

## CAPÍTULO 8

### Procesos de limitación demográfica

**Pedro Jordano, Fernando Pulido, Juan Arroyo,  
Juan Luis García-Castaño y Patricio García-Fayos**

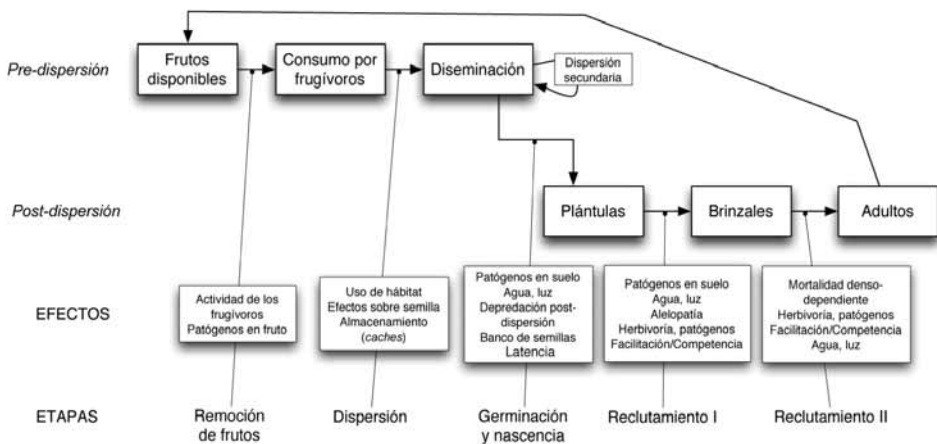
**Resumen.** *Procesos de limitación demográfica.* Este capítulo ofrece una revisión de los factores que afectan a la regeneración natural de la vegetación, considerando la serie de etapas demográficas que determinan la dinámica de una población. Son muy escasos los estudios disponibles que analizan toda la serie de eventos concatenados entre la producción de flores y frutos y el establecimiento exitoso de una planta adulta reproductiva. También son escasos los trabajos que permiten establecer los efectos aplazados que tienen las interacciones con animales a lo largo del ciclo de regeneración. La aproximación que proponemos cuantifica las pérdidas de propágulos en cada etapa demográfica e identifica “cuellos de botella” del reclutamiento que pueden colapsar la regeneración natural de una especie. Revisamos una serie de casos de estudio que ilustran diversos procesos de limitación demográfica. El uso de técnicas explícitamente demográficas es fundamental para comprender la evolución de las especies forestales Mediterráneas y para diseñar actuaciones de preservación de sus poblaciones y de su extraordinaria diversidad.

**Summary.** *Demographic limitation processes.* We review the main factors influencing recruitment limitation in Mediterranean woody species by considering the sequential stages that determine the demographic cycle. Very few studies examine the whole set of demographic stages, from flower production to the successful establishment of adult reproductive plants, and their influence on recruitment. There are also few studies exploring the delayed effects of animal interactions throughout the regeneration cycle, but the information on stage-specific effects is more detailed. We propose an approach that quantifies the propagule losses at each sequential demographic stage and identifies demographic bottlenecks that might collapse population growth. We review a series of case studies illustrating different limitation processes. The use of explicit demographic techniques is central to understand the evolution of Mediterranean woody species and to design sound, ecologically-based, conservation plans to preserve their extraordinary diversity.

# 1. Introducción

Los procesos demográficos tienen un papel crucial en la dinámica de las especies vegetales, tanto desde la perspectiva de su evolución como en lo referente a aspectos de colonización, regeneración y conservación. No obstante, la información explícitamente demográfica sobre especies Mediterráneas ha sido relativamente escasa hasta años recientes (Zamora y Pugnaire 2001). El conocimiento de la demografía de especies Mediterráneas y, especialmente, de los factores que limitan el crecimiento poblacional, es clave para llevar a cabo diseños de planes de conservación y restauración de poblaciones que tengan una sólida base ecológica. No obstante, muy raramente se consideran todos los aspectos de la biología poblacional de una especie y su conexión con el proceso demográfico de la regeneración natural (Howe 1989, Schupp y Fuentes 1995, Godínez-Alvárez y Jordano 2007).

El proceso de regeneración natural de las especies del bosque Mediterráneo, al igual que en cualquier otro ecosistema, lleva consigo la producción y establecimiento exitosos de propágulos tales como semillas y plántulas. Su resultado es el balance entre el establecimiento exitoso y las pérdidas de estos propágulos en cada una de las etapas sucesivas de la regeneración (Jordano y Herrera 1995, Wang y Smith 2002). El reclutamiento exitoso requiere la superación de una serie de etapas concatenadas a lo largo del ciclo de regeneración, en las cuales hay múltiples factores que afectan a la supervivencia de estos propágulos (Fig. 8.1). La regeneración se basa simplemente en que las semillas producidas superen los filtros selectivos impuestos por el proceso de dispersión, la supervivencia a depredadores posdispersivos, la germinación, la nascencia de plántulas, el establecimiento de brinzales y, finalmente, de adultos reproductivos (véase p. ej., Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, Pulido 2002). El



**Figura 8.1.** Esquema del ciclo natural de regeneración, tomando como ejemplo el caso de una especie Mediterránea, árbol o arbusto, zoócora y de larga vida. El esquema está inspirado en Herrera *et al.* (1998), Jordano y Herrera (1995) y Wang y Smith (2002). El proceso de regeneración natural tiene dos fases principales, pre- y posdispersivas que corresponden a eventos que acontecen antes y después de la llegada de semillas al suelo. En general, los estudios sobre las etapas predispersivas han estado históricamente desconectados de los referidos a las etapas posdispersivas, debido principalmente a las dificultades inherentes a seguir el destino de semillas diseminadas por diferentes agentes. En cada etapa hay unos efectos específicos que influyen sobre la probabilidad de supervivencia de los propágulos desde esa etapa a la siguiente. Estos efectos incluyen interacciones con animales (mutualistas, herbívoros), con el ambiente abiótico (luz, agua), etc. Cualquiera de estos factores es limitante si, independientemente de otros efectos, reduce la probabilidad de reclutamiento exitoso en una etapa a un valor próximo a cero.

efecto de cualquier factor que lleve consigo la disminución de la probabilidad de supervivencia, en cualquiera de estas etapas, a valores próximos a cero podría causar cuellos de botella demográficos que detuvieran la regeneración. Más aún, la incidencia de cualquiera de estas etapas depende no sólo de los factores que son específicos a ella, sino también de lo acontecido en etapas anteriores; esto es, la probabilidad de supervivencia asociada a las etapas previas a una determinada fase del reclutamiento es multiplicada por la específica de ésta, dando lugar a una probabilidad de transición dada. Esta probabilidad de transición puede ser cero o próxima a cero no sólo por efectos específicos de una fase demográfica sino por lo acontecido en las etapas previas.

Los cuellos de botella demográficos resultan de la acción de procesos de limitación. Un proceso, o su acción, limita la regeneración natural de una especie si su anulación ocasiona un incremento significativo de dicha regeneración (Clark 1998, Ehrlén y Eriksson 2000, Turnbull *et al.* 2000, Munzbergova y Herben 2005, Clark *et al.* 2007). Por ejemplo, se puede demostrar que la destrucción de semillas tras la dispersión que llevan a cabo numerosas especies (p. ej., roedores u hormigas) puede limitar el reclutamiento si atenuando o eliminando experimentalmente su acción se incrementa el número de propágulos reclutados (De Steven 1991, Hulme 1998). Incluso la acción de los mutualistas puede ser limitante: la dispersión de semillas por frugívoros podría limitar el reclutamiento si incrementos de su densidad poblacional propiciaran un mayor éxito de dispersión, como ocurre en años de buena fructificación que pueden saciar a la población de frugívoros. Se podría decir que una población experimenta limitación por dispersión si la dispersión de semillas adicionales incrementa en el establecimiento de plantas.

Algunos ejemplos de cuellos de botella demográficos (Fig. 8.1) son los impuestos por procesos bióticos (herbivoría, vecería, depredación de semillas, disponibilidad de micorrizas, etc.) y abióticos (sequía, nutrientes del suelo, ambiente lumínico, etc.). Para el escenario Mediterráneo podemos destacar algunas características claves que son compartidas por una alta proporción de la flora leñosa:

- a) Para un alto porcentaje de especies Mediterráneas, las interacciones con animales pueden ser fuertemente limitantes en procesos de reclutamiento, debido a la alta incidencia de entomofilia y zoocoria en la flora leñosa (Herrera 1995a). Este tipo de efectos es extremadamente variable en el espacio y en el tiempo (Herrera *et al.* 1998). La actividad de animales mutualistas será limitante en aquellas ocasiones en que sea insuficiente para la polinización o dispersión exitosa de una buena fracción de los óvulos y las semillas producidas, respectivamente.
- b) Para muchas especies Mediterráneas no existe información de historia natural que pueda servir de base para estudios en profundidad de estos procesos. Por ejemplo, no se conocen bien las especies de insectos depredadores de semillas asociados a numerosas especies de plantas, ni tampoco las especies defoliadoras o consumidoras de frutos en desarrollo. Este trabajo básico de catalogación y enumeración está aún pendiente para muchas especies vegetales Mediterráneas, aunque en algunos casos es bien conocido (véase p. ej., Davatchi 1958, Roques 1983).
- c) Los factores que determinan pérdidas de propágulos antes de la dispersión son muy diferentes de aquéllos que actúan tras ésta (Fig. 8.1); en la primera predominan efectos intrínsecos a la planta (p. ej., aborto), mientras que en la segunda influyen una gran variedad de factores ambientales bióticos y abióticos variables de forma compleja con la heterogeneidad ambiental (Jordano 2000, Traveset *et al.* 2003). La importancia de los factores post-dispersión es clave en el diseño de planes de manejo y restauración de hábitats.

