

Regeneración sexual de los bosques de encinos (*Quercus*): una perspectiva mundial

Pérez-Izquierdo, L.,* Pulido, F.

Grupo de Investigación Forestal. Universidad de Extremadura, 10600 Plasencia

*e-mail: lperez@ica.csic.es

Resumen

La falta de regeneración en los bosques de *Quercus* es una tendencia que amenaza la persistencia de estos sistemas forestales. En este trabajo revisamos las evidencias disponibles sobre este tema analizando las probabilidades de transición exitosa (PT) a lo largo del ciclo de regeneración: fertilización, desarrollo de la bellota, supervivencia frente a los consumidores pre- y post- dispersivos, dispersión, germinación, supervivencia de plántulas y establecimiento de las mismas. Se revisaron 154 artículos publicados entre 1968 y 2011 y realizados con 47 especies distintas dentro del género *Quercus*. La mayoría de estudios que proporcionan valores de PT han sido llevados a cabo en Estados Unidos (principalmente con *Q. rubra*, *Q. douglassii* y *Q. lobata*) y en España (con *Q. ilex* y *Q. suber*). Los *Quercus* caducifolios en bosques densos han sido estudiados con mayor intensidad. En cuanto a las transiciones entre etapas reproductivas, la mayoría de los trabajos se refieren al consumo de bellotas y a la emergencia y supervivencia de plántulas en el primer año de edad. La carencia acusada de estudios que abordan las etapas iniciales y finales del ciclo, dificultan en gran medida el entendimiento del proceso completo de regeneración así como la aplicación de medidas facilitadoras.

Palabras clave: bellota, establecimiento plántula, probabilidad de transición, regeneración forestal.

1. Introducción

Los bosques de *Quercus* se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo de latitudes templadas y subtropicales del hemisferio norte, a menudo en sistemas dedicados a la ganadería o a la producción de madera. En estos sistemas las bellotas juegan un papel esencial en la alimentación del ganado y de la fauna salvaje. Este géne-

ro cuenta con más de 400 especies, la mayoría de las cuales son especies dominantes en la vegetación en la que se integran (Yue *et al.*, 2001).

La falta de regeneración de las principales especies de *Quercus* es un hecho constatado a lo largo de las distintas regiones en las que se encuentran (Singh and Singh, 1987; Lorimer, 1993; McDonald *et al.*, 2003; Palmer *et al.*, 2004; Moreno and Pulido, 2009) siendo particularmente evidente en los bosques abiertos y de tipo sabanoide localizados en las regiones más secas de sus áreas de distribución (Bolsinger, 1988; Standiford *et al.*, 1997; Pulido and Díaz, 2005). Esta evidencia ha hecho que la comunidad científica sienta un gran interés en el estudio de los factores que controlan el establecimiento final de nuevas plantas. Pero la regeneración, entendida como un proceso dinámico mediante el cual nuevos individuos llegan a ser adultos compensando así las pérdidas por mortalidad natural o artificial (Harper, 1977), es un proceso complejo que incluye varias etapas del ciclo biológico marcadas por los distintos estadios reproductivos (flores, frutos, plántulas, árbol). Todo ello conduce a que si estas fases no se analizan como parte de un conjunto, el entendimiento del proceso se dificulta en gran medida.

Por tanto, la regeneración de las plantas puede estar limitada por la cantidad de semillas producidas, por la actividad de los predadores de semillas, por la efectividad de los dispersadores, por la disponibilidad de microhábitats para la germinación de semillas, por el establecimiento de plántulas y por la actividad de los herbívoros que se alimentan de las pequeñas plantas (Shupp, 1995; Schupp and Fuentes, 1995; Hulme, 1996). En el caso de los *Quercus*, las bellotas sufren con frecuencia una intensa presión debida a la predación, tanto predispersiva como postdispersiva, que limita en gran medida su regeneración natural. Las bellotas suelen ser infestadas por gorgojos, polillas y otras larvas de insectos (Anderson, 1992; Crawley and Long, 1995; Pulido and Díaz, 2005; Fukumoto and Kajimura, 2010). Existe, además, un gran número de vertebrados, principalmente aves y roedores, que basan su dieta en el consumo de bellotas y a los que se considera como los principales limitantes de la regeneración en la mayoría de bosques de *Quercus* (Shaw, 1968, Tellería *et al.*, 1991; Crow, 1992; Crawley and Long, 1995; Iida, 1996; Kollmann and Schill, 1996; Sun and Chen, 2001; Gómez, 2003). Sin embargo, en este tema se establece una dicotomía ya que ellos son también los principales agentes dispersantes de las bellotas (Sork, 1984; Kollmann and Schill, 1996; Díaz *et al.*, 2009). Una vez que las bellotas escapan a la predación también se producen pérdidas a la hora de la germinación y emergencia, pero éstas no parecen ser determinantes de la regeneración (Shaw, 1968). En la etapa de plántula las pérdidas de las mismas pueden llegar a ser elevadas debido a la alta mortalidad que sufren (Gómez *et al.*, 2003), esta fase está considerada como una de las más vulnerables en el ciclo de vida de la mayoría de las plantas superiores (Harper, 1977).

