suelen ser menos diversos genéticamente que las poblaciones verdaderamente autóctonas, debido a la selección humana durante la domesticación (Lumaret *et al.* 2004). La detección y conservación de poblaciones de acebuche no afectadas por flujo génico desde cultivos es por tanto de gran importancia, tanto para la conservación de esta especie como para la creación de nuevas variedades de cultivo.

El otro gran grupo de patrones filogeográficos reúne los linajes distribuidos principalmente por las sierras y montañas de la Península Ibérica y que tanto caracterizan a nuestra flora, al ser muchas de ellas endémicas (véase apartado 2.3). Al contrario que las especies citadas anteriormente, que experimentaron migraciones horizontales con fuertes expansiones y reducciones de su rango geográfico, las especies de este grupo respondieron a los grandes cambios climáticos del Cuaternario principalmente con migraciones altitudinales: bajando cuando disminuyeron las temperaturas y subiendo a comienzo de los periodos interglaciales. Las distancias de migración de estas especies y la correspondiente extinción de sus poblaciones locales han sido mucho menores que en las especies del primer grupo. Aunque una datación absoluta a partir de datos genéticos suele ser muy difícil, existen indicios de que algunas especies de las montañas ibéricas cuentan con poblaciones cuya distribución no ha cambiado sustancialmente desde el Terciario (hace más de 1,8 millones de años; Gómez y Lunt 2006). En otras palabras, estas poblaciones son por lo menos dos órdenes de magnitud más antiguas que cualquier población de plantas o animales en el centro y norte de Europa. La gran persistencia y el tamaño típicamente pequeño de estas poblaciones han favorecido la deriva genética y la posterior formación de linajes endémicos, con fenómenos de especiación, ligados a los respectivos sistemas montañosos. Este elevado nivel de diferenciación genética y endemismo local es muy característico de las

montañas mediterráneas en general y las ibéricas en particular (Favarger 1972, Petit *et al.* 2003, Gómez y Lunt 2006). Por ejemplo, el pino silvestre (*Pinus sylvestris*) mantiene poblaciones en diferentes montañas de la Península cuyo aislamiento ha dado lugar a la formación de varias subespecies endémicas (*P. s. catalaunica* y *pyrenaica*: Pirineos, *P. s. iberica*: Sistema Ibérico, Sistema Central y norte de Portugal, *P. s. nevadensis*: Sierra Nevada y Sierra de Baza). Este grado de diferenciación genética tan marcado sugiere que se trata probablemente de refugios prepleistocénicos, ligados a las fases más áridas de finales del Terciario en el Mediterráneo (Sinclair *et al.* 1999, Soranzo *et al.* 2000). El arraclán (*Frangula alnus*) presenta igualmente núcleos de distribución muy diferenciados a través de la Península. Los más meridionales pertenecen a una subespecie endémica, *F. a. baetica*, de porte arbóreo y aspecto completamente diferente a sus congéneres en el norte de España. El grado de aislamiento es de tal dimensión que los araclanes de Galicia son más parecidos genéticamente a las plantas de los Balcanes y hasta de Siberia que a sus congéneres andaluces (fig. 2.8; Hampe *et al.* 2003). El caso del laurel (*Laurus nobilis*, mencionado más arriba) y el de su único congénere (*L. azorica*, de Macaronesia y oeste de Marruecos) parece representar un caso históricamente similar.

Gracias a su extraordinaria antigüedad, las poblaciones de plantas y animales en las montañas ibéricas constituyen modelos idóneos para estudiar procesos de especiación (Paulo *et al.* 2003, Gómez y Lunt 2006). Un caso extremo de estabilidad taxonómica lo presenta el geófito *Androcymbium gramineum*, que crece en Almería y el norte de Marruecos. Aunque no es una especie montana en sentido estricto presenta muchos paralelismos con otros organismos de este carácter. Según un reciente análisis filogeográfico (Caujapé-Castells y Jansen 2003), *Androcymbium* está presente en el sur de España desde hace unos 11 millones de años y se

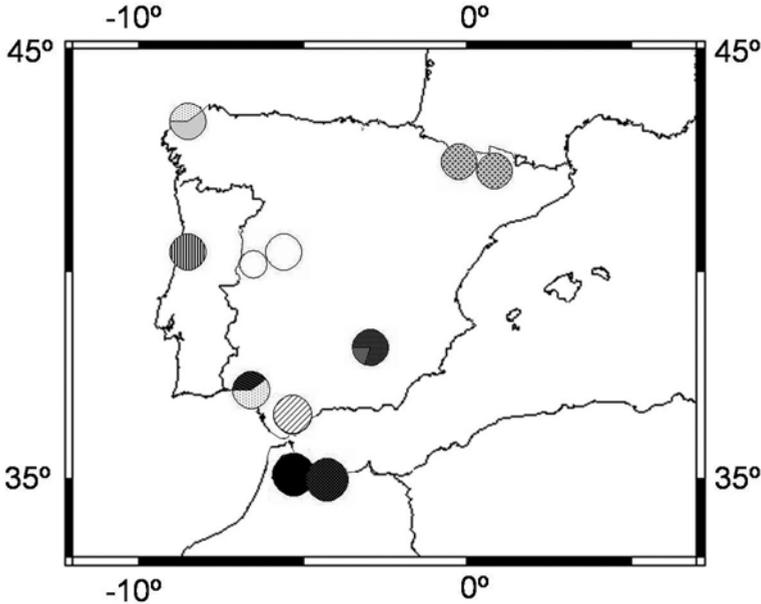


Figura 2.8. Distribución de clorotipos (variantes del ADNcp) en diferentes poblaciones del arraclán (*Frangula alnus*) localizados a través de la Península Ibérica. El tamaño de los círculos indica el número de individuos analizados por población y los diferentes trazados representan los 10 clorotipos detectados. Cada núcleo de poblaciones, típicamente un sistema montañoso, cuenta con un clorotipo propio. El alto nivel de diferenciación observado en el conservador ADN cloroplástico indica que los diferentes núcleos analizados no han experimentado prácticamente flujo génico entre ellos durante muchos milenios.

expandió hacia Marruecos durante una fase de desecación del Mar Mediterráneo en el Mioceño, hace unos 4,6-4,9 millones de años. Aunque completamente separadas desde la apertura final del Mar Mediterráneo, las poblaciones no muestran prácticamente ninguna tendencia hacia la especiación. Un extremo opuesto lo presenta el género *Armeria* en Sierra Nevada, donde varias especies han llegado a hibridar al entrar en contacto durante sus migraciones altitudinales y han producido nuevos taxones estables (Gutiérrez-Larena *et al.* 2002). Finalmente, también en las especies de las montañas ibéricas han ocurrido migraciones horizontales y se han descrito patrones complejos y muy variados resultantes de eventos de colonización y diversificación (Vargas 2003). Es evidente que las tendencias de la especiación son muy diferentes en los distintos linajes, dependiendo de su constitución genética, barreras al cruzamiento, etc.

La diversidad de patrones filogeográficos es mucho mayor en el Mediterráneo que en el resto del continente europeo, su reconstrucción es mucho más difícil y es más dependiente del contexto taxonómico y geográfico de los organismos (Gómez y Lunt 2006). Los movimientos de las especies deben haber sido comparativamente más lentos, ya que el efecto de las glaciaciones debió ser más suave. La orografía de la Península destaca por su complejidad, con montañas de diferente orientación y aislamiento, y en otras ocasiones con una variedad de puentes y barreras biogeográficas, con lo que las oportunidades para la diferenciación fueron mucho mayores. El rápido incremento de los estudios filogeográficos revela una enorme diversidad de patrones, y hoy por hoy no se ha analizado prácticamente si esta aparente diversidad se debe sobre todo a procesos aleatorios o si es posible detectar patrones de mayor generalidad relacionados con las características biológicas de las especies (Vargas 2003, Gómez y Lunt 2006). La filogeografía es una disciplina muy joven y aún le quedan muchas cuestiones pendientes. Por ejemplo, es notable que el papel del norte de África como refugio glacial permanezca escasamente explorado, incluso en los estudios ya realizados en especies en las que era previsible encontrar algún refugio allí (e.g., *Calluna vulgaris*: Rendell y Ennos 2002, *Ilex aquifolium*: Rendell y Ennos 2003, *Alnus glutinosa*: King y Ferris 1998). En la Península, la exploración del área del Estrecho de Gibraltar permanece como uno de los retos a perseguir en futuros estudios filogeográficos, dado su destacado papel como área de refugio, puesto de manifiesto tanto por las condiciones climáticas actuales como por las numerosas especies relictas que alberga la zona (Hampe y Arroyo 2002, Mejías *et al.* 2002, Arroyo *et al.* 2002b). Es notable que esta zona meridional sea uno de los principales refugios para las plantas ibéricas desde finales del Terciario y durante todo el Cuaternario. Su potencial papel debe resaltar dada la importancia de los límites meridionales de las especies que se movieron en las fases sucesivas glaciales e interglaciales, pues constituyen el principal reservorio, genético y ecológico, con que cuentan estas especies (Hampe & Petit 2005). Otra línea casi inexplorada es la filogeografía de las interacciones entre especies. Aunque las especies suelen responder de manera individualizada a los cambios climáticos, no actúan independientemente de su entorno biótico y, sobre todo, las interacciones estrechas podrían dejar una huella en el registro filogeográfico. El caso del pino resinero y su plaga (Burban *et al.* 1999, Burban y Petit 2003) ilustra como la filogeografía puede ayudar a comprender mejor el origen y la evolución de las interacciones entre diferentes organismos. Asimismo, la filogeografía del ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) en Europa sigue un patrón muy similar al del avance-retroceso de especies forestales dominantes (Michaux *et al.* 2003), que probablemente hayan determinado las condiciones ecológicas necesarias para la expansión de este ratón. A escala más reducida, el corzo (*Capreolus capreolus*), muestra una alta diferenciación genética en las sierras del sur de Cádiz (Lorenzini *et al.* 2003), uno de los refugios más seguros para el bosque mediterráneo en el Pleistoceno y donde el corzo encuentra sus poblaciones más meridionales. El lince ibérico (*Lynx pardinus*) presenta un caso similar, aunque más dramático por su reducido área de distribución y su estado crítico de conservación (Johnson *et al.* 2004). El último reto, y tal vez el más grande, es la continuada integración de filogeografía y paleoecolo-

gía. Los problemas conceptuales y empíricos inevitables de cada una de las dos disciplinas (en el caso de la filogeografía, por ejemplo, la datación de los procesos históricos a partir de datos genéticos o la incapacidad de analizar poblaciones ya extintas), requieren la interpretación conjunta de la información disponible para alcanzar la mejor comprensión posible de los ambientes históricos y sus huellas actuales.

Procesos de regeneración poblacional

Los anteriores patrones filogeográficos deben ser el resultado de procesos demográficos sobre muchas generaciones de organismos. Hemos comprobado que algunos de esos estudios demuestran la existencia de áreas aisladas que han actuado como refugios para diversas especies. Las plantas de los refugios ofrecen oportunidades únicas para estudiar los mecanismos responsables de la reducción/expansión de área. El caso ideal es el de especies que muestren porciones de su distribución sin restricción y otras con carácter relictivo y fuertes restricciones ambientales actuales, porque las comparaciones están libres de los efectos filogenéticos que impone la especiación. Es aquí especialmente importante ser cauto y no inferir un proceso de restricción a partir de un patrón de distribución disyunta en el sur, tan común. Sirva como ejemplo el caso del haya (*Fagus sylvatica*), con poblaciones disyuntas y marginales en la Península Ibérica con respecto a un área casi continua en Europa, pero que es un recién llegado a nuestro territorio (hace no mucho más de 2000 años, Petit *et al.* 2001), al menos durante su última expansión. Con esta precaución, los estudios demográficos sobre regeneración en situaciones contrastadas pueden ser muy ilustrativos sobre el efecto de las condiciones climáticas cambiantes, aunque debe decirse que las especies arbóreas son especialmente reticentes a estas aproximaciones, porque a los investigadores les suele faltar los medios necesarios para plantear estudios a un plazo suficientemente largo.

Entre las plantas leñosas de nuestra flora hay dos tipos básicos de relictos según el factor ambiental más limitante y según la época geológica en que se produjo la mayor restricción. Dado que la datación absoluta de los procesos filogeográficos es incierta, hay que recurrir al registro fósil, cuando es suficientemente completo, o a inferencias basadas en la ecología y distribución actual. Por un lado las especies que vieron restringida su área a finales del Terciario en respuesta a la sequía a que se vio sometida la Cuenca Mediterránea (véase apartado 2) suelen ser plantas circummediterráneas que han visto mermadas sus poblaciones a sólo una pocas áreas, suelen tener hoja ancha, lauroide, indicativa de una condiciones climáticas húmedas y cálidas. En la actualidad hay una serie de especies que cumplen esos requisitos, y que suelen mostrar mayor restricción del área en el mediterráneo occidental (aunque a veces llegan hasta Macaronesia) que en el oriental y la cuenca del Mar Negro (Denk *et al.* 2001). A veces ha habido un proceso de especiación asociado al aislamiento. Como ejemplos se pueden citar *Laurus nobilis* (y *L. azorica* en Macaronesia y N de África), *Prunus lusitanica* (y *P. laurocerasus* en el Mediterráneo oriental), *Rhododendron ponticum* (con distintas subespecies en los dos extremos), o distintas especies de *Hedera* (Vargas *et al.* 1999). En mayor o menor medida, todas estas especies se caracterizan por estar presentes en hábitats de elevada humedad ambiental (una notable excepción es *L. azorica* en el N. de África; F. Rodríguez-Sánchez y J. Arroyo, observación personal). En segundo lugar, otras especies relictas están más determinadas por la temperatura, o sus efectos asociados, y aparecen refugiadas en zonas de montaña. Normalmente indican restricción ligada a los cambios debidos a las glaciaciones. De hecho estas especies suelen mostrar un patrón de restricción de norte a sur. Esta restricción es más reciente y no suele estar tan asociada a un proceso de especiación. La lista de ejemplos es mucho más larga y suele incluir muchos árboles y arbustos de nuestras montañas medias y altas: *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*,

Taxus baccata, *Viburnum lantana*, *V. opulus* y, sobre todo, rosáceas (*Prunus* spp., *Sorbus* spp.). Hay que hacer notar que esta clasificación ecológica y biogeográfica de los relictos tiene cierta artificialidad, como casi todas las clasificaciones, ya que las plantas no responden a factores ambientales aislados y que el momento de la restricción puede ser doble: a final del Terciario y además las fases glaciales del Cuaternario. Esto puede ser ilustrado con el caso del arraclán (*Frangula alnus*) y quizás el del acebo (*Ilex aquifolium*), que muestran un patrón de rarefacción N-S pero que también presentan importantes refugios en el E de la Cuenca Mediterránea y en la del Mar Negro. Aunque no se dispone de datación absoluta de todas sus restricciones, se sabe por registro fósil que sufrieron algunas en los períodos glaciales, pero el grado de diferenciación genética, al menos en el arraclán (Hampe *et al.* 2003), hace pensar en un proceso anterior (Terciario) de aislamiento en el Mediterráneo (véase apartado 2).

Conocer el factor ambiental crítico para estas especies implica experimentación. La anterior clasificación puede ayudar a la hora de diseñar los experimentos que demuestren esa restricción. Pero son pocas las especies en las que hay datos observacionales, y menos aun experimentales, sobre tales factores limitantes, en un contexto geográfico, aunque empieza a haber estudios prometedores.

Los relictos de tipo húmedo *Rhododendron ponticum* y *Frangula alnus*, en refugios del sur de Cádiz (Parque Natural Los Alcornocales), muestran claramente que la disponibilidad de agua es el factor más limitante, eliminando literalmente la progenie de cada año, incluso en años considerablemente húmedos, como la reciente serie 1998-2004. En el caso de *Rhododendron* éste parece ser de hecho el único factor importante (Mejías *et al.* 2002): las plantas, que son genéticamente autocompatibles, producen una gran cantidad de diminutas semillas viables, que germinan en alto porcentaje, tanto en laboratorio como en el campo, pero mueren invariablemente cada año (fig. 2.9). La persistencia de la especie parece depender de una intensa regeneración vegetativa a partir de una gran cepa, tras una perturbación (por ejemplo la eliminación de toda la biomasa aérea por una sequía), y en parte por una cierta capacidad de multiplicación vegetativa (Erfmeier y Bruelheide 2004, Mejías *et al.* 2004). Sin embargo no se debe descartar que existan períodos muy ocasionales de reclutamiento sexual de nuevos individuos que escapen a nuestra observación, sobre todo dada la gran longevidad de estas plantas (imposible de conocer por el intenso rebrotamiento, pero algunas ramas han llegado a mostrar más de 100 anillos de crecimiento; Mejías *et al.* 2007). Asumir una edad de centenares de años y una fuerte capacidad de regeneración vegetativa nos llevaría a suponer una dependencia de cambios climáticos en ciclos de varios siglos, lo cual no es descabellado. En su área oriental, mucho menos restringida, *R. ponticum* parece prosperar sin grandes problemas, fundamentalmente por multiplicación vegetativa (Erfmeier y Bruelheide 2004). De hecho constituye un serio problema para las plantaciones forestales, ya que inhibe el crecimiento de los brinzales de éstas (Esen y Zedaker 2004). Aunque la actual distribución natural de la especie no se aleja mucho del Mediterráneo y el mar Negro, es notable que se haya convertido en una invasora en regiones templadas de Europa Occidental. En esos lugares, donde la limitación hídrica es menor o nula, la planta se expande y coloniza nuevos lugares también tanto por multiplicación vegetativa como por reproducción sexual (Cross 1975, 1981, Erfmeier y Bruelheide 2004), aunque una vez que llega a un sitio nuevo el medio principal de invasión de la comunidad es por acodo (multiplicación vegetativa, Nadezhdina *et al.* 2004).

Los estudios sobre la regeneración de *Frangula alnus* en poblaciones de refugio frente a poblaciones templadas de recolonización ofrecen uno de los mejores ejemplos de dinámicas aparentemente muy diferenciadas, en consonancia con el estatus de las poblaciones. En el N de Alemania la especie se comporta como colonizadora en el borde del bosque, siendo más

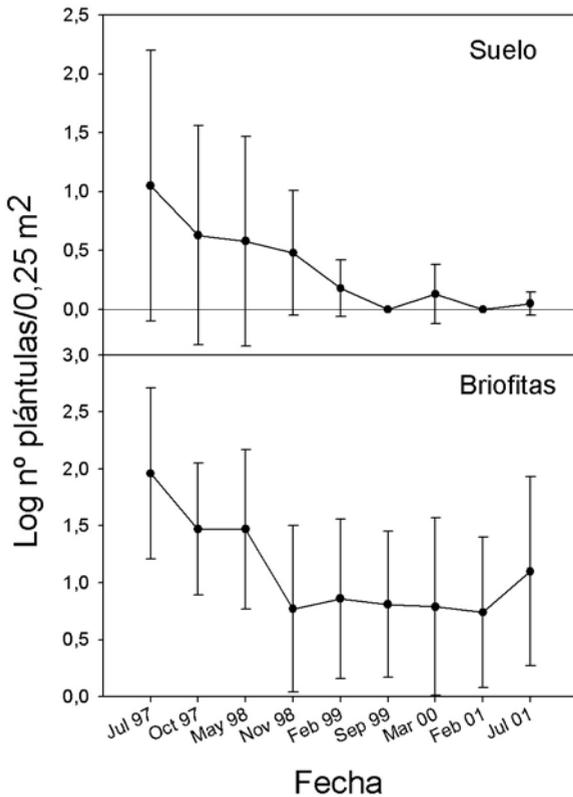


Figura 2.9. Mortalidad de plántulas de *Rhododendron ponticum* en el Parque Natural Los Alcornocales (modificado a partir de Mejías *et al.* 2002). Se representa la mortalidad en dos tipos de sustratos, suelo desnudo y alfombras de briofitas (musgos y hepáticas) sobre los que se encuentran las escasas plántulas encontradas. Cada punto representa la media (\pm desviación típica) de una serie de parcelas.

abundante en el matorral sin cobertura arbórea y haciéndose más escasa a medida que el bosque se cierra. Las poblaciones están formadas por muchos individuos arbustivos, de diversas clases de edad pero de longevidad reducida (y madurez sexual temprana). En los refugios del P.N. Los Alcornocales, las poblaciones muestran las características opuestas y el hábitat es muy diferente (bosque en galería con un dosel arbóreo cerrado; Hampe y Bairlein 2000). En las poblaciones refugiadas en el S de la Península Ibérica la regeneración parece ser muy escasa, está limitada por la sequía de verano y por las crecidas invernales de los arroyos en invierno, aparte de la intensa presión de herbivoría que sufre (Hampe y Arroyo 2003). Aunque las dos primeras causas son de orden natural (climático), el efecto se ha incrementado por el manejo humano (aumento de la erosión y por tanto del caudal de las crecidas invernales, captaciones de agua) e incluso puede verse afectado por el cambio climático global (descenso de las precipitaciones de primavera; Hampe 2004).

El caso del laurel (*Laurus nobilis*) parece complejo porque es una especie menos ligada a los cursos de agua que las dos anteriores, con las que coexiste en el sur de Cádiz. En la actualidad se están realizando estudios sobre los cuellos de botella que pueden afectar a la presente escasez de la especie en condiciones naturales en nuestra Península. Datos preliminares apuntan a una limitación por falta de dispersión, dado que la drupa presenta el mayor tamaño de nuestra flora silvestre y pocas aves son capaces de dispersarla efectivamente (Hampe 2003). De esta forma, la mayor parte de las semillas caen bajo los árboles productores, con lo que es difícil evitar el conflicto intergeneracional por los recursos limitantes (F. Rodríguez-Sánchez, comunicación personal). Es interesante que su único congénere, el laurel macaronésico (*L. azorica*) muestre en la laurilva canaria, con menor déficit hídrico, un importante

reclutamiento de plántulas y brinzales (el mayor de sus comunidades arbóreas) (Fernández-Palacios y Arévalo 1998). La situación aparentemente contrasta con las escasísimas poblaciones de *L. azorica* en el continente (O de Marruecos), donde tanto la herbivoría como la sequía estival pueden ser decisivas (F. Rodríguez-Sánchez y J. Arroyo, obs. pers.).

En cuanto a los relictos de zonas de montaña, ligados a climas fríos, también escasean los estudios sobre regeneración con perspectiva geográfica. La mayor parte de la información disponible se refiere a gimnospermas, que forman la vegetación dominante en latitud y altitud pero que se van haciendo más raras hacia el Mediterráneo.

En el pino albar (*Pinus sylvestris*) se ha comprobado que la regeneración depende de interacciones antagonistas (competencia) en el norte de Europa, donde el ambiente no es estresante para la especie, mientras que en el área relictiva de Sierra Nevada y Sierra de Baza, la regeneración muestra el efecto de la facilitación de los arbustos *nodriza*, que reducen el impacto de la sequía estival y otros efectos negativos (Castro *et al.* 2004). Curiosamente, este patrón de incremento de la facilitación (véase capítulo 13) por parte del matorral hacia el sur también lo ha mostrado el arce endémico *Acer opalus* subsp. *granatense*, a pesar de que su área de distribución es mucho más pequeña (Gómez Aparicio 2004).

El enebro de montaña (*Juniperus communis* var. *saxatilis*) muestra una fuerte limitación en su margen meridional ibérico, tanto en las fases predispersivas (menor producción de semillas viables, mayor depredación de semillas; García *et al.* 2000a) como postdispersivas (menor reclutamiento, que se ve favorecido sólo en las regiones templadas o los hábitats más húmedos; García *et al.* 1999).

Dentro de esta limitada serie de relictos de montaña, el tejo (*Taxus baccata*) representa en parte una excepción. Esta especie presenta poblaciones relictas en el sur de nuestra Península, mientras que en Europa occidental templada es más común. Por ello, está considerada en peligro en el sur por su distribución muy restringida y por la escasez de reclutamiento que muestra (Blanca *et al.* 1999). Sin embargo, este es un patrón que parece variar incluso localmente, ya que algunas poblaciones (Sierra Nevada) muestran una proporción de plántulas y brinzales incluso superior a algunas poblaciones templadas. Se ha propuesto que ello puede ser debido a interacciones positivas (facilitadoras) con otras especies leñosas de fruto carnoso, que son muy abundantes en estas comunidades (García *et al.* 2000b). Parece, por tanto, que las especies relictas pueden encontrar secundariamente escenarios locales donde su potencial de regeneración se puede poner de manifiesto de nuevo. También se ha encontrado algo similar en la endémica carnívora *Drosophyllum lusitanicum*, que muestra un mayor potencial de regeneración en sus enclaves marginales del S de Cádiz, en este caso debido casi exclusivamente a una supresión de la presión antrópica, en comparación con el resto del área de distribución (hasta el N de Portugal; Garrido *et al.* 2003). Paradójicamente, la especie está protegida sólo en Andalucía, la única región donde no parece experimentar serios problemas de regeneración (Blanca *et al.* 2000).

5. La escala regional y local

Clinas y discontinuidades dentro del área distribución de las plantas

Dentro del ámbito de distribución de las especies con frecuencia se comprueba que esta distribución no es homogénea en casi ninguna característica. En ocasiones se observa que los patrones de colonización y regresión de las especies van acompañados de cambios en sus estrategias frente a los cambios del medio biótico y abiótico. Muchas veces estos cambios son adaptativos a las nuevas condiciones regionales y locales que encuentran las especies. Cuan-

do aparecen patrones geográficos definidos (clinas y, en ocasiones, saltos bruscos) dentro del área de las especies es útil la búsqueda de los factores ambientales que varían paralelamente como una posible explicación a tales cambios. Esto puede permitir plantear trabajos experimentales que prueben el efecto selectivo de esos agentes. Ambos tipos de estudio, observacional y experimental, son raros en nuestras plantas mediterráneas. Aunque aún no es posible detectar patrones generales, algunos ejemplos pueden ilustrar sobre una diversidad de procesos que varían internamente dentro del área de distribución. La mayor parte de estos estudios se dirigen a analizar el cambio en rasgos relacionados con la biología reproductora de las plantas, ya que ésta es muy dependiente de las condiciones del medio (biótico: polinizadores, dispersores, depredadores; abiótico: condiciones estresantes para la producción y éxito de los propágulos) (Thompson 2005). La mayoría de estos ejemplos tienen una relación indirecta con el bosque mediterráneo, ya que frecuentemente se trata de especies propias de comunidades muy degradadas a partir del bosque primigenio. Esto es en gran medida esperable porque muchos cambios en los sistemas reproductores están relacionados precisamente con la capacidad colonizadora de las plantas, por ejemplo conforme a la *ley de Baker*, que predice un cambio hacia la autofecundación en la colonización (Baker 1955).

Narcissus. Desde los tiempos de Charles Darwin, uno de los sistemas de reproducción que más ha intrigado a los evolucionistas es la heterostilia, por su supuesta función promotora del intercambio genético entre plantas de la misma población. Es relativamente común en las plantas (al menos en su distribución taxonómica al nivel de familia) y presenta varios estados intermedios en su construcción evolutiva. Uno de ellos es el dimorfismo estilar (dos morfos con longitud de estilo diferente), que se ha comprobado que es muy inestable (aunque común en *Narcissus*). Esta inestabilidad queda de manifiesto por la fuerte variación en la proporción de morfos entre poblaciones. Así, en *N. papyraceus* se ha observado que esta variación tiene un claro patrón geográfico (fig. 2.10; Arroyo *et al.* 2002a). Parece ser que este patrón está directamente relacionado con un ambiente de polinización contrastado. En el área donde la proporción es equilibrada, es decir, en consonancia con la segregación genética de los morfos, estos se reproducen por igual gracias al efecto de los polinizadores de trompa larga, que alcanzan ambos tipos de estilo, aunque los cortos estén muy escondidos en el tubo floral. En el área donde uno de los morfos es predominante, e incluso único, las plantas de estilo corto están en desventaja por presentar una tasa de reproducción menor, pues los polinizadores más comunes son de trompa corta y sólo pueden alcanzar los estilos largos. Los polinizadores contrastados en ambas zonas están asociados a una morfología floral diferente (Pérez-Barrales *et al.* 2007). Otras especies de *Narcissus* también muestran variaciones clinales o bruscas en las proporciones de morfos, poniendo de manifiesto la inestabilidad ecológica de esta situación (*N. tazetta*: Arroyo y Dafni 1995, *N. triandrus*: Barrett *et al.* 1997, *N. assoanus*: Baker *et al.* 2000, *N. cuatrecasii*: Arroyo 2002).

Mercurialis annua. Esta especie anual es propia de ambientes degradados pero presenta una variación en el sistema de reproducción con un patrón ecogeográfico claro. Hay poblaciones diploides y poliploides (hasta hexaploides); las primeras son dioicas, como en el resto del género (es la supuesta condición ancestral, en situaciones de mayor humedad y no existe en la Península Ibérica para esta especie), mientras que las poliploides son o monoicas (la mayoría de nuestra Península o del N de África; en las zonas más secas), o androdioicas (un raro sistema que incluye plantas masculinas y hermafroditas en la misma población, en zonas de clima de humedad intermedia en las orillas del Estrecho de Gibraltar). Pannell (1997) sugiere que una de las razones para este patrón es el *seguro reproductor* que supone tener ambos sexos en la misma planta para poder colonizar nuevos hábitats: mientras más secos, más conveniente es la presencia de ambos sexos en la misma planta que favorece la autopoli-nización.

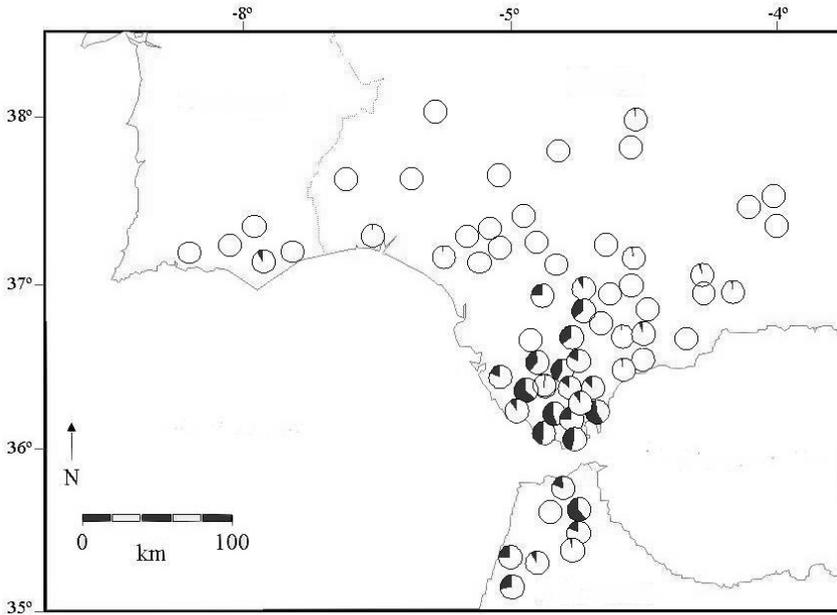


Figura 2.10. Variación geográfica en la proporción de morfos florales (estilo largo en blanco, estilo corto en negro) de *Narcissus papyraceus* (modificado a partir de Arroyo *et al.* 2002a)

Ecballium elaterium. Esta planta mediterránea, aunque perenne, es también propia de lugares muy degradados que ocupa con suma rapidez. Su sistema reproductor es similar al de *Mercurialis*, pero simplificado a sólo dos situaciones, dioecia y monoecia. Curiosamente, el patrón geográfico que muestra esta especie es el contrario: poblaciones monoicas en los ambientes menos secos (mitad N y O de nuestra Península) y dioicas en los más secos (S y E). La situación en el resto de la Cuenca Mediterránea sigue el mismo patrón. Se ha comprobado que las plantas dioicas son más eficaces en todo el gradiente climático (Costich 1995) y que probablemente esto sea un efecto de la mayor diversidad genética intrapoblacional y heterocigosidad que muestran las poblaciones dioicas (que tienen necesariamente fecundación cruzada) (Costich y Meagher 1992). *Ecballium* y *Mercurialis* responden de forma opuesta a un mismo problema ambiental (colonización y clima), lo que nos ilustra muy bien sobre la dificultad de establecer patrones generales con tan pocos casos de estudio, pero también nos informa sobre la precaución en el uso del término *ley* en ecología y biología evolutiva (cf. ley de Baker mencionada más arriba)

Juniperus spp. Un estudio de Jordano (1993), pionero en nuestra región, sobre el patrón geográfico de interacciones mutualistas de dispersión de semillas entre especies del género *Turdus* (zorzales y mirlos) y especies de enebros y sabinas (gén. *Juniperus*) muestra la importancia de considerar los patrones a diferentes escalas. Aunque existe una concordancia alta entre los niveles de producción de gálbulos en localidades y años determinados y la abundancia de los *Turdus* dispersores de semillas, la concordancia es mucho menor cuando se compara a escala regional y a escala continental. Es decir, interacciones fuertes de dependencia recíproca entre poblaciones de *Juniperus* y la población invernante de *Turdus* pueden ocurrir entre pares de especies de estos géneros que comparten pocas localidades en una región o que solapan mínimamente su distribución geográfica a escala continental.

Helleborus foetidus. El estudio reciente más ambicioso sobre variaciones geográficas en características y comportamientos reproductores en una variedad de hábitats y regiones dentro de nuestra Península es el que ha realizado C.M. Herrera y colaboradores sobre esta especie propia de la montaña media en nuestra Península (aunque no es una especie exclusivamente mediterránea). Se ha tratado de poner de manifiesto si los patrones encontrados son consistentes con la presencia de un mosaico geográfico que propicie las coadaptaciones (Thompson 1994) en la reproducción de esta especie. Mientras que no se han encontrado evidencias en ese sentido en la relación entre morfología floral, polinizadores y autopolinización (Herrera *et al.* 2001, 2002, a diferencia del caso de *N. papyraceus* más arriba comentado), sí parece que en parte hay una cierta estructura geográfica, independiente de la distancia, en la dispersión de semillas por hormigas (Garrido *et al.* 2002) y la influencia sobre ella de la depredación por ratones (Fedriani *et al.* 2004).

Fragmentación y metapoblaciones

Hasta aquí hemos visto que la distribución de las plantas del bosque mediterráneo, y del mismo bosque como unidad, no es homogénea, sino que presenta con frecuencia la forma de un mosaico. La fragmentación es un patrón que obedece a distintos procesos no excluyentes. Por un lado hemos visto que la heterogeneidad ambiental natural (directamente relacionada con la orografía) y los cambios climáticos naturales pueden provocar distribuciones fragmentadas. Independientemente, el bosque mediterráneo ha estado sometido a un intenso manejo durante muchos siglos. Una de las consecuencias más nítidas es la fragmentación del bosque, debido al uso ganadero y, sobre todo, al agrícola. El resultado es que en la Península Ibérica los bosques están concentrados en regiones de montaña, quedando en los suelos de llanura, fértiles, muy pocos retazos de vegetación boscosa. La fragmentación progresiva es un proceso que impone unos condicionantes a las especies de los fragmentos. La respuesta de las especies será muy dependiente de sus características y de sus relaciones de dependencia con otras especies. Aunque existe cuerpo teórico desde antiguo sobre las consecuencias ecológicas (en términos de número de especies) de la fragmentación, basado sobre todo en la Teoría del Equilibrio en Biogeografía de Islas (McArthur y Wilson 1967), hay menos información sobre el mecanismo por el que distintas especies responden diferencialmente. Una notable excepción está en los trabajos de J.L. Tellería y colaboradores sobre distintas especies animales (véase Tellería y Santos 2001, para una revisión). Para las plantas la ausencia de información es notable; prácticamente toda la disponible es la que aparece como variables independientes para explicar la presencia de determinados animales en los fragmentos.

