

# *Juniperus thurifera*: una especie dioica, vecera y relíctica

D. Montesinos Torres

Centro de Investigaciones sobre Desertificación-CIDE (CSIC-UV-GV).

➤ Recibido el 12 de septiembre de 2007, aceptado el 12 de septiembre de 2007.

**Juniperus thurifera: una especie dioica, vecera y relíctica.** La dioecia es un factor extremadamente significativo a lo largo de toda la historia vital de *J. thurifera*. Machos y hembras modifican el ambiente de forma diferencial, generando dinámicas poblacionales y estructuras espaciales determinadas por el sexo. Además, la diferencia en costos reproductivos de ambos sexos presenta una interesante interacción cuando se estudia el efecto en la variación en la disponibilidad de recursos, ya que modifica la eficacia reproductiva de machos y hembras de forma diferente: los machos suelen distribuir los recursos adicionales entre diversas funciones biológicas, utilizando los recursos disponibles de forma más o menos inmediata; por su parte las hembras almacenan la mayor parte de esos recursos, demostrando tener una estrategia a largo plazo que les permite optimizar el compromiso entre la eficacia reproductiva presente y la supervivencia futura. Machos y hembras presentan diferentes compromisos de inversión de recursos, estrategias fisiológicas y funcionales bien diferenciadas para ambos sexos e incluso diferencias entre los ciclos reproductivos de ambos sexos, lo que genera un "desacoplamiento en la vecería" entre machos y hembras. Las hembras controlan el éxito del proceso reproductivo y son, por tanto, de importancia crítica frente a los cambios ambientales naturales o inducidos por la actividad humana, que reducirían paulatinamente su fertilidad induciendo un declive que en el largo plazo podría comprometer la regeneración de sus poblaciones.

Palabras clave: fisiología, facilitación, trade-offs, costes reproductivos

**Juniperus thurifera: a dioecious, masting, relictual tree.** Dioecy is an extremely significant character along the life history of *J. thurifera*. Male and female trees modify their surrounding environment differently, creating population dynamics and spatial structures determined by sex of adult trees. Besides, reproductive costs between sexes present an interesting interaction when the effect of the variation in resource availability is studied, since it affects reproductive strategies of males and females differently: males split additional resources between diverse biological functions, using their resources immediately; on the other hand females store most of the additional resources, in a long term strategy which allows the optimization of the compromise between present reproduction and future survival. Male and female trees present different trade-offs, physiological and functional strategies and even differences between their reproductive cycles, generating "masting uncoupling" between males and females. Female trees control the success of the reproductive process and any decline in females' fertility will compromise the regeneration of its populations in the long term. Their response to environmental changes induced by human activity is therefore critical.

Key words: physiology, facilitation, trade-offs, reproductive costs

## La especie

*Juniperus thurifera* L. (Cupressaceae), comúnmente conocida como sabina albar, es una especie arbórea originaria del Terciario (Fig. 1). Actualmente presenta una distribución relíctica en la cuenca mediterránea occidental, encontrándose poblaciones de distinto tamaño en los Alpes, Córcega, los Pirineos, a lo largo de la península Ibérica, en los Atlas Marroquíes y en Argelia. Junto con las dos especies vicariantes *J. excelsa* y *J. procera*, de similar biología, se distribuyen por toda la cuenca mediterránea, el oeste de África y el este de Asia. Habitualmente es la especie dominante en los lugares donde se encuentra, formando bosques de baja densidad en zonas semiáridas de alta montaña, aunque puede coexistir en masas mixtas de *Quercus ilex*, *Q. faginea* y *Pinus nigra*.



**Figura 1.** Adulto de *Juniperus thurifera*.

Habitualmente los árboles tienen una altura de entre 4 y 10 metros y suelen alcanzar la madurez sexual alrededor de los 30 años (Pavón-García, 2005) alargando su vida durante más de 200 años (Bertaudière *et al.*, 1999). *J. thurifera* es una especie dioica, esto es, con pies masculinos y femeninos independientes. Machos y hembras preforman sus flores desde el verano y florecen al final del periodo invernal (**Fig. 2**) y tras la polinización anemófila las hembras producen conos reproductivos carnosos (gálbulos) que crecen y maduran durante un periodo de 20 meses, hasta que la dispersión de semillas se produce (Amaral-Franco 1986). Por ello, las hembras suelen ser portadoras de dos cohortes de gálbulos: los inmaduros, que han estado creciendo durante 12 meses y proceden de la floración del año anterior, presentando una coloración verdosa; y los maduros, que provienen de la floración de dos años antes y que han estado creciendo y madurando durante al menos 22 meses (**Fig. 3**), presentando una coloración azulada oscura y conteniendo entre 1 y 7 semillas (media=3,5). Estas semillas presentan una tasa de viabilidad y germinación extraordinariamente bajas, debido a altas tasas de partenocarpia (**Fig 4**), aborto y predación predispersiva de semillas (Ceballos *et al.*, 1979; Melero *et al.*, 2001). Las semillas son predadas por una gran variedad de insectos, siendo sus principales predadores el calcídido *Megastigmus bipunctatus* (en adelante *Megastigmus*) y el ácaro *Trisetacus quadrisetus* (en adelante *Trisetacus*). *Megastigmus* oviposita en semillas inmaduras durante el primer verano tras la polinización y sus larvas se desarrollan y crecen durante un año antes de emerger de la semilla a través de un orificio de salida característico (Roques *et al.*, 1984). La oviposición de *Trisetacus* ocurre mucho antes, a menudo antes de la polinización. Estos ácaros viven en colonias y utilizan las semillas como cámara de crecimiento, lo que suele conllevar la destrucción de la totalidad de semillas del gábulos. Las semillas afectadas por la actividad de colonias de *Trisetacus* presentan una morfología típica “fibrosa” y marrón (Roques *et al.*, 1984).



**Figura 2.** Flores masculinas



**Figura 3.** Gálbulos maduros.



**Figura 4.** Semillas partenocárpicas

*J. thurifera* es una especie vecera: su producción de gálbulos varía fuertemente entre años, presentando un alto grado de variabilidad, sincronía poblacional y periodicidad temporal. El esfuerzo reproductivo medio por rama durante un año no vecero es similar para ambos sexos. Por el contrario, durante los años veceros las hembras tienen que invertir una cantidad de recursos en reproducción muy superior a la de los machos. Esta diferencia reproductiva podría tener un coste somático, y estudios dendrocronológicos muestran que las hembras presentan un crecimiento vegetativo menor que los machos (Gauquelin *et al.*, 2002; Montesinos *et al.*, 2006) y que dicha diferencia entre sexos aparece únicamente en individuos sexualmente maduros y no en juveniles (Montesinos *et al.*, 2006).

