



5º CONGRESO FORESTAL
ESPAÑOL

5º Congreso Forestal Español

Montes y sociedad: Saber qué hacer.

REF.: 5CFE01-036

Editores: S.E.C.F. - Junta de Castilla y León
Ávila, 21 a 25 de septiembre de 2009
ISBN: 978-84-936854-6-1
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Efecto del cambio climático sobre la regeneración del bosque mediterráneo

MATÍAS RESINA, L.^{1*}, ZAMORA RODRÍGUEZ, R.¹ y CASTRO GUTIÉRREZ, J.¹

¹ Departamento de Ecología, Universidad de Granada. Av. Fuentenueva SN. 18071, Granada. *E-mail: lmatias@ugr.es

Resumen

Los ecosistemas mediterráneos presentan una elevada diversidad de especies de orígenes biogeográfico dispares. Estas especies coexisten en un paisaje en mosaico, resultante de la intensa actividad humana. Cabe esperar que los efectos producidos por el cambio climático sean diferentes para especies con orígenes biogeográficos diferentes que coexisten en distintos escenarios ecológicos. Los pulsos de regeneración de las especies leñosas de vida larga pueden ocurrir con una frecuencia de décadas o incluso siglos. En los ecosistemas mediterráneos, los veranos lluviosos son un evento raro, que aparecen con una baja frecuencia y a intervalos de tiempo irregulares, pudiendo representar una ventana de oportunidad para el reclutamiento de muchas especies. La reducción del 30% de la precipitación de primavera y verano prevista para las próximas décadas en las regiones mediterráneas podría tener importantes consecuencias sobre la regeneración, especialmente de las especies leñosas más méxicas. En este estudio evaluamos los efectos de tres posibles escenarios climáticos (veranos más secos, condiciones climáticas actuales, y veranos tormentosos) sobre la germinación y supervivencia de ocho especies leñosas de los principales estadíos sucesionales (matorrales pioneros, matorrales caducos y árboles). Este estudio se replicó en tres de los principales hábitats mediterráneos (pastizales, bajo dosel arbóreo, y bajo matorral) durante dos años consecutivos. Los resultados obtenidos muestran una mayor supervivencia para todas las especies cuando se simula un año húmedo, mientras que el efecto de la simulación de año seco fue diferente en función de diversos factores como el hábitat, el grupo funcional o el origen de la especie (mediterráneo o boreal). Estos resultados son de especial importancia a la hora de la toma de decisiones sobre la gestión forestal, ya que muestran el sentido de la regeneración en los ecosistemas forestales en los escenarios climáticos previstos para el próximo siglo.

Palabras clave

Cambio climático, especies leñosas, sequía, verano tormentoso.

1. Introducción

La disponibilidad hídrica en las montañas mediterráneas es un factor clave que determina la composición de la vegetación, así como sus patrones de distribución (KOZLOWSKI, 1968; GRACE, 1997). Por ello, en un escenario de cambio climático, cabe esperar que tanto la diversidad como la composición de las comunidades de plantas leñosas se viesan alteradas (LLORET et al., 2004; PEÑUELAS et al. 2004a). Sin embargo, los pulsos de regeneración de las especies leñosas de vida larga pueden ocurrir con una frecuencia de décadas, o incluso siglos (HARPER, 1977). En las montañas mediterráneas, los veranos tormentosos son un evento raro, que aparecen con una baja frecuencia y a intervalos de tiempo irregulares (7 a 40 años, RODÓ y COMÍN, 2001), pudiendo representar una ventana de oportunidad para el reclutamiento de diferentes especies, principalmente para aquellas con bajas tasas de crecimiento y altos requerimientos hídricos, como son los árboles y especies

con origen boreal (GARCÍA et al., 1999; MENDOZA et al., 2009a), pudiendo ser responsables de un evento de reclutamiento masivo (TERRADAS, 2001; ZAMORA et al., 2004).