Sin embargo, empiezan a cubrirse huecos. Como ejemplo, valga el estudio de A. Aparicio y colaboradores sobre bosques-isla en Andalucía Occidental, un área donde la fragmentación es la norma, sobre todo en el valle del Guadalquivir y en la campiña gaditana (Aparicio *et al.* 2001, Pérez *et al.* 2003). Estos autores han reunido información sobre presencia y abundancia de plantas leñosas en todos los fragmentos de bosque de extensión superior a 1 ha y al menos 50% de cobertura arbórea y han cuantificado con certeza el grado de aislamiento de cada uno. Esta base de datos ofrece oportunidades únicas para investigar patrones de diversidad y sus correlatos ecológicos (aislamiento, edad, etc) y biológicos (características de las especies). Además, al incluir datos de un alto número de especies en muchos fragmentos, es un punto de partida para estudiar mecanismos por los que algunas de ellas consiguen escapar del aislamiento y entrar en una dinámica metapoblacional. Esto pasa por el estudio de los mecanismos por los que las especies pueden recolonizar los fragmentos (dispersión de diásporas) y establecer intercambios entre ellos. Hay dos tipos de métodos para aproximarse a ello: (1) la observación directa de eventos de dispersión entre parches (e.g., Gómez 2003) y (2) el uso

de marcadores génicos que informen sobre la paternidad de las plantas en cada fragmento (mediada por procesos de dispersión y polinización; véase *Filogeografía*, apartado 2).

Un estudio modelo que aborda, entre otras cosas, la existencia de dinámica metapoblacional con la segunda aproximación en una especie de distribución parcheada (*Prunus mahaleb*) es el de P. Jordano y colaboradores. La especie se presenta en pequeñas poblaciones aisladas entre sí en áreas calizas del SE de la Península (Jordano y Godoy 2000, 2002, Godoy y Jordano 2001). Usando técnicas moleculares de identificación individual basadas en microsatélites los autores han desvelado que la mayor parte de las semillas dispersadas en un año determinado en una población particular provienen de árboles de la misma población y que no más del 18-20 % de las semillas provendrían de otras poblaciones. Cuando se han cuantificado las distancias de dispersión de las semillas provenientes de árboles de la población, la mayoría son distancias cortas (< 30 m), aunque no son infrecuentes las semillas dispersadas entre 100-450 m. Los eventos de dispersión a larga distancia entre poblaciones en esta especie ciertamente no son infrecuentes y probablemente están asociados a dispersión por un reducido número de especies frugívoras como el zorzal charlo, la paloma torcaz y algunos mamíferos como el zorro, la garduña y el tejón (Jordano *et al.* 2007). Estos datos, junto con el estudio de la estructuración genética de los árboles adultos en la población (Jordano 2001), revelan una marcada limitación de la dispersión, que se traduce en una fuerte autocorrelación de la similitud genética de los árboles.

6. Implicaciones para la gestión

La mayor parte de los patrones y procesos delineados en este capítulo son naturales y por lo tanto la gestión debe ir encaminada fundamentalmente a la conservación de los mismos. Sin embargo, en algunos puntos es conveniente recalcar algunas necesidades.

La reconstrucción de la historia antigua y reciente del bosque mediterráneo es en parte posible por el estudio detallado del registro fósil. Éste no es frecuente en ambientes mediterráneos, por lo que es de extrema urgencia la catalogación y preservación de las zonas donde este registro esté presente, ya que conserva un archivo de nuestra memoria histórica natural y por tanto información de dónde viene y a dónde va el bosque mediterráneo según el medio cambie en una u otra dirección.

El estudio de los patrones de distribución y sus derivaciones (puntos calientes, diversidad y rareza) tiene un componente aplicado directo: la conservación de la biodiversidad. Aunque desde mediados de los años 90 se han hecho progresos muy notables en los estudios integrados sobre patrones de diversidad florística y faunística, aún queda mucho camino por recorrer. La información geográfica es muy importante para la elaboración de listas rojas, pero hay otros componentes a tener en cuenta. Si bien no podemos esperar a tener la misma cantidad de información con respecto a esos otros componentes (diversidad filogenética, variabilidad demográfica, nodos de redes tróficas o de interacciones, entre otros), sí que es posible elegir algunos sistemas modelo (especies y comunidades clave) sobre los que plantear estudios a un plazo suficientemente largo que permitan analizar los procesos que determinan la diversidad. Las listas de especies endémicas o raras (y sus supuestos factores de amenaza) son útiles para empezar, pero difícilmente pueden decirnos qué actuaciones debemos realizar para detener un proceso de extinción.

La filogeografía es una herramienta clave cuando hay que realizar una actuación drástica en el bosque mediterráneo, por ejemplo una restauración. Los patrones filogeográficos de las especies a restaurar nos pueden indicar qué poblaciones pueden servir de suministro de material para restaurar las que estén depauperadas y en retroceso irreversible por medios natu-

rales. Obviamente, el apartado de aplicación más directa en la gestión del bosque es el referido a regeneración: la detección de los cuellos de botella demográficos y de las situaciones en que la regeneración natural persiste (el caso del tejo más arriba mencionado puede ser paradigmático) es crítica. Este aspecto es tratado más a fondo en los Capítulos 3 y 8.

Normalmente las estrategias de gestión del bosque se desarrollan a escala regional y local, más que a lo largo del área completa de un sistema. Por eso, conocer la dinámica de las poblaciones y metapoblaciones a esa escala es también crítico. El caso de la fragmentación o su evitación por la dinámica metapoblacional es un buen ejemplo. Hay distribuciones parcheadas que se piensa que suponen una amenaza para las especies que las presentan y sin embargo el flujo via polen o semillas entre los parches es abundante. El tamaño de los fragmentos es otro asunto clave, por su incidencia directa en el tamaño poblacional de las especies en ellos contenidas. Todos estos aspectos difícilmente pueden ser tratados para floras completas o para conjuntos grandes de especies (e.g., todas las especies de tipos de comunidades), pero sí pueden ser abordados en especies clave o modelo, cuya detección debería ser prioritaria en las estrategias de gestión del bosque mediterráneo.

Agradecimientos

Juan Arroyo agradece la financiación otorgada a los proyectos 4474-91 (National Geographic Society), PB91-0894, PB95-0551, 1FD97-0743-CO3-03, PB98-1144, BOS2003-07924-CO2-01 (MECD, MCyT), y contratos de investigación con la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, TRAGSA y GIASA. La colaboración continua de Fernando Ojeda, Teodoro Marañón, Redouan Ajbilou, José Antonio Mejías, Cristina Andrés, Rocío Pérez, Francisco Rodríguez y Begoña Garrido ha sido imprescindible, los estudios de José S. Carrión han sido financiados por los proyectos REN2003-02499-GLO y PI17739FS. Los trabajos de Pedro Jordano han sido financiados con proyectos MECD y MCyT (1FD97-0743-CO3-01, PB 96-0857, BOS2000-1366-C02-01 y REN2003-00273), así como la Junta de Andalucía (PAI). Agradecemos a Juan L. García Castaño, Jesús G.P. Rodríguez, José A. Godoy, Juan M. Arroyo, Manolo Carrión, Cris García, Jordi Bascompte, Carlos Melián y Miguel A. Fortuna su ayuda y apoyo, que han sido fundamentales para la realización de nuestros trabajos. Las discusiones del grupo EVOCA y la red REDBOME han creado siempre un ambiente muy estimulante. El ambiente creado en las reuniones de la red GLOBIMED ha hecho posible que muchas de las ideas discutidas allí vieran la luz. Los comentarios de Pablo Vargas y Rémy Petit sobre versiones previas del manuscrito y nuestras discusiones sobre estos temas han sido muy beneficiosas.

Bibliografía

- Agúndez, D., Degen, B., von Wuehlisch, G. y Alía, R. 1997. Genetic variation of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in Spain. *Forest Genetics* 4: 201-209.
- Ajbilou, R. 2001. Biodiversidad de los bosques de la Península Tingitana (Marruecos). Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Aparicio, A., Pérez Porras, C. y Ceballos, G. 2001. Bosques-Isla de la provincia de Cádiz. Junta de Andalucía, Jerez.
- Araujo, M.B., Humphries, C.J., Densham, P.J., Lampinen, R., Megameijer, W.I.M., Mitchel-Jones, A.J. y Gasc, J.P. *et al.* 2001. Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity? *Ecography* 24: 103-110.
- Arroyo, J. y Dafni, A. 1995. Variation in habitat, season, flower traits and pollinators in dimorphic *Narcissus tazetta* L. (Amaryllidaceae) in Israel. *New Phytologist* 129: 135-145.
- Arroyo, J. 1997. Plant diversity in the region of the Strait of Gibraltar: a multilevel approach. *Lagascalia* 19: 393-404.
- Arroyo, J. 2002. *Narcissus* (Amaryllidaceae), la evolución de los polimorfismos florales y la conservación más allá de las "listas rojas". *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 39-55.

- Arroyo, J., Barrett, S.C.M., Hidalgo, R. y Cole, W.W. 2002a. Evolutionary maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *American Journal of Botany* 89: 1295-1302.
- Arroyo, J., Hampe, A. y Mejías, J.A. 2002b. La vida en el límite, o cómo las plantas de los “canutos” nos enseñan sobre climas pasados y cómo prevenir el futuro. *Almoraima* 27: 157-168.
- Arroyo-García, R., Martínez-Zapater, J.M., Fernández Prieto, J.A. y Álvarez-Arbesu, R. 2001. AFLP evaluation of genetic similarity among laurel populations (*Laurus* L.). *Euphytica* 122: 155-164.
- Avise, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Baker, A.M., Thompson, J.D. y Barrett, S.C.H. 2000. Evolution and maintenance of stigma-height dimorphism in *Narcissus*: I. Floral variation and style morph ratios. *Heredity* 84: 514-524.
- Baker, H.G. 1955. Self-incompatibility and establishment after “long-distance” dispersal. *Evolution* 9: 347-348.
- Barrett, S.C.H., Cole, W.W., Arroyo, J., Cruzan, M.B. y Lloyd, D.G. 1997. Sexual polymorphisms in *Narcissus triandrus*: is this species tristylous? *Heredity* 78: 135-145.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 100: 9383-9387.
- Bascompte, J. y Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 38: 567-593.
- Bennett, K.D., Tzedakis, P.C. y Willis, K.J. 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- Besnard, G., Khadari, B., Baradat, P. y Bervillé, A. 2002. *Olea europaea* (Oleaceae) phylogeography based on chloroplast DNA polymorphism. *Theoretical and Applied Genetics* 104:1353-1361.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Molero Mesa, J., Muñoz, J. y Valdés, B. 1999. Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. Tomo I: Especies en peligro de extinción. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Blanca, G., Cabezudo, B., Hernández-Bermejo, J.E., Herrera, C.M., Muñoz, J. y Valdés, B. 2000. Libro rojo de la flora silvestre amenazada de Andalucía. Tomo II: Especies vulnerables. Junta de Andalucía, Sevilla
- Branco, M., Monnerot, M., Ferrand, N. y Templeton, A.R. 2002. Postglacial dispersal of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) on the Iberian Peninsula reconstructed from nested clade and mismatch analyses of mitochondrial DNA genetic variation. *Evolution* 56: 792-803.
- Brewer, S., Cheddadi, R., De Beaulieu, J.L. y *Data Contributors*. 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management* 156: 27-48.
- Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*, 2^a ed. Sinauer, Sunderland.
- Burban, C. y Petit, R.J. 2003. Phylogeography of maritime pine inferred with organelle markers having contrasted inheritance. *Molecular Ecology* 12: 1487-1495.
- Burban, C., Petit, R.J., Carcreff, E. y Jactel, H. 1999. Rangewide variation of the maritime pine bast scale *Matsucoccus feytaudii* Duc. (Homoptera: Matsucoccidae) in relation to the genetic structure of its host. *Molecular Ecology* 8: 1593-1602.
- Burjachs, F. y Julià, R. 1994. Abrupt climatic changes during the last glaciation based on pollen analysis of the Abric Romani, Catalonia, Spain. *Quaternary Research* 42: 308-315.
- Carrión, J.S. 2001. Dialectic with climatic interpretations of Late-Quaternary vegetation history in Mediterranean Spain. *Journal of Mediterranean Ecology* 2: 145-156.
- Carrión, J.S. 2002. Patterns and processes of Late Quaternary environmental change in a montane region of southwestern Europe. *Quaternary Science Reviews* 21: 2047-2066.
- Carrión, J.S., Andrade, A., Bennett, K.D., Navarro, C. y Munuera, M. 2001a. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* 11: 635-653.
- Carrión, J.S., Dupré, M., Fumanal, M.P. y Montes, R. 1995. A palaeoenvironmental study in semi-arid southeastern Spain: the palynological and sedimentological sequence at Perneras Cave (Lorca, Murcia). *Journal of Archaeological Science* 22: 355-367.
- Carrión, J.S., Munuera, M., Dupré, M. y Andrade, A. 2001b. Abrupt vegetation changes in the Segura mountains of southern Spain throughout the Holocene. *Journal of Ecology* 89: 783-797.
- Carrión, J.S., Navarro, C., Navarro, J. y Munuera, M. 2000a. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeoecological data: relationships with phytosociological classification. *The Holocene* 10: 243-252.
- Carrión, J.S., Parra, I., Navarro, C. y Munuera, M. 2000b. The past distribution and ecology of the cork oak (*Quercus suber*) in the Iberian Peninsula: a pollen-analytical approach. *Diversity and Distributions* 6: 29-44.
- Carrión, J.S., Sánchez-Gómez, P., Mota, J.F., Yll, E.I. y Chaín, C. 2003a. Holocene vegetation dynamics, fire and grazing in the Sierra de Gádor, Southern Spain Spain. *The Holocene* 13: 839-849.
- Carrión, J.S., Yll, E.I., Walker, M.J., Legaz, A., Chaín, C., y López, A. 2003b. Glacial refugia of temperate, Mediterranean and Ibero-North African flora in south-eastern Spain: new evidence from cave pollen at two Neanderthal man sites. *Global Ecology and Biogeography* 12: 119-129.

- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A. y Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal Ecology* 92: 266-277.
- Castro Parga, I., Moreno Saiz, J.C., Humphries, C.J. y Williams, P.H. 1996. Strengthening the natural and national park system of Iberia to conserve vascular plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 189-206.
- Castroviejo, J. *et al.* 1986-2003. Flora Iberica. vols. I-VIII, X, XIV y XXI. CSIC, Madrid
- Caujapé-Castells, J., y Jansen, R.K. 2003. The influence of the Miocene Mediterranean desiccation on the geographical expansion and genetic variation of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae). *Molecular Ecology* 12: 1515-1525.
- Comes, H.P. y Abbott, R.J. 1998. The relative importance of historical events and gene flow on the population structure of a Mediterranean ragwort, *Senecio gallicus* (Asteraceae). *Evolution* 52: 355-367.
- Costich, D.E. 1995. Gender specialization across a climatic gradient: experimental comparison of monoecious and dioecious *Ecballium*. *Ecology* 76: 1036-1050.
- Costich, D.E. y Meagher, T.R. 1992. Genetic variation in *Ecballium elaterium* (Cucurbitaceae): breeding system and geographic variation. *Journal of Evolutionary Biology*. 5: 589-601.
- Critchfield, W.B. y Little, E.L. Jr 1966. Geographic distribution of the pines of the world. Forest Service, US Department of Agriculture, Washington.
- Cross, J.R. 1975. Biological flora of the British Isles: *Rhododendron ponticum*. *Journal of Ecology* 63: 345-364.
- Cross, J.R. 1981. The establishment of *Rhododendron ponticum* in the Killarney oak-woods, southwest Ireland. *Journal of Ecology* 69: 807-824.
- Crovello, T.J. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30: 563-575.
- Darwin, C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. John Murray, Londres.
- Denk, T., Frotzler, y Davitashvili, N. 2001. Vegetational patterns and the distribution of relict taxa in humid temperate forests and wetlands of Georgia (Transcaucasia). *Biological Journal of the Linnen Society* 72: 287-332.
- DiMichele, W.A., Stein, W.W. y Bateman, R.M. 2001. Ecological sorting of vascular plant classes during the Paleozoic evolutionary radiations. Páginas: 285-335. En: Allmon, W.D. y Bottjer, D.J. (editores), *Evolutionary palaeoecology: the ecological context of macroevolutionary change*, Columbia University Press, Nueva York.,
- Dupré, M. 1988. Palinología y paleoambiente. Nuevos datos españoles. Referencias. Servicio de Investigación Prehistórica. Serie de Trabajos Varios, No. 84, Valencia.
- Ennos, R.A. 1994. Estimating the relative rates of pollen and seed migration among plant populations. *Heredity* 72: 250-259.
- Erfmeier, A. y Bruelheide, H. 2004. Comparison of native and invasive *Rhododendron ponticum* populations: Growth, reproduction and morphology under field conditions. *Flora* 199: 120-133.
- Esen, D. y Zedaker, S.M. 2004. Control of rhododendron (*Rhododendron ponticum* and *R. flavum*) in the eastern beech (*Fagus orientalis*) forest of Turkey. *New Forests* 27: 69-79.
- Fauquette, S., Guiot, J. y Suc, J.P. 1998. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 144: 183-201.
- Favarger, C. 1972. Endemism in the montane floras of Europe. En: Valentine, D.H. (editor) *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Academic Press, Londres.
- Favarger, C. y Contandriopoulos, J. 1961. Essai sur l'endemisme. *Bulletin de la Société Botanique Suisse* 71: 384-408.
- Fedriani, J.M., Rey, P.J., Garrido, J.L., Guitián, J., Herrera, C.M., Medrano, M., Sánchez-Lafuente, A.M. y Cerdá, X. 2004. Geographical variation in the potential of mice to constrain an ant-seed dispersal mutualism. *Oikos* 105: 181-191.
- Fernández-Palacios, J.M. y Arévalo, J.R. 1998. Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). *Plant Ecology* 137: 21-29.
- Figueiral, I. y Terral, J.F. 2002. Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal based palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 21: 549-558.
- Franco, F., García-Antón, M., Maldonado, J., Morla, C. y Sáinz, H. 2001. The Holocene history of *Pinus* forests in the Spanish northern Meseta. *The Holocene* 11: 343-358.
- García-Barros, E., Gurrea, P., Lucíañez, M.J., Martín Cano, J., Munguira, M.L., Moreno, J.C., Sáinz H., Sanz, M.J. y Simón, J.C. *et al.* 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* 29: 109-124.
- García, D. y Zamora, R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived perennial plants. *Journal of Vegetation Science* 14: 921-926.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. y Hódar, J.A. 2000a. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *Journal of Ecology* 88: 436-446.
- 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, D., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. y Castro, J. 2000b. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.
- Garrido, B., Hampe, A., Marañón, T. y Arroyo, J. 2003. Regional differences in land use affect population performance of the threatened insectivorous plant *Drosophyllum lusitanicum* (Droseraceae). *Diversity and Distributions* 9: 335-350.
- Garrido, J.L., Rey, P.J., Cerdá, X. y Herrera, C.M. (2002) Geographical variation in diaspore traits of an ant-dispersed plant (*Helleborus foetidus*): are ant community composition and diaspore traits correlated? *Journal of Ecology* 90: 446-455.
- Gaston, K.J. (ed) 1996. *Biodiversity. A Biology of Numbers and Difference*. Blackwell, Oxford.
- Godoy, J. A. y Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- Gómez, A., Lunt, D.H. 2006. Refugia within Refugia: Patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. Páginas: 155-188. En: Weiss, S. y Ferrand, N. (editores), *Phylogeography in southern European refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*, Kluwer, Dordrecht.
- Gómez, A., Vendramin, G.G., González-Martínez, S.C. y Alía, R., 2005. Genetic diversity and differentiation of two Mediterranean pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Ait.) along a latitudinal cline using chloroplast microsatellite markers. *Diversity and Distributions* 11: 25-263.
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez Aparicio, L. 2004. Papel de la heterogeneidad en la regeneración del *Acer opalus* subsp. *granatense* en la montaña mediterránea: implicaciones para la conservación y restauración de sus poblaciones. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- Gómez-González, S., Cavieres, L.A., Teneb, E.A. y Arroyo, J. 2004. Biogeographical analysis of the tribe Cytiseae (Fabaceae) in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Journal of Biogeography* 31: 1659-1671.
- Groves, R.H. y DiCatri, F. 1991. *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gutiérrez Larena, B., Fuertes Aguilar, J. y Nieto Feliner, G. 2002. Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (Plumbaginaceae) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology* 11: 1965-1974.
- Hampe, A. 2003. Frugivory in European Laurel: how extinct seed dispersers have been substituted. *Bird Study* 50: 280-284.
- Hampe, A. 2004. Cómo ser un relicto en el Mediterráneo: ecología de la reproducción y la regeneración de *Frangula alnus* subsp. *baetica*. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Hampe, A. y Arroyo, J. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological of Conservation* 107: 263-271.
- Hampe, A., Arroyo, J., Jordano, P. y Petit, R.J. 2003. Rangelwide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415-3426.
- Hampe, A. y Bairlein, F. 2000. Modified dispersal-related traits in disjunct populations of bird-dispersed *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography* 23: 603-613.
- Hampe, A. y Petit, R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461-467
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140: 421-446.
- Herrera, C.M., Sánchez-Lafuente, A.M., Medrano, M., Guitián, J., Cerdá, X. y Rey, P. 2001. Geographical variation in autonomous self-pollination levels unrelated to pollinator service in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 88: 1025-1032.
- Herrera, C.M., Cerdá, X., García, M.B., Guitián, J., Medrano, M., Rey, P.J., Sánchez-Lafuente, A.M. (2002). Floral integration, phenotypic covariance structure and pollinator variation in bumblebee-pollinated *Helleborus foetidus*. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 108-121.
- Hewitt, G.M. 2000. The genetic legacy of the ice ages. *Nature* 405: 907-913.
- Hsü, K.J. 1983. *The Mediterranean was a desert*. Princeton University Press, Princeton.
- Huntley, B. y Birks, H.J.B. 1983. *An atlas of past and present pollen maps of Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Imbrie, J. y Imbrie, K.P. 1979. *Ice ages: solving the mystery*. Macmillan, Londres.
- Jiménez-Sancho, M.P. 2000. Genetic variability of *Quercus suber* (cork oak) studied by isozymes and chloroplast DNA. Design of conservation strategies. Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Madrid.
- Johnson, W.E., Godoy, J.A., Palomares F., Delibes M., Fernandes, M., Revilla E. y O'Brien S.J. 2004. Phylogenetic and phylogeographic analysis of Iberian lynx populations. *Journal of Heredity* 95: 19-28.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. Págs. 85-104. En: Fleming, T. H. y Estrada, A. (editores). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.

- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de plantas leñosas Mediterráneas. Págs. 183-211. En: Zamora, R. y Pugnaire, F. (editores). Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos. CSIC-AEET, Granada.
- Jordano, P. y Godoy, J.A. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9: 1293-1305.
- Jordano, P. y Godoy, J.A. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. Págs. 305-321. En: Levey, D. J., Silva, W. y Galetti, M. (editores). Frugivores and seed dispersal: ecological, evolutionary, and conservation issues. CAB International, Wallingford.
- Jordano, P., Bascompte, J. y Olesen, J.M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters* 6:69-81.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J. and García-Castaño, J. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 104: 3278-3282.
- King R.A., Ferris C. 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7: 1151-1161.
- Kruckeberg, A.R. y Rabinowitz, D., 1986. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 447-479.
- Lavergne, S., Garnier, E. y Debussche, M. 2003. Do rock endemic and widespread plant species differ under the Leaf-Height-Seed plant ecology strategy scheme? *Ecology Letters* 6: 398-404.
- Lavergne, S., Thompson, J.D., Garnier, E. y Debussche, M. 2004. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs. *Oikos* 107: 505-518.
- Lobo, J.M., Castro, I. y Moreno, J.C. 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 233-253.
- Lumaret, R. y Ouazzani, N. 2001. Ancient wild olives in Mediterranean forests. *Nature* 413: 700.
- Lumaret, R., Ouazzani, N., Michaud, H., Vivier, G., Deguilloux, M.F. y Di Giusto, F. 2004. Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343-351.
- Lumaret, R., Tryphon-Dionnet, M., Michaud, H., Sanuy, A., Ipotesi, E., Born, C. y Mir, C., 2005. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in cork oak (*Quercus suber*). *Annals of Botany* 96: 853-861.
- Magny, M., Bégeot, C., Guiot, J. y Peyron, O. 2003. Contrasting patterns of hydrological changes in Europe in response to Holocene climate cooling phases. *Quaternary Science Reviews* 22: 1589-1596.
- Martínez, N. 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. En: Gaston, K.J. (editor) *Biodiversity*. Blackwell, Oxford.
- Márquez, A.L., Real, R. y Vargas, J.M. 2001. Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Ecography* 24: 659-670.
- Márquez, A.L., Real, R., Vargas, J.M. y Salvo, A.E. 1997. On identifying common distribution patterns and their causal factors: a probabilistic method applied to pteridophytes in the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography* 24: 613-632.
- May, R.M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature* 347: 129-130.
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology, no. 1. Princeton University Press, Princeton.
- McLaughlin, S.O. 1992. Are floristic areas hierarchically arranged? *Journal of Biogeography* 19:21-32.
- Médail, F. y Quézel, P. 1997. Hot-spot analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112-127.
- Médail, F. y Quézel, P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology* 13: 1510-1513.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. y Ojeda, F. 2002. Reproductive ecology of *Rhododendron ponticum* (Ericaceae) in relict Mediterranean populations. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 297-311.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. y Andrés, C. 2004. Refugios del ojaranzo en las sierras del sur de Cádiz. *Quercus* 215: 46-54.
- Mejías, J.A., Arroyo, J. y Marañón, T. 2007. Ecology and biogeography of plant communities associated with the post Pliocene relict *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum* in southern Spain. *Journal of Biogeography* 34: 456-472.
- Michaux, J.R., Magnanou, E., Paradis, E., Nieberding, C. y Libois, R. 2003. Mitochondrial phylogeography of the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology* 12: 685-697.
- Moreno Sáiz, J.C., Castro Parga, I. y Sáinz Ollero, H. 1998. Numerical analyses of distributions of Iberian and Balearic endemic monocotyledons. *Journal of Biogeography* 25: 179-194.
- Myklestad, A. y Birks, H.J.B. 1993. A numerical analysis of the distribution patterns of *Salix* L. species in Europe. *Journal of Biogeography* 20:1-32.
- Nadezhkina, N., Tatarinov, F. y Ceulemans, R. 2004. Leaf area and biomass of *Rhododendron* understory in a stand of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 187: 235-246.
- Ojeda, F., Arroyo, J. y Marañón, T. 1995. Biodiversity components and conservation of Mediterranean heathlands in southern Spain. *Biological Conservation* 72: 61-72.

- Ojeda, F., Arroyo, J. y Marañón, T. 1998. The phylogeography of European and Mediterranean heath species (Ericoideae, Ericaceae): a quantitative analysis. *Journal of Biogeography* 25: 165-178.
- Ojeda, F., Marañón, T. y Arroyo, J. 1996. Patterns of ecological, chorological and taxonomic diversity at both sides of the Strait of Gibraltar. *Journal of Vegetation Science* 7: 63-72.
- Ojeda, F., Simmons, M.T., Arroyo, J., Marañón, T. y Cowling, R.M. 2001. Biodiversity in South African fynbos and Mediterranean heathland. *Journal of Vegetation Science* 12: 867-874.
- Pannell, J.R. 1997. Widespread functional androdioecy in *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 95-116.
- Paulo, O.S., Dias, C., Bruford, M.W., Jordan, W.C. y Nichols, R.A. 2001. The persistence of Pliocene populations through the Pleistocene climatic cycles: evidence from the phylogeography of an Iberian lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 1625-1630.
- Pausas, J.G. 1999. Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Journal of Vegetation Science* 140: 27-39.
- Pausas, J.G. y Sáez, L. 2000. Pteridophyte richness in the NE Iberian Peninsula: biogeographic patterns. *Plant Ecology* 148: 195-205.
- Pérez, C., Marañón, T. y Aparicio, A. 2003. Análisis de la biodiversidad de plantas leñosas en los bosques-isla de la campiña de Cádiz. *Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* 3: 51-64.
- Pérez-Barrales, R., Arroyo, J. y Armbruster, W.S. 2007. Differences in pollinator faunas may generate geographic differences in floral morphology and integration in *Narcissus papyraceus* (Amaryllidaceae). *Oikos* 116: 1904-1918.
- Petit, R.J., Aguinagalde, I., de Beaulieu, J-L. *et al.* 2003. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science* 300: 1563-1565.
- Petit, R.J., Biolozyt, R., Brewer, S., Cheddadi, R. y Comps, B. 2001. From spatial patterns of genetic diversity to post-glacial migration processes in forest trees. En: Silvertown, J., Antonovics, J. (editores) *Integrating ecology and evolution in a spatial context*. Blackwell, Oxford.
- Petit, R.J. y Vendramin, G.G. 2007. Plant phylogeography based on organelle genomes: an introduction. En: Weiss, S. y Ferrand, N. (editores) *Phylogeography in southern European refugia: evolutionary perspectives on the origins and conservation of European biodiversity*. Kluwer, Dordrecht.
- Petit, R.J., Brewer, S., Bordács, S., *et al.* 2002. Identification of refugia of post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management* 156: 49-74.
- Pineda, F.D. *et al.* (editores) 2002. *La diversidad biológica de España*. Prentice-Hall, Madrid.
- Postigo, J.M. 2003. Contribución al conocimiento de la vegetación pleistocena de la Península Ibérica. Estudio paleobotánico de macrorrestos vegetales fósiles. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Rabinowitz, D., Cairns, S. y Dillon, T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En: Soulé, M.E. (editor) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Raven, P.H. y Axelrod, D.I. 1981. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 539-673.
- Rendell, S. y Ennos, R.A. 2002. Chloroplast DNA diversity in *Calluna vulgaris* (heather) populations in Europe. *Molecular Ecology* 11: 69-78.
- Rendell, S. y Ennos, R.A. 2003. Chloroplast DNA diversity of the dioecious European tree *Ilex aquifolium* L. (English holly). *Molecular Ecology* 12: 2681-2688.
- Retuerto, R. y Carballeira, A. 2004. Estimating plant responses to climate by direct gradient analysis and geographic distribution analysis. *Plant Ecology* 170: 185-202.
- Rey Benayas, J.M. 2001. Diversidad de plantas en comunidades mediterráneas. Escala, regularidades, procesos e implicaciones del cambio global. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. CSIC-AEET, Granada.
- Rivas-Martínez, S. 1973. Avance sobre una síntesis corológica de la Península Ibérica, Baleares y Canarias. *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles* 30: 69-87.
- Rivas-Martínez, S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA, Madrid.
- Rivas-Martínez, S. 1979. Brezales y jarales de Europa Occidental. *Lazaroa* 1: 16-119.
- Rodríguez-Sánchez, F., Pérez-Barrales, R., Ojeda, F., Vargas, P. y Arroyo, J. 2008. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews* (en prensa).
- Rojas Clemente, S. 1807. Ensayo sobre las variedades de la vid común que vegetan en Andalucía. (cita en Sánchez Reyes, E. (editor). Edición Nacional de las Obras Completas de Menéndez Pelayo. III. La Ciencia Española. CSIC, Madrid, 1954.)
- Rubio, R., Besnard, G., Schönswetter, P., Balaguer, L., y Vargas, P., 2006. Extensive gene flow blurs phylogeographic but not phylogenetic signal in *Olea europaea* L. *Theoretical Applied Genetics* 113: 575 - 583.

- Sáinz-Ollero, H. y Hernández-Bermejo, J.E. 1985. Sectorización fitogeográfica de la Península Ibérica e islas Baleares: la contribución de su endemoflora como criterio de semejanza. *Candollea* 40: 485-508.
- Salvador, L., Alfá, R., Agúndez, D. y Gil, L. 2000. Genetic variation and migration pathways of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait) in the Iberian Peninsula. *Theoretical and Applied Genetics* 100: 89-95.
- Sánchez Goñi, M.F., Cacho, I., Turon, J.-L., Guiot, J., Sierro, F.J., Peyrouquet, J.-P., Grimalt, J.O. y Shackleton, N.J. 2002. Synchronicity between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics* 19: 95-105.
- 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.
- Soranzo, N., Alfá, R., Provan, J. y Powell, W. 2000. Patterns of variation at a mitochondrial sequence-tagged-site locus provides new insights into the postglacial history of European *Pinus sylvestris* populations. *Molecular Ecology* 9: 1205-1211.
- Suc, J.P. 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307: 429-432.
- Takhtajan, A. 1986. *Floristic regions of the world*. University of California Press, Berkeley.
- Thompson, J.D. 2005. *Plant evolution in the Mediterranean*. Oxford University Press, Oxford.
- Tellería, J.L. y Santos, T. 2001. Fragmentación de hábitats forestales y sus consecuencias. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC, AEET, Granada.
- Toumi, L. y Lumaret, R. 1998. Allozyme variation in cork oak (*Quercus suber* L.): the role of phylogeography and genetic introgression by other Mediterranean oak species and human activities. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 647-656.
- Valdés, B., Talavera, S. y Galiano, E.F. (editores) 1987. *Flora Vascular de Andalucía Occidental*. 3 vols. Ketres, Barcelona.
- Vargas, P. y Kadereit, J.W. 2001. Molecular fingerprinting evidence (ISSR, inter-simple sequence repeats) for a wild status of *Olea europaea* L. (Oleaceae) in the Eurosiberian north of the Iberian Peninsula. *Flora* 196: 142-152.
- Vargas, P., McAllister, H., Morton, C., Jury, S.L. y Wilkinson, M.J. 1999. Polyploid speciation in *Hedera* L.: phylogenetic and biogeographic insights based on chromosome counts and ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 219: 165-179.
- Verlaque, R., Médail, F. y Aboucaya, A. 2001. Valeur prédictive des types biologiques pour la conservation de la flore méditerranéenne. *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie* 324: 1157-1165.
- Vilà, M. 2001. Causas y consecuencias ecológicas de las invasiones. En: Zamora, R. y Pugnaire, F.I. (editores) *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis Funcional*. CSIC-AEET, Granada.
- Wallace, A.R. 1876. *The Geographical Distributions of Animals*. 2 vols. Macmillan, Londres.
- Willis, K.J. y McElwain, J. 2002. *The evolution of plants*. Oxford University Press, Oxford.
- Willis, K.J. y Niklas, K.J. 2004. The role of Quaternary environmental change in plant macroevolution: the exception or the rule? *Philosophical Transaction of the Royal Society of London*, B 359: 159-172.
- Willis, K.J. y Whittaker, R.J. 2000. The refugial debate. *Science* 287: 1406-1407.
- Wrenn, J.H., Suc, J.P. y Leroy, S.A.G. 1999. The Pliocene: time of change. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, Utah.
- Xiang, Q.-Y., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Manchester, S.R. y Crawford, D.J. 2000. Timing the Eastern Asian-Eastern North American floristic disjunction: molecular clock corroborates paleontological estimates. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 462-472.
- Zohary, D. y Spiegel-Roy, P. 1975. Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* 187: 319-327

CAPÍTULO 3

Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración

**Teodoro Marañón, Jesús Julio Camarero, Jorge Castro, Mario Díaz,
Josep María Espelta, Arndt Hampe, Pedro Jordano, Fernando Valladares,
Miguel Verdú y Regino Zamora**

Resumen. *Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración.* Se revisan los principales factores que limitan la regeneración de las especies leñosas mediterráneas (que serían las dimensiones de sus nichos de regeneración), en un escenario espacialmente heterogéneo y en proceso de cambios temporales a medio y largo plazo. Se resumen los principales resultados obtenidos en una selección representativa de estudios, de seis especies de árboles y arbustos (*Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Prunus mahaleb* y *Frangula alnus*) en un marco geográfico amplio, la Península Ibérica. Por último, se discuten las implicaciones de estos procesos para la conservación y gestión sustentable del bosque mediterráneo.

