

Comunicaciones

ALMORAIMA 43, 2012

DINÁMICAS DE VECINDAD Y REGENERACIÓN DEL BOSQUE

Beatriz Ibáñez Moreno, José Manuel Ávila Castuera, Lorena Gómez-Aparicio, Ana Pozuelos Rojas, Eduardo Gutiérrez, Luis V. García, Teodoro Marañón Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla-CSIC

INTRODUCCIÓN

Los árboles modifican el suelo en su entorno inmediato tanto a través del aporte directo de biomasa como de sus efectos indirectos al producir cambios en las condiciones abióticas del medio (luz, humedad) (Binkley y Giardina 1998; Ayres et al. 2009; Aponte et al. 2011; Weber y Bardgett 2011). El árbol adulto deja por tanto una “huella” característica en el ambiente de su vecindad que puede afectar a la dinámica de la población y a la distribución de las especies (Canham y Pacala 1994; McCarthy-Neumann y Kobe 2010), al crear microhabitats donde se van a establecer las

plántulas en lo que es una de las fases más críticas del ciclo de vida de las plantas (Harper 1977). Del mismo modo actúan los matorrales, en ocasiones facilitando el establecimiento de plántulas (Gómez-Aparicio et al. 2005; Rodríguez-García et al. 2011). Alteraciones naturales o por acción humana en el dosel arbóreo y sotobosque conducirán por tanto a un cambio en las condiciones del medio que determinan la composición futura del bosque.

La alteración del dosel arbóreo y sotobosque afecta a la composición del bosque (Heitzman 2003). La apertura de claros en el dosel arbóreo como resultado de la muerte de individuos modifica la dinámica de reclutamiento y ésta a su vez estará fuertemente ligada a la composición del sotobosque (Beckage et al. 2000). En el caso de muerte de individuos del dosel por agentes patógenos, la pérdida de árboles de las especies dominantes tendrá impactos variables en la composición dependiendo de factores relativos al hospedador, el patógeno y el ambiente en el que se encuentran (Brown y Allen-Diaz 2009). En las últimas décadas ha habido un aumento del número de bosques afectados por plagas y patógenos de especies no nativas y aún no está claro el impacto que pueden tener estas invasiones en la composición de los bosques. Un género fuertemente afectado por este fenómeno es el género *Quercus* (Jonsson 2004; Nagle et al. 2010), siendo algunos de los principales agentes patogénicos especies de los oomicetos *Phytophthora sp.* y *Phytium sp.* Estos géneros están afectando especialmente a las especies *Quercus suber* (alcornoque) y *Quercus ilex* (encina) en el sur de la Península Ibérica (Brasier et al. 1993; Sánchez et al. 2002; Moralejo et al. 2009) que junto a otros factores (principalmente relacionados con el clima) producen el decaimiento de estas especies, fenómeno conocido como “la seca” (Tuset y Sánchez 2004).

Quercus suber es una especie de gran importancia económica y social en el sur de la Península Ibérica. En el Parque de los Alcornocales, situado en esta región, el alcornoque ha sido favorecido durante décadas en detrimento de otras especies, particularmente tras el desarrollo de la industria del corcho en el siglo XIX (Urbietta et al. 2008). A pesar de ello está grandemente afectado por la seca y el futuro de estas masas es incierto (Brasier 1995). Además, este decaimiento no parece afectar a otras especies con las que convive (*Quercus canariensis* y *Olea europea* var. *sylvestris*) por lo que cabría esperar cambios en la composición de estos bosques con importantes consecuencias en la regeneración del sotobosque.

En el presente trabajo se estudia la demografía de plántulas de dos de las principales especies arbóreas de los bosques del Parque de los Alcornocales: *Quercus suber* y *Quercus canariensis*, en seis parcelas de estudio, tres de ellas localizadas en el ámbito geográfico del Campo de Gibraltar. Las parcelas se caracterizan por presentar signos de decaimiento del alcornoque, uno de los principales problemas de conservación que afectan al Parque Natural de los Alcornocales. Se analiza la relación de las características de la vecindad con el crecimiento, emergencia y supervivencia de plántulas, con especial atención al efecto que los árboles enfermos y muertos de alcornoque tienen sobre la regeneración. Se busca responder a la cuestión de si árboles afectados por la seca tienen un efecto en la dinámica sucesional del bosque para así poder proporcionar una herramienta útil para la gestión de esta zona. Ante los cambios en las condiciones actuales como consecuencia del Cambio Global, el entendimiento de las dinámicas de vecindad en el bosque será de gran utilidad para la gestión y conservación de nuestros bosques.

MATERIAL Y MÉTODOS

2.1 Zona de estudio

El estudio se ha llevado a cabo en seis parcelas situadas en el Parque Natural de los Alcornocales, tres de ellas localizadas en el ámbito geográfico del Campo de Gibraltar (figura 1).

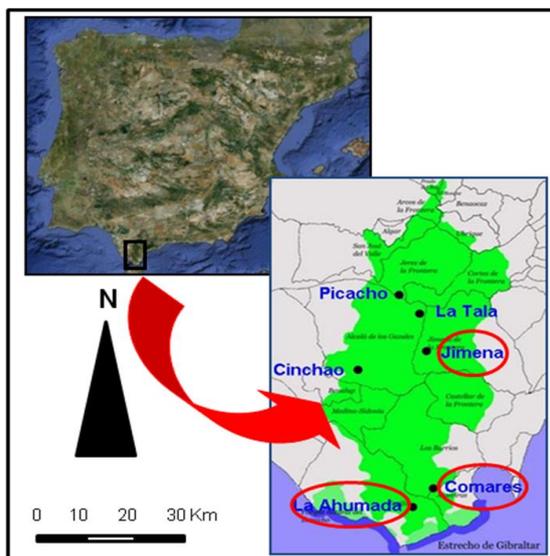


Figura 1. Localización de las parcelas de estudio. Remarcadas las tres parcelas dentro del ámbito geográfico del Campo de Gibraltar.