En este capítulo revisamos algunos aspectos de limitación demográfica en especies leñosas Mediterráneas considerando los nuevos avances que se han producido en su estudio; analizamos cómo la dispersión de semillas es una etapa clave en estas especies y cómo influye en la estructura de la vegetación. Nos centraremos en especies zoócoras, aunque gran parte del material presentado y las consideraciones que se hacen son muy relevantes para otras especies con otros mecanismos de dispersión y/o requerimientos de regeneración.

## 2. Definiciones

La idea de limitación del reclutamiento de una especie parte de la base de que procesos ecológicos de variada índole causan pérdidas de propágulos que, de otro modo, habrían sobrevivido en lugares adecuados para el crecimiento y establecimiento. Si se elimina la acción de estos factores limitantes debería obtenerse un incremento significativo de la probabilidad de transición en cualesquiera de las etapas demográficas consideradas. Ahora bien, los conceptos más importantes en la literatura al uso (Cuadro 8.1) distan mucho de ser precisos y frecuentemente se utilizan con diferentes matices y significados ambiguos.

Podríamos hablar de cuatro conceptos clave en los procesos de limitación (Clark *et al.* 1999a, 1999b): limitaciones de la producción (*source limitation*), limitación de dispersión, limitación de reclutamiento y limitación de establecimiento. Los factores que limitan la producción de semillas viables para ser dispersadas ocurren en la etapa predispersiva y frecuentemente implican factores intrínsecos a la planta como son los patrones de asignación de recursos para la reproducción, los aspectos ligados a la biología floral (compatibilidad, expresión del sexo) y el lugar de crecimiento (luz y recursos disponibles). Pero también influyen factores bióticos extrínsecos tales como la limitación de la polinización, reduciendo el cuajado de frutos, la acción de patógenos y herbívoros sobre las estructuras reproductivas, y la actividad de los depredadores de semillas antes de la dispersión. Estas pérdidas predispersivas causan que sólo una parte del potencial reproductivo logrado tras la floración alcance la etapa de semilla desarrollada lista para ser dispersada. Frecuentemente estas pérdidas predispersivas son muy altas, debidas a una baja viabilidad intrínseca de las semillas, como en *Pistacia* spp. (Jordano 1988, 1989, Traveset 1994, Verdú y García-Fayos 1995, 2002) o *Pinus* (Roques 1983, Dormont *et al.* 1996, Robledo-Arnuncio 2004), o bien a pérdidas masivas de la cosecha tras el ataque de depredadores específicos, como en *Juniperus* spp. (Roques 1983, Roques *et al.* 1984, García 1998a).

Cuando nos referimos a limitación de la dispersión hablamos normalmente de situaciones en las que una mayor movilización de semillas aumentaría el reclutamiento poblacional (Muller-Landau *et al.* 2002). Por ejemplo, una mayor remoción exitosa de frutos por parte de los frugívoros daría como resultado mayor llegada de semillas a sitios adecuados para germinar y establecerse y, en consecuencia, un mayor reclutamiento. Los datos sobre porcentaje de frutos consumidos por animales frugívoros en el área Mediterránea indican frecuentemente que puede darse tal limitación (véase revisión en Herrera 1995). Por ejemplo, en años de producción limitada de frutos de acebuche (*Olea europaea* var. *silvestris*) el porcentaje de frutos consumidos (y de semillas dispersadas exitosamente) es en promedio 93,9% (Jordano 1987); pero en años de gran producción, que exceden la demanda de la población de frugívoros, hay una menor proporción de frutos consumidos (52,4% en promedio) y el resultado es una mayor pérdida de frutos y semillas debida a la acción de los patógenos. La dispersión es limitante porque si aumentase la abundancia de frugívoros en estos años de mayor producción, cabría esperar aumentos de la remoción exitosa de los frutos y mayor llegada de semillas a lugares de germinación. Se observa una situación similar en áreas de acebuchar degradadas, con escasez de frugívoros, donde el porcentaje de frutos consumidos es muy bajo (Alcántara *et al.* 1997, Rey y Alcántara 2000).

CUADRO 8.1

Glosario

**Limitación de la dispersión** (*Dispersal limitation*). Proceso por el cual las semillas no alcanzan a ser dispersadas en cantidad suficiente como para llegar a todos los puntos donde el establecimiento podría ser exitoso.

**Limitación del reclutamiento** (*Recruitment limitation*). Proceso por el cual las semillas dispersadas exitosamente no alcanzan a reclutar como brinzales y, eventualmente, adultos en todos los puntos que son favorables para su crecimiento y supervivencia.

**Limitación de la regeneración** (*Regeneration limitation*). Es el proceso por el cual las semillas producidas en un determinado evento reproductivo no llegan a regenerar la población adulta. La limitación se puede producir en la fase de fructificación y crecimiento de los frutos (predispersión), en la de dispersión o en la de reclutamiento.

**Vecería** (*Masting*). Patrón de fructificación sincronizado a escala poblacional, en el que se dan años ocasionales de producción elevada separados por períodos de muy escasa o nula producción.

**Hipótesis de Janzen-Connell**. Postula que el principal beneficio de la dispersión de semillas es el alejamiento de éstas de la planta madre, escapando de la alta mortalidad denso-dependiente debida a patógenos, depredadores de semillas y/o herbivoría que tiene lugar bajo la copa materna. Predice que el punto de mayor probabilidad de reclutamiento se produce a cierta distancia de la planta materna, donde se maximiza conjuntamente la probabilidad de llegada de la semilla y la probabilidad de supervivencia a depredadores tras la dispersión.

**Dispersión secundaria** (*Secondary dispersal*). Proceso por el cual las semillas ya dispersadas en el suelo son movilizadas a otros lugares. Generalmente es un proceso mediado por animales (roedores, hormigas, ungulados, coleópteros).

**Almacenamiento de semillas** (*Scatter hoarding, caches*). Proceso de dispersión primaria o secundaria por el cual un animal deposita alimento (generalmente semillas) en lugares concretos (depósitos, almacenes o *caches*) para recuperarlas más tarde. Las semillas de depósitos que permanecen ocultos, sin ser re-descubiertos, pueden germinar exitosamente y contribuyen al reclutamiento. El proceso por el cual se dispersan las semillas de esta forma se denomina sinzoocoria.

**Dispersión de semillas** (*Seed dispersal*). Movimiento de las semillas desde las ramas del pie de planta materno. Se habla de “dispersión a larga distancia” frecuentemente sin precisión, para referirse a movimientos de la semilla más o menos lejos de la planta madre, generalmente fuera de la copa o del vecindario inmediato. En un sentido más concreto, se usa para el movimiento de las semillas a otras poblaciones o rodales.

**Diseminación** (*Dissemination*). Implica el proceso de dispersión (movimiento) de la semilla y el de su deposición en un lugar determinado. El patrón de diseminación que efectúa un frugívoro está definido por su patrón de movimientos y por el tipo de microhábitat donde deposita las semillas.

**Depredación de semillas** (*Seed predation*). Consumo de semillas por depredadores (invertebrados o vertebrados), bien de semillas maduras bien en desarrollo. El ataque a los frutos maduros no siempre conlleva depredación de semillas. Además, el consumo de la semilla por un depredador potencial puede ser parcial (dañando sólo parcialmente al embrión), sin afectar a su probabilidad de germinación.

**Lluvia de semilla** (*Seed rain*). Cantidad de semillas que alcanzan una ubicación determinada en el espacio. Generalmente se cuantifica por medio de “trampas” de semilla.

**Sombra de semilla** (*Seed shadow*). El área y/o patrón espacial de distribución de las semillas caídas en el suelo, bien sea pasivamente o diseminadas por los dispersores. Frecuentemente se usa para designar el patrón espacial de diseminación de una planta individual, aunque se puede referir también a una especie o población, o al patrón generado por una o varias especies frugívoras.

