

Revisiones

Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos

Pedro Jordano¹, Regino Zamora², Teodoro Marañón³ y Juan Arroyo⁴

¹ Estación Biológica de Doñana, CSIC, Apdo. 1056, E-41080 Sevilla.

² Departamento de Biología Animal y Ecología, Universidad de Granada.

³ IRNA, CSIC.

⁴ Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.

Muchas especies leñosas mediterráneas tienen limitada su capacidad de regeneración natural debido a la sequía estival, la herbivoría y las perturbaciones de origen antrópico. Para paliar esta problemática estamos desarrollando técnicas de restauración basadas en el conocimiento de los principios demográficos y de los factores causales que limitan el reclutamiento. Gracias a la colaboración con la empresa pública TRAGSA y los gestores de varios Espacios Protegidos de Andalucía, estamos abordando los siguientes objetivos: 1) análisis de los ciclos de regeneración natural de especies forestales de amplia distribución y de especies amenazadas; 2) estudio del papel de la estructura del hábitat y de su heterogeneidad espacial en el éxito de las actuaciones de reforestación; y 3) seguimiento y evaluación del impacto demográfico de las actuaciones forestales (aclareo, rozas, desbroce).

Introducción

Las etapas de dispersión de las semillas, su germinación y el establecimiento de las plántulas son fases demográficas clave para comprender la regeneración forestal en condiciones naturales. Sin embargo sabemos poco sobre los requerimientos de regeneración de las especies leñosas mediterráneas en relación con las prácticas de reforestación. Ello se debe a que aún desconocemos mucho de la historia natural básica de nuestros árboles y arbustos y, como dijo Bradshaw (1987), "la restauración exitosa de un ecosistema alterado es la prueba de fuego de nuestra comprensión de éste ecosistema". Nuestra historia forestal reciente se ha caracterizado por una ausencia de comunicación entre equipos de ecólogos y biólogos que trabajan sobre vegetación mediterránea y los equipos más técnicos, de ingenieros forestales, que desarrollan su actividad desde una consideración diferente del bosque. A esto se ha unido la reciente importancia de equipos de gestores que tienen la obligación de administrar y gestionar los espacios protegidos. Con estas premisas en mente iniciamos en 1999 un proyecto coordinado entre nuestros tres grupos de investigación y la empresa TRAGSA, con el objetivo de integrar nuestras investigaciones y desarrollar aplicaciones viables en proyectos de conservación y restauración del bosque Mediterráneo. En este artículo resumimos algunos de los resultados más relevantes en esta línea de trabajo. Podemos concluir que es absolutamente necesaria la coordinación y el trabajo conjunto a tres bandas, entre investigadores, empresas de gestión ambiental y gestores de espacios naturales protegidos. Además dicha colaboración es posible y viable cuando se parte de una mentalidad abierta que reconoce en primer lugar

lo mucho que aún debemos aprender sobre nuestros ecosistemas para resistir la "prueba de fuego" anteriormente mencionada.

Nuestro proyecto coordinado se está llevando a cabo en tres espacios protegidos de Andalucía: el Parque Natural de Cazorla, Segura y Las Villas en Jaén (en adelante, SCSV); el Parque Nacional de Sierra Nevada en Granada (en adelante, SN); y el Parque Natural de Los Alcornocales en Cádiz y –Málaga (en adelante, LA). Estudiamos formaciones de bosque y matorral mediterráneo (entre 300-2200 m) que incluyen alcornocales (sitios en LA), pinar montano (sitios en SCSV) y pinares y bosque de quercíneas de alta montaña (sitios en SN). Además, nuestro diseño en SN incluyó un gradiente altitudinal entre áreas bajas (400 m) y la alta montaña (2200 m).

Estamos trabajando con dos grupos de especies. Por un lado, aquéllas que son dominantes en la vegetación y que tienen una amplia distribución geográfica (*Pinus nigra* y *Juniperus* spp., en SCSV; *Pinus sylvestris*, *P. nigra*, *Quercus ilex*, *Q. Pyrenaica*, en SN; *Quercus suber*- *Q. Canariensis*, en LA). Por otro, especies de distribución restringida, endémicas o amenazadas y que tienen distribuciones geográficas limitadas o relicticas en el Sur de España (*Prunus mahaleb*, *Taxus baccata* y *Acer granatense* en SCSV; *Acer granatense* y *Taxus baccata* en SN; *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*, *Frangula alnus* subsp. *baetica*, *Laurus nobilis* e *Ilex aquifolium* en LA).

