

PROBLEMAS DE REGENERACION DE ESPECIES FORESTALES AUTOCTONAS EN EL ESPACIO NATURAL PROTEGIDO DE SIERRA NEVADA

J. M. GÓMEZ¹; L. GÓMEZ¹; R. ZAMORA¹; J. MONTES².

¹ Grupo de Ecología Terrestre, Dpto. Biología Animal y Ecología, Universidad de Granada, E-18071 Granada, España. E-mail: jmgreyes@goliat.ugr.es

² Parque Natural de Sierra Nevada, Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía.

RESUMEN

Los bosques de media y alta montaña del Espacio Natural Protegido de Sierra Nevada están compuestos principalmente por tres especies de árboles planifolios autóctonos: la encina *Quercus ilex*, el roble melojo *Q. pyrenaica* y el arce *Acer granatense*. Llevamos varios años estudiando los problemas que presenta la regeneración natural de estas especies. Las semillas son consumidas por varias especies de vertebrados, como el ratón de campo, el jabalí o el ganado doméstico, mientras que las plántulas mueren a causa de la sequía, el pisoteo y el consumo por jabalíes, ratones y liebre. Los juveniles son dañados por el ganado doméstico y la cabra montés. Este efecto es especialmente importante en el caso de *A. granatense*, ya que la acción de los ungulados puede llegar a colapsar la regeneración impidiendo el tránsito de juvenil a adulto. Muchos bosques de media montaña nevadense están compuestos por multitud de arces de mediana edad que no sobrepasan el medio metro de altura. El sitio concreto donde se establezca la plántula puede afectar al reclutamiento, ya que plántulas establecidas bajo matorrales sobreviven con mayor probabilidad que plántulas establecidas en sitios sin protección alguna.

P.C.: Bosque mediterráneo, demografía vegetal, herbivorismo, interacciones entre plantas y animales, regeneración forestal.

SUMMARY

Montane forests at Sierra Nevada are composed basically of *Quercus ilex*, *Q. pyrenaica* and *Acer granatense*. Several factors limit the recruitment of these species and collapse forest regeneration. Wild Boars, Woodmice and livestock consume many seeds and seedlings, whereas seedlings are also severed by summer drought and trampling and saplings are frequently browsed by ungulates. As a consequences, many forests in the study area are composed of adults with only very few seedlings and saplings. Nevertheless, the spatial distribution of propagules affects their own probability of survival, being significant higher under shrubs than in open areas or under conspecific trees.

KW.: Forest regeneration, herbivory, Mediterranean forests, plant-animal interactions, plant demography.

INTRODUCCION

El reclutamiento es un proceso largo y complejo que implica varios estadios vitales conectados secuencialmente (HERRERA *et al.* 1994). El colapso de alguno de ellos conlleva la limitación de todo el proceso (HERRERA *et al.* 1994, HOULE 1995, JORDANO & HERRERA 1995, SCHUPP 1995, SCHUPP & FUENTES 1995). Así, la regeneración de algunas especies de plantas puede estar limitada por la cantidad de semillas producidas, por la efectividad de los dispersantes de semillas, por la disponibilidad de los micrositios para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas, o por la actividad de predadores de semillas y plántulas y ramoneadores de brinzales (SCHUPP 1995, SCHUPP & FUENTES 1995, HULME 1996). El reclutamiento de muchas especies leñosas de vida larga está limitado por la acción sinérgica de varias especies de herbívoros que se alimentan de los propágulos en estadios vitales consecutivos (CRAWLEY & LONG 1995).

Cuando la actividad de los factores limitantes es microhábitat-dependiente, la distribución espacial de las semillas y plántulas puede alterar su propia probabilidad de supervivencia y de tránsito a la siguiente fase demográfica (ROUSSET & LEPART 2000, REY & ALCÁNTARA 2000). En estos caso, para obtener una información rigurosa de los factores ecológicos que limitan la

regeneración de las especies vegetales es necesario considerar no sólo la cantidad sino también la estructura espacial del reclutamiento (JORDANO & HERRERA 1995, SCHUPP & FUENTES 1995, REY & ALCÁNTARA 2000).