Generalmente este tipo de limitación se refiere a incrementos de la regeneración sobre la que puede observarse en un área determinada, y se pone de manifiesto con experimentos de “aumento del sembrado”, esto es, incrementando experimentalmente la densidad de semillas dispersadas más allá de los valores medios que pueden observarse en condiciones naturales (Turnbull *et al.* 2000, Munzbergova y Herben 2005). Pero la limitación de la dispersión puede operar a mayores escalas, limitando la llegada de semillas a otras poblaciones o rodales distantes (pero adecuados) para la supervivencia y el reclutamiento. Este tipo de limitación se puede poner de manifiesto con experimentos de “introducción de semillas”, esto es, siembra de semillas de una especie concreta en rodales o áreas donde no hay evidencia de que la especie esté presente (Turnbull *et al.* 2000). Los estudios comparativos al respecto son escasos (Eriksson y Jakobsson 1998, Kiviniemi y Eriksson 1999, Ehrlén y Eriksson 2000) y prácticamente inexistentes en nuestra área.

En un estudio anterior (Jordano 2001) ya hemos revisado otros factores de limitación de la dispersión, abogando por una definición más amplia de este concepto, expandida, que abarque los efectos aplazados que tienen los animales frugívoros sobre el reclutamiento de las plantas. Estas consecuencias exceden las etapas de remoción de frutos y diseminación (llegada de semillas, Fig. 8.1) para alcanzar a etapas más tardías de la regeneración. Por ejemplo, los frugívoros pueden limitar el reclutamiento efectuando una dispersión fuertemente contagiosa (agregada espacialmente) de las semillas o diseminando a lugares (microhábitats) donde el riesgo de depredación es alto (Howe 1989). Estas consideraciones son importantes porque muy frecuentemente los lugares de mayor probabilidad de llegada de semillas no son los de mayor probabilidad de supervivencia a depredadores o los de mayor probabilidad de germinación o nascencia exitosa de las plántulas (Schupp 1995). En este sentido, simplemente habría que hablar de limitación de la producción (*source limitation*), limitación de la diseminación (que incluye la dispersión de semillas y su llegada a los sitios de germinación) y limitación del establecimiento. La limitación del reclutamiento abarcaría los procesos que incluyen la diseminación y el establecimiento; junto con las limitaciones de la producción definirían los limitantes de la regeneración natural (Fig. 8.1, Cuadro 8.1; Jordano 2001). Las etapas del ciclo de regeneración natural se dividirían en pre- y posdispersivas (Fig. 8.1), correspondiendo a antes y después de la llegada de las semillas al suelo.

La llegada de las semillas al suelo supone ciertamente un evento importante en la demografía de las plantas pues señala el inicio de las fases de establecimiento. Hay un gran número de trabajos que han abordado los procesos de limitación que se dan en estas fases de la regeneración pero son muy escasos los que establecen una relación con los eventos ocurridos en la etapa de diseminación. Así, la mayoría de los estudios parten del análisis de la lluvia de semillas y de las pérdidas de propágulos que ocurren tras la llegada de semillas al suelo (Herrera *et al.* 1994, Jordano y Herrera 1995, García 1998b, Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000, Gulias *et al.* 2004) (véase, no obstante Traveset *et al.* 2003; Pulido y Díaz 2005) y pocas veces es posible establecer el efecto directo de una especie concreta de dispersor (Calviño-Cancela 2002, Jordano y Schupp 2000, Valido y Nogales 1994, Wenny 2000).

### 3. Casos de estudio

Cada vez son más numerosos los estudios que abordan explícitamente la visión conjunta de una serie completa de etapas demográficas y su efecto sobre el reclutamiento final. La información se sintetiza normalmente en forma de proporciones de propágulos reclutados en cada etapa específica y en la proporción reclutada desde el inicio hasta cada etapa (probabilidad acumulada de reclutamiento) (véase Cuadro 8.2). Ejemplos bien trabajados de especies concretas para las cuales podemos ilustrar procesos de limitación demográfica son: *Quercus pyrenaica* (Gómez *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2004), *Prunus mahaleb* (Jordano y Schupp 2000), *Frangula alnus* (Hampe y Arro-



CUADRO 8.2.

**Diseño de estudios de campo para la estima de probabilidades de transición entre estadios demográficos**

El contexto más habitual de los estudios demográficos en especies forestales es el análisis de su ciclo de regeneración, que suele aplicarse para comprender tanto la dinámica de especies dominantes como de las que tienen carácter relicto, habitualmente amenazadas. La regeneración es un proceso dinámico por el que nuevos individuos se incorporan a la población reproductora a medida que otros desaparecen como consecuencia de la mortalidad natural o inducida. Este proceso implica una serie de transiciones entre estados (flor, fruto iniciado, fruto en desarrollo (< 50% del tamaño definitivo), fruto desarrollado, fruto consumido, semilla dispersada, semilla germinada, plántula, brinjal y adulto) cada uno de los cuales ocurre con una probabilidad de transición específica,  $P_t$ . Se dice que un factor limita una transición cuando cabe esperar un aumento de la correspondiente  $P_t$  en respuesta a la atenuación del factor limitante, por ejemplo una adición de semillas o una exclusión de herbívoros. El objetivo de los estudios de campo es determinar los valores de  $P_t$  específicos de cada transición entre las etapas sucesivas, lo que permite construir una curva de supervivencia que integra todas las fases y estudiar el efecto de los factores ambientales sobre la forma de la curva o sobre los valores de  $P_t$  de una parte de ella.

La imposibilidad de estudiar todas las fases del ciclo en plantas muy longevas es una seria limitación que obliga a distinguir entre “fases accesibles” (de flor a brinjal) que se estudian de forma directa en períodos relativamente breves y “fases no accesibles” cuyas limitaciones son deducidas con métodos indirectos.

*a) Diseño experimental para las fases accesibles*

En general los diseños de estudios de este tipo representan una mezcla de métodos observacionales y manipulativos, que se aplican según la fase del ciclo vital de que se trate. En todas las fases la variable dependiente (variable “respuesta”) es precisamente  $P_t$ , cuyo valor está sujeto a variaciones en función de ciertas variables independientes (“factores”). Típicamente estos factores son la densidad de individuos de la misma u otras especies o la disponibilidad de recursos en la fase predispersiva, mientras que en la fase posdispersiva suelen emplearse distintas combinaciones de factores abióticos (niveles de luz, agua y nutrientes) y bióticos (presencia o abundancia de polinizadores, dispersores o herbívoros). Aunque lo deseable sería conocer estos procesos en condiciones naturales, la complejidad de las relaciones implicadas suele obligar a estudiar parte de ellos en condiciones controladas.

La estima de probabilidades de transición se basa generalmente en los siguientes procedimientos:

- *Floración*: seguimiento de yemas marcadas antes de su apertura hasta el desarrollo completo de los órganos reproductivos femeninos; estima del porcentaje de yemas no abiertas y brotes o flores no desarrollados por factores climáticos desfavorables o por defoliadores.
- *Fertilización* (cuajado de los frutos): seguimiento de flores femeninas marcadas hasta el inicio del crecimiento de los frutos; estima del porcentaje de flores polinizadas y del porcentaje de éstas que han sido fertilizadas (a menudo sólo es posible conocer el porcentaje acumulado tras estos dos eventos).
- *Fructificación*: seguimiento de frutos cuajados hasta que alcanzan su tamaño definitivo; estima del porcentaje de frutos cuajados que dan semillas viables para la dispersión, distinguiendo entre incidencia de causas de inviabilidad abióticas (déficit de algún recurso) y bióticas (interacciones con enemigos naturales).

Estos tres procesos predispersivos suelen estudiarse también mediante la instalación de “trampas” o colectores que recogen los propágulos caídos por distintas causas de inviabilidad, cuya incidencia se estima al final del período de caída de frutos viables.

- *Dispersión*: observación directa del comportamiento de animales dispersores y/o recuperación de semillas marcadas; estima del porcentaje de frutos movilizados y el porcentaje de éstos que se depositan en sitios seguros.
- *Consumo posdispersivo*: seguimiento de semillas dispersadas marcadas que desaparecen por la acción de depredadores.

- *Germinación-emergencia*: seguimiento de semillas sembradas en condiciones generalmente controladas hasta la aparición de la radícula y/o la plúmula.
- *Establecimiento*: seguimiento de plántulas controladas o emergidas de forma natural hasta que la curva de supervivencia tienda a estabilizarse, lo que bajo un régimen climático mediterráneo ocurre al final del primer o segundo verano después de la emergencia.

Los procesos posdispersivos típicamente evalúan la calidad de distintos microhábitats como “sitios seguros” para el éxito de cada fase; como resultado se estiman las probabilidades acumuladas que cada microhábitat tiene de reclutar nuevos individuos.

*b) Análisis de datos en estudios que comprenden varias fases del ciclo reproductivo*

El resultado más habitual al final de un estudio de este tipo es una curva de supervivencia que puede describir la pérdida de potencial reproductivo (descenso en el número de propágulos vivos) de uno o más estadíos. En general, debido a las peculiaridades metodológicas de cada fase, se suele disponer de curvas de supervivencia de frutos cuajados, semillas y/o plántulas. Idealmente, debería fijarse como objetivo la curva que describiese el cambio en el número de propágulos desde la flor al brinzal leñoso, aunque este reto sólo se ha abordado con unas pocas especies leñosas (véase Tabla 8-1).