Objetivos

Nuestro plan de trabajo incluye tres objetivos principales:

1-Análisis demográficos para documentar la lluvia de semillas, germinación, emergencia y establecimiento de plántulas. Queremos así comprender los factores que limitan el reclutamiento en el ambiente natural, caracterizado por paisajes heterogéneos en un mosaico de rodales que difieren en calidad. Abordamos también estudios sobre la estructuración genética de poblaciones.

2-Experimentos de campo que incluyen siembra de semillas y trasplante de plántulas y plántones para determinar el papel de los arbustos pioneros como protectores para las especies leñosas y su potencial como instrumentos de restauración *in situ* del bosque y matorral mediterráneo.

3-Cuantificación de los efectos ecológicos de las prácticas forestales (desbroce, aclareo) sobre la diversidad de plantas y el potencial de regeneración de las especies leñosas. El objetivo es identificar las consecuencias de las prácticas forestales sobre la regeneración de la comunidad del bosque en parcelas controladas que tienen diferentes historias de manejo.

Dispersión y limitación del reclutamiento: integrando demografía y genética en las prácticas de manejo

El ciclo natural de regeneración de cualquier especie leñosa mediterránea puede estar limitado, incluso colapsado, en cualquier etapa demográfica cuya probabilidad de establecimiento exitoso esté próxima a cero. El ciclo natural de regeneración de una especie incluye una serie concatenada de procesos (**Figura 1**), cada uno de los cuales puede influir decisivamente en el resultado final (Harper 1977, Schemske *et al.* 1994). Éste depende no sólo de las condiciones iniciales, sino también de los efectos de cada etapa en las siguientes.

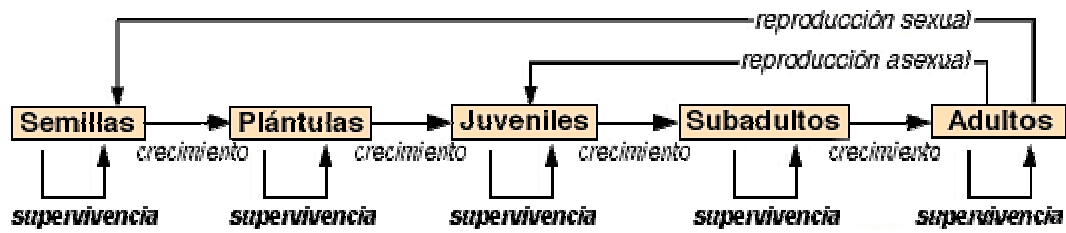


Figura 1. Fases secuenciales en el proceso de regeneración natural de la vegetación.

El conocimiento de las probabilidades de reclutamiento asociadas a cada etapa demográfica es fundamental para diseñar planes de manejo y restauración de cada especie que sean viables y que no afronten tasas de mortandad (marras) espectaculares. Aunque se reconoce la necesidad de conocer los factores que condicionan la regeneración (Grubb 1977), sólo recientemente se ha comenzado a contemplar sus implicaciones en la restauración de poblaciones de plantas y hábitats amenazados (Wunderle 1997). Es necesario conocer los patrones de diseminación de semillas, su heterogeneidad espacial y las consecuencias para el éxito del establecimiento de plántulas y brinzales. El aporte natural de semillas puede limitar el reclutamiento final (Crawley 1990), o bien éste puede estar limitado por factores que acontecen tras la dispersión, tal como el consumo de semillas por animales granívoros (roedores y hormigas) o el consumo de plántulas por herbívoros (vertebrados e invertebrados) (Crawley 1989). Hay que caracterizar estos factores y evaluar su importancia relativa para desarrollar planes y labores de restauración *in situ* que sean realistas y cuenten con una base sólida de conocimiento de los procesos ecológicos subyacentes. Como la probabilidad de reclutamiento depende del tipo de microhábitat, antes de abordar una replantación es necesario seleccionar aquéllos rodales en los que la supervivencia de plántones y semillas sea mayor.

