

CAPÍTULO 9

Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia

Miguel Ángel de Zavala

Resumen. *Estructura, dinámica y modelos de ensamblaje del bosque mediterráneo: entre la necesidad y la contingencia.* El conocimiento generado durante los últimos años en nuestro país sobre los bosques mediterráneos ha proporcionado una valiosa información a distintos niveles de organización y escalas espacio-temporales: desde la respuesta más inmediata a cambios ambientales llevadas a cabo por los estomas, hasta la dinámica cuaternaria de los bosques. Sin embargo estas piezas se presentan más bien como un “colleague” o “puzzle” sin resolver que como una teoría científica sobre la organización de las comunidades. En parte esta limitación se debe a las restricciones metodológicas de la ecología al uso, fundamentada principalmente en modelos predeterminados y contrastes de hipótesis que resultan inapropiados para el análisis de sistemas dinámicos complejos y jerarquizados. El análisis de modelos sencillos que exploran la conexión entre patrones a un determinado nivel de organización (e.g. la planta completa, el rodal o el paisaje) y los procesos subyacentes a un nivel de organización inferior, nos permiten identificar y explorar los mecanismos que controlan la función y estructura de los ensamblajes más característicos del bosque mediterráneo. A escala de la comunidad, factores ecológicos e históricos modulan la composición florística según procesos aleatorios y contingentes localmente, pero que no obstante resultan en patrones y regularidades predecibles a otras escalas. Modelos que conectan la morfología y las historias vitales de cada especie con la heterogeneidad espacial se presentan como punto de partida para la formulación de una teoría de la estructura y dinámica del bosque mediterráneo. Dicha teoría, basada en predicciones probabilísticas pero con valores agregados e indeterminación conocidos a cada escala, es una herramienta de diagnóstico esencial en la ordenación actual del bosque mediterráneo.

Summary. *Structure, dynamics and assembly models of Mediterranean forests: between contingency and necessity.* Over the last years, our knowledge of Mediterranean ecosystems has increased considerably, including description of processes at different levels of biological organizations and spatio-temporal scales: from stomata responses to environment to Quaternary forest dynamics. Our current knowledge, however, resembles more a colleague or puzzle to be assembled than a scientific theory on forest community organization. This limitation stems in part from ecological methods which largely rely on rigid statistical approximations and hypotheses testing which are alone insufficient for dissecting hierarchically-structured dynamical systems. Analyses of sim-

ple models which explore the connections between patterns at a given level of biological organization (e.g. whole plant, stand or landscape) and processes at underlying organization levels, allow us to identify and to explore the main mechanisms governing the structure and function of forest assemblages. At the community level, both ecological and historical factors influence landscape structure according to processes which are contingent and stochastic locally, but that can result in regularities and predictable patterns at other scales. Models connecting plant species morphology and life histories to spatial heterogeneity are a starting point for the development of a predictive and explanatory theory of Mediterranean forests dynamics. Such a theory, based on probabilistic predictions, but with average and uncertainty known at each scale, seems an essential diagnosis tool to guarantee sustainable use of forest resources in the face of uncertainty.

1. Introducción

La identificación de los factores que determinan la distribución de las especies y los mecanismos que regulan su organización en ensamblajes o comunidades son un objetivo central de la ecología vegetal (Crawley 1986). El conocimiento de estos factores y mecanismos es esencial para comprender la génesis del paisaje actual o para predecir la respuesta de las comunidades a cambios ambientales o de uso.