Al menos el 55% de los gálbulos de sabina albar son dispersados por aves de talla media del género *Turdus* (Santos *et al.*, 1994; Santos *et al.*, 1999) que, cuando invernan en bosques de sabina albar, se alimentan casi exclusivamente de gálbulos de *J. thurifera* y su abundancia y actividad se suele incrementar paralelamente al tamaño de cosecha de las sabinas (Zamora, 1990; Jordano, 1993; Santos *et al.*, 1999; García *et al.*, 2004). Habitualmente sus semillas germinan tras ser ingeridas por tordos aunque también pueden germinar directamente desde gálbulos no dispersados por aves (com. pers. P. García-Fayos). Los roedores y hormigas depredan sus semillas tras la dispersión (Fig. 5). Otros ungulados y mamíferos también se pueden alimentar de gálbulos de sabina, aunque sólo representan una pequeña parte de su dieta (Santos *et al.*, 1999). Por ello, y aunque estos mamíferos pueden viajar y dispersar semillas a largas distancias, juegan un papel cuantitativamente menor, comparados con los tordos (Santos *et al.*, 1999).



**Figura 5.** Predación postdispersiva de semillas realizada por roedores.

## La dioecia

Mucho se ha investigado descrito y escrito sobre la ecología poblacional de plantas mediterráneas. Tanto, que no es arriesgado decir que, a la hora de resumir todo el conocimiento que anualmente se genera, uno de los mayores retos con que se encuentra la ciencia es la síntesis de esa miríada de datos en generalizaciones manejables. Ante dicha necesidad, han aparecido una serie de conceptos y generalizaciones que tratan de hacer fácilmente utilizables los conceptos ecológicos a distintos tipos de plantas, siendo la aparición y auge del concepto de grupos funcionales sólo un ejemplo entre varios.

El sexo es claramente otra de las claras diferenciaciones genéricas que se pueden hacer fácilmente para predecir el comportamiento de un grupo de individuos respecto a otros (p. ej. machos respecto a hembras, pero también machos frente a hermafroditas, etc.). Mucho se ha trabajado y se está trabajando al respecto y, sin embargo, mucho queda por hacer aún en este campo. La dioecia es un elemental y claro punto de partida para estudiar el efecto del sexo y los costes reproductivos sobre la biología de las plantas. Estudio que se torna más difícil si abordamos especies de sexualidad más compleja (androdioicas, ginodioicas, etc.).

La sexualidad tiene implicaciones a lo largo de todo el ciclo vital de las plantas. El hecho de ser macho o hembra puede acarrear diferencias desde la dispersión de semillas y supervivencia de plántulas hasta, naturalmente, la morfología y fisiología, y por supuesto en los sutiles compromisos de eficacia (conocidos en inglés como *trade-offs*) entre reproducción y crecimiento.

## Estructura poblacional sexualmente sesgada

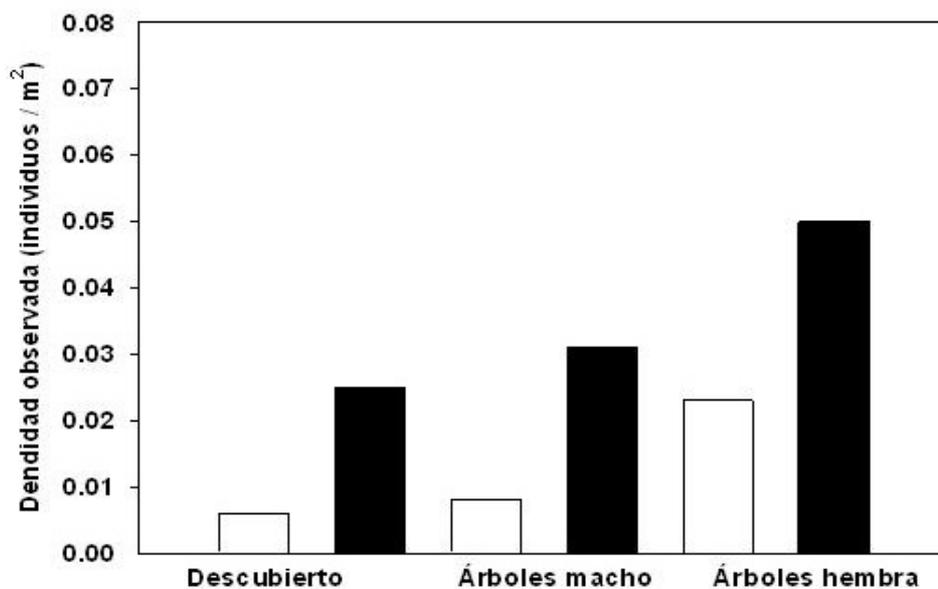
En ecosistemas mediterráneos la sequía estival constituye la principal limitación ambiental y la principal causa de mortalidad juvenil de plantas (Herrera *et al.*, 1994; García-Fayos *et al.*, 1998; Traveset *et al.*, 2003; Gullías *et al.*, 2004). En ambientes estresantes, la facilitación es un fenómeno común (Callaway, 1995; Callaway *et al.*, 2002) y las plantas nodriza mejoran las condiciones físicas y la germinación y supervivencia de plántulas (Verdú y García-Fayos, 1996; Castro *et al.*, 2004; Gómez-Aparicio *et al.*, 2004), protegiéndolas a menudo de los herbívoros (García *et al.*, 2003).

La facilitación puede ser específica de especie (Callaway, 1998) pero también específica de sexo (Verdú *et al.*, 2003; Verdú *et al.*, 2004). Diferentes sexos generan diferentes condiciones ambientales, constituyendo diferentes microhábitats. La variación en las condiciones ambientales puede determinar la supervivencia de plántulas lo que frecuentemente genera una discordancia espacial entre microhábitats (Jordano *et al.*, 1995; Schupp, 1995), aunque los factores que propician las diferencias entre microhábitats son múltiples a lo largo del ciclo reproductivo y vital de las plantas.