La evidencia de que el reclutamiento poblacional puede estar limitado por la falta de semillas proviene de estudios sobre la lluvia de semillas. Las especies leñosas mediterráneas, especialmente las de etapas finales de la sucesión, producen frecuentemente frutos carnosos y suelen ser dispersadas por animales frugívoros (Jordano 2000). Un patrón generalizable a muchas especies leñosas, tanto mediterráneas como tropicales, es que la dispersión por animales frugívoros da lugar a distribuciones espaciales de semillas muy contagiosas. Esto provoca patrones de emergencia de las plántulas con una fuerte agregación espacial, en general en "puntos calientes" de reclutamiento asociados a cobertura por otros arbustos (Figura 2). Para 23 especies leñosas estudiadas en SCSV, la densidad media de semillas dispersadas varió entre 15.6 ± 0.9 semillas/m² (*Pinus nigra*) y < 1.0 semillas/m² para las especies más escasas, con cifras para las especies dominantes de 6 a 9 semillas/m². Entre especies, la densidad de semillas estuvo muy correlacionada con la producción inicial de frutos ($R^2= 0.509$, $P= 0.004$), indicando una fuerte limitación a partir de la producción inicial.

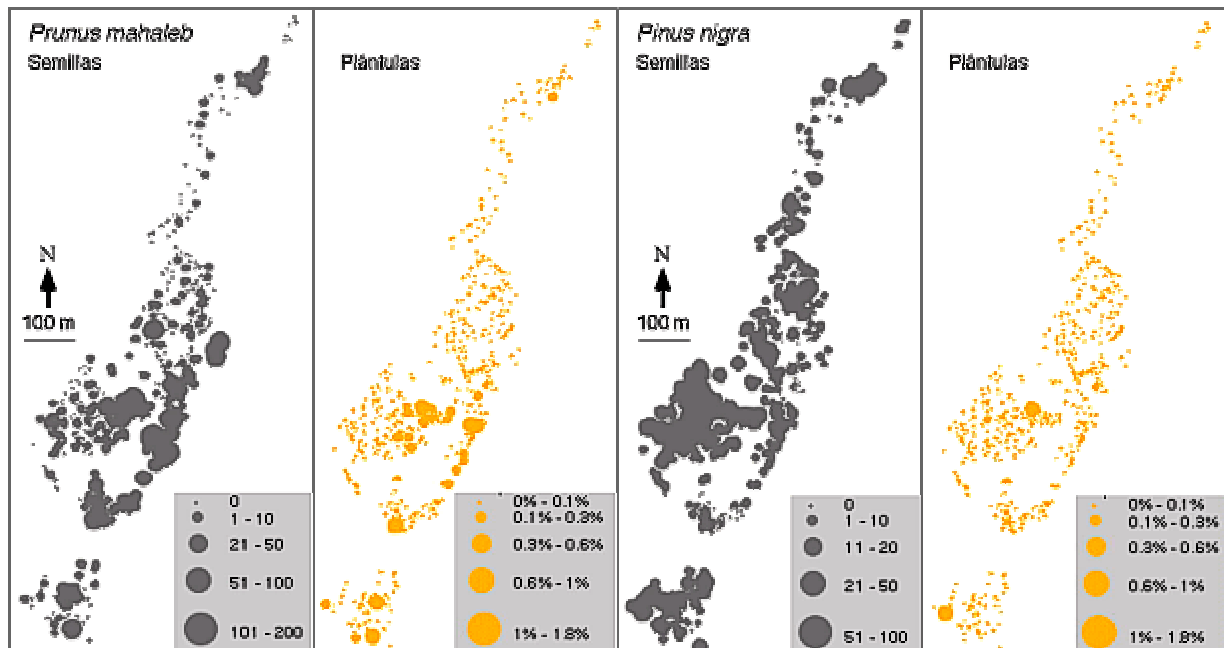


Figura 2. Patrón espacial de densidad de semillas (semillas de *Prunus mahaleb* dispersadas por animales frugívoros, primer panel a la izqda.; semillas de *Pinus nigra*, dispersadas por viento, tercer panel) y de plántulas establecidas (% de las plántulas censadas en cada punto de muestreo). El tamaño de los puntos es proporcional a la densidad de semillas (semillas/m²) o al porcentaje de plántulas censadas en cada uno de los 613 puntos de muestreo en el área de estudio de SCSV.