El clima en el Parque es del tipo mediterráneo. La localización de esta región, cerca del estrecho de Gibraltar, y la orientación norte-sur de su sistema montañoso producen frecuentes precipitaciones, con totales anuales entre 530 y 1180 mm (Torres 1995) dependiendo de la orografía y la proximidad al océano. Los inviernos son fríos y húmedos y los veranos secos y calurosos, con temperaturas medias anuales entre 14.6°C y 18.4°C (Pérez-Ramos y Marañón 2009). En zonas húmedas aparecen bosques mixtos de alcornoque (*Quercus suber* L.) y quejigo andaluz (*Quercus canariensis* Willd) donde se sitúan tres de las seis parcelas de estudio (figura 2). Las otras tres parcelas están localizadas en zonas arcillosas y más secas donde alcornoque y acebuche son las especies arbóreas predominantes. De las tres parcelas situadas en el Campo de Gibraltar, dos pertenecen al primer tipo de bosque (Jimena y Comares) y la tercera al segundo tipo (Ahumada).

En los bosques mixtos de alcornoque y quejigo el matorral predominante está formado por madroño (*Arbutus unedo* L.), labiérnago (*Phyllirea angustifolia* L.) y brezos (*Erica arbórea* L. y *Erica scoparia* L.) y en los bosques de alcornoque y acebuche el sotobosque lo conforman principalmente masas de lentisco (*Pistacia lentiscus* L.) y majuelo (*Crataegus monogyna* Jacq.).

2.2 Diseño de muestreo

Durante el invierno de 2009 se estableció una cuadrícula de 70 x 70 m² en cada una de las parcelas, con 49 puntos de muestreo separados 10 m formando una malla regular (6 parcelas x 49 puntos, 294 puntos de muestreo).

En el otoño de 2009 se recolectaron bellotas de las dos quercíneas procedentes de distintos árboles madre y de diferentes zonas dentro del Parque. Se seleccionaron por flotación las semillas sanas y se conservaron en substrato húmedo a 2-4°C hasta su uso. Previa a la siembra, las semillas fueron esterilizadas en agua con lejía al 10% (Dickie et al. 2002) y pesadas. Durante enero de 2010 se sembraron 9 semillas por punto de muestreo (9 semillas x 49 puntos de muestreo x 6 parcelas



Figura2. Bosque mixto de quejigo y alcornoque (Jimena de la Frontera). Detalle de árbol de alcornoque afectado por la seca.

con alcornoque = 2646 bellotas de alcornoque; 9 semillas x 49 puntos x 3 parcelas con quejigo = 1323 bellotas de quejigo). Las semillas se sembraron con una separación de 10 cm y se protegieron con una malla de luz 1 cm para prevenir el ataque de roedores (figura 3).



Figura 3. Plántulas emergidas en las mallas de siembra.

Para la caracterización de la vecindad, se mapearon todos los árboles y arbustos en un radio alrededor de cada punto de 15 m para los árboles y 5 m para los matorrales. Se identificó la especie y el tamaño (diámetro normal para árboles y proyección de copa de matorrales). Para caracterizar el estado de salud de los alcornoques se establecieron dos categorías en función del grado de defoliación: árboles muertos y defoliados más del 75% y árboles defoliados menos del 25%. Para el mapeo se utilizó una estación total Leica TC 407.

A finales de la primavera de 2010 se contabilizó el número de plántulas emergidas y se tomaron medidas de altura. Durante el otoño de 2010 se valoró la supervivencia de plántulas tras el verano. A finales de la primavera de 2011 se midió la altura de las plántulas supervivientes. El crecimiento relativo de las plántulas en altura (RHG) se calcula como la fracción del incremento de la altura observada en un año:

$$\text{RHG} = \frac{\ln H_2 - \ln H_1}{\ln H_1}$$

donde H_1 es la altura en cm observada en la primavera del primer año, y H_2 es la altura en cm en la primavera del segundo año.

1.1. Evaluación de la vecindad

Para el análisis se han considerado tres tipos de vecinos: individuos arbóreos de la misma especie (árboles conespecíficos), individuos arbóreos de otras especies (árboles heterospecíficos) y matorral. Dentro de los alcornoques se ha diferenciado entre árboles sanos y árboles en decaimiento y muertos.

El efecto de los árboles vecinos se incorpora al modelo mediante el índice de vecindad (NI). Este índice es función de las áreas basimétricas de los árboles y el área proyección de copa de los arbustos incluidos dentro de un círculo de radio de vecindad r en torno al punto de estudio i .

Se han comparado tres posibles respuestas para describir el efecto de los árboles vecinos, según se calcule el índice de vecindad:

- a) $NI = \sum AB_i$ (el índice no depende de la distancia de los vecinos)
- b) $NI = \frac{\sum AB_i}{d_i}$ (el efecto del tamaño disminuye linealmente con la distancia)
- c) $NI = \frac{\sum AB_i}{d_i^2}$ (el efecto del tamaño disminuye con el cuadrado de la distancia)

donde AB_i es el área basimétrica del árbol i dentro del radio de vecindad r respecto al punto de muestreo (en el caso de los árboles) y AB_i es la proyección de copa del matorral i dentro del radio de vecindad respecto al punto de muestreo (en el caso del matorral). d_i es la distancia de los vecinos al punto de muestreo.