No obstante, debemos tener en cuenta que tanto los posibles efectos negativos producidos por los veranos más secos bajo un escenario de cambio climático, como los positivos en un esporádico verano tormentoso, no tienen por qué expresarse de la misma forma en todos los hábitats que conforman un paisaje de montaña. Algunos tipos de hábitats, como por ejemplo los bosques o los matorrales, tienen una mayor capacidad para amortiguar ciertas condiciones abióticas como temperatura de aire y suelo, evapotranspiración o humedad del suelo, y podrían suavizar los efectos del cambio climático en una mayor medida que otros hábitats, como los pastizales (CALLAWAY & PUGNAIRE, 1999; SHUMWAY, 2000; BEY, 2003; GÓMEZ-APARICIO et al., 2004; PYKE & ANDELMAN, 2007). De este modo, aparece una diferente tasa de reclutamiento en los distintos hábitats de las montañas mediterráneas (MENDOZA et al., 2009b).

Estudios experimentales previos muestran que los escenarios climáticos basados en un incremento de la temperatura y la sequía producen una disminución en el crecimiento y la reproducción de algunas especies, mientras que otras se ven menos afectadas (PEÑUELAS et al., 2004b). Estos efectos diferentes sobre unas determinadas especies pueden provocar un reclutamiento diferencial, lo que podrá afectar a la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas (PEÑUELAS & FILELLA, 2001; PEÑUELAS et al., 2002; PEÑUELAS & BOADA, 2003). En este caso, las especies más tolerantes a la sequía, como los matorrales o aquellas especies con un origen mediterráneo, se verán menos afectadas por el cambio climático que las especies arbóreas o con un origen más boreal, por lo que podrían verse competitivamente beneficiadas.

2. Objetivos

El objetivo de este trabajo es determinar el efecto de los diferentes escenarios climáticos (veranos más secos, y veranos excepcionalmente húmedos) sobre el reclutamiento de las principales especies leñosas que conforman el paisaje en las montañas mediterráneas. Para ello, llevamos a cabo una aproximación experimental durante dos años consecutivos simulando dos escenarios climáticos contrastados respecto a la intensidad de la sequía estival, y analizamos el efecto sobre la supervivencia de plántulas de los tres principales grupos funcionales de especies leñosas: árboles, matorrales caducos y matorrales pioneros. Además, se consideraron las principales unidades de paisaje, por lo que seleccionamos los tres hábitats más abundantes en las montañas mediterráneas: pastizales, bajo cobertura de matorral, y bajo cobertura arbórea. En términos de sucesión ecológica, nuestra predicción es que veranos lluviosos favorecerán fundamentalmente a las especies de fase sucesional tardía, mientras que cuanto más seco es el verano, menos posibilidades tienen estas especies de establecerse, y solo las pioneras, o de fases intermedias, supuestamente más resistentes al estrés abiótico, tendrían posibilidad de establecerse.

3. Metodología

3.1. Área de estudio y especies

Este estudio se llevó a cabo durante los años 2007 y 2008 en la zona de La Cortijuela (1600 m s.n.m.), dentro de los límites del Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada). La vegetación de la zona está compuesta por una mezcla de parches con diferente grado de

manejo, en la que predominan las repoblaciones de pino, matorrales sucesionales, pastizales y parches de bosque autóctono nativo, donde se mezclan especies con un diferente origen biogeográfico. En este experimento nos centramos en las especies leñosas representantes de los principales estadios sucesionales de las montañas mediterráneas, por lo que seleccionamos un rango de especies desde árboles a matorrales pioneros. Las ocho especies focales fueron cuatro arbóreas, de las que dos eran caducas: serbal (*Sorbus aria*) y arce (*Acer granatense*), y dos perennes: pino silvestre (*Pinus sylvestris*) y encina (*Quercus ilex*); dos matorrales caducos: majuelo (*Crataegus monogyna*) y agracejo (*Berberis hispanica*); y dos matorrales pioneros: salvia (*Salvia lavandulifolia*) y retama negra (*Cytisus scoparius*). En términos de requerimientos ecológicos, *P. sylvestris* se clasificaría como boreo-alpina, *A. granatense* y *S. aria* como submediterráneas y el resto como mediterráneas (BLANCO et al. 2005). Todas estas especies están presentes de forma natural en la zona de estudio, de donde las semillas fueron colectadas, y son representativas de los tres estadios sucesionales.