Las aves frugívoras se alimentan de los gálbulos que portan las hembras de *J. thurifera*, lo que genera que una cantidad desproporcionada de semillas se depositen inmediatamente bajo la copa de individuos hembra (Holthuijzen *et al.*, 1985; Herrera, 1988; Herrera *et al.*, 1994; Nanami *et al.*, 1999; Calviño-Cancela, 2002). Además, la deposición de frutos no dispersados bajo copa de hembras refuerza este patrón, dado que las semillas son capaces de germinar a partir de frutos no dispersados por endozoocoria (P. García-Fayos com. pers.). Tras la germinación, la sombra que proporcionan las plantas nodriza protege a las plántulas de la sequía reduciendo la temperatura del suelo durante el verano y mejorando el balance hídrico del suelo (Callaway, 1995; Verdú *et al.*, 1996; 2003). Bajo las plantas nodriza se encuentra mayor proporción de materia orgánica y mayor contenido en nitrógeno que en espacios abiertos (Callaway, 1995; Joy *et al.*, 2002; Verdú *et al.*, 2003; Verdú *et al.*, 2004). Además, las nodrizas hembra incrementan la disponibilidad de nutrientes bajo su copa, debido a la deposición de frutos y heces de aves que acuden a alimentarse (Verdú *et al.*, 1996; Verdú *et al.*, 2003; Montesinos *et al.*, 2007). Así, las hembras de *J. thurifera* atraen a las aves dispersoras y mejoran el microhábitat bajo su copa, facilitando el establecimiento de plántulas en este microhábitat más que bajo machos, y bajo estos más que al descubierto, generando un patrón de autofacilitación espacial sexualmente sesgado (Fig. 6; Fig. 7). A lo largo de todo el ciclo vital, todos los estadios vitales favorecen la regeneración bajo copa de árbol, y particularmente bajo hembras, presentando un acoplamiento total entre estadios vitales (*stage coupling*) (Montesinos *et al.*, 2007).



**Figura 6.** Hembra de sabina albar con brinzales y juveniles de distinta talla estableciéndose bajo su copa con mayor frecuencia de lo esperable por azar.



**Figura 7.** Para tres microhábitats diferentes, al descubierto, bajo macho y bajo hembra, las barras blancas representan la frecuencia observada de brinzales y las barras negras la de juveniles. Ambas son significativamente mayores bajo copa que al descubierto y bajo hembra que bajo macho.

## Costes reproductivos y fisiología de la dioecia

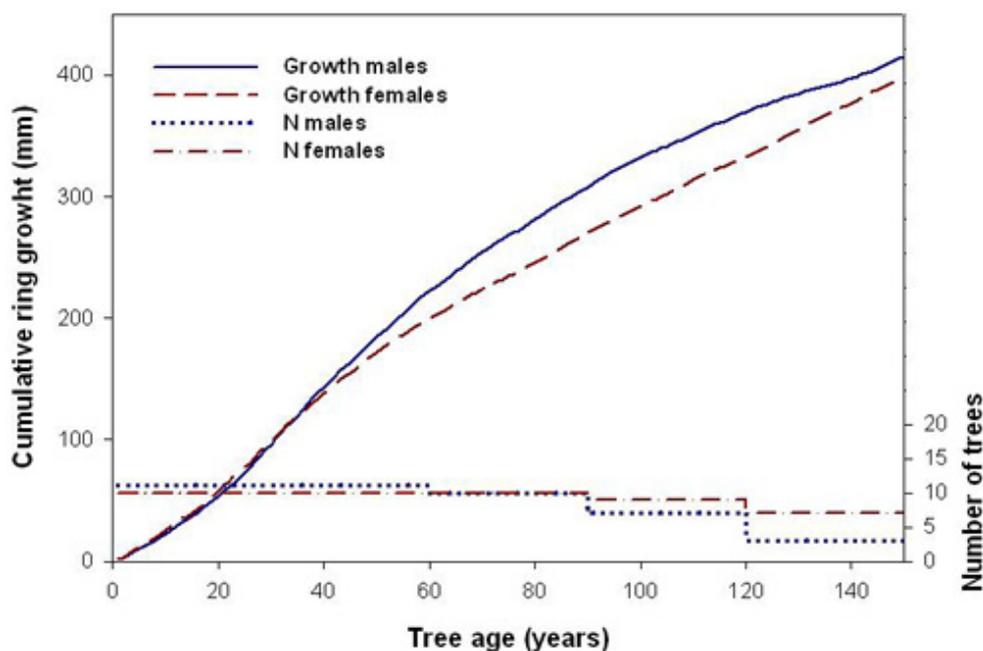
Cuando las plantas dioicas alcanzan la madurez sexual es cuando las diferencias entre sexos se maximizan. Dado que reproducirse es costoso, las plantas compensan estos costes reduciendo el crecimiento vegetativo, reduciendo la frecuencia de reproducción o mejorando su fisiología (Delph, 1999; Obeso, 2002). Las plantas pueden compensar estos esfuerzos reproductivos reduciendo los recursos asignados a crecimiento y mantenimiento vegetativo (Obeso, 2002). Sin embargo, detectar esta reducción en el crecimiento vegetativo puede ser difícil en el corto plazo debido a la frecuente existencia de mecanismos de compensación fisiológica (Obeso *et al.*, 2002). Por lo tanto, el uso de variables acumulativas, como el los anillos de crecimiento anual, es la aproximación más apropiada para valorar la asignación de recursos a funciones vegetativas en plantas leñosas (Obeso 1997; Silvertown *et al.*, 1999).

Los costes de reproducción son específicos de edad y el esfuerzo reproductivo varía a lo largo de la vida de las plantas (Silvertown *et al.*, 1999). Además, plantas de diferente sexo pueden incurrir en costes reproductivos diferentes y, por lo tanto, presentar diferentes compromisos de eficacia (*trade-offs*) en el uso de recursos, entre reproducción y crecimiento, y pueden desarrollar diferentes estrategias de uso de recursos (Obeso, 2002).

Análisis dendrocronológicos (**Fig. 8**) de machos y hembras de *J. thurifera* muestran que ambos sexos invierten una cantidad similar de recursos a crecimiento durante los primeros estadios vitales. Sin embargo, tras alcanzar la madurez reproductiva, ambos reducen su inversión vegetativa, presentando las hembras una reducción significativamente mayor (**Fig. 9**). Los machos de esta especie anemófila se pueden beneficiar de una inversión vegetativa mayor, ya que esto incrementaría su éxito polinizador, mientras que las hembras aumentan más su eficacia reproductiva cuando invierten en reproducción.