Summary. *Environmental heterogeneity and regeneration niche.* The main ecological factors limiting regeneration of Mediterranean woody plant species (which comprise the dimensions of their regeneration niches) are revised. The study is carried out within a scenario of spatial heterogeneity and with temporal changes. Main results obtained for a series of case studies, and involving six woody species - *Pinus uncinata*, *P. sylvestris*, *Quercus ilex*, *Pistacia lentiscus*, *Prunus mahaleb* and *Frangula alnus* -, within the Iberian Peninsula are summarised. Lastly, the implications of these regeneration processes for the conservation and sustainable management of Mediterranean forests are discussed.

1. Introducción

En un mundo cambiante cobra especial relieve la capacidad de regeneración de las poblaciones de plantas leñosas que conforman el bosque mediterráneo. El ciclo natural de regeneración de las poblaciones de cualquier planta es una serie concatenada de procesos demográficos (p. ej., producción de semillas, dispersión, germinación y establecimiento de plántulas), cada uno de los cuales influye decisivamente sobre el resultado final que es la obtención de nuevos individuos reproductores que completen el ciclo (Harper 1977, Schemske *et al.* 1994, Wang y Smith 2002). De esta forma, cuando una cualquiera de esas etapas demográficas tenga una probabilidad de éxito muy baja, la regeneración natural de la especie en cuestión esta-

rá seriamente limitada o incluso colapsada (Keeley 1992, Herrera *et al.* 1994, Houle 1995, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995, Jordano *et al.* 2002).

Los procesos demográficos que condicionan la regeneración, como la cantidad de semillas producidas y dispersadas, la disponibilidad de micrositios adecuados para el establecimiento, la actividad de los animales dispersantes y depredadores de semillas y plántulas, además tienen lugar de forma dependiente del microhábitat (Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995, Hulme 1997). En consecuencia, la distribución espacial de las semillas, plántulas y juveniles entre los diferentes micrositios del bosque influirá decisivamente sobre sus probabilidades de supervivencia (Callaway 1992, Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, Gómez *et al.* 2003, Castro *et al.* 2004a). Es necesario, por tanto, conocer estos patrones espaciales de reclutamiento y analizar los factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración poblacional, para así poder predecir la dinámica del bosque en un escenario cambiante (Jordano y Herrera 1995, Schupp y Fuentes 1995, Pacala *et al.* 1996, Nathan y Muller-Landau 2000, Rey y Alcántara 2000). En este contexto, la ordenación espacial explícita de los factores que limitan la regeneración, junto con la caracterización multivariante de los nichos de regeneración de las diferentes especies, investigadas en diferentes rodales del paisaje, y a lo largo de gradientes ambientales, serán las herramientas para implementar un modelo mecanicista de dinámica del bosque mediterráneo (Marañón *et al.* 2004).

El concepto de nicho de regeneración fue acuñado por Peter Grubb (1977) para explicar la aparente paradoja de las plantas que coexisten sin diferir en el uso de recursos básicos de luz, agua y nutrientes, pero que sin embargo pueden tener diferentes requerimientos de regeneración. El conocimiento del nicho de regeneración de las diferentes especies que componen la comunidad puede ser utilizado en la restauración de poblaciones de plantas y hábitats amenazados (Wunderle 1997). El reto, por tanto, consiste en establecer las claves ecológicas, con énfasis en los aspectos demográficos, para la gestión, conservación y restauración (en su caso) de los bosques y matorrales mediterráneos (Jordano *et al.* 2002). Por ejemplo, aunque se han examinado las relaciones entre éxito de restauración y rasgos ecológicos de especies herbáceas (Pywell *et al.* 2003), poco se sabe sobre estas pautas en matorrales y árboles.

La trama biológica de la regeneración se representa en un escenario heterogéneo espacial y temporalmente. Esta heterogeneidad ambiental ha sido reconocida desde antiguo, pero hasta recientemente no se ha incorporado en la teoría ecológica. De hecho, la mayoría de los avances teóricos en los años 60 del pasado siglo, estuvieron basados en supuestos de homogeneidad y equilibrio para los sistemas naturales, tan poco realistas y por tanto con escaso poder predictivo (Wiens 2000). En la actualidad, no sólo está totalmente asumido sino, como Wiens (2000) comenta con ironía, el término heterogeneidad es como un mantra para los ecólogos modernos. Se pueden consultar algunas revisiones sobre el papel fundamental de la heterogeneidad en ecología, en los libros de Kolasa y Pickett (1991), Caldwell y Percy (1994), Tilman y Kareiva (1997) y Hutchins, John y Stewart (2000). Siguiendo esta línea, algunos estudios empíricos recientes han propuesto que la heterogeneidad ambiental forme parte de las investigaciones de los procesos que estructuran la comunidad vegetal (Beckage y Clark 2003, Jurena y Archer 2003).

A pesar de esta importancia ampliamente reconocida, no existe un consenso sobre la forma más adecuada de cuantificar la heterogeneidad ambiental (p. ej. Dutilleul y Legendre 1993, Wiens 2000, Turner *et al.* 2001). Algunos autores (Li y Reynolds 1995) proponen una distinción entre heterogeneidad estructural y funcional. La heterogeneidad estructural sería la complejidad o variabilidad de la propiedad del sistema que se ha medido, sin referencia a sus efectos funcionales. Mientras que la heterogeneidad funcional sería la complejidad o variabilidad de la propiedad del sistema, en relación directa con los procesos ecológicos. Es difícil separar estos dos aspectos de la heterogeneidad, a pesar de que tienen diferentes implicacio-

nes ecológicas y evolutivas. De hecho, las diferentes formas de heterogeneidad tienen diferentes propiedades, se miden de formas diferentes y pueden tener diferentes consecuencias ecológicas (Wiens 2000).

En el presente capítulo se revisan los principales factores que limitan la regeneración de las especies leñosas mediterráneas (que serían las dimensiones de sus nichos de regeneración), en un escenario espacialmente heterogéneo y en proceso de cambios temporales a medio y largo plazo. Se resumen los principales resultados obtenidos en una selección representativa de estudios, de seis especies de árboles y arbustos (pino negro, pino silvestre, encina, lentisco, cerecino y avellanillo) en un marco geográfico amplio, la Península Ibérica. Por último, se discuten las implicaciones de estos procesos para la conservación y gestión sustentable del bosque mediterráneo.

2. Estudios de caso

En los últimos años se han realizado numerosos trabajos, tanto observacionales como experimentales, sobre la regeneración de especies leñosas mediterráneas en distintos bosques de la Península Ibérica. A continuación, se describen algunos estudios de caso representativos; cuatro de ellos se refieren a especies de frutos secos: el pino negro (*P. uncinata*) en el Sistema Ibérico, el pino silvestre (*P. sylvestris*) en Sierra Nevada, la encina (*Quercus ilex*) en los bosques del nordeste (Cataluña) y también la encina en los bosques y dehesas del centro y oeste de la Península Ibérica. Los otros tres casos se refieren a especies con fruto carnoso: el cerecino (*Prunus mahaleb*) en las Sierras de Cazorla y aledaños, el lentisco (*Pistacia lentiscus*) en los bosques costeros de Levante y el avellanillo (*Frangula alnus*) en la Sierra del Aljibe (Cádiz).

2.1. *Pinus uncinata* en el Sistema Ibérico

El cambio climático y los cambios de uso del suelo están promoviendo el desplazamiento de los límites de distribución de las especies arbóreas (Brubaker 1986). Un ejemplo claro es la ascensión altitudinal del límite superior del bosque, o su desplazamiento latitudinal, que se han venido detectando durante el pasado siglo veinte, igual que sucedió anteriormente en periodos cálidos y climáticos estables (Kullman 1979, Payette y Filion 1985). Sin embargo, apenas se ha cuantificado el grado de “invasibilidad” de las comunidades herbáceas y arbustivas que son colonizadas por las especies de árboles (Camarero y Gutiérrez 1999a, 2002). El concepto de nicho de regeneración (Grubb 1977) es una herramienta útil para determinar esta susceptibilidad a la invasión ya que, en muchos casos, el establecimiento de las plántulas de árboles en la comunidad invadida depende sobre todo de la disponibilidad de sitios adecuados para la regeneración (Hättenschwiler y Smith 1999, Germino *et al.* 2002).

El estudio del pino negro se ha centrado en la descripción, a una escala fina, del microhábitat de las plántulas (tipo de sustrato y características del sotobosque) y de sus patrones, espaciales y temporales, de reclutamiento. Mediante esta caracterización detallada se pueden inferir los procesos que condujeron al patrón observado. Por otro lado, la heterogeneidad temporal inducida por la variabilidad ambiental, principalmente climática, en los límites de distribución de una especie, explica en gran medida la aparición en el tiempo de episodios de reclutamiento que originan diferentes cohortes de plántulas y brinzales. Bajo periodos climáticamente adversos, el reclutamiento puede estar bloqueado aunque existan nichos de regeneración adecuados para la especie de árbol estudiada.

El pino negro (*Pinus uncinata* Ram.) tiene su límite meridional de distribución en la Península Ibérica, donde habita en los Pirineos y en el Sistema Ibérico (poblaciones relictas de Vinue-

sa en Soria y de Gúdar en Teruel). Las condiciones climáticas adversas, en estas áreas elevadas y continentales, deben ser limitantes para su regeneración. El pino negro es una conífera subalpina muy longeva (puede vivir hasta 700 años), pionera, heliófila e indiferente al tipo de suelo (Ceballos y Ruiz de la Torre 1979, Cantegrel 1983). Sus plántulas son bastante resistentes a las heladas y a la desecación invernal, incluso con una escasa cobertura de nieve (Frey 1983). La dispersión de sus ligeras semillas se realiza sobre todo por el viento; su periodo juvenil o pre-reproductivo es corto (15-20 años), y cuando alcanza la fase de árbol adulto produce cosechas abundantes de piñas en intervalos cortos de tiempo. Sus características biológicas le permiten tolerar un cierto grado de estrés climático, por frío y sequía (Tranquillini 1979), y le confieren una buena capacidad invasora (Rejmánek y Richardson 1996). En la actualidad se está produciendo una ascensión altitudinal del límite del pinar pirenaico e incluso una expansión de la población de Vinuesa (considerada como relictas), posiblemente asociadas al calentamiento global y a la reducción brusca del pastoreo (Camarero 1999, Camarero y Gutiérrez 2004). A continuación se describen brevemente las características del nicho de regeneración del pino negro en estas dos situaciones de “límite del bosque”: un límite altitudinal en el ecotono entre el bosque subalpino y los pastos alpinos, a elevaciones de 2.100-2.400 m, y un límite latitudinal (límite suroccidental de la especie) en la población relictas de Vinuesa, a elevaciones de 2.035-2.045 m.

En el límite altitudinal del bosque, las plántulas de pino negro se establecen sobre todo en las áreas sin cobertura densa de árboles; sin embargo se suelen encontrar en la proximidad de formas arbustivas de la misma especie (denominadas “krummholz”) o de matas de otras especies (por ejemplo de *Rhododendron ferrugineum* L.), o también en zonas con abundancia de plantas herbáceas pero sin formar tapices densos; algunas de estas hierbas (como *Dryas octopetala* L.) además enriquecen el suelo a través de la fijación simbiótica de nitrógeno y posiblemente favorecen el crecimiento y establecimiento de las plántulas de pino (Camarero y Gutiérrez 1999a, Camarero *et al.* 2000).

En la población relictas de Vinuesa, que se trata de un bosque de iniciación, el nicho de regeneración corresponde a zonas aclaradas sin cobertura arbórea, próximas a matas de brecina (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) y sobre sustratos sueltos (Camarero y Gutiérrez 1999b). El patrón espacial asociado a las matas arbustivas sugiere un efecto nodriza; la arquitectura y el follaje de la mata amortiguarían los efectos negativos causados por el viento, el frío y la radiación excesiva, protegiendo las plántulas de pino. Por el contrario, la sombra intensa (radiación muy baja) que se origina bajo un dosel denso de árboles o arbustos inhibe la germinación de las semillas e impide el crecimiento de las plántulas; como resultado se producen patrones espaciales agregados, de radio igual a 2-6 m, que muestran repulsión respecto a los pinos adultos (Fig. 3.1). Por otra parte, en poblaciones de los Pirineos orientales, se ha descrito que la cobertura vegetal baja o moderada y los suelos no compactados ni secos favorecen la regeneración del pino negro (Puig 1982).

En cuanto al clima, las primaveras cálidas y los veranos húmedos favorecen la regeneración en estos límites del bosque; es decir, las plántulas de pino requieren una cierta humedad en el suelo durante el verano (ya sea derivada de la nieve invernal y primaveral o bien de las lluvias estivales) para poder sobrevivir. Las condiciones climáticas que favorecen el reclutamiento y el crecimiento del pino negro difieren entre sí, por lo que el cambio climático podría inducir respuestas de signo opuesto en ambos procesos (Camarero y Gutiérrez 2007).

En resumen, la respuesta de las poblaciones de pino negro (en sus límites altitudinales y latitudinales) a los cambios climáticos y de usos del suelo es previsiblemente compleja y podría mostrar procesos no-lineales debidos a mecanismos como la facilitación. De hecho, se ha observado cómo la densidad arbórea dentro del ecotono entre el bosque subalpino y los pastos alpinos aumenta, formando agregados espaciales (Camarero y Gutiérrez 2004).

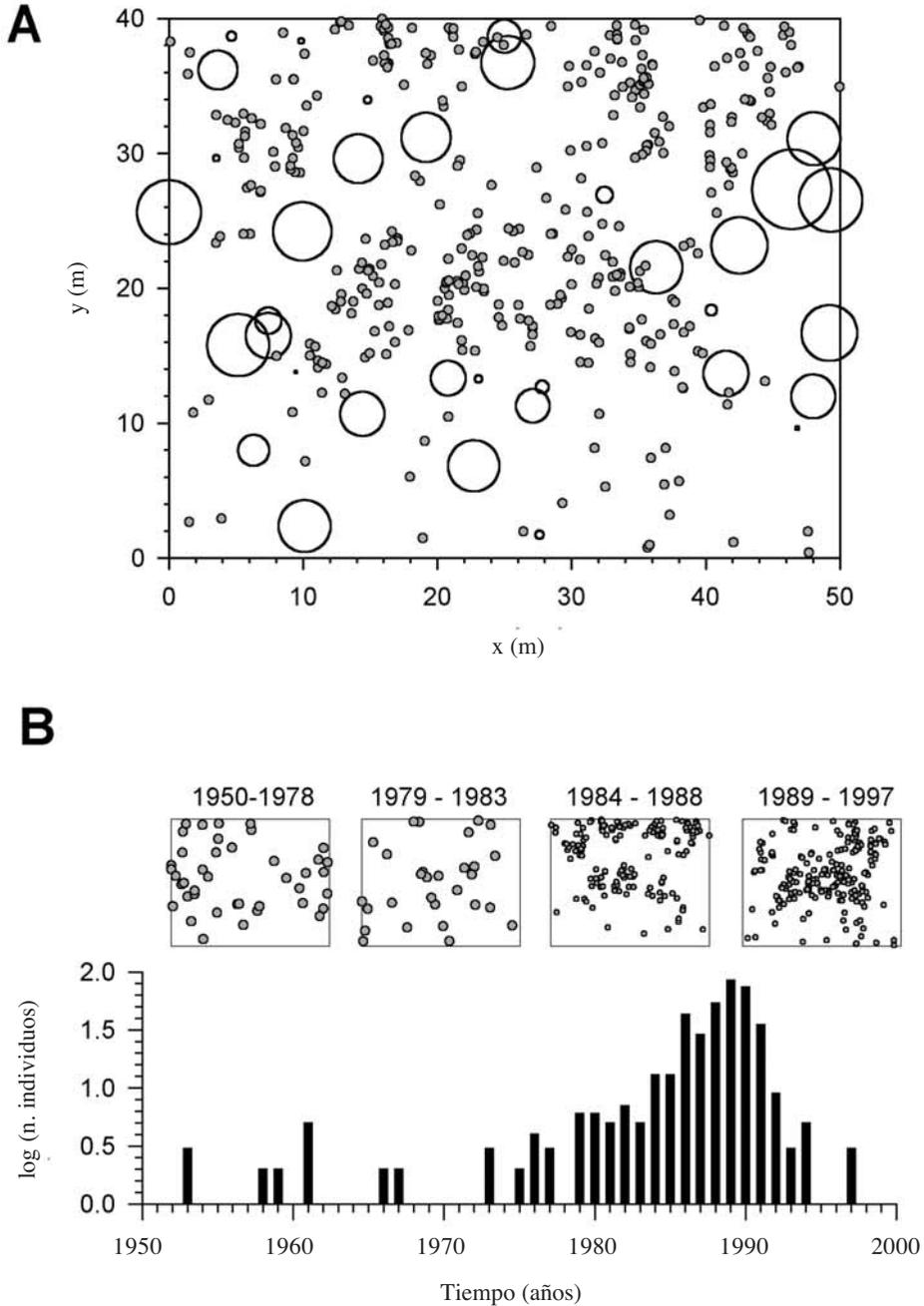


Figura 3.1. Patrones espaciales (A) y temporales (B) de reclutamiento de pino negro (*Pinus uncinata*) en una parcela (de 50 × 40 m) situada en la población relicta de Vinuesa, en el Sistema Ibérico. En la figura superior (A), se muestran las plántulas de pino (con altura < 0,5 m) como círculos grises y los individuos adultos reproductores como círculos blancos (el tamaño del círculo es proporcional al radio medio de la copa del árbol). La figura inferior (B) muestra episodios de reclutamiento durante la segunda mitad del siglo veinte (periodos 1950-1978, 1979-1983, 1984-1988, y 1989-1997), y los patrones espaciales de estos episodios. Nótese la escala logarítmica para la densidad de individuos. Modificado a partir de Camarero y Gutiérrez (1999b).

2.2. *Pinus sylvestris* en Sierra Nevada

El nicho de regeneración está determinado por múltiples factores que pueden tener efectos contrapuestos sobre el reclutamiento de las plantas. Por ejemplo, un determinado microhábitat puede ofrecer las mejores condiciones para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas, pero al mismo tiempo las peores para el crecimiento, de modo que el balance global resulta negativo. Por otra parte, dado que el reclutamiento depende del conjunto de factores bióticos y abióticos con los que interacciona la planta, el nicho de regeneración de una determinada especie puede diferir entre años, o entre localidades con distintas condiciones ambientales. El estudio del pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) en Sierra Nevada es un buen ejemplo de la multitud de factores que determinan el nicho de regeneración en la montaña mediterránea.

El pino silvestre tiene una amplia área de distribución en Europa y Asia. Es uno de los pinos más tolerantes al frío, al tiempo que requiere niveles de precipitación relativamente altos; en consecuencia, su principal área de distribución abarca el centro y norte del continente. Hacia el sur se hace paulatinamente más escaso, y en la Cuenca Mediterránea, donde se encuentra su límite sur de distribución, su presencia se restringe a núcleos aislados en la alta montaña.

La dispersión de las semillas se lleva a cabo por el viento. Estas semillas quedan distribuidas por los microhábitats disponibles en el suelo del bosque, que son básicamente bajo la copa de pinos adultos, bajo la copa de matorrales, y los claros con escasa o nula vegetación (Castro *et al.* 1999). La germinación de las semillas dispersadas en los claros es muy alta (95%), dado que coinciden condiciones favorables de luz, humedad y temperatura durante los meses de abril y mayo (cuando la germinación tiene lugar). Las semillas dispersadas bajo la copa de los pinos muestran una menor velocidad y tasa de germinación (70%), posiblemente inducida por la falta de luz (menor radiación) y las temperaturas más bajas. Por último, las semillas que están bajo la copa de los matorrales tienen unas condiciones intermedias de temperatura y de radiación, así que los porcentajes de germinación se acercan a los obtenidos en áreas de suelo sin vegetación.

Por otra parte, el suelo descubierto tiende a compactarse (más que en los otros dos tipos de microhábitats) y produce la muerte de un elevado porcentaje de las semillas germinadas antes de que la plántula consiga emerger (aproximadamente un 65% de pérdidas). En cambio, el suelo bajo la copa de los matorrales es particularmente poroso y permite que la mayor parte de las semillas germinadas consigan emerger, de modo que bajo los matorrales hay mayor probabilidad de que una semilla origine una plántula de pino.

La supervivencia y el crecimiento de las plántulas también difieren netamente entre los tres tipos de microhábitats y desacoplan definitivamente el patrón de reclutamiento iniciado con la germinación. En las áreas de suelo descubierto la supervivencia de las plántulas es muy baja (menos del 0,5% después de 3-4 años tras la emergencia), debido fundamentalmente a la muerte por desecación durante la sequía estival, dificultando así el reclutamiento en este microhábitat; sin embargo, las pocas plántulas que logran sobrevivir tienen las mayores tasas de crecimiento. Bajo la copa de los pinos adultos, tanto la supervivencia como el crecimiento de las plántulas son muy bajos, debido principalmente a la escasa radiación que llega al suelo del bosque. Finalmente, bajo la copa de los matorrales, donde se alcanzan valores intermedios de radiación, se produce la máxima supervivencia sin que se llegue a impedir el crecimiento de las plántulas (Castro *et al.* 2004a). De este modo, el nicho de regeneración del pino silvestre en la montaña mediterránea está determinado por un conflicto entre supervivencia y crecimiento, que lo constriñe casi únicamente a microsítios bajo la copa de matorrales (Fig. 3.2); resulta globalmente en una interacción de facilitación, en la que los matorrales actúan como plantas nodriza (véase capítulo 13).

Este panorama podría variar eventualmente si las condiciones ambientales cambiaran. Así por ejemplo, en un verano especialmente lluvioso (suele ocurrir cada 20-60 años), la supervivencia de las plántulas en suelo descubierto aumenta hasta valores similares a los encontrados bajo los matorrales. El crecimiento aumenta considerablemente en los claros sin vegetación debido a que confluyen condiciones favorables de radiación y humedad, presenta un incremento moderado bajo matorrales, pero apenas cambia bajo la copa de los pinos, ya que la luz es el factor limitante en este microhábitat. En definitiva, en el caso poco frecuente de un verano lluvioso bajo clima mediterráneo, el nicho de regeneración del pino silvestre se encontraría tanto bajo la copa de los matorrales como en las áreas de suelo sin vegetación (Fig. 3.2). Por el contrario, en los años considerados como “normales”, con un período de sequía estival, el nicho de regeneración del pino silvestre en estas montañas mediterráneas queda restringido a las áreas bajo los matorrales. Las previsiones actuales de cambio global contemplan una mayor sequía en la Región Mediterránea, y por tanto los eventos de veranos húmedos serán aún más esporádicos; en consecuencia, la regeneración de pino silvestre estará aún más restringida a los microsítios bajo la copa de matorrales.

El nicho de regeneración del pino silvestre en el centro y norte de su área de distribución, en Europa y Asia, difiere netamente de los patrones y procesos que se han descrito para las montañas mediterráneas, en su límite sur de distribución. Mientras que la sequía estival es el principal factor limitante para el reclutamiento en estas condiciones mediterráneas, en las localidades septentrionales las condiciones bióticas y abióticas son muy diferentes. Allí, el agua no es limitante, la radiación incidente tiene menor intensidad, y la cobertura de vegeta-

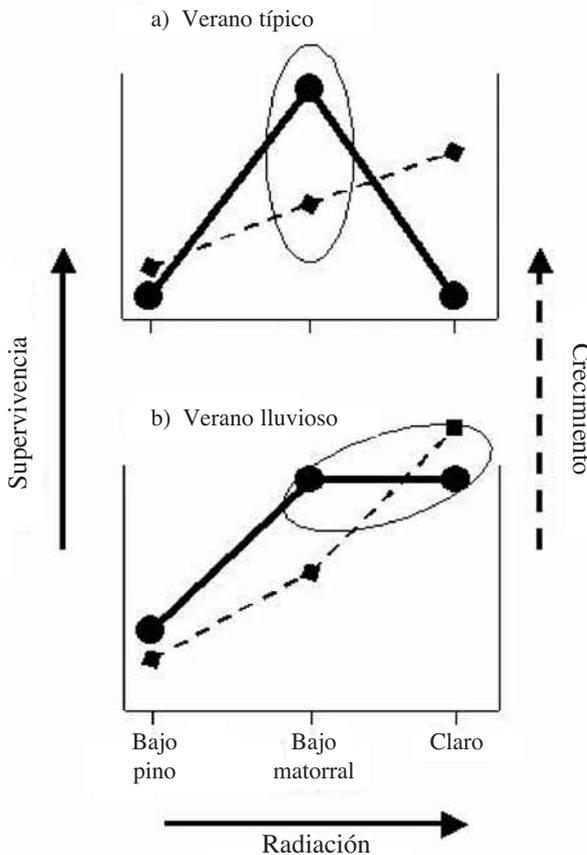


Figura 3.2. Nicho de regeneración del pino silvestre en la montaña mediterránea para (a) un año con características climáticas usuales, por tanto con veranos secos, y (b) un año lluvioso con verano inusualmente húmedo, lo que genera una situación parecida a la del centro y norte de Europa. Se indican los valores de supervivencia (círculos y línea continua) y de crecimiento (rombos y línea discontinua), en los tres tipos de microsítios (bajo pino, bajo matorral y en claro) según un gradiente de radiación.

ción es muy alta; todo ello induce a que los mecanismos de competencia sean predominantes en las interacciones planta-planta (véase capítulo 13). En esas condiciones, la asociación con un matorral no presenta ventajas para una planta heliófila como el pino silvestre. Por tanto, el reclutamiento se restringe básicamente a las áreas de suelo sin vegetación, en los claros del bosque, a diferencia de lo que se ha observado en la montaña mediterránea.

2.3. *Quercus ilex* en el nordeste de la Península Ibérica

Los bosques de encina (*Quercus ilex* ssp. *ilex*) dominan el paisaje forestal del nordeste de la Península Ibérica (Terradas 1999). Como otras especies del género *Quercus*, la encina presenta una gran variabilidad interanual en la producción de bellotas; es típico un patrón más o menos irregular y sincrónico de elevada producción de semillas (*masting* o *vecería*). A estas oscilaciones se deben añadir las variaciones interanuales en las tasas elevadas de depredación de las semillas, tanto antes como después de la dispersión.

En un estudio realizado en los encinares de Collserola (Barcelona) se han estimado producciones de bellotas con una drástica variación temporal (un promedio entre 0 y 1400 bellotas por árbol y año) y se ha podido comprobar que el estrés hídrico estival es uno de los principales responsables de esta variabilidad y de la sincronía entre individuos (Espelta *et al.* 2008). Entre un 10% y un 50% de las bellotas son depredadas por larvas del coleóptero *Curculio* sp. Sin embargo, se constata que la extraordinaria variabilidad entre años en la producción de frutos resulta ser un eficaz mecanismo para reducir las tasas de depredación de estos coleópteros, bien mediante su saciado en los años de gran cosecha o por su inanición en los años de producción escasa (Espelta *et al.* 2008). Una vez dispersadas, las bellotas mantienen su viabilidad sólo durante 1 ó 2 meses, sufriendo importantes pérdidas (entre el 37 y el 90%, según diferentes estimas), principalmente por la acción depredadora de arrendajos, ratones de campo, ardillas y jabalíes (Siscart *et al.* 1999, Cortés 2003). Esta depredación en la fase de post-dispersión resulta más intensa en los encinares con menor recubrimiento arbóreo pero mayor abundancia de matorral (Siscart *et al.* 1999, Cortés 2003).

Los patrones de establecimiento de las plántulas de encina muestran una gran heterogeneidad a diferentes escalas espaciales y temporales. Así, a escala de paisaje, en los encinares del Montseny (Barcelona), se han observado importantes variaciones en los patrones de reclutamiento en función de los gradientes topográficos, de precipitación y de disponibilidad hídrica; en general, la densidad de plántulas aumenta con la altitud y es mayor en las laderas con orientación norte (Espelta 1996). A una escala espacial menor, por ejemplo de rodal, se ha constatado la dependencia del establecimiento de las plántulas respecto a la disponibilidad de microhábitats favorables. La supervivencia de las plántulas es mayor en los microhábitats con acumulación de hojarasca, respecto a las zonas de suelo desnudo o pedregoso (Fig. 3.3), mientras que el crecimiento es superior para las plántulas localizadas en las microdepresiones del terreno (Retana *et al.* 1999). Por lo que respecta a la escala temporal, se observan importantes diferencias según el grado de desarrollo de la cubierta arbórea. La densidad de plántulas de corta edad (menos de cinco años) aumenta con la madurez del bosque; por otro lado, la abundancia de las cohortes de plántulas de mayor edad y de brinzales (*saplings*) es prácticamente nula en los encinares recientemente perturbados, alcanza un máximo en los bosques donde no se ha producido todavía el cierre completo del dosel, y disminuye de nuevo en los encinares más maduros, en los que el recubrimiento arbóreo alcanza el 100% (Fig. 3.4; Espelta *et al.* 1995). En el sotobosque de estos encinares densos, las plántulas de encina muestran repetidos procesos de muerte apical (*dye-back*) y rebrote, con un crecimiento vertical prácticamente nulo (Gracia *et al.* 2001).

Según los resultados expuestos se puede inferir que la disponibilidad hídrica y la intensidad de luz son los principales factores abióticos determinantes de la amplitud del nicho de

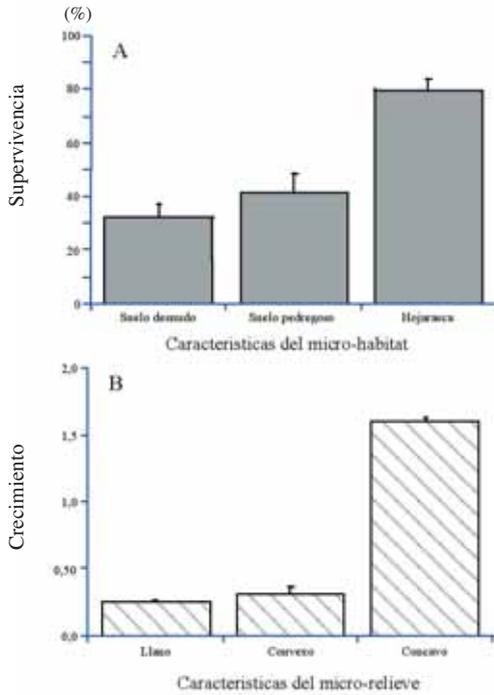


Figura 3.3. Supervivencia (A) y crecimiento (B) de las plántulas de encina, según las características del microhábitat y del microrrelieve respectivamente. Se indica la media y la barra del error estándar. Modificado de Espelta (1996).

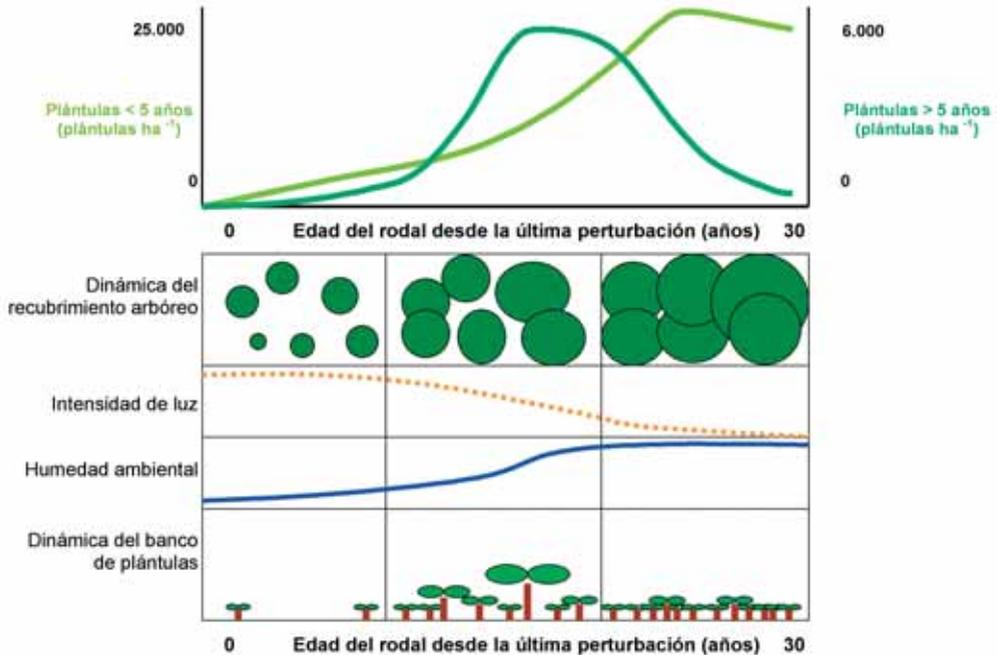


Figura 3.4. Cambios en la densidad de plántulas jóvenes (menores de cinco años) y brinzales (mayores de cinco años) según la edad del rodal desde la última perturbación (gráfica superior). Representación de la dinámica del recubrimiento arbóreo, la intensidad de luz, la humedad ambiental y la dinámica del banco de plántulas, según la edad del rodal desde la última perturbación (gráficas inferiores). Según Espelta *et al.* (1995) y Retana *et al.* (1999).

regeneración de la encina en el nordeste de la Península Ibérica. También sugieren la existencia de un conflicto entre las condiciones más aptas para el establecimiento de las plántulas (elevada disponibilidad hídrica y sombreado parcial) frente a las más favorables para su crecimiento y desarrollo posterior (intensidad de luz intermedia) (Zavala *et al.* 2000).

Se ha comprobado experimentalmente la importancia de la luz y del agua como factores abióticos que determinan el éxito de la regeneración de la encina. La supervivencia y el crecimiento de las plántulas aumentaron con la disponibilidad hídrica, en un gradiente de precipitación entre 400 y 850 l m⁻² año⁻¹. Por otro lado, el patrón de respuesta a la intensidad de luz fue diferente: la supervivencia fue mayor a la sombra densa (8% de radiación fotosintéticamente activa, denominada PAR por las siglas del inglés); sin embargo el crecimiento era muy bajo en sombra densa, aumentaba hasta intensidades de radiación intermedia (36% de PAR), para disminuir de nuevo a intensidades de luz elevadas (80% de PAR) en las zonas abiertas (Retana *et al.* 1999). Esta reducción de las tasas de crecimiento de las plántulas de encina al aumentar la intensidad de luz es un efecto contrario del que cabría esperar para una mayor abundancia de recursos (véase capítulo 7 sobre crecimiento); se puede explicar como un ajuste de la planta inducido por el estrés hídrico (mayor en las zonas abiertas), que conlleva la asignación preferente de recursos al sistema radicular, en detrimento de una menor inversión en hojas (Espelta *et al.* 2005).

Tradicionalmente, la gestión y regeneración de los encinares en Cataluña se ha basado en la vigorosa capacidad de rebrotar de esta especie (Espelta *et al.* 2003), atribuyéndose una importancia secundaria a la regeneración por bellota; sin embargo, la reproducción sexual es el único mecanismo efectivo de reclutamiento de nuevos individuos, del mantenimiento de la variabilidad genética y la persistencia de las poblaciones. La situación actual de los encinares es resultado de una larga interacción entre la intensa explotación por parte del hombre, la reiteración de otras perturbaciones (por ejemplo, del fuego) y el vigoroso rebrote vegetativo. En general, los encinares catalanes presentan una estructura de monte bajo, con una alta densidad de cepas de las que brotan múltiples tallos, con un lento desarrollo vertical y una escasa producción (Terradas 1999). En estos encinares, la rápida recuperación de la cubierta arbórea favorece las condiciones de acumulación de hojarasca, sombreado y elevada humedad ambiental que posibilitan el establecimiento de un banco de plántulas, más o menos permanente, aunque estancado en su crecimiento. En este sentido, se ha sugerido que para el desarrollo de las plántulas y su incorporación efectiva como árboles adultos al vuelo del bosque sería necesario un cambio en la gestión del encinar y en el régimen actual de perturbaciones. Se deberían favorecer niveles intermedios en la fragmentación del dosel del bosque (apertura de claros), que resultarían bien de la mortalidad de individuos genéticos (*genets*) por competencia intra-específica, o bien mediante perturbaciones a pequeña escala (Espelta *et al.* 1995).