En este trabajo, estudiamos los factores bióticos y abióticos que determinan la regeneración de tres especies de árboles de montaña Mediterránea, el arce *Acer granatense*, el roble melojo *Quercus pyrenaica* y la encina *Quercus ilex*, en el Espacio Natural Protegido de Sierra Nevada. Específicamente, pretendemos describir el patrón natural de regeneración de estas especies de árboles, cuantificando 1) la producción, predación pre y post-dispersiva y viabilidad de las semillas y su capacidad de germinación en condiciones naturales, 2) la supervivencia de las plántulas, 3) el crecimiento y la herbivoría sufrida por los brinzales, y 4) la existencia de variabilidad entre microhábitat en la incidencia de los factores de mortalidad.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

Este trabajo se ha realizado entre los años 1997 y 2000, y es parte de un estudio a largo plazo que estamos llevando a cabo en el Espacio Natural Protegido de Sierra Nevada. Las zonas de estudio específicas son el robledal de San Jerónimo, el Barranco del Espinar y el área del Trevenque-La Cortijuela. En cada zona se consideraron los siguientes microhábitats: 1) Bajo árbol, bajo la copa de cada especie de árbol de estudio, 2) Bajo matorral, bajo la copa de cualquier leñosa arbustiva de la zona, y 3) Suelo abierto, sin cobertura vegetal.

Producción, viabilidad y predación de semillas

De cada especie estimamos visualmente la producción de semillas de 40 árboles en cada zona. Asimismo, recolectamos una muestra de varios cientos de semillas provenientes de al menos 20 árboles por especie, y en el laboratorio estimamos su peso, llenado y predación por insectos granívoros. En un vivero situado cerca de las tres zonas de estudio y a la misma altitud se plantaron varios miles de semillas de las tres especies para ver su germinabilidad en condiciones naturales.

Llevamos a cabo varios experimentos de depredación para cada especie de árbol de estudio, en los que se colocaban en la zona de estudio un número determinado de semillas marcadas individualmente, para ver cuántas sobrevivían.

Abundancia y supervivencia de plántulas

La densidad de plántulas fue estimada mediante transectos de 10 m² para las quercíneas y cuadrados de 0,5 m² para el arce. Para estudiar el porcentaje de supervivencia de las plántulas en los distintos microhábitats considerados se marcaron 1000 plántulas de arce establecidas naturalmente. Para las especies de *Quercus*, debido a la escasez de plántulas naturales, estimamos la mortalidad de las plántulas de forma experimental, sembrando en cada uno de los microhábitats 200-250 plántulas.

Abundancia de brinzales y daños por ungulados

La densidad de brinzales de altura inferior a 1,5 m se estimó mediante transectos de 50x20 m. A cada uno de los juveniles localizados se le estimó el daño sufrido por ungulados (estimado como el número de brotes consumidos en relación al número de brotes totales) y el microhábitat ocupado.

RESULTADOS

Producción, viabilidad y predación de semillas

Durante los años de estudios hemos observado que el patrón de variación interanual en la producción de semillas varía fuertemente entre especies. La encina produce semillas todos los años, aunque carga más bellotas en años alternos. Por el contrario, el roble melojo parece que tiene un ciclo bianual de producción de bellotas. Finalmente, el arce parece tener un ciclo más irregular. Así, en 1998 el 75% de los arces marcados produjeron semillas, en el 1999 el 83% y en el 2000 sólo el 33%. Parece existir además una fuerte variabilidad interindividual en los patrones de reproducción para el arce, con individuos que se reproducen casi todos los años independientemente de la climatología imperante, mientras otros sólo lo hacen en años benignos.

Los años de producción de semillas, la abundancia suele ser alta. Por ejemplo, en 1999 el promedio de bellotas de robles dispersadas abióticamente bajo las copas de árboles adultos fue de 160

por m². El porcentaje de semillas dañadas por depredadores predispersivos fue del 0% para las encinas de la zona de estudio, del 3% para los robles, y entre el 4% y 16% para los arces. Más del 80% de las semillas de las dos especies de *Quercus* germinaron. Por el contrario, la tasa de germinación para el arce fue tan sólo del 23,4% (n=9096). Esto en parte puede deberse a la alta proporción de semillas de arce que abortan antes de madurar, hasta el 95% en algunos años.