Independientemente de la curva de supervivencia estimada, los métodos analíticos disponibles evalúan diferencias en la forma de las curvas obtenidas en distintas situaciones (aprovechando la variabilidad existente en los microhábitats naturales o induciéndola mediante tratamientos manipulativos de ciertos recursos supuestamente limitantes). Estos métodos de *análisis de supervivencia* tienen como única exigencia un tamaño de muestra suficiente y la capacidad del investigador para clasificar los individuos como vivos o muertos al final del intervalo de tiempo considerado. Un buen tratamiento de estos métodos en un contexto ecológico puede consultarse en Fox (1993).

Alternativamente al análisis de supervivencia clásico, el investigador puede estar interesado sólo en el resultado final de cada fase (porcentaje de propágulos vivos), dirigiendo su esfuerzo al análisis de las relaciones causales que se establecen entre esta variable y los factores abióticos y bióticos de interés. En este caso el método más extendido es el análisis de vías (*path analysis*) (Mitchell 1992, Hatcher 1994), capaz de cuantificar el valor explicativo de un conjunto amplio de variables independientes relacionadas como determinantes de los distintos componentes del éxito reproductivo. Este método es una extensión de los análisis de regresión tradicionales cuya principal virtud es la de permitir aislar efectos causales directos e indirectos. Un inconveniente serio es la necesidad de tamaños muestrales elevados.

Las dos aproximaciones mencionadas se han mostrado útiles a la hora detectar *cuellos de botella* en el ciclo de regeneración, es decir, transiciones que ocurren con una probabilidad muy baja o factores con una influencia relativa muy elevada que difuminan los efectos de otros factores aunque éstos tengan efectos parciales significativos.

yo 2002), *Phillyrea latifolia* (Herrera *et al.* 1994, Jordano y Herrera 1995), *Pistacia* spp. (Jordano 1988, 1989, Verdú y García-Fayos 1995, 1998a, b, 2002), *Rhamnus* spp. (Traveset *et al.* 2003, Gulias *et al.* 2004), *Olea europea* var. *sylvestris* (Jordano 1987, Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000), *Juniperus* spp. y *Taxus* (Jordano 1991, García *et al.* 1996, García 1998b, García *et al.* 1999, García *et al.* 2000a, García *et al.* 2000b, Pulido y Díaz 2005), entre otros (Tabla 8.1).

En los siguientes apartados revisamos brevemente algunos casos de estudio que, a nuestro modo de ver, ilustran algunas formas importantes de limitación demográfica en especies leñosas Mediterráneas. La lista no es exhaustiva pero hemos intentado sintetizar los ejemplos más claros de factores que influyen de forma determinante en cada etapa ilustrada en la Fig. 8.1.

La principal dificultad de este tipo de trabajos (Cuadro 8.2) estriba en poder enlazar de forma concatenada todas las etapas demográficas consideradas, muy especialmente cuando el objetivo es analizar el efecto directo de las interacciones mutualistas de determinadas especies de polinizadores o frugívoros (Jordano 2000, Wang y Smith 2002); o cuando se pretenden estimar las probabilidades de transición de las fases de plántula y brinzal a adul-



TABLA 8. 1

Probabilidades de transición entre etapas del ciclo natural de regeneración de algunas especies mediterráneas. Se resumen los datos aportados por los autores citados para cada etapa: la probabilidad de transición específica de cada etapa, es decir, la probabilidad de supervivencia exitosa a esa etapa. Para la mayor parte de las especies estudiadas se dispone de datos para varias poblaciones o tipos de hábitat y los valores tabulados corresponden a promedios; normalmente existe una gran variación entre microhábitats y/o años de estudio.

Especie (población)	Fructificación	Fruto final	Semilla viable	Semilla dispersada	Super-vivencia a depredadores postdispersión	Germinación y nascencia (acum.)	Super-vivencia al 1º verano	Super-vivencia al 2º verano	Referencia
<i>Phillyrea latifolia</i> , Bosque			0,61	0,33	0,59	0,04	0,15	0,53	Jordano y Herrera (1995)
<i>Phillyrea latifolia</i> , Matorral			0,45	0,77	0,46		0,15	0,53	Jordano y Herrera (1995)
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,75	0,46	0,06	0,83	0,96				Jordano (1989)
<i>Pistacia lentiscus</i>	0,45		0,09	0,50			0,07		(Verdú y García-Fayos 1995, 1998a)
<i>Pistacia terebinthus</i>		0,04-0,28		0,98					(Traveset 1994)
<i>Olea europaea</i> , var. <i>syvestris</i>		0,67	0,70	0,53		0,39	0,09	0,85	Jordano (1987) Rey y Alcántara (2000)
<i>Quercus ilex</i> , Bosque	0,69	0,56	0 (1)				0,56	0,90	(Pulido y Díaz 2004)
<i>Quercus ilex</i> , Dehesa	0,64	0,48	0,09 (1)			0,73	0,14	0,90	(Pulido y Díaz 2004)
<i>Quercus suber</i>			0,74 (2)			0,49	0,005	0,00	(Herrera 1995b)
<i>Quercus ilex</i>			0,02 (2)			0,75			(Gómez 2004)
<i>Quercus pyrenaica</i>			0,008 (2)		0,04		0,40-0,70	0,017	(Gómez <i>et al.</i> 2003)
<i>Frangula alnus</i>	0,48	0,07		0,36	0,10		0,31		(Hampe y Arroyo 2002)
<i>Prunus mahaleb</i>	0,38	0,99	0,98	0,78	0,54	0,29	0,12	0,02	Jordano (1993 #5181], 1995 y obs. pers.) Jordano y Schupp (2000 y obs. pers.)
<i>Rhamnus ludovici-salvatoris</i>	0,47		0,88	0,95	0,03	0,03	0,32		(Traveset <i>et al.</i> 2003)
<i>Juniperus communis</i>			0,09	0,65		< 0,001			(García 1998b, García <i>et al.</i> 2000a, García 2001)
<i>Stipa tenacissima</i>					0,60	0,08	0,32	0,19	(Gasque y García-Fayos 2003, 2004)

(1) Bajo árbol; (2) Lejos de árbol

to reproductivo en estas especies de vida larga. Muy pocos estudios han documentado estos aspectos.

Por ejemplo, el trabajo pionero de Jordano y Herrera (1995) no pudo documentar los patrones de remoción de frutos por cada especie frugívora dispersora de *Phillyrea latifolia* o sus patrones de uso de hábitat (véase también Alcántara *et al.* 2000, Rey y Alcántara 2000). Sólo en sistemas relativamente simples de interacción planta-frugívoros es posible seguir el destino de semillas cuya diseminación se puede asignar de forma inequívoca a una especie concreta de dispersor (Reid 1989, Julliot 1997, Wenny y Levey 1998, Wenny 2000). Es posible inferir la contribución relativa de cada especie de frugívoro a la lluvia de semillas de un tipo concreto de microhábitat por medio de inferencias basadas en datos de frecuencias y tipo de movimientos de los animales y de densidad de semillas en el suelo (Jordano y Schupp 2000, García-Castaño 2001; véase también Jordano *et al.* 2007). Por otra parte, la estima de probabilidades de transición a las fases adultas sólo es factible de abordar en el marco de modelos matriciales, a partir de censos “estáticos” de las poblaciones (Cuadro 8.3) (Caswell 2000, García e Iriondo 2002).

CUADRO 8.3

**Análisis demográficos para especies de vida larga**

*a) Modelos de crecimiento*

Modelización del cambio en el número de individuos con el tiempo y extracción de parámetros del crecimiento (tasas de crecimiento instantánea y finita). No aplicable a especies de vida larga.

*b) Tablas de vida horizontales*

Estudian el riesgo de mortalidad específico de la edad (inadecuado para especies de vida larga). Datos de campo: número de individuos vivos y tasas de fecundidad.

*c) Tablas de vida verticales o estáticas*

Referidas a un segmento del período vital, sin hacer seguimiento a lo largo del tiempo sino realizando una estima a través de un corte instantáneo (se asume que la población es estable en ese momento). Genera una curva de supervivencia para una cohorte.

*d) Modelos matriciales*

Proyectan la evolución de la estructura de una población suponiendo que no cambian las condiciones iniciales; realiza predicciones asumiendo que no cambian las tasas vitales registradas. Se usan diagramas de lazos que reflejan las transiciones entre estados de tamaño o edad, así como las fecundidades. Datos necesarios: número de individuos en tiempos  $t$  y  $t+1$  en cada clase, tasas de supervivencia, transiciones entre clases y fecundidades. Sensible al tamaño de muestra (30-50 individuos idealmente). Matriz de Leslie para clases de edad y Matriz de Lefkovich para clases de tamaños.