**Figura 8.** Corte para análisis dendrocronológico.



**Figura 9.** Machos y hembras de sabina albar crecen de forma similar hasta la madurez reproductiva (aprox. 30 años), desde ese momento los machos crecen significativamente más que las hembras. Se muestra el crecimiento radial de anillos acumulados para cada edad. El tamaño de muestra para ambos sexos aparece en el eje derecho.

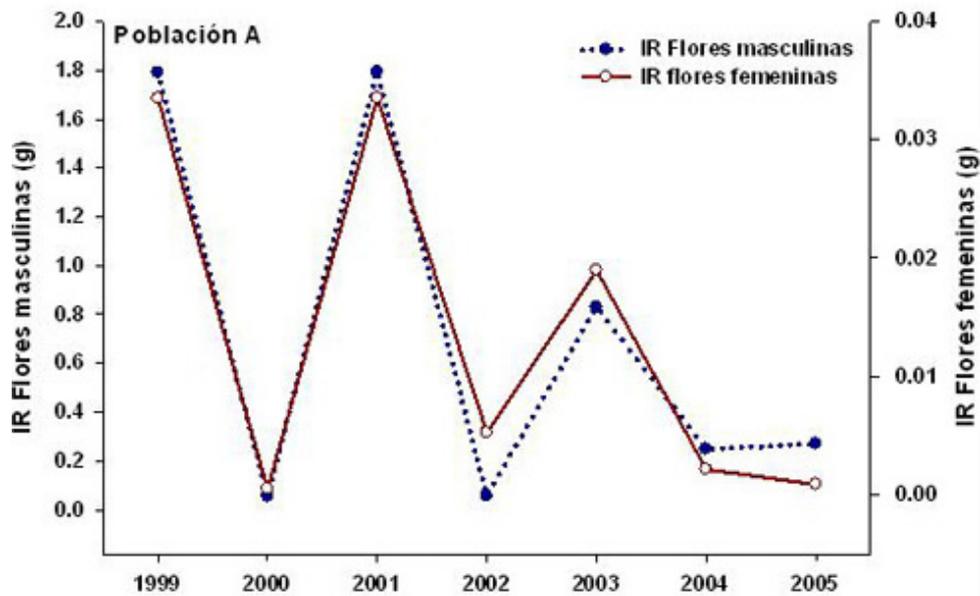
La escala estacional de inversión de recursos también puede jugar un papel relevante en la asignación de recursos específica de sexo. En especies dioicas los machos incurren en el máximo gasto en el periodo de floración. Una vez el polen es liberado, sin embargo, los machos no precisan invertir más recursos en reproducción. Por el contrario, las hembras incurren en el mayor gasto reproductivo inmediatamente tras la polinización dado que el crecimiento y maduración de frutos es muy costoso en comparación con la producción de flores (Verdú *et al.*, 1998b; Obeso, 2002). Coherentemente, en *J. thurifera* la relación entre crecimiento de anillos y precipitación de meses anteriores muestra que, efectivamente, machos y hembras asignan sus recursos con un patrón temporal diferente, debido a que los machos realizan su máxima inversión reproductiva durante el periodo de floración, mientras que las hembras realizan su máxima inversión inmediatamente después de la floración, cuando deben crecer y madurar los gábulos carnosos.

## Desacoplamiento en la vecería

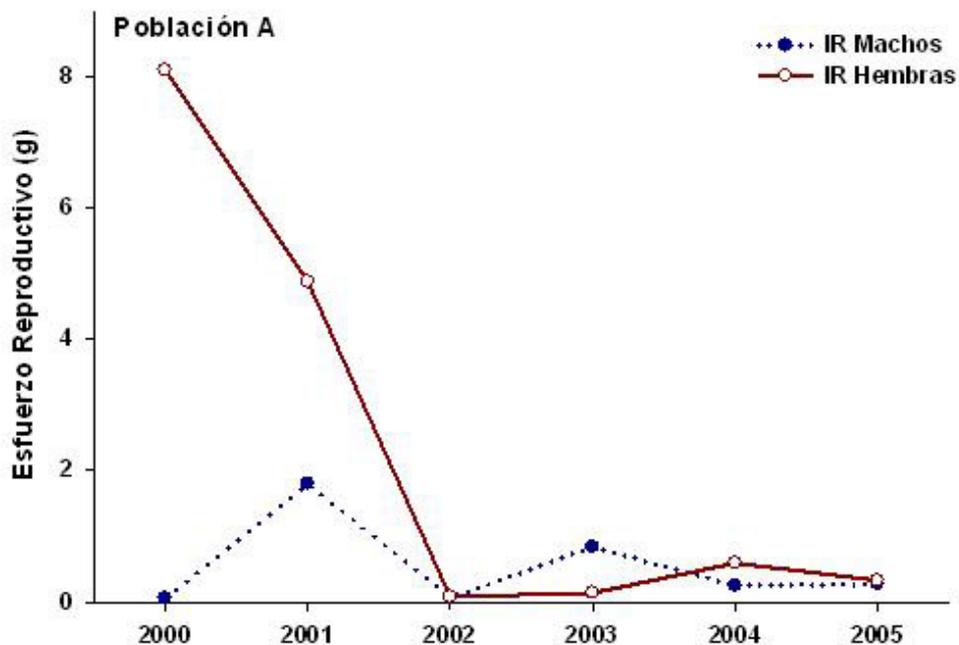
Además de ser una especie dioica, *J. thurifera* es una especie vecera; es decir, que sus poblaciones se reproducen de forma variable, periódica y sincrónica, presentando pulsos de reproducción elevada alternados con periodos más o menos largos de reproducción baja o nula. La vecería es un fenómeno resultante de la interacción de varios factores funcionales y evolutivos. En ausencia de selección por mayor o menor variabilidad la reproducción de una población debería variar en paralelo a los recursos disponibles (como lo es la lluvia en ambientes semiáridos). Este comportamiento ha sido llamado “de concordancia de recursos” (*resource matching*) (Kelly *et al.*, 2002). Además, se han propuesto dos explicaciones evolutivas de la vecería: (i) el saciado de predadores, que sugiere que la producción intermitente de grandes cosechas reduce la pérdida de semillas por saciado de los predadores; y (ii) eficiencia de la polinización, que propone que concentrar la polinización en algunos años incrementa la eficiencia en la polinización en especies anemófilas (Kelly *et al.*, 2002; Rees *et al.*, 2002; Piovesan *et al.*, 2005). Kelly (1994) basándose en un estudio de Sork y Bramble (1993b) sugirió que diferentes fuerzas selectivas podrían estar actuando sobre la floración vecera (p. ej. la eficiencia en la polinización anemófila) y sobre la fructificación vecera (p. ej. la saciado de predadores). Por lo tanto, las fuerzas evolutivas que favorecen el comportamiento vecero pueden afectar diferencialmente a machos y hembras de especies dioicas. Pese a todo, las ventajas selectivas de la vecería se obtienen de economías de escala (Norton *et al.*, 1988) y los pulsos de vecería dependen en mayor o menor grado de las reservas de recursos disponibles y acumulados (Sork *et al.*, 1993a; Yamauchi, 1996; Isagi *et al.*, 1997).