Predación postdispersiva de semillas

El roble melojo es la especie que sufre una mayor incidencia de los depredadores de semillas, ya que pierde usualmente el 95% de las semillas dispersadas. La encina tiene una tasa de depredación algo menor, aunque aún bastante altas, entre el 75 y el 90%. Datos preliminares sobre el arce, finalmente, nos indican que la predación de semillas que ocurre durante una semana tras la dispersión acaba con aproximadamente el 30% de ellas. Los principales depredadores de semillas son los ratones de campo *Apodemus sylvaticus* para las tres especies de árboles más el jabalí *Sus scrofa* para el roble y la encina. Asimismo, las bellotas de roble son consumidas por el ganado doméstico.

Las bellotas de roble son consumidas con la misma probabilidad en cualquiera de los microhábitats considerados, mientras que las de encina tienen menor probabilidad de sobrevivir cuando están bajo la copa de un individuo conoespecífico (menos del 3%) o en suelo descubierto (aproximadamente el 1%) que bajo matorral (12%).

Abundancia y supervivencia de plántulas

La abundancia de plántulas varió entre las tres especies de estudio. Tras un año de gran producción de semillas, se pueden encontrar hasta 44 plántulas de arce por m² emergiendo fundamentalmente bajo la copa de árboles adultos. Por el contrario, la abundancia de plántulas de encina es mucho menor, ya que no supera en ningún caso el valor de 0,3 por m², y la de robles es prácticamente nula. En los 4 años que llevamos estudiando el reclutamiento de esta especie en Sierra Nevada, sólo hemos podido encontrar una única plántula emergiendo en nuestras dos parcelas de estudio de 1 ha de superficie cada una.

La magnitud de mortalidad de plántulas también fue diferente dependiendo de la especie de árbol. El porcentaje de supervivencia de plántulas fue del 3% para el roble, 15% para el arce y 66% para la encina.

Hemos identificado 7 causas de mortalidad de plántulas de roble, que por orden de magnitud son pisoteo por ungulados domésticos (36,5% de las plántulas muertas), jabalí (29%), ratón (12%), liebre *Lepus granatensis* (11%), sequía (11%), ramoneo por cabra montés *Capra pyrenaica* y ganado doméstico (1%) y congelación (0.5%). Los ratones matan a las plántulas cuando la desentierran para comerse la bellota, mientras que los jabalíes y liebres además de la bellotas consumen las raíces.

Las plántulas de encinas mueren en la zona de estudio debido a tres causas principales, jabalí (91% de las muertes), sequía (5%) y pisoteo (4%). Para el arce no pudimos cuantificar la incidencia de cada causa de mortalidad, debido a que las diminutas plántulas desaparecen inmediatamente tras la muerte, aunque nuestras observaciones apuntan hacia la sequía y el pisoteo como las principales causas de mortalidad.

La probabilidad de supervivencia varió entre microhábitats de la misma forma para las tres especies, siendo mayor siempre bajo matorrales que en cualquier otro microhábitat considerado.

Abundancia de brinzales y daños por ungulados

En el robledal la abundancia de juveniles fue muy escasa (0,2±0,3 juveniles/10 m²). El 66,7 % de los juveniles se localizaron bajo matorral, a pesar de que este microhábitat representa tan sólo el 20% del total de cobertura ($\chi^2=9,46$, $P=0,009$). El 41,8±6,6% de los brotes de estos juveniles estaban dañados por ungulados (principalmente cabra doméstica), siendo similar el daño en todos los microhábitats ($\chi^2=4,56$, $gl=2$, $p=0,10$).

La abundancia de juveniles fue mayor en el encinar (0,82±0,11/ 10 m²), aunque también existió diferencia entre microhábitats ($F_{1,357}=14,30$, $P<0,0001$), ya que fue significativamente mayor bajo matorrales (1,18±0,23) o bajo pino albar (1,67±0,29) que bajo encina (0,25±0,08) o en suelo descubierto (0,17±0,06). El 13,15±1,85% de los brotes del año estaban dañados por ungulados,

aunque este valor fue diferente dependiendo del microhábitat. Mientras en suelo descubierto o bajo pino o encina los ungulados se comieron el 17% de los brotes, bajo matorral sólo consumieron el 7%.