3.2. Diseño experimental

El experimento consistió en un diseño de dos factores principales, agua disponible y tipo de hábitat, con tres niveles para cada uno de ellos. Para el factor hábitat, seleccionamos tres zonas que diferían en el tipo de cobertura vegetal y en sus condiciones abióticas asociadas: 1) pastizal: es una zona abierta sin cobertura leñosa y dominada por herbáceas que representaría la máxima disponibilidad lumínica; 2) bajo matorral: compuesto por los principales matorrales de la zona, principalmente *Crataegus monogyna*, *Prunus ramburii* y *Genista* spp., representando una disponibilidad lumínica media; 3) bosque: bosque mixto compuesto por *Pinus sylvestris* y *Quercus ilex*, con la mínima disponibilidad lumínica.

Para el factor disponibilidad hídrica, simulamos tres escenarios climáticos diferentes, que reproducen tres niveles de humedad en suelo: 1) verano seco: basado en el escenario A-2 propuesto por el Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC, 2001), donde se prevé una reducción del 30% de las precipitaciones durante la primavera y el verano en la región mediterránea. Para ello, construimos unas casetas de exclusión de lluvia basadas en el diseño de YAHDIAN & SALA (2002). Estas casetas se componen de una estructura metálica que soporta una serie de bandas de metacrilato sin filtros ultravioleta plegadas en forma de V. Cada estructura tiene una superficie de 4 m² (2x2 m) y una altura media de 1 m. La cubierta está formada por 7 bandas de metacrilato de 0.1 x 2.15 m que cubren el 35% de la superficie, de forma que retiran el 35% de la lluvia que se recibe de forma natural. Estas bandas sólo se colocaron de mayo a septiembre, simulando así veranos más largos y secos. 2) Verano húmedo: para simular eventos tormentosos colocamos unos cuadrados en el suelo de 2x2 m con un sistema de riego por aspersión compuesto por cuatro microaspersores con un ángulo de apertura de 90° y 2 m de alcance situados en las esquinas. Cada semana, desde mediados de junio a mediados de septiembre se aportó una cantidad de agua de 12 l/m², equivalente a una tormenta de verano, añadiendo un total de 180 l/m² durante todo el verano. 3) Verano control: condiciones naturales de lluvia durante el desarrollo del experimento. Para ello colocamos unos cuadrados de 2x2 m en el suelo a los que no se le aplicó ningún tratamiento, que actuaría como control del experimento. Cada unidad experimental estaba compuesta por 3 cuadrados de 2x2 m, con los tres escenarios climáticos representados. En cada uno de los tres hábitats se colocaron ocho réplicas de las unidades experimentales (24 en total).

En función del peso de las semillas, en diciembre de 2006 se sembraron de 5 a 15 semillas de cada una de las ocho especies en los cuadrados de 2x2 m, permaneciendo en el suelo durante todo el invierno, y pasando así un período de estratificación natural. Desde abril

hasta septiembre, en 2007 y 2008, se monitoreó la emergencia y supervivencia de cada plántula con una frecuencia de 15 días, marcando cada plántula de forma individual, anotando la fecha de emergencia, y en su caso de la muerte. Las plántulas supervivientes después del segundo verano se consideraron como ya establecidas.

La disponibilidad de humedad en el suelo se cuantificó a través del contenido volumétrico de humedad en suelo de forma mensual usando una sonda TDR (Time Domain Reflectometry, Spectrum Technologies, EEUU). La disponibilidad lumínica se estimó por medio de fotos hemisféricas, a partir de las cuáles se calculó el parámetro GSF (Global Site Factor), que representa la cantidad total de luz recibida en un punto a lo largo del año, variando de 0 (ausencia total de luz) a 1 (100% de disponibilidad lumínica; GÓMEZ-APARICIO et al. 2005).

