

## CAPÍTULO 13

### Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica

Regino Zamora, Patricio García-Fayos y Lorena Gómez-Aparicio

**Resumen.** *Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica.* En ambientes mediterráneos, la regeneración de gran número de especies leñosas arbóreas y arbustivas presenta un patrón espacial asociado a plantas ya establecidas, lo que sugiere la existencia de un balance neto positivo de las interacciones planta-planta. En este capítulo analizamos los mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones entre arbustos pioneros y plántulas de árboles, y entre éstas y los herbívoros ungulados que las consumen desde una perspectiva de proceso sucesional. En ambientes como los mediterráneos, donde las plantas suelen padecer situaciones de estrés, la modificación ambiental producida por una planta vecina (microclima, suelo, protección frente a herbívoros) puede ofrecer un beneficio que supere los costos que toda proximidad espacial conlleva, lo que favorece el desarrollo de interacciones de facilitación entre los arbustos pioneros y las plántulas de especies leñosas de crecimiento lento. El efecto positivo de los arbustos sobre la regeneración de especies leñosas no tiene por qué estar restringido a una sola fase demográfica, ni ser generado por un solo mecanismo, sino que puede manifestarse en varios estadios del reclutamiento. La asociación espacial con plantas espinosas o poco palatables permite a las especies leñosas más palatables establecerse incluso en hábitats donde existe una presión de herbivoría elevada y crónica. Ya que el bosque mediterráneo apenas puede regenerarse en áreas abiertas por falta de agua y/o por exceso de herbivoría, ni bajo la copa de los árboles ya establecidos por falta de luz y/o exceso de depredadores de semillas o herbivoría, el nicho de regeneración principal para muchas especies arbóreas en una amplia gama de condiciones ecológicas es bajo las plantas pioneras, capaces de colonizar precisamente lugares con esas condiciones de estrés y herbivoría. Una buena cobertura de matorral, tanto de especies pioneras como de etapas intermedias de la sucesión, es el mejor seguro para evitar la erosión del suelo, conseguir la regeneración natural de los bosques, y mejorar el éxito de las reforestaciones, ya que dichas especies favorecen la progresión hacia comunidades más maduras.

**Summary.** *Plant-plant and plant-animal interactions in the context of ecological succession.* In Mediterranean environments, the regeneration of a great number of woody species, both tree and shrub, present a spatial pattern associated with established plants, suggesting a net positive balance in plant-plant interactions. In this chapter, from the perspective of successional process, we analyse the mechanisms and ecological

consequences of the interactions between pioneer shrubs and tree seedlings, and between these and ungulate herbivores that consume these plants. Under stress situations, the environmental alteration caused by a neighbouring plant (in terms of microclimate, soil, protection from herbivores) can offer a benefit that exceeds the costs that any spatial proximity implies, favouring the development of facilitation between the pioneer shrubs and the seedlings of slow-growing woody species. The positive effect of shrubs on the regeneration of woody species need not to be restricted to only one demographic phase, nor to be generated by only one mechanism, but rather it may be manifested in several stages of recruitment. The spatial association with thorny or unpalatable plants enables more palatable woody species to establish themselves even in habitats where there is high and chronic herbivore pressure. Given that the Mediterranean woodlands can hardly regenerate in open areas for lack of water and/or excessive herbivory, either under the canopy of established trees for lack of light and/or excessive herbivory (or seed predation), the main regeneration niche for many tree species under a wide range of ecological conditions are pioneer plants, capable of colonizing precisely the sites with these conditions of stress and herbivory. A good shrub cover, both of pioneer species and of the intermediate stages of succession, is the best insurance to avoid soil erosion, to achieve natural regeneration of woodlands, and to boost the success of reforestation, since these species encourage progression towards more mature communities.

## 1. Introducción

El bosque mediterráneo ha sido históricamente destruido por talas masivas, incendios o roturación del suelo para obtener cosechas y pastos. Las perturbaciones antrópicas recurrentes han favorecido a las especies arbustivas colonizadoras, que hoy forman grandes extensiones de matorrales en zonas antaño ocupadas por formaciones arbóreas (Grove y Rackham 2001). El fenómeno de matorralización se ha extendido en las últimas décadas como consecuencia del abandono de los campos dedicados a la agricultura extensiva en zonas poco productivas, especialmente de montaña, y la consiguiente colonización de estos campos por especies de matorral pioneras.

Desde un punto de vista dinámico, los bosques mediterráneos se encuadran entre la dinámica autosucesional y la sucesión secundaria (Zavala 2003). Como respuesta a las perturbaciones naturales y antrópicas, las comunidades de plantas leñosas pueden experimentar cambios drásticos en su estructura, pero manteniendo una composición específica prácticamente invariable (autosucesión, ver capítulo 4). Otra posibilidad es que la composición de la comunidad vaya cambiando progresivamente, y la comunidad pase por una serie de estadios transitorios, hasta alcanzar un hipotético equilibrio dinámico. Más recientemente se han propuesto modelos sucesionales de no-equilibrio donde se reconoce el papel fundamental de las perturbaciones y las respuestas de tipo umbral. De acuerdo con estos modelos de no-equilibrio, la comunidad vegetal pasaría por una serie de estados estables, relacionados entre sí mediante transiciones más o menos bruscas, muchas veces asociadas a grandes perturbaciones (fuego) o al manejo humano (ver Terradas 2001 para una revisión de los modelos de sucesión en comunidades de plantas).

Para que la sucesión secundaria ocurra, debe producirse un proceso de sustitución de especies. Uno de los mecanismos de sustitución propuestos es el de facilitación entre especies a lo largo del gradiente sucesional, lo que conlleva un cambio temporal en la composición específica de la comunidad. En este contexto, la presencia de especies pioneras y de etapas intermedias, capaces de modificar el ambiente, tanto biótico como abiótico, es clave para poner en marcha el proceso sucesional y favorecer su progresión hacia comunidades más

maduras, lo que permitirá la recuperación de buena parte de la vegetación existente antes de la perturbación.

En ambientes mediterráneos, la regeneración de gran número de especies leñosas arbóreas y arbustivas presenta un patrón espacial asociado a plantas ya establecidas (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García *et al.* 2000, Gómez *et al.* 2001, García-Fayos y Gasque 2002, Gómez 2004, Verdú y García-Fayos 2003). Este patrón sugiere la existencia de un balance neto positivo de las múltiples interacciones protagonizadas por un propágulo dispersado bajo la cobertura de especies pre-establecidas a lo largo de su ciclo de regeneración. Hasta el momento, apenas hay resultados que demuestren la existencia de competencia entre plantas ya instaladas y plántulas de árboles en el mediterráneo (Vilá y Sardans 1999), con la excepción de los efectos negativos del jaral sobre plántulas de pinos en las fases iniciales de la sucesión postincendio (De las Heras *et al.* 2002). Por el contrario, son cada vez más numerosos los experimentos de campo que demuestran que las especies pioneras tienen en general un efecto positivo sobre la supervivencia de plántulas y el crecimiento de juveniles de especies arbóreas, tanto en montañas mediterráneas (Castro *et al.* 2002a, 2004, 2006, Gómez-Aparicio *et al.* 2004), como en hábitats semiáridos (Maestre *et al.* 2001, 2003, Gasque y García-Fayos 2004, pero ver Maestre *et al.* 2005), e incluso en hábitats méxicos del norte de la Península Ibérica (García y Obeso 2003). Las interacciones positivas aparecen así como un fenómeno generalizable a gran variedad de combinaciones de especies arbustivas y juveniles de leñosas arbóreas, y a una amplia gama de condiciones ecológicas, de acuerdo con un modelo de sucesión por facilitación (Connell y Slatyer 1977).

Dada la gran extensión ocupada por matorrales en la Península Ibérica y la importancia potencial que tienen las especies arbustivas como facilitadoras, vamos a centrarnos sobre todo en ellas para el estudio de las consecuencias de las interacciones planta-planta en la sucesión vegetal. Por otra parte, dado que los ecosistemas mediterráneos han sufrido históricamente una presión de herbivoría crónica muy elevada, vamos a restringir el análisis de las interacciones planta-animal antagónicas al caso de los herbívoros ungulados como factor condicionante de la regeneración de especies leñosas y, por tanto, modulador de la sucesión ecológica.

El objetivo central es el análisis de los mecanismos y consecuencias ecológicas de las interacciones entre arbustos pioneros y plántulas de árboles, y entre éstas y los herbívoros ungulados que las consumen, desde una perspectiva de proceso sucesional en el que los matorrales representan una etapa de transición en la regeneración forestal.

## 2. Las interacciones planta-planta en el contexto mediterráneo

La proximidad espacial se ha considerado tradicionalmente como sinónimo de competencia entre plantas por los recursos limitantes, básicamente luz, agua y nutrientes. En el caso de especies arbustivas y plántulas de leñosas que crecen juntas, la competencia podría derivarse del solapamiento en el uso de los recursos edáficos, al situar ambas las raíces en el mismo volumen de suelo. La competencia puede darse asimismo a nivel de la copa, si el matorral disminuye la radiación fotosintéticamente activa de manera limitante para el crecimiento de las plántulas. Por otra parte, muchos depredadores, caso de los roedores, buscan en los arbustos su refugio y alimento, destruyendo grandes cantidades de las semillas y plántulas que allí se encuentran. Todos estos evidentes aspectos negativos derivados de la proximidad espacial deben contrarrestarse con otros positivos para conseguir un balance final que favorezca a las plántulas que crecen al amparo de los arbustos.

Muchos estudios han puesto de manifiesto que las interacciones interespecíficas de facilitación suelen ser comunes en ambientes extremos, como en zonas árticas, altas montañas, desiertos, y humedales salinos (Bertness & Callaway 1994, Callaway 1995, Brooker & Callaghan 1998, Bruno *et al.* 2003). Este efecto neto positivo es consecuencia de los mecanismos por los cuales muchas interacciones de facilitación operan, como por ejemplo, la mejora de las condiciones microclimáticas. El resultado es que el incremento de la severidad ambiental provoca un cambio en el balance de interacciones entre plantas, predominando un resultado neto de facilitación sobre la competencia. Esto no quiere decir que las interacciones de facilitación sean las únicas que se den en ambientes estresados, como los semiáridos (ver, por ejemplo, Maestre *et al.* 2005, 2006). De hecho, cuando las condiciones ambientales se vuelven extremadamente severas, el efecto positivo del benefactor puede desaparecer, y por tanto la diversidad reducirse (Belcher *et al.* 1995, Kitzberger *et al.* 2000, Bruno *et al.* 2003). Sin embargo, como señalan Michalet *et al.* 2006, incluso si la competencia incrementa con el grado de estrés a una escala de parche, el efecto neto de las plantas vecinas a una escala de comunidad es globalmente positivo, como lo demuestran los metaanálisis de Gómez Aparicio *et al.* 2004 y Lortie & Callaway 2006). Nuevas aproximaciones más integradoras a las interacciones planta-planta teniendo en cuenta la historia y las relaciones filogenéticas de las plantas apoyan ésta idea (Valiente-Banuet *et al.* 2006, Valiente-Banuet y Verdú 2007). El beneficio que reciben los propágulos de árboles por crecer junto a los arbustos pioneros puede surgir a lo largo del proceso de reclutamiento, desde la dispersión y germinación de las semillas, establecimiento y supervivencia de las plántulas, hasta la supervivencia y crecimiento de los juveniles (Cuadro 13.1, Fig. 13.1).