2.4. *Quercus ilex* en los bosques, fragmentos forestales y dehesas de España central y occidental

Los bosques de las zonas templadas y mediterráneas se caracterizan por poseer una baja diversidad de especies arbóreas, estando frecuentemente dominados por una especie única (véase Blanco *et al.* 1997 para la Península Ibérica). Los árboles actúan como organismos ingenieros autógenos de ecosistemas (Jones *et al.* 1994), condicionando en gran medida los procesos esenciales de los sistemas de los que forman parte (véanse Díaz 2002, Pulido y Díaz 2002 para una revisión). Por tanto, el conocimiento de la dinámica de regeneración de las especies arbóreas es crucial, no sólo para determinar su dinámica poblacional, sino también para comprender el funcionamiento de todo el sistema.

Los bosques mediterráneos de la España central y occidental están dominados mayoritariamente por la encina (*Quercus ilex* ssp. *ballota*; Blanco *et al.* 1997). Esta especie tiene dos vías principales de regeneración, una sexual mediante bellotas y otra asexual mediante rebrotes. La regeneración asexual permite a los individuos sobrevivir a perturbaciones como el fuego o la tala, pero no parece ser un mecanismo efectivo para el reclutamiento de nuevos individuos que compensen las pérdidas por mortalidad (Rodà *et al.* 1999, Espelta *et al.* 2003). La regeneración sexual permite mantener la variabilidad genética de la población y colonizar nuevas zonas por dispersión.

Se han estudiado las diferentes fases demográficas de la regeneración de la encina y las interacciones con los animales en los bosques y dehesas de España central y occidental (Fig. 3.5; Pulido y Díaz 2002, 2005, Díaz *et al.* 2003, 2004, García 2005). La producción de bellotas no parece estar limitada por la falta de polinización, al tratarse de un árbol anemófilo. Las larvas de lepidópteros tiene un efecto en general escaso e indirecto, salvo en situaciones de explosión demográfica; su consumo de las hojas no produce efectos inmediatos, pues los árboles compensan esta pérdida. Sin embargo, en el año siguiente puede disminuir la estabilidad del desarrollo de las hojas y frutos, asociado a menores producciones de flores y mayores tasas de aborto de bellotas (Díaz *et al.* 2003, 2004). El período que transcurre entre la fructificación (formación de la semilla), hasta que las plántulas alcancen los dos años de edad, es clave para el éxito o fracaso del proceso global de regeneración. Durante este período se produce la mayor proporción de las pérdidas de reclutas (Pulido y Díaz 2005). Varias especies de insectos, principalmente pertene-

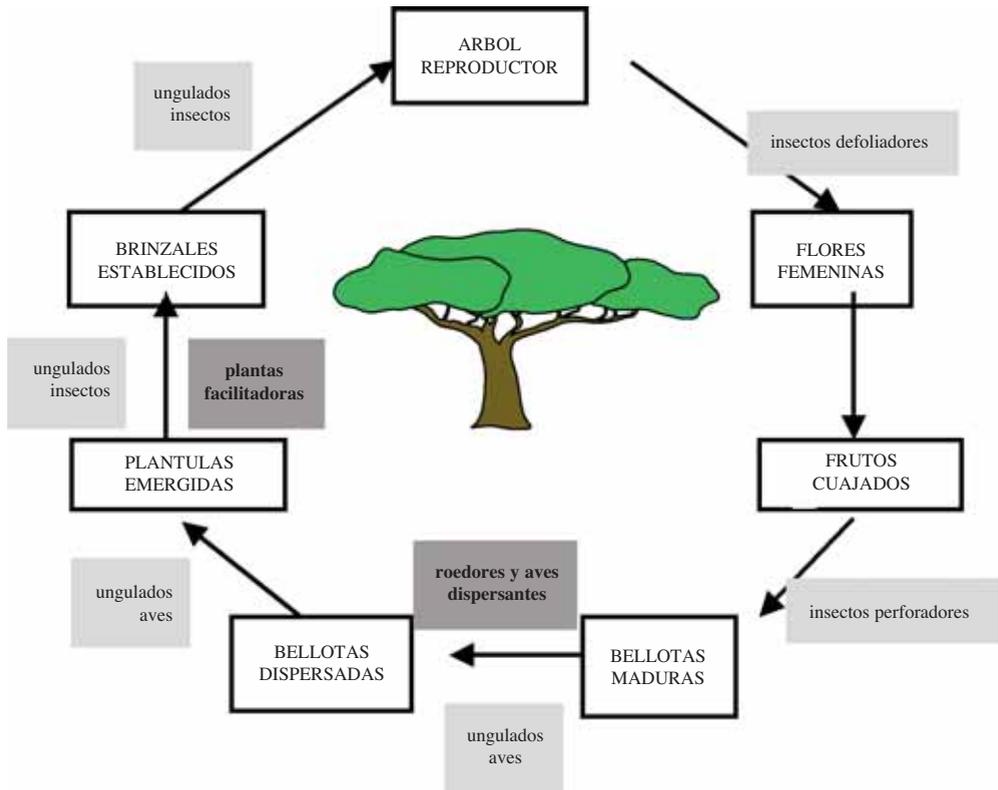


Figura 3.5. Ciclo reproductivo de la encina (*Quercus ilex*) y otras quercúneas. Se distinguen los organismos con efectos negativos sobre el reclutamiento (en gris claro) frente a los organismos cuyo efecto neto puede ser positivo o negativo según la importancia relativa de ambos tipos de efectos (en gris oscuro). Según Pulido y Díaz (2002, 2005).

cientes a los géneros *Curculio* (Curculionidae) y *Cydia* (Tortricidae), dañan las bellotas y reducen o anulan su capacidad de germinación (Bonal *et al.* 2007). Tras la maduración, casi la totalidad de las bellotas caídas (y no dispersadas por animales) son consumidas por diversas especies de aves y mamíferos, que prácticamente colapsan el ciclo de regeneración (Pulido y Díaz 2002, 2005, García 2005, Bonal y Muñoz 2007). Sin embargo, las probabilidades de supervivencia de las bellotas que han sido dispersadas aumentan notablemente. El ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), el ratón moruno (*Mus spretus*) y el arrendajo (*Garrulus glandarius*) son los principales diseminadores, acumulando bellotas en otoño para su posterior consumo (Pulido 2002, Gómez 2003, Pulido y Díaz 2005, Muñoz y Bonal 2007). También otras especies de roedores y córvidos, y muy ocasionalmente las ardillas rojas (*Sciurus vulgaris*), podrían actuar como diseminadores de bellotas (A. Muñoz, R. Bonal, M. Díaz, C.L. Alonso, C. Puerta, E. Schupp y J.M. Gómez, datos inéditos). El papel de estos vertebrados es dual, pues actúan como depredadores y como dispersores. El balance neto de su actividad para la regeneración de la encina dependerá de su capacidad, probablemente variable entre especies y poblaciones, de relocalizar las bellotas guardadas.

Tras la germinación y emergencia de las plántulas, una gran mayoría de ellas muere, bien porque no han sido dispersadas a micrositios adecuados donde soportar la intensa sequía estival, o bien porque son dañadas por animales que buscan las bellotas o que ramonean sus hojas. Sin embargo, las probabilidades de supervivencia de estas plántulas aumentan de manera notable cuando se encuentran ubicadas al amparo de algunas especies de matorral que actúan como “nodriza”, protegiéndolas de la sequía y del ataque de los herbívoros y facilitando así la regeneración de las encinas (Gómez 2003, 2004b, Pulido y Díaz 2005, Smit *et al.* 2008).

Los organismos claves para la regeneración natural de la encina no actúan de forma independiente, sino que pueden interactuar entre sí, de manera que los efectos de cada uno de ellos pueden compensarse, atenuarse o amplificarse dependiendo de la magnitud y signo de la interacción con otros elementos. Estas interacciones y su efecto neto sobre el proceso de regeneración parecen depender críticamente de la configuración espacial de las poblaciones de árboles y de estos organismos claves, así como de las diferentes escalas a las que actúan. En general, la encina forma bosques que presentan gran heterogeneidad espacial, desde bosques extensos y más o menos continuos a bosques isla o bosquetes aislados, pasando por bosques adhesionados o bosques mixtos con otras especies arbóreas formando un mosaico de rodales. En este tipo de ambientes, la heterogeneidad espacial afecta a la propia probabilidad de reclutamiento de la encina, bien directamente o mediante el concurso de los organismos clave. Así, la producción anual de bellotas es mayor, tanto en número como en tamaño, en los árboles aislados de las dehesas (Pulido y Díaz 2005). Este aislamiento debe afectar también a la dinámica de las poblaciones de los insectos perforadores de bellotas, que tienen una capacidad dispersiva limitada (Díaz *et al.* 2007, Bonal y Muñoz 2007). Los retazos extensos de bosque poco manejado no presentan problemas de regeneración dentro de las manchas, a pesar de que dicha regeneración está limitada por la baja producción final de semillas. Por el contrario, en las dehesas la regeneración es nula, debido a causas como la presión elevada de herbívoros, la escasez de animales diseminadores y la falta de matorrales facilitadores (Pulido *et al.* 2001, Pulido y Díaz 2005, Díaz *et al.* 2007, Muñoz y Bonal 2007, Smit *et al.* 2008).

En los fragmentos forestales pequeños la regeneración de la encina también suele ser escasa. La baja producción de bellotas se agrava con la concentración invernal de roedores, que consumen la práctica totalidad de la cosecha anual. En este caso el papel de los roedores cambia desde su efecto positivo como diseminador de semillas al efecto negativo de depredador postdispersivo de alta eficacia (Santos y Tellería 1997, Díaz y Alonso 2003). En los bosques mixtos (por ejemplo de pinares y encinares) existen posibilidades de regeneración dentro de rodal, pero también una posibilidad de dispersión hacia rodales dominados por otras especies

debido al comportamiento de animales como el arrendajo (Gómez 2003). La sombra de semillas generada por los arrendajos se sitúa en lugares en general más adecuados para el establecimiento de las plántulas que las distribuidas al azar (Gómez *et al.* 2004, Puerta-Piñero *et al.* 2007).

La distribución espacial de los elementos del paisaje, a varias escalas, puede condicionar el éxito de la regeneración del arbolado, ya que los organismos que interactúan con la encina difieren en la escala a la que perciben el paisaje por presentar marcadas diferencias en tamaño, morfología y ciclos vitales. Por tanto, la estructura espacial a diferentes escalas debe afectar de forma diferente a la interacción que mantiene la encina con cada uno de estos organismos. De esta forma se introduce un componente espacialmente explícito en el concepto de nicho de regeneración. Es decir, los mismos elementos claves que constituyen este nicho (los árboles productores de semillas, los animales dispersores y granívoros y los matorrales facilitadores) dan lugar a diferentes resultados finales del proceso según su configuración espacial sea en forma de manchas continuas y extensas, de fragmentos, de dehesas o de bosques mixtos.

2.5. *Prunus mahaleb* en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén)

Muchas especies leñosas mediterráneas muestran adaptaciones para la dispersión de sus semillas por animales frugívoros, generalmente vertebrados. Se pueden encontrar localidades concretas en las que hasta un 58% de la flora leñosa produce frutos carnosos, que sirven de alimento a una fauna variada de aves paseriformes, mamíferos y reptiles. La intervención de los frugívoros es clave en la regeneración natural de estas especies, no sólo porque la diseminación depende de ellos, sino también porque la actividad de los animales tiene consecuencias aplazadas sobre las posibilidades de establecimiento exitoso de plántulas y brinzales (Schupp 1993, Jordano y Schupp 2000).

Se ha estudiado la biología de la dispersión de semillas del cerecino (*Prunus mahaleb*) en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas (Jaén). El objetivo fue conectar las etapas sucesivas del ciclo biológico: remoción de frutos, lluvia de semillas mediada por animales, depredación post-dispersiva de semillas, germinación, emergencia de plántulas y por último establecimiento de brinzales y pies reproductivos. Se han considerado los aspectos de un ambiente heterogéneo y cómo influye esta variabilidad espacial, de forma simultánea, sobre la actividad de los dispersores y a la vez creando un patrón variable de condiciones para el reclutamiento. El proceso de llegada de semillas a este ambiente heterogéneo es la “plantilla” inicial para el reclutamiento poblacional, de tal modo que las características ambientales de cada rodal del bosque determinarán en qué puntos del hábitat será exitosa la regeneración. Bajo esta perspectiva integradora, la dispersión de semillas por animales es un aspecto central del nicho de regeneración de una especie debido a su influencia determinante en los aspectos de llegada y establecimiento de los propágulos (Jordano y Schupp 2000).

El cerecino (*Prunus mahaleb*, familia Rosaceae) es un árbol pequeño que produce frutos carnosos drupáceos de color negro en la madurez (8 ± 4 mm de diámetro). La fructificación tiene lugar en el sur de España entre finales de julio y primeros de septiembre, aunque es variable entre años, en función de la producción de frutos y de la altitud (Jordano y Godoy 2000). Las flores son hermafroditas aunque se presentan en las poblaciones pies femeninos (androestériles) y pies verdaderamente hermafroditas, una situación de ginodioecia funcional. Las flores son polinizadas por pequeños insectos entre los que predominan las abejas solitarias (*Andrena* spp., *Halictus* spp.), los abejorros (*Bombus* spp. y *Psithyrus* spp.) y las moscas (Syrphidae, Tachinidae). Las semillas son dispersadas por numerosas especies de pájaros, mamíferos carnívoros (especialmente zorro, tejón y garduña) y reptiles (lagarto ocelado) (Jordano 1993, Jordano *et al.* 2007).

La lluvia de semillas de *P. mahaleb* es muy heterogénea en el espacio y determina una sombra de semillas fuertemente agregada que es típica de especies zoócoras (Debussche e Isenmann

1994, Kollmann 1995, Kollmann y Pirl 1995, Verdú y García-Fayos 1996b, Clark *et al.* 1999, Jordano y Schupp 2000, Muller-Landau *et al.* 2002). En la principal área de estudio se ha muestreado la lluvia de semillas mediante 1230 trampas de semillas en 615 puntos de muestreo pasivo (Kollmann y Goetze 1997) distribuidas en un área de 450 x 1500 m (García-Castaño 2001). Se puede apreciar una distribución fuertemente contagiosa de la sombra (densidad) de semillas, resultante de la dispersión primaria (Fig. 3.6). La mayor parte de las semillas recogidas (70% en 1997, 78% en 1998 y 59% en 1999) se concentraron en sólo 30 puntos de muestreo de los 615 operativos. Tanto la distribución de semillas como la distribución de plántulas resultante son fuertemente agregadas; de modo que en muy pocos puntos se concentra la mayor parte del reclutamiento exitoso tras la dispersión (Fig. 3.7). Es decir, una gran parte de la superficie del suelo del bosque permanece sin semillas debido a que éstas no llegan transportadas por los frugívoros; mientras que una pequeña parte (aproximadamente un 5%) de los puntos del bosque concentra hasta el 78% de la lluvia de semillas, en un año determinado. En todos los casos, se observó una concordancia altamente significativa de la lluvia de semillas en cada punto entre años sucesivos ($r_s > 0,257$, $P < 0,0001$), así como entre la lluvia de semillas de un año determinado y la nascencia de plántulas en la siguiente primavera ($r_s > 0,327$, $P < 0,0001$). Se produce, por tanto, una concordancia espacial alta entre los patrones de llegada de semillas, por una parte, y el reclutamiento temprano de plántulas resultante, por otra.

La fuerte agregación de la sombra de semillas es típica de las especies zoócoras. El patrón de actividad y uso del hábitat de los frugívoros determina que los patrones espaciales



Figura 3.6. Patrones espaciales de la lluvia de semillas de *Prunus mahaleb* en una parcela de 450 x 1.500 m en el Parque Natural de Las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, a 1615 m de altitud. Los tres paneles ilustran los resultados para los años (de izquierda a derecha) 1997, 1998 y 1999. Los puntos representan las localizaciones de 615 pares de trampas de semillas y su tamaño es proporcional a la estima de lluvia de semillas (densidad de semillas /m²); en los puntos de menor tamaño no se recogieron semillas y sólo indican la localización del lugar de muestreo. Modificado de García-Castaño (2001) y Jordano *et al.* (2002).

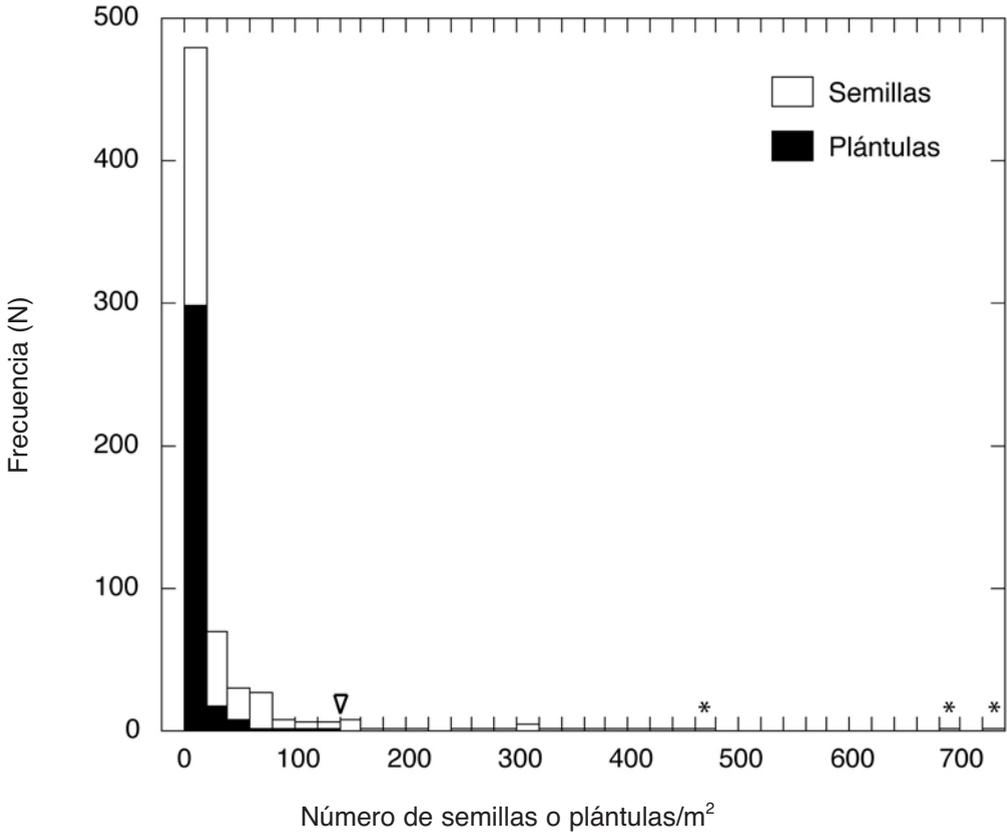


Figura 3.7. Distribución de frecuencias de la densidad de semillas dispersadas y de las plántulas emergidas de *Prunus mahaleb*, registradas en los puntos de muestreo del área principal de estudio, en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. Como promedio y para tres años de estudio, una dispersión media de $4,9 \pm 0,6$ semillas / m^2 resulta en una emergencia media de $0,6 \pm 0,1$ plántulas / m^2 , aunque la distribución de esta regeneración es fuertemente heterogénea entre microhábitats. Los asteriscos señalan los puntos de alta densidad de lluvia de semillas, generalmente bajo la copa de árboles de *P. mahaleb* que han fructificado. La flecha indica el mayor valor observado de emergencia de plántulas. La mayor parte de los puntos del suelo del bosque recibe menos de 20 semillas / m^2 ; el 79% de los puntos no recluta ninguna plántula y sólo el 9,6% recluta entre 1 y 5 plántulas / m^2 . Modificado de Jordano y Schupp (2000).

de diseminación estén fuertemente agregados (Clark *et al.* 1999, Jordano y Schupp 2000). En el caso de *P. mahaleb* en las Sierras de Cazorla, la mayor parte de las semillas son dispersadas a microhábitats con cobertura de otras especies leñosas; por ejemplo bajo arbustos altos (como el majuelo y la madreSelva), o de pequeño porte (como el enebro), o bajo pinos; por el contrario, los microhábitats abiertos reciben la menor densidad de semillas. Además de esta preferencia de hábitats, los vuelos de salida de los dispersores suelen terminar a corta distancia del árbol donde se alimentan (el 77,5% se desplazan a posaderos localizados en un radio menor de 30 m), contribuyendo así al patrón de agregación de la lluvia de semillas. Sólo un 40,3% de los vuelos de salida se realizan a posaderos situados fuera de un radio de 15 m del árbol donde consumió el fruto, y sólo el 18,5% de esos vuelos terminó en posaderos situados a más de 15 m de otros árboles de la misma especie (*P. mahaleb*).

El marcado patrón de dispersión de semillas mediado por animales tiene por tanto efectos aplazados en el nicho de regeneración de las especies endozoócoras como el cercino

(*P. mahaleb*), ya que limita de forma considerable la fracción de lugares posibles en el suelo del bosque a los que llegan efectivamente las semillas y altera, simultáneamente, la distribución de éstas en el espacio.

2.6. *Pistacia lentiscus* en bosques costeros de Valencia

El lentisco (*Pistacia lentiscus*) es un arbusto muy común de la familia del pistacho (Anacardiáceas), que se presenta en toda la Cuenca Mediterránea. Es una planta dioica, es decir, con sexos separados, que florece entre marzo y abril. La polinización se realiza a través del viento, y entonces se inicia la formación de un fruto carnoso que no madurará hasta el otoño. Con la maduración, la pulpa cambia de color del blanco inicial al negro final, pasando por un rojo intermedio. El color es un buen indicador de la viabilidad de la semilla, siendo los frutos negros los que contienen la mayoría de las semillas viables, mientras que los rojos y blancos tienen las semillas vanas. El cuajado de frutos se incrementa con la densidad de las poblaciones, lo cual sugiere una limitación por polen a bajas densidades. Dicha limitación desaparece a densidades superiores a los 100 individuos/ha. Por otra parte, la viabilidad de las semillas no está relacionada con la densidad de la población, sino que parece depender de la disponibilidad de los recursos hídricos. Véanse más detalles sobre la biología reproductiva del lentisco en Jordano (1988, 1989), y Verdú y García-Fayos (1998, 2002).

Las pérdidas de semillas debidas a la acción de los depredadores predispersivos son variables; las avispas (Calcidoideas) son responsables de que se pierda entre el 0,4 y el 2,9% de la cosecha total, mientras que las aves (en particular los paseriformes) consumen entre el 3 y el 31%. La dispersión de las semillas por las aves frugívoras representa entre el 42 y el 91% de la cosecha total durante el otoño-invierno; variando el destino demográfico de esos propágulos en función del hábitat donde son depositados. Existe una abundante literatura sobre la dispersión del lentisco, por ejemplo véanse Herrera (1984), Jordano (1989), y Verdú y García-Fayos (1994, 1995, 1996a, 1998, 2002).

El principal destino de las semillas es caer bajo árboles o arbustos que funcionan como perchas; éstas atraen a los dispersantes (aunque no a los depredadores postdispersivos), resultando así una lluvia de semillas agregada bajo dichas perchas (Debussche *et al.* 1985, Izhaki *et al.* 1991). Además, las perchas generan un microclima favorable para el establecimiento de la plántula, que consiste principalmente en una amortiguación de las condiciones térmicas, una mayor disponibilidad hídrica y una menor compactación del suelo (Verdú y García-Fayos, 1996b). Sin embargo, este efecto beneficioso de la percha sobre las plántulas no siempre es suficiente para compensar la mortalidad tan alta causada por la sequía estival (García-Fayos y Verdú 1998).

Durante tres años (1991 a 1994) se ha realizado un seguimiento de la emergencia y supervivencia de plántulas en un lentiscar del Saler (Valencia). Se detectaron 651 plántulas (90,5% del total) en zonas cubiertas de vegetación, bajo los arbustos percha, mientras que en las zonas abiertas se encontró un número menor, 68 plántulas (9,5%). Después de cinco meses tras la emergencia, la proporción de plántulas supervivientes fue muy baja en los dos hábitats, el 7% bajo los arbustos y el 2% en las zonas abiertas. Aunque la tasa de supervivencia no fue significativamente diferente entre los dos hábitats, el resultado combinado de emergencia por supervivencia, sí que fue notablemente diferente: sólo un dos por mil ($0,095 \times 0,02$) de las plántulas emergidas en el lentiscar estudiado fueron reclutadas en las zonas abiertas, mientras que el 6% ($0,905 \times 0,07$) fueron reclutadas bajo los arbustos (García-Fayos y Verdú, 1998).

Sin embargo, las escasas plántulas que sobreviven bajo los arbustos apenas crecen por las limitaciones de luz; quedan así en estado casi latente, hasta que se produzca una perturbación

o se abra un claro en el matorral. Desde el punto de vista demográfico, forman un banco o reserva de plántulas, dispuesto para una regeneración rápida al cambiar las condiciones ambientales.

Cambiando de escala, en el paisaje fragmentado, típico de los ecosistemas mediterráneos, la supervivencia de semillas es mayor cuando la dispersión las aleja a los campos de cultivo o pastizales colindantes. La fragmentación de estos matorrales conlleva además un valor elevado en la relación perímetro/superficie, lo cual favorece la entrada de depredadores generalistas, típicos de los ecotonos, y aumenta la pérdida de semillas (Verdú y García-Fayos 1996a). Por tanto, la regeneración de las áreas de matorral (lentiscares) está limitada por la alta depredación derivada de su fragmentación, mientras que la colonización de nuevas áreas adyacentes (suelen ser cultivos abandonados) está favorecida por la menor depredación de semillas; aunque la lluvia de semillas será menor mientras mayor sea la distancia al matorral fuente.

Las semillas de lentisco tienen unos requerimientos mínimos para germinar; solamente es necesario eliminar la pulpa y aportar agua. La germinación es rápida y la emergencia de plántulas se completa entre los 23 y 100 días (García-Fayos y Verdú 1998). No se forman bancos de semillas persistentes en el suelo; las semillas que no germinan mueren debido a su escasa longevidad (Troumbis 1991, García-Fayos y Verdú 1998). Los requerimientos hídricos para disparar la germinación y permitir el establecimiento de plántulas en campo suponen lluvias de más de 100 litros distribuidas a lo largo de 7 días, eventos que se dan en el clima mediterráneo español durante 3 de cada 4 años. En consecuencia, el régimen de reclutamiento del lentisco es bastante continuado en el tiempo (Pérez-Cueva 1994, García-Fayos y Verdú 1998).

Las plantas adultas de lentisco tienen una capacidad alta de rebrotar después de un incendio, lo cual representa otra importante ventana de regeneración. Si bien las semillas mueren con el fuego (Salvador y Lloret 1995, Verdú 2000), los adultos rebrotan rápidamente a partir de sus órganos subterráneos (López-Soria y Castell 1992, Verdú 2000).

2.7. *Frangula alnus* en la Sierra del Aljibe (Cádiz)

El avellanillo o arraclán (*Frangula alnus*) es un arbusto o pequeño árbol que se encuentra distribuido por grandes zonas de Europa y del oeste de Asia (Hampe *et al.* 2003). La subespecie típica (*F. alnus* subsp. *alnus*) ocupa la gran mayoría del área de distribución, mientras que *F. alnus* subsp. *baetica* (Rev. y Willk.) Rivas Goday crece en el sur de la Península Ibérica y el norte de Marruecos, siendo endémica del Mediterráneo Occidental (existe una tercera subespecie, *F. alnus* subsp. *pontica* en el centro y este de Anatolia). Este avellanillo ibero-mauritano (*F. alnus baetica*) es mucho más grande y longevo que su pariente euroasiático; por ejemplo, alcanza hasta 15 m de altura (frente a 5-6 m), su tronco puede tener hasta 50 cm de diámetro (frente a 20 cm) y vive hasta 60 años (frente a 35 años; Hampe y Bairlein 2000). Las poblaciones mediterráneas suelen ser pequeñas, escasas y aisladas, estando la subespecie *F. alnus baetica* clasificada como vulnerable, según categorías de la UICN (VVAA 2000).

F. alnus baetica está restringido a lugares que garantizan una permanente disponibilidad de agua; crece principalmente cerca de cursos de agua o humedales, en zonas de montaña (Hampe y Arroyo 2002). Las poblaciones son relictas y su variación genética está distribuida sobre todo entre poblaciones; en otras palabras, la diversidad genética dentro de cada población es relativamente baja, pero poblaciones diferentes presentan composiciones genéticas muy divergentes y alcanzan por tanto un alto nivel de singularidad. Este patrón indica que las poblaciones disjuntas (por ejemplo de Marruecos, Cádiz y Cazorla) han experimentado un flujo génico prácticamente nulo entre ellas durante los últimos milenios (Hampe *et al.* 2003).

El avellanillo no tiene capacidad de reproducción vegetativa y por tanto su regeneración depende exclusivamente de la producción de semillas. La floración tiene lugar entre mediados de abril y mediados de junio, estando limitada por la sequía veraniega. Las flores (autoincompatibles) son polinizadas por abejas, sírfidos y dípteros; existe una limitación de polen debida al nivel alto de geitonogamia. La variabilidad entre árboles en la atracción de los polinizadores es muy grande; unos pocos árboles muy grandes son los padres de la gran mayoría de las semillas producidas. Véanse detalles de la biología reproductiva en Medán (1994), Hampe y Bairlein (2000), Hampe y Arroyo (2002) y Hampe (2004).

El periodo de fecundación exitosa es breve, de finales de mayo a principios de junio, y las condiciones meteorológicas adversas en esta época pueden reducir bastante el éxito reproductor. Posiblemente, la producción de semillas ha disminuido durante las últimas décadas debido al cambio climático; en particular por las lluvias primaverales cada vez menos intensas y las temperaturas más altas (García Barrón 2000).

La fructificación tiene lugar entre finales de junio y mediados de agosto, excepcionalmente hasta mediados de septiembre (Hampe y Bairlein 2000, Hampe 2004). Los frutos contienen dos o tres semillas y son consumidos (entre el 27 y 80% de la cosecha, dependiendo del lugar y año) por una variedad de aves nidificantes en el área, aunque sólo tres especies: el petirrojo (*Erithacus rubecula*), la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y el mirlo (*Turdus merula*), son responsables de la mayor parte (más del 90%) de la dispersión de las semillas (Hampe 2001). Los petirrojos jóvenes, sin territorios y muy móviles, son los dispersores más eficientes. A pesar de este fuerte consumo de frutos, globalmente, la dispersión ornitócora es poco eficiente. Las distancias alcanzadas por las semillas desde el árbol fructificante más cercano siguen una distribución exponencial negativa, es decir, la gran mayoría de las semillas son depositadas bajo el árbol madre o bajo otro árbol de la misma especie (Hampe 2004).

La dispersión secundaria de las semillas por el agua es muy importante en estos bosques riparios de la Sierra del Aljibe (Hampe y Arroyo 2002, Hampe 2004). Las avenidas ocasionadas cuando las lluvias invernales son fuertes, arrastran y redistribuyen completamente la dispersión primaria de semillas (generada por los pájaros). Muchas de las semillas son transportadas aguas abajo a cientos de metros de los árboles madre (Hampe 2004). Por otra parte, estas avenidas son un agente directo de mortalidad de las semillas (por arrastre y fricción con los sedimentos del cauce), e indirecto al depositarlas en bancos de arena, con poca capacidad de retención de agua en verano, donde las plántulas sufren una mortalidad elevada (Hampe y Arroyo 2002).

Los agentes más importantes que causan la mortalidad de la mayor parte de las plántulas de *F. alnus baetica* son: la desecación durante la sequía del verano, la herbivoría tanto por vertebrados como por invertebrados, y la escorrentía durante las avenidas invernales que arrastran muchas de las plántulas que habían logrado sobrevivir durante el verano anterior (precisamente gracias a su posición próxima al curso de agua). En consecuencia, la supervivencia de las plántulas de avellanillo suele ser extremadamente baja; por ejemplo, ninguna de las 1044 plántulas marcadas en un experimento sobrevivió hasta el segundo año (Hampe y Arroyo 2002). Sin embargo, una vez superado el primer año, la tasa de supervivencia de las plántulas aumenta considerablemente (Hampe, datos inéditos).

Los patrones temporales de reclutamiento son muy variables; la abundancia de las plántulas en un micrositio determinado puede variar 10-20 veces entre años, en respuesta a la fuerte variabilidad en las lluvias y las escorrentías de agua. Sin embargo, los patrones espaciales en la distribución de plántulas son bastante estables. Posiblemente las características del

micrositio influyan más sobre la dispersión diferencial de las semillas por el agua, que la variabilidad en la escorrentía. Los patrones espaciales entre micrositios son, por tanto, bastante predecibles, mientras que los patrones temporales de abundancia de plántulas son muy poco predecibles (Hampe 2004).

La depredación postdispersiva de semillas por roedores es muy alta y destruye más del 90% de las semillas viables, una vez que han llegado al suelo (Hampe y Arroyo 2002, Hampe 2004). Las semillas que sobreviven germinan en su mayoría y no queda un banco persistente de semillas enterradas en el suelo (Hampe 2004).

Las poblaciones de *F. alnus baetica* del sur de España crecen en el límite de su tolerancia climática. La estacionalidad y relativa baja intensidad de las precipitaciones limitan su regeneración y afectan a la estructura de edades. En un análisis dendrocronológico de cinco poblaciones, se ha encontrado una correlación significativa entre la abundancia de árboles (con edad igual o mayor de 20 años) y la precipitación durante esos años (Hampe y Arroyo 2002). Además de las limitaciones climáticas, la presión herbívora del ganado y de los animales de caza (ciervos y corzos) es un factor cada vez más limitante para la regeneración del avellanillo. El análisis demográfico de cinco poblaciones grandes de *F. alnus baetica* en la Sierra del Aljibe (Cádiz), ha detectado una alarmante escasez de plantas jóvenes (la curva de edades sigue una distribución de Poisson, con el pico en una edad de más de 20 años), lo cual alerta sobre un declive importante y difícilmente evitable de estas poblaciones en los próximos años (Hampe y Arroyo 2002).

3. Principales componentes del nicho de regeneración

En el paisaje mediterráneo, heterogéneo en el espacio y el tiempo, las diferencias en el nicho de regeneración de las especies leñosas favorecen su coexistencia y mantienen la diversidad del bosque. ¿Cuáles son las principales dimensiones de ese nicho de regeneración?

A partir de los siete estudios de caso revisados se pueden inferir los principales factores abióticos y bióticos que limitan la regeneración en ambientes mediterráneos (véase también la revisión general en Kitajima y Fenner, 2000). Los patrones de variabilidad espacial y temporal de estos factores, combinados con las respuestas diferenciales de las diferentes especies leñosas (en su fase regenerativa) a los mismos factores, resultarán en su separación (o solapamiento) según esos factores (dimensiones) del nicho de regeneración.

3.1. Respuesta al déficit hídrico

En un contexto histórico, los cambios climáticos antiguos y en particular la persistencia de la sequía estacional (típica del clima mediterráneo) que comenzó hace unos tres millones de años, supusieron la extinción de la flora terciaria de tipo tropical. Mientras que otra flora xerófila empezó a diversificarse y expandirse desde los refugios xéricos en los que había permanecido relictas hasta entonces (Axelrod 1975, Herrera 1992, Marañón 1999; véase capítulo 2). La sequía estival también ha debido ser una fuerte presión selectiva para las nuevas formas de arbustos y herbáceas diversificadas en época más reciente (durante la etapa de clima mediterráneo). En los bosques y matorrales actuales, los patrones de humedad del suelo, en el espacio y el tiempo, determinan en gran parte la distribución y abundancia de las especies leñosas (véase capítulo 2). A pequeña escala, la heterogeneidad en esta disponibilidad de agua, combinada con la respuesta diferencial de las semillas y plántulas de las diferentes especies, permite una separación en sus patrones de regeneración.