Dado que en *J. thurifera* las hembras invierten, de media, cuatro veces más recursos que los machos en reproducirse, es lógico que aparezcan patrones de variación diferentes entre sexos, y que los machos lleguen a reproducirse con más frecuencia que las hembras (Antos *et al.*, 1999; Montesinos, 2007). En un trabajo de revisión, Delph (1999) encontró que los machos florecen más a menudo que las hembras en el 63% de los casos estudiados, y no encontró ningún caso en el que lo contrario fuera cierto. No obstante, esta revisión pretendía esclarecer el efecto de los costes reproductivos en cada sexo, lo que finalmente resultó en reproducción variable. Sin embargo esa revisión no consideró la periodicidad reproductiva o la sincronía poblacional, que junto con la reproducción variable son los tres elementos característicos de la vecería (Janzen, 1976; Kelly, 1994; Kelly *et al.*, 2002; Rees *et al.*, 2002). Recientes estudios con *J. thurifera* (Montesinos, 2007) indican que los costes diferenciales de las especies veceras dioicas generan diferencias en la periodicidad y tamaño del ciclo reproductivo similares a los de especies dioicas no veceras.

En concreto, machos y hembras de *J. thurifera* se reproducen sincrónicamente con un patrón bianual de floración vecera (**Fig. 10**). Sin embargo, no todos los episodios de floración vecera resultan en fructificación vecera. Los ciclos de fructificación femeninos son más largos y desperdician la mayoría de los eventos de floración, generando un **desacoplamiento de la vecería** (**Fig. 11**). Aunque los ciclos de vecería pueden estar condicionados por fuerzas evolutivas, es razonable pensar que las hembras se benefician de “apuestas de pérdidas limitadas” (*bet hedging*) y absciden los gábulos polinizados si los costos reproductivos se tornan demasiado altos, lo que indica que los costes reproductivos diferenciales juegan un rol determinante en la modulación de los ciclos de vecería en especies dioicas.



**Figura 10.** Machos y hembras presentan un patrón de floración interanual sincrónico. Se representa la inversión reproductiva de ambos sexos para cada año.



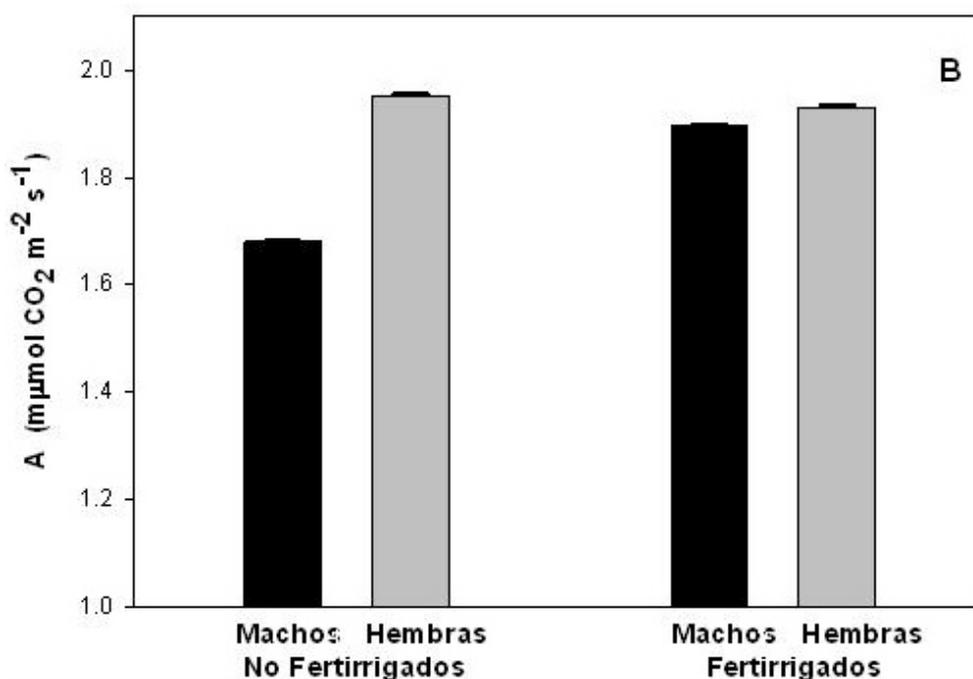
**Figura 11.** Inversión reproductiva de machos y hembras durante 6 años. En el año 2001 hubo una cosecha vecera.

## Diferencias fisiológicas

Machos y hembras de *J. thurifera* presentan diferentes estrategias fisiológicas y funcionales. En una reciente revisión (Obeso, 2002), se describe una serie de mecanismos fisiológicos y funcionales de compensación de costes de reproducción diferenciales: desarrollo de estructuras reproductivas fotosintéticamente activas, retraso en la edad de madurez sexual, reabsorción de nutrientes de estructuras senescentes, especialización de módulos y aumento de la tasa fotosintética de hembras. Gracias a estos mecanismos de compensación, algunas plantas pueden llegar a neutralizar sus costes de reproducción (Delph, 1990). Dada la plasticidad de las variables fisiológicas, a menudo se asume que la respuesta fisiológica responde inmediatamente a las variaciones ambientales y la demanda de recursos. Sin embargo, en *J. thurifera* se han

encontrado diferencias fisiológicas entre plantas de distinto sexo durante periodos en que ambas invierten cantidades similares de recursos a reproducción (Montesinos, 2007) lo que confirma la existencia de verdaderas estrategias fisiológicas prefijadas para cada sexo, actuando en el largo plazo, y no únicamente como una respuesta inmediata a una demanda de recursos episódica.