A lo largo del siglo XX los bosques mediterráneos han sido analizados desde puntos de vista, objetivos, escalas de análisis y niveles de organización muy diferentes. Desde la ecofisiología a la ecología de paisaje, o desde la biología evolutiva a la silvicultura, se han proporcionado infinidad de detalles sobre la estructura de los ecosistemas forestales y su funcionamiento. Los ciclos de materia y energía del ecosistema, la estructura de las comunidades y las respuestas funcionales y demográficas de las principales especies del bosque mediterráneo son conocidos con cierto detalle o están en proceso de conocerse (Rodá *et al.* 1999, Ne'eman y Trabaud 2000, Terradas 2001, Zamora y Pugnaire 2001). Estos estudios han permitido profundizar en los procesos que operan a distintos niveles de organización, cuestionando paradigmas anteriores y planteando nuevos interrogantes. Sin embargo, nuestro conocimiento de los bosques mediterráneos se asemeja al de un "colleague" o puzzle sin resolver en el que las piezas no acaban de encajar en un esquema inteligible o teoría científica que nos permita responder a algunas de las preguntas actuales más importantes. ¿Qué mecanismos regulan el ensamblaje de especies en una comunidad? ¿Y la transición entre una comunidad y otra? ¿Qué umbrales de uso pueden resultar en transiciones irreversibles o de degradación? ¿Puede la fragmentación o los cambios ambientales contribuir a intensificar estos procesos? Nuestra capacidad para responder a estas y otras preguntas es todavía limitada. Los mecanismos que estructuran la mayor parte de las comunidades de plantas mediterráneas no están identificados lo cual limita nuestra capacidad de llevar a cabo una gestión sostenible de las mismas y responder a los riesgos planteados por el cambio global.

La elevada heterogeneidad ambiental de la Península Ibérica y una larga historia de explotación por parte de numerosas civilizaciones han contribuido a conformar un complejo tapiz vegetal. Las historias de vida, la competencia, las perturbaciones y la variabilidad genética han incidido sobre este tapiz para conformar un escenario dinámico y desordenado (Blondel y Aronson 1995, Capítulo 1). La estructura y dinámica de las comunidades presenta, no obstante, una serie de regularidades en el espacio y en el tiempo. Dichas regularidades sugieren la existencia de mecanismos o principios generales que controlan de forma

predecible la respuesta de la vegetación a determinadas escalas. La dinámica y composición de los bosques ibéricos en el Cuaternario revela pautas de hegemonía, alternancia y codominancia entre taxones que no puede explicarse únicamente por procesos circunstanciales e históricos (Costa *et al.* 1990, Carrión *et al.* 2001). La distribución actual de la vegetación se corresponde con variaciones edáficas y climáticas, y existen asociaciones vegetales que se repiten en localidades dispares con condiciones ambientales similares (Costa *et al.* 1998, Ojeda *et al.* 2000). La cadencia de sustitución de unas especies por otras tras una perturbación sigue un esquema predecible a partir de los atributos morfológicos e historias vitales de las especies, incluso en regiones mediterráneas de diferentes continentes (Zavala *et al.* 2000, Pausas 2001). Estos fenómenos sugieren la existencia de unos mecanismos o reglas de ensamblaje generales que explican las tendencias observadas a distintas escalas y en diferentes localidades.

En este capítulo exploramos algunos procesos que son esenciales para comprender la estructura de los bosques mediterráneos y que no han sido recogidos en concepciones botánicas o estudios ecológicos anteriores. La complejidad de los ecosistemas, las relaciones jerárquicas entre los distintos niveles de organización y las diferentes escalas espaciales y temporales en las que se manifiestan los procesos ecológicos hace que nuestras preguntas no puedan siempre ser reducidas a premisas categóricas ni sometidas a experimentación. Aspectos tales como la heterogeneidad espacial, la no-linearidad y, la estocasticidad son inherentes a la Naturaleza y difícilmente pueden ser encorsetados en unidades replicables homogéneas o descritos mediante hipótesis categóricas. La modelización, desde el análisis de gradientes a los modelos de proceso, permite explorar los fenómenos de interrelación que se establecen entre los diferentes niveles de organización y señalar qué aspectos son críticos y cuáles irrelevantes para describir el sistema a cada escala (May 1986, Levin 1992).