Los diferentes tipos de microhábitat variaron en el número de plántulas reclutadas como resultado tanto de las diferencias de densidad de semillas como en la germinación y supervivencia a los depredadores de semillas. El reclutamiento de plántulas en el área de estudio estuvo asociado a rodales con cobertura vegetal, donde las aves frugívoras dispersan más semillas. Para la mayoría de las 23 especies analizadas las pendientes de la regresión entre densidad de semillas dispersadas y densidad de plántulas establecidas en la primera primavera fue menor que 1 (rango 0,017-0,276 para 9 especies leñosas), lo que evidencia que una mayor proporción de plántulas reclutan en zonas con menor densidad de semillas.

Nuestros estudios sobre variabilidad genética relacionados con patrones demográficos (Jordano 2000, Godoy y Jordano 2001) indican que este patrón de reclutamiento agregado provoca una fuerte estructuración genética de los árboles adultos. Utilizando microsátélites hemos podido establecer que en *Prunus mahaleb* existe una tendencia a que los árboles que crecen juntos, generalmente en un mismo rodal, sean genéticamente más próximos que los que se hallan más separados en la población. La consecuencia es que la variabilidad genética dentro de población aparece fuertemente estructurada espacialmente, y cualquier plan de actuación deberá considerar estos aspectos de la diversidad.

Los arbustos como facilitadores de la regeneración en condiciones mediterráneas

En los ambientes mediterráneos, la sequía estival provoca una situación de estrés, causando mortalidades masivas de plántulas naturales y de plantones en las reforestaciones. En estas circunstancias puede resultar más beneficioso para un plantón estar situado bajo la sombra protectora de otra planta que crecer en un claro desprovisto de vegetación. Por una parte, el sombreado provocado por los matorrales puede favorecer la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de numerosas especies, tanto anuales como perennes.

El sombreado también puede provocar un balance hídrico más favorable para los juveniles en desarrollo, al ser menor la evaporación a la sombra que en lugares expuestos al sol. Por otra parte, el aporte de hojarasca de los matorrales puede mejorar las características del suelo, aumentando su fertilidad. Finalmente, los matorrales, especialmente si son espinosos o poco palatables, pueden proteger mecánicamente a las plántulas y juveniles del pisoteo y consumo directo de los herbívoros. Como consecuencia, el balance final de las interacciones planta-planta (competencia *versus* facilitación) puede ser beneficioso para las especies leñosas que crecen al amparo de otras especies de matorral ("*nurse effect*", Callaway 1995), frente a las que lo hacen en lugares abiertos.

Nuestros estudios en SN analizan el efecto facilitador de los matorrales sobre la regeneración natural (García *et al.*, 2000, Gómez *et al.* 2001 a y b, Zamora *et al.* 2001d), y sobre la restauración (Zamora *et al.* 2001, b y c, Castro *et al.* 2001) de especies forestales. Estos estudios consideran tres fases de su ciclo: germinación de semillas, establecimiento de plántulas y crecimiento de juveniles. Hemos realizado las reforestaciones utilizando a) el protocolo acostumbrado en repoblaciones a gran escala, colocando los plantones en claros sin vegetación y b) ubicándolos bajo la copa de arbustos como *Salvia lavandulifolia* y otros arbustos bajos espinosos (*Berberis vulgaris*, *Prunus spinosa* y *Rosa* spp.) que crecían espontáneamente en las zonas repobladas.