Además, es interesante constatar que los compromisos de eficacia (*trade-offs*) entre rasgos de vida pueden ser detectados bajo unas condiciones ambientales determinadas, pero no en otras, debido a la plasticidad fenotípica (Stearns, 1989; Correia *et al.*, 2000; Verdú *et al.*, 2004). Cuando la disponibilidad de recursos se incrementa de forma experimental, los machos de *J. thurifera* dividen los recursos adicionales entre varias funciones biológicas diferentes (crecimiento vegetativo, reproducción, mejora del aparato fotosintético). Por el contrario, las hembras almacenan la mayoría de los recursos en forma de hojas, y sólo invierten una pequeña proporción de éstos en incrementar ligeramente la reproducción inmediata (Montesinos, 2007). En concreto, hembras de *J. thurifera* presentaron tasas fotosintéticas mayores que los machos durante años no veceros, y cuando experimentalmente se añadieron nutrientes y agua, los machos aumentaron su tasa fotosintética, alcanzando la de las hembras (Fig. 12).



**Figura 12.** Las hembras presentan tasas fotosintéticas mayores que los machos. Sin embargo la fertirrigación incrementa la tasa fotosintética de machos hasta alcanzar la de hembras. Las barras representan el error típico.

## Cambio global y el riesgo de ser relicto

Si la variación en las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos es capaz de influenciar significativamente la reproducción de las plantas, el cambio climático actual puede sin duda alterar el equilibrio fisiológico y reproductivo de especies de alta montaña. *J. thurifera* es una especie originaria del terciario y habita ambientes semiáridos fríos en la región Holártica (Suárez Cardona *et al.*, 1991). El progresivo calentamiento desde la última glaciación ha reducido su distribución a una serie de poblaciones dispersas en las altas montañas de la cuenca mediterránea occidental. Aunque la migración altitudinal de la flora de alta montaña es una tendencia generalizada en respuesta al cambio climático (Grabherr *et al.*, 1994; Kländerud *et al.*, 2003; Walther 2003), el incremento altitudinal de los límites inferiores de distribución de las plantas de montaña normalmente no es debido a estrés térmico e hídrico, sino más bien al incremento del límite altitudinal superior de especies competidoras con tasas de crecimiento mayores (Loehle, 1998; Walther, 2003; Alward *et al.*, 2006).

Ahora bien, para aumentar sus límites de distribución las plantas tienen que hacer frente a un compendio de condiciones ambientales, progresivamente peores, y características de alta montaña, como un incremento en la radiación (IR, UV y visible); menor presión parcial de CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub>; vientos fuertes que pueden destruir mecánicamente tejidos, y eventos de sequía más frecuentes (Barceló *et al.*, 1992; De Lillis *et al.*, 2004). Estas condiciones ambientales pueden llegar a inhibir la actividad fotosintética (Kofidis *et al.*, 2003) y reducir la producción primaria neta (Luo *et al.*, 2004). Así, la asignación de recursos tiende a disminuir con la altitud (Hemborg *et al.*, 1998; Obeso 2002; Sakai *et al.*, 2006) y las plantas pueden mitigar los costes

reproductivos produciendo semillas de baja calidad (Houle *et al.*, 1994). Como muchas sabinas, *J. thurifera* presenta bajas tasas de viabilidad (Roques *et al.*, 1984; García, 1998).

Como hemos visto, la fertilidad de las plantas se relaciona claramente con las condiciones ambientales, pero los factores geográficos también pueden afectar directamente a la viabilidad de semillas (García *et al.*, 2000). La fertilidad de sabinas y enebros puede verse limitada por la dureza ambiental (García *et al.*, 2000; Wesche *et al.*, 2005), por la disponibilidad de nutrientes y agua (Stephenson, 1981; García *et al.*, 1999; Drenovsky *et al.*, 2005) y por fallos en la polinización (Ortiz *et al.*, 2002). Las especies del género *Juniperus* típicamente presentan altas tasas de partenocarpia (Fuentes, 2000), y tasas de aborto y predación predispersiva de semillas moderadas (Rappaport *et al.*, 1993; García, 1998; El Alaoui El Fels *et al.*, 1999). La partenocarpia puede estar causada por daños al óvulo por heladas y carencia de nutrientes, y también puede suponer una defensa contra los depredadores de semillas (Traveset, 1993; Verdú *et al.*, 1998a). Las especies depredadoras de semillas también migran altitudinalmente en respuesta al calentamiento global, elevando su límite de distribución a mayor velocidad que las plantas, incrementando las tasas de depredación en poblaciones y especies previamente intactas (Hódar *et al.*, 2004). Las plantas de alta montaña también presentan menores tasas de crecimiento de hojas a mayores altitudes (De Lillis *et al.*, 2004; Angert, 2006). Además, la mayor radiación UV presente a mayor altitud puede ser dañina para las hojas (Robberecht *et al.*, 1980), reduciendo la longevidad foliar de plantas de montaña.

El hábitat actual de las poblaciones de *J. thurifera*, relegado a manchas relicticas aisladas geográficamente, debe ser consecuencia de un compromiso entre elevado estrés ambiental y baja presencia de especies competidoras (Gómez-Manzanaque, 1997). Un incremento en las temperaturas y/o reducción en la precipitación como los previstos en la cuenca mediterránea debido al cambio global (IPCC, 2001; Schröter *et al.*, 2005) podría incrementar la presión de especies competidoras en el límite de distribución inferior de las sabinas, mientras que las condiciones ambientales propias de la alta montaña podrían limitar la migración altitudinal y exponiendo a esta especie a una extinción en el medio plazo.

De hecho la altitud es el principal factor geográfico determinante de la baja tasa de viabilidad de semillas de *J. thurifera*. La ausencia de precipitaciones es capaz de reducir la tasa de aborto de semillas, pero esta reducción suele estar acompañada de un incremento de magnitud similar en la depredación predispersiva de semillas, lo que resulta en una tasa de viabilidad máxima determinada por la actividad de depredadores de semillas. Sin embargo, experimentos de incremento en la disponibilidad de recursos (fertirrigación) fueron capaces de aumentar la fertilidad global de las hembras incrementando el tamaño de cosecha, aunque la tasa de viabilidad de estos gábulos se mantuvo similar (Montesinos, 2007).