La mayor parte de los estudios existentes hasta el momento en este tema abordan las fases que componen el proceso de regeneración por separado, sólo unos pocos trabajos analizan las distintas fases del proceso en *Quercus* en un mismo episodio reproductivo (Clark *et al.*, 1998; Pulido and Díaz, 2005). Así, se ha trazado el objetivo de realizar un análisis descriptivo de la bibliografía recogida hasta la fecha sobre la de-

mografía de regeneración de los *Quercus*, destacando los aspectos en los que más ha incidido la comunidad científica internacional.

2. Material y métodos

Se revisaron 154 artículos en los que se estudiaban las distintas fases del ciclo de regeneración de especies del género *Quercus*. Las fechas de estos trabajos estaban comprendidas entre 1968 y 2011, y fueron realizados con 47 especies distintas dentro del género *Quercus* a lo largo del área de distribución de dichas especies. La información recabada dio lugar a una base de datos con 300 casos de estudio independientes. Se analizaron las probabilidades de transición exitosa (PT) a lo largo del ciclo de regeneración: fertilización, desarrollo de la bellota, supervivencia frente a los consumidores pre-dispersivos, dispersión, supervivencia frente a consumidores post-dispersivos, germinación, supervivencia de plántulas y establecimiento de las mismas. En este trabajo exponemos las fortalezas y carencias detectadas en las investigaciones sobre la regeneración de los bosques de *Quercus*, señalando posibles vías de trabajo futuras que permitan una mayor aplicación del conocimiento a la gestión forestal y silvopastoral de estos sistemas.

3. Análisis bibliométrico de los estudios de regeneración de *Quercus*

El género *Quercus* siempre ha suscitado un gran interés entre los investigadores dado que es una de las especies más importantes en muchos de los bosques del hemisferio norte. Desde la segunda mitad del siglo pasado hasta la actualidad los estudios relacionados con estas especies se han multiplicado de manera exponencial. Sin embargo, los estudios que analizan las probabilidades de transición entre las distintas fases del ciclo de regeneración se han mantenido más o menos constantes a lo largo del tiempo. Esta situación parece sorprendente ya que la falta de regeneración en los *Quercus* es una realidad acuciante en muchos de los sistemas en los que se encuentran, pero la realización de este tipo de trabajos no es tarea fácil debido al gran trabajo de campo requerido.

Los diferentes estudios sobre probabilidades de transición se concentran en América (38 %) y en Europa (43 %), principalmente en Estados Unidos (29 % del total) y en España (29 % del total), respectivamente. Se localizan algunos en el sudeste de China, Japón, Oriente Medio y Centroamérica. En México sólo hay realizados un 5 % del total de trabajos a pesar de que es el país con la mayor cantidad de especies de *Quercus*. Se estima que allí existen entre 130 y 200 especies distintas (Zavala, 1990; Nixon, 1993). La distribución de estos estudios en un mapa se aproxima al patrón de distribución mundial de estas especies. Sin embargo, existiría una carencia de estudios de este tipo en la parte septentrional de Europa y en países del sur asiático con presencia clara de especies del género *Quercus*.

La especie que, con diferencia, más atención ha recibido en los estudios de demografía ha sido *Quercus ilex*, resultado que cabe esperar dada la frecuencia tan alta de estudios realizados en España y dado que esta especie es la especie forestal más abundante en dicha región. Le siguen *Q. rubra* en el este de Norteamérica, *Q. suber* en la región mediterránea, *Q. robur* en Centro y Norte de Europa y *Q. douglassii* y *Q. lobata* en el oeste de Estados Unidos.

La mayoría de los estudios de este tipo se han realizado con especies mediterráneas y templadas, existiendo un equilibrio entre ellas. Menos atención se ha prestado a las semidesérticas y tropicales. Las especies templadas prevalecen en América y mientras que las mediterráneas lo hacen en Europa, en la costa oeste del nuevo continente también hay algunos trabajos realizados con especies de clima mediterráneo. En Asia la mayoría de estudios se han realizado con especies templadas y tropicales y sólo hay dos estudios con especies de clima mediterráneo y semidesértico. La demografía de regeneración con especies semidesérticas se ha estudiado prácticamente en América, concretamente en Arizona. Los trabajos con especies tropicales están repartidos similarmente en Asia y América.