1.2. Análisis estadístico

Se ha analizado el crecimiento, supervivencia y emergencia de las plántulas de las dos especies de *Quercus* en función de la vecindad. Los datos se han analizado con modelos lineales (crecimiento) y modelos lineales generalizados (emergencia y supervivencia) con distribución binomial de errores. En los casos de sobredispersión los modelos se han reajustado. Los modelos se han comparado usando el criterio de información de Akaike (AIC), eligiéndose como mejor modelo aquel con un menor AIC.

Se han testado cinco tipos de modelos combinando la variable categórica (tipo de bosque y parcela) con distintas variables continuas definiendo la vecindad. El modelo más simple es el modelo nulo donde no se considera el efecto de la vecindad y representa el potencial de crecimiento, supervivencia y emergencia sin distinguir el efecto de los árboles vecinos. El segundo modelo incluye el efecto de todos los árboles vecinos sin distinguir entre especies. Esto nos permite comprobar si existe un efecto de los árboles adultos sobre la variable estudiada. En tercer lugar se ha calculado el índice de vecindad por separado para árboles conespecíficos y heterospecíficos. El cuarto tipo de modelo valora el efecto del matorral incluyendo en el modelo como variable independiente el índice de vecindad calculado para los arbustos. El quinto modelo valora el efecto del decaimiento del alcornoque incluyendo los índices de vecindad de los árboles sanos frente a los árboles muertos y en decaimiento de alcornoque. Cuando más de un tipo de variable independiente

era significativa, se han desarrollado modelos incluyendo estas variables. Los parámetros de los modelos se han estimado para distintos radios de vecindad (de 1 a 15m cada 1m para los árboles, de 1 a 5m cada 1m para el matorral), eligiendo el radio de vecindad del modelo con menor índice de Akaike dentro de cada grupo.

2. RESULTADOS

El modelo que mejor se ajusta a los datos de emergencia de plántulas de alcornoque es el que considera el efecto de árboles conoespecíficos y heteroespecíficos y del matorral, con un índice de vecindad calculado de forma que su valor disminuye linealmente con la distancia ($R^2=10.5$). El efecto es positivo tanto de los árboles como del matorral, y existe un efecto del tipo de bosque (Tabla 1). En el caso del quejigo el patrón es distinto. La presencia de árboles conoespecíficos y alcornoces enfermos y muertos tiene un efecto positivo, pero sin embargo el matorral tiene un efecto negativo (Tabla 2). El modelo tiene un R^2 de 24.8. La parcela es significativa en dos de los casos.

En el caso de supervivencia de plántulas de alcornoque, el modelo que mejor se ajusta a los datos es aquel que incluye el estado de salud del alcornoque, el matorral y los árboles heteroespecíficos ($R^2=7.8$, Tabla 1). La presencia de árboles en buen estado de salud de alcornoque, de matorral y de individuos heteroespecíficos influye positivamente en la supervivencia de esta especie, mientras que existe una influencia negativa de los árboles enfermos y muertos de alcornoque. Sin embargo, hay

que ser cautelosos con esta última conclusión ya que el efecto aparece para un radio de vecindad de los árboles enfermos de 1 m, luego el número de árboles incluidos en el análisis es muy bajo para poder concluir este resultado. Por otro lado la supervivencia de las plántulas de quejigo se ve afectada en este caso, al contrario del crecimiento, por el estado de salud de los alcornoques vecinos y por la presencia de individuos de quejigo ($R^2=21.5$). El efecto de estos últimos y de los árboles enfermos de alcornoque es negativo, siendo positivo el efecto de los alcornoques en buen estado de salud. Para ninguna de las dos especies existe un efecto del tipo de bosque en la supervivencia.

Los resultados de los modelos para el crecimiento de plántulas muestran una respuesta distinta a los de supervivencia. El modelo de crecimiento de plántulas de alcornoque que incluye el efecto de árboles de alcornoque enfermos y muertos, así como el matorral y los individuos heterospecíficos, es el que mejor se ajusta a los datos, para un índice de vecindad calculado sin depender de la distancia d del individuo vecino ($R^2=12.2$, tabla 1). El efecto tanto de esos árboles como del matorral es positivo. En el caso del crecimiento de plántulas de quejigo, se encuentra un patrón diferente. El modelo que mejor se ajusta a los datos es el modelo que incluye el efecto de los árboles conespecíficos y los individuos en buen estado de alcornoque ($R^2=26.8$), para un índice de vecindad calculado sin depender de la distancia. En este caso la presencia de árboles de quejigo en la vecindad tiene un efecto negativo en el crecimiento de las plántulas de quejigo, siendo positivo el efecto de los árboles sanos de alcornoque, existiendo un efecto de la parcela (tabla 2).

3. DISCUSIÓN

La fase plántula es probablemente la fase más crítica en el ciclo de vida de las plantas (Harper 1977). El reclutamiento de las especies depende de una serie de factores críticos que actúan en cada una de las fases del establecimiento, pudiendo ser el efecto de estos factores diferente en cada una de las fases (Beckage y Clark 2003; Becerra et al. 2004; Pérez-Ramos et al. 2010). Será el balance global de estos efectos el que determinará el establecimiento de las plántulas de las distintas especies, existiendo un efecto especie-específico.