Por tanto, si el cambio climático incrementa la temperatura media y reduce las precipitaciones en la cuenca mediterránea los bosques de *J. thurifera* se verán invadidos en su límite altitudinal inferior por especies competidoras de crecimiento rápido y por predadores de semillas que previamente no eran capaces de sobrevivir a mayor altitud. Por la otra parte, su migración altitudinal se verá limitada por la reducción en la fertilidad asociada con el incremento en la altitud. Aunque la gran longevidad de esta especie permitirá sobrellevar la falta de reproducción durante un largo periodo, la baja fertilidad comprometería en el largo plazo la viabilidad de las poblaciones de esta especie relictica.

## Referencias

- Alward, R.D., Detling, J.K. y Milchunas, D.G. 2006. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science* 283: 229-231.
- Amaral-Franco, J. 1986. *Juniperus*. *Flora Ibérica* (eds S. Castroviejo, M. Laínz, G. López-González, P. Montserrat, F. Muñoz-Garmendia, J. Paiva y L. Villar), pp. 181-188. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid.
- Angert, A.L. 2006. Growth and leaf physiology of monkeyflowers with different altitude ranges. *Oecologia* 148: 183-194.
- Antos, J.A. y Allen, G.A. 1999. Patterns of reproductive effort in male and female shrubs of *Oemleria cerasiformis*: a 6-year study. *Journal of Ecology* 87: 77-84.
- Barceló, J., Nicolas, G., Sabater, B. y Sánchez, R. 1992. *Fisiología Vegetal*. Ediciones Pirámide S.A., Madrid.
- Bertaudière, V., Montes, N., Gauquelin, T. y Edouard, J.L. 1999. Dendroecology of thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L.): example from a French Pyrenean site at Rie mountain. *Annals of Forest Science* 56: 685-697.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- Callaway, R.M. 1998. Are positive interactions species-specific? *Oikos* 82: 202-207.

- Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikvidze, D. y Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- 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.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. y Gómez-Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: A 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- Ceballos, L. y Ruiz de la Torre, J. 1979. *Árboles y arbustos de la España peninsular*. E.T.S.I. de Montes, Madrid.
- Correia, O. y Diaz Barradas, M.C. 2000. Ecophysiological differences between male and female plants of Pistacia lentiscus L. *Plant Ecology* 149: 131-142.
- De Lillis, M., Matteucci, G. y Valentini, R. 2004. Carbon assimilation, nitrogen, and photochemical efficiency of different Himalayan tree species along an altitudinal gradient. *Photosynthetica* 42: 597-605.
- Delph, L.F. 1990. Sex-Differential Resource-Allocation Patterns in the Subdioecious Shrub Hebe-Subalpina. *Ecology* 71: 1342-1351.
- Delph, L.F. 1999. Sexual dimorphism in life history. *Gender and sexual dimorphism in flowering plants*. (eds M. A. Geber, T. E. Dawson y L. F. Delph), pp. 149-173. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany.
- Drenovsky, R.E. y Richards, J.H. 2005. Nitrogen addition increases fecundity in the desert shrub Sarcobatus vermiculatus. *Oecologia* 143: 349-356.
- El Alaoui El Fels, M.A., Roques, A. y Boumezzough, A. 1999. Les arthropodes liés aux galbules et aux graines du genévrier thurifère, Juniperus thurifera L., dans les Atlas marocains ( The arthropods related to cones and seeds of incense-juniper, Juniperus thurifera L., in Atlas mountains of Morocco ). *Ecologia Mediterranea* 25: 95-110.
- Fuentes, M. 2000. Frugivory, seed dispersal and plant community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 487-488.
- García, D. 1998. Interaction between juniper Juniperus communis L. and its fruit pest insects: Pest abundance, fruit characteristics and seed viability. *Acta Oecologica* 19: 517-525.
- García, D. y Obeso, J.R. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, Taxus baccata: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26: 739-750.
- García, D. y Ortiz-Pulido, R. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187-196.
- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. y Hódar, J.A. 2000. 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-Fayos, P. y Verdú, M. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: Pistacia lentiscus L. *Acta Oecologica* 19: 357-366.
- Gauquelin, T., Bertaudière, V., Badri, W. y Montès, N. 2002. Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (Juniperus thurifera L., Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 138: 237-244.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. y Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- Gómez-Manzanaque, F. 1997. *Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica*. Planeta, Barcelona.

- Grabherr, G., Gottfried, M. y Pauli, H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature* 369: 448.
- Gulías, J., Traveset, A., Riera, N. y Mus, M. 2004. Critical stages in the recruitment process of *Rhamnus alaternus* L. *Annals of Botany* 93: 723-731.
- Hemborg, A.M. y Karlsson, P.S. 1998. Altitudinal variation in size effects on plant reproductive effort and somatic costs of reproduction. *Ecoscience* 5: 517-525.
- Herrera, C.M. 1988. Habitat shaping, host plant use by a hemiparasitic shrub, and the importance of gut fellows. *Oikos* 51: 383-386.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L. y Amat, J. 1994. Recruitment of a mast fruiting, bird dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- Hódar, J.A. y Zamora, R. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreaking caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation* 13: 493-500.
- Holthuijzen, A.M.A. y Sharik, T.L. 1985. Colonization of abandoned pastures by eastern red cedar (*Juniperus virginiana* L.). *Canadian Journal of Forest Research* 15: 1065-1068.
- Houle, G. y Barbeux, P. 1994. Variations in rooting ability and in seed characteristics of five populations of *Juniperus communis* var. *depressa* from subarctic Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 456-450.
- IPCC 2001. *Climate change 2001: The scientific basis*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A. y Ito, H. 1997. How does masting happen and synchronize? *Journal of Theoretical Biology* 187: 231-239.
- Janzen, D.H. 1976. Why bamboos wait so long to flower. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7: 347-391.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 87-104.
- Jordano, P. y Herrera, C.M. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- Joy, D.A. y Young, D.R. 2002. Promotion of mid-successional seedling recruitment and establishment by *Juniperus virginiana* in a coastal environment. *Plant Ecology* 160: 125-135.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 82: 117-126.
- Kelly, D. y Sork, V.L. 2002. Mast Seeding in Perennial Plants: Why, How, Where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- Klanderud, K. y Birks, H.J.B. 2003. Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene* 13: 1-6.
- Kofidis, G., Bosabalidis, A.M. y Moustakas, M. 2003. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in oregano (*Origanum vulgare* L.). *Annals of Botany* 92: 635-645.
- Loehle, C. 1998. Height growth rate tradeoffs determine northern and southern range limits for trees. *Journal of Biogeography* 25: 735-742.
- Luo, T., Pan, Y., Ouyang, H., Shi, P., Luo, J., Yu, Z. y Lu, Q. 2004. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography* 13: 345-358.
- Melero, J.P. y García-Fayos, P. (2001) Protocolos de germinación de semillas de sabina albar (*Juniperus thurifera*) y sabina rastrera (*J. sabinus*). *III Congreso Forestal Español. Montes para la sociedad del nuevo milenio*. S.E.C.F., Granada.