Por iteración se obtiene la evolución de la estructura estable de la población, una vez superada la fase de comportamiento pasajero. Se puede calcular la distribución estable de la población, su tasa de crecimiento,  $\lambda$ , y el valor reproductivo específico de cada clase.

Mediante análisis prospectivos de perturbaciones se puede estimar el efecto de cambios en tasas vitales (supervivencia, crecimiento, fecundidad) sobre el crecimiento de la población. El cambio en  $\lambda$  es la *sensibilidad* y da idea del valor relativo de esa tasa como determinante de la evolución de la población. La *elasticidad* evalúa la contribución relativa de cada transición al cambio de  $\lambda$ .

Mediante análisis retrospectivos se puede evaluar qué transición ha ejercido mayor influencia en la variabilidad actual de una determinada tasa vital.

Hay varias descripciones básicas de estos métodos (García e Iriondo 2002, Godínez-Álvarez *et al.* 2002, García 2003, Godínez-Álvarez y Jordano 2007) y también detalladas (Caswell 1989, 2000).

### 3.1. Limitación de semillas (*source limitation*)

Los estudios con *Pistacia* spp. y *Juniperus* spp. ponen de manifiesto la importancia de la producción inicial de semillas viables como limitante del reclutamiento posterior. La limitación de semillas o *source limitation* (Cuadro 8.1) implica que no se producen suficientes semillas viables para ser dispersadas a todos los lugares potencialmente disponibles para el establecimiento exitoso. Por ejemplo, en *P. lentiscus* raramente son viables más del 10,0% de las semillas producidas en frutos de tamaño definitivo (Jordano 1989). Este patrón es bastante general aunque se observan variaciones entre años y entre localidades, posiblemente asociadas a variaciones de la densidad de pies masculinos y femeninos (Verdú y García-Fayos 1998b). La baja viabilidad de las semillas se debe a la extendida incidencia de partenocarpia en este género. Los frutos partenocárpicos inician su desarrollo tras la polinización en flores que han recibido polen, aunque luego no ocurra fertilización debido a un fuerte retraso en la singamia (Grundwag 1976, Verdú y García-Fayos 2002). Aunque el éxito de dispersión de semillas de *P. lentiscus* es alto (> 80,0%) (Jordano 1989) la mayor parte de las semillas dispersadas es inviable.

El caso de *Juniperus* spp. es similar, al tener una alta incidencia de semillas inviables (Ortiz *et al.* 1998, García *et al.* 2000a, Montesinos 2007, Montesinos *et al.* 2007). Por ejemplo, las poblaciones meridionales de *J. communis* son las de mayor número de semillas/gálibulo, pero a la vez tienen el mayor porcentaje de semillas inviables. Este efecto es probablemente debido a limitaciones de la polinización, ya que la frecuencia de semillas inviables aumenta con la precipitación (García *et al.* 2002). Además, los niveles de depredación de semillas y daño a los gálibulos antes de la dispersión son muy elevados y pueden dar lugar a fracasos de la producción de la cosecha de conos justo antes de la dispersión. Los daños están causados principalmente por una alta frecuencia de depredación pre-dispersiva por himenópteros de la familia Torymidae (*Megastigmus* spp.), entre otros insectos, cuyas diferentes especies son específicas de diferentes enebros y sabinas (Roques 1983, Roques *et al.* 1984) (véase también García *et al.* 2000a).

### 3.2. Limitación de la diseminación

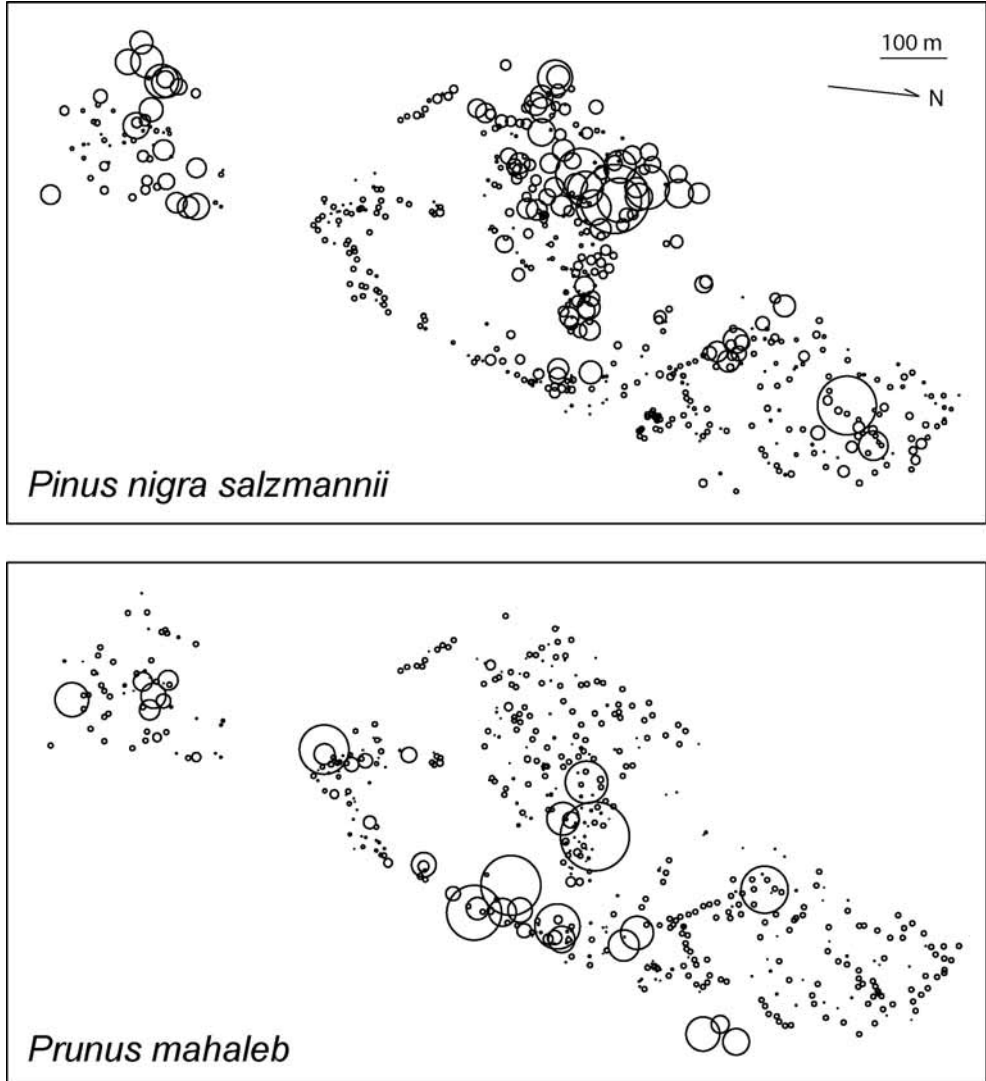
El hecho de que las interacciones con animales frugívoros sean de gran importancia en las etapas de diseminación de muchas especies leñosas Mediterráneas causa que puedan producirse colapsos de la dispersión de semillas y de su llegada a los sitios adecuados para la germinación y nascencia de plántulas. Si la abundancia de frugívoros o su actividad no es suficientemente alta, la mayor parte de las semillas no serán dispersadas y caerán bajo la planta madre, pudiendo experimentar una mortalidad desproporcionada. La situación más dramática ocurre en áreas deforestadas, donde se ha esquilado la fauna, tales como en fragmentos de bosque, áreas de pastizal, zonas agrícolas, etc. En este tipo de hábitats la movilización de semillas es insuficiente para garantizar la llegada a los sitios de establecimiento tal y como se ha puesto de manifiesto frecuentemente en hábitats tropicales (Wunderle 1997, Wijdeven y Kuzee 2000, Zimmerman *et al.* 2000). En la Península Ibérica, varios trabajos han mostrado cómo la actividad de zorzales y mirlos en fragmentos pequeños de sabinar albar (*Juniperus thurifera*) es muy reducida y se traduce en pérdidas de semillas por una depredación excesiva de propágulos no dispersados (Santos y Tellería 1994, Santos *et al.* 1999). En general, no obstante, los porcentajes de remoción de frutos por los frugívoros alcanzan valores altos, entre 30 y >90% (Tabla 8.1) aunque muy variables entre especies, hábitats y años. Es decir, aparentemente la remoción de

frutos no suele ser limitante, aunque puede reducirse mucho en áreas degradadas y/o severamente fragmentadas (Verdú y García-Fayos 1996, Alcántara *et al.* 1997, Santos *et al.* 1999). Algunos estudios con *Phillyrea latifolia* y *Olea europaea* han documentado menor éxito de remoción de frutos por los frugívoros en años de alta producción de frutos (un fenómeno de saciación de los dispersores en años de alta producción, donde la super-abundancia de frutos causa mayores pérdidas). No obstante, la mayor producción de frutos compensa esta menor probabilidad de remoción y determina un mayor número absoluto de semillas movilizadas (Jordano 1987, Herrera *et al.* 1994).