Los resultados de este estudio muestran que la presencia en la vecindad de árboles adultos de distintas especies, de matorral y de árboles de alcornoque con distintos estados de salud tienen efecto en la emergencia, crecimiento y supervivencia de plántulas de alcornoque y quejigo en bosques mixtos del Parque de los Alcornocales (tabla 3). Estos resultados proveen de una herramienta útil al gestor a la hora de tomar decisiones en los Planes de repoblación de estas especies. Los patrones que encontramos difieren entre las dos especies. La emergencia de plántulas de *Quercus suber* y de *Quercus canariensis* está influida positivamente por la presencia de árboles adultos en la vecindad, tanto de la misma como de distinta especie, siendo positivo el efecto de árboles enfermos y muertos de alcornoque para las plántulas de quejigo. Sin embargo, la presencia de matorral tiene un efecto opuesto en ambas especies, siendo positivo para plántulas de alcornoque pero negativo en el caso del quejigo. Pérez-Ramos muestra en un estudio realizado con las mismas especies en esta región que existe mayor emergencia en zonas de cubierta vegetal respecto a zonas abiertas, por lo que nuestros resultados corroboran el efecto positivo que ejerce la cubierta vegetal

(Pérez-Ramos 2007). El efecto negativo del matorral en la emergencia del quejigo puede deberse a que exista una relación entre el nivel de desecación del suelo y la presencia del matorral dominante de estos bosques, el brezo. En futuros trabajos se trabajará con datos de humedad y nutrientes del suelo para tratar de ver la causa de este efecto.

La presencia de árboles de quejigo tiene un efecto positivo en la supervivencia de alcornoque pero sin embargo este efecto es negativo para las plántulas de quejigo. En el caso del alcornoque, los resultados están acordes con los de otros estudios, donde las plántulas de alcornoque se comportan mejor en zonas de sombra (Cardillo y Bernal 2006; Esteso-Martinez et al. 2010), por lo que la protección de la cobertura arbórea y de matorral (el cual también tiene un efecto positivo para esta especie) frente a los rayos directos de sol en verano, época crítica debido a la sequía estival, pudiera ser uno de los mecanismos principales que explican este patrón. Sin embargo, en el caso del quejigo, la influencia negativa podría ser debida al efecto de crecer cerca de individuos conespecíficos y por tanto estar más expuesto a enemigos específicos de esta especie (Janzen 1970). Los árboles sanos de alcornoque tienen un efecto positivo en la supervivencia de plántulas de ambas especies, y el efecto es negativo cuando los árboles de alcornoque están enfermos o muertos. Este es un resultado muy interesante y habría que hacer estudios más específicos (en proceso) para investigar la causa directa que produce este resultado, con experimentos sobre la viabilidad de las semillas y la supervivencia de plántulas en suelos con presencia y ausencia de hongos patógenos (ver Rodríguez-Molina et al. 2002) y la relación entre la presencia de hongos con la demografía de plántulas.

Comunicaciones

El efecto de los árboles enfermos y sanos de alcornoque es diferente al caso anterior para el crecimiento de plántulas de alcornoque. En este caso, la presencia en la vecindad de árboles enfermos tiene un efecto positivo, y no existe efecto de los árboles en buen estado. Al morir los árboles se produce una apertura del dosel arbóreo que hace que esta zona sea pronto colonizada por especies de matorral. La presencia de matorral produce una regulación en las condiciones de luz, temperatura y humedad bajo su copa, produciendo un ambiente más óptimo para las plántulas que el que pueden encontrar en espacios abiertos o con menor cobertura (ver Gomez-Aparicio et al. 2005). En el caso de las plántulas de quejigo al igual que ocurría con la supervivencia existe un efecto negativo de árboles conespecíficos. Los árboles sanos del alcornoque influyen positivamente en el crecimiento de estas plántulas. Al ser esta especie de sombra, la cobertura arbórea le favorece, pero no así la de individuos de quejigo por los efectos negativos que árboles de la propia especie tienen en la regeneración (Janzen 1970).

	Emergencia		Supervivencia		Crecimiento	
	AL	QU	AL	QU	AL	QU
Conespecíficos	+	+	ns	-	ns	-
Heterospecíficos	+	ns	+	ns	+	ns
Matorral	+	-	+	ns	+	ns
Sanos AL	ns	ns	+	+	-	+
Enfermos y muertos AL	ns	+	-	-	+	ns

Tabla 3. Tabla resumen de los efectos según la vecindad en la emergencia, supervivencia y crecimiento de plántulas de alcornoque (AL) y quejigo (QU). (+) efecto positivo significativo ($p < 0.05$). (-) efecto negativo significativo ($p < 0.05$). ns: no significativo.

4. CONCLUSIÓN

Entender la dinámica de reclutamiento de los bosques de alcornoque del sur de España tiene una gran importancia ecológica y social dado el destacado papel que esta especie juega en la configuración del paisaje y la economía de la región. Además, el problema de la seca hace que sea aún más relevante. Este conocimiento nos permite saber en qué lugares estas especies tienen un mejor desarrollo, proporcionando una herramienta útil a los gestores a la hora de diseñar planes de repoblación para conservar estos bosque y la economía de la región.

Comunicaciones

Haciendo una valoración global habrá que tener en cuenta el objetivo de la gestión y las condiciones en las que va a ser realizada para considerar las zonas óptimas para el reclutamiento de las especies, ya que factores y condiciones que son óptimas en una fase del establecimiento pueden no serlo en otras (Battaglia et al. 2000).

El efecto del matorral es positivo tanto para la emergencia como la supervivencia y crecimiento del alcornoque, por lo que a la hora de repoblar colocar los plantones en zonas de matorral resultaría en una menor proporción de marras, optimizándose así la gestión de repoblación. Del mismo modo, en zonas cercanas a árboles adultos de alcornoque en buen estado garantiza mayor supervivencia. El efecto de los árboles enfermos y muertos en la supervivencia debe ser estudiado con más detenimiento para poder concluir la idoneidad o no de los micrositios en su vecindad para el establecimiento de plántulas.