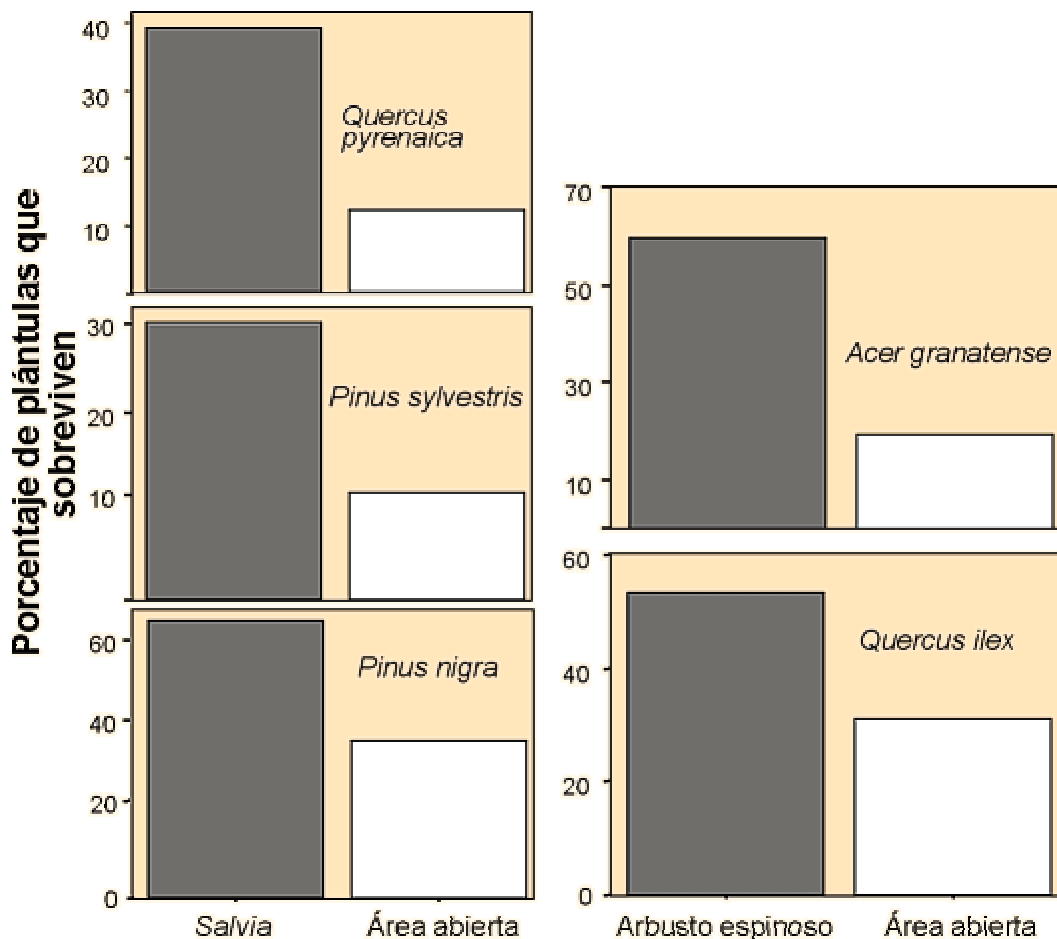


Figura 3. Porcentaje de plantones que sobreviven tras 4 años bajo cobertura leñosa de *Salvia* y arbustos espinosos, comparada con la de plantones en áreas abiertas. Estos experimentos se han realizado en Sierra Nevada.

Al cabo de 4 años, la supervivencia de los plantones de las 5 especies es hasta tres veces mayor bajo los matorrales que en los claros (**Figura 3**). Por otra parte, el crecimiento de los plantones fue similar utilizando una u otra técnica en el caso de los pinos, mientras que robles y arces crecieron el doble al amparo de los matorrales que en los claros sin vegetación. Los resultados fueron similares con las siembras de semillas de *P. sylvestris*, donde sólo el 0,2 % de las plántulas en áreas abiertas sobrevivieron, frente a 9,8 % y 7,1 % bajo *Salvia* y arbustos espinosos, respectivamente. Resultados parecidos ofrecen las siembras de bellotas de roble y encina, siendo siempre muy superior el establecimiento de plántulas bajo matorral.

Hemos extendido este experimento piloto a 20 parcelas a lo largo de un gradiente altitudinal (400-2200 m) en SN, utilizando 12 especies leñosas (*Quercus* spp., *Pinus* spp., *Acer*, *Crataegus*, *Rhamnus*, *Juniperus*, y *Retama*). Actualmente seguimos registrando la supervivencia, crecimiento, grado de estrés y daños por herbivoría de los plantones en relación con las características abióticas del microhábitat y del suelo donde crece el plantón. Los resultados obtenidos indican que:

1. La práctica totalidad de las especies arbóreas se ven beneficiadas por los matorrales, aunque el beneficio es más evidente para *A. granatensis*, *T. baccata*, *Q. pyrenaica*, *P. sylvestris*, *J. oxycedrus*, *C. monogyna*, y *R. alaternus*;
2. La causa de mortalidad de los plantones más importante es la sequía estival, seguida por la herbivoría (ungulados) y las heladas en zonas altas.
3. La mayoría de las especies de matorral (*Salvia*, *Ulex*, *Rosmarinus*, *Berberis*, etc.) tienen efecto facilitador.
4. El microclima producto del sombreado generado por la copa de los matorrales es el principal mecanismo de facilitación.
5. La facilitación es más evidente cuando las condiciones abióticas, especialmente la sequía estival, son más adversas, y cuando la presión de herbivoría es mayor.