Independientemente de estas limitaciones cuantitativas de la cantidad de semillas movilizadas, el proceso de dispersión puede estar limitado espacialmente en distancia y en extensión. Esto es, puede ocurrir que las semillas sean dispersadas a corta distancia y agregadamente, resultando una distribución fuertemente contagiosa de la sombra de semillas. Estos “puntos calientes” de llegada de semillas pueden o no coincidir con los sitios más apropiados para la supervivencia de las semillas y, posteriormente, de las plántulas. La Fig. 8.2 muestra las sombras de semillas de pino laricio (*Pinus nigra*) y cerecino (*Prunus mahaleb*) en un área donde coexisten en la Sierra de Cazorla (García-Castaño 2001). La dispersión predominantemente anemócora de *P. nigra* origina un patrón muy diferente al de *P. mahaleb*. Ambas especies tienen sombras de semillas fuertemente agregadas, generalmente en las proximidades de adultos reproductivos o de rodales con mayor densidad de árboles. En el caso de *P. mahaleb* el patrón es más variable, predominando los puntos con una sola semilla o ninguna en contraste con unos pocos puntos donde se da una fuerte concentración de semillas dispersadas. Este fuerte contagio está asociado a los patrones de movimiento y uso de diferentes microhábitats por los principales frugívoros, que prefieren los sitios con mayor cobertura de vegetación (Jordano y Schupp 2000). El patrón agregado es muy consistente entre años (véase capítulo 3). La sombra de semillas de *P. nigra* es ligeramente más homogénea, habiendo mayor frecuencia de puntos del bosque que reciben una abundancia intermedia de semillas (García-Castaño 2001; P.A. Tiscar, com. pers.). Estas diferencias entre especies zoócoras y anemócoras son apreciables en general; las especies dispersadas por viento tienden a ser registradas en una mayor proporción de las trampas de semillas (McEuen y Curran 2004).

Otros estudios han mostrado patrones fuertemente agregados de la diseminación de especies zoócoras Mediterráneas (García-Castaño 2001), generalmente asociados a una marcada heterogeneidad del paisaje, con áreas de mayor cobertura de árboles y arbustos- que atraen mayor cantidad de semillas- y áreas abiertas (suelo abierto y rocoso) donde la llegada de semillas es muy limitada (García 1998b, Verdú y García-Fayos 1998c, Jordano y Schupp 2000, García 2001, Traveset *et al.* 2003, Verdú y García-Fayos 2003, Gulias *et al.* 2004, Verdú *et al.* 2004, Montesinos 2007, Montesinos *et al.* 2007). En general, aunque la diseminación no esté limitada en cantidad de semillas movilizadas, es claro que la limitación se genera por el fuerte contagio que la actividad de los frugívoros marca a la sombra de semillas, limitando la distancia de dispersión y su extensión. Un cambio en el patrón espacial de diseminación –aun manteniendo constante el número de semillas dispersadas– podría resultar en mayor reclutamiento pero siempre y cuando el cambio consista en que llegue un menor número de semillas a aquéllos lugares donde una alta densidad de semillas implicara un mayor riesgo de que éstas fueran consumidas. Es decir, si se produce un redireccionamiento de la dispersión de semillas a los lugares de mayor probabilidad de reclutamiento. En algunos casos en que ha sido posible seguir la actividad de los frugívoros (Wenny y Levey 1998, Wenny 2000) se ha determinado que puede haber diseminación dirigida a sitios de mayor probabilidad de reclutamiento de plántulas y brinzales.

Este proceso se ha denominado “dispersión dirigida” (Wenny 2001). En cierta forma, un objetivo primordial de los desarrollos de técnicas de reforestación eficientes debería ser diseñar actuaciones de dispersión dirigida (con semillas y/o plántulas), especialmente con especies cuya diseminación es limitada, a fin de maximizar el éxito de la regeneración.



**Figura 8.2.** Patrón espacial de dispersión de semillas de pino laricio (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*) y de cerecino (*Prunus mahaleb*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas, años 1997-1999 (García-Castaño 2001). Se representa sólo una parte de una de las áreas (Nava de las Correhuelas) estudiada por medio de una red de trampas de semillas (N= 613 puntos de muestreo). La distribución de la especie zoócora (*P. mahaleb*) es más heterogénea espacialmente que la especie anemócora (*P. nigra*). En el caso del cerecino la lluvia de semillas es más agregada: unos pocos puntos reciben gran cantidad de semillas pero son también numerosos los puntos con 1 semilla (círculos más pequeños) y son infrecuentes los puntos con valores intermedios. En el caso del pino la variación entre puntos, aunque marcada, es menor. Se observa también la segregación espacial de la lluvia de semillas de las dos especies, que gravita en cada caso hacia la zona de mayor densidad de adultos reproductivos.

### 3.3. Limitación del establecimiento

Una vez dispersadas, las semillas afrontan en el suelo fuertes pérdidas debidas, por una parte, a factores abióticos como la disponibilidad de agua, presencia de hojarasca, granulometría del sustrato, etc., que limitan la probabilidad de germinación. A tales efectos hay que sumar, en especies zoócoras, la influencia que puedan tener los animales frugívoros sobre la capacidad de germinación debida a efectos del paso por el tubo digestivo (Traveset 1998, 2002, Verdú y Traveset 2004) y a la calidad de los micrositos donde son depositadas las semillas (Schupp 1993). Aunque estos efectos de los frugívoros en la etapa de diseminación pueden trascender a etapas posteriores de la nascencia de plántulas y su establecimiento, es frecuente que estas etapas posteriores alteren considerablemente el patrón de diseminación (Rey y Alcántara 2000). El mecanismo principal por el que esto ocurre es la existencia de conflictos entre la calidad de un determinado microsito para la germinación de la semilla y la que puede después mostrar para la supervivencia y crecimiento de la plántula (Schupp 1995).

Los ejemplos de las discordancias entre las etapas de diseminación y establecimiento son numerosos. En *P. mahaleb* los lugares de alta probabilidad de supervivencia de las semillas a la depredación por el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*), tales como los espacios de suelo rocoso con escasa cobertura vegetal, son inadecuados para la supervivencia exitosa de las plántulas, debido a la elevada insolación; para éstas los mejores micrositos se encuentran bajo árboles y arbustos, aunque ahí la probabilidad de depredación en la etapa de semilla dispersada es muy alta (García-Castaño 2001, P. Jordano y E.W. Schupp obs. pers.).

Aunque ya hemos comentado que *J. communis* muestra un patrón general de limitación de la viabilidad de las semillas, los estudios de García *et al.* (1996, 1999, 2000a, 2001, 2002) indican una fuerte limitación por reclutamiento que ocurre con posterioridad a la dispersión. Los principales dispersores de este enebro en Sierra Nevada (Granada), el mirlo capiblanco (*Turdus torquatus*) y el zorzal charlo (*T. viscivorus*) movilizan una gran cantidad de semillas, aunque muchas de ellas son inviables y ello causa que el número de semillas sanas dispersadas sea muy bajo y que la nascencia de plántulas esté fuertemente limitada. Por tanto, los efectos de la limitación de semilla trascienden a la etapa de reclutamiento temprano (Tabla 8.1). La actividad de las aves, mediada por sus preferencias de uso de diferentes microhábitats, causa una sombra de semillas fuertemente contagiosa, con altas densidades bajo la planta madre; en este microhábitat la germinación puede ser alta—especialmente en años de buena producción de semillas—pero la supervivencia de las plántulas es muy baja. Por el contrario, las zonas húmedas de borreguil, aunque reciben menor lluvia de semillas favorecen el establecimiento exitoso de un mayor número de plántulas. El paisaje heterogéneo causa que la llegada de semillas sea limitante en los microhábitats más favorables para las plántulas y que, a escala espacial amplia, el reclutamiento efectivo esté asociado a áreas de borreguil, siendo la regeneración mucho más lenta en las extensas laderas secas donde se concentra en las bases de las rocas, un microsito favorable para las plántulas y brinzales en estas condiciones. En otras especies, como *J. thurifera*, se pueden observar patrones análogos (Montesinos *et al.* 2007).

En especies de *Quercus* las etapas posdispersivas son claves en el reclutamiento, que frecuentemente se encuentra limitado por elevadas pérdidas de bellotas dispersadas, generalmente debidas a depredación por *A. sylvaticus* (Gómez 2004, Gómez *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2005). Además, el consumo de las plántulas y brinzales es muy elevada, determinando a menudo probabilidades de supervivencia  $\leq 2\%$  y probabilidades de reclutamiento de plántulas establecidas  $\ll 0,001\%$  (Tabla 8.1). Esta combinación de alta tasa de depredación de semillas e impacto extensivo de la herbivoría sobre plántulas resulta en una fuerte limitación del establecimiento de estas especies y parece una característica general de la regeneración del género en nuestra zona (Pulido y Díaz 2005).