3.3. Análisis de datos

Las diferencias en humedad del suelo y disponibilidad hídrica se analizaron por medio de un test ANOVA factorial considerando hábitat y escenario climático como factores. Para comprobar las diferencias entre los diferentes escenarios climáticos realizamos un análisis no paramétrico Kruskal-Wallis por especie y hábitat.

4. Resultados

Los tres hábitats estudiados presentaron diferencias estadísticamente significativas respecto a la humedad del suelo ($F = 20,88$; $P < 0,0001$; $g.l. = 2$), al igual que los escenarios climáticos también mostraron estas diferencias ($F = 50,99$; $P < 0,0001$; $g.l. = 2$). La disponibilidad lumínica también presentó diferencias entre hábitats ($F = 451,53$; $P < 0,0001$; $g.l. = 2$), no siendo éste el caso para los escenarios climáticos ($F = 1,29$; $P < 0,2804$; $g.l. = 2$). En ambos casos, la interacción hábitat por escenario climático no fue significativa.

De las 7560 semillas sembradas en este experimento, emergieron 2137 plántulas de las ocho especies estudiadas. La especie que mostró una mayor tasa de emergencia fue *Quercus*, con un 86,1% (*Cytisus*: 44,2%; *Sorbus*: 37,5%; *Crataegus*: 32,3%; *Pinus*: 25,4%; *Berberis*: 24,5%; *Acer*: 9,2%; *Salvia*: 8,1%). Después del segundo verano de estudio se establecieron un total de 1305 juveniles, de los que *Quercus* fue además la especie con una mayor tasa de supervivencia (86,8%), mientras que *Pinus* fue la especie con la tasa de supervivencia más baja (12,8%; Tabla 1).

En general, bosque y matorral fueron los hábitats donde la emergencia fue mayor. De igual forma, la supervivencia fue también mayor en estos dos hábitats en general, aunque algunas especies, como *Salvia* o *Cytisus* (ambas matorrales pioneros) presentaron una elevada tasa de supervivencia en el pastizal (Tabla 1).

Los diferentes escenarios climáticos no tuvieron el mismo efecto para cada una de las especies en los tres hábitats. Así, mientras que en bosque las diferencias entre los escenarios climáticos fueron significativas para cinco de las especies estudiadas, bajo cobertura de matorral y pastizal sólo hubo diferencias significativas para dos de ellas (Tabla 1). El escenario de verano húmedo aumentó la supervivencia de forma generalizada (Figura 1). Sin embargo, los veranos secos no presentaron el mismo efecto para todas las especies, mostrando una disminución de la supervivencia, principalmente para las especies arbóreas y un efecto diferente para los matorrales en función del hábitat donde se encuentran.

Tabla 1. Porcentajes de supervivencia para las ocho especies estudiadas en tres de los principales hábitats bajo los diferentes escenarios climáticos estudiados, expresada como la proporción de juveniles que sobreviven después del segundo verano respecto al total de plántulas emergidas. Además, se muestran las diferencias estadísticas entre escenarios climáticos mediante el test de Kruskal-Wallis. En todos los casos $GL = 2$. Los casos en los que las diferencias fueron estadísticamente significativas están resaltados en negrita.