Finalmente, en el aceral encontramos $1,23 \pm 0,10$ juveniles/10 m², y de nuevo hubo diferencia entre microhábitats. El porcentaje de juveniles creciendo al amparo de los matorrales (87%) fue mayor del esperado en función de la superficie ocupada por este microhábitat ($\chi^2=10,0$, $gl=2$, $p=0,007$). El porcentaje de brotes dañados por ungulados osciló entre el 15 y el 40%, dependiendo de la zona y año, siendo de nuevo el daño más intenso en suelo descubierto que bajo matorral.

DISCUSION

Dinámica de reclutamiento

Las dinámicas del reclutamiento de las tres especies de árboles que hemos estudiado difieren entre sí. Mientras la regeneración parece totalmente colapsada para el roble y el arce, la encina tiene algunas posibilidades de reclutar nuevos individuos en la situación actual. Asimismo, la fase demográfica donde el reclutamiento sufre un mayor colapso es diferente dependiendo de la especie de árbol considerada. Las dos quercíneas presentan un cuello de botella regeneracional en las fases de semilla y plántula. La dinámica de reclutamiento del arce, por el contrario, sufre un mayor colapso en la fase juvenil debido al intenso ramoneo por ungulados que padecen. Este daño produce alteraciones en el patrón normal de crecimiento de los juveniles, que adoptan formas tortuosas y achaparradas sin llegar a sobrepasar el medio metro de altura. Como consecuencia, el reemplazo generacional parece estar amenazado, ya que los juveniles fuertemente ramoneados no llegan a entrar en edad reproductora.

Esta diferencia en la dinámica de reclutamiento se traduce posteriormente en una diferencia sustancial en la estructura de los bosques mediterráneos montanos. Así, la mayoría de los robledales y acerales de Sierra Nevada están constituidos fundamentalmente por individuos adultos, mientras que los encinares presentan una estructura de población más equilibrada entre las distintas edades. La incapacidad de reclutar nuevos individuos vía semilla conlleva para las dos especies rebrotadoras de *Quercus* un problema adicional en forma de una alteración en el balance entre reproducción sexual y asexual. Mediante la reproducción asexual es imposible colonizar nuevas áreas alejadas tan solo unos cuantos metros del árbol fuente. Por otra parte, una excesiva reproducción asexual puede conducir a una depauperación progresiva de las características de los individuos y de su capacidad de afrontar perturbaciones ambientales.

Algo que sí comparten las tres especies estudiadas es la identidad de los principales factores limitantes. Nuestros datos sugieren que son los herbívoros, actuando sobre más de una fase demográfica, los que colapsan el reclutamiento. Este resultado es importante, ya que contrasta con la idea generalizada de que en ambientes Mediterráneos el principal agente limitante de la regeneración de especies leñosas es la sequía estival (ARISTA 1994, HERRERA *et al* 1994, GARCÍA 1998, CASTRO 2000, REY & ALCÁNTARA 2000).

Papel facilitador de los matorrales

Un rasgo común a las tres especies estudiadas es el papel positivo que juegan los matorrales sobre la mayoría de las fases de reclutamiento. Por un lado, las frágiles plántulillas de arce que crecen bajo la cobertura de los matorrales escapan al pisoteo del ganado tanto salvaje como doméstico, del que son víctima las que se establecen en suelo desprovisto de vegetación. Asimismo, las plántulas de *Quercus* establecidas bajo los matorrales escapan a la mortalidad causada por los jabalíes. Estos ungulados matan una gran cantidad de plántulas establecidas fuera de los matorrales al desenterrarlas para comerse las bellotas aún conectadas a ellas. El papel protector de los matorrales también se manifiesta sobre los brinzales, ya que aquéllos funcionan como islas en cuyo interior estos crecen fuera del alcance de los ungulados sin sufrir las altas tasas de ramoneo a las que se ven sometidos sus congéneres en suelo descubierto. La protección depende en gran medida de algunas características propias del matorral, como es su tamaño, arquitectura, palatabilidad, o grado de espiniscencia. Los matorrales también benefician la supervivencia y crecimiento de plántulas y juveniles de árboles mediante la modificación del microclima y las características físico-químicas del suelo. Las extremas condiciones de temperatura, radiación y humedad, típicas del verano mediterráneo, quedan amortiguadas bajo las copas de los matorrales (CASTRO *et al.* 2001). Esto conlleva que la mortalidad de plántulas por estrés hídrico sea significativamente mayor en zonas descubiertas con respecto a

zonas cubiertas por matorral (CASTRO 2000, CASTRO *et al.* 2001).