Los efectos de las etapas de establecimiento pueden ser de gran importancia porque tienen el potencial de borrar o anular el patrón espacial de reclutamiento originado en etapas precedentes. Los ejemplos son abundantes (véase Tabla 8.1) y están causados por mortalidad de propágulos desproporcionadamente alta en las etapas de germinación o de supervivencia temprana de las plántulas (véase, p. ej., Gómez 2004, Jordano y Herrera 1995, Rey y Alcántara 2000, Traveset *et al.* 2003), aunque también existen ejemplos de lo contrario (Montesinos *et al.* 2007).

#### 4. Procesos de limitación demográfica y diversidad del bosque

La llegada exitosa de semillas al suelo es un factor clave en la regeneración de cualquier especie de planta superior y determina el punto de partida de complejos efectos demográficos que también quedan plasmados en el acervo genético de cada población. Sólo en años recientes se han vislumbrado los procesos clave asociados a la regeneración natural y se han tenido en cuenta en el diseño de planes efectivos de restauración de poblaciones y reforestación (Schemske *et al.* 1994, Zimmerman *et al.* 2000). Para muchas especies leñosas Mediterráneas, al igual que para las especies forestales tropicales (Wunderle 1997), la intervención de los animales frugívoros es fundamental en esta regeneración natural y los efectos de su actividad trascienden la etapa de dispersión. A su acción se añaden múltiples factores bióticos de interacción con animales depredadores de las semillas tras la dispersión, de herbívoros que consumen plántulas y brinzales o de agentes patógenos que atacan diversos estadios de desarrollo. Todos ellos pueden limitar el proceso de reclutamiento, con efectos drásticos no sólo en la dinámica poblacional de cada especie sino en el funcionamiento del bosque en su conjunto.

Los procesos de limitación demográfica han sido objeto de atención primordial por sus consecuencias a nivel de comunidad (Schupp *et al.* 2002). Una población limitada demográficamente tendrá una tasa de crecimiento más baja, menor tamaño poblacional y menor área ocupada. Esto es, no ocupará todos los sitios –micrositios– disponibles donde es potencialmente viable el establecimiento exitoso de los propágulos. El mecanismo principal que entra en juego provocando efectos a nivel de la comunidad se ha denominado *winning by forfeit*, o “ganar por pérdida de posesión” (Hurt y Pacala 1995). Imaginemos que los micrositios de establecimiento exitoso para una semilla (donde es segura su germinación) o para una plántula (donde es seguro su establecimiento y arraigo) son limitados. Una especie “gana por pérdida de posesión” si las semillas de una especie competidora superior no consiguen establecerse; es decir, si el competidor superior no puede establecerse y “pierde la posesión” de ese micrositio favorable y, al mismo tiempo, la especie competitivamente inferior consigue acceder a él. El mecanismo de pérdida de posesión genera huecos o oportunidades de regeneración para especies competitivamente inferiores, favoreciendo de este modo incrementos de diversidad. Los análisis más recientes de lluvia de semillas a escala amplia (mesoescala) revelan que especies potencialmente competidoras raramente llegan a ocupar los mismos micrositios debido a limitaciones demográficas (p. ej., Harms *et al.* 2000, McEuen y Curran 2004 y referencias citadas). Éste es un patrón que se ajusta a las predicciones de modelos teóricos (p. ej., Hurt y Pacala 1995, Hubbell 2001) que indican que la limitación demográfica (especialmente de la dispersión) da oportunidades a numerosas especies para mantenerse en un ambiente determinado a través de ganancias de micrositios por “pérdidas de posesión” de los mejores competidores. Los procesos de limitación demográfica son por tanto clave para comprender la generación y el mantenimiento de la diversidad en los bosques y han jugado un papel fundamental en desarrollos recientes de unificación de las teorías ecológicas de biogeografía y biodiversidad (Hubbell 2001).

## 5. Implicaciones para la gestión

Los aspectos demográficos aquí tratados y los factores que influyen sobre ellos son claves en el diseño de planes de conservación y de restauración de especies forestales mediterráneas. En los últimos años se ha reunido bastante información sobre estas cuestiones, aunque en las actuaciones forestales aún no se ha implementado adecuadamente todo el potencial derivado de estas investigaciones (véase, no obstante, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). En particular, la información sobre cuellos de botella demográficos puede ser directamente aplicable para reducir pérdidas o marras en actuaciones que impliquen semillado o trasplantes directos, así como para dirigir las actuaciones a aquellos microhábitats donde la probabilidad de reclutamiento exitoso es mayor. Esta información, combinada con un buen conocimiento de los nichos de regeneración (véase capítulo 3) ayudará sin duda a maximizar el éxito de las actuaciones y a acortar los plazos de la regeneración efectiva del bosque.

Es cada vez más evidente que la restauración de la compleja estructura poblacional de una especie forestal Mediterránea de larga vida (p. ej., una especie de leñosa) requiere la consideración de aspectos tales como la heterogeneidad del paisaje, el patrón espacial de pies de planta de distinta expresión sexual (p. ej., en especies dioicas), la estructura en rodales a escala media, la procedencia del material de semilla y plántula (aspectos genéticos; véase capítulo 2), etc. Desde la perspectiva de las técnicas de semillado, trasplante y utilización de plantones o brinzales, los datos demográficos básicos pueden ayudar de forma efectiva a localizar “puntos calientes” en el área de la actuación donde será más exitosa la labor de restauración. Tal información requiere trabajos cartográficos basados en SIG a fin de abordar de forma eficiente la heterogeneidad espacial y su papel determinante en el ciclo natural de regeneración.

Uno de los principales retos que afronta la gestión de espacios naturales protegidos es el desarrollo de tecnología eficaz de restauración de los procesos naturales. Tal objetivo es por tanto de índole local o regional, ya que cada escenario ecológico es único. Ahora bien, es posible identificar aspectos clave que son comunes al escenario Mediterráneo y diseñar técnicas de actuación que, basadas en estas generalidades robustas, se adapten a la especificidad de cada ambiente local, con sus requerimientos y limitaciones. Los desarrollos futuros requerirán un gran esfuerzo de síntesis de técnicas procedentes de diversas disciplinas (selvicultura, genética forestal, mejora, SIG, ecofisiología, etc.) y de desarrollo tecnológico capaz de trasladar a mayor extensión los resultados de investigaciones de índole necesariamente local. Un reto añadido, señalado ya en múltiples instancias, está siendo la identificación de vías efectivas de transferencia a la gestión de estos resultados de la investigación científica.

## Agradecimientos

Este trabajo no habría sido posible sin la ayuda y el estímulo de los componentes de la red GLOBIMED, muy especialmente Fernando Valladares. Agradecemos también las numerosas discusiones y sugerencias de Arndt Hampe, Cris García, Alfredo Valido y José Antonio Godoy, así como la ayuda indispensable de Manolo Carrión, Jesús G.P. Rodríguez, Juan Miguel Arroyo y Myriam Márquez en diferentes etapas. Juan Arroyo agradece la financiación otorgada a los proyectos 4474-91 (National Geographic Society), PB 91-0894, PB95-0551, 1FD97-0743-CO3-03, PB98-1144, BOS200307924-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 trabajos de Pedro Jordano han sido financiados con proyectos MECD y MCyT (1FD97-0743-CO3-01, PB 96-0857, BOS2000-1366-CO2-01 y REN2003-00273), así como la Junta de Andalucía (PAI). Juan Luis García-Castaño estuvo financiado durante su período pre-doctoral con una beca FPU, AP96-27318040. El trabajo de Fernando Pulido ha sido parcialmente financiado por una beca FPI de la Junta de Extremadura y los proyectos regional IPR-0A050 y estatal BOS2002-12222-E del Ministerio de Ciencia y Tecnología. Los trabajos de Patricio García-Fayos han sido financiados con proyectos MCyT (1FD97-0551), de la Generalitat Valenciana (02-046) y de la Institució Alfons el Magnànim (02-046) y desarrollados conjuntamente con Miguel Verdú, María Gasque y Pedro Villar. 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