### 2.1. Efectos sobre la dispersión de las semillas

Los arbustos pueden actuar como focos donde se acumulan las semillas de forma desproporcionada tras la dispersión (Callaway 1995). En el caso de las especies dispersadas por el viento o arrastradas por el agua, los arbustos funcionan como “trampas” que interceptan las semillas en sus desplazamientos (Aguiar y Sala 1994, pero ver Gómez-Aparicio *et al.* 2007a). En el caso de las plantas cuyas semillas son dispersadas por aves, los árboles y arbustos de cierto porte actúan como posaderos de muchas especies de aves frugívoras, depositando allí sus excrementos con las semillas de los frutos que han ingerido (Debussche y Lepart 1992). Así, en las áreas menos frías de la Península Ibérica, plantas como el lentisco (*Pistacia lentiscus*), el torvisco (*Daphne gnidium*), el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*), los espárragos (*Asparagus* sp.pl.) y otras plantas con frutos carnosos muestran una fuerte agregación espacial con los olivos, algarrobos, vid y almendros de muchos campos abandonados, ya que las propias plantas cultivadas actúan como perchas para los pájaros dispersantes de semillas (Verdú y García-Fayos 1998). Lo mismo ocurre con otras plantas productoras de fruto carnoso en áreas más frías, como enebros (*Juniperus communis*), escaramujos (*Rosa* sp.pl.) o madreselvas (*Lonicera* sp.pl.). Por otra parte, buena parte de los organismos depredadores de semillas de especies leñosas, como los ratones, acumulan semillas bajo los árboles y arbustos para su posterior consumo. Buena parte de estas despensas no son localizadas o utilizadas posteriormente, por lo que las semillas que escapan a la depredación germinan, generándose así una asociación espacial con los arbustos (Díaz *et al.* 2003, Pulido y Díaz 2004).

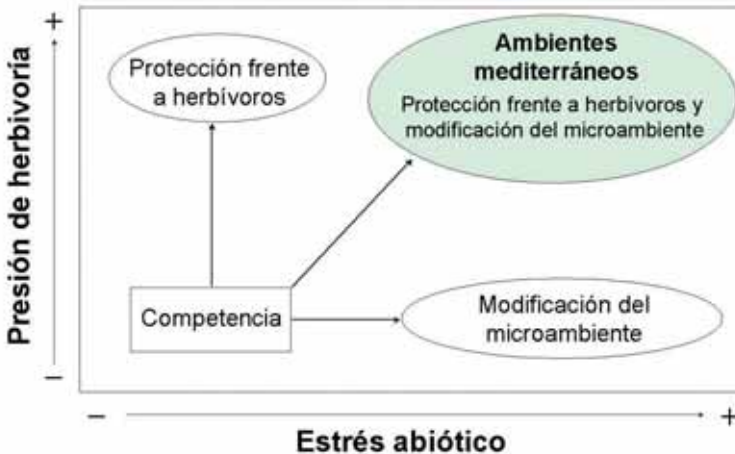
Como resultado del comportamiento de los animales dispersantes, los patrones espaciales de sombra de semillas suelen mostrar una fuerte heterogeneidad espacial, recibiendo algunos microhábitats, como árboles aislados, matorrales o rocas, muchas semillas, y otros, como los lugares desprovistos de vegetación, muy pocas (Jordano y Schupp 2000). Un buen ejem-

CUADRO 13.1

**BALANCE DE INTERACCIONES Y MODELO CONCEPTUAL**

La facilitación es el fenómeno mediante el cual una especie mejora la supervivencia, crecimiento o estado general de otra (Callaway 1995). La facilitación juega un papel tan relevante como la competencia en la estructuración de las comunidades vegetales, de manera que combinaciones complejas de competencia y facilitación parecen ser lo común en la naturaleza (Bruno *et al.* 2003). La intensidad de ambas interacciones varía a lo largo de gradientes de recursos, de forma que la interacción entre especies ofrece resultados condicionales dependiendo de las condiciones abióticas y bióticas del contexto (Bertness y Callaway 1994) (Ver Figura 13.1).

En ambientes como los mediterráneos, donde las plantas suelen padecer situaciones de estrés, la modificación ambiental (microclima, suelo, protección frente a herbívoros) producida por una planta vecina, puede ofrecer un beneficio que supere los costos que toda proximidad espacial conlleva, lo que favorece el desarrollo de interacciones de facilitación (Pugnaire *et al.* 1996a y b, Gómez *et al.* 2001, Maestre *et al.* 2001; Castro *et al.* 2002a). Sin embargo, en ambientes más húmedos como los del centro y norte de Europa, en los que se dan la conjunción de luz, agua y temperaturas adecuadas para el crecimiento de la vegetación durante el verano, las plantas compiten por la adquisición de estos recursos esenciales, y la cercanía espacial de los vecinos tiene un resultado neto negativo. Por tanto, cuanto mayor sea el nivel de estrés, generado bien por agentes físicos (falta de agua, heladas, viento) o bien por agentes biológicos (herbivoría), el balance global de las interacciones se inclinará más hacia un resultado neto de facilitación (Pugnaire y Luque 2001, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Este balance de interacciones es muy dinámico, y puede cambiar no sólo a lo largo de gradientes ambientales, sino también a lo largo del tiempo.



**Figura 13.1.** Modelo conceptual que muestra el balance de interacciones planta-planta dependiendo del nivel de estrés ambiental (basado en Bertness y Callaway 1994). La importancia de la facilitación en relación a la competencia incrementa al hacerlo el estrés abiótico o el estrés biótico del sistema. En situaciones de alto estrés abiótico (p. ej. sequía, heladas), las plantas se beneficiarían de la modificación del microambiente provocada por los vecinos (p. ej. disminución de la radiación, incremento de la humedad del suelo). Por otro lado, en situaciones de alto estrés biótico (p. ej. herbivoría), la facilitación vendría ejercida por mecanismos de protección. En los ambientes mediterráneos ambas fuentes de estrés confluyen, disparando los dos mecanismos de facilitación.

plo de dispersión dirigida hacia matorrales lo tenemos en el tejo (*Taxus baccata*) cuyas semillas y plántulas se acumulan bajo los matorrales productores de fruto carnoso, como enebros (*Juniperus* sp.pl.) y agracejos (*Berberis* sp.pl.), matorrales donde las aves frugívoras pasan parte de su tiempo comiendo frutos y dispersando semillas en sus excrementos. Por el contrario, estas aves apenas se posan sobre otras especies de matorral que coexisten con enebros y agracejos, pero que no producen frutos carnosos, como los piornos, bajo los cuales rara vez se encuentra una plántula de tejo (García *et al.* 2000). Otro tanto ocurre con la dispersión de frutos del enebro común (*Juniperus communis*) en los sabinares de sabina rastrera (*J. sabina*) del Sistema Ibérico. La sabina rastrera ofrece un buen ambiente para el establecimiento y supervivencia de las plantas de enebro en la alta montaña mediterránea. Además, ambas especies comparten las mismas aves dispersantes (*Turdus* sp.pl.). Pero dado que la sabina es dioica –sexos separados en plantas distintas–, resulta que los enebros presentan una mayor asociación espacial con las sabinas rastreras hembras que con cualquier otro microhábitat, incluyendo las sabinas macho (Verdú y García-Fayos 2003).

## 2.2. Efectos sobre la germinación de las semillas

Las semillas necesitan de un cierto período de tiempo con una combinación adecuada de temperatura, humedad y radiación para poder germinar. Esta combinación favorable de factores sólo aparece en el mediterráneo durante unos pocos meses al año, fundamentalmente en otoño y primavera. Pero hay años en los que las condiciones favorables para la germinación de algunas especies no se dan (García-Fayos y Verdú 1998). La duración de las condiciones necesarias para germinar, sobre todo las de humedad, son dependientes de la cuantía y duración del evento de lluvia y de las características del microhábitat en el que se encuentren las semillas. El suelo se seca rápidamente en los microhábitats desprovistos de vegetación, impidiendo la germinación de muchas especies leñosas. Por el contrario, los árboles y arbustos generan unas condiciones edáficas diferentes del suelo desprovisto de vegetación, permitiendo unas mejores condiciones de germinación. Así, bajo la copa de los algarrobos en campos de cultivo abandonados, las condiciones para la germinación y establecimiento del lentisco son más adecuadas, gracias a la mayor humedad y menor compactación del suelo, y duran más tiempo que en las áreas entre los árboles (Verdú y García-Fayos 1996). Lo mismo se puede decir de otras propiedades del suelo que influyen positivamente sobre el desarrollo de la plántula, como son la infiltración del agua, el contenido en materia orgánica y nutrientes, la radiación solar, etc. (Joffre y Rambal 1993, Pugnaire *et al.* 1996a y b, Moro *et al.* 1997, Verdú y García-Fayos 2003). Este fenómeno ha sido denominado nucleación y ha mostrado ser un mecanismo muy importante en la colonización de nuevos hábitats.

## 2.3. Supervivencia y crecimiento de plántulas

La escasez y variabilidad de las precipitaciones, tanto en su componente estacional como interanual, es el principal factor limitante para el establecimiento de las plántulas. Los períodos de sequía resultantes, de duración muy variable (desde unos meses hasta varios años seguidos), limitan seriamente el reclutamiento de las plantas leñosas, causando mortalidades masivas de plántulas durante su primer año de vida (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000).

Los matorrales pueden amortiguar estas adversas condiciones mediante la modificación del microclima. Así, en verano la copa de los arbustos disminuye en más del 50% la radiación existente a pleno sol, minimizando el riesgo de fotoinhibición del aparato fotosintético de los juveniles (Valladares 2001). Como consecuencia, la temperatura media ambiental bajo los



arbustos disminuye también considerablemente (Gómez-Aparicio 2004), reduciendo asimismo el riesgo de sobrecalentamiento de las hojas, un importante factor de estrés en ambientes donde la sequía limita el enfriamiento por transpiración (Larcher 1995). La demanda evaporativa de la atmósfera bajo los matorrales es menor, contribuyendo a mejorar el estado hídrico de los juveniles, incluso en ausencia de diferencias entre microhábitats en el contenido hídrico del suelo (Holmgren *et al.* 1997).

Algunos arbustos y árboles con sistema radicular profundo toman los nutrientes desde el suelo mineral, donde los nutrientes son captados por las raíces. La posterior caída de hojarasca y lavado del follaje enriquece los horizontes superficiales del suelo accesibles a las plántulas que crecen bajo las copas. Además, también puede ocurrir que estas raíces capturen agua en profundidad, transportándola luego hacia la superficie, y provocando un aumento de la disponibilidad de agua en los niveles de suelo más superficiales, lo que favorece a las especies vecinas que tienen sistemas radiculares poco profundos. Este fenómeno se ha denominado ascensión hidráulica o *hydraulic lift* (Dawson 1993, Peñuelas y Filella, 2003).