El papel beneficioso de los matorrales también se ha comprobado en la zona de estudio para otras especies de árboles autóctonos con similares problemas de regeneración, como *Pinus sylvestris nevadensis* (CASTRO 2000, CASTRO *et al.* 2001, ZAMORA *et al.* 2001), o *Taxus baccata* (GARCÍA *et al.* 2000). Una consecuencia de esta generalizada relación positiva entre los matorrales y las especies estudiadas se manifiesta en el patrón de distribución espacial de los juveniles. Más del 90% de ellos crecen al amparo de matorrales, mientras que sólo unos pocos lo hacen en zonas descubiertas.

CONCLUSIONES

En vista de la dificultad con que cuenta la regeneración de las especies de árboles estudiados debido al excesivo daño por parte de los herbívoros, y de la importancia del papel facilitador de los matorrales en sus dinámicas de reclutamiento, es necesario estudiar a fondo todas las posibles interacciones entre los árboles y los matorrales, con objeto de poder beneficiar lo más posible tanto la regeneración natural como las labores de restauración del bosque.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro trabajo en los Espacio Natural Protegido de Sierra Nevada contó con los permisos correspondientes de la Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, así como con la inestimable ayuda de los directores, técnicos, guardería y viveristas. Nuestras investigaciones se han financiado a través de los proyectos IFD97-0743-CO3-02 y AGF99-0618.

BIBLIOGRAFIA

- CALLAWAY, R. M.; (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73, 2118-2128.
- CASTRO, J.; (2000) *Dinámica de la regeneración de los pinares autóctonos de pino silvestre (Pinus sylvestris L. var. nevadensis Christ) de Sierra Nevada y Sierra de Baza*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Granada, Granada.
- CASTRO, J., ZAMORA, R., HÓDAR, J. A., & GÓMEZ, J. M.; (2001). *The use of shrubs as nurse plants: a successional-friendly technique for pine afforestation in Mediterranean mountains*. Restoration Ecology (en prensa).
- CRAWLEY, M. J. & LONG, C. R.; (1995). *Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in Quercus robur L.* Journal of Ecology 83:683-696.
- GARCÍA, D.; (1998) *Regeneración natural del enebro Juniperus communis L. en áreas de alta montaña mediterránea: conectando la ecología reproductiva con el reclutamiento poblacional*. Tesis Doctoral inédita, Universidad de Granada, Granada.
- GARCÍA, D.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J. A.; GÓMEZ, J. M. & CASTRO, J.; (2000). *Yew (Taxus baccata L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments*. Biological Conservation 95:31-38.
- HERRERA, C. M.; JORDANO P., LÓPEZ-SORIA L. & AMAT, J. A.; (1994). *Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment*. Ecological Monographs 64:315-344.
- HOULE, G.; (1995). *Seed dispersal and seedling recruitment. The missing link(s)*. Écoscience, 2:238-244.
- HULME, P. E. (1996). *Natural regeneration of yew (Taxus baccata L.): microsite, seed or herbivore limitation?* Journal of Ecology 84:853-861.
- JORDANO, P. & HERRERA, C. M.; (1995). *Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal*. Écoscience 2:230-237.
- REY, P. & ALCÁNTARA, J. M.; (2000). *Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (Olea europaea): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment*. Journal of Ecology 88:622-633.
- ROUSSET, O & LEPART, J.; (2000). *Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (Quercus humilis)*. Journal of Ecology, 88, 401-412.
- SCHUPP, E. W. (1995). *Seed seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment*. American Journal of Botany, 82:399-409.

SCHUPP, E.W. & FUENTES M.; (1995). *Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology*. *Écoscience* 2:267-275.

ZAMORA, R; GÓMEZ, J. M.; HÓDAR, J.A.; CASTRO, J. & GARCÍA, D.; (2001). *Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration*. *Forest Ecology and Management* (en prensa).