Los avances llevados a cabo durante los últimos años en los distintos ámbitos de la ecología, la recopilación de detalladas bases documentales de la distribución de los bosques y los avances en biología teórica y computacional permiten desarrollar modelos más precisos de la distribución y dinámica de la vegetación mediterránea. El espacio, la historia o el azar interaccionan con procesos ecológicos para resultar en comportamientos impredecibles a determinadas escalas, que no obstante definen mecanismos que regulan de manera predecible la respuesta de los ecosistemas a otras escalas. La identificación de estos mecanismos es esencial para la formulación de modelos con base científica que permita conservar y llevar a cabo un uso sostenible de la biodiversidad.

2. Antecedentes históricos

A escala global la segregación de formaciones vegetales se explica en gran medida por la secuencia anual de radiación y precipitación (Woodward 1987). Los biomas incluyen comunidades vegetales con características fisionómicas y estructurales similares resultantes tanto de unos ancestros comunes como de una convergencia evolutiva entre filogenias dispares (Mooney y Dunn 1970, Archibold 1995). Por tanto, se acepta que, a esta escala, el clima es el principal determinante ecológico y evolutivo de la fisionomía, distribución y estructura de las comunidades.

A escala local los factores que regulan la distribución de las especies y su asociación en comunidades son más inciertos. A lo largo del tiempo, sucesivas migraciones, cambios climáticos o simplemente el azar hace que las asociaciones desaparezcan y la composición de las comunidades no se mantenga constante (Davis 1981). Procesos de competencia, herbivoris-

mo y otras perturbaciones alejan a las comunidades recurrentemente de una hipotética situación de equilibrio con el clima y el suelo. Las comunidades no aparecen siempre como ensamblajes fijos sino que se aprecia un recambio continuo de especies a lo largo de los gradientes ambientales (Whittaker 1975).

La estructura y dinámica de las comunidades vegetales presenta, no obstante, una serie de regularidades o patrones en el espacio y tiempo que se repiten de forma predecible en diferentes localidades. Las especies se segregan de forma predecible a lo largo de gradientes ambientales con cada especie ocupando una misma posición relativa a lo largo del mismo que es independientemente de la localidad en cuestión (Whittaker 1975, Tilman 1988). La sucesión secundaria, con trayectorias de reemplazamiento entre especies predeterminadas (Horn 1975), o la alternancia cíclica entre especies (Watt 1947) son procesos bien documentados para diversos sistemas. La estructura de la comunidad se presenta por tanto como un epifenómeno o propiedad emergente de procesos que operan diferencialmente para cada especie, y no como el resultado de la procesos endógenos de autoorganización. Durante las últimas décadas el reto ha consistido en la identificación del conjunto de mecanismos o leyes que explican estas regularidades a partir de procesos que operan a nivel de individuo o especie.

El trabajo pionero de ecólogos teóricos como Robert Mac-Arthur, y la formalización de conceptos como el nicho ecológico (1958), ha guiado a una generación de botánicos que han tratado de interpretar la estructura de las comunidades según estos conceptos. El principio de exclusión competitiva (Gause 1934) postula que dos especies con el mismo nicho no pueden coexistir en la comunidad, ya que una de las dos acabaría por desplazar eventualmente a la otra. De este principio se deduce que la riqueza específica de una comunidad sería igual al conjunto de especies cuya valencia ecológica incluye las condiciones ambientales de dicha comunidad, tanto porque su óptimo se encuentre a lo largo de un determinado gradiente o porque simplemente puede tolerar esas condiciones. Si las predicciones de la teoría del nicho fueran ciertas cabría esperar que la estructura de la vegetación tuviera una dimensionalidad invariante definida por un número reducido de ejes ambientales, con cada especie ocupando un lugar específico en el espacio definido por esos ejes.