También se puede producir un enriquecimiento de nutrientes en el suelo si la planta nodriza es fijadora de nitrógeno, caso de las leguminosas. Igualmente, las herbáceas que crecen muchas veces bajo la copa de una planta leñosa pueden favorecer la actividad biológica de los microorganismos descomponedores del suelo, lo que provoca un incremento en las tasas de mineralización (Moro *et al.* 1997).

Por otra parte, las copas de los arbustos y la acumulación de hojarasca protegen a las plántulas del impacto directo de la lluvia y de las tormentas de granizo que son especialmente comunes en las montañas mediterráneas. Además, protegen de las bajas temperaturas invernales, disminuyendo así el riesgo de que las plántulas sufran daños en los tejidos por heladas (Castro *et al.* 2002b), y evitan las fuertes contracciones y dilataciones del suelo al congelarse durante el invierno, fenómeno que para especies con una raíz relativamente frágil, como arces y pinos, constituye un importante factor de mortalidad al provocar su desenterramiento o fracturación (Gill y Marks 1991). Como consecuencia de estas mejoras microclimáticas y de las propiedades físico-químicas del suelo, los arbustos permiten que una fracción de las plántulas de las especies leñosas sobreviva el primer año, estableciéndose proporcionalmente más plántulas que en otros microhábitats desprovistos de vegetación protectora (Rey-Benayas, 1998, Rey-Benayas *et al.* 2002, Maestre *et al.* 2002, Castro *et al.* 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). (Cuadro 13.2, Fig. 13.2, en página anterior).

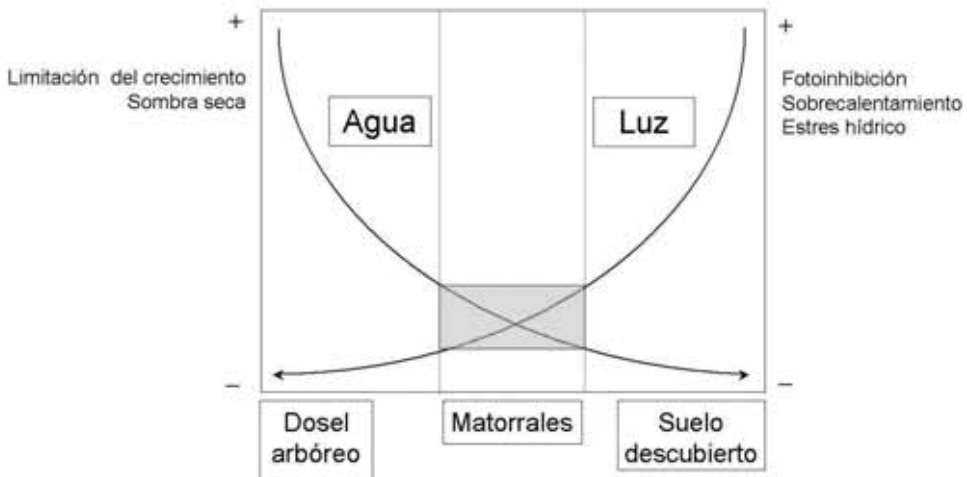
#### **2.4. Un caso de estudio: reforestaciones experimentales en gradientes ambientales amplios**

Las primeras investigaciones dirigidas a utilizar plantas nodrizas con objetivos de restauración se llevaron a cabo en el Sur de España al final de los años 90 (Castro *et al.* 2002, Gómez-Aparicio *et al.* 2004). Con objeto de desarrollar una técnica de repoblación forestal que reprodujese el patrón natural de regeneración, es decir, en el que se hiciera cumplir a los arbustos el papel de nodrizas de los plantones de las especies a introducir, en el período 1997-2001 se llevaron a cabo en Sierra Nevada una serie de experimentos de campo. En total se plantaron más de 18000 plantones de 16 especies arbóreas y arbustivas en 34 parcelas distribuidas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal (400-2000 m), tanto en suelos calizos como silíceos, y en las vertientes norte, sur y este de Sierra Nevada. En cada parcela, los plantones se colocaron en dos microhábitats, bajo la copa de los arbustos (utilizando siempre las especies más abundantes en cada sitio) y en los espacios abiertos más próximos. Cada plantón se marcó individualmente y se realizó un seguimiento periódico de su supervivencia y crecimiento, así como una cuantificación de los daños causados por los herbívoros. Los resulta-

CUADRO 13.2  
GRADIENTE DE RECURSOS OPUESTOS

En los sistemas mediterráneos, la ausencia de precipitaciones durante el período estival genera una situación de sequía que sólo es paliada en microhábitats con un suministro de agua adicional como las proximidades de ríos, fuentes de agua, etc. En este escenario de escasez de agua generalizada, la reducción de la radiación bajo la cobertura de un dosel arbóreo genera ambientes umbríos en los que las pérdidas por evapotranspiración son mucho más bajas que en cualquier otro microhábitat. El balance hídrico de plántulas y juveniles se ve pues beneficiado, aunque a costa de una fuerte disminución de la radiación, en muchos casos de forma limitante para el crecimiento. Además, la falta de luz puede inducir el desarrollo de la parte aérea de los individuos en detrimento del sistema radicular, limitando la capacidad de captación de agua y dando lugar al fenómeno denominado sombra seca (Valladares 2001). Por el contrario, en los espacios abiertos, la luz disponible puede no ser totalmente aprovechada por las plantas debido a la falta de agua, de manera que la radiación puede pasar de constituir un recurso a ser un factor de estrés capaz de provocar sobrecalentamiento y fotoinhibición en los tejidos fotosintéticos.

Por tanto, en los sistemas mediterráneos se genera un gradiente ambiental donde los recursos esenciales -agua y luz- no coinciden espacialmente en los extremos. Sin embargo, en este gradiente los matorrales aparecen como un punto intermedio donde el conflicto de requerimientos de luz y agua para el reclutamiento se vería minimizado. Así, las plántulas y juveniles establecidos bajo la copa de los matorrales verían favorecida su supervivencia y crecimiento gracias a una reducción parcial de la radiación que, sin llegar a ser limitante para el crecimiento, como la generada por un dosel arbóreo, evita los problemas derivados de la radiación en exceso (Retana *et al.* 1999, Gómez 2004). Y al mismo tiempo, la disminución de la temperatura bajo la copa, y consecuentemente de la demanda evaporativa de la atmósfera, implicaría una reducción de las pérdidas por evapotranspiración, resultando en una mejora del estado hídrico de los juveniles a pesar de la ausencia de agua en el suelo (Ver Figura 13.2).



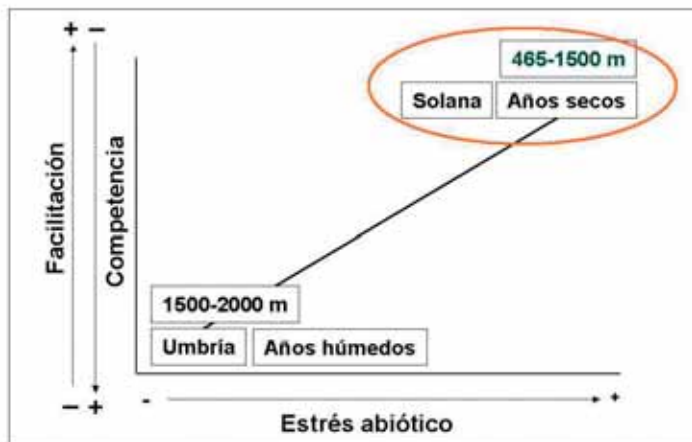
**Figura 13.2.** Gradiente de recursos opuestos. Agua y luz constituyen dos recursos esenciales para la vida vegetal que en los ambientes mediterráneos, caracterizados por una fuerte sequía estival, rara vez coinciden espacialmente. En un extremo, los ambientes umbríos generados por la cobertura arbórea, si bien son comparativamente más húmedos que las zonas descubiertas de vegetación, pueden limitar el crecimiento de las plantas debido a la escasez de luz o provocar fenómenos como la sombra seca. En el extremo opuesto, en los sitios descubiertos la ausencia de agua limita la utilización de la abundante radiación disponible, convirtiéndose la luz en un factor de estrés. Sin embargo, en este gradiente los matorrales aparecen como un punto intermedio donde el conflicto de requerimientos de luz y agua se ve minimizado. En ambientes mediterráneos, por tanto, los matorrales constituyen los mejores microhábitats para la supervivencia y el crecimiento de las plantas.



dos muestran la existencia de un importante efecto neto positivo de la presencia de los arbustos sobre los plántones (Gómez-Aparicio *et al.* 2004), pero también ponen de manifiesto que la magnitud del efecto facilitador varía a lo largo de gradientes espaciales y temporales, dependiendo del grado de estrés ambiental.

En un gradiente espacial de altitud y orientación, la magnitud de la facilitación se dispara a baja altitud y en exposiciones de solana. En estos escenarios, las bajas precipitaciones, unidas a altas temperaturas, provocan un largo e intenso período de sequía estival, de manera que la supervivencia de las plántulas y juveniles se ve fuertemente beneficiada de la reducción de estas condiciones extremas bajo la copa de los matorrales. Por el contrario, a mayores altitudes y en exposiciones norte, con temperaturas mas bajas durante el verano y sobre todo, mayor precipitación, la sequía estival resulta mucho menos acusada. En estos escenarios, la reducción del estrés abiótico permite a las plantas captar recursos y competir entre ellas, por lo que el efecto facilitador del matorral resulta mucho menos evidente. Con respecto a la variabilidad temporal de la facilitación asociada a la precipitación anual, encontramos que la fuerza de la facilitación es mucho menor en años lluviosos que en años secos. Por ejemplo, el verano de 1997 fue templado y húmedo en comparación con los veranos del 2000 y el 2001, y por tanto la disponibilidad de agua en el suelo en pleno verano fue significativamente mayor. Esta disponibilidad de agua en el suelo, aunque limitada, pudo haber disminuido el estrés en las plantas dicho año, permitiendo su supervivencia hasta la llegada de las lluvias de otoño. Consecuentemente, el beneficio de vivir en la sombra de los matorrales fue menos evidente en el año “húmedo” (1997) que en los años “secos” (2000 y 2001).

En conclusión, cuanto mayor sea la radiación y la temperatura en áreas abiertas, mayor será la importancia de los matorrales proporcionando a los plántulas un mejor balance hídrico (Figura 13.3). Por tanto, lugares y años "secos" en un contexto mediterráneo constituyen los mejores escenarios para que el efecto facilitador de los matorrales se magnifique, convir-



**Figura 13.3.** Reforestaciones experimentales en gradientes ambientales amplios. Los resultados de las repoblaciones experimentales muestran que la facilitación entre matorrales y juveniles de especies leñosas incrementa al hacerlo el estrés abiótico. Así, la facilitación fue mayor a baja (465-1500 m) que a alta altitud (1500-2000), en orientaciones de solana que de umbría, y en años con veranos secos (2000 y 2001) en comparación con años de veranos húmedos (1997). Por tanto, sitios y años con sequía estival especialmente estresante serán los mejores escenarios para aprovechar el efecto facilitador de las plantas nodrizas en la restauración de zonas degradadas.

tiéndose en los únicos nichos de regeneración efectivos para la recuperación de la vegetación degradada (Whisenant 1999, Gómez-Aparicio *et al.* 2004).