En definitiva, esta nueva técnica acelera un proceso natural de sucesión ecológica, al colocar los plantones en aquellos microhábitats, los matorrales, que actúan como nichos de regeneración efectivos. Por otra parte, se evitan los problemas de erosión de suelo, que siempre se agravan cuando en la repoblación se realizan desmontes previos de la vegetación arbustiva. Las ventajas son también económicas, ya que se reducen las labores de preparación del terreno, se hace innecesaria la utilización de tubos protectores frente al ganado y, por supuesto, hay que reponer menos marras, ahorrándose tanto plantas como trabajo.

Rozas, aclareo y desbroces: efectos sobre la diversidad de plantas y la regeneración de especies leñosas

Los alcornocales son formaciones vegetales muy extendidas en el Mediterráneo occidental, particularmente en zonas con suelos ácidos y clima mediterráneo suave. En LA y en zonas adyacentes de la provincia de Cádiz estos bosques cubren la mayor parte del parque natural (1.700 km²). Los matorrales del sotobosque de estas áreas se rozan para incrementar la producción del corcho y facilitar las labores de su extracción y para reducir el riesgo de incendios. Los árboles se podan también periódicamente. Nuestro objetivo con esta tercera línea de trabajo es estudiar los efectos de estas prácticas selvícolas sobre cambios en la diversidad, potencial de regeneración y condiciones abióticas del bosque.

Como primera aproximación estudiamos 48 parcelas de alcornocal en zonas rozadas y podadas desde periodos variables de tiempo: 1) recientemente (2-3 años, $n = 16$); 2) hace algún tiempo (6-7 años, $n = 16$) y 3) sin actuaciones o con actuaciones muy antiguas (>20 años, $n = 16$). La riqueza de especies arbóreas varió entre 1 y 6, siendo la muestra no rozada la más diversa (media ± 1 SE de $2,8 \pm 0,3$ especies), en comparación con las áreas con actuaciones más recientes ($1,2 \pm 0,1$ especies) o las zonas recientemente tratadas ($1,8 \pm 0,2$ especies).

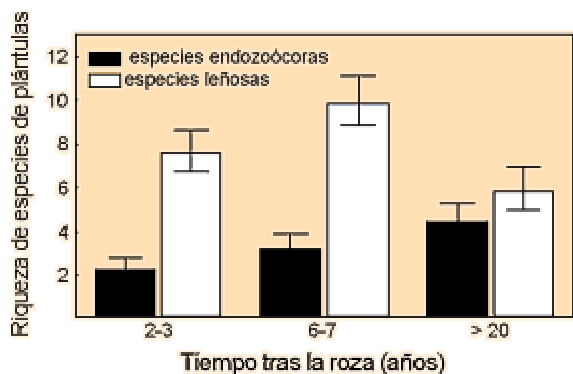


Figura 4. Riqueza de especies leñosas entre las plántulas de 48 áreas de bosque en zonas de alcornocal, Parque Natural de Los Alcornocales. Se han considerado parcelas con tiempo conocido desde la última perturbación por tratamiento selvícola. Los grupos de tres tiempos de perturbación tienen el mismo número de parcelas de estudio).

Los arbustos establecidos mostraron la mayor riqueza de especies tras períodos medios de aclareo ($14,8 \pm 1,0$ especies), al igual que las plántulas de especies leñosas ($10,1 \pm 1,1$ especies). Este patrón es consistente con los modelos teóricos, que predicen los máximos de diversidad a niveles intermedios de perturbación. Ello sugiere que es adecuado prescribir un régimen de manejo a intervalos de tiempo no muy largos a fin de incrementar la diversidad. Sin embargo, la presencia de plántulas es crítica para favorecer la regeneración futura de un área determinada. Como ejemplo, en la **Figura 4** hemos incluido por separado a las especies dispersadas por animales frugívoros y su tendencia es de aumento constante a medida que se incrementa el tiempo pasado tras la perturbación. Estas especies (*Phillyrea latifolia*, *Smilax aspera*, *Quercus* spp.) producen menos semillas, generalmente de mayor tamaño, que dan plántulas capaces de sobrevivir en condiciones de sombreado y de excluir competitivamente a especies más

pioneras (*Cistus* spp, *Erica* spp., *Genista* spp).