En todos los casos revisados en la sección dos, se ha identificado al intenso déficit hídrico que ocurre durante la prolongada sequía estival del clima mediterráneo como la principal causa de mortalidad de las plántulas del primer año, y, por tanto, como uno de los principales filtros ecológicos en el reclutamiento de las poblaciones de árboles y arbustos. Por tanto, la respuesta diferencial al déficit hídrico sería la principal componente del nicho de regeneración. Existe toda una variedad de rasgos de morfología funcional y ecofisiología de las plántulas mediterráneas que les permiten exhibir una gama amplia de respuestas al déficit hídrico; por ejemplo, longitud y grosor de las raíces, capacidad de almacenar agua en ellas, longevidad y fenología de las hojas, área foliar específica, conductancia estomática y transpiración cuticular y capacidad de resistencia a la cavitación (véanse detalles en capítulo 6).

La disponibilidad del agua en el suelo tiene complejos patrones espaciales y temporales, a diferentes escalas, que dependen del régimen de lluvias, la topografía, el espesor, textura y estructura del suelo, etc. A escala de rodal, es de gran interés la heterogeneidad en la humedad del suelo asociada a árboles y arbustos, que puede generar efectos de facilitación sobre el reclutamiento (efecto de plantas nodrizas); este efecto beneficioso parece ser más acusado en condiciones más adversas de aridez. Desde un punto de vista aplicado, se han utilizado con éxito los “arbustos nodriza” para mejorar la supervivencia y crecimiento de los brinzales en programas de reforestación (Castro *et al.* 2002a, 2004b, Gómez-Aparicio *et al.* 2004; véase capítulo 13). Por el contrario, se han encontrado patrones espaciales de plántulas que muestran una “repulsión” a estar bajo árboles adultos (caso del pino negro; Fig. 3.1), que parecen estar relacionados con la respuesta a la falta de luz.

3.2. Respuesta al déficit lumínico

La luz, tanto en intensidad como en la cualidad del espectro, es un agente regulador de la germinación de las semillas. En general, la luz solar estimula y aumenta la velocidad de germinación de las semillas. Esta respuesta positiva a la luz parece estar favorecida por al menos dos presiones selectivas, por un lado germinar en la superficie del suelo confiere más probabilidades de éxito que hacerlo enterrada en profundidad; por otro lado, germinar en un claro abierto e iluminado del bosque también aumenta la probabilidad de éxito respecto a una zona densa y oscura. Pero además, algunas semillas son capaces de discriminar la cualidad espectral de la luz. Si se iluminan con una luz enriquecida en la zona de rojo-lejano del espectro (como la que resulta de filtrar la luz solar a través de las copas de los árboles) se induce el letargo de las semillas. Si posteriormente se iluminan con luz blanca, señal de que se ha abierto un claro en el bosque o matorral, se estimula la germinación. La capacidad de las semillas de formar bancos persistentes en el suelo y de percibir el ambiente lumínico, y así detectar la apertura de claros en la vegetación, permite ampliar la dimensión temporal del nicho de regeneración (Marañón 2001, Díaz-Villa *et al.* 2003).

Una vez emergida la plántula, y tras agotar las reservas de la semilla, requiere una cantidad mínima de luz para mantener un balance positivo de carbono. En el otro extremo del gradiente lumínico, las plántulas pueden sufrir efectos negativos de fotoinhibición por exceso de luz. Existe una variedad de rasgos morfológicos y ecofisiológicos de las plántulas de diferentes especies, asociados tanto a la tolerancia a la sombra como a la resistencia a la fotoinhibición (véase capítulo 12). En casos de bosques maduros con sombra densa, es frecuente encontrar bancos de plántulas de diversas edades que persisten apenas sin crecer, hasta que cambian las condiciones lumínicas (generalmente por la caída de un árbol viejo) y pueden completar la regeneración.

El ambiente lumínico en el suelo del bosque, tal como lo perciben las semillas y plántulas, es muy heterogéneo en el espacio y extraordinariamente dinámico en el tiempo; esta gran heterogeneidad afecta al nicho de regeneración (Nicoira *et al.* 1999, Valladares 2004). La gestión del bos-

que influye sobre los patrones lumínicos; por ejemplo, el abandono del uso tradicional del bosque mediterráneo conduce a una gradual recuperación del dosel arbóreo, y con frecuencia a una disminución de la heterogeneidad espacial y temporal de la luz (Fig. 3.8; Valladares y Guzmán 2006).

Las variadas respuestas a la luz de las semillas y plántulas de las diferentes especies leñosas, combinadas a la heterogeneidad espacio-temporal del ambiente lumínico del bosque, permiten una gran diversificación del nicho de regeneración, en su componente relacionada con la luz. Por otra parte, es frecuente que existan respuestas contradictorias al mismo factor en diferentes fases de la regeneración (Schupp 1995, Battaglia *et al.* 2000, Marañón *et al.* 2004); por ejemplo, en el caso del pino silvestre (véase sección 2. 2) se comprobó que los micrositios expuestos son favorables para la germinación de las semillas, pero letales por la mortalidad elevada de las plántulas. El éxito del reclutamiento en cada tipo de micrositio será el producto de las probabilidades de éxito en las diferentes fases del ciclo de regeneración.

Aunque para facilitar la exposición se han tratado por separado los dos factores principales del medio abiótico que limitan la regeneración –el déficit hídrico y el lumínico–, en realidad interactúan de una forma compleja y es difícil considerar sus efectos de forma aislada (véase capítulo 12; Sack *et al.* 2003, Marañón *et al.* 2004, Quero *et al.* 2006).

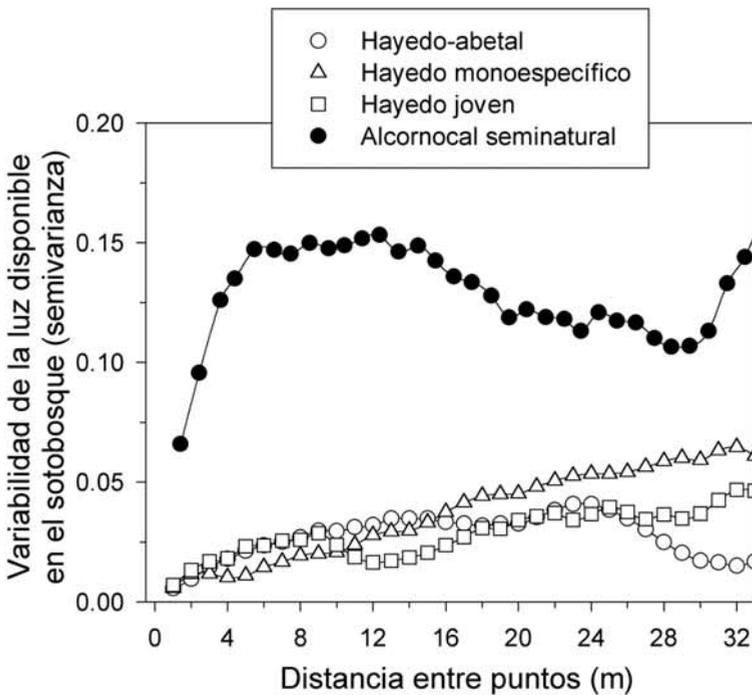


Figura 3.8. Heterogeneidad espacial de la luz directa que llega al sotobosque en tres tipos de hayedos pirenaicos, y en un alcornocal seminatural (abandonado) en el Parque Natural de los Alcornocales (Cádiz). La heterogeneidad se expresa como variabilidad en la radiación directa (semivarianza) en función de la distancia entre puntos. La radiación se estimó mediante fotografías hemisféricas tomadas cada metro y está expresada en porcentaje de la radiación máxima disponible en los claros. Cada punto es el valor medio de un mínimo de 50 medidas. La heterogeneidad lumínica del sotobosque fue mayor en el alcornocal que en cualquiera de los hayedos, como revela la mayor variabilidad en la luz disponible entre puntos tanto próximos (2-5 m) como distantes entre sí (más de 25 m). ¿Podría esta diferente heterogeneidad espacial de la luz explicar la mayor diversidad del sotobosque del alcornocal? Elaborado a partir de datos inéditos de F. Valladares, T. Marañón y M. A. Zavala.

3.3. Respuestas a otros factores abióticos

Otros factores del medio físico (además de la sequía y la sombra) también pueden ser importantes como limitadores de la regeneración en ambientes mediterráneos y sus efectos sobre las diferentes especies leñosas pueden representar variaciones en el nicho de regeneración. Las bajas temperaturas (nevadas y heladas ocasionales) causan una elevada mortalidad sobre las plántulas, impidiendo la expansión de las especies más sensibles al frío hacia las zonas más elevadas en las montañas o hacia el interior de la Península, con clima continental. Las tendencias actuales de calentamiento global están permitiendo la migración paulatina de algunas especies hacia cotas de mayor altitud; por ejemplo el pino negro en los Pirineos (véase sección 2. 1 y capítulos 14 y 15). Las temperaturas altas también pueden ser una limitación para la regeneración. Algunas plántulas más sensibles cuando están en micrositos descubiertos y expuestos al sol durante el verano pueden sufrir un calentamiento excesivo y morir; mientras que otras tienen características de protección y recuperación de los daños que les permiten sobrevivir y reclutar en sitios abiertos. Los patrones contrastados de reclutamiento en zonas abiertas frente al interior del bosque responden a efectos combinados de respuesta a sombra y sequía (como vimos anteriormente), pero también a tolerancia a las altas temperaturas (véase capítulo 12).

La escasez de agua es un limitante esencial en ambientes mediterráneos, pero también, aunque parezca paradójico, el exceso de agua puede limitar la regeneración en determinados micrositos. El encharcamiento estacional en las márgenes de ríos y arroyos, en zonas de manantiales o acumulación de aguas de escorrentía, puede inhibir la germinación de semillas y producir la mortalidad de las plántulas, impidiendo el establecimiento de numerosas especies en determinados microhábitats (proclives al encharcamiento), donde sólo se instalan aquéllas tolerantes a la anoxia radicular. En realidad el factor ecológico limitante en estos casos es la disponibilidad de oxígeno, en un suelo aireado, para las raíces y existe una variabilidad entre las especies leñosas en cuanto a su tolerancia a esta escasez de oxígeno (anoxia). En un estudio experimental de siembra con tres especies de *Quercus*, la humedad del suelo en invierno y su efecto de retraso de la emergencia fueron los mejores predictores de la probabilidad de supervivencia de las plántulas; siendo *Q. pyrenaica* la especie más sensible al encharcamiento, en comparación a *Q. suber* y *Q. canariensis* (Pérez-Ramos 2007).

La heterogeneidad en la composición química del suelo, que básicamente depende del material originario del que procede, también tiene un conocido efecto diferencial sobre el reclutamiento de las especies. Es conocida la distribución preferente de las especies de plantas en determinados tipos de suelos; por ejemplo las calcícolas en suelos calizos de pH básico, las silicícolas en suelos silíceos de pH ácido, y las halófilas en suelos salinos (véase capítulo 2). En el caso de los suelos ácidos, la disponibilidad elevada del aluminio y sus efectos tóxicos, parece ser el principal limitante para la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, de las especies más sensibles.

A escala de rodal, existe una interesante fuente de heterogeneidad química debida la composición de la hojarasca. Los árboles actúan como organismos ingenieros que bombean elementos minerales del suelo profundo y los depositan en superficie en forma de hojarasca (véase capítulo 17). Las diferentes especies de árboles y arbustos absorben y acumulan de forma diferente los elementos disponibles del suelo, y por tanto originan patrones químicos en la hojarasca y el suelo superficial, que deben influir sobre la germinación y establecimiento de las plántulas (Puerta-Piñero *et al.* 2006, Smit *et al.* 2008). Además, en las hojas de muchas especies de plantas se acumulan compuestos orgánicos, que son tóxicos para los herbívoros; al descomponerse la hojarasca son liberados y pueden inhibir la germinación de las semillas (fenómeno conocido como alelopatía).

3.4. Efectos diferenciales de los depredadores de semillas y plántulas

La depredación de semillas y plántulas se puede considerar, después de la sequía, como la principal limitación a la regeneración de las plantas leñosas en ambiente mediterráneos (véanse los capítulos 8 y 13). Como consecuencia de la actividad de los depredadores, sólo una mínima parte de las semillas sobrevive para poder germinar. Muchas especies leñosas mediterráneas presentan una regeneración muy limitada debido a estas tasas de depredación de semillas tan elevadas (Castro *et al.* 1999, 2002b, 2004b, Pulido y Díaz 2005, Díaz *et al.* 2007, Pérez Ramos 2007). Por otra parte, la acción selectiva de los depredadores entre especies y entre microhábitats, y su variabilidad en el tiempo, puede originar una diversificación en el nicho de regeneración (Pons y Pausas 2007a, 2007b).

Las semillas difieren en su capacidad de disuadir a los depredadores (por ejemplo, mediante protecciones físicas o químicas), o al menos de evitarlos (por ejemplo, con un tamaño pequeño poco rentable desde el punto de vista nutritivo), véase Díaz (1996) para una revisión. Se ha comprobado una relación inversa entre el tamaño de las semillas de encina y el porcentaje de depredación por ratones: de un conjunto de bellotas dispersadas artificialmente, las más pequeñas tuvieron mayor tasa de supervivencia (Gómez 2004a). En otro experimento, se sembraron bellotas de dos especies (*Quercus suber* y *Q. canariensis*); se encontró una depredación diferencial por ratones entre especies (mayor para el alcornoque) y entre micrositios (mayor bajo los matorrales) (Pérez-Ramos *et al.* 2004, Pérez Ramos 2007). Sin embargo, en estos experimentos habría que distinguir entre el efecto de los roedores como depredadores y como dispersantes secundarios (“roban” las semillas pero una parte de ellas no son depredadas). Las semillas mayores pueden saciar a insectos depredadores, aunque esta capacidad está limitada por compromisos entre tamaño y número de bellotas por cosecha (Bonal *et al.* 2007).

La plántula recién emergida ya no tiene la capacidad de resistencia de la semilla, pero tampoco tiene la robustez física de los árboles adultos. Durante este período vulnerable, la joven planta debe crecer rápidamente y al mismo tiempo defenderse de los depredadores; estas dos funciones requieren inversiones energéticas sobre características morfológicas contrapuestas (véase capítulo 7). La supervivencia de la plántula frente a los depredadores estará favorecida por toda una gama de protecciones físicas y químicas (por ejemplo, espinas, cutícula gruesa, compuestos tóxicos, etc.) o simplemente por su menor palatabilidad (escaso valor nutritivo). La variabilidad morfológica y química de las plántulas y brinzales de las diferentes especies leñosas, en conjunción con la diversidad de herbívoros vertebrados e invertebrados (selectivos y generalistas) y su comportamiento variable en el espacio y el tiempo, suponen una compleja red de interacciones planta-animal en el bosque, que a su vez diversifican el nicho de regeneración (véase también capítulo 13). Mediante un consumo selectivo de los brinzales, los herbívoros pueden alterar el curso de la sucesión ecológica y la composición específica de la comunidad forestal. De hecho, la fuerte presión ganadera sufrida por los sistemas forestales mediterráneos ha provocado la casi desaparición de especies caducas o semicaducas a favor de las perennifolias, como las coníferas y encinas, mucho menos palatables (Cuartas y García-González 1992). Algunas especies arbóreas, como el arce, el quejigo o el serbal, son actualmente raras en nuestros bosques fundamentalmente porque han sido y son muy consumidas por los herbívoros ungulados (véase capítulo 13).

3.5. Efectos de otros agentes bióticos

La primera condición para que comience el ciclo de regeneración de una especie leñosa en un micrositio determinado es que existan semillas disponibles. La probabilidad de que ocurra ese evento dependerá de los patrones espacio-temporales de la producción y dispersión de

semillas, que son muy variables entre especies (véase capítulo 8). Se ha estudiado con detalle el papel de las aves frugívoras y mamíferos en la diseminación espacial de las semillas de plantas con frutos, y en sus consecuencias para el reclutamiento (véanse ejemplos del *Prunus mahaleb*, *Pistacia lentiscus* y *Frangula alnus* en la sección 2); un caso especial de dispersante primario sería el arrendajo que disemina y entierra bellotas, que no siempre consume (véase sección 2. 4). También son importantes los dispersores secundarios (p. ej., los ratones) de las semillas que se dispersan por gravedad (como las de encina), porque suponen una diseminación en el espacio y un aumento en sus tasas de supervivencia al ser enterradas (véase sección 2. 4; también el caso particular del escarabajo *Thorectes lusitanicus* como enterrador de bellotas, en Pérez-Ramos *et al.* 2007). La distribución espacial de las semillas en el suelo (punto inicial de la regeneración) será función de la distribución de los árboles madres, de su producción neta de semillas (restando las que sufren depredación pre-dispersiva) y la dispersión de esas semillas (bien por el viento, por gravedad o por animales). Las preferencias alimenticias y el comportamiento de los animales dispersores tienen así un efecto importante sobre el nicho de regeneración de las diferentes especies leñosas (Pons y Pausas 2007a, 2007b).

Los efectos de las plantas adultas (árboles y arbustos) sobre las semillas y plántulas que están bajo ellas son múltiples, tanto directos como indirectos (véase capítulo 13). Los árboles, como organismos ingenieros, cambian las condiciones del medio físico y químico a su alrededor. Un efecto adverso muy importante es la intercepción de la luz, que afecta a la germinación de las semillas y reduce el crecimiento de las plántulas (véase sección 3. 2). Pero al mismo tiempo puede tener un efecto beneficioso, reduciendo las pérdidas de agua del suelo y limitando el calentamiento excesivo; si el balance neto es positivo se pueden producir fenómenos de facilitación, cuando la supervivencia y el crecimiento de las plántulas son mayores bajo arbustos y árboles. El efecto de las plantas nodriza sobre el nicho de regeneración es complejo; incluye cambios en el microclima (luz, temperatura y humedad), en la fertilidad, humedad y estructura del suelo, y en algunos casos (como los matorrales espinosos), suponen una protección contra los herbívoros. Estos fenómenos de facilitación de la regeneración por plantas adultas son muy frecuentes en los ambientes mediterráneos; por ejemplo el caso del pino silvestre en Sierra Nevada (sección 2. 2; véase también capítulo 13) o de la encina en ambientes heterogéneos (sección 2. 4).

La acumulación de la hojarasca de los árboles también produce un efecto indirecto sobre el reclutamiento. En los micrositos donde se concentra un espesor considerable de hojarasca, las semillas, especialmente las de tamaño pequeño, que germinan en superficie se encuentran con gran dificultad para que sus raicillas accedan al suelo mineral, y corren gran riesgo de morir desecadas. Sin embargo, las semillas de tamaño grande, como las de encina, pueden estar favorecidas precisamente en los microhábitats con mayor espesor de hojarasca (por ejemplo en el estudio en las Sierras Catalanas, sección 2. 3). El espesor de la hojarasca, asociado al diferente tamaño de las semillas, supone también una diversificación del nicho de regeneración.

La composición química de la hojarasca, por ejemplo el contenido en metales pesados y en sustancias alelopáticas, origina un patrón de heterogeneidad química en el suelo del bosque que condiciona la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas, de forma diferente según la especie. Esta compleja interacción planta-planta ha sido poco estudiada en bosques mediterráneos.

Los organismos patógenos que habitan el suelo, en particular bacterias y hongos, pueden causar una elevada mortalidad de plántulas, que suele depender de la densidad (mayor cuando las plántulas están aglomeradas). La heterogeneidad ambiental influye sobre las poblaciones de los patógenos y también sobre el vigor y capacidad de resistencia de las plántulas; por ejemplo, ambos factores pueden contribuir a que la mortalidad debida a patógenos sea mayor

en micrositios sombreados. La susceptibilidad a los diferentes patógenos en la fase de plántula también debe diferir entre las especies leñosas (Augspurger y Kelly 1984, Freckleton y Lewis 2006) y contribuir a la separación en el nicho de regeneración.

Las micorrizas facilitan la absorción de nutrientes minerales, en particular de fósforo, por parte de las plántulas de la mayor parte de las especies leñosas ibéricas. Existen diferentes tipos de hongos micorrícicos (por ejemplo, arbusculares, ectomicorrizas, ericáceos, etc.); su grado de infección y la eficiencia en la simbiosis difiere con la especie de planta hospedadora. La efectividad de las micorrizas, mejorando el estado nutritivo de la plántula y su supervivencia, será mayor en las condiciones de escasez de nutrientes y suelos ácidos. La heterogeneidad espacial en la fertilidad del suelo, combinada a las complejas interacciones hongo - plántula, suponen otra fuente de diversificación del nicho de regeneración (van der Heijden *et al.* 1998, Husband *et al.* 2002). Además, pueden existir conexiones entre las raíces de las plántulas y de los árboles, a través de las hifas de los hongos, que complican el entendimiento de la dinámica de las comunidades de plántulas en condiciones naturales.

3.6. Efectos de las perturbaciones

En los ecosistemas mediterráneos, el fuego es una de las perturbaciones recurrentes que han conformado la composición y estructura del bosque actual. Las altas temperaturas de los incendios matan a la mayor parte de las semillas que están en la superficie del suelo, al mismo tiempo que eliminan las plántulas y brinzales (véase capítulo 4). Las semillas que persisten largo tiempo, enterradas en el suelo (por ejemplo de cistáceas, labiadas y leguminosas), pueden ver estimulada su germinación con las altas temperaturas del fuego, emerger y beneficiarse de la abundancia de radiación (al ser eliminada la cubierta vegetal) y de nutrientes minerales (en las cenizas) del suelo (Marañón 2001). El cambio global y las tendencias futuras en la intensidad y recurrencia de los incendios, puede variar la composición de especies de los bosques y matorrales, favoreciendo las especies con síndromes de regeneración (por ejemplo, formación de bancos de semilla en el suelo) que les permita resistir este tipo de perturbaciones. Significativamente, de las seis especies de árboles y arbustos cuya regeneración ha sido revisada en la sección 2, ninguna forma bancos de semillas persistentes en el suelo, y sólo dos (la encina y el lentisco) tienen capacidad de rebrote de cepa.

Las avenidas y arroyadas producidas durante las tormentas arrastran parte del suelo incluyendo los bancos de semillas y las plántulas y brinzales (véase capítulo 11 sobre los efectos de la erosión). Por ejemplo, en los bancos de arena de las orillas de los arroyos de la Sierra del Aljibe (Cádiz), emerge una gran densidad de plántulas de *Frangula alnus*, pero que tienen poca probabilidad de éxito, ya que son eliminadas prácticamente todas durante las avenidas invernales (véase sección 2. 7). Sin embargo, las corrientes de agua también pueden actuar como un agente dispersor secundario que disemina las semillas aguas abajo.

3.7. Un nicho multidimensional

En conclusión, las componentes del nicho de regeneración son múltiples. Las semillas y plántulas de las diferentes especies leñosas ibéricas difieren en sus respuestas a la sequía estacional, a la sombra intensa, al frío y al calor extremos, al encharcamiento y a la acidez del suelo. Difieren en la susceptibilidad a ser depredadas por insectos, aves y mamíferos, y a ser infectadas por patógenos del suelo. Difieren en el tipo de hongo con el que forman micorrizas y en su grado de infección y efectividad. Difieren en la resistencia a las perturbaciones, como incendio, erosión y avenidas. Difieren en los patrones de dispersión de sus semillas, tanto primaria como secundaria. Las interacciones con las plantas adultas pueden ser positivas (facili-

tación) o negativas (competencia, alelopatía, atracción de depredadores) y difieren según la especie. En consecuencia, las diferencias entre las especies en su fase de regeneración, en este nicho multidimensional, combinada a la heterogeneidad espacial y temporal del medio, favorecen su coexistencia y el mantenimiento de la diversidad de los bosques y matorrales, a distintas escalas espaciales y temporales. En este contexto, no todas las especies coinciden geográficamente, e incluso dentro de la misma región geográfica, no todas ocupan el mismo hábitat (por ejemplo el alcornoque y la encina en la provincia de Cádiz). Por otra parte, debido a la escasa producción de semillas de muchas especies leñosas y a la limitación de la dispersión, sólo una fracción de los microhábitats adecuados potenciales está realmente ocupada en condiciones naturales, lo cual limita considerablemente las dimensiones del nicho real.

Aunque las diferentes especies leñosas muestran respuestas especie-específicas a la heterogeneidad espacial, se puede inferir que la limitación de luz, y sobre todo de agua, son los principales ejes abióticos que condicionan la regeneración de la mayoría de las especies leñosas. Por otro lado, la falta de dispersores que transporten las semillas a sitios favorables, la depredación de semillas y la herbivoría constituyen factores bióticos fundamentales que también limitan la regeneración en los ecosistemas mediterráneos.

El concepto de nicho de regeneración es una herramienta útil para explicar la dinámica de las comunidades, pero no implica la existencia de unas condiciones homogéneas y estables del sistema (tal como eran asumidas en la ecología teórica de los años 60 del siglo pasado). Tampoco supone la existencia de un bosque “clímax” en equilibrio con el clima y la geología. Las comunidades están sometidas a constantes cambios, con frecuentes perturbaciones (por ejemplo, caída de árboles y formación de claros), que mantienen un mosaico de parches en distinto estado de regeneración. Además de las diferencias en el nicho de regeneración, los procesos estocásticos pueden permitir que aquellas especies menos competitivas sean capaces de capturar algunos de los microsítios disponibles (Beckage y Clark 2003).

Los estudios coordinados, como los de la red GLOBIMED que ha permitido realizar esta síntesis, pueden impulsar un conocimiento multi-disciplinar de la regeneración de las especies leñosas ibéricas y cubrir las lagunas más evidentes.

4. Implicaciones para la gestión

La conservación de un bosque supone mantener las condiciones para que se regeneren sus poblaciones de árboles y arbustos. Cada vez es más frecuente la existencia de bosques envejecidos, con una estructura de edades donde faltan las clases más jóvenes. La identificación de los cuellos de botella que impiden la regeneración es esencial para procurar subsanarlos o en su caso para planificar programas de restauración o regeneración asistida.

El conocimiento del nicho de regeneración para las diferentes especies leñosas ayudará en la restauración y reforestación de áreas quemadas o cultivos abandonados. Por ejemplo, el estudio de los efectos de facilitación por los arbustos sobre las plántulas de pino silvestre en Sierra Nevada ha contribuido al diseño de técnicas alternativas de reforestación utilizando plantas nodrizas (Castro *et al.* 2002a, 2004b, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Por otra parte, el estudio de la respuesta de las plántulas de las diferentes especies a las condiciones de agua, luz, tipo de suelo y sus interacciones con las micorrizas, ayudará a mejorar las técnicas de reforestación. En muchas de las reforestaciones actuales se utilizan especies autóctonas de árboles y arbustos, de las que se conoce poco sobre sus requerimientos de regeneración.

En una etapa intermedia, después de cortas frecuentes y posterior abandono, se pueden encontrar encinares rebrotados de cepa, con gran densidad de ramas y bancos de plántulas,

estancados en su crecimiento. Se ha sugerido un manejo de apertura de claros y fragmentación del dosel, que permita completar el reclutamiento (Espelta *et al.* 1995). Un problema similar ocurre en muchos alcornocales, donde también se ha recomendado el aclareo del dosel para promover la regeneración (Torres 2003). Por el contrario, en las dehesas la excesiva presión ganadera y la escasez de dispersantes y matorrales nodriza impide la regeneración; se ha sugerido la inclusión de manchas de matorral en un paisaje en mosaico, establecidos mediante exclusión temporal del ganado y otros grandes herbívoros, que sirvan de protección a los brinzales y de refugio a los animales dispersantes secundarios (Pulido y Díaz 2002, Moreno y Pulido 2008, Ramírez y Díaz 2008).

Los estudios de los requerimientos para la regeneración de las diferentes especies, combinados con la información disponible sobre la heterogeneidad espacial y temporal del medio, permiten desarrollar modelos mecanicistas de la dinámica del bosque y simular escenarios de cambio global, que pueden ser utilizados por los gestores (véase capítulo 9 sobre los modelos forestales).

Agradecimientos

Los autores de este capítulo colectivo agradecen la ayuda prestada por las diversas instituciones y personas que han posibilitado la realización con éxito de los estudios reseñados y que por limitaciones de espacio no se pueden detallar. En particular, T. M., J. C. y R. Z. han sido financiados por los proyectos HETEROMED (REN2002-04041-C02), DINAMED (CGL2005-05830-C03) y M.D. por los proyectos REN2003-07048/GLO (MCYT) y 096/2002 (MMA), durante la realización de esta revisión. Las redes temáticas GLOBIMED (MCYT) y REDBOME (PAI, Junta de Andalucía) han facilitado las interacciones y la puesta en común de las experiencias para gestar este capítulo.

Bibliografía

- Augsburger, C. K. y C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings - experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- Axelrod, D. I. 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Annals of Missouri Botanical Garden* 62: 280-334.
- Battaglia, L. L., S. A. Foré y R. R. Sharitz. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology* 88: 1041-1050.
- Beckage, B. y J. S. Clark. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Blanco, E., M. A. Casado, M. Costa, R. Escribano, M. García, M. Génova, A. Gómez, F. Gómez, J. C. Moreno, C. Morla, P. Regato, y H. Sáinz. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Madrid.
- Bonal, R., A. Muñoz y M. Díaz. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21: 367-380.
- Bonal, R. y A. Muñoz. 2007. Multitrophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia* 152: 533-540.
- Brubaker, L. B. 1986. Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio* 67: 119-130.
- Caldwell, M. M. y R. W. Pearcy (editores). 1994. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and below-ground. Academic Press, San Diego, EEUU.
- Callaway, R. M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Q. lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128.
- Camarero, J. J. 1999. Growth and regeneration patterns and processes in *Pinus uncinata* Ram. treeline ecotones in the Pyrenees and in an isolated population in the Western distribution limit in Spain. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 1999a. Structure and recent recruitment at alpine forest-pasture ecotones in the Spanish central Pyrenees. *Écoscience* 6: 451-464.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 1999b. Estructura, patrón espacial y regeneración de una población de *Pinus uncinata* Ram. en su límite occidental de distribución (Castillo de Vinuesa, Soria-La Rioja). *Zubía* 17: 99-153.

- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2002. Plant species distribution across two contrasting treeline ecotones in the Spanish Pyrenees. *Plant Ecology* 162: 247-257.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic Change* 63: 181-200.
- Camarero, J. J. y E. Gutiérrez. 2007. Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian System (NE Spain). *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 210-217.
- Camarero, J. J., E. Gutiérrez y M. J. Fortin. 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management* 134: 1-16.
- Cantegrel, R. 1983. Le Pin à crochets pyrénéen: biologie, biochimie, sylviculture. *Acta Biologica Montana* 2-3: 87-330.
- Castro, J., J. M. Gómez, D. García, R. Zamora y J. A. Hódar. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests from south Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar J.A. y J. M. Gómez. 2002a. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- Castro, J., R. Zamora y J. A. Hódar. 2002b. Mechanisms blocking *Pinus sylvestris* colonization of Mediterranean mountain meadows. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2004a. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology* 92: 266-277.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004b. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- Ceballos y Fernández de Córdoba, L. y J. Ruiz de la Torre. 1979. Árboles y arbustos de la España Peninsular. ETSIM, Madrid.
- Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin y J. Hilleris-Lambers. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Cortés, P. 2003. Distribución y dinámica de un *Quercus* caducifolio (*Q. cerrioides* Willk. & Costa) y uno perennifolio (*Q. ilex* L.) en Catalunya. Análisis de la ecología de la reproducción, la respuesta de las plántulas a factores ambientales y la respuesta a las perturbaciones. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Cuatas, P. y R. García-González. 1992. *Quercus ilex* browse utilization by caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). *Vegetatio* 100: 317-330.
- Debussche, M. y P. Isenmann. 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414-426.
- Debussche, M., J. Lepart y J. Molina. 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecologica* 6: 65-80.
- Díaz, M. 1996. Food choices by seed-eating birds in relation to seed chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology* 113A: 239-246.
- Díaz, M. 2002. Elementos y procesos clave para el funcionamiento de los sistemas naturales: las medidas con significado funcional como alternativa a los indicadores clásicos. Páginas 229-264 En: L. Ramírez, coordinador. Indicadores ambientales. Situación actual y perspectivas. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Díaz, M. y C. L. Alonso. 2003. Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: density, condition, breeding, and parasites. *Ecology* 84: 2680-2691.
- Díaz, M., C.L. Alonso, L. Arroyo, R. Bonal, A. Muñoz y C. Smit. 2007. Desarrollo de un protocolo de seguimiento a largo plazo de los organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos. Páginas 29-51. En: *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2003-2006*. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Díaz, M., A. P. Møller y F. J. Pulido. 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135: 378-385.
- Díaz, M., F. J. Pulido y A. P. Møller. 2004. Herbivore effects on developmental instability and fecundity of holm oaks. *Oecologia* 139: 224-234.
- Díaz-Villa, M. D., T. Marañón, J. Arroyo y B. Garrido. 2003. Soil seed bank and floristic diversity in a forest-grassland mosaic in southern Spain. *Journal of Vegetation Science* 14: 701-709.
- Dutilleul, P. y P. Legendre. 1993. Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152-171.
- Espelta J Mª. 1996. La regeneración de bosques de encina (*Quercus ilex* L.) y pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.): Estudio experimental de la respuesta de las plántulas a la intensidad de luz y a la disponibilidad de agua. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Espelta J. Mª., P. Cortés, M. Mangirón y J. Retana. 2005. Differences in biomass partitioning, leaf nitrogen content and water use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) result in a similar performance of seedlings of two Mediterranean oaks with contrasting leaf habit. *Écoscience* 12: 447-454.

- Espelta J. M.^a, P. Cortés, R. Molowny-Horas, B. Sánchez-Humanes y J. Retana. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in Mediterranean oak forests. *Ecology* 89: 805-817.
- Espelta J. M.^a, J. Retana y A. Habrouk. 2003. Resprouting patterns after fire and response to stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two different sites. *Forest, Ecology and Management* 179: 401-414.
- Espelta J. M.^a, M. Riba y J. Retana. 1995. Patterns of seedling recruitment in West Mediterranean coppiced holm-oak (*Quercus ilex* L.) forests as influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6: 645-672
- Freckleton, R. P. y O. T. Lewis. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 2909-2916.
- Frey, W. 1983. The influence of snow on growth and survival of planted trees. *Arctic and Alpine Research* 15: 241-251.
- García, E. 2005. Efecto del manejo sobre la producción y regeneración del arbolado en dehesa de encina (*Quercus ilex* L.). Tesis doctoral. Universidad de Salamanca, Salamanca.
- García Barrón, L. 2000. Análisis de series termoplumiométricas para la elaboración de modelos climáticos en el suroeste de España. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García-Castaño, J. L. 2001. Consecuencias demográficas de la dispersión de semillas por aves y mamíferos frugívoros en la vegetación Mediterránea de montaña. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- García-Fayos, P. y M. Verdú. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19: 357-366.
- Germino, M. J., W. K. Smith y A. C. Resor. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- Gómez, J. M. 2003. Long-distance directed dispersal of *Quercus ilex* by European jay in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez, J. M. 2004a. Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution* 58: 71-80.
- Gómez, J. M. 2004b. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.
- Gómez J.M., D. García y R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez, J.M., F. Valladares y C. Puerta-Piñero. 2004. Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology* 18: 787-792.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gracia M, J. Retana y X. Picó. 2001. Seedling bank dynamics in managed holm oak (*Quercus ilex*) forests. *Annals of Forest Science* 58: 843-851
- Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Hampe, A. 2001. The role of fruit diet within a temperate breeding bird community in Southern Spain. *Bird Study* 48: 116-123.
- Hampe A. 2004. Cómo ser un relicto en el Mediterráneo: ecología de la reproducción y la regeneración de *Frangula alnus* subsp. *baetica*. Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, Sevilla.
- Hampe, A. y J. Arroyo. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107: 263-271.
- Hampe, A., J. Arroyo, P. Jordano y R. J. Petit. 2003. Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia. *Molecular Ecology* 12: 3415-3426.
- Hampe, A. y F. Bairlein. 2000. Modified dispersal-related traits in disjunct populations of *Frangula alnus* (Rhamnaceae): a result of its Quaternary distribution shifts? *Ecography* 23: 603-613.
- Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, Inglaterra.
- Hättenschwiler, S. y W. K. Smith. 1999. Seedling occurrence in alpine treeline conifers: A case study from the central Rocky Mountains, USA. *Acta Oecologica* 20: 219-224.
- Herrera, C. M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Herrera, C. M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: the missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Hulme, P. E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.