Habitat	Especie	% Supervivencia			H	P
		V. Húmedo	V. Control	V. Seco		
Bosque	<i>Acer</i>	100.0	44.4	6.3	10.91	0.0043
	<i>Pinus</i>	16.2	0.0	0.0	2.11	0.3483
	<i>Sorbus</i>	92.2	44.7	35.9	9.97	0.0068
	<i>Quercus</i>	100.0	88.6	88.2	2.61	0.2710
	<i>Crataegus</i>	95.6	63.2	66.7	8.46	0.0145
	<i>Berberis</i>	94.1	64.0	66.7	9.49	0.0087
	<i>Cytisus</i>	93.8	81.8	67.5	7.52	0.0233
	<i>Salvia</i>	100.0	100.0	0.0	1.80	0.4066
Matorral	<i>Acer</i>	63.6	46.2	33.3	1.96	0.3754
	<i>Pinus</i>	45.2	2.3	0.0	14.67	0.0007
	<i>Sorbus</i>	82.4	64.9	71.1	0.79	0.6740
	<i>Quercus</i>	100.0	93.3	88.2	0.96	0.6172
	<i>Crataegus</i>	69.5	42.3	57.4	1.02	0.5994
	<i>Berberis</i>	82.9	34.1	64.4	7.50	0.0235
	<i>Cytisus</i>	74.0	63.6	73.1	1.26	0.5326
	<i>Salvia</i>	76.5	71.4	55.6	0.39	0.7976
Pastizal	<i>Acer</i>	0.0	0.0	0.0	--	--
	<i>Pinus</i>	0.0	0.0	0.0	--	--
	<i>Sorbus</i>	77.8	36.4	7.7	9.09	0.0106
	<i>Quercus</i>	100.0	51.4	76.3	9.48	0.0087
	<i>Crataegus</i>	64.3	29.4	0.0	5.02	0.0813
	<i>Berberis</i>	0.0	25.0	0.0	0.64	0.7275
	<i>Cytisus</i>	83.3	54.5	69.6	2.26	0.3228
	<i>Salvia</i>	92.9	57.1	69.2	1.47	0.4794

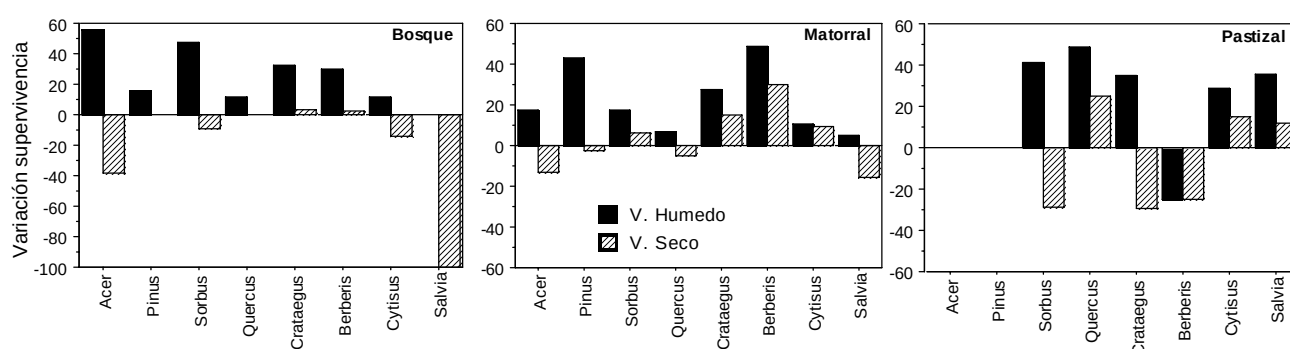


Figura 1. Variación del porcentaje de supervivencia respecto al control para cada una de las especies bajo los dos escenarios climáticos: veranos secos y veranos húmedos en los tres hábitats estudiados.

5. Discusión

Los resultados de este experimento mostraron un beneficio neto en un escenario de verano húmedo, ya que se incrementó la supervivencia de todas las especies a lo largo del gradiente de hábitats estudiados. Otros estudios han demostrado que la sequía durante los

primeros veranos es uno de los principales cuellos de botella para el reclutamiento de muchas especies en los ecosistemas mediterráneos (CASTRO et al., 2005; VILLAR-SALVADOR et al., 2004; MENDOZA et al., 2009a), por lo que una disminución del estrés hídrico en estos primeros estadios, puede representar una ventana de reclutamiento que permita el mantenimiento de las poblaciones (ERIKSSON & FRÖBORG, 1996; GARCÍA et al., 2000). Estos veranos húmedos inducen además una mayor tasa de crecimiento de las plántulas, lo que les permite profundizar más las raíces y soportar mejor los sucesivos veranos (REY-BENAYAS, 1998; CASTRO et al., 2005; MENDOZA et al., 2009a). Una vez superado este cuello de botella inicial, incluso las especies más sensibles al estrés hídrico, como aquellas con un origen biogeográfico boreo-alpino, son capaces de sobrevivir durante los años secos, pudiendo mantener de esta forma la estructura de la población y de la comunidad (GARCÍA et al. 2000; CASTRO et al. 2004).