En cuanto al hábito foliar existe un predominio de especies estudiadas caducas frente a perennes. Si dividimos entre continentes, en Europa y Asia el predominio es de las caducas pero en Europa hay más trabajos con especies perennes, resultado derivado del alto número de estudios en los que está involucrada la especie *Quercus ilex*.

La gran mayoría de estudios se han llevado a cabo en bosques, existiendo un predominio notable de éstos en todos los continentes, en particular de los bosques densos; y un equilibrio entre dehesas y sabanas, localizadas en Europa y en América respectivamente. En Asia, únicamente hay estudios realizados en bosques y en menor medida en zonas de matorral.

Las fases del ciclo de regeneración más estudiadas han sido la emergencia y la supervivencia de plántulas del primer año. El consumo de bellotas, tanto pre- como post-dispersiva, también ha recibido un gran interés, sin embargo poco se conoce acerca de la dispersión de las mismas. Únicamente 13 trabajos analizan el proceso de dispersión detalladamente, discerniendo entre predación de bellotas y remoción o desaparición de las mismas; los estudios existentes que simplemente analizan la predación tienden a equiparar estos dos conceptos. Tomando solamente los trabajos de dispersión, observamos que la suposición de considerar las semillas desaparecidas como predadas no es del todo acertada ya que aproximadamente un tercio de las bellotas dispersadas podría sobrevivir al no ser depredadas. Además de esto, se observa una falta evidente de estudios en las primeras etapas del ciclo, éxito en la fertilización y maduración de frutos. De la primera sólo existen dos trabajos que ofrecen datos, ambos realizados con la especie *Quercus ilex* y de la segunda, únicamente cinco trabajos abordan esta fase del ciclo. También existe una falta acusada de estudios de las etapas finales del ciclo, la transición de brinzal a adulto. En este caso cabe destacar que hay además ocho trabajos más en los que se estudia simplemente la supervivencia al final de los dos años de vida y seis en los que se estudia la supervivencia al final de los tres años de vida, es decir, supervivencias acumuladas. Estos resultados pueden derivar de la dificultad de abordar las etapas iniciales y finales del ciclo.

Cabe señalar que la bibliografía se encuentra un tanto difusa en cuanto a la utilización correcta de los términos, dificultando así el entendimiento correcto de la información aportada. Los términos germinación y emergencia en muchos casos se utilizan indistintamente, siendo procesos claramente diferenciados. Como se ha mencionado anteriormente, predación se equipara a remoción sin evaluar las consecuencias que ello supone. La terminología de plántula y brinzal requeriría de una definición normalizada por la comunidad científica; en este caso cada trabajo individual parece adoptar su propio criterio de diferenciación, lo que ha dificultado sobremanera el análisis de los datos. Nosotros proponemos la edad de la planta como criterio de clasificación más adecuado: la planta de un año se correspondería con el término plántula y una vez que ésta haya sobrevivido al primer año de edad, que parece ser crucial, nos referiríamos al término brinzal. Todo ello porque el uso estandarizado de los términos, facilita y mejora la investigación en todas sus vertientes.

Según Harper (1977), la fecundidad (producción de semillas viables) puede condicionar las perspectivas de regeneración en los ecosistemas forestales dominantes. En el caso de los *Quercus* no se puede dar una afirmación concluyente al respecto debido a la escasez tan acusada de trabajos en el tema. Además, la falta de ensayos dilatados en el tiempo hace que exista la carencia anteriormente mencionada de conocimiento en relación a la transición de brinzal a adulto, situación que dificulta la aplicación de medidas de restauración exitosas.

4. Conclusiones

La principal conclusión que se deduce de este trabajo es la carencia acusada de estudios existentes que abordan las fases iniciales y finales del ciclo de regeneración, situación que ocasiona un sesgo en el conocimiento total del ciclo, impidiendo tener una visión real y holística del mismo. Así, hasta que no se tenga un conocimiento profundo del ciclo completo de regeneración no se podrán aplicar medidas de manejo o de gestión forestal adecuadas, porque la aplicación de una medida que favorezca una fase del proceso puede que tenga efectos desastrosos en las restantes. La modelización del proceso completo sería una vía interesante de aplicación de toda la investigación realizada hasta el momento junto con los futuros esfuerzos que se efectúen, estableciendo distintas dinámicas poblacionales.