- Husband, R., E. A. Herre, S. L. Turner, R. Gallery y J. P. W. Young. 2002. Molecular diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and patterns of host association over time and space in a tropical forest. *Molecular Ecology* 11: 2669-2678.
- Hutchings, M. J., E. A. John y A. J. A. Stewart (editores). 2000. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Izhaki, I., P. B. Walton y N. Safriel. 1991. Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern mediterranean scrub. *Journal of Ecology* 79: 575-590.
- Jones, C.G., J. H. Lawton y M. Schachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid* 45: 213-231.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- Jordano, P. 1993. Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 65-84.
- Jordano, P. y J. A. Godoy. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9: 1293-1305.
- Jordano, P. y C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Jordano, P. y E. W. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano, P., R. Zamora, T. Marañón y J. Arroyo. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 11.
- Jordano, P., C. García, J. Godoy y J. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 104: 3278-3282.
- Jurena, P. N. y S. Archer. 2003. Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology* 84: 907-919.
- Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73: 1194-1208.
- Kitajima, K. y M. Fenner. 2000. Ecology of seedling regeneration. Páginas 331-359. En: M. Fenner, edit. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2ª edición. CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- Kolasa, J. y S. T. A. Pickett (editores). 1991. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Kollmann, J. 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Écoscience* 2: 213-222.
- Kollmann, J. y D. Goetze. 1997. Notes on seed traps in terrestrial plant communities. *Flora* 192: 1-10.
- Kollmann, J. y M. Pirl. 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland grassland transition. *Acta Oecologica* 16: 313-329.
- Kullman, L. 1979. Change and stability in the altitude of the birch tree-limit in the southern Swedish Scandes 1915-1975. *Acta Phytogeographica Suecica* 65: 1-121.
- Li, H. y J.F. Reynolds. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos* 73: 280-284.
- López-Soria, L. y C. Castell. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 53: 493-499.
- Marañón, T. 1999. El bosque mediterráneo. Páginas 16-50. En: V. Jurado, coordinador, *Naturaleza en Andalucía*, vol 7, El medio forestal. Ediciones Giralda, Sevilla.
- Marañón, T. 2001. Ecología del banco de semillas y dinámica de comunidades mediterráneas. Páginas 153-181. En: R. Zamora y F. I. Pugnaire, editores. *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC, AEET, Madrid.
- Marañón, T., R. Zamora, R. Villar, M. A. Zavala, J. L. Quero, I. Pérez-Ramos, I. Mendoza y J. Castro. 2004. Regeneration of tree species and restoration under constrained Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 187-196.
- Medán, D. 1994. Reproductive biology of *Frangula alnus* (Rhamnaceae) in southern Spain. *Plant Systematics and Evolution* 193: 173-186.
- Moreno, G. y F.J. Pulido 2008. The functioning, management and persistence of dehesas. En: A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam y M.R. Mosquera-Losada, editores. *Agroforestry in Europe*. Springer, Berlin (en prensa).
- Muller-Landau, H. C., S. J. Wright, O. Calderón, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from a tropical forest. Páginas 35-53. En: D. J. Levey, W. R. Silva y M. Galetti, edits. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Inglaterra.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nicotra, A.B., R. L. Chazdon y S. V. B. Iriarte. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Pacala, S. W., C. D. Canham, J. Saponara, J. A. Silander, R. K. Kobe y E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.

- Payette, S. y L. Filion. 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 241-251.
- Pérez-Cueva, A. J. 1994. Atlas Climàtic de la Comunitat Valenciana. Conselleria d'Obres Públiques, Urbanisme i Transports, Valencia.
- Pérez Ramos, I. M. 2007. Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. Tesis Doctoral, Universidad de Sevilla.
- Pérez-Ramos, I. M., M. T. Domínguez y T. Marañón. 2004. Depredación de semillas de alcornoque (*Quercus suber*) y quejigo (*Q. canariensis*): una aproximación experimental. *Boletín de la Sociedad Gaditana de Historia Natural* 4: 177-182.
- Pérez-Ramos, I. M., T. Marañón, J. M. Lobo y J. R. Verdú. 2007. Acorn removal and dispersal by the dung beetle *Thorectes lusitanicus*: ecological implications. *Ecological Entomology* 32: 349-356.
- Pons, J. y J. G. Pausas. 2007a. Rodent acorn selection in a Mediterranean landscape. *Ecological Research* 22: 535-541.
- Pons, J. y J. G. Pausas. 2007b. Not only size matters: Acorn selection by the European jay (*Garrulus glandarius*). *Acta Oecologica* 31: 353-360.
- Puerta-Piñero, C., J. M. Gómez y F. Valladares. 2007. Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecology and Management* 242: 462-469.
- Puerta-Piñero, C., J. M. Gómez y R. Zamora. 2006. Species-specific effects on topsoil development affect *Quercus ilex* seedling performance. *Acta Oecologica* 29: 65-71.
- Puig J. N. 1982. Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne: contribution a l'étude de la régénération en forêt d'Osséja. Tesis Doctoral, Universidad Paul Sabatier, Toulouse, Francia.
- Pulido, F. J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de los bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.
- Pulido, F. J. y M. Díaz. 2002. Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. Páginas 39-62. En: F. J. Pulido, P. Campos y G. Montero, coordinadores. La gestión forestal de las dehesas. IPROCOR, Mérida.
- Pulido, F. J. y M. Díaz. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *ÉcoScience* 12: 92-102.
- Pulido, F. J., M. Díaz y S. J. Hidalgo. 2001. Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- Pywell, R. F., J. M. Bullock, D. B. Roy, L. Warman, K. J. Walker y P. Rothery. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40: 65-77.
- Quero, J. L., R. Villar, T. Marañón y R. Zamora. 2006. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: physiological and structural leaf responses. *New Phytologist* 170: 819-834.
- Ramírez, J. A. y M. Díaz. 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management* 255: 1976-1983.
- Rejmánek, M. y D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Retana J., J. M^a. Espelta, M. Gracia y M. Riba. 1999. Seedling recruitment in holm-oak forests. Páginas 89-103. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Rey, P. J. y J. M. Alcántara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88: 622-633.
- Rodà, F., J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (eds.). 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Sack, L., P. J. Grubb y T. Marañón. 2003. The functional morphology of juvenile plants tolerant of strong summer drought in shaded forest understories in southern Spain. *Plant Ecology* 168: 139-163.
- Salvador, R. y F. Lloret. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. *Orsis* 10: 25-34.
- Santos, T. y J. L. Tellería. 1997. Vertebrate predation on Holm oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Schemske, D.W., B. C. Husband, M. H. Ruckelshaus, C. Goodwillie, I. M. Parker y J. G. Bishop. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality, and the effectiveness of seed dispersal by animals. Páginas 15-29. En: T. H. Fleming y A. Estrada, editores. *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holanda.
- 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 M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Siscart, D., V. Diego y F. Lloret. 1999. Acorn ecology. Páginas 75-86. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.

- Smit, C., J. den Ouden y M. Díaz. 2008. Facilitation of Holm oak recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19: 193-200.
- Terradas J. 1999. Holm oak and holm oak forests: An introduction. Páginas 3-13. En: F. Rodà, J. Retana, C. A. García y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Tilman, D. y P. Kareiva (editores). 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, EEUU.
- Torres, E. 2003. Experiencias sobre regeneración natural de alcornoque (*Quercus suber* L.). *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 15: 37-47.
- Tranquillini, W. 1979. *Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps*. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Troumbis, A. Y. 1991. Zoochory and seed bank persistence in mediterranean type shrublands. Páginas 287-293. *Proceedings of the Sixth International Conference on Mediterranean Climate Ecosystems*, Maléme (Creta), Grecia.
- Turner, M. G., R. H. Gardner y R. V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag, Nueva York, EEUU.
- Valladares, F. 2004. El ambiente lumínico de los sotobosques ibéricos. *Quercus* 215: 28-34.
- Valladares, F. y B. Guzmán. 2006. Canopy structure and spatial heterogeneity of understory light abandoned holm oak woodlands. *Annals of Forest Science* 63: 1-13.
- van der Heijden, M. G. A., J. N. Klironomos, M. Ursic, P. Moutoglis, R. Streitwolf-Engel, T. Boller, A. Wiemken e I. R. Sanders. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Verdú, M. 2000. Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *Journal of Vegetation Science* 11: 265-268.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1994. Correlations between the abundances of fruits and frugivorous birds: the effect of temporal autocorrelation. *Acta Oecologica* 15: 791-796.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1995. Dispersión y predación predispersiva de semillas en *Pistacia lentiscus*. *Studia Oecologica* 12: 169-178.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996a. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecologica* 17: 379-391.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996b. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275-280.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 134-141.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 2002. Ecología reproductiva de *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): un anacronismo evolutivo en el matorral mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 57-65
- VVAA, 2000. Lista Roja de la Flora Vascular Española (valoración según categorías UICN). *Conservación Vegetal*, 6 (extra): 11-38.
- Wang, B. y T. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Wiens, J. A. 2000. Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. Páginas 9-31. En: M. J. Hutchings, E. A. John y A. J. A. Stewart, editores. *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell, Oxford, Inglaterra.
- Wunderle, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.
- Zavala M. A., J. M^a. Espelta y J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak - Aleppo pine forests. *The Botanical Review* 66: 119-149.

CAPÍTULO 4

Régimen de incendios y regeneración

Francisco Lloret

Resumen. *Régimen de incendios y regeneración.* El régimen de incendios en los ecosistemas mediterráneos está determinado por las características del clima y de la vegetación, la cual constituye un combustible altamente inflamable. La actividad humana incide en este régimen incrementando las igniciones, o suprimiendo los fuegos. Además, los cambios de uso en el territorio han favorecido la acumulación de combustible. Simultáneamente se está detectando un cambio climático que conduce a un aumento de los periodos con altas temperaturas y humedad relativa baja. La vegetación mediterránea tiene capacidad para regenerarse después de los incendios, puesto que la mayoría de las especies pueden rebrotar o germinar después del fuego. Estos dos síndromes (rebrotador y germinador) están asociados a otras propiedades funcionales de las especies, como la utilización y almacenamiento de agua y nutrientes. Así mismo, estos dos tipos de especies presentan diferencias en los atributos de sus ciclos vitales. Todo ello determinaría un rol diferente en la sucesión post-incendio, con un paulatino incremento de las especies rebrotadoras en estadios sucesionales avanzados. Sin embargo, la coexistencia de ambos síndromes en muchas comunidades refleja la complejidad de la interacción entre estas especies y un régimen de perturbaciones en constante cambio. Además, diferentes estudios demuestran que esta capacidad de regeneración está limitada y depende de las características del medio, y del propio régimen de incendios: la recurrencia, la intensidad y el momento (estacionalidad) de los incendios. En consecuencia, se pueden producir cambios profundos en las comunidades que afectan a las especies dominantes y a las propiedades estructurales y funcionales de los ecosistemas. En un contexto de cambio global, los incendios forestales pueden actuar como agentes desencadenantes de profundas y rápidas transformaciones en el paisaje y en las formaciones vegetales dominantes. La gestión de los bosques en relación al fuego debe basarse en el conocimiento del papel de esta perturbación en los ecosistemas mediterráneos. Sin menoscabar la importancia de las actuaciones para salvaguardar las vidas y las propiedades, las prácticas generalizadas de reducción de combustible y de extinción de incendios deben evaluar sus efectos a escalas espaciales y temporales que van más allá de un único episodio de fuego.

Summary. *Fire regime and regeneration.* Fire regime in Mediterranean-type ecosystems is determined by climate and vegetation features, which produces an highly flammable fuel. Human activity modifies fire regime by increasing the number of ignition sources and by suppressing wildfires. Land use changes have also promoted fuel loading in old cultivated areas. Climate change trends lead to more frequent episodes of high temperature and low air relative humidity. Mediterranean vegetation is able to regenerate

after wildfires by resprouting of surviving organs, or by post-fire seed germination. These syndromes (resprouter and seeder) are linked to life-history traits, and to other functional attributes, such as water and nutrient use and storage. Therefore, an increase of resprouters is expected in later successional stages, while seeders would be more abundant in earlier stages. However, both kind of syndromes often coexist, showing the complex interactions between these species and fire regime. Several studies show that post-fire regeneration is limited by environment constraints and by the characteristics of the fire regime: fire recurrence, intensity, and season. Thus, fire may promote important changes on the dominant species, and on the functional and structural properties of the ecosystems. Under a global change scenario, wildfires may cause sudden shifts on landscape and plant community levels. Fire management must integrate the scientific knowledge about the role of fire on Mediterranean ecosystems. Particularly, fuel reduction and fire suppression policies at regional level should evaluate their effects at wider spatial and temporal scales than those resulting from a single fire events.

1. Introducción

Los incendios forestales se consideran uno de los principales problemas de los bosques mediterráneos, incluyendo matorrales. Desde finales del siglo XX su impacto ha sido particularmente dramático en la península ibérica y en toda la cuenca mediterránea. Sin duda, su efecto más traumático es la pérdida de vidas humanas y de propiedades. También hay que considerar el coste económico de la prevención y extinción. Desde el punto de vista ambiental, los incendios representan una destrucción de los bosques y matorrales y una liberación a la atmósfera de una parte del carbón y de los nutrientes acumulados previamente en el ecosistema. También tienen importantes efectos en la fauna, ya sea porque sus poblaciones se ven directamente afectadas, o porque deben ajustarse a un nuevo escenario de disponibilidad de recursos y de actividad de los depredadores.

No hay duda de la trascendencia de los incendios forestales como agente en los cambios globales que afectan actualmente a la biosfera. Los incendios se ven afectados o por las condiciones climáticas cambiantes, y por las profundas transformaciones que se están produciendo en el territorio. La ecología analiza la naturaleza del fenómeno, estableciendo sus causas y estimando sus consecuencias para los ecosistemas. De esta forma se pueden proporcionar elementos de juicio para una gestión responsable en un contexto de cambio global. Este será el desarrollo del presente capítulo, en el que nos centraremos básicamente en el componente vegetal de los bosques y matorrales mediterráneos de la península ibérica.

Los incendios representan desde el punto de vista ecológico una perturbación o disturbio, es decir, una pérdida de individuos o biomasa que se produce de forma súbita. Un componente importante de las perturbaciones es la liberación de recursos. Entre ellos, el más evidente es la liberación del espacio físico. De esta forma se establecen nuevas relaciones entre los organismos que sobreviven o que acceden al área perturbada. Después de la perturbación se produce un proceso de recuperación del ecosistema, el cual se mide en términos de resiliencia o velocidad a la que el ecosistema alcanza los parámetros anteriores a la perturbación. Esta recuperación comporta el retorno más o menos rápido a un sistema similar al previo a la perturbación. Alternativamente, puede aparecer una comunidad diferente que, a través de un proceso sucesional, puede confluir con el tiempo en una comunidad como la existente antes de la perturbación. Es evidente la naturaleza estocástica de las perturbaciones, dado su carácter histórico y discreto. Ello quiere decir que las perturbaciones pueden repetirse en el tiempo y en el espacio con una cierta cadencia. Esta idea es particularmente valiosa para superar la simplificación de considerar la perturbación como un fenómeno aislado.

El concepto de régimen de perturbaciones se refiere a la caracterización de las perturbaciones que afectan a un espacio determinado a lo largo del tiempo. Incluye parámetros como la intensidad, severidad, extensión, frecuencia, el periodo de recurrencia y la estacionalidad (ver cuadro 4.1.).

CUADRO 4.1.

Parámetros del régimen de incendios

La *intensidad* mide la magnitud física de la perturbación –por ejemplo, las temperaturas alcanzadas en el incendio–; la *severidad* mide el grado de afectación de la perturbación en los organismos o en las propiedades del sistema –por ejemplo porcentaje de árboles muertos por el fuego–; la *extensión* hace referencia a la superficie afectada; la frecuencia corresponde al número de perturbaciones que se producen en un área concreta a lo largo de un período de tiempo determinado; el periodo de recurrencia corresponde al tiempo necesario para que un área vuelva a ser afectada por el mismo tipo de perturbación; y la *estacionalidad* es época del año en que se producen las perturbaciones.

Si bien en un principio podría atribuirse la causa de las perturbaciones a fenómenos externos, a menudo su origen tiene bastante que ver con la propia dinámica del sistema. Se puede pensar que el rayo o la cerilla que inicia una ignición son hechos fortuitos extraños a la vida del bosque. Sin embargo, la presencia de la cerilla está condicionada por el uso social y económico del bosque, y el éxito posterior de la ignición dependerá del combustible que se haya acumulado a lo largo del tiempo. Estas consideraciones han llevado a los ecólogos a incluir el régimen de perturbaciones en la dinámica de los ecosistemas. Es decir, a no ver las perturbaciones como un agente ajeno al sistema, sino como uno de sus componentes. La actividad humana modifica el régimen de perturbaciones, aumentando o disminuyendo su intensidad, extensión, frecuencia y estacionalidad. Esta idea se aplica particularmente en el caso de los incendios que afectan a nuestros bosques.

Los incendios forestales suelen percibirse como una pérdida de patrimonio forestal y natural. Esta percepción del efecto destructor del fuego en los bosques y la necesidad de protegerlos ya promovió a principios del siglo XX la promulgación de ordenanzas específicas de lo que hoy llamaríamos lucha contra el fuego. Sin embargo, el fuego ha sido utilizado tradicionalmente como una herramienta para favorecer las prácticas agrícolas y ganaderas, aun a costa de la destrucción de los bosques. Esta dialéctica entre la conservación de las masas forestales y su degradación tiene una larga tradición entre los naturalistas españoles desde Cavanilles en el siglo XVIII. Ha sido tan importante que, hasta la segunda mitad del siglo XX, los incendios forestales fueron considerados por los naturalistas como un instrumento de la destrucción forestal promovida por el hombre. En otras palabras, el principal problema de las comunidades vegetales se asociaba a una degradación, que era el resultado de la actividad humana sobreexplotadora. El fuego, junto a las talas y el pastoreo eran los principales agentes de esta degradación.

La visión del fuego como un componente de los ecosistemas naturales es relativamente reciente y coincide con el estudio de los mecanismos de regeneración de la vegetación. En la década de 1970 se desarrolló una intensa actividad investigadora de los ecólogos californianos entorno a las peculiaridades de la sucesión vegetal post-incendio en el chaparral (matorral mediterráneo de California). Las observaciones de campo indicaban que estos sistemas eran altamente resilientes, es decir que recuperaban su estructura y composición de especies con relativa rapidez. A esta rapidez contribuían una serie de mecanismos de regeneración como son la capacidad de rebrotar o de germinar después del fuego. Pronto este paradigma se extendió al resto de las regiones con clima

mediterráneo y los efectos del fuego sobre el ecosistema pasaron a ser estudiados de una forma determinista, a menudo basada en datos experimentales. Esta aproximación ha permitido adquirir un importante bagaje de conocimientos sobre los factores que determinan la recuperación de la vegetación. De ello trataremos en los apartados siguientes de este capítulo. En primer lugar, se ha confirmado la capacidad resiliente de las comunidades vegetales. Este hecho ha tenido notables repercusiones en la percepción que tienen los gestores y naturalistas, puesto que el fuego ha pasado de ser una tragedia irreversible a un proceso natural del que la naturaleza se recupera. Este conocimiento ha proporcionado las bases para el desarrollo de técnicas que permiten mejorar los procesos de regeneración. Al conocer los factores que determinan el inicio y la propagación del fuego se han propuesto modelos explicativos de las pautas del régimen de incendios. A partir de esta información, se están desarrollando modelos que simulan su comportamiento.

Sin embargo, el estudio de los factores que determinan la respuesta regenerativa ha puesto también de relieve la existencia de límites en la capacidad de resiliencia. Estos límites están asociados a las características del régimen de incendios, del entorno físico y biológico, así como de las prácticas de manejo. En particular, el fuego no puede considerarse únicamente como un fenómeno natural. El régimen actual de incendios está determinado en gran medida por factores sociales que trascienden la anécdota de quién prende la cerilla, y que se remontan a las profundas transformaciones sociales que ha experimentado el territorio en el último siglo. Se ha evidenciado la necesidad de estudiar el fenómeno de los incendios forestales ampliando las escalas de observación, desde la del individuo o la parcela hasta la escala regional, y desde el incendio aislado a la secuencia de episodios de fuego y periodos entre incendios. Así, por ejemplo, se puede establecer que la probabilidad de un incendio en una parcela determinada depende del combustible que se va acumulando desde el último incendio, pero también del estado del combustible en las parcelas adyacentes, desde las cuales el fuego se podría propagar.

Esta ampliación de la escala considerada no termina en un nivel regional o de paisaje, sino que alcanza toda la biosfera. Existe un importante debate sobre el papel de los incendios en el balance global de carbono. Frente al incremento de carbono en la atmósfera debido a las emisiones de origen humano y sus repercusiones en el clima, es importante conocer el papel de los ecosistemas terrestres como secuestradores de este carbono. En ciertas regiones, como en el norte de América, las políticas de supresión del fuego han incrementado las superficies forestales, a costa de aumentar el riesgo de incendios catastróficos y de modificar la composición de especies capaces de rehacer las comunidades después del fuego. En nuestro entorno existe también un aumento de la superficie forestal, principalmente como consecuencia del abandono de prácticas agrícolas. Sin embargo, esta acumulación de carbono en los bosques podría verse contrarrestada por su liberación a la atmósfera durante los incendios. Estudiar las consecuencias de las políticas forestales y de supresión del fuego a escala planetaria sigue siendo un reto en un escenario de cambio global.

2. Características de los incendios

2.1. Origen y propagación de los incendios

El fuego es una perturbación común en diferentes ecosistemas, como los bosques boreales, las sabanas africanas, las praderas templadas y los bosques y matorrales mediterráneos. En el caso de la vegetación mediterránea, diferentes causas contribuyen a la frecuencia de los incendios. El fuego necesita de tres elementos: oxígeno, combustible y una fuente de ignición. Si dejamos a un lado el oxígeno, omnipresente en la atmósfera, las características del combustible explican en gran medida la existencia de incendios en las regiones mediterráneas. Si

el contenido en humedad del combustible es elevado, una parte importante del calor de la combustión se destina a evaporar este agua; por tanto, un combustible seco arderá mejor. Una elevada relación superficie/volumen facilita la desecación y aumenta el contacto entre el combustible y el oxígeno del aire, favoreciendo la combustión. Una de las características de los ecosistemas mediterráneos es precisamente la acumulación en la planta y en el suelo de una importante fracción de biomasa muerta (ramas, brotes y hojas). A ello contribuyen las bajas tasas de descomposición debida a la escasez del agua en una gran parte del ciclo anual. Además, son frecuentes las formas de crecimiento con espinas, con numerosos tallos finos y hojas pequeñas, a menudo aciculares. Todo ello contribuye a aumentar la relación superficie/volumen. Además, las especies mediterráneas son ricas en compuestos orgánicos volátiles, que son altamente inflamables. Debido a sus características volátiles pasan fácilmente a la atmósfera, donde rápidamente se inflaman en la proximidad de una fuente calor. Son en gran medida los responsables de la visualización del fuego en forma de llama y los podríamos considerar los principales propagadores del fuego, fácilmente impelidos por el viento.

El clima mediterráneo presenta una marcada estacionalidad, con un periodo estival en el que coinciden altas temperaturas y humedad relativa del aire bajas. En estos periodos, el combustible alcanza valores mínimos de contenido de humedad. Se ha comprobado que la disminución progresiva de la humedad de la fracción fina del combustible vivo a lo largo del verano es un buen indicador del riesgo de incendio (Viegas *et al.* 2001). A su vez, las altas temperaturas también incrementan enormemente las probabilidades de ignición y propagación. Si a esta combinación de factores climáticos añadimos los episodios de vientos secos y cálidos propios de estas regiones climáticas, tenemos un escenario apropiado para los incendios catastróficos que queman decenas de miles de hectáreas (Figura 4.1.). En Cataluña es fácil observar que las dos áreas con una mayor frecuencia de incendios –el cabo de Creus y la sierra de Tivissa– corresponden a zonas con importantes vientos dominantes (Salvador *et al.* 2000).

Estas causas físicas explican que los ecosistemas forestales de una gran parte de la península ibérica sean claramente susceptibles de incendiarse, particularmente durante el periodo estival. De hecho no hace falta insistir en este fenómeno, y es bien conocido el elevado número

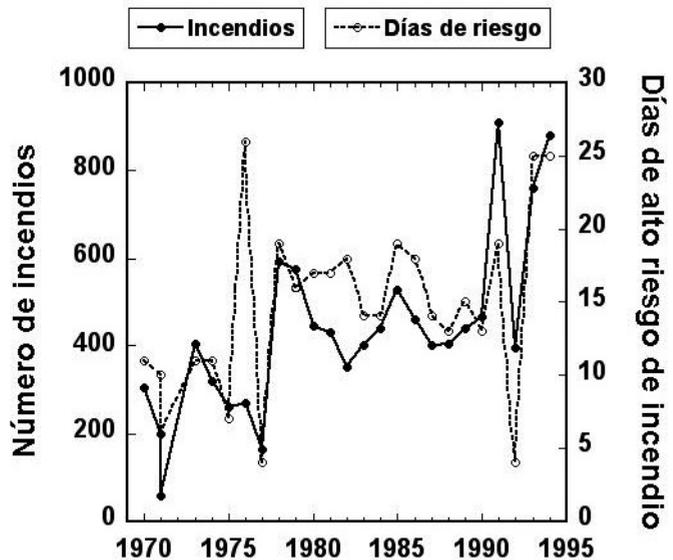


Figura 4.1. Número de incendios en las provincias de Barcelona, Tarragona, Castellón y Valencia durante los meses de Junio a Septiembre de 1970 a 1994, y número de días de alto riesgo de incendios por causas climáticas (según el modelo desarrollado por ICONA basado en valores de baja humedad relativa y alta temperatura) (Modificado de Piñol *et al.* 1998).

ro de incendios y de superficie quemada en los últimos años, así como la gran cantidad de recursos invertidos en prevención y extinción (Vélez 1990). El interés aumenta cuando intentamos analizar las tendencias de aumento o disminución de los incendios en los últimos años y sus causas. Estas tendencias han sido ampliamente valoradas para el periodo reciente a partir de registros administrativos de incendios o mediante técnicas alternativas de detección de incendios a partir de sensores remotos (Moreno *et al.* 1998; Terradas *et al.* 1998; Díaz-Delgado *et al.* b). Los resultados son concluyentes en el sentido de un incremento del número y de la extensión de los incendios, si bien se observa a una estabilización en los últimos años. Una gran parte de los incendios, sin embargo, son de pequeña superficie, mientras que un número muy pequeño acapara la mayor parte de la superficie quemada. No hay duda que a este patrón contribuye la eficiencia en la extinción de los incendios en sus fases iniciales de desarrollo. Sin ser un fenómeno extraño a otras regiones, esta distribución fuertemente sesgada de la distribución de tamaños de las superficies quemada ha llevado a un dramático interés por los incendios de grandes dimensiones: sus causas, sus consecuencias y la manera de afrontarlos.

2.2. Régimen de incendios y acción antrópica

El primer paso en el análisis de los patrones actuales del régimen de incendios es encontrar un referente de lo que esperaríamos en condiciones naturales. Ya hemos mencionado que existen suficientes razones para esperar que el fuego sea un proceso natural en ecosistemas mediterráneos. Es así en las diferentes regiones del mundo con clima mediterráneo: Cuenca Mediterránea, California, Sudáfrica, Chile central y Australia sudoccidental. Sin embargo, el régimen de incendios histórico no es idéntico en todas estas regiones. Mientras que en California, Sudáfrica y Australia existen evidencias de una elevada frecuencia de incendios por causas naturales (tormentas eléctricas), en Chile y la Cuenca Mediterránea el factor humano tendría una mayor responsabilidad. Los registros de cenizas obtenidos en sondeos paleobotánicos aportan una valiosa información sobre el régimen histórico de incendios. A pesar de la escasez de datos, los sondeos procedentes de la franja costera mediterránea de la península ibérica muestran que los incendios estaban presentes en periodos anteriores a la romanización (Riera-Mora y Esteban-Amat 1994; Carrión y Van Geel 1999). Sin embargo, en la alta edad media aparece un pico de actividad de incendios, coincidiendo con una expansión de la actividad ganadera y con una época de conflictos en la frontera cristiano-musulmana. Sin embargo, el mayor registro de incendios aparece durante el siglo XX, cuyas causas analizaremos seguidamente. En cualquier caso, baste resaltar las dificultades de establecer cuál sería el régimen natural de incendios en la cuenca mediterránea, a diferencia de las estimaciones habituales de California, Sudáfrica o Australia. La historia del fuego ha interactuado tan estrechamente con la transformación de las comunidades vegetales y las sociedades humanas que una discusión sobre lo que sería un régimen natural de incendios parece un ejercicio bastante estéril.

Si analizamos las causas que han conducido a la proliferación de los incendios desde las últimas décadas del siglo XX, vemos que éstas son complejas e interactúan entre sí. Ya hemos mencionado la predisposición de la vegetación mediterránea a quemarse debido a sus características estructurales y al clima predominante. Ambos factores de riesgo –clima y combustible– se han exacerbado durante el siglo XX. Los registros climáticos demuestran que las temperaturas medias anuales se han incrementado. Pero más significativo aún es el hecho que el número de días con condiciones climáticas extremas de alto riesgo de incendios –altas temperaturas y baja humedad del aire– también ha aumentado (Figura 4.1.) (Piñol *et al.* 1998). Cuando se analiza el patrón temporal de la incidencia de los incendios forestales, se constata que los incendios

son un fenómeno contagioso en el tiempo. Es decir, que la mayor parte de ellos se producen en unos pocos días con condiciones meteorológicas particularmente adversas. El gran número de focos en esos días ocasiona que los servicios de extinción queden saturados, y que alguno de esos incendios se extienda sin control quemando miles de hectáreas. Por tanto, el análisis de las pautas temporales del régimen de perturbaciones gana en eficacia si considera los valores climáticos diarios y no únicamente las medias anuales. Cuando se hace así, se observa que la tendencia climática es al aumento del riesgo de incendio. Otra pauta temporal que se ha podido establecer para el este peninsular es que hay una fuerte relación entre la precipitación, tanto anual como estival, y la superficie quemada dos años después, sugiriendo que años con lluvias elevadas incrementan el combustible que quemará dos años después (Pausas 2004).

Los factores sociales son tan importantes como los naturales para poder comprender el régimen de incendios actual en la península ibérica. En primer lugar encontramos las actuaciones deliberadas o accidentales que provocan igniciones. Las causas son múltiples (Vélez 1990). Entre las causas deliberadas encontramos reconversiones urbanísticas, creación o mantenimiento de pastos y áreas de caza, y patologías psicológicas incendiarias. Entre las no deliberadas son frecuentes las negligencias o accidentes en las actividades agrícolas, recreativas, industriales, de transporte y vertederos. A pesar de que se ha insistido bastante en la responsabilidad de la población urbana en las causas de los incendios, se puede constatar el peso importante que siguen teniendo las prácticas agrícolas, ganaderas y cinegéticas. Hay que hacer notar que las causas naturales de ignición, principalmente por rayos, representan un porcentaje pequeño en comparación a otras regiones mediterráneas y, aunque varían mucho de un año a otro y entre áreas geográficas, en general no superan el 10% de las igniciones.

Esta multiplicidad de causas de ignición refleja un elemento clave para comprender el fenómeno: la gran transformación de la sociedad a lo largo del siglo XX que ha llevado a una gran parte de la población a trasladarse del medio rural al urbano. Este fenómeno ha provocado una profunda modificación del medio rural. En muchas zonas se ha producido un abandono de las prácticas agrícolas y ganaderas y una acumulación de combustible como resultado de los procesos de sucesión secundaria. No hay duda de que esta acumulación de combustible provoca más probabilidades de ignición, más facilidades para la propagación y altas intensidades del fuego (Figura 4.2.). Así mismo, el abandono del medio rural podría haber disminuido la capacidad de actuación rápida y eficaz en los instantes iniciales del fuego. Sin embargo, no es fácil comprobar si este efecto está compensado por la mayor accesibilidad de los medios especializados de extinción actuales. A menudo se dice que los incendios se producen como consecuencia de que los bosques están descuidados o mal gestionados. La realidad es que sencillamente tienen un valor productivo insignificante en el mercado actual. Es difícil imaginar que un propietario invierta en algo que no produce beneficio. Por otro lado, comparar la situación actual con la pasada no ayuda demasiado porque las referencias que tenemos de muchas de estas masas forestales a principios del siglo XX reflejan una situación de sobreexplotación de los recursos vegetales y edáficos que difícilmente sería defendible hoy en día.

El incremento de incendios que vemos actualmente forma parte de una secuencia lógica. La vegetación se recupera tras el uso intensivo del territorio que había realizado el hombre a través de las actividades agrícolas y ganaderas. Esta recuperación implica la colonización y desarrollo de la vegetación y, en consecuencia, una acumulación de combustible. En un contexto natural y social de alta probabilidad de ignición y propagación, al que no es ajeno el cambio climático influido por la actividad humana, este combustible acumulado determina que se produz-

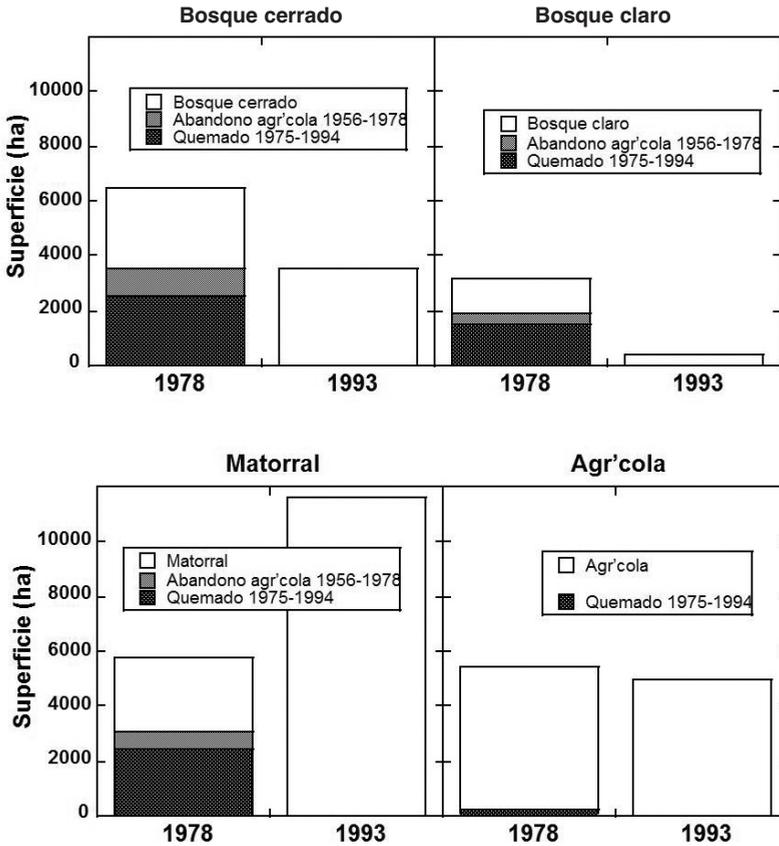


Figura 4.2. Cambios en la superficie forestal y agrícola del municipio de Tivissa (Tarragona) en el periodo 1978-1993. Para cada tipo de superficie, se indica el área incendiada en el periodo 1975-1994, y el área que correspondía a un uso agrícola en 1956. (Modificado de Lloret *et al.* 2002).

ca el incendio. Por último, se inicia de nuevo el proceso de recuperación de la vegetación. Aunque somos capaces de reconocer los principales mecanismos de este proceso, el problema sigue siendo identificar los efectos indeseables de los incendios forestales de cara a los intereses de la sociedad en cada zona concreta: protección de la naturaleza, esparcimiento, explotación, etc. A partir del conocimiento de estos mecanismos deberíamos ser capaces de establecer prácticas de gestión que minimicen dichos efectos indeseables.