Los veranos más secos, por contra, disminuyeron de forma general la supervivencia de las plántulas, aunque su efecto no fue el mismo para todas las especies estudiadas. Las especies en las que la disminución de la supervivencia fue más patente fueron aquellas con un origen biogeográfico boreo-alpino o submediterráneo, es decir, *Acer*, *Sorbus* y *Pinus*, llegando en el caso de ésta última especie al colapso total de reclutamiento en el escenario de mayor sequía. Sin embargo, las especies de origen típicamente mediterráneo no mostraron una clara diferencia respecto al verano control en términos de supervivencia. De las cuatro especies arbóreas, *Quercus* fue la única especie que no mostró una disminución en la supervivencia en un escenario de verano seco, posiblemente debido al fuerte efecto que en esta especie tienen las reservas de la semilla, que la hacen ser más independiente de las condiciones abióticas durante los primeros estadios (QUERO et al., 2007). Estos resultados concuerdan con los planteados en este estudio, demostrando que aquellas especies con una mejor adaptación para soportar la sequía estival, es decir las especies con origen mediterráneo y sobre todo los matorrales, serán menos afectadas por los veranos más secos. Si, como cabe esperar en un escenario de cambio global, estos veranos más secos son cada vez más frecuentes (HOUGHTON et al., 2001), en los ecosistemas mediterráneos se podría producir un reclutamiento diferencial de este tipo de especies, aumentando así su dominancia en la comunidad a largo plazo en detrimento de las especies arbóreas con mayores requerimientos hídricos (MENDOZA et al., 2009b).

Los diferentes escenarios sucesionales también tuvieron un efecto importante sobre la supervivencia de las especies estudiadas, teniendo además un efecto sobre los escenarios climáticos aplicados. Bajo el escenario de verano húmedo, el bosque fue el hábitat que presentó una mayor tasa de supervivencia para el global de las especies, lo que unido al importante efecto de tampón durante los veranos secos (GREENE, 1999; MENDOZA et al., 2009a), hace posible asumir que los individuos reclutados estos veranos húmedos sean capaces de sobrevivir los posteriores veranos más secos. Por otro lado, bajo el escenario de veranos más secos, la mayor tasa de supervivencia la presentó el hábitat bajo cobertura de matorral. Estos resultados apoyan los obtenidos por otros estudios (CALLAWAY & PUGNAIRE, 1999; SHUMWAY, 2000; GÓMEZ-APARICIO et al., 2004), y resaltan el importante efecto facilitador de matorrales. El pastizal fue el hábitat donde la supervivencia fue menor de forma generalizada para el conjunto de las especies.

De las especies arbóreas, la única de origen boreo-alpino (*Pinus sylvestris*) sólo fue capaz de reclutar nuevos individuos en el escenario más húmedo y en los dos hábitats con cobertura vegetal. De las otras dos especies arbóreas de origen sub-mediterráneo, *Acer* pudo reclutar bajo los tres escenarios climáticos en bosque y matorral, y *Sorbus* además en pastizal.

Quercus, con origen mediterráneo, fue la única especie arbórea con una elevada tasa de supervivencia independientemente del escenario climático o del hábitat. Estos resultados muestran la importancia del ambiente lumínico para la supervivencia de juveniles de las especies arbóreas, siendo posible el reclutamiento en el pastizal sólo para *Quercus* y *Sorbus*, las especies arbóreas más adaptadas a la sequía (GÓMEZ-APARICIO et al., 2006; PUERTA-PIÑERO et al., 2007; MENDOZA et al., 2009a).

Los matorrales caducos, *Crataegus* y *Berberis*, presentaron una alta tasa de supervivencia en los tres hábitats, aunque no fueron capaces de reclutar ningún individuo en pastizal en el escenario de verano seco. Por el contrario, las dos especies de matorral pionero, *Cytisus* y *Salvia*, presentaron en el pastizal una elevada supervivencia en las condiciones más secas. Estas dos especies tienen unos requerimientos lumínicos muy elevados, lo que unido a su alta resistencia al estrés hídrico, les permiten ser las únicas especies capaces de reclutar de una forma efectiva en este hábitat bajo los tres escenarios climáticos.