Comunicaciones

EMERGENCIA <i>Quercus suber</i>																	
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad				
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	BOS			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	ns	-	-	-	-	-	-	(-)	1239.0	4.0	-	-	-	-	-	-
2	no	***	(+)	-	-	-	-	-	-	1244.9	3.1	4	-	-	-	-	-
3	lin	***	(+)	-	-	-	-	-	-	1238.4	4.1	4	-	-	-	-	-
4	squ	***	(+)	-	-	-	-	-	-	1243.8	3.2	14	-	-	-	-	-
5	no	**	(+)	-	-	-	-	-	(-)	1226.4	6.1	4	-	-	-	-	-
6	lin	**	(+)	-	-	-	-	-	(-)	1220.0	7.1	4	-	-	-	-	-
7	squ	**	(+)	-	-	-	-	-	(-)	1224.4	6.5	14	-	-	-	-	-
8	no	**	-	(+)	(+)	-	-	-	(-)	1213.4	8.4	-	6	1	-	-	-
9	lin	**	-	(+)	(+)	-	-	-	(-)	1212.4	8.5	-	6	1	-	-	-
10	squ	ns	-	(+)	(+)	-	-	-	(-)	1223.7	6.9	-	9	1	-	-	-
11	no	*	-	-	-	(+)	-	-	(-)	1227.4	6.0	-	-	-	3	-	-
12	lin	*	-	-	-	(+)	-	-	(-)	1229.1	5.8	-	-	-	5	-	-
13	no	***	-	(+)	(+)	(+)	-	-	(-)	1201.3	10.5	-	6	1	2	-	-
14	lin	***	-	(+)	(+)	(+)	-	-	(-)	1201.2	10.5	-	6	1	3	-	-
15	no	**	-	-	-	-	(+)	ns	(-)	1223.1	6.9	-	-	-	-	6	9
16	lin	**	-	-	-	-	(+)	ns	(-)	1223.5	6.9	-	-	-	-	6	9
17	no	***	-	-	-	(+)	(+)	ns	(-)	1213.0	8.8	-	-	-	2	6	9
18	lin	***	-	-	-	(+)	(+)	ns	(-)	1214.6	8.5	-	-	-	3	6	9
19	no	***	-	-	(+)	(+)	(+)	ns	(-)	1199.6	11.1	-	-	1	2	6	9
SUPERVIVENCIA <i>Quercus suber</i>																	
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad				
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	BOS			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	***	-	-	-	-	-	-	ns	620.8	0.0	-	-	-	-	-	-
2	no	**	(+)	-	-	-	-	-	-	615.0	1.5	10	-	-	-	-	-
3	lin	***	ns	-	-	-	-	-	-	618.9	0.5	1	-	-	-	-	-
4	squ	***	ns	-	-	-	-	-	-	619.1	0.5	1	-	-	-	-	-
5	no	*	(+)	-	-	-	-	-	ns	617.0	1.5	10	-	-	-	-	-
6	no	***	-	(-)	ns	-	-	-	-	612.7	2.6	-	1	5	-	-	-
7	lin	***	-	(-)	ns	-	-	-	-	611.7	2.9	-	1	5	-	-	-
8	squ	***	-	(-)	ns	-	-	-	-	613.9	2.3	-	1	7	-	-	-
9	no	***	-	(-)	(+)	-	-	-	ns	614.4	2.7	-	1	5	-	-	-
10	no	***	-	-	-	(+)	-	-	-	612.2	2.2	-	-	-	5	-	-
11	lin	***	-	-	-	(+)	-	-	-	612.3	2.2	-	-	-	5	-	-
12	no	***	-	-	-	-	(+)	(-)	-	606.7	4.2	-	-	-	-	10	1
13	lin	***	-	-	-	-	(+)	(-)	-	610.2	3.2	-	-	-	-	10	1
14	no	***	-	-	-	(+)	(+)	(-)	-	602.4	5.8	-	-	-	5	10	1
15	no	*	-	-	(+)	(+)	(+)	(-)	-	596.7	7.8	-	-	-	5	5	10
16	lin	***	-	-	(+)	(+)	(+)	(-)	-	598.5	7.3	-	-	5	5	10	1
CRECIMIENTO <i>Quercus suber</i>																	
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad				
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	BOS			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	***	-	-	-	-	-	-	(-)	479.3	1.4	-	-	-	-	-	-
2	no	ns	(+)	-	-	-	-	-	-	476.4	2.6	12	-	-	-	-	-
3	lin	ns	(+)	-	-	-	-	-	-	476.7	2.5	12	-	-	-	-	-
4	squ	***	(+)	-	-	-	-	-	-	476.9	2.4	15	-	-	-	-	-
5	no	***	(+)	-	-	-	-	-	ns	474.9	3.7	3	-	-	-	-	-
6	lin	***	(+)	-	-	-	-	-	ns	476.2	3.2	3	-	-	-	-	-
7	squ	***	(+)	-	-	-	-	-	ns	476.0	3.3	12	-	-	-	-	-
8	no	*	-	(+)	(+)	-	-	-	-	473.2	4.5	-	3	12	-	-	-
9	lin	*	-	(+)	(+)	-	-	-	-	474.5	3.9	-	4	15	-	-	-
10	squ	***	-	(+)	ns	-	-	-	-	473.4	4.4	-	1	1	-	-	-
11	no	***	-	-	-	(+)	-	-	-	466.2	7.1	-	-	-	4	-	-
12	lin	***	-	-	-	(+)	-	-	-	472.7	4.3	-	-	-	4	-	-
13	squ	***	-	-	-	ns	-	-	-	481.7	0.3	-	-	-	5	-	-
14	no	**	-	-	-	-	ns	(+)	-	473.9	4.2	-	-	-	-	3	15
15	lin	***	-	-	-	-	ns	(+)	-	469.8	5.9	-	-	-	-	3	1
16	squ	***	-	-	-	-	ns	(+)	-	466.0	7.5	-	-	-	-	3	15
17	no	ns	-	-	-	(+)	ns	(+)	-	458.4	11.1	-	-	-	4	3	4
18	lin	**	-	-	-	(+)	ns	(+)	-	461.1	10.0	-	-	-	4	3	4
19	squ	***	-	-	-	ns	ns	(+)	-	466.3	7.8	-	-	-	5	3	4
20	no	ns	-	-	(+)	(+)	-	(+)	-	455.5	12.2	-	-	-	11	4	4
21	lin	ns	-	-	-	ns	(+)	(+)	-	459.5	10.6	-	-	-	15	4	4
22	squ	***	-	-	ns	ns	-	(+)	-	465.9	8.0	-	-	1	5	-	15