### 3. La interacción planta-herbívoro en el contexto mediterráneo

Los ecosistemas mediterráneos históricamente han sufrido una presión de herbivoría considerable como consecuencia de la actividad ganadera, unida al incremento de las poblaciones de ungulados silvestres fomentados para caza y favorecidos por la eliminación de depredadores. La elevada presión de herbivoría representa una limitación para la regeneración natural de muchas especies leñosas arbóreas y arbustivas, especialmente las más palatables y que no tienen capacidad de rebrotar (Charco, 2002). Este problema afecta especialmente a muchas plantas endémicas en el área mediterránea (A.M.A. 1994, Zamora *et al.* 1996, Blanca *et al.* 1998).

Los herbívoros pueden limitar la regeneración forestal, bien consumiendo directamente las semillas, o las plántulas y juveniles. El número de semillas que sucumben por el ataque de depredadores es muy grande en la mayoría de los bosques peninsulares, especialmente en los fragmentos forestales de menor tamaño. Al disminuir el tamaño del fragmento, o al aumentar la irregularidad de su forma, aumenta su permeabilidad frente a depredadores generalistas propios de la matriz alterada, como son los ratones, con lo cual las plantas leñosas sufren una mayor depredación (Tellería y Santos 2001).

Como consecuencia de la actividad de los depredadores, sólo una mínima parte de las semillas sobrevive para poder germinar. Por ejemplo, en los pinares de pino albar (*Pinus sylvestris*) de Sierra Nevada, los depredadores consumen más del 99% de la cosecha de semillas, entre ellos los piquituertos (*Loxia curvirostra*) y los ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) (Castro *et al.* 1999). De las pocas semillas que se salvan, alrededor del 40% emergen en condiciones naturales, pero menos del 2% de estas plántulas germinadas llegan a cumplir los dos años de edad, debido a la falta de agua durante los meses de verano y al frío del invierno. Otro buen ejemplo es el de las bellotas de roble melojo (*Quercus pyrenaica*), que son rápidamente consumidas por jabalís (*Sus scrofa*) y ratones. Ambos depredadores actúan preferentemente en diferente microhábitats: los jabalís prefieren los espacios abiertos, mientras que los ratones consumen selectivamente las bellotas situadas debajo de los arbustos (Gómez *et al.* 2003), por lo que no hay lugares seguros para el reclutamiento.

Los herbívoros pueden también tener efectos positivos sobre las plantas que les sirven de alimento si los tejidos vegetales que consumen incluyen órganos reproductores con semillas. En este caso, el efecto del herbivorismo a nivel poblacional puede incluso ser positivo (Malo y Suarez 1996), y se ha documentado para algunas especies leñosas en diversos hábitats mediterráneos, como dehesas (Malo y Suarez 1995), jarales (Malo y Suarez 1996) o estepas semiáridas (Cervan y Pardo 1997). Sin embargo, el consumo de plántulas, juveniles y rebrotes de las especies leñosas no puede llevar asociado este efecto positivo secundario de dispersión de semillas, ya que estas fases juveniles carecen, por definición, de estructuras reproductivas.

También puede ocurrir una dispersión accidental de semillas en aquellas especies cuyos frutos o semillas son almacenados por los animales para su posterior ingestión. En el caso de los encinares, su reclutamiento parece depender de la actividad de animales dispersantes (roedores como *Apodemus sylvaticus* y aves como el arrendajo *Garrulus glandarius*) que almacenan parte de las bellotas colectadas para su consumo posterior, así como de la presencia de

matorrales facilitadores que evitan la muerte por desecación de la plántulas durante su primer verano de vida (Pulido y Diaz 2003, Gómez 2004).

Una vez que las plántulas han conseguido lignificar sus tejidos aéreos, y pasar ese cuello de botella que representa el primer verano, la falta de agua empieza a ser un factor de mortalidad menos importante, a la vez que comienza a ser el factor determinante del lento crecimiento de los juveniles. Esta falta de agua provoca que las especies leñosas en el mediterráneo desarrollen preferentemente la raíz en detrimento de la parte aérea, con el fin de captar ese recurso tan limitante. La consecuencia es que la parte aérea crece muy lentamente, al menos durante los primeros años cuando el juvenil está invirtiendo en desarrollar un profundo sistema radicular, alcanzando cocientes de raíz/tallo con valores superiores a 2,5 (Broncano *et al.* 1998, Lloret *et al.* 1999).

Los daños por herbivoría en los juveniles empiezan a ser cada vez más patentes conforme el plantón crece. Durante el verano, cuando el pasto está seco y el único alimento para los herbívoros unguilados es la vegetación leñosa, se acrecientan los daños sobre los juveniles. Los herbívoros que más inciden sobre el crecimiento de brinzales y rebrotes son los unguilados, domésticos o silvestres, pero también afectan otros, como los lagomorfos, o los insectos defoliadores. Cuanto más seco sea el año, y por ende menos pasto haya disponible, mayores serán los daños en la vegetación leñosa arbustiva y arbórea (Hódar *et al.* 1998, Zamora *et al.* 1999). La herbivoría no suele causar una mortalidad importante en los juveniles, aunque depende de la magnitud del daño, el tipo de tejido dañado, y el estado de salud del plantón. La extracción del brote principal de crecimiento para muchas especies arbóreas mediterráneas puede suponer escasamente el 1% de la biomasa de la planta, pero provoca un fuerte retraso en el crecimiento y desarrollo individual, retardando la transición de juveniles a árboles adultos (e.g. Zamora *et al.* 2001). El consumo de los brotes nuevos año tras año provoca un retraso indefinido en el crecimiento de los juveniles, dando lugar a formas achaparradas que nunca llegan a la fase reproductora, colapsando la regeneración poblacional. El lento crecimiento de los juveniles en ambientes mediterráneos debido a la falta de agua acentúa el efecto negativo de la herbivoría, ya que origina que los juveniles permanezcan durante muchos años con una altura al alcance de los unguilados. Por ejemplo, en los bosques de montaña mediterránea, un individuo de pino albar tarda unos 22 años en alcanzar 1,5 m de altura si no ha sufrido daños por herbivoría. Caso de sufrirla, puede necesitar unos 40 años para alcanzar la misma altura (Zamora *et al.* 2001).

En hábitats con escasa cobertura vegetal y estresados por la sequía, como los mediterráneos, el consumo excesivo y crónico de los herbívoros puede considerarse como una perturbación con capacidad de modelar la composición y estructura de las comunidades de plantas leñosas (Gómez Sal *et al.* 1999, Zamora *et al.* 2001). Este proceso puede provocar una heterogeneidad muy fuerte en la distribución espacial de la vegetación, contribuyendo a favorecer las asociaciones espaciales entre plantas (Zamora *et al.* 2001).

### 3.1. *Herbivoría contexto-dependiente*

Los herbívoros generalistas buscan alimento siguiendo un esquema jerárquico: moviéndose preferentemente por unos rodales más que por otros dentro de paisaje, visitando preferentemente determinadas manchas de vegetación dentro de rodales, y finalmente, comiendo determinadas plantas individuales dentro de las manchas seleccionadas (Senft *et al.* 1987). A este último nivel “de bocado”, el grado de palatabilidad de la planta es sin duda un rasgo muy importante. Pero también lo es la identidad y abundancia de otras plantas vecinas en su entorno. En los ecosistemas mediterráneos, donde la diversidad de plantas es considerable, este

efecto de vecindad es muy aparente, existiendo una alta probabilidad de que una especie de planta este rodeada por otras especies. Para un herbívoro generalista, como lo son los ungulados, esto representa una variada oferta potencial de especies en un mismo parche, por lo que la probabilidad de que una planta sea comida por un herbívoro no depende sólo de sus características intrínsecas, sino de la calidad nutritiva y/o abundancia de las plantas que crecen en su entorno (Vilá y Lloret 1996, Rousset y Lepart 1999, García *et al.* 2000, Baraza *et al.* 2006).

### 3.2. Los matorrales como protectores frente a la herbivoría

Los matorrales pueden favorecer la supervivencia y el crecimiento de los juveniles al protegerlos del pisoteo y consumo de los herbívoros. Una planta palatable puede sufrir menos daño si está rodeada de otras especies poco palatables, lo que disminuye la calidad alimenticia del parche para el herbívoro. En este caso, la presencia de plantas vecinas poco palatables provoca una disminución en el daño del juvenil (*defensa por asociación*, Huntly 1991). En otros casos, la protección es mecánica, ya que la planta protectora hace las veces de una barrera que impide el paso del herbívoro. Este efecto protector se manifiesta habitualmente con grandes herbívoros generalistas, que son los principales consumidores de juveniles y rebrotes de las plantas leñosas. La protección puede consistir simplemente en que la planta protectora dificulta la localización del plantón, por lo que pasa desapercibido para el herbívoro (Callaway *et al.* 2000). También puede ocurrir el caso contrario, cuando un juvenil de una especie leñosa poco palatable que crece cerca de otras plantas más palatables y atractivas puede ser accidentalmente dañada por herbívoros generalistas (*susceptibilidad por asociación*, Huntly 1991).

Buenos ejemplos de defensa por asociación ocurren en algunas especies de árboles como el tejo (*T. baccata*) y el arce (*Acer opalus subsp granatense*) en Sierra Nevada (García *et al.* 2000) o el roble pubescente (*Quercus humilis*) en el sur de Francia (Rousset y Lepart 1999). Estas especies ven reducido su nicho de regeneración a aquellos refugios que quedan fuera del alcance de los ungulados (Zamora *et al.* 1999, Gómez-Aparicio 2004). Los matorrales espinosos protegen también a las plántulas de especies arbóreas del consumo de grandes herbívoros (vacas, caballo, ovejas) en las llanuras europeas (Olff *et al.* 1999).

El papel protector del arbusto se manifiesta con más claridad cuando el tamaño de la planta nodriza es lo suficientemente grande como para rodear completamente al juvenil, dificultando el acceso del herbívoro al plantón. Por ejemplo, varias especies de matorral disminuyen el daño por ungulados sobre el pino albar, una especie poco palatable, en Sierra Nevada y Sierra de Baza sólo cuando los pinos crecen bien rodeados de ellas. Por el contrario, si los pinos crecen en el borde de matorrales pero sin llegar a estar cubiertos completamente, padecen más daño que si crecen en espacios abiertos, debido a que los ungulados se alimentan en verano sobre todo de matorrales, lo que incrementa la probabilidad de encontrarse con un pino que crezca junto a ellos. En este ejemplo, el paso de defensa por asociación a susceptibilidad por asociación depende sólo de la distribución espacial del plantón con respecto al matorral (Gómez *et al.* 2001, Baraza *et al.* 2006). Cuanto mayor sea el tamaño del matorral que hace de refugio o del parche de matorrales que crecen juntos, mayor será el efecto de protección frente a la herbivoría sobre las plántulas y juveniles de especies arbóreas. Además, los efectos del refugio sobre la estructuración espacial de la comunidad de plantas serán mayores cuanto mayor sea la presión de herbivoría, la productividad del hábitat, y la palatabilidad de las especies facilitadas (Milchunas y Noy-Meyr 2002, Rebollo *et al.* 2002, Baraza *et al.* 2006).