6. Conclusiones

En este estudio hemos demostrado que los veranos excepcionalmente húmedos suponen un evento muy importante para el reclutamiento de la comunidad, pero de forma especial para las especies arbóreas con mayores requerimientos hídricos, aunque estos veranos son cada vez menos frecuentes en un escenario de cambio global. Por el contrario, los cada vez más frecuentes veranos secos, presentaron un efecto muy negativo para las especies de origen no mediterráneo, pero neutro para los matorrales. En un escenario de cambio global, cabría esperar un reclutamiento diferencial de las especies de matorrales, lo que llevaría a una progresiva “matorralización” en los ecosistemas de las montañas mediterráneas.

7. Agradecimientos

Nuestro agradecimiento a la dirección del P. Nac. Sierra Nevada por las facilidades para este estudio. El montaje del experimento fue posible gracias a Nacho Villegas, Asier Herrero y Ramón Ruiz, así como Ángel Navarra y Joaquín Sánchez. Este experimento ha sido financiado por el proyecto DINAMED (CGL2005-05830-C03-03), proyecto GESBOME (Gestión Sostenible del Bosque Mediterráneo en un Escenario de Cambio Global, Proyecto de Excelencia de la Junta de Andalucía P06-RNM-1890), y una beca predoctoral FPI del Ministerio de Educación y Ciencia (BES-2006-13562) a L.M.

8. Bibliografía

- BEY, A.; 2003. Evapoclimatology modelling of four restoration stages following Krakatau's 1883 destruction. *Ecological Modelling* 169: 327-337
- BLANCO, E.; COSTA, M.; ESCRIBANOM R.; 2005. Los bosques ibéricos: una interpretación geobotánica. Planeta, Barcelona.
- CALLAWAY, R. M.; PUGNAIRE, F.I.; 1999. Facilitation in plant communities. En: PUGNAIRE, F.I.; VALLADARES, F. (eds.): Handbook of functional plant ecology. 623-648. Marcel Dekker, New York.

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J Ecol* 92: 266-277.

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J. A.; GÓMEZ, J. M.; 2005. Alleviation of summer drought boosts establishment success of *Pinus sylvestris* in a Mediterranean mountain: an experimental approach. *Plant Ecol.* 181: 191-202.

ERIKSSON, O.; FRÖBORG, H.; 1996. "Windows of opportunity" for recruitment in long lived clonal plants: Experimental studies of seedling establishment in *Vaccinium* shrubs. *Can J Bot* 74:1369-1374.

GARCÍA, D.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 1999. Age structure of *Juniperis communis* L. in the Iberian Peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biol. Cons.* 87: 215-220.

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. *Biol Cons* 95:31-38.

GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; GÓMEZ, J.M.; HÓDAR, J.A.; CASTRO, J.; BARAZA, E.; 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecol. Appl.* 14:1128-1138.

GÓMEZ-APARICIO, L.; VALLADARES, F.; ZAMORA, R.; QUERO, J.L.; 2005. Response of tree seedlings to abiotic heterogeneity generated by nurse shrubs: an experimental approach at different scales. *Ecography* 28: 757-768.

GÓMEZ-APARICIO, L.; VALLADARES, F.; ZAMORA, R.; 2006. Differential Light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiology* 26: 947-958.

GRACE, J.; 1997. Plant water relations. En: Crawley, M.J. (ed.), *Plant Ecology*, 2nd ed. 28–50. Oxford, Blackwell.

GREENE, D.F.; ZASADA, J.C.; SIROSIS, L.; KNEESHAW, D.; MORIN, H.; CHARRON, I.; SIMARD, M.; 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Can J Forest Res* 29: 824-839.

HARPER, J.L.; 1977. *Population biology of plants*. Academic Press. London.