Tabla 1. Resumen de los modelos de probabilidad de crecimiento, supervivencia y emergencia de *Quercus suber*. Dec: tipo de cálculo del índice de vecindad (no: no decae con la distancia, lin: decae linealmente con la distancia, squ: decae con el cuadrado de la distancia); Int. Intercepto del modelo; Arb: NI para árboles; Con: NI para árboles conespecíficos; Het: NI para árboles heterospecíficos; Mat: NI para matorral; San: NI para árboles de alcornoque defoliados menos del 25%; Enf: NI para árboles de alcornoque defoliados más del 25% y muertos; BOS: variable categórica del tipo de bosque (alcornoque-quejigo, alcornoque-acebuche. BOS es la variable del bosque alcornoque-acebuche); AIC: índice de información de Akaike; R²: bondad de ajuste del modelo; radios de vecindad para el cálculo de los índices de vecindad (rA: todos los árboles, rC: árboles conespecíficos, rH: árboles heterospecíficos, rM: matorral, rS: árboles de alcornoque defoliados menos del 25%, rE: árboles de alcornoque defoliados más del 25% y muertos); (+/-), signo del parámetro estimado; ***(p < 0.001), ** (p < 0.01), * (p < 0.05). En negrita el modelo con menor AIC.

EMERGENCIA <i>Quercus canariensis</i>																		
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad					
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	JIM	COM			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	*	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	541.3	15.3	-	-	-	-	-	-
2	no	ns	(+)	-	-	-	-	-	-	-	562.2	7.9	4	-	-	-	-	-
3	lin	ns	(+)	-	-	-	-	-	-	-	564.2	7.2	6	-	-	-	-	-
4	no	***	(+)	-	-	-	-	-	(+)	(+)	529.1	19.9	6	-	-	-	-	-
5	lin	***	(+)	-	-	-	-	-	(+)	ns	530.6	19.4	12	-	-	-	-	-
6	squ	**	ns	-	-	-	-	-	(+)	(+)	540.4	16.2	15	-	-	-	-	-
7	no	***	-	(+)	(+)	-	-	-	(+)	(+)	527.3	21.2	-	6	6	-	-	-
8	lin	***	-	(+)	(+)	-	-	-	(+)	ns	530.5	20.1	-	6	15	-	-	-
9	no	ns	-	-	-	(-)	-	-	(+)	(+)	535.9	17.7	-	-	-	5	-	-
10	lin	ns	-	-	-	(-)	-	-	(+)	(+)	537.4	17.3	-	-	-	5	-	-
11	no	ns	-	-	-	-	(-)	(+)	(+)	ns	530.4	20.2	-	-	-	-	10	11
12	lin	**	-	-	-	-	ns	ns	(+)	(+)	540.9	16.8	-	-	-	-	1	11
13	no	***	-	(+)	(+)	(-)	-	-	(+)	(+)	522.3	23.4	-	6	7	5	-	-
14	no	***	-	(+)	-	(-)	ns	(+)	(+)	ns	519.2	25.1	-	6	-	5	6	11
15	no	***	-	(+)	-	(-)	-	(+)	(+)	ns	518.2	24.8	-	6	-	5	-	11