Finalmente, la propia estrategia de extinción de incendios promueve el mantenimiento del combustible acumulado. De esta forma, los incendios venideros pueden alcanzar mayor intensidad y unas probabilidades más altas de escapar al control, con consecuencias catastróficas. El efecto de las políticas de lucha contra el fuego en el régimen de incendios es un tema central de debate en el modelo de gestión del fuego y será tratado en la última sección del capítulo.

En conclusión podemos decir que el conjunto de estos factores bióticos, abióticos y sociales determina una pauta contagiosa de los incendios en el espacio y tiempo, así como una fuerte asimetría en la distribución de frecuencia de sus tamaños –pocos incendios contabilizan la mayor parte de la superficie quemada– (Moreno *et al.* 1998, Díaz-Delgado *et al.* 2004a). Esta asimetría de tamaños refleja la combinación de múltiples factores: acumulación de combustible,

condiciones climáticas extremas, multiplicidad de focos y saturación de los servicios de extinción. Las condiciones meteorológicas no son idénticas a lo largo del tiempo, provocando una mayor abundancia de incendios en determinados años. Además, los incendios tienden a concentrarse en aquellas áreas donde los factores sociales –frecuentación, pastoreo– favorecen las igniciones, en áreas donde se ha acumulado el combustible y en áreas en las que las condiciones meteorológicas –ausencia de precipitaciones, altas temperaturas, vientos fuertes– y topográficas –zonas de montaña– son particularmente apropiadas para la ignición y la propagación (Vázquez & Moreno 2001; Díaz-Delgado *et al.* 2004a). En estas zonas se produce una alta frecuencia de incendios y un periodo de recurrencia corto, es decir una repetición de incendios en el mismo punto en períodos muy cortos de tiempo. Como veremos posteriormente, esta elevada recurrencia puede comportar importantes problemas en la regeneración de la vegetación.

2.3. Efectos de los incendios en las propiedades del suelo

En un balance global del ecosistema, los incendios causan una pérdida de nutrientes por volatilización durante la combustión, por erosión, o por lixiviación posterior. Por tanto, es importante tener una idea de la magnitud de estas pérdidas y sus posibles consecuencias para el ecosistema a medio o largo plazo. En conjunto, los efectos de los incendios en el suelo se traducen en un incremento de los recursos inmediatamente después del fuego. Sin embargo, si la frecuencia de incendios es elevada, a largo plazo se pueden producir pérdidas significativas que pueden afectar a la vegetación. Marcos *et al.* (1995) han observado que comunidades sometidas a un régimen de incendios frecuente, y dominadas por un matorral de *Chamaespartium tridentatum*, experimentaban mayores pérdidas de nutrientes debidas al fuego, que comunidades dominadas por *Quercus pyrenaica* con una recurrencia de incendios menor.

Como hemos comentado anteriormente, los fuegos causan un efecto fertilizador como consecuencia de la deposición de nutrientes en las cenizas. Se trata de nutrientes que se habrían acumulado en la parte aérea leñosa de las plantas. Las cenizas son particularmente ricas en calcio y magnesio y producen un efecto alcalinizador que tendrá consecuencias más notables en suelos desarrollados sobre sustratos ácidos. El incremento del nitrógeno mineral en el suelo depende de la severidad del fuego; es decir, de las temperaturas alcanzadas y de la biomasa quemada (Romanyà *et al.* 2001). Aunque sus formas móviles, como el nitrato, pueden ser lixiviadas poco después del fuego, el nitrógeno es abundante en el suelo y no parece que pueda verse disminuido a niveles que puedan limitar el crecimiento de la vegetación bajo el régimen de incendios actual. El fósforo puede presentar más problemas. La concentración de fósforo también aumenta como consecuencia de su deposición con las cenizas, aunque este fósforo puede quedar inmovilizado a corto plazo en sustratos carbonatados, a la vez que las fuentes asimilables procedentes de la materia orgánica se ven profundamente afectadas (Ferran *et al.* 1991).

El fuego también causa pérdidas en el mantillo y en los horizontes orgánicos del suelo por combustión parcial o total de la materia orgánica (Ferran *et al.* 1991; Ferran y Vallejo 1992). Estas pérdidas se acumulan con la repetición frecuente de incendios (Eugenio *et al.* 2006a). Un efecto inmediato es la disminución de la estabilidad de la estructura de los agregados. Este fenómeno y la pérdida de la protección de la vegetación, facilita la erosión y en consecuencia se compromete la recuperación de la vegetación (Ver capítulo 11, “Interacciones entre la vegetación y la erosión hídrica). Estos efectos erosivos debidos a la pérdida de cobertura vegetal son potencialmente más importantes si se producen lluvias intensas después del fuego. Sin embargo, la rápida recuperación de la cobertura vegetal contribuye a limitar estas pérdidas erosivas (Marcos *et al.* 2000).

3. Regeneración de la vegetación mediterránea

La capacidad de las comunidades vegetales de recuperarse después del incendio se fundamenta en la respuesta individualizada de las especies. A priori, el fuego representa una pérdida de individuos. Pero esta pérdida puede no producirse, como en el caso de especies que mantienen órganos o yemas protegidas de las altas temperaturas, o bien ser compensada inmediatamente después del incendio a partir de semillas resistentes a las altas temperaturas y que, tras germinar, aprovechan la situación de incremento de espacio y recursos que se produce como consecuencia del fuego. Además hay que añadir las posibilidades que se abren a especies que no se hallaban en la comunidad quemada y que encuentran unas condiciones ambientales apropiadas para establecerse después del fuego. Basándonos en una aproximación demográfica, podemos decir, que la regeneración de la cubierta vegetal se producirá a partir de las poblaciones de las especies capaces de sobrevivir y volver a crecer tras el fuego –especies rebrotadoras–, y de las que establecen nuevas poblaciones –especies germinadoras o semilladoras–, ya sea a partir de semillas que están almacenadas en bancos de semillas del suelo o copas, o que llegan posteriormente al incendio (ver cuadro 4.2.). Evidentemente, el éxito en la regeneración, estimado a partir de propiedades estructurales y funcionales –recubrimiento, altura, balance de nutrientes– estará en gran medida determinado por el tipo de regeneración de las especies implicadas, por las características del medio –particularmente en el período posterior al incendio–, y por otras perturbaciones que pudieran ocurrir posteriormente. Así, Díaz-Delgado *et al.* (2002) han demostrado que, a escala regional, la cobertura vegetal después de los incendios, estimada a partir del NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), tarda más tiempo en recuperarse después de un segundo incendio que del primero y también cuando el intervalo entre fuegos es menor.

CUADRO 4.2.

Mecanismos de regeneración

<ul style="list-style-type: none"> • REBROTADA (a partir de yemas adventicias) <ul style="list-style-type: none"> – Estructuras aéreas protectoras <ul style="list-style-type: none"> • Corteza • Bases foliares – Estructuras subterráneas <ul style="list-style-type: none"> • Lignotubérculos • Cepas • Cuello de la raíz • Rizomas • Bulbos 	<ul style="list-style-type: none"> • GERMINACIÓN (a partir de semillas) <ul style="list-style-type: none"> – Banco de semillas en el suelo – Banco de semillas en la planta (frutos serotinos) • MIXTO: REBROTADA Y GERMINACIÓN
---	--

3.1. Capacidad rebrotadora

Como ya se ha comentado, en algunas especies los individuos no llegan a morir y son capaces de rehacer los órganos quemados. Las plantas que poseen este tipo de respuesta reciben el nombre de especies rebrotadoras. El estudio de la estrategia rebrotadora tras los incendios forestales y el reconocimiento de que muchas especies que habitan en las distintas áreas climáticas mediterráneas del mundo poseen esta capacidad, puede conducir a pensar que se trata de una respuesta seleccionada evolutivamente por los incendios forestales. Sin embargo, distintos trabajos han propuesto que se trataría de una preadaptación, en el sentido de que la capacidad de rebrote se debe haber generado como respuesta a perturbaciones en general y no necesariamente al fuego (López-Soria y Castell 1992). Un apoyo importante a esta hipótesis

es el hecho de que la capacidad de rebrote aparece precisamente en especies que ya existían antes de que el clima mediterráneo apareciera como tal (Lloret *et al.* 1999; Verdú *et al.* 2003).

La estrategia rebrotadora se basa en la existencia de yemas adventicias que son capaces de resistir las altas temperaturas y de diferenciarse tras el paso del fuego, dando lugar a nuevos tallos y hojas. A menudo, esta respuesta se ve favorecida por la existencia de algún tipo de aislante del calor que las protege, bien sean estructuras vegetales como el corcho de los alcornoques, la corteza del pino canario y las bases foliares del palmito y de algunas gramíneas, o el propio suelo que protege a rizomas, bulbos, raíces y cepas (ver Cuadro 4.2.).

El fuego, sin embargo, no es tampoco inocuo para estas especies. Es evidente que las plantas rebrotadoras en general sufren una pérdida de órganos fotosintetizadores y de recursos. Sobre todo, es importante destacar que no todos los individuos de las poblaciones afectadas por el fuego consiguen sobrevivir y rebrotar (López-Soria y Castell 1992). Por tanto, a pesar de su capacidad de rebrote, la dinámica de las poblaciones de estas especies pueden verse muy afectadas por el fuego. El incendio representa un episodio de mortalidad sincronizada más o menos intenso, que podrá ser o no compensado en los periodos entre incendios. Este modelo conceptual proporciona una metodología para analizar la respuesta de las especies rebrotadoras a los incendios. Se pueden analizar los factores que determinan la capacidad de rebrotar después del fuego, así como los que determinan el establecimiento de nuevos individuos en periodos entre incendios. La capacidad de rebrotar dependerá de las características anatómicas y fisiológicas de la propia especie, del estado de los individuos antes del incendio, de las características del incendio y de las condiciones del medio. El establecimiento de nuevos individuos estará determinado a su vez por la disponibilidad de semillas y por el reclutamiento de individuos.

En experimentos en los que se aplicaron altas temperaturas a cepas de *Erica multiflora*, se observó un incremento de la mortalidad de individuos que era directamente proporcional a las temperaturas y el tiempo de exposición (Lloret y López-Soria 1993). Es interesante destacar que esta mortalidad a veces no es inmediata, sino que se produce durante el periodo estival posterior a la rebrotada. Esta observación indica que la medida del efecto de los incendios sobre las poblaciones rebrotadoras debe tener en cuenta, no sólo los primeros meses después del paso del fuego, sino que debería repetirse uno o dos años después del fuego. Entre los individuos supervivientes se observó que la intensidad del fuego influía negativamente en el número de rebrotes, como consecuencia probablemente de una mayor mortalidad del banco de yemas, así como en su altura y biomasa. Este efecto sobre la biomasa, sin embargo, tiende a perderse con el tiempo, dando paso a una influencia mayor de los factores post-incendio, como son la disponibilidad de recursos y la competencia entre las plantas. Asimismo, el número de yemas capaces de producir nuevos brotes estaría sujeta a agotamiento bajo un régimen continuado de pérdida de los órganos aéreos (Riba 1997).

Si el fuego causa una mortalidad significativa en las especies rebrotadoras, el mantenimiento de sus poblaciones deberá compensarse a través del establecimiento de nuevas plantas. Frecuentemente, la germinación de estas especies después de los incendios no se produce, o es muy poco importante. Por tanto, sus poblaciones dependerán del reclutamiento de nuevos individuos a lo largo de los periodos entre incendios (Lloret y Zedler 1991; Ojeda *et al.* 1996).

La existencia de un engrosamiento en la base del tallo (lignotubérculo) parece tener un papel destacado en la rebrotada de algunas especies (*Erica sp pl*, *Arbutus unedo*). Algunos estudios han demostrado la diferenciación de este órgano en las fases iniciales del desarrollo

de la planta, de forma que estaría fijado genéticamente (Verdaguer *et al.* 2000; Ojeda 2001). Estos engrosamientos pueden actuar como banco de yemas. Se ha podido establecer una relación positiva entre el área del lignotubérculo y el número de rebrotes en *Arbutus unedo*, *E. arborea*, *E. multiflora* y *E. australis*. El papel del lignotubérculo en el rebrote post-incendio también estaría relacionado con la capacidad de almacenamiento de nutrientes (nitrógeno, fósforo, potasio, magnesio) y recursos (almidón) necesarios para desarrollar los nuevos brotes, como se ha demostrado en *A. unedo* y *Erica arborea* (Canadell y López-Soria 1998). Una pérdida continuada de rebrotes conduciría a un agotamiento de estos recursos y a una eventual muerte de los individuos (Canadell y López-Soria 1998, Bonfill *et al.* 2004, Paula y Ojeda 2006). Este almacenamiento de recursos no es exclusivo del lignotubérculo, sino que también se da en raíces, en bulbos y tubérculos, o en rizomas. En este último caso, algunas gramíneas estoloníferas como *Brachypodium retusum* pueden jugar un papel importante en la rápida recuperación de la cobertura vegetal, sobre todo en ambientes con baja disponibilidad hídrica (Caturla *et al.* 2000). El almacenamiento de recursos en los órganos de reserva está además sometido a variabilidad estacional, disminuyendo en primavera, durante la fase de crecimiento y reproducción (Cruz y Moreno 2001). Por tanto, no es difícil prever que un régimen de incendios frecuentes concentrados en la época estival, cuando los recursos son menores, comprometerá la capacidad de rebrotar de muchas especies arbóreas y arbustivas.

El efecto del tamaño de la planta previo del incendio sobre la capacidad y magnitud de la respuesta del rebrote presenta algunos aspectos interesantes. El tamaño suele estar relacionado positivamente con la supervivencia de los individuos (Lloret y López-Soria 1993), y con el número y la biomasa de rebrotes, como se ha demostrado en *Q. ilex*, *A. unedo* y *E. arborea* (Canadell *et al.* 1991; Retana *et al.* 1992). Sin embargo, plantas de gran tamaño pueden acumular más combustible, incrementando la intensidad del fuego y disminuyendo la capacidad rebrotadora. Plantas grandes pueden también corresponder a individuos longevos en los que la capacidad de rebrotar haya disminuido, posiblemente por agotamiento de las yemas capaces de producir nuevos brotes. La disminución de la capacidad rebrotadora con la edad ha sido señalada en brezales cantábricos de *Calluna vulgaris* por Calvo *et al.* (2002b).

A pesar del control interno que representan los recursos proporcionados por la planta rebrotadora, la capacidad de rebrotar se ve también profundamente influida por las características del medio. Sin duda, en sistemas mediterráneos, la disponibilidad de agua es un factor determinante de la rebrotada, que puede llegar a ajustarse a los ritmos de precipitación (López-Soria y Castell 1992; Riba 1997). Frecuentemente esta respuesta se traduce en un mayor recubrimiento en las laderas expuestas a norte que en las orientadas a sur (Pausas *et al.* 1999). La disponibilidad de nutrientes juega también un importante papel. Cruz *et al.* (2002) han demostrado en *Erica australis* que la disponibilidad de agua tiene un papel protagonista en la biomasa y la altura alcanzada por los rebrotes en las primeras fases de crecimiento, mientras que la fertilidad del suelo tiene influencia a más largo plazo.

En algunas gramíneas rebrotadoras la capacidad reproductora se incrementa como consecuencia del fuego (Caturla *et al.* 2000; Vilà *et al.* 2001), de forma que sus poblaciones pueden ser favorecidas por los incendios (Delitti *et al.* 2005). Puesto que algunas de estas gramíneas llegan a acumular una gran cantidad de biomasa seca altamente inflamable, se puede establecer una retroalimentación positiva entre fuegos y gramíneas (Grigulis *et al.* 2005), como las que se dan en sistemas de sabana o en praderas. Esta retroalimentación positiva promovería la transformación de formaciones leñosas en herbáceas, con las consiguientes implicaciones en la estructura y función de la comunidad. Quedan, sin embargo, por realizar estudios para conocer los límites de esta capacidad rebrotadora de las gramíneas bajo regímenes de frecuentes incendios. Mención aparte merecen también algunas especies, como *Q. coccifera*, que rebrota vigorosamente

de tallos subterráneos dispersos, contribuyendo en gran medida a la recuperación de la cubierta (Malanson y Trabaud 1987; Clemente *et al.* 1996; Delitti *et al.* 2005), pero también a la recarga de nuevo combustible para futuros incendios (Pla y Rodà 1999).

3.2. Germinación

El fuego causa la muerte de los individuos de las especies incapaces de rebrotar. Sin embargo, en muchas de dichas especies las semillas suponen un potencial de establecimiento de nuevos individuos, justo cuando las condiciones son más apropiadas por la mayor disponibilidad de agua, nutrientes y luz. Las especies que poseen esta estrategia han recibido el nombre de especies germinadoras. Para ello las semillas deben sobrevivir al fuego ya sea en los propios frutos o en el suelo. El suelo es un buen aislante del fuego, pero las semillas que se encuentran en la planta en el momento del paso del fuego tienen pocas posibilidades de sobrevivir al fuego si no quedan protegidas por algún tipo de estructura aislante. De hecho, existen frutos muy lignificados, llamados serotinos, que persisten cerrados durante años hasta que el paso del fuego los abre, dispersando las semillas. Este tipo de frutos es frecuente en las áreas mediterráneas de Sudáfrica, Australia y California, pero no en las de la cuenca mediterránea. En este último caso, las piñas de *Pinus halepensis* y *P. pinaster* se mantienen cerradas durante varios años y el fuego produce la apertura y dispersión de sus semillas (Daskalidou y Thanos 1996). Sin embargo, a diferencia de las auténticas especies con frutos serotinos, que necesitan del fuego para dispersar sus semillas y germinar, estas especies de pino acaban germinando en ausencia del fuego (Habrouk *et al.* 1999; Natham *et al.* 1999).

El fuego puede estimular la germinación de las semillas de las especies germinadoras, ya sea porque promueve la rotura de las estructuras externas de protección de las semillas, o porque, actúa de señal para estimular la germinación en unas nuevas condiciones post-incendio de mayor probabilidad de éxito de las plántulas. Esta señal procede de las altas temperaturas o de las sustancias asociadas al humo. Esta estimulación de la germinación por el fuego puede llevar a pensar que el fuego ha actuado como una presión selectiva en la adquisición de esta respuesta germinadora, como parece que ha ocurrido en Australia y Sudáfrica. Sin embargo, entre muchas de nuestras especies, otros factores asociados a las perturbaciones y a la eliminación de la cubierta vegetal producen un efecto similar. Los cambios de temperatura y de humedad pueden producir el efecto físico de rotura de las cubiertas protectoras que permiten la longevidad de las semillas hasta que las condiciones de establecimiento mejoran. En muchos casos, la escarificación mecánica de estas cubiertas tiene el mismo efecto que las altas temperaturas (Herranz *et al.* 1999). En otros casos, se ha visto que el paso por el tracto digestivo de mamíferos también estimula la germinación de alguna de estas especies (Malo y Suárez 1996). Por otro lado, existen comunidades, como los brezales de la región del Estrecho de Gibraltar, con una importante presencia de especies germinadoras con aparentes dificultades para regenerar sus poblaciones en ausencia del fuego, sugiriendo un mayor papel del fuego como presión selectiva (Ojeda 2004).

El efecto del fuego en la germinación de las semillas es susceptible de ser estudiado experimentalmente en el laboratorio o en el campo, simulando el paso del fuego. Se han realizado numerosas pruebas sometiendo las semillas a temperaturas similares a las que se alcanzan durante los incendios. De estos experimentos se concluye que el efecto de las temperaturas difiere considerablemente entre las especies que coexisten en una misma comunidad. La respuesta varía desde la estimulación a la inhibición, pasando por la indiferencia (Salvador y Lloret 1995; Herranz *et al.* 1999; Núñez *et al.* 2003). Entre las especies con una germinación estimulada destacan las pertenecientes a la familia Cistaceae, cuyas plántulas, una vez establecidas no se ven afectadas por el tratamiento térmico anterior (Salvador y Lloret 1995;

Herranz *et al.* 1999; Hanley y Fenner 1998). Está claro, sin embargo que existe un umbral de temperaturas, más allá del cual las semillas pierden su viabilidad (Pereiras *et al.* 1985; Salvador y Lloret 1995; Herranz *et al.* 1999).

El caso de los pinos merece una atención especial por su significación forestal. El fuego facilita la abertura de los conos de las especies del género *Pinus* a partir de 100°C, aproximadamente (200°C en el caso de *P. halepensis*), dependiendo del tiempo de exposición (Figura 4.3.) (Habrouk *et al.* 1999). Los conos proporcionan además protección frente al fuego de forma que las semillas que se encuentran en su interior pueden soportar temperaturas de hasta 200°C, variando según la especie y el tiempo de exposición. Sin embargo, la germinación de las semillas sin la protección del cono –una situación similar a la que se da en el suelo después de que se produzca su dispersión– disminuye con temperaturas elevadas (a partir de 70°C, aproximadamente). La supervivencia de las plántulas germinadas a partir de semillas que han experimentado un shock térmico también es menor que las procedentes de semillas control que no han sido sometidas a calor (Hanley y Fenner 1998). Las diferencias entre especies, sin embargo, son importantes. Mientras que las semillas de *P. halepensis* germinan bien después de experimentar temperaturas de 200°C dentro de los conos y de 120°C fuera de ellos, las semillas de *P. nigra* y *P. sylvestris* no aguantan temperaturas superiores a 120°C en el interior del cono y 70°C cuando se extraen (Escudero *et al.* 1997; Habruk *et al.* 1999; Núñez y Calvo 2000). Estos resultados sugieren que la regeneración post-incendio de los pinos depende principalmente del banco de semillas almacenado en las copas y, por tanto, explican las importantes diferencias en la regeneración post-incendio que se observan entre especies, y entre zonas que han experimentado distintas intensidades de fuego.

Mientras que *P. halepensis* y *P. pinaster* pueden presentar una alta densidad de plántulas en los dos años siguientes después del incendio, *P. nigra* y *P. sylvestris* regeneran mucho peor, llegando incluso a desaparecer casi por completo (Luis-Calabuig *et al.* 2002; Retana *et al.* 2002). La regeneración de *P. halepensis* y *P. pinaster*, sin embargo, no siempre es buena. Lógicamente, dependerá de la calidad de la localidad en términos de disponibilidad hídrica y nutrientes (Luis-Calabuig *et al.* 2002, Spanos *et al.* 2000), pero también de la actividad de las hormigas, aves y roedores, que pueden llegar a consumir una fracción muy importante de las semillas que caen al suelo (Nathan y Ne'eman, 2000, Ordóñez y Retana 2004). Después de dos años del fuego, la incorporación de nuevas plántulas es muy escasa (Herranz *et al.* 1997) y depende del aporte de semillas desde pinos supervivientes o desde poblaciones circundantes al incendio. La distancia a la que estas semillas se dispersan, sin embargo, es relativamente corta (Nathan *et al.* 2000) y poco efectiva cuando se trata de incendios de gran extensión. El establecimiento de nuevas plántulas también se ve comprometido por el incremento de la competencia conforme la vegetación crece y cubre los espacios abiertos (Martínez-Sánchez *et al.* 1996).

Lógicamente, en el éxito de las especies germinadoras juega un papel importante la dinámica del banco de semillas. La densidad de semillas almacenadas en el suelo condiciona en gran medida el éxito en la germinación post-incendio, como se ha demostrado en *P. pinaster* (Ferrandis *et al.* 1996). Las especies capaces de sobrevivir o ser estimuladas con el paso del fuego suelen formar bancos de semillas en el suelo, mientras que las más sensibles a las temperaturas han de basar su establecimiento en las zonas quemadas en su capacidad de dispersión desde las poblaciones circundantes (Ferrandis *et al.* 2001). El banco de semillas no se recuperará de nuevo hasta que las poblaciones que se establecen después del fuego no alcancen la edad reproductiva. Un nuevo incendio antes de ese momento puede eliminar estas especies de la comunidad. Las especies de vida larga y con un largo periodo

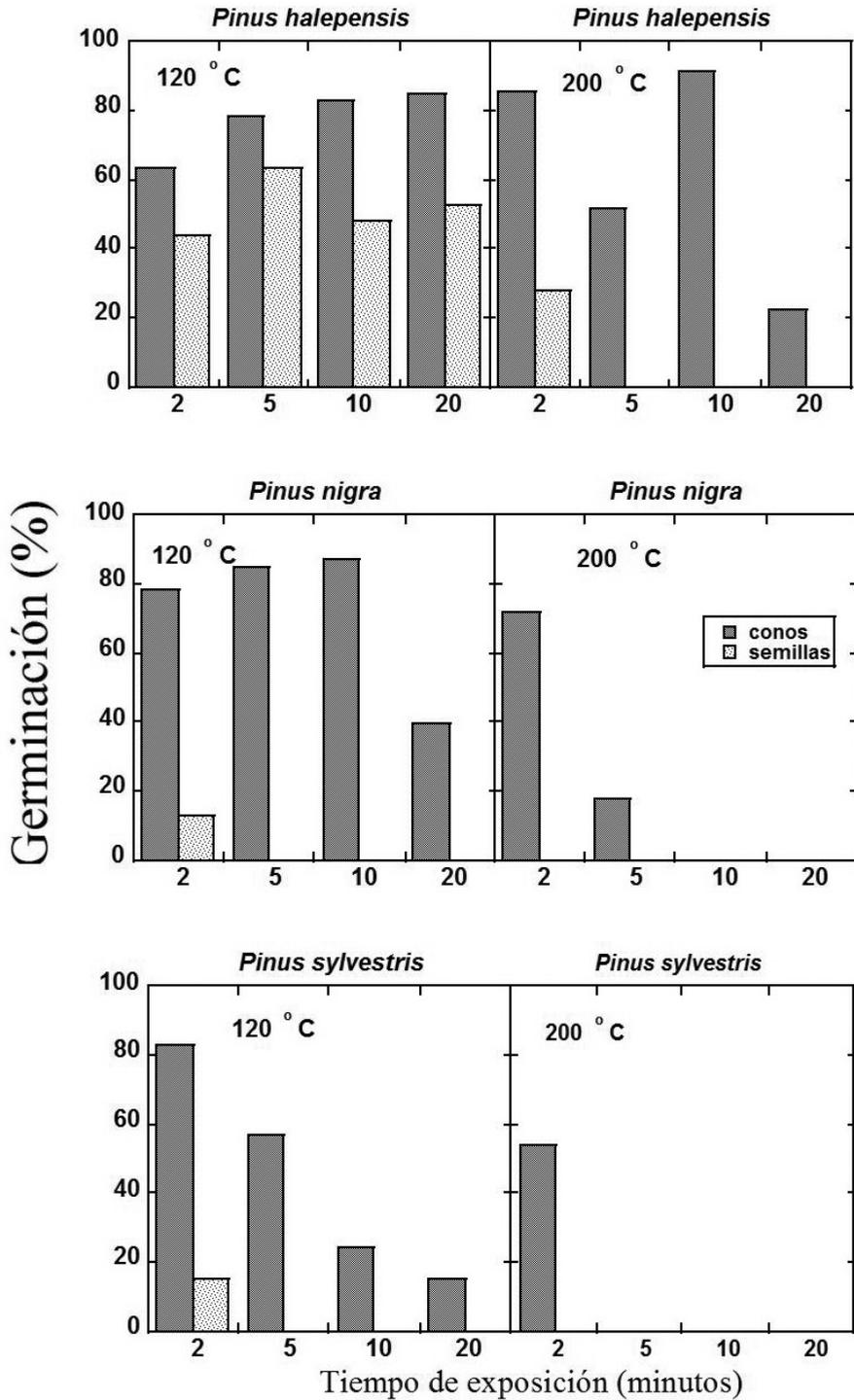


Figura 4.3. Porcentaje de germinación de semillas aisladas y dentro de los conos de *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* sometidas a tratamientos de temperaturas de 120°C y 200°C durante diferentes tiempos de exposición al calor (Modificado de Habrouk *et al.* 1999).

pre-reproductivo, como los pinos, pueden ser las más afectadas por una alta recurrencia de incendios (Lloret *et al.* 2003; Eugenio *et al.* 2006b).

La estacionalidad de los incendios juega un papel importante en el establecimiento de las especies germinadoras. Si el fuego se produce en primavera o a principios del verano, antes de que el banco de semillas se rellene, la recuperación de las poblaciones germinadoras se verá comprometida. Domínguez *et al.* (2002) han observado en formaciones de *Q. pyrenaica* y *P. sylvestris* un mayor recubrimiento en zonas quemadas en otoño que en zonas quemadas en primavera. En los incendios de otoño, el recubrimiento vendría determinado por especies herbáceas anuales y perennes, mientras que en el caso de los incendios de primavera sería por especies rebrotadoras. Esta pauta podría estar relacionada también con una mayor intensidad de los incendios de otoño y una menor disponibilidad de recursos después del periodo estival.

Las condiciones posteriores al incendio también determinan el éxito de las poblaciones germinadoras. Después del fuego, los recursos disponibles para las especies se ven incrementados, ya sea debido a la fertilización por las cenizas, al aumento del espacio disponible y de la luz que llega al suelo, o a la disminución de la demanda de recursos por parte de la vegetación superviviente. En consecuencia, los patrones espaciales de crecimiento y supervivencia de las plántulas reproducirán la heterogeneidad en la disponibilidad de estos recursos (Pausas *et al.* 2003). En particular, el tamaño de las plántulas y las probabilidades de sobrevivir aumentan con respecto a las zonas no incendiadas (Lloret 1998).

4. Sucesión y síndromes rebrotador y germinador

Los mecanismos rebrotador y germinador permiten el mantenimiento de la mayoría de las especies presentes antes del incendio, aunque su importancia relativa puede ir cambiando a lo largo del proceso de recuperación de la vegetación (Rego *et al.* 1991). Sin embargo existen especies que no rebrotan ni establecen nuevos individuos después del fuego, y por tanto pueden acabar desapareciendo de la comunidad, tal y como ha sido documentado para *Juniperus phoenicea* en coscojares (Lloret y Vilà 2003) y para *Abies pinsapo* en alcornocales (Cabezudo *et al.* 1995). Por otro lado, cabe esperar que las especies rebrotadoras que además sean capaces de producir un gran número de plántulas inmediatamente después del fuego alcancen dominancia en la comunidad, como ocurre con *Adenostoma fasciculatum* en el chaparral californiano. Aunque este tipo de especie rebrotadora y germinadora es rara en la cuenca mediterránea, existen casos documentados como los de *Genista tridentata* y *Staurocanthus boivinii* de los brezales del sur de Andalucía. Estas especies llegan a presentar los máximos valores de recubrimiento después del fuego (Ojeda *et al.* 1996).

El incremento de recursos proporcionado por el fuego facilita el establecimiento de especies de vida corta, que finalmente son eliminadas de la comunidad por competencia de especies de mayor tamaño, propias de fases sucesionales más avanzadas. Las zonas incendiadas pueden representar un hábitat apropiado a escala de paisaje para las poblaciones de especies de vida corta. Frecuentemente, estas especies son germinadoras cuyas semillas proceden de poblaciones externas a la zona quemada. Es interesante observar que entre estas especies de vida corta pueden encontrarse táxones endémicos (Herranz *et al.* 1996). Este patrón provoca un pico de diversidad de especies a los pocos años del incendio y una paulatina disminución posterior (Figura 4.4.) (Clemente *et al.* 1996; Caveró y Ederra 1999; Calvo *et al.* 2002a). Este descenso de la diversidad suele ir asociado a una disminución de las especies germinadoras en favor de las rebrotadoras (Calvo *et al.* 2002a). Generalmente las especies efímeras no se ven excluidas por las de mayor longevidad hasta que éstas no alcanzan un tamaño apreciable

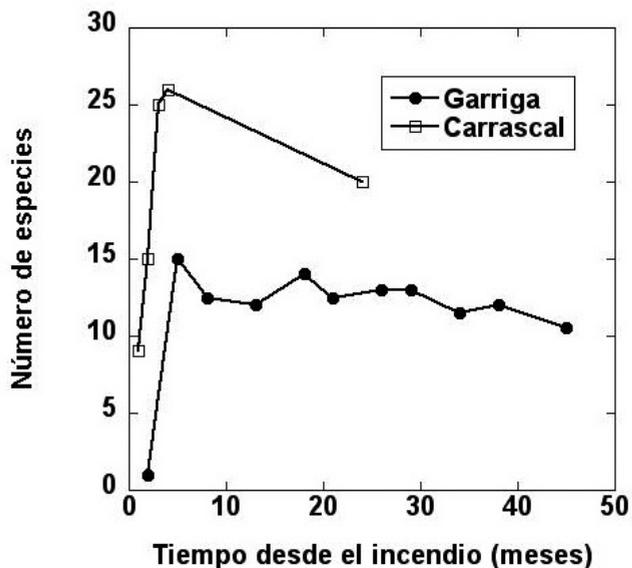


Figura 4.4. Cambios en el número de especies vegetales después del fuego en dos comunidades: un carrascal de Navarra quemado de forma controlada en enero de 1992 (área de muestreo: 1 m²) (modificado de Cavero y Ederra 1999), y una garriga de la Sierra de la Almirajara quemada en abril de 1988 (área de muestreo: 0,25 m²) (modificado de Carreira *et al.* 1992).

años después del incendio. Es decir, el incremento de recursos relaja la intensidad de la competencia permitiendo la coexistencia de especies en las primeras fases después del incendio. Así, Vilà y Lloret (2000) no pudieron encontrar durante los cuatro años después del incendio un efecto negativo de *Ampelodesmos mauritanica* –una gramínea de gran porte y con una importante capacidad de rebrote– sobre las plántulas de *P. halepensis* y *Rosmarinus officinalis* ni sobre los rebrotes de *E. multiflora* y *Globularia alypum*.

Las características funcionales de los dos tipos regenerativos también son diferentes (ver capítulo 5: “Fenología y características funcionales de las plantas leñosas mediterráneas”). En general, las especies germinadoras son poco esclerófilas, anemócoras y con frutos secos, como corresponden a las especies pioneras de la sucesión, mientras que entre las rebrotadoras son comunes las especies esclerófilas y con frutos carnosos dispersados por animales (ver Cuadro 4.3) (Verdú 2000). Carreira y Niell (1992) han mostrado que las especies rebrotadoras de matorrales semiáridos de Andalucía eran capaces de asignar internamente los nutrientes a estructuras de transporte o soporte con baja tasa de renovación. Las especies germinadoras presentaban una mayor concentración de nutrientes debido a su acumulación en órganos con mayor tasa de renovación, como son las hojas. Este patrón de asignación interna de recursos contribuiría a explicar el que especies rebrotadoras, como *Juniperus oxycedrus* y *Genista spartioides*, propias de los estados avanzados de la sucesión, tuvieran una mayor capacidad competitiva que especies germinadoras, como *Cistus clusii* y *Ulex rivasgodayanus*.

Aunque estas diferencias en los atributos funcionales de las especies rebrotadoras y germinadoras sugieren una sustitución a lo largo de la sucesión, lo que encontramos a menudo es una coexistencia de especies con diferentes tipologías regenerativas y capacidades para obtener recursos (Ojeda *et al.* 1996). Esta coexistencia se puede interpretar a la luz de la historia de las perturbaciones de esas áreas. La combinación de recurrencias moderadas de incendios o de episodios de sequía, junto con el pastoreo y la erosión, impedirían al matorral mediterráneo desarrollarse hacia el bosque (ver capítulo 11: “Interacciones entre la vegetación y la erosión hídrica”). En otras palabras, es difícil interpretar la dinámica de las comunidades mediterráneas sin incluir el régimen de perturbaciones. Los modelos basados en los atributos

CUADRO 4.3.