## 4. Las interacciones planta-planta y planta animal en el tiempo

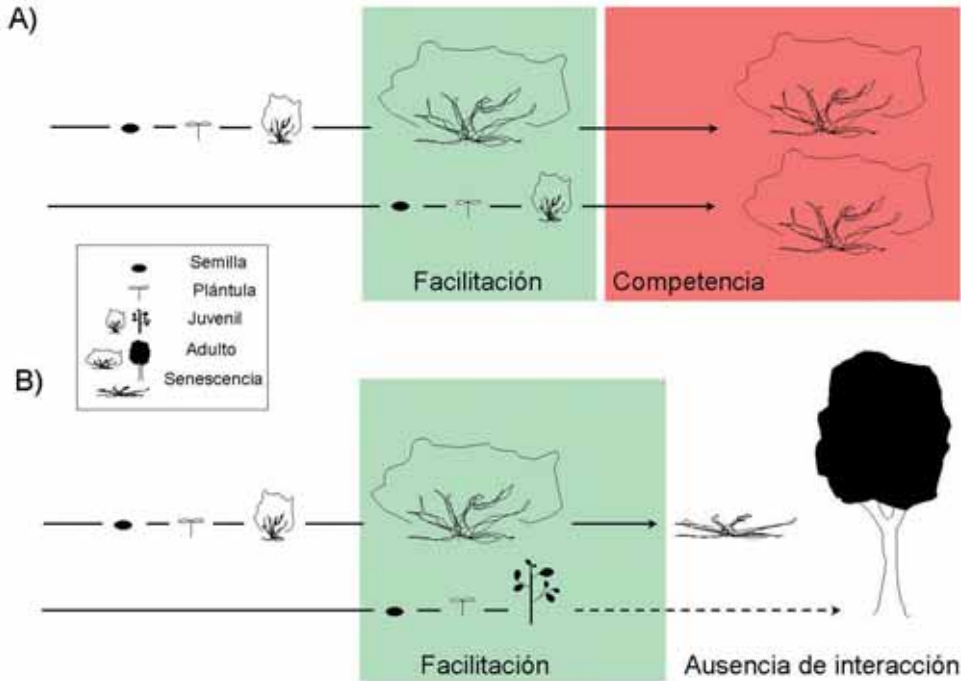
### 4.1. Cambios en el balance entre facilitación y competencia a lo largo del ciclo vital

El balance entre efectos positivos y negativos puede cambiar temporalmente de unos años a otros y a lo largo del ciclo de vida de la planta nodriza y su especie facilitada (Sans *et al.* 1998, Rousset y Lepart 2000, Tielbörger y Kadmon 2000). Estos cambios han sido detectados muy pocas veces, porque la mayoría de los estudios sobre facilitación se han concentrado en el análisis de los efectos benefactores de la nodriza sobre las fases iniciales demográficas de la especie facilitada –germinación, emergencia y supervivencia de plántulas–, o sobre especies con períodos de vida muy cortos. Para especies arbóreas como el pino albar, pino laricio (*P. nigra*), encina, arce y roble melojo, los seguimientos realizados en repoblaciones experimentales durante varios años demuestran que la facilitación del matorral se mantiene, al menos, durante los primeros 5-8 años de vida del plantón y se manifiesta tanto en una mayor supervivencia bajo matorral, como en un mayor crecimiento vegetativo de la parte aérea (Castro *et al.* 2002, 2004, Gómez-Aparicio *et al.* 2007b). Para otras especies, como la sabina albar (*Juniperus thurifera*), el efecto facilitador que las sabinas hembras adultas ejercen sobre el reclutamiento y supervivencia se mantienen hasta estadios adultos (Montesinos *et al.* 2007).

Sin embargo, otros estudios que han evaluado el signo de la interacción hasta la fase adulta en plantas de vida larga han demostrado que, en muchas ocasiones, lo que era una interacción de facilitación entre nodriza y facilitada, se vuelve competencia cuando la especie facilitada va incrementando progresivamente su tamaño, capturando recursos en detrimento de la especie nodriza (Quero *et al.* 2007). Por ejemplo, individuos adultos de enebro común (*J. communis*) asociados espacialmente con sabinas rastreras (*J. sabina*) hembras muestran un menor crecimiento y éxito reproductivo que cuando crecen aislados. Dado que la sabina rastrera facilita el establecimiento de las plántulas de enebro, lo que en un principio fue un efecto de facilitación de la sabina rastrera para el establecimiento de las plántulas de enebro, posteriormente se vuelve un efecto negativo de la sabina rastrera sobre la especie facilitada (Verdú *et al.* 2004)

La facilitación se va a manifestar con más claridad cuando existe una asimetría fuerte en el tamaño, y por consiguiente, entre las necesidades ecológicas de facilitadora y facilitada (Figura 13.4). En esta situación, la nodriza puede no enterarse de que existe una plántula a su lado, por su pequeño tamaño y limitada capacidad de capturar recursos en comparación con la nodriza ya establecida. Por el contrario, la plántula sí se entera de que existe la nodriza, ya que ésta genera un microambiente físico y biológico distinto de la matriz abierta, y que puede ser mucho más favorable para su supervivencia. Al crecer el juvenil de la especie facilitada, el balance de la interacción con la nodriza puede pasar de facilitación a competencia, que puede ser progresivamente cada vez más asimétrica a favor del juvenil, conforme éste sobrepasa en altura y sombrea a la especie nodriza.

Si la longevidad de ambas especies es parecida, el resultado que se produce es condicional. Es decir, puede ir desde la facilitación del matorral a los juveniles, hasta la competencia en las fases adultas (Figura 13.4a), dependiendo de otras características ambientales ajenas a la interacción entre ambas especies. Por el contrario, cuanto mayor sean las diferencias en longevidad de las especies que crecen juntas, menos probable será que se produzca el cambio de signo, porque antes de que la facilitada se convierta en adulto, la planta nodriza ya se ha muerto (Figura 13.4b). Esta situación debe ser común en las interacciones entre plantas pioneras, que crecen y se reproducen muy rápido pero son muy poco longevas, con especies leñosas arbóreas de crecimiento lento, que necesitan muchos años para alcanzar el porte de un árbol.



**Figura 13.4.** Cambios en el signo de la interacción entre plantas dependiendo de la fase del ciclo vital considerada. En el caso A), la interacción se produce entre dos especies de arbustos pioneros. Al crecer el juvenil de la especie facilitada, el balance de la interacción con la especie nodriza es condicional, pasando de facilitación nodriza-plántula, a competencia por los recursos entre dos plantas con características de tamaño similar. En el caso B), por el contrario, la especie facilitada es una leñosa de crecimiento lento, por lo que el arbusto nodriza puede morirse antes de que la planta facilitada se convierta en adulto y acapare los recursos, no llegando entonces a producirse competencia.

En conclusión, la variación en el balance de las interacciones entre plantas dependerá básicamente del grado de similitud entre ambas especies en sus rasgos ecológicos. Cuanto más dispares sean en rasgos ecológicos importantes, con mayor facilidad se evitará la competencia y se crearán las condiciones para la facilitación o complementariedad ecológica entre especies, o incluso mutualismo cuando ambas partes reciban beneficio de la interacción. En este sentido, especies leñosas que tienen rasgos ecológicos muy diferentes, o bien complementarios, es muy probable que coexistan mucho mejor que otras especies que tienen rasgos ecológicos parecidos, y que pueden competir por la necesidad común de recursos limitantes.

#### 4.2. Consecuencias demográficas

El efecto positivo de los arbustos sobre la regeneración de especies leñosas no tiene por qué estar restringido a una sola fase demográfica, ni ser generado por un sólo mecanismo, sino que puede manifestarse en varios estadios del ciclo de reclutamiento a través de múltiples vías. Un claro ejemplo de facilitación en múltiples fases lo constituye el tejo en Sierra Nevada, ya que: 1) los arbustos productores de fruto carnoso atraen a las aves dispersantes, actuando como nucleadores de la dispersión de semillas de tejo que son liberadas con los excrementos; 2) el sombreado de los matorrales genera un microclima que favorece la germinación de semillas y la supervivencia de las plántulas; y 3) los matorrales funcionan como un cerca-



do protector que defiende a los juveniles de los daños causados por los ungulados (García *et al.* 2000).

Sin embargo, en otras ocasiones un mismo microhábitat puede ser favorable tan sólo para una o algunas de las fases del ciclo de reclutamiento, produciéndose conflictos entre fases (Schupp 1995). La existencia de discordancias espaciales en el reclutamiento es un fenómeno bastante común en las dinámicas de reclutamiento de especies leñosas, así como de vital importancia, puesto que puede afectar a largo plazo a la persistencia de las especies a escala local y regional (Herrera *et al.* 1994, Rey y Alcántara 2000, García 2001, Gómez 2004). Un ejemplo de discordancia entre fases lo encontramos en algunos pinos mediterráneos (*P. nigra*, *P. halepensis*), cuyas semillas germinan bien en microhábitats sombreados, pero que requieren altos niveles de luz para crecer una vez que la plántula lignifica. Algo parecido les ocurre a las encinas, cuyas plántulas y juveniles pueden medrar bajo el dosel arbóreo durante sus primeros años de vida, pero que son incapaces de crecer y desarrollarse como reproductoras bajo la copa de los árboles (Espelta *et al.* 1999).

Los conflictos entre fases también pueden aparecer en las interacciones planta-herbívoro, ya que los microhábitats que sufren mas depredación de semillas pueden ser simultáneamente los mejores para proteger a las plántulas del ataque de los ungulados. Este es el caso del roble melojo en Sierra Nevada, cuyas bellotas son intensamente depredadas por el jabalí y el ratón de campo. La máxima tasa de depredación de bellotas tiene lugar bajo los arbustos, ya que constituyen el microhábitat más frecuentado por los roedores. Por el contrario, las plántulas, que son consumidas principalmente por vaca, cabra doméstica y jabalí, sobreviven mucho más bajo los arbustos, donde apenas son consumidas o pisadas (Gómez *et al.* 2003).

### 4.3. Consecuencias para la dinámica de la vegetación

#### 4.3.1. Herbivoría y sucesión ecológica

Mediante un consumo selectivo a nivel de plántulas y juveniles, los herbívoros pueden alterar el curso de la sucesión ecológica y consecuentemente la composición en especies de la comunidad forestal (Huntly 1991, Crawley 1997). La herbivoría crónica condiciona la sucesión secundaria al eliminar selectivamente a las especies más palatables y favorecer la presencia de especies no palatables. De hecho, la fuerte presión ganadera sufrida por los sistemas forestales mediterráneos ha provocado el desplazamiento de especies caducas o semicaducas a favor de perennifolias, mucho menos palatables (Cuartas y García-González 1992).