- Montesinos, D. 2007. *Resource availability and reproductive efficacy of the dioecious tree Juniperus thurifera*. (Dissertation Thesis). Universitat de València, Valencia.
- Montesinos, D., De Luís, M., Verdú, M., Raventós, J. y García-Fayos, P. 2006. When, how and how much: gender-specific resource use strategies in the dioecious tree *Juniperus thurifera*. *Annals of Botany* 98: 885-889.
- Montesinos, D., Verdú, M. y García-Fayos, P. 2007. Moms are better nurses than dads: sex biased self-facilitation in a dioecious juniper tree. *Journal of Vegetation Science* 18: 271-280.
- Nanami, S., Kawaguchi, H. y Yamakura, T. 1999. Dioecy-induced spatial patterns of two codominant tree species, Podocarpus nagi and Neolitsea aciculata. *Journal of Ecology* 87: 678-687.
- Norton, D.A. y Kelly, D. 1988. Mast seeding over 33 years by Dacrydium cupressinum Lamb. (rimu) (Podocarpaceae) in New Zealand: the importance of economies of scale. *Functional Ecology* 2: 399-408.
- Obeso, J.R. 1997. Costs of reproduction in Ilex aquifolium: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology* 85: 159-166.
- Obeso, J.R. 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155: 321-348.
- Obeso, J.R. y Retuerto, R. 2002. Sexual dimorphism in holly *Ilex aquifolium*: cost of reproduction, sexual selection or physiological differentiation? *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 67-77.
- Ortiz, P.L., Arista, M. y Talavera, S. 2002. Sex ratio and reproductive effort in the dioecious Juniperus communis subsp. alpina (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of Botany* 89: 205-211.
- Pavón-García, J. .2005. *Biología vegetativa y reproductiva en los primeros estadios de crecimiento de Juniperus thurifera L.* Dissertation Thesis. Universidad de Alcalá.
- Piovesan, G. y Adams, J.M. 2005. The evolutionary ecology of masting: does the environmental prediction hypothesis also have a role in mesic temperate forests? *Ecological Research* 20: 739-743.
- Rappaport, N., Mori, S. y Roques, A. 1993. Estimating effect of Megastigmus spermotrophus (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-Fir seed production: The new paradigm. *Forest Entomology* 86: 845-849.
- Rees, M., Kelly, D. y Bjørnstad, O.N. 2002. Snow, tussocks, chaos, and the evolution of mast seeding. *The American Naturalist* 160: 44-59.
- Robberecht, R. y Caldwell, M.M. 1980. Leaf ultraviolet optical properties along a latitudinal gradient in the arctic-alpine life zone. *Ecology* 61: 612-619.
- Roques, A., Raimbault, J.P. y Goussard, F. 1984. La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences. *Ecologia Mediterranea* 10: 147-169.
- Sakai, A., Sasa, A. y Sakai, S. 2006. Do sexual dimorphisms in reproductive allocation and new shoot biomass increase with an increase of altitude? A case of the shrub willow Salix reinii (Salicaceae). *American Journal of Botany* 93: 988-992.
- Santos, T. y Tellería, J.L. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish Juniper Juniperus thurifera. *Biological Conservation* 70: 129-134.
- Santos, T., Tellería, J.L. y Virgós, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.
- Schröter, D., Cramer, W., Leemans, R., Prentice, I.C., Araújo, M.B., Arnell, N.W. y *et al.*, 2005. Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science* 310: 1333-1337.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.

- Silvertown, J. y Dodd, M. 1999. The demographic cost of reproduction and its consequences in Balsam Fir (Abies balsamea). *The American Naturalist* 29: 321-332.
- Sork, V., Bramble, J. y Sexton, O. 1993a. Ecology of mast-fruited in three species of North American deciduous Oaks. *Ecology* 74: 528-541.
- Sork, V.L. y Bramble, J.E. 1993b. Prediction of acorn crops in three species of North American oaks: Quercus alba, Q. rubra and Q. velutina. *Annales des Sciences Forestieres* 50 (Suppl.): 128-136.
- Stearns, S.C. 1989. Trade-Offs in Life-History Evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 279.
- Suárez Cardona, F., Sainz Ollero, H., Santos Martínez, T. y González Bernáldez, F. 1991. *Las estepas Ibéricas*. Ministerio de Obras Públicas, Madrid.
- Traveset, A. 1993. Deceptive fruits reduce insect seed predation in Pistacia terebinthus L. *Evolutionary Ecology* 7: 357-361.
- Traveset, A., Gullias, J., Riera, N. y Mus, M. 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.
- Verdú, M. y García-Fayos, P. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology* 10: 275-280.
- Verdú, M. y García-Fayos, P. 1998a. Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in Pistacia lentiscus (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany* 76: 134-141.
- Verdú, M. y García-Fayos, P. 1998b. Female biased sex ratios in Pistacia lentiscus L. (Anacardiaceae). *Plant Ecology* 135: 95-101.
- Verdú, M. y García-Fayos, P. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Verdú, M., Villar-Salvador, P. y García-Fayos, P. 2004. Gender effects on the post-facilitation performance of two dioecious Juniperus species. *Functional Ecology* 18: 87-93.
- Walther, G.R. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/3: 169-185.
- Wesche, K., Ronnenberg, K. y Hensen, I. 2005. Lack of sexual reproduction within mountain steppe populations of the clonal shrub Juniperus sabina L. in semi-arid southern Mongolia. *Journal of Arid Environments* 63: 390-405.
- Yamauchi, A. 1996. Theory of mast reproduction in plants: Storage-size dependent strategy. *Evolution* 50: 1795-1807.
- Zamora, R. 1990 The fruit diet of ring-ouzel (Turdus torquatus) wintering in the Sierra Nevada (South-East Spain.). *Alauda* 58: 67-70.