5. Bibliografía

- Anderson, C., 1992. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns. *For. Ecol. Manage.* 50: 247–251.
- Bolsinger, C.L., 1988. The hardwoods of California's timberlands, woodlands, and savannas (*Resource Bulletin PNW-RB-148*). USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, Oregon.

- Clark, J.S., Macklin, E., Wood, L., 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecol. Monographs*, 68: 213-235.
- Crawley, M.J. and LONG, C.R., 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol.* 83: 683-696.
- Crow, T.R., 1992. Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings. *Oecol.* 91: 192-200.
- Díaz, M., Alonso, C.L., Arroyo, L., Bonal, R., Muñoz, A. y Smit, C., 2009. Desarrollo de un protocolo de seguimiento a largo plazo de los organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos. MARM. Madrid.
- Fukumoto, H. y Kajimura, H., 2011. Effects of asynchronous acorn production by cooccurring *Quercus* trees on resource utilization by acorn-feeding insects. *J. For. Res.* 16: 62-67.
- Gómez, J.M., 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- Gómez, J.M., García, D. y Zamora, R., 2003. Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *For. Ecol. and Manage.* 180: 125-134.
- Harper, J.L., 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- Hulme, P.E., 1996. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *J. Ecol.* 84: 853-861.
- Iida, S., 1996. Quantitative analysis of acorn transportation by rodents using magnetic locator. *Vegetatio* 124: 39-43.
- Kollmann, J. y Schill, H.P., 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- Lorimer, C.G., 1993. Causes of the oak regeneration problem. In: Loftis, D., McGee, C.E. (Eds.), Oak Regeneration: Serious Problems, Practical Recommendations. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. SE-84, September 8-10, 1992, Knoxville, TN, pp. 14-39.
- McDonald, R.I., Peet, R.K. y Urban, D.L., 2003. Spatial patterns of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a piedmont forest. *J. Veg. Sci.* 14: 441-450.
- Moreno, G. y Pulido, F.J., 2009. The functioning, management and persistence of dehesas. In: Rigueiro-Rodríguez, McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. (Eds.), Agroforestry in Europe: Current status and future prospects. *Adv. in Agrofor.* 6: 127-160.
- Nixon, K.C., 1993. The genus *Quercus* in Mexico. In: Ramamoerthy, T.P., Bye, R. and Fa, J.E.(eds.) Biological diversity of Mexico, pp. 447-458. Oxford University Press, Oxford.
- Palmer, S.C.F., Mitchell, R.J., Truscott, A.M. y Welch, D., 2004. Regeneration failure in Atlantic oakwoods: the roles of ungulate grazing and invertebrates. *For. Ecol. and Manage.* 192: 251-265.
- Pulido, F.J. y Díaz, M., 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience* 12: 92-102.
- Schupp E.W., 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice and patterns of plant recruitment. *Amer. J. Bot.* 82: 399-409.
- Schupp E.W. y Fuentes M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2: 267-275.
- Shaw, M.W., 1968. Factors Affecting the Natural Regeneration of Sessile Oak (*Quercus Pe-*

- traea*) in North Wales: II. Acorn Losses and Germination Under Field Conditions. *J. Ecol* 56: 647-660.
- Singh, J.S. y Singh, S.P., 1987. Forest vegetation of Himalaya. *Botanical review*. 53: 80-192.
- Sork, V.L., 1984. Examination of seed dispersal and survival in red oak, *Quercus rubra* (Fagaceae), using metal-tagged acorns. *Ecol.* 65: 1020-1022.
- Standiford, R.B., McDougald, N., Frost, W. y Phillips, R., 1997. Factors influencing the probability of oak regeneration on southern Sierra Nevada woodlands in California. *Madroño* 44:170–183.
- Sun, S.C. y Chen, L.Z., 2001. The effects of animal removal and groundcover on the fate of seeds of *Quercus Liaotungensis*. *Acta Ecol. Sinica* 21: 80–85.
- Tellería, J.L., Santos, T. y Alcantara, M., 1991, Abundance and food-searching intensity of wood mice (*Apodemus sylvaticus*) in fragmented forests. *J. Mammal.* 72: 183-187.
- Yue, M., Ren, Y. y Gu, T.Q., 2001. A preliminary study of *Quercus glandifera* var. *brevipetiolata* forest in Foping Natural Reserve. *Acta Bot. Boreal-Occident Sin.* 21(1): 146-153.
- Zavala, F., 1990. Los encinos mexicanos: un recurso desaprovechado. *Cienc. Desarro.* 95: 43-51.