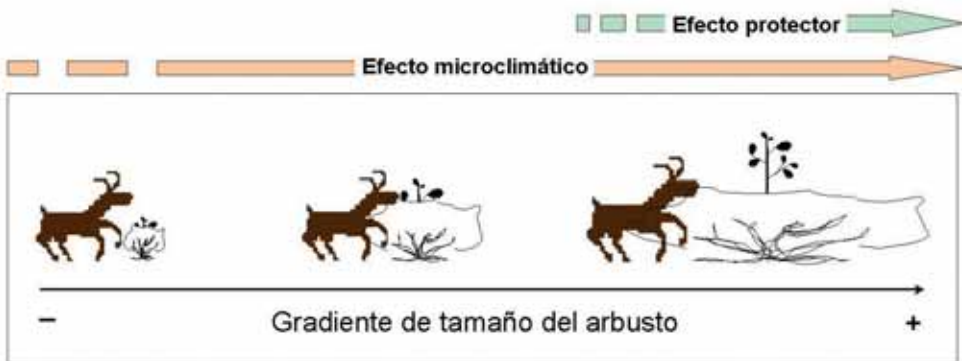
En algunos bosques montanos de Sierra Nevada el componente arbóreo mayoritario es el pino albar, con pies aislados de arce. En contraste, la abundancia de plántulas y juveniles de arce es muy superior a la de pinos (Zamora *et al.* 2001). Esta incongruencia es debida a la dramática intensidad de consumo que sufren los juveniles de arce (Gómez-Aparicio *et al.* 2005). Aunque el banco de plántulas y juveniles de arce sea muy superior al de pinos, el mayor daño que padecen los brinzales de arce, en comparación con los de pino albar, permite que una mayor proporción de pinos juveniles pase a adulto. En este bosque, la herbivoría canaliza la trayectoria sucesional, provocando que el arce sea una especie arbórea rara en un bosque dominado mayoritariamente por pinos (Zamora *et al.* 2001).

Sin embargo, la asociación espacial con plantas espinosas o poco palatables permite a las especies leñosas más palatables establecerse incluso en hábitats donde existe una presión de herbivoría elevada y crónica. Por ejemplo, muchas especies de hoja caduca de las montañas mediterráneas, como los arces, serbales (*Sorbus* sp.pl.), guillomos (*Cotoneaster* sp.pl. y *Ame-lanchier ovalis*), roble, etc., sólo pueden establecerse donde existe una abundante cobertura de

matorrales espinosos o poco palatables, como salvias, agracejos (*Berberis* sp.pl.), enebros (*Juniperus* sp.pl.) o astrágalos (*Astragalus* sp.pl.), que proporcionan refugios para plántulas y juveniles frente a la herbivoría por ungulados. Una situación similar encuentran Callaway y colaboradores (2000) en prados de montaña del Cáucaso sometidos a una intensa presión de herbivoría, donde las comunidades de plantas herbáceas que crecen al amparo de plantas espinosas son mucho más diversas que las que aparecen en lugares abiertos, desprovistos de vegetación protectora. El 44% de las especies que son muy abundantes al amparo de los matorrales protectores apenas se ven en los prados abiertos, indicando un fuerte efecto de refugio de las plantas espinosas sobre el resto de la comunidad de herbáceas en prados de montaña muy pastoreados. Estos resultados parecen indicar que en ecosistemas productivos donde el factor principal de estrés es la herbivoría, el efecto de protección aumenta con la intensidad de pastoreo (Milchunas y Lauenroth 1993). En base a estas ideas, podemos plantear la hipótesis de que, en los hábitats más productivos del mediterráneo, el papel positivo de los arbustos será fundamentalmente como refugio frente a la herbivoría, mientras que en los ambientes más estresados por el ambiente físico –sequía, heladas, altas temperaturas, etc.–, los efectos beneficiosos de los arbustos se manifestarían sobre todo como amortiguadores de las condiciones ambientales extremas. Como las características estructurales del arbusto son determinantes del efecto facilitador (Bruno *et al.* 2003), una predicción derivada de esta hipótesis es que sólo los arbustos de mayor tamaño podrían impedir el acceso de los grandes herbívoros, mientras que los requisitos de tamaño del arbusto para generar un microambiente más adecuado bajo la copa para la supervivencia de las plántulas son mucho menos restrictivos, pudiendo actuar como nodriza arbustos de diferentes tamaños (Figura 13.5). Bajo un escenario de alta presión de herbivoría, el nicho potencial de reclutamiento de las especies leñosas más palatables quedaría restringido a manchas de arbustos especialmente grandes y densas.

4.3.2. Las interacciones planta-planta y planta-herbívoro como moduladoras de la dinámica de la vegetación

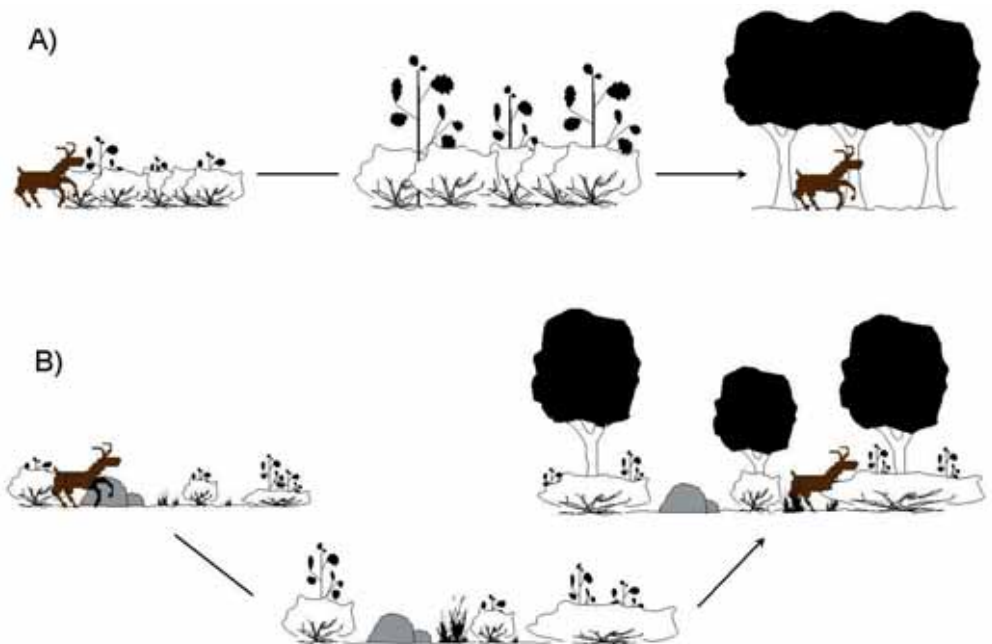
El resultado del balance entre efectos positivos y negativos planta-planta y planta-animal puede generar diferentes dinámicas sucesionales (Olf *et al.* 1999, Milchunas y Noy-Meyr, 2002). Ya que el bosque mediterráneo apenas puede regenerarse en áreas abiertas por falta de agua y/o por exceso de herbivoría, ni bajo la copa de los árboles ya establecidos por falta de



**Figura 13.5.** Efecto de protección de los arbustos frente al estrés abiótico y a la herbivoría, dependiendo del tamaño de la planta nodriza. Sólo los arbustos de mayor tamaño son capaces de proteger a los juveniles de los ungulados (efecto protector), mientras que arbustos con diferentes tamaños pueden generar un microambiente más favorable para la supervivencia del juvenil de la especie facilitada (efecto microclimático).

luz y/o exceso de depredadores de semillas o herbivoría, el nicho de regeneración principal para muchas especies arbóreas en una amplia gama de condiciones ecológicas son las plantas pioneras, especialmente arbustos, capaces de colonizar precisamente lugares con esas condiciones de estrés y herbivoría.

Conforme avanza el desarrollo de la vegetación en el rodal, las especies arbóreas, establecidas gracias a la protección de los arbustos, podrían llegar a excluir competitivamente a las especies arbustivas más heliófilas bajo su copa (Figura 13.6a). Al desaparecer los arbustos pioneros por falta de luz, no quedarían refugios seguros para las plántulas frente a los herbívoros. En un escenario de alta presión de herbivoría, la regeneración forestal estaría ahora prácticamente colapsada en estos rodales de bosque una vez que las copas se han cerrado, excluyendo a los arbustos (ver Olff *et al.* 1999 para una situación similar en centroeuropa). El resultado sería un escenario donde, en unos rodales de vegetación predominarían las fases de facilitación arbusto-plántula de árbol, mientras que en otros, más desarrollados sucesionalmente, predominaría la exclusión competitiva de los arbustos nodriza por los árboles, lo que generaría entonces un mosaico de rodales en distinta fase de sucesión dentro de un mismo paisaje (Figura 13.6a). De hecho, las perturbaciones que afectan a la vegetación mediterránea,



**Figura 13.6.** Dinámicas de regeneración del bosque considerando conjuntamente los 3 factores más limitantes del reclutamiento en ambientes mediterráneos: agua, luz y herbivoría. Gracias a la abundante cobertura de nodrizas, en el escenario A) se establece una densidad elevada de juveniles que, al desarrollarse, excluyen competitivamente a las especies arbustivas bajo su copa. Si la presión de herbivoría es elevada, la regeneración se colapsa, ya que no hay arbustos que protejan a las plántulas de los árboles. En esta trayectoria sucesional, se alternarían las fases de facilitación nodriza-juvenil de árbol, con la de exclusión competitiva de los arbustos por los árboles, apareciendo cada una de estas fases sucesionales en rodales distintos. En el escenario B), existe una considerable heterogeneidad espacial en la distribución de las nodrizas, lo que favorece un desarrollo del bosque en manchas de distinto tamaño entremezcladas con espacios abiertos. En el escenario final resultante pueden coexistir especies de distintas fases sucesionales dentro del mismo rodal, manteniéndose interacciones de facilitación entre los arbustos y los juveniles de especie arbóreas, y entre los árboles, que actúan como posaderos para las aves dispersantes, y los arbustos productores de fruto carnoso.

como el fuego o la acción de los rebaños de grandes herbívoros, pueden favorecer la coexistencia de rodales en diferente etapa sucesional, en los que dominan distintas especies de herbáceas, matorral o árboles (Jeltsch *et al.* 1996, Diaz *et al.* 2003).

Sin embargo, la exclusión competitiva no tiene porqué ocurrir si el dosel arbóreo se mantiene abierto y la luz no llega a ser el factor más limitante (Figura 13.6b). Esto puede ocurrir, bien porque la densidad de pies arbóreos que se ha regenerado al amparo de los arbustos sea relativamente baja, bien porque los rodales donde se está regenerando el bosque son de pequeño tamaño y existe una escasa agregación entre los pies. En esas circunstancias, podrían coexistir a la vez especies arbóreas con especies pioneras dentro del mismo rodal. El árbol que ha crecido al amparo de un arbusto se convierte ahora en el principal concentrador de propágulos, al actuar como percha para las aves dispersantes y caer las semillas al pie del árbol. Árboles y arbustos podrían coexistir si el dosel no se cierra, pero las especies de matorral que irían estableciéndose al pie de los árboles serían fundamentalmente plantas productoras de fruto carnoso dispersadas por aves, que podrían competir con las pioneras que ayudaron a establecerse al árbol. En este escenario sucesional, podrían coexistir dentro del mismo rodal las especies arbóreas facilitadas por los arbustos nodriza, entremezcladas con una diversa cohorte de especies leñosas de fases más maduras de sucesión cuyo establecimiento ha sido facilitado sobre todo por los árboles, generando una elevada diversidad dentro de rodal (Figura 13.6b). El resultado sería un escenario donde, dentro de rodal, se dan tanto la facilitación de árboles sobre el resto de especies leñosas acompañantes, como de los arbustos sobre las plántulas y juveniles de las especies arbóreas. Esta estructura abierta, con diferentes asociaciones de especies arbóreas y arbustivas dentro del mismo rodal, es la que se da de forma natural en muchos bosques de montaña poco alterados.