SUPERVIVENCIA <i>Quercus canariensis</i>																		
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad					
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	JIM	COM			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	ns	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	375.1	11.1	-	-	-	-	-	-
2	no	**	(+)	-	-	-	-	-	-	-	392.9	3.1	5	-	-	-	-	-
3	lin	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	397.8	1.1	5	-	-	-	-	-
4	squ	***	ns	-	-	-	-	-	-	-	399.5	0.5	5	-	-	-	-	-
5	no	ns	(-)	-	-	-	-	-	(+)	(+)	371.7	13.3	2	-	-	-	-	-
6	lin	ns	ns	-	-	-	-	-	(+)	(+)	374.3	12.3	2	-	-	-	-	-
7	squ	ns	ns	-	-	-	-	-	(+)	(+)	376.7	11.3	9	-	-	-	-	-
8	no	ns	-	(+)	(-)	-	-	-	-	-	365.8	14.9	-	2	10	-	-	-
9	lin	***	-	(+)	(-)	-	-	-	-	-	377.6	10.1	-	5	13	-	-	-
10	no	ns	-	(+)	(-)	-	-	-	(+)	(+)	362.9	17.7	-	2	10	-	-	-
11	lin	ns	-	(+)	(-)	-	-	-	(+)	(+)	366.8	16.1	-	2	5	-	-	-
12	no	***	-	-	-	ns	-	-	-	-	398.4	0.9	-	-	-	5	-	-
13	lin	***	-	-	-	ns	-	-	-	-	399.1	0.6	-	-	-	5	-	-
14	squ	***	-	-	-	ns	-	-	-	-	400.2	0.2	-	-	-	5	-	-
15	no	ns	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	375.8	11.7	-	-	-	4	-	-
16	lin	ns	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	375.5	11.8	-	-	-	1	-	-
17	squ	ns	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	375.5	11.8	-	-	-	1	-	-
18	no	ns	-	-	-	-	(+)	(-)	(+)	(+)	360.5	18.7	-	-	-	-	10	15
19	lin	ns	-	-	-	-	(+)	(-)	(+)	(+)	370.4	14.6	-	-	-	-	10	15
20	no	ns	-	(-)	-	-	(+)	(-)	(+)	(+)	355.6	21.5	-	2	-	-	10	15

CRECIMIENTO <i>Quercus canariensis</i>																		
Modelo		Variables Continuas							Variables Categóricas		AIC	R2	Radios de vecindad					
No	Dec	Int	Arb	Con	Het	Mat	San	Enf	JIM	COM			rA	rC	rH	rM	rS	rE
1	-	ns	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	59.8	11.3	-	-	-	-	-	-
2	no	*	(-)	-	-	-	-	-	(+)	(+)	71.5	0.9	15	-	-	-	-	-
3	lin	*	(-)	-	-	-	-	-	(+)	(+)	72.5	0.0	15	-	-	-	-	-
4	squ	ns	(-)	-	-	-	-	-	(+)	(+)	73.0	-0.4	15	-	-	-	-	-
5	no	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	56.5	14.6	15	-	-	-	-	-
6	lin	ns	ns	-	-	-	-	-	-	-	55.5	15.3	15	-	-	-	-	-
7	squ	***	ns	-	-	-	-	-	-	-	59.9	11.9	1	-	-	-	-	-
8	no	**	-	(-)	ns	-	-	-	ns	(+)	49.5	20.3	-	15	4	-	-	-
9	lin	*	-	(-)	ns	-	-	-	ns	(+)	51.7	18.7	-	15	7	-	-	-
10	squ	ns	-	(-)	ns	-	-	-	ns	(+)	58.1	14.1	-	15	7	-	-	-
11	no	*	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	60.5	11.5	-	-	-	2	-	-
12	lin	ns	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	60.8	11.3	-	-	-	3	-	-
13	squ	ns	-	-	-	ns	-	-	(+)	(+)	60.8	11.3	-	-	-	4	-	-
14	no	ns	-	-	-	-	(+)	ns	(+)	(+)	57.7	14.4	-	-	-	-	1	3
15	lin	ns	-	-	-	-	(+)	ns	(+)	(+)	58.5	13.7	-	-	-	-	1	3
16	squ	ns	-	-	-	-	(+)	ns	(+)	(+)	59.0	13.4	-	-	-	-	1	3
17	no	**	-	(-)	-	-	(+)	-	ns	(+)	45.7	22.9	-	15	-	-	1	-
18	lin	*	-	(-)	-	-	(+)	-	ns	(+)	47.9	21.4	-	15	-	-	1	-
19	squ	ns	-	(-)	-	-	(+)	-	ns	(+)	54.0	17.1	-	15	-	-	1	-

Tabla 2. Resumen de los modelos de probabilidad de crecimiento, supervivencia y emergencia de *Quercus canariensis*. Dec: tipo de cálculo del índice de vecindad (no: no decae con la distancia, lin: decae con linealmente con la distancia, squ: decae con el cuadrado de la distancia); Int. Intercepto del modelo; Arb: NI para árboles; Con: NI para árboles conespecíficos; Het: NI para árboles heterospecíficos; Mat: NI para matorral; San: NI para árboles de alcornoque defoliados menos del 25%; Enf: NI para árboles de alcornoque defoliados más del 25% y muertos; JIM-COM: variable categórica de la parcela (JIM-Jimena, COM-Comares); AIC: índice de información de Akaike; R²: bondad de ajuste del modelo; radios de vecindad para el cálculo de los índices de vecindad para los árboles (rA: todos los árboles, rC: árboles conespecíficos, rH: árboles heterospecíficos, rM: matorral, rS: árboles de alcornoque defoliados menos del 25%, rE: árboles de alcornoque defoliados más del 25% y muertos); (+/-), signo del parámetro estimado; ***(p < 0.001),**(p<0.01),*(p < 0.05). En negrita el modelo con menor AIC.