Diferencias funcionales entre especies rebrotadoras y germinadoras

(Modificado de Verdú 2000, y de Carreira y Niell 1992)

Rebrotadoras	Germinadoras
<ul style="list-style-type: none"> • Crecimiento lento • Hojas esclerófilas • Baja concentración de nutrientes en la planta • Plántulas con una proporción baja de biomasa foliar • Dispersión por vertebrados • Frutos carnosos • Semillas grandes 	<ul style="list-style-type: none"> • Crecimiento rápido • Hojas no esclerófilas • Alta concentración de nutrientes en la planta • Plántulas con una proporción alta de biomasa foliar • Dispersión anemócora • Frutos secos • Semillas pequeñas

vitales del ciclo biológico, como el FATE, permiten evaluar las tendencias de la comunidad bajo diferentes regímenes de perturbaciones. Su aplicación en matorrales y pinares del levante español muestra que, bajo un régimen de incendio muy frecuente (5-10 años), se produciría una disminución de especies rebrotadoras como *Q. coccifera*, y de especies germinadoras como *P. halepensis*, *R. officinalis*, e incluso *Cistus* sp. pl. Mientras que especies que rebrotan bien y producen abundantes plántulas después del fuego, como *A. mauritanica* y *Erica* sp. pl., se verían favorecidas bajo un régimen de perturbaciones muy frecuentes (Pausas 1999; Lloret *et al.* 2003). El fuego, por tanto, puede promover cambios en las formas de crecimiento dominantes en la comunidad, como se ha comprobado en inventarios de zonas sometidas a diferentes historias de fuego (Lloret y Vilà 2003).

En general se ha reconocido que los matorrales y bosques esclerófilos mediterráneos recuperan su estructura y composición con relativa rapidez después del fuego. Este modelo, sin embargo, no se ajusta demasiado bien a la realidad cuando consideramos formaciones con una menor afinidad mediterránea. Herranz *et al.* (1996) han señalado la sustitución de bosques de *Fagus sylvatica* y *P. sylvestris* del Sistema Central por pinares de *Genista florida* y *Cytisus scoparius*, respectivamente, después de un incendio. En los grandes incendios que afectaron la Cataluña central en 1994, las masas forestales de *P. nigra*, y en menor medida de *P. sylvestris* presentaron una regeneración prácticamente nula (Espelta *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004). Como hemos visto anteriormente, la escasa regeneración de estas especies hay que atribuirla a la incapacidad de sus semillas para sobrevivir a las altas temperaturas, y al desajuste entre el momento del incendio y la disponibilidad de semillas. Los densos recubrimientos arbustivos y herbáceos que se producen después del fuego tampoco favorece el establecimiento de nuevas plántulas. Estos pinares tienden a ser reemplazados por encinares o robledales de *Q. cerrroides*, gracias la capacidad rebrotadora de las quercíneas (Figura 4.5.) (Retana *et al.* 2002). Estas transformaciones concuerdan con los datos palinológicos procedentes de Navarrés (Valencia) que muestran una disminución de *Pinus* (presumiblemente *P. nigra* y *P. sylvestris*) y un aumento de *Quercus* asociada a la presencia de incendios a principios del Holoceno (ca. 10000-6000 años B.P.) (Carrión y Van Geel 1999). Nos encontramos, pues frente a importantes cambios en las formaciones forestales como consecuencia del fuego. Estos cambios demuestran las dificultades de extrapolar indiscriminadamente el modelo clásico de regeneración post-incendio en ecosistemas mediterráneos. Así mismo, ponen de manifiesto la utilidad de analizar la resiliencia de las comunidades a partir de los mecanismos de regeneración de las especies que las componen.

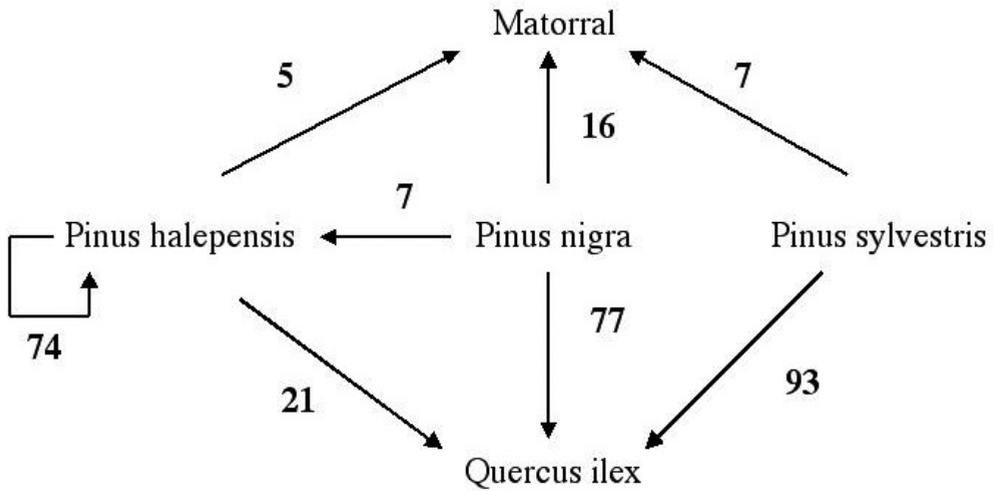


Figura 4.5. Probabilidad (%) de que bosques de *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* permanezcan como tales, o de que cambien a otro tipo de formación vegetal 30 años después de un incendio. Valores obtenidos a partir de un modelo desarrollado para los bosques de la Catalunya central después del incendio de 1994 que afectó a 24.300 ha (Modificado de Retana *et al.* 2002).

5. Régimen de incendios, cambio climático y cambio de usos del territorio

El estudio de los mecanismos de regeneración después de un incendio en parcelas determinadas no es suficiente para conocer el fenómeno en toda su dimensión. Los incendios tienen unos patrones espaciales bien definidos y afectan a amplias áreas del territorio. El estudio de los incendios debe dirigirse también a esa escala geográfica. Para ello son necesarias técnicas apropiadas, como los sistemas de información geográfica, la fotografía aérea y los sensores remotos. Así mismo, hemos visto que tanto las causas –acumulación de combustible– como las consecuencias de los incendios –intensidad de rebrote y capacidad de acumulación de semillas germinables– están influidas por la frecuencia de los incendios, es decir por su patrón temporal. En otras palabras, los incendios forestales no pueden ser plenamente estudiados fuera del contexto del propio régimen de perturbaciones, que incorpora la variabilidad espacial y temporal. Esta ampliación de las escalas nos permite analizar mejor la relación de los incendios con los cambios ambientales que se producen a escala global.

Los fuegos tienden a concentrarse espacialmente (Vázquez y Moreno 2001), lo que quiere decir una mayor recurrencia en algunas localidades, que puede acabar repercutiendo en la regeneración, como se ha demostrado al analizar la recuperación de la cubierta vegetal después de incendios repetidos (Díaz-Delgado *et al.* 2002). Los patrones espaciales de los incendios están determinados por la topografía, las condiciones climáticas, el combustible acumulado y la actividad humana. Así, a escala peninsular se ha comprobado que los incendios son más abundantes en zonas con alta pendiente y clima mediterráneo entre seco y subhúmedo. Cuando el clima se hace más árido, el combustible disminuye y la frecuencia de incendios también (Vázquez *et al.* 2002; Díaz-Delgado *et al.* 2004a). Las zonas altas con clima más frío y dominadas por especies del género *Fagus*, *Pinus*, *Abies* y *Juniperus* también tienen frecuencias menores, mientras que la máxima recurrencia se produce en áreas concretas de cli-

ma atlántico templado, como por ejemplo, en Galicia. En estos casos, es debido más a cuestiones socioeconómicas que a factores naturales, ya que la mayoría son intencionados. La acumulación del combustible también un papel importante, aunque puede pasar a jugar un rol secundario ante determinadas prácticas de gestión. Vázquez y Moreno (2001) han comprobado en la Sierra de Gredos que la mayoría de las zonas quemadas tenían más de 25 años de antigüedad, lo que indica que la acumulación del combustible es importante para que se produzca un incendio. Sin embargo, la mayor parte de las zonas con incendios recurrentes tenían menos de 6 años, sugiriendo que las zonas de elevada recurrencia no son determinadas por la carga del combustible sino por otras razones, fundamentalmente de origen humano.

El uso anterior al incendio tiene influencia en la regeneración post-incendio. Pérez y Moreno (1998) observaron en bosques de *P. pinaster* del centro de la península que diferentes prácticas de manejo, como el aclareo y la limpieza del sotobosque, causaron diferentes patrones en la diversidad y el recubrimiento herbáceo durante los primeros años después del fuego. El abandono de las prácticas agrícolas tradicionales también ha causado una homogeneización del paisaje que promueve la propagación de los incendios (Figura 4.2.). A su vez, los incendios aumentan la heterogeneidad del paisaje a escala regional, al promover diferentes estadios sucesionales (Lloret *et al.* 2002), cambios en las especies dominantes (Figura 4.5.) (Retana *et al.* 2002), o en los usos agrícolas y forestales (Espelta *et al.* 2002). Dentro de la zona quemada, el fuego es un factor homogeneizador para algunos parámetros, como la vulnerabilidad de los suelos a la erosión (Giovannini *et al.* 2001), o la dominancia de determinadas especies (Pérez y Moreno 1998).

El efecto de la intensidad del fuego en la respuesta regenerativa a nivel de especie se pone de manifiesto a escala de paisaje cuando analizamos un parámetro integrador como es el recubrimiento vegetal, estimado a partir del NDVI (Normalized Difference Vegetation Index). Díaz-Delgado *et al.* (2003) analizaron este índice en zonas incendiadas a partir de imágenes de satélite y observaron que para formaciones vegetales dominadas por una determinada especie, la recuperación de este índice después del incendio se correlaciona negativamente con los efectos causados por el fuego (severidad), principalmente debidos a su intensidad.

Los cambios de clima y usos del territorio pueden interactuar con el régimen de incendios y con los procesos de regeneración a diferentes niveles. En primer lugar, ya hemos visto que en sistemas mediterráneos tanto el rebrote como la germinación dependen de la disponibilidad hídrica. En la cuenca mediterránea occidental, el clima futuro tiende a ser más cálido y seco (Piñol *et al.* 1998; De Luis *et al.* 2001; Peñuelas y Filella 2001), de acuerdo con los modelos regionales de cambio climático para la región. En estas condiciones, la regeneración de la vegetación actual se vería comprometida. Las pérdidas de suelo por erosión también se verían afectadas, si además las precipitaciones se vuelven más irregulares y episódicas (Sánchez *et al.* 2004).

En segundo lugar, la tendencia climática puede modificar el régimen de incendios incrementando el número de días estivales con alta temperatura y baja humedad del aire, siguiendo la tendencia observada en las últimas décadas (Figura 4.1.) (Piñol *et al.* 1998). Además, periodos de sequía prolongados producen una acumulación de ramas y hojas secas que incrementan la carga de combustible, como ha ocurrido recientemente (Montoya 1995; Vélez 1995). Estas condiciones favorecen la propagación del fuego, y también una mayor intensidad.

En tercer lugar, las tendencias climáticas interactúan con los cambios en el uso del territorio. El abandono de las prácticas agrícolas y ganaderas ha permitido la acumulación del combustible (Figura 4.2.), que se ha visto favorecida indirectamente por la propia práctica de

la extinción. El desarrollo de segundas residencias en zonas forestales ha incrementado los focos de ignición y obliga a concentrar los medios de extinción en estas zonas. La proliferación de vías de comunicación facilita el acceso de los equipos de extinción, pero también multiplica los focos.

En resumen, en un momento de importantes transformaciones del clima y del territorio, los incendios forestales pueden actuar como un factor acelerador, que puede acabar determinando cambios profundos en el paisaje y en las formaciones vegetales dominantes en un lapso de tiempo relativamente corto.

6. Implicaciones y perspectivas para la gestión

La prevención y control de los incendios forestales pasa obligatoriamente por dos estrategias relacionadas entre sí, y que son objeto de fuertes debates en la sociedad: control del combustible y supresión de incendios. El control del combustible implica su disminución, ya sea a través de la limpieza del monte o del uso controlado del fuego. Si dejamos a un lado el uso del fuego para actuaciones concretas de pequeñas dimensiones –como la mejora de pastos y de hábitats cinegéticos, la eliminación de residuos, principalmente restos vegetales de actividades agrícolas y forestales, etc.– el uso del fuego como una herramienta de gestión a gran escala plantea una serie de dificultades. La primera de ellas es su aceptación social, en un contexto en el que el fuego suele considerarse principalmente un enemigo. En segundo lugar, la capacidad de controlarlo, es decir de quemar únicamente aquello que pretendemos. Esto implica que el fuego sólo puede utilizarse en situaciones meteorológicas concretas, que excluyen el verano, y en determinados lugares, por ejemplo evitando pendientes pronunciadas. En tercer lugar, el coste económico y ambiental se ha de poder asumir. Por ejemplo, se ha de garantizar que la vegetación y la fauna se recuperen, que no se produzca procesos erosivos significativos, etc.

No podemos olvidar que el fuego es un componente habitual de la dinámica de los sistemas mediterráneos, a pesar de que su régimen actual está lejos de ser el que habría en ausencia de la actividad humana, y que los sistemas mediterráneos tienen mecanismos eficientes de regeneración post-incendio. Estos hechos han favorecido en otras zonas mediterráneas (California, Australia y Sudáfrica) la práctica de reducir el combustible a partir de fuegos controlados. De esta forma se pretenden evitar los fuegos de alta intensidad y la continuidad del combustible, que facilita la propagación. Esta tipo de actuaciones también se realizan en áreas del norte de España y en Portugal. Es importante distinguir las quemas controladas del sotobosque herbáceo en bosques de vuelo alto, de las quemas del matorral, o de bosques con una continuidad vertical del combustible, como frecuentemente encontramos en los bosques del levante y del sur de la península Ibérica. Es evidente que en este tipo de formaciones con mayor carga de combustible los fuegos son mucho más difíciles de controlar.

La eficiencia de estos sistemas de reducción del combustible son motivo de debate, particularmente en California. Los defensores asumen que la acumulación del combustible es el factor que controla el sistema. Señalan que los incendios en la Baja California mexicana no alcanzan dimensiones gigantescas debido a que cuando ocurren no se suprimen generándose un mosaico de parches con diferente carga de combustible. Abogan por reducir el combustible mediante cremas controladas y dedicar menos esfuerzo a extinguir los incendios (Minnich 1983). Los críticos apuntan que son otros los factores –como las condiciones climáticas extremas– que controlan el sistema, puesto que históricamente no encuentran una disminución de los grandes incendios relacionada con los programas de quemas controladas (Keeley *et al.* 1999) No parece que estemos en condiciones de extrapolar estos programas a España de una

forma generalizada, donde las pautas espaciales de los incendios indican que existe un fuerte componente humano en el origen de los incendios.

Otras alternativas de reducción del combustible más tradicionales se basan en su eliminación sin quemarlo. Es el caso de los cortafuegos tradicionales o de las rozas del matorral. Las nuevas tecnología de sistemas de análisis del fuego y el mejor conocimiento del comportamiento del fuego han llevado en algunos casos, como en Cataluña, a diseñar grandes polígonos, delimitados por zonas en las que se practicaría una reducción continuada de la vegetación. Esta reducción del combustible coincidiría con las líneas de contención del fuego. El objetivo de estas actuaciones sería limitar la superficie quemada en caso de incendio de proporciones catastróficas. Sin embargo, en las actuaciones de reducción continuada del combustible hay que evaluar las ventajas de un eventual control del fuego respecto a los inconvenientes de someter a la vegetación a una alta frecuencia de perturbación, a menudo superior a la que produciría el propio régimen de incendios.

Ante el incremento de los incendios de grandes dimensiones, a menudo de consecuencias catastróficas, cabe preguntarse si la estrategia de supresión de incendios tradicionalmente practicada es la más adecuada. En Cataluña, el programa de prevención y extinción "Foc Verd" se mostró eficiente en reducir el número de incendios y la superficie quemada. Sin embargo, en condiciones climáticas extremas, el programa fue claramente insuficiente como consecuencia de la simultaneidad de incendios en un mismo momento. En estas condiciones el resultado no es diferente del que cabría esperar sin dicho programa (Figura 4.6.). De esta experiencia hay que aprender que las estrategias de lucha contra los incendios han de tener en cuenta la naturaleza concentrada del fenómeno. Desgraciadamente la tendencia climática marca un aumento de estos episodios extremos, de forma que mientras haya combustible y fuentes de ignición podemos suponer que seguirá habiendo incendios. No se trata de ninguna maldición, sino simplemente de la conjunción de factores naturales y sociales. Esta coyuntura difícilmente se logrará revertir con medidas puntuales, que, eso sí, pueden actuar como paliativos eficientes en aquellos puntos que sean más sensibles por la proximidad de la población humana o por la vulnerabilidad de sus sistemas naturales.

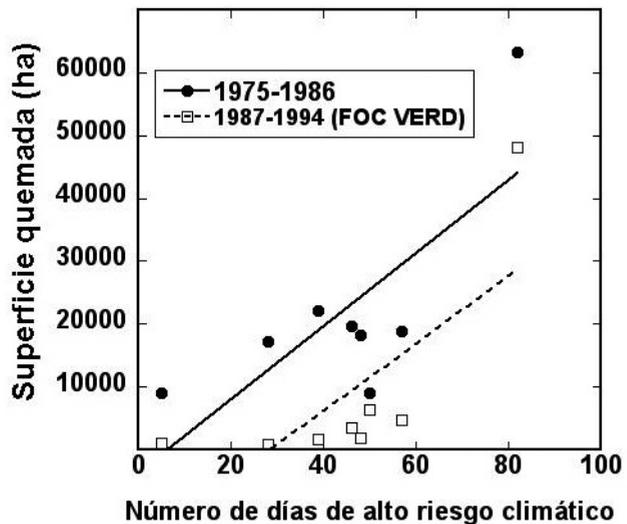


Figura 4.6. Relación entre la superficie quemada en los meses de Junio a Septiembre en las provincias de Gerona, Barcelona y Tarragona y el riesgo climático de incendios (estimado como el número de días de alto riesgo de incendios por causas climáticas, según el modelo desarrollado por ICONA basado en valores de baja humedad relativa y alta temperatura). Los datos han sido divididos en dos periodos, antes (1975-1986) y después (1987-1994) de la implantación del programa FOC VERD de supresión de incendios (Modificado de Terradas *et al.* 1998).

Agradecimientos

Patricio García-Fayos y Josep Maria Espelta gentilmente revisaron una primera versión del manuscrito. Quisiera agradecer a todos los colegas del CREAM que a lo largo de bastantes años han compartido opiniones y experiencias en torno a la problemática de los incendios forestales. Este trabajo se ha realizado igualmente en el marco del proyecto AGL2000-0678, financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología.

Bibliografía

- Bonfill, C., P. Cortés, J.M. Espelta y J. Retana. 2004. The role of disturbance in the co-existence of the evergreen *Quercus ilex* and the deciduous *Quercus cerrioides*. *Journal Vegetation Science* 15: 423-430.
- Cabezudo, B., A. Perez Latorre, y J.M. Nieto. 1995. Regeneración de un alcornocal incendiado en el sur de España (Istán, Málaga). *Acta Botanica Malacitana* 20: 143-151.
- Calvo, L., R. Tarrega, y E. De Luis. 2002a. The dynamics of mediterranean shrubs species over 12 years following perturbations. *Plant Ecology* 160: 25-42.
- Calvo, L., R. Tarrega, y E. Luis. 2002b. Regeneration patterns in a *Calluna vulgaris* heathland in the Cantabrian mountains (NW Spain): effects of burning, cutting and ploughing. *Acta Oecologica* 23:81-90.
- Canadell, J. y L. López-Soria. 1998. Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. *Functional Ecology* 12:31-38.
- Canadell, J., F. Lloret, y L. López-Soria. 1991. Resprouting vigour of two mediterranean shrub species after experimental fire treatments. *Vegetatio* 95: 119-126.
- Carreira, J.A., y F.X. Niell. 1992. Plant nutrient changes in a semi-arid Mediterranean shrubland after fire. *J. Vegetation Science* 3:457-466.
- Carrión, J.S. y B. Van Geel. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarra (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Review of Palaeobotany & Palynology* 106: 209-236.
- Caturla, R.N., J. Raventós, R. Guàrdia, y R. Vallejo. 2000. Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.). *Acta Oecologica* 21: 1-12.
- Cavero, R.Y. y A. Ederra. 1999. Evolución de la composición florística post-fuego en un carrascal de Navarra (N de España). *Pirineos* 153-154: 61-100.
- Clemente, A.S., F.C. Rego, y O.A. Correia. 1996. Demographic patterns and productivity of post-fire regeneration in portuguese Mediterranean maquis. *Int. J. Wildland Fire* 6:5-12.
- Cruz, A., y J.M. Moreno, J.M. 2001. Seasonal course of total non-structural carbohydrates in the lignotuberous Mediterranean-type shrub *Erica australis*. *Oecologia* 128: 343-350.
- Cruz, A., B. Pérez, J.R. Quintana, y J.M. Moreno. 2002. Resprouting in the Mediterranean-type shrub *Erica australis* affected by soil resource availability. *Journal Vegetation Science* 13: 641-650.
- Daskalakov, E.N. y C.A. Thanos. 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *Int. J. Wildland Fire* 6: 59-66.
- Delitti, W., A. Ferran, L. Trabaud, R. Vallejo, 2005. Effects of fire recurrence in *Quercus coccifera* L. Shrublands of the Valencia Region (Spain): I. Plant composition and productivity. *Plant Ecology*, 177, 57-70.
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, y F.X. Pons. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83: 2293-2303.
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, y F.X. Pons. 2003. Influence of fire severity on plant regeneration by means of remote sensing imagery. *Int J. Remote Sensing* 24: 1751-1763.
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, y F.X. Pons. 2004 a. Spatial patterns of fire occurrence in Catalonia, Spain. *Landscape Ecology* 19: 731-745.
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, y F.X. Pons. 2004 b. Temporal patterns of fire regime in Catalonia (NE Spain) along the last quarter of century (1975-98)- *International Journal Wildland Fire* 13: 89-99.
- Dominguez, L., L. Calvo, y E. Luis. 2002. The impact of wildfire season on regeneration of *Quercus pyrenaica* forest and *Pinus* sp. stands. *J. Mediterranean Ecology* 3: 47-54.
- Escudero, A., S. Barrero, y J.M. Pita. 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*, *P. sylvestris* var *iberica*). *Ann. Sci. For.* 54: 553-562.
- Espelta, J.M., J. Retana, y A. Habrouk. 2003. Resprouting patterns after fire and response to stool cleaning of two coexisting Mediterranean oaks with contrasting leaf habits on two different sites. *Forest Ecology and Management* 179: 401-414.
- Espelta, J.M., A. Rodrigo, A. Habrouk, N. Meghelli, J.L. Ordoñez, y J. Retana. 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after a large wildfire in NE Spain: challenges for fire Ecology and

- landscape restoration. Páginas 315-324 en: L. Trabaud y R. Prodon (editores). Fire and Biological processes. Backhuys, Leiden.
- Eugenio, M., F. Lloret, y J.M. Alcañiz. 2006a. Fire recurrence effects on the soil organic horizons of Mediterranean *Pinus halepensis* communities. *Forest Ecology Management* 221: 313-318.
- Eugenio, M., I. Verkaia, F. Lloret, J.M. Espelta 2006b. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecology Management* 231: 47-54.
- Ferran, A., C. Castell, A. Farràs, L. López, y R. Vallejo. 1991. Els efectes del foc en pinedes de la Catalunya central. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.* 59: 129-143.
- Ferran, A. y R. Vallejo. 1992. Litter dynamics in post-fire successional forests of *Quercus ilex*. *Vegetatio* 100: 239-246.
- Ferrandis, P., J.M. Herranz, y J.J. Martínez-Sánchez. 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a *Pinus pinaster* forest in SE Spain. *Int. J. Wildland Fire* 6: 31-35.
- Ferrandis, P., J.M. Herranz, y J.J. Martínez-Sánchez. 2001. Response to fire of a predominantly transient seed bank in a Mediterranean weedy pasture (eastern-central Spain). *Ecoscience* 8: 211-219.
- Giovannini, G., R. Vallejo, S. Lucchesi, S. Bautista, S. Ciompi, y J. Llovet. 2001. Effects of land use and eventual fire on soil erodibility in dry Mediterranean conditions. *Forest Ecology Management* 147: 15-23.
- Grigulis, K., S. Lavorel, I.D. Davies, A. Dossantos, F. Lloret, y M. Vilà. 2005. Landscape-scale positive feedbacks between fire and expansion of the large tussock grass, *Ampelodesmos mauritanica* in Catalan shrublands. *Global Change Biology* 11: 1042-1053.
- Habrouk, A., J. Retana, y J.M. Espelta. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* 145: 91-99.
- Hanley, M.E. y M. Fenner. 1998. Pre-germination temperature and the survivorship and onward growth of Mediterranean fire-following plant species. *Acta Oecologica* 19: 181-187.
- Herranz, J.M., P. Ferrandis, y J.J. Martínez-Sánchez. 1999. Influence of heat on seed germination of nine woody *Cistaceae* species. *Int. J. Wildland Fire* 9: 173-182.
- Herranz, J.M., J.J. Martínez-Sánchez, J. De las Heras, y P. Ferrandis. 1996. Stages of plant succession in *Fagus sylvatica* L. and *Pinus sylvestris* L. forests of Tejera Negra Natural park (Central Spain), three years after fire. *Israel Journal Plant Sciences* 44:347-358.
- Herranz, J.M., J.J. Martínez-Sánchez, A. Marín, y P. Ferrandis, P. 1997. Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Miller in a semi-arid area in Albacete province (southeastern Spain). *Ecoscience* 4: 86-90.
- Keeley, J.E., C.J. Fotheringham, y M. Morais. 1999. Reexamining fire suppression impacts on brushland fire regimes. *Science* 284: 1829-1832.
- Lloret, F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *J. Vegetation Science* 9: 417-430.
- Lloret, F., E. Calvo, X. Pons, y R. Díaz-Delgado. 2002. Wildfires and landscape patterns in the Eastern Iberian Peninsula. *Landscape Ecology* 17: 745-759.
- Lloret, F., y L. López-Soria. 1993. Resprouting of *Erica multiflora* after experimental fire treatments. *J. Vegetation Science* 4: 367-374.
- Lloret, F., J.G. Pausas, y M. Vilà. 2003. Responses of Mediterranean plant species to different fire frequencies in Garraf Natural Park (Catalonia, Spain): field observations and modelling predictions. *Plant Ecology* 167: 223-235.
- Lloret, F., M. Verdú, N. Fernández-Flores y A. Valiente-Banuet. 1999. Fire and resprouting in Mediterranean ecosystems. Insights from an external biogeographical region, the Mexical shrubland. *American Journal of Botany* 86 1655-1661.
- Lloret, F. y M. Vilà. 2003. Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *J. Vegetation Science* 14: 387-398.
- Lloret, F. y P.H. Zedler. 1991. Recruitment patterns of *Rhus integrifolia* populations in periods between fire in chaparral. *J. Vegetation Science* 2: 217-230.
- López-Soria, L. y C. Castell. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 91: 493-499.
- Luis-Calabuig, E., O. Torres, L. Valbuena, L. Calvo, y E. Marcos. 2002. Impact of large fires on a community of *Pinus pinaster*. Páginas 1-12 en : L. Trabaud (editor). Fire and Biological Processes. Backhuys, Leiden.
- Malanson, G.P. y L. Trabaud. 1987. Ordination analysis of components of resilience of *Quercus coccifera* garrigue. *Ecology* 68: 463-472.
- Malo, J.E. y F. Suárez. 1996. *Cistus ladanifer* recruitment – not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17: 55-60.
- Marcos, E., Alonso, P., Tarrega, R. y Luis-Calabuig, E. 1995. Temporary changes of the edaphic characteristics during the first year of postfire regeneration in two oak groves. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 9: 289-297.
- Marcos, E., R. Tarrega, y E. Luis-Calabuig. 2000. Comparative analysis of runoff and sediment yield with a rainfall simulator after experimental fire. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 293-307.
- Martínez-Sánchez, J.J., J.M. Herranz, J. Guerra, y L. Trabaud. 1996. Natural recolonization of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinaster* Aiton in burnt forests of the Sierra de Alcaraz-Segura mountain system (SE Spain). *Ecologia Mediterranea* 22: 17-24.

- Minnich, R.A. 1983. Fire mosaics in southern California and northern Baja California. *Science* 219: 1287-1294.
- Montoya, J.M. 1995. Red de seguimiento de daños en los montes. Daños originados por la sequía en 1994. Cuadernos Sociedad Española Ciencias Forestales 2: 65-76.
- Moreno, J.M., A. Vázquez, y R. Vélez. 1998. Recent history of forest fires in Spain. Páginas 159-185 en: J.M. Moreno (editor). *Large Forest Fires*. Backhuys, Leiden.
- Nathan, R., U.N. Safriel, I. Noy-Meir, y G. Schiller. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* 87: 659-669.
- Nathan, R., Safriel, U.N., Noy-Meir, Y. y Schiller, G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* 87: 2156-2169.
- Nathan, R y G. Ne'eman. 2000. Serotiny, seed dispersal and seed predation in *Pinus halepensis*. Páginas 105-118 en: G. Ne'eman y L. Trabaud (editores) *Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean basin*. Backhuys, Leiden.
- Núñez, M.R., F. Bravo, y L. Calvo. 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* L. and four competitor shrub species after fire. *Ann. For. Sci.* 60: 75-81.
- Núñez, M.R. y L. Calvo. 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*. 131: 183-190.
- Obeso, J.R. y M.L. Vera. 1996. Resprouting after experimental fire applications and seed germination in *Erica vagans*. *Orsis* 11: 155-163.
- Ojeda, F. 2001. El fuego como factor clave en la evolución de plantas mediterráneas. Páginas 319-349 en R. Zamora y F. I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*. CSIC y Asociación Española de Ecología Terrestre, Granada.
- Ojeda, F. 2004. Respuesta de las plantas al fuego. Páginas 153-159 en: C. M. Herrera (coordinador) *El Monte Mediterráneo en Andalucía*. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Ojeda, F., T. Marañón, y J. Arroyo. 1996. Postfire regeneration of a Mediterranean heathland in Southern Spain. *Int. J. Wildland Fire* 6: 191-198.
- Ordóñez JL, y J. Retana. 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats *Ecography* 27: 449-458.
- Paula, S., y F. Ojeda. 2006. Resistance of three co-occurring resprouter *Erica* species to highly frequent disturbance. *Plant Ecology* 183: 329-336.
- Pausas, J.G. 1999. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *J. Vegetation Science* 10: 717-722.
- Pausas, J. 2004. Changes in figure and climate in Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin). *Climatic Change* 63: 337-350.
- Pausas, J.G., E. Carbó, R.N. Caturla, J.M. Gil y R. Vallejo. 1999. Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica* 20: 499-508.
- Pausas, J.G., N. Ouadah, A. Ferran, T. Gimeno, y R. Vallejo. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodlands, eastern Iberian Peninsula. *Plant Ecology* 169: 205-213.
- Peñuelas, J. y I. Filella. 2001. Phenology. Responses to a warming world. *Science* 294:793-795.
- Pereiras, J., M.A. Puentes y M. Casal. 1985. Efecto de las altas temperaturas sobre la germinación de las semillas del tojo (*Ulex europaeus* L.). *Studia Oecologica* 6: 125-133.
- Pérez, B., y J.M. Moreno. 1998. Fire-type and forestry management effects on the early postfire vegetation dynamics of a *Pinus pinaster* woodland. *Plant Ecology* 134: 27-41.
- Piñol, J., J. Terradas y F. Lloret. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change* 38: 345-357.
- Pla, E. y F. Rodà. 1996. Aproximació a la dinàmica successional de combustible en brolles mediterrànies. *Orsis* 16: 79-102.
- Rego, F.C., S.C. Bunting y J.M. da Silva. 1991. Changes in understory vegetation following prescribed fire in maritime pine forests. *Forest Ecology Management* 41: 21-31.
- Retana, J., M. Riba, C. Castell y J.M. Espelta. 1992. Regeneration by sprouting of holm oak (*Quercus ilex*) stands exploited by selection thinning. *Vegetatio* 99-100: 355-364.
- Retana, J., J.M. Espelta, A. Habrouk, J.L. Ordóñez y F. de Solà-Morales. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forests changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience* 9: 89-97.
- Riba, M. 1997. Effects of cutting recurrence and rainfall pattern on resprouting vigour and growth of *Erica arborea* L. *J. Vegetation Science* 8: 401-404.
- Riera-Mora, S. y A. Esteban-Amat. 1994. Vegetation history and human activity during the last 6000 years on the central Catalan coast (northeastern Iberian Peninsula). *Veg. Hist. Archaeobot.* 3: 7-23.
- Rodrigo, A., J. Retana, y F.X. Picó. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* 85: 716-729.
- Romanyà, J., P. Casals, y R. Vallejo. 2001. Short-term effects of fire on soil nitrogen availability in Mediterranean grasslands and shrublands growing in old fields. *Forest Ecology Management* 147: 39-53.

- Salvador, R., y F. Lloret. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. *Orsis* 10: 25-34.
- Salvador, R., J. Valeriano, X. Pons, & R. Díaz-Delgado. 2000. A semi-automatic methodology to detect fire scars in shrubs and evergreen forests with Landsat MSS time series. *Int. J. Remote Sensing* 21: 655-671.
- Sánchez, E., G. Gallardo, M.A. Gaertner, A. Arribas y M. Castro. 2004. Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: a first approach. *Global and Planetary Change*, 44, 163-180.
- Spanos, I.A., E.N. Daskalidou, y C.A. Thanos. 2000. Postfire, natural regeneration of *Pinus brutia* forests in Thasos island, Greece. *Acta Oecologica* 21: 13-20.
- Terradas, J., J. Piñol, y F. Lloret. 1998. Risk factors in wildfires along the Mediterranean coast of the Iberian peninsula. Páginas 297-303 en: L. Trabaud, L. (editor). *Fire Management and Landscape Ecology*. International Association Wildland Fire, Fairfield.
- Vázquez, A., y J.M. Moreno. 2001. Spatial distribution of forest fires in Sierra de Gredos (Central Spain). *Forest Ecology Management* 147: 55-65.
- Vázquez, A., B. Pérez, F. Fernández-González, y J.M. Moreno. 2002. Recent fire regime characteristics and potential natural vegetation relationships in Spain. *J. Vegetation Science* 13: 663-676.
- Vélez, R. 1990. Los incendios forestales en España. *Ecología, Fuera de serie* 1: 213-221.
- Vélez, R. 1995. El peligro de los incendios forestales derivado de la sequía. *Cuadernos Sociedad Española Ciencias Forestales* 2: 99-109.
- Verdaguer, D., G. Pascual, y P. Puigdemont. 2000. Sprouting capacity at the seedling stage of tree *Quercus* species, *Quercus humilis* M., *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. in relation to the cotyledonary node. *Australian Journal of Botany* 49: 67-74.
- Verdú, M. 2000. Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *J. Vegetation Science* 11: 265-268.
- Verdú, M., P. Dávila, P. García-Fayos, N. Fernández-Flores y A. Valiente-Banuet. 2003. "Convergent" traits of Mediterranean woody plants belong to pre-Mediterranean lineages. *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 415-427.
- Viegas, D.X., J. Piñol, M.T. Viegas, y R. Ogaya. 2001. Estimating live fine fuels moisture content using meteorologically-based indices. *International Journal Wildland Fire* 10: 223-240.
- Vilà, M. y F. Lloret. 2000. Woody species tolerance to expansion of the perennial tussock grass *Ampelodesmos mauritanica* after fire. *J. Vegetation Science* 11: 597-606.
- Vilà, M., F. Lloret, E. Ogheri, y J. Terradas. 2001. Positive fire-grass feedback in Mediterranean Basin woodlands. *Forest Ecology Management* 147: 3-14.