### 4.3.3. *La sucesión secundaria bajo el escenario de cambio global*

La regeneración forestal está condicionada por la magnitud y distribución espacio-temporal de los factores que limitan el reclutamiento, desde la producción de semillas y su éxito de dispersión, pasando por la depredación de semillas y herbivoría, intensidad de la sequía, disponibilidad de luz y nutrientes. Los efectos de estos factores que actúan a tiempo ecológico hay que enmarcarlos en un contexto histórico para poder entender, e incluso pronosticar, las tendencias más probables de la dinámica vegetal bajo un escenario de cambio global. En este sentido, hay que resaltar que durante los últimos miles de años, los ecosistemas mediterráneos del sur de la Península Ibérica evidencian una tendencia climática aridificante, cuyas consecuencias ecológicas para la vegetación se han visto magnificadas por el incremento de la frecuencia del fuego y la mayor presión de pastoreo asociados a la acción antrópica (Carrión 2003). Dado que los pronosticos climáticos vaticinan un incremento en la irregularidad de las precipitaciones, con períodos de sequía cada vez más frecuentes, y que la elevada densidad de herbívoros (salvajes y domésticos) se mantiene o incluso aumenta en nuestros montes, todo parece indicar que los cambios previstos simplemente van a espolear la tendencia regresiva marcada desde el Holoceno.

En los escenarios mediterráneos, estresados en el pasado y presente y previsiblemente mucho más en el futuro por la sequía y la herbivoría, para que se establezcan individuos de otras especies leñosas de crecimiento lento es necesario que existan antes plantas pioneras generando “islas” de condiciones favorables para el establecimiento. Cuanto más severo sea el estrés ambiental, con más fuerza se van a disparar los dos mecanismos que generan efectos positivos para la regeneración forestal. A mayor estrés hídrico y térmico, más evidente será la mejora microclimática y edáfica proporcionada por los arbustos, y a más herbivoría, más

importante serán los efectos protectores de los arbustos poco palatables y/o espinosos sobre los juveniles de las especies arbóreas.

La presencia de una especie modificadora del hábitat y protectora frente a herbívoros puede incrementar la diversidad de la comunidad al proporcionar refugios estructurales para una amplia gama de otras especies leñosas (Hacker y Gaines 1997, Stachowicz 2001). Además, debido a su efecto positivo sobre las fases demográficas más sensibles (germinación, establecimiento, crecimiento inicial), estas plantas pioneras modificadoras del ambiente pueden incrementar la distribución local y regional de otras plantas leñosas, permitiéndoles ampliar el rango de condiciones ecológicas en el que pueden estar presentes. Dada su capacidad para influir en la composición, abundancia, y distribución espacial de las especies leñosas a través de la modificación del ambiente, estos arbustos pioneros pueden considerarse *ingenieros del ecosistema* (Jones *et al.* 1994).

## 5. Implicaciones y perspectivas para la gestión

La regeneración forestal debe partir de un número mínimo de reproductores como fuente de propágulos para permitir tanto la regeneración dentro de rodal como la colonización de zonas adyacentes. Para el caso de las plantas leñosas cuyas semillas son dispersadas por animales, es necesario que éstos acudan a los parches productores de semillas para dispersar la mayor parte de la cosecha, lo que requiere un tamaño mínimo de parche para poder ejercer el necesario efecto de atracción (Tellería y Santos 2001). Sin embargo, el disponer de una buena cosecha de semillas y de los adecuados dispersantes no garantiza la regeneración. En los ecosistemas mediterráneos, caracterizados por la irregularidad en las precipitaciones y una alta presión de herbivoría, una buena cobertura de matorrales es también fundamental para asegurar que al menos una parte de los propágulos encuentre nichos de regeneración efectivos. Es fundamental el asegurar los efectos positivos tanto de las aves que dispersan las semillas, como de los matorrales que protegen a las plántulas y juveniles. Son muchas las especies de aves que pueden dispersar las semillas, y son también muchas las especies de matorral que pueden facilitar el establecimiento de plántulas de árboles. Por tanto, estas recomendaciones son generalizables a la mayoría de los hábitats mediterráneos, independientemente de las especies involucradas en las interacciones.

Como medidas de manejo se propone el mantenimiento de un mosaico de rodales adyacentes que alberguen especies correspondientes a diferentes etapas sucesionales. Dentro de los rodales de bosque, debe existir un nivel de aclareo suficiente que permita la coexistencia de árboles y arbustos, de manera que predominen las interacciones de facilitación del matorral a las plántulas y juveniles de árboles y de árboles como perchas a matorrales dispersados por aves. En este sentido, hay que reconvertir las repoblaciones de coníferas, aclarándolas lo suficiente para que, además de entrar la luz, entren los animales dispersantes y, con ellos, las semillas de árboles y arbustos de fases maduras de la sucesión.

La explosión demográfica de los ungulados silvestres, fomentados habitualmente con fines cinegéticos, unida al aumento de ganado doméstico como consecuencia de las ayudas de la Política Agraria Comunitaria, provoca en muchos lugares de la Península Ibérica una seria limitación a la regeneración natural de los bosques y matorrales autóctonos. Como medida de gestión, es absolutamente necesario hacer un control efectivo de las poblaciones de ungulados (salvajes y domésticos), muy especialmente de las especies exóticas, ajustando su densidad a la capacidad de carga y características ecológicas de cada hábitat. Muchos bosques y matorrales mediterráneos, como los incluidos dentro de los Espacios Protegidos, se beneficiarían

considerablemente si las poblaciones de ungulados se redujeran significativamente, lo que favorecería sin duda la regeneración natural. El control de las poblaciones de ungulados es en realidad una herramienta fundamental de gestión de la vegetación, con la que el gestor puede dirigir la sucesión ecológica hacia diferentes tipos de vegetación, dependiendo de la carga ganadera autorizada y de las especies de herbívoros implicadas (Rebollo y Gómez-Sal 2003).

Particularmente hay que evitar la herbivoría crónica, impidiendo que todos los años esté el ganado en los mismos sitios, especialmente en años secos. Esto puede conseguirse rotando los lugares donde el ganado pasta, a determinados intervalos de tiempo. El intervalo de tiempo debe ser suficiente para permitir el crecimiento de los juveniles de las especies arbóreas por encima de la altura necesaria para escapar a la herbivoría (superior a 2 m). Ya que los daños de herbivoría en la vegetación leñosa dependen de la cantidad de precipitación anual, es necesario seguir un sistema de gestión flexible, ajustando la cabaña ganadera año tras año a la climatología (Nargisse 1998, Zamora *et al.* 2001).

Las especies de arbustos y de algunas herbáceas perennes son los nichos de regeneración de buena parte de las especies leñosas arbóreas y arbustivas en los ecosistemas mediterráneos, sobre todo en ambientes donde la sequía estival y la presión de herbivoría es considerable. Por tanto, deben eliminarse las prácticas tradicionales consistentes en su eliminación. Una buena cobertura de matorral, tanto de especies pioneras como de etapas intermedias de la sucesión, es el mejor seguro para evitar la erosión del suelo, conseguir la regeneración natural de los bosques, y mejorar el éxito de las reforestaciones, ya que dichas especies favorecen la progresión hacia comunidades más maduras.

## Agradecimientos

Las investigaciones expuestas en este capítulo han sido financiadas a través de los proyectos: FEDER 1FD97-0743-CO3-02, REN2001-4552-E y HETEROMED (REN 2002 4041/GLO y DINAMED CGL 2005-05830-CO3-03/BOS) del MCYT a R.Z y LGA, y a través de los proyectos GV94-2311 y FEDER 1FD97-0551 y AGL2001-1061 a PG-F. Estas investigaciones no se hubieran podido llevar a cabo sin los permisos y facilidades para investigar en los espacios protegidos Parque Nacional de Sierra Nevada y Parque Natural de la Sierra de Baza, proporcionados por la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía.

## Bibliografía

- A.M.A. 1994. Plan de recuperación de especies vegetales amenazadas en el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas. Agencia de Medio Ambiente, Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas, Jaén, España. Aguiar, M. R. y O. E. Sala. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70:26-34.
- Baraza, E., Zamora, R. y Hódar, J. A. 2006. Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos* 113: 148-156.
- Blanca, G., M. Cueto, M. J. Martínez-Lirola y J. Molero-Mesa. 1998. Threatened vascular flora of Sierra Nevada (Southern Spain). *Biological Conservation* 85:269-285.
- Bertness, M. D. y R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9:191-193.
- Broncano M. J., M. Riba y J. Retana. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138:17-26.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz y M. D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trend in Ecology and Evolution* 18:119-125.
- Callaway, R. M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61:306-349.