- Alcántara, J.M., P.J. Rey, F. Valera, y A.M. Sánchez-Lafuente. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- Alcántara, J.M., P.J. Rey, F. Valera, A.M. Sánchez-Lafuente, y J.E. Gutiérrez. 1997. Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. *Oikos* 79: 291-300.
- Calviño-Cancela, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90: 775-784.
- Caswell, H. 2000. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation, 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Clark, C., J. Poulsen, D. Levey, y C. Osenberg. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *American Naturalist*, 170: 128-142.
- Clark, J.S., E. Macklin, y L. Wood. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235.
- Clark, J.S., B. Beckage, P. Camill, B. Cleveland, J. HilleRisLambers, J. Lichter, J. McLachlan, J. Mohan, y P. Wycoff. 1999a. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1-16.
- Clark, J.S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin, y J. Hilleris-Lambers. 1999b. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* 80: 1475-1494.
- Davatchi, G.A. 1958. Étude biologique de la faune entomologique des *Pistacia* sauvages et cultivés. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 37: 5-166.
- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72: 1066-1075.
- Dormont, L., A. Roques, y L. Trosset. 1996. Insect damage to cones and other mortality factors limiting natural regeneration potential of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in the northern French Alps. *Annales des Sciences Forestières* 53: 153-158.
- Ehrlén, J., y O. Eriksson. 2000. Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* 81: 1667-1674.
- Eriksson, O., y A. Jakobsson. 1998. Abundance, distribution and life histories of grassland plants: a comparative study of 81 species. *Journal of Ecology* 86: 922-933.
- Fox, G.A. 1993. Failure-time analysis: emergence, flowering, survivorship, and other waiting times. Págs. 253-289 en S.M. Scheiner and J. Gurevitch, editores. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.
- García, B., y J.M. Iriondo. 2002. Modelos matriciales de proyección poblacional. Págs. 43-53 en A. Bañares, editor. *Biología de la conservación de plantas amenazadas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- García, D. 1998a. Interacción between *Juniperus communis* L. and its fruit pest insects: pest abundance, fruit characteristics and seed viability. *Acta Oecologica* 19: 517-525.
- García, D. 1998b. Regeneración natural del enebro *Juniperus communis* L. en áreas de alta montaña Mediterránea: conectando la ecología reproductiva con el reclutamiento poblacional. Ph.D. Tesis. Universidad de Granada, Granada, España.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848.
- García, D., J.M. Gómez, J.A. Hódar, y R. Zamora. 1996. Ecología reproductiva del enebro *Juniperus communis* L. en Sierra Nevada: factores que determinan la regeneración natural de las poblaciones. 1ª Conferencia Internacional: Sierra Nevada. Granada. Págs.: 441-452.

- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez, y J.A. Hodar. 2002. Annual variability in reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean mountain: Relationship to seed predation and weather. *Écoscience* 9: 251-255.
- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez, P. Jordano, y J.A. Hodar. 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., R. Zamora, J.A. Hódar, y J.M. Gómez. 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., R. Zamora, J.A. Hodar, J.M. Gómez, y J. Castro. 2000b. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.
- García, M.B. 2003. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Borderea chouardii*. *Conservation Biology* 17: 1672-1680.
- García-Castaño, J.L. 2001. Consecuencias demográficas de la dispersión de semillas por aves y mamíferos frugívoros en la vegetación Mediterránea de montaña. Ph.D. Tesis. Universidad de Sevilla, Sevilla, España.
- Gasque, M., y P. García-Fayos. 2003. Seed dormancy and longevity in *Stipa tenacissima* L. (Poaceae). *Plant Ecology* 168: 279-290.
- Gasque, M., y P. García-Fayos. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189: 251-261.
- Godínez-Álvarez, H., A. Valiente-Banuet, y A. Rojas-Martínez. 2002. The role of seed dispersers in the population dynamics of the columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo*. *Ecology* 83: 2617-2629.
- Gómez, J.M. 2004. 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-Aparicio, L., R. Zamora, J.M. Gómez, J.A. Hodar, J. Castro, y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Grundwag, M. 1976. Embryology and fruit development in four species of *Pistacia* L. (Anacardiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 355-370.
- Gulias, J., A. Traveset, N. Riera, y M. Mus. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Annals of Botany* 93: 723-731.
- Hampe, A., y J. Arroyo. 2002. Recruitment and regeneration in populations of an endangered South Iberian Tertiary relict tree. *Biological Conservation* 107: 263-271.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez, y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Hatcher, L. 1994. A step-by-step approach to using the SAS® system for factor analysis and structural equation modelling, Cary, North Carolina, EEUU.
- Herrera, C.M. 1995a. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 705-727.
- 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.
- Herrera, C.M., P. Jordano, J. Guitián, y A. Traveset. 1998. Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- Herrera, J. 1995b. Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (*Quercus suber* L.). *Forest Ecology and Management* 76: 197-201.
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* (Berlin) 79: 417-426.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 32-46.
- Hurt, G.C., y S.W. Pacala. 1995. The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of Theoretical Biology* 176: 1-12.
- Jordano, P. 1987. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Jordano, P. 1988. Polinización y variabilidad de la producción de semillas en *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Anales del 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. 1991. Gender variation and expression of monoecy in *Juniperus phoenicea* (L.) (Cupressaceae). *Botanical Gazette* 152: 476-485.
- Jordano, P. 1995. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology* 76: 2627-2639.

- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. Págs. 125-166 en M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.
- Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de plantas leñosas Mediterráneas. Págs. 183-211 en R. Zamora and F. Pugnaire, editores. Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- 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., C. García, J. Godoy, and J.L. García-Castaño. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings National Academy of Sciences USA*, 104: 3278-3282.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal of red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *Journal of Ecology* 85: 431-440.
- Kiviniemi, K., y O. Eriksson. 1999. Dispersal, recruitment and site occupancy of grassland plants in fragmented habitats. *Oikos* 86: 241-253.
- McEuen, A.B., y L.M. Curran. 2004. Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments. *Ecology* 85: 507-518.
- Mitchell, R.J. 1992. Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology* 6: 123-129.
- Montesinos, D. 2007. Efecto de la disponibilidad de recursos sobre la eficacia reproductiva de *Juniperus thurifera*. Tesis Doct., Univ. Valencia-CSIC. Valencia.
- Montesinos, D., Verdú, M. y García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: gender biased self-facilitation in a dioecious *Juniperus* tree. *Journal of Vegetation Science* 18: 271-280.
- 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. Págs. 35-53 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, UK.
- Munzbergova, Z., y T. Herben. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145 :1-8.
- Ortiz, P.L., M. Arista, y S. Talavera. 1998. Low reproductive success in two subspecies of *Juniperus oxycedrus* L. *International Journal of Plant Science* 159: 843-847.
- Pulido, F.J., y M. Díaz. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Écoscience* 12: 92-102. En prensa.
- Pulido, F. 2002. Ecología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración en bosques de roble (*Quercus spp.*). *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 5-15.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honeyeaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- 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.
- Robledo-Arnuncio, J.J. 2004. Estructura genética y dispersión polínica de *Pinus sylvestris* L. en la Meseta Norte (España). Ph.D. Tesis. Universidad Politécnica, ETSI Montes, Madrid, España.
- Roques, A. 1983. Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France. *Institute National de la Recherche Agronomique*, Paris, France.
- Roques, A., J.P. Rimbault, y F. Goussard. 1984. La colonisation des cônes et galbules des génévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences. *Ecologia Mediterranea* 10: 147-169.
- Santos, T., y J.L. Tellería. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- Santos, T., J.L. Tellería, y E. Virgós. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- 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. Págs. 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.



- Schupp, E.W., T. Milleron, y S. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. Págs. 19-33 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, UK.
- Seidler, T., y J. Plotkin. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS Biology*, 4: e344.
- Traveset, A. 1994. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71: 152-162.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/2: 151-190.
- Traveset, A., y M. Verdú. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Págs. 339-350 en D.J. Levey, W.R. Silva, y M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CAB International, Wallingford, Gran Bretaña.
- Traveset, A., J. Gulias, N. Riera, y M. Mus. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91: 427-437.
- Turnbull, L.A., M.J. Crawley, y M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238.
- Valido, A., y M. Nogales. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70: 403-411.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1995. Dispersión y predación predispersiva de semillas en *Pistacia lentiscus*. *Studia Oecologica* 12: 213-222.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1996. Postdispersal seed predation in a Mediterranean patchy landscape. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 17: 379-391.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1998a. 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. 1998b. Female biased sex ratios in *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae). *Plant Ecology* 135: 95-101.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 1998c. Old-field colonization by *Daphne gnidium*: seedling distribution and spatial dependence at different scales. *Journal of Vegetation Science* 9: 713-718.
- Verdú, M., y P. García-Fayos. 2002. Reproductive ecology of *Pistacia lentiscus* L. (Anacardiaceae): an evolutionary anachronism in the Mediterranean shrubland. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 57-65.
- Verdú, M., P. Villar-Salvador, y P. García-Fayos. 2004. Gender effects on the post-facilitation performance of two dioecious *Juniperus* species. *Functional Ecology* 18: 87-93.
- Verdú, M., y A. Traveset. 2004. Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores' gut passage. *Oecologia* 138: 414-418.
- Wang, B.C., y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Wenny, D.G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.
- Wenny, D.G., y D.J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 95: 6204-6207.
- Wijdeven, S.M.J., y M.E. Kuzee. 2000. Seed availability as a limiting factor in forest recovery in Costa Rica. *Restoration Ecology* 8: 414-424.
- 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.
- Zamora, R., y F. Pugnaire. 2001. Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Zimmerman, J.K., J.B. Pascarella, y T.M. Aide. 2000. Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico. *Restoration Ecology* 8: 350-360.