En Diciembre de 1999 y Abril de 2000 establecimos tres parcelas experimentales de 1 ha en zonas de alcornocal maduro (tiempo desde la última roza >20 años), excluidas de herbívoros por medio de malla cinegética. En la mitad de la superficie de cada parcela aplicamos un tratamiento de roza y aclareo. El banco de semillas total de especies oscila entre 2.050 semillas/m² (banco de semillas profundo, 4-8 cm) y 4.200 semillas/m² (banco superficial, 0-4 cm), representando las semillas de especies leñosas un 50% del total. Algunas especies que se encuentran virtualmente ausentes del banco de semillas están presentes como banco de plántulas (*Smilax aspera*, *Viburnum tinus*, *Phillyrea latifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Quercus* spp). El suelo muestra niveles inferiores de actividad de deshidrogenasa, un indicador de actividad biológica, en las sub-parcelas que han sido perturbadas con el tratamiento selvícola, especialmente durante períodos secos.

Hemos estudiado también las especies de distribución relicta en LA. Entre ellas, *Rhododendron* muestra en casi todas las poblaciones estudiadas evidencias de un cuello de botella demográfico, encontrándose brinzales sólo en dos poblaciones de las 20 examinadas. Las evidencias indican que las poblaciones de esta especie persisten gracias a una vigorosa propagación vegetativa. En la actualidad estamos estudiando los patrones de estructuración genética de esta especie que está recluida en los bosques galería ("canutos"). La variabilidad genética estudiada por medio de isozimas es muy baja y está causada por este tipo de propagación vegetativa dominante.

Estamos obteniendo abundante información sobre demografía de *Frangula alnus*, una especie dominante en los bosques galería. Este árbol es muy dependiente de los cursos de agua y tiene dispersión endozoócora de las semillas. No obstante, nuestros resultados indican que la dispersión secundaria por escorrentía es muy importante y moviliza gran cantidad de semillas corriente abajo en estos bosques. Tanto *Ilex aquifolium* como *Laurus nobilis* son más comunes de lo que se conocía y su asociación con los

cauces de arroyos y bosques galería esta relacionada con los altos niveles de presión de pastoreo en zonas abiertas, más que por sus requerimientos hídricos.

Conclusiones y perspectivas

La regeneración natural de la mayoría de las especies leñosas mediterráneas estudiadas por nosotros está muy limitada en las etapas iniciales del reclutamiento. Ello se debe tanto a una fuerte limitación de la lluvia de semillas, que resulta muy localizada y con alta agregación espacial, como por la enorme mortalidad de plántulas impuesta por la sequía estival característica del clima Mediterráneo. Las escasas plántulas y brinzales se hallan generalmente asociadas a la cobertura de matorrales que actúan como plantas nodriza con efecto protector ante herbívoros y ante condiciones abióticas adversas.

Nuestros experimentos indican que cualquier actuación de restauración *in situ* de estas especies forestales requiere procedimientos a escala de paisaje que tengan en cuenta el mosaico natural de tipos de microhábitats adecuados para el establecimiento de propágulos en las diferentes etapas de reclutamiento. Dependiendo de la especie pueden realizarse siembras o plantaciones en aquellos lugares más adecuados para su establecimiento, de modo que se reduzcan las marras y se acorten los tiempos de restauración, reduciéndose también los costes. Las técnicas de reforestación deben aprovechar los efectos positivos de los matorrales pioneros sobre plántulas y semillas de especies forestales. Los tratamientos selvícolas actuales que frecuentemente llevan asociados rozas a suelo y aclareo no selectivo de la vegetación preexistente alteran la diversidad de plántulas ya establecidas, y frenan el ritmo de reclutamiento natural. Es útil contar con un sólido conocimiento de la demografía, ecología y genética de las poblaciones de especies forestales y usarlo como guía en el diseño y puesta a punto de planes de restauración de hábitat en condiciones mediterráneas.

Seguimos desarrollando nuestros estudios en los espacios protegidos de Andalucía, trabajando de forma coordinada nuestros grupos de investigación dentro de la red temática REDBOME (Red de Ecología y Conservación del Bosque y Matorral Mediterráneo, Plan Andaluz de Investigación). Nuestro propósito es implicar también a empresas de gestión ambiental y a personal técnico de los parques ya que pensamos que esta es la mejor forma de abordar los retos pluridisciplinarios que requieren las actuaciones de restauración del bosque y matorral mediterráneo.