BIBLIOGRAFÍA

- Aponte, C., L. V. García, I. M. Pérez-Ramos, E. Gutiérrez y T. Marañón (2011). "Oak trees and soil interactions in Mediterranean forests: a positive feedback model." *Journal of Vegetation Science*: no-no.
- Ayres, E., H. Steltzer, S. Berg, M. D. Wallenstein, B. L. Simmons y D. H. Wall (2009). "Tree Species Traits Influence Soil Physical, Chemical, and Biological Properties in High Elevation Forests." *Plos One* 4(6).
- Battaglia, L. L., S. A. Fore y R. R. Sharitz (2000). "Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species." *Journal of Ecology* 88(6): 1041-1050.
- Becerra, P. I., J. L. Celis-Diez y R. O. Bustamante (2004). "Effects of leaf litter and precipitation on germination and seedling survival of the tree *Beilschmiedia miersii*." *Applied Vegetation Science* 7(2): 253-257.
- Beckage, B. y J. S. Clark (2003). "Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity." *Ecology* 84(7): 1849-1861.
- Beckage, B., J. S. Clark, B. D. Clinton y B. L. Haines (2000). "A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories." *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 30(10): 1617-1631.
- Binkley, D. y C. Giardina (1998). "Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions." *Biogeochemistry* 42(1-2): 89-106.
- Brasier, C. (1995). "Phytophthora cinnamomi and oak decline in southern Europe. Environmental constraints including climate change." *Ann Sci For* 53: 347-358.
- Brasier, C. M., F. Robredo y J. F. P. Ferraz (1993). "Evidence for *Phytophthora cinnamomi* involvement in Iberian oak decline." *Plant Pathology*(42): 5.

- Brown, L. B. y B. Allen-Diaz (2009). "Forest stand dynamics and sudden oak death: Mortality in mixed-evergreen forests dominated by coast live oak." *Forest Ecology and Management* 257(4): 1271-1280.
- Canham, C. D. y S. W. Pacala (1994). *Linking tree population dynamics and forest ecosystem processes.*, Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Cardillo, E. y C. J. Bernal (2006). "Morphological response and growth of cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings at different shade levels." *Forest Ecology and Management* 222(1-3): 296-301.
- Dickie, I. A., R. T. Koide y K. C. Steiner (2002). "Influences of established trees on mycorrhizas, nutrition, and growth of *Quercus rubra* seedlings." *Ecological Monographs* 72(4): 505-521.
- Esteso-Martinez, J., J. J. Peguero-Pina, F. Valladares, F. Morales y E. Gil-Pelegrin (2010). "Self-shading in cork oak seedlings: Functional implications in heterogeneous light environments." *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 36(4): 423-430.
- Gomez-Aparicio, L., J. M. Gomez, R. Zamora y J. L. Boettinger (2005). "Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems." *Journal of Vegetation Science* 16(2): 191-198.
- Gómez-Aparicio, L., F. Valladares, R. Zamora y J. L. Quero (2005). "Response of tree seedlings to the abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales." *Ecography* 28(6): 757-768.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. San Diego, CA, US, Academic Press.
- Heitzman, E. (2003). "Effects of oak decline on species composition in a northern Arkansas forest." *Southern Journal of Applied Forestry* 27(4): 264-268.
- Janzen, D. H. (1970). "HERBIVORES AND THE NUMBER OF TREE SPECIES IN TROPICAL FORESTS." *American Naturalist* 104(940): 501-+.

- Jonsson, U. (2004). "Phytophthora species and oak decline - can a weak competitor cause significant root damage in a nonsterilized acidic forest soil?" *New Phytologist* 162(1): 211-222.
- McCarthy-Neumann, S. y R. K. Kobe (2010). "Conspecific and heterospecific plant-soil feedbacks influence survivorship and growth of temperate tree seedlings." *Journal of Ecology* 98(2): 408-418.
- Moralejo, E., J. A. Garcia-Munoz y E. Descals (2009). "Susceptibility of Iberian trees to *Phytophthora ramorum* and *P. cinnamomi*." *Plant Pathology* 58(2): 271-283.
- Nagle, A. M., R. P. Long, L. V. Madden y P. Bonello (2010). "Association of *Phytophthora cinnamomi* with White Oak Decline in Southern Ohio." *Plant Disease* 94(8): 1026-1034.
- Pérez-Ramos, I. M. (2007). Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del sur de la Península Ibérica. Sevilla, Universidad de Sevilla: 348.
- Pérez-Ramos, I. M., L. Gómez-Aparicio, R. Villar, L. V. García y T. Marañón (2010). "Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response." *Journal of Vegetation Science* 21(3): 419-437.
- Pérez-Ramos, I. M. y T. Marañón (2009). "Effects of waterlogging on seed germination of three Mediterranean oak species: Ecological implications." *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 35(3): 422-428.
- Rodríguez-García, E., F. Bravo y T. A. Spies (2011). "Effects of overstorey canopy, plant-plant interactions and soil properties on Mediterranean maritime pine seedling dynamics." *Forest Ecology and Management* 262(2): 244-251.
- Rodriguez-Molina, M. C., L. M. Torres-Vila, A. Blanco-Santos, E. J. P. Nunez y E. Torres-Alvarez (2002). "Viability of holm and cork oak seedlings from acorns sown in soils naturally infected with *Phytophthora cinnamomi*." *Forest Pathology* 32(6): 365-372.
- Sánchez, M. E., P. Caetano, J. Ferraz y A. Trapero (2002). "Phytophthora disease of *Quercus ilex* in southwestern Spain." *Forest Pathology* 32(1): 5-18.

Comunicaciones

Torres, E. (1995). Estudio de los principales problemas selvícolas de los alcornoques del macizo del Aljibe (Cádiz y Málaga). Madrid, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, UPM.

Tuset, J. J. y G. Sánchez (2004). *La Seca: El decaimiento de encinas, alcornoques y otros Quercus en España*. Madrid, Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo de Parques Nacionales.

Urbiet, I. R., M. A. Zavala y T. Maranon (2008). "Human and non-human determinants of forest composition in southern Spain: evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of management over the past century." *Journal of Biogeography* 35(9): 1688-1700.

Weber, P. y R. D. Bardgett (2011). "Influence of single trees on spatial and temporal patterns of belowground properties in native pine forest." *Soil Biology and Biochemistry* 43(6): 1372-1378.