- Callaway, R. M., Z. Kikvidze y D. Kikodze. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos* 89:275-282.
- Carrión, J. S. 2003. Sobresaltos en el bosque mediterráneo: incidencia de las perturbaciones observables en una escala paleoecológica. *Ecosistemas* XII nº3.
- Castro, J., J. M. Gómez, D. García, R. Zamora y J. A. Hódar. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests from south Spain. *Plant Ecology* 145:115-123.
- Castro, J., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2002a. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology* 10:297-305.
- Castro, J.; R. Zamora y J.A. Hódar 2002b. Mechanisms blocking Scots pine colonisation of meadows in a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 13: 725-731.
- Castro, J.; R. Zamora, J.A. Hódar, J.M. Gómez y L. Gómez-Aparicio. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 10: 297-305.
- Cervan, M. y F. Pardo. 1997. Dispersión de semillas de retama (*Retama sphaerocarpa* L.) por el conejo (*Oryctolagus cuniculus* L.) En el Centro de España. Doñana *Acta Vertebrata* 24: 143-154.
- Charco, J. 2002. Introducción al estudio de la velocidad de regeneración natural del bosque mediterráneo y de los factores antropozógenos que la condicionan. En: Jesús Charco, Editor: La regeneración natural del Bosque Mediterráneo en la Península Ibérica, Servicio de publicaciones del Ministerio de Medio Ambiente.
- Connell, J. H. y R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111:1119-1144.
- Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Páginas: 401-474 en: M. J. Crawley (editor). *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Londres. 2ª edición.
- Cuartas, P. y R. García-González. 1992. *Quercus ilex* browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla y Segura (Spain). *Vegetatio* 99-100:317-330.
- Dawson, T. E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implications for water balance, performance and plant-plant interactions. *Oecologia* 95:565-574.
- De las Heras, J., J. J. Martínez-Sánchez, A. I. González-Ochoa, P. Ferrandis y J. M. Herranz. 2002. Establishment of *Pinus halepensis* Mill. saplings following fire: effects on competition with shrub species. *Acta Oecologica* 23:91-97.
- Debussche, M. y J. Lepart. 1992. Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time. *Landscape Ecology* 6:133-145.
- Díaz, M. F. J. Pulido y T. Marañón. 2003. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas adhesionados. *Ecosistemas* XII, nº 3.
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12:839-848.
- García D., R. Zamora, J. A. Hódar, J. M. Gómez y J. Castro. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) Regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95:31-38.
- García, D. y J. R. Obeso. 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26:739-750.
- García-Fayos, P. y M. Verdú. 1998. Soil seed bank, factors controlling germination and establishment of a Mediterranean shrub: *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologica* 19:357-366.
- García-Fayos, P. y M. Gasque. 2002. Consequences of a severe drought on spatial patterns of woody plants in a two-phase mosaic steppe of *Stipa tenacissima* L. *Journal of Arid Environments* 52:199-208.
- 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.
- Gill, D. S. y P. L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization in old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61:183-205.
- Gómez, J. M., J. A. Hódar, R. Zamora, J. Castro y D. García. 2001. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79:1-8.
- Gómez, J. M., D. García y R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management* 180: 125-134.
- Gómez, J. M. 2004. Importance of burial and microhabitat in *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172: 287-297.
- Gómez-Aparicio, L. 2004. Papel de la heterogeneidad en la regeneración del *Acer opalus* subsp. *granatense*: implicaciones para la conservación y restauración de sus poblaciones en la montaña mediterránea. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez, J. A. Hódar, J. Castro y E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14:1128-1138.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez. 2005a. The regeneration status of the endangered *Acer opalus* subsp. *granatense* throughout its geographical distribution in the Iberian Peninsula. *Biological Conservation* 121: 195-206.

- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez, R. Zamora y J. Boettinger. 2005b. Canopy vs soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science* 16:191-198.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez y R. Zamora. 2005c. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate. *Journal of Ecology* 93:1194-1202.
- Gómez-Aparicio, L., J. M. Gómez y R. Zamora. 2007a. Spatiotemporal patterns of seed dispersal in a wind-dispersed Mediterranean tree (*Acer opalus subsp granatense*): implications for regeneration. *Ecography* 30:13-22.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. Castro y J. A Hódar. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores. *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172
- Gómez-Sal, A., J. M. Rey-Benayas, A. López-Pintor y S. Rebollo. 1999. Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean *Retama sphaerocarpa* shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10:365-370.
- Grove, A. T. y O. Rackham. 2001. *The nature of Mediterranean Europe: an ecological history*. Yale University Press, New Haven. UK.
- Hacker, S. y S. D. Gaines. 1997. Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78:1990-2003.
- Herrera C. M., P. Jordano, L. López-Soria y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64:315-344.
- Hódar, J. A., J. Castro, J. M. Gómez, D. García y R. Zamora. 1998. Effects of herbivory on growth and survival of seedlings and saplings of *Pinus sylvestris* subsp *nevadensis* in SE Spain. Páginas: 264-267 en: V. P. Papanastasis y D. Peter (editores). *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems*. Official Publications of the European Communities, Luxemburgo.
- Holmgren M., M. Scheffer y M. A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:477-503.
- Jeltsch, F. S. J. Milton, W. R. J. Dean y N. Van Rooyen 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84: 583-595.
- Joffre, R. y S. Rambal. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shacha. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- 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.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lloret, F., C. Casanovas y J. Peñuelas. 1999. Seedling survival of Mediterranean shrubland species in relation to root:shoot ratio, seed size and water and nitrogen use. *Functional Ecology* 13:210-216.
- Lortie, C.J. y Callaway, R.M. 2006. Re-analysis of meta-analysis: support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology* 94: 7-16.
- Maestre F. T., S. Bautista, J. Cortina y J. Bellot. 2001. Potential for using facilitation by grasses to establish shrubs on a semiarid degraded steppe. *Ecological Applications* 11:1641-1655.
- Maestre F. T., S. Bautista y J. Cortina. 2003. Positive, negative and net effects in grass-shrub interactions in mediterranean semiarid grasslands. *Ecology* 84: 3186-3197.
- Maestre, F. T., S. Bautista, J. Cortina, G. Díaz, M. Honrubia y R. Vallejo. 2002. Microsite and mycorrhizal inoculum effects on the establishment of *Quercus coccifera* in a semi-arid degraded steppe. *Ecological Engineering* 19:289-295.
- Maestre, F. T. y J. Cortina. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the Royal Society of London Serie B*, 271: S331-S333.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F. 2005. Is the change of plant-plant interactions with abiotic stress predictable? A meta-analysis of field results in arid environments. *Journal of Ecology* 93: 748-757.
- Maestre, F.T., Valladares, F. y Reynolds, J.F. 2006. The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant-plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology* 94: 17-22.
- Malo, J. E. y F. Suarez. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104: 246-255.
- Malo, J. E. y F. Suarez 1996. *Cistus ladanifer* recruitment- not only fire, but also deer. *Acta Oecologica* 17: 55-60.
- Michalet, R., Brooker, R.W., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Pugnaire, F.I., Valiente-Banuet, A. y Callaway, R.M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters*, 9, 767-773.
- Milchunas, D. G. y W. K. Lauenroth. 1993. A quantitative assessment of the effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63:327-366.

- Milchunas, D. G. y I. Noy-Meir. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113-130.
- 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.
- Moro, M. J., F. I. Pugnaire, P. Haase y J. Puigdefàbregas. 1997. Mechanism of interaction between a leguminous shrub and its understorey in a semi-arid environment. *Ecography* 20:175-184.
- Nargisse, H. 1998. Ecological health of Mediterranean rangelands: is grazing livestock the prominent driving force? Páginas: 287-297 en: V.P. Papanastasis y D. Peter, (editores). *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems*. Official Publications of the European Communities, Luxemburgo.
- Olf, H., F. W. M. Vera, J. Bokdam, E. S. Bakker, J. M. Gleichman, K. de Maeyer y R. Smit. 1999. Shifting mosaics in grazed woodlands driven by the alternation of plant facilitation and competition. *Plant Biology* 1:127-137.
- Peñuelas, J. y I. Fillela. 2003. Deuterium labelling of roots provides evidence of deep water access and hydraulic lift by *Pinus nigra* in a mediterranean forest of NE Spain. *Environmental and Experimental Botany* 49:201-208.
- Pulido, F.J. y M. Diaz. 2004. Recruitment of holm oaks: disparate determinants of regeneration in Mediterranean forests and dehesas (in press).
- Pugnaire, F. I., P. Haase, J. Puigdefàbregas, M. Cueto, S. C. Clark y L. D. Incoll. 1996a. Facilitation and succession under the canopy of a leguminous shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a semi-arid environment in south-east Spain. *Oikos* 76:455-464.
- Pugnaire, F. I., P. Haase y J. Puigdefàbregas. 1996b. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Pugnaire, F. I. y M. T. Luque. 2001. Changes in plant interaction along a gradient of environmental stress. *Oikos* 93:42-49.
- Quero, J.L., L. Gómez-Aparicio, R. Zamora F.T. & Maestre 2007. Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus ssp. granatense*) during ontogeny. *Basic and Applied Ecology* (in press).
- Rebollo, S., D. G. Milchunas. I. Noy-Meir y P. L. Chapman 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shorgrass steppe plant communities. *Oikos* 98:53-64.
- Rebollo, S. y A. Gómez-Sal. 2003. Aprovechamiento sostenible de los pastizales. *Ecosistemas*, XII, nº 3.
- Retana, J., J. M. Espelta, M. Gracia y M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas: 89-103 en: F. Rodà, J. Retana, C. A. Gracia y J. Bellot (editores). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forest*. Springer Verlag. Berlín.
- Rey, P. y J. M. Alcántara. (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*: 88:622-633.
- Rey-Benayas, J. M. 1998. Drought and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural land. *Annales des Sciences Forestières* 55:801-807.
- Rousset, O. y J. Lepart. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10:493-502.
- Rousset, O. y Lépart, J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88:401-412.
- Sans F. X., J. Escarré, V. Gorse y J. Lepart. 1998. Persistence of *Picris hieracioides* populations in old fields: an example of facilitation. *Oikos* 83:283-292.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Senft, R. L., M. B. Coughenour y D. W. Bailey. 1987. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* 37:789-799.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235-246.
- Tellería, J. L. y T. Santos. 2001. Fragmentación de hábitats forestales y sus consecuencias. Páginas: 293-317 en: R. Zamora y F.I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC. Madrid.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la vegetación*. Editorial Omega.
- Tielbörger K. y R. Kadmon. 2000. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81:1544-1553.
- Valiente-Banuet, A., Rumebe, A.V., Verdú, M. y Callaway R.M. 2006. Modern quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient tertiary lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 16812-16817.
- Valiente-Banuet, A., y Verdú, M. 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters* 10: 1029-1036.
- Valladares, F. 2001. Características mediterráneas de la conversión fotosintética de la luz en biomasa: de órgano a organismo. Páginas: 67-94 en: R. Zamora y F.I. Pugnaire (editores). *Ecosistemas mediterráneos, análisis funcional*. CSIC. Madrid.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. *Progress in Botany* 64:439-471.

- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology*: 10:275-280.
- Verdú, M. y P. García-Fayos. 1998. 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. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a deciduous nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Verdú, M., P. Villar-Salvador y P. García-Fayos. 2004. Gender effects on the post-facilitation performance of two dioecious *Juniperus* species. *Functional Ecology* (en prensa).
- Vila, M y F. Lloret. 1996. Herbivory and neighbour effects on the sprout demography of the mediterranean shrub *Erica multiflora* (Ericaceae). *Acta Oecologica* 17: 127-138.
- Vilá, M. y J. Sardans. 1999. Plant competition in mediterranean-type ecosystem. *Journal of Vegetation Science* 10:281-294.
- Whisenant, S. G. 1999. *Repairing Damaged Wildlands*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Zamora, R., A. Gómez-Sal, R. Soriguer, J. Fernández-Haeger, D. Jordano y P. Jordano. 1996. Herbivoría en espacios protegidos. *Ecosistemas* 18:70-71.
- Zamora, R., J. A. Hódar y J. M. Gómez. 1999. Plant-herbivore interactions: beyond a binary vision. Páginas: 677-718 en: F. I. Pugnaire y F. Valladares (editores). *Handbook of functional plant ecology*. Marcel Dekker, New York.
- Zamora, R., J. M. Gómez, J. A. Hódar, J. Castro, y D. García. 2001. The effect of browsing by ungulates on Scots pine growth in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144: 33-42.
- Zavala, M. A. 2003. Dinámica y sucesión en bosques mediterráneos: modelos teóricos e implicaciones para la silvicultura. Páginas: 43- 63 en: J. M. Rey-Benayas, T. Espigares y J. M. Nicolau (editores). *Restauración de Ecosistemas Mediterráneos*. Universidad de Alcalá de Henares. Alcalá de Henares.