HOUGHTON, J.T.; DING, Y.; GRIGGS, D.J.; NOGUER, M.; VAN DER LINDEN, P.J.; XIAOSU, D.; 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), Cambridge, England

IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change.; 2001. *Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability*. Summary for policymakers – A report of working group II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Génova, Suiza.

KOZLOWSKI, T.T.; 1968. Water Deficits and Plant Growth, Vols. I and II. Academic Press, New York.

LLORET, F.; PEÑUELAS, J.; ESTIARTE, M.; 2004. Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biol* 10: 248-258.

MENDOZA, I.; ZAMORA, R.; CASTRO, J.; 2009a. A seeding experiment for testing tree-community recruitment under variable environments: Implications for forest regeneration and conservation in Mediterranean habitats. *Biol. Cons.* (doi:10.1016/j.biocon.2009.02.018).

MENDOZA, I.; GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAMORA, R.; MATÍAS, L.; 2009b. Recruitment limitation of forest communities in a degraded Mediterranean landscape. *J. Veg. Sci.* 20: 367-376.

PEÑUELAS J.; FILELLA I.; 2001. Phenology: Responses to a warming world. *Science* 294: 793-795.

PEÑUELAS, J.; FILELLA, I.; COMAS, P.; 2002. Changed plant and animal cycles from 1952–2000 in Mediterranean region. *Global Change Biol* 8: 531-544.

PEÑUELAS, J.; BOADA, M.; 2003. A global change-induced biome shift in the Montseny mountain (SE Spain). *Global Change Biol* 9: 131-140.

PEÑUELAS J.; FILELLA I.; ZHANG X.; LLORENS L.; OGAYA R.; LLORET F.; COMAS P.; ESTIARTE, M.; TERRADAS J.; 2004a. Complex spatio-temporal phenological shifts in as a response to rainfall changes. *New Phytol* 161: 837-846.

PEÑUELAS, J.; GORDON, C.; LLORENS, L.; NIELSEN, T.; TIETEMA, A.; BEIER, C.; BRUNA, P.; EMMETT, B.; ESTIARTE, M.; GORISSEN, A.; 2004b. Nonintrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons and species in a North-South European gradient. *Ecosystems* 7: 598-612.

PUERTA-PIÑERO, C.; GÓMEZ, J.M.; VALLADARES, F.; 2007. Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecol. Manage.* 242: 462-469.

PYKE, C.R.; ANDELMAN, S.J.; 2007. Land use and land cover tools for climate adaptation. *Climate change* 80: 239-251.

QUERO, J.L.; VILLAR, R.; MARAÑÓN, T; ZAMORA, R; POORTER, L.; 2007. Seed mass effect in four Mediterranean *Quercus* species (*Fagaceae*) growing in contrasting light environments. *Am J Bot* 94: 1795-1803.

REY-BENAYAS, J.M.; 1998. Growth 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.

RODÓ, X.; COMÍN, F.; 2001. Fluctuaciones del clima mediterráneo: conexiones globales y consecuencias regionales. En: ZAMORA, R.; PUGNAIRE, F. (eds.) *Ecosistemas*

Mediterráneos. Análisis funcional. 1-35. CSIC-AEET. Granada.

SHUMWAY, S.W.; 2000. Facilitative effects of a sand dune shrub on species growing beneath the shrub canopy. *Oecologia* 124: 138-148.

TERRADAS, J.; 2001. Ecología de la vegetación. Omega. Barcelona.

VILLAR-SALVADOR, P; PLANELLES, R.; OLIET, J.; PEÑUELAS-RUBIRA, J.L.; JACOBS, D.F.; GONZÁLEZ, M.; 2004. Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiology* 24:1147-1155.

YAHDJIAN, L.; SALA, O.; 2002. A rainout shelter design for intercepting different amounts of rainfall. *Oecologia* 133: 95-101.

ZAMORA, R.; GARCÍA-FAYOS, P.; GÓMEZ-APARICIO, L.; 2004. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. En: Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. 371-396. VALLADARES, F. (ed.). Ministerio de Medio Ambiente. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Madrid.