Desde los años sesenta los ecólogos han desarrollado infinidad de métodos para comprobar estas teorías (Austin 1985) que han contribuido sustancialmente al conocimiento de las comunidades. Sin embargo, la reducción de la estructura de la comunidad a unos pocos ejes ambientales no ha sido fácil de demostrar, particularmente para sistemas multiespecíficos. Este hecho ha estimulado la búsqueda de explicaciones alternativas, principalmente basadas en modelos teóricos que permiten explorar las consecuencias de la diferenciación a lo largo de otros ejes menos obvios, tales como habilidad competitiva frente a la capacidad colonizadora o de dispersión (Horn y Mac Arthur 1972), diferencias interespecíficas en tasas de crecimiento (Huston 1994), partición temporal de los recursos (Chesson 1983), susceptibilidad diferencial a herbívoros o patógenos (Crawley 1986), así como teorías nulas que enfatizan cambios aleatorios en la abundancia relativa de las especies y ausencia de diferenciación de nichos (Connor y Simberloff 1986, Hubbell 2001).

A pesar de estos avances teóricos, la desconexión existente entre modelos y observaciones ha limitado el estudio directo en campo de las formas reales de dinámica que sólo ha alcanzado un grado aceptable de desarrollo en unas pocas comunidades, principalmente pastos y bosques templados (Tilman 1988, Pacala *et al.* 1996, Rees *et al.* 1996). Por tanto, los mecanismos que estructuran la mayor parte de las comunidades permanecen aun por identificar.

3. Determinantes de la estructura y distribución de las comunidades forestales

La vegetación mediterránea conforma una unidad fisionómica bien definida en los márgenes occidentales de los cinco continentes, aproximadamente entre 3° y 40° de latitud. El clima se caracteriza por la alternancia de períodos húmedos templados o fríos con períodos secos y calurosos (Archibold 1995). Estas condiciones climáticas, junto a la existencia de perturbaciones recurrentes, imponen una serie de restricciones comunes a la vegetación. Como resultado muchas especies presentan síndromes y adaptaciones morfológicas y funcionales específicas de la región mediterránea (ver Capítulos 4, 5, 6 y 12).

En la cuenca mediterránea, y en particular en la Península Ibérica, confluyen una extraordinaria heterogeneidad del medio físico y factores de explotación muy diversos directa o indirectamente asociados a actividades antrópicas (Ruiz de la Torre 1990). Los patrones de segregación y distribución de las principales especies forestales a escala regional no son azarosos sino que aparece ligado a variaciones ambientales, principalmente climáticas y edáficas (Rivas-Martínez 1987). La variación ambiental en temperatura y humedad favorece la existencia de una amplia diversidad de biotopos dentro de una misma región, pudiendo abarcar desde comunidades semiáridas a bosques templados. Como resultado la vegetación presenta una estructura en mosaico en la que se observa la segregación entre los principales pisos altitudinales, regiones pluviométricas, posiciones topográficas, la transición del medio calizo al silíceo y otros tipos edafoclimáticos (Allué 1990, Elena-Roselló 1997). La existencia de estas unidades ha favorecido una concepción estática del paisaje que aparece como un mosaico de asociaciones vegetales con una composición predecible en función de las condiciones edafoclimáticas sobre las que se asienta (Braun-Blanquet 1951, Rivas-Martínez 1987). Sin embargo, la correspondencia entre comunidades y ambiente es sólo aparente. La historia de migraciones y recolonizaciones en el Cuaternario, las actividades humanas y las perturbaciones entre otros factores, han interactuado con la heterogeneidad ambiental para alejar a la comunidad de forma recurrente de un hipotético equilibrio con el ambiente. Todo ello ha contribuido a hilvanar un complejo y diversificado tapiz vegetal que incluye comunidades “climáticas”, sucesiones secundarias, autosucesiones y sucesiones regresivas (Capítulo 1, Blondel y Aronson 1995). El estudio y análisis de estas estructuras es difícilmente abordable mediante clasificaciones lineales y discretas que soslayan la heterogeneidad espacial