Agradecimientos

Agradecemos a M. Carrión, R. Requerey, J.L. García-Castaño, y J.G.P. Rodríguez su generosa ayuda en el proyecto en SCSV. Nuestro trabajo en SN fue posible con la colaboración de José M. Gómez, J.A. Hódar, J. Castro, D. García, L. Gómez, y E. Baraza. En los sitios de LA, la ayuda de M. Díaz-Villa, C. Quilchano, A. Hampe, y J.A. Mejías fue indispensable para culminar el trabajo. La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía nos facilitó nuestro trabajo en los espacios protegidos andaluces. La colaboración con la empresa TRAGSA fue fundamental para llevar a cabo nuestros objetivos y estamos especialmente agradecidos a J.B. Neches y S. Elola por su colaboración. Este trabajo fue financiado con los proyectos 1FD97-0743-C03-01, 1FD97-0743-C03-01-02, y 1FD97-0743-C03-01-03 de la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología, Ministerio de Educación y Ciencia y de la Unión Europea, además de financiación de la Consejería de Educación y Ciencia de la Junta de Andalucía.

Referencias

- Bradshaw, A.D. 1987. Restoration: an acid test for ecology. En *Restoration Ecology* (eds. Jordan, M. Gilpin, y J.D. Aber), pp: 23-29. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.

Castro, J., Zamora, R., Hódar J.A., y Gómez, J.M. . 2001. The use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology*, en prensa.

Crawley, M.J. 1989. The relative importance of vertebrate and invertebrate herbivores in plant population dynamics. En *Insect-plant interactions* (ed. Bernays, E.A.), pp. 45-71, vol. 1. CRC Press, Boca Ratón, Florida.

Crawley, M.J. 1990. The population dynamics of plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 330:125-140.

García, D; Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. y Castro, J. 2000. Yew (*Taxus baccata* L.) regeneration is facilitated by fleshy-fruited shrubs in Mediterranean environments. *Biological Conservation* 95: 31-38.

Gómez, J.M., Gómez, L., Zamora R., y Montes, J. 2001a. Problemas de regeneración de especies forestales autóctonas en el espacio natural protegido de Sierra Nevada. En *Montes para la sociedad del nuevo milenio* (ed. Junta de Andalucía), pp. 212-218, Proceeding del III Congreso Forestal Español, Coria Gráfica, Sevilla, España.

Gómez, J.M., Hódar J.A., Zamora, R., Castro, J. y García, D. 2001b. Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments. Effects of association with shrubs. *Canadian Journal of Botany* 79: 739-746.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52:107-145.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, UK.

Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, 2ª edición* (ed. M. Fenner), pp. 125-166. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, UK.

Jordano, P. 2001. Conectando la ecología de la reproducción con el reclutamiento poblacional de plantas leñosas Mediterráneas. En *Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos* (eds. R. Zamora y F. Pugnaire), pp.183-211. Colección Textos Universitarios, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

Jordano, P. y Godoy, J. A. 2001. The dynamics of frugivore-generated seed shadows: demographic and genetic effects. En *Frugivores and seed dispersal: ecology, evolution, and conservation* (eds. D. J. Levey, W. Silva, y M. Galetti), pp. 000-000.

Commonwealth Agricultural Bureau, Wallingford, UK (en prensa).

Schemske, D.W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M. , y Bishop J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.

Wunderle, J.M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99: 223-235.

Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro J. y García, D. 2001a. Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 144: 33-42.

Zamora, R., Castro, J., Gómez, J.M., García, D., Hódar, J.A., Gómez L. y Baraza, E. 2001b. El papel de los matorrales en la regeneración forestal. *Quercus* 187: 41-47.

Zamora, R., Gómez, L., Castro, J., Hódar J.A., Gómez, J.M., Elola, S. y Montes, J. 2001c. Los matorrales facilitan la supervivencia de los brinzales en el monte mediterráneo: evaluación de una nueva técnica de repoblación forestal. En *Montes para la sociedad del nuevo milenio* (ed. Junta de Andalucía), pp. 154-159, Proceeding del III Congreso Forestal Español, Coria Gráfica, Sevilla, España.

Zamora, R., Gómez, J.M., y Hódar, J.A 2001d. Las interacciones entre plantas y animales en el Mediterráneo: importancia del contexto ecológico y el nivel de organización. En *Aspectos ecológicos y funcionales de los ecosistemas mediterráneos* (eds. R. Zamora y F. Pugnaire), pp. 237-268. Colección Textos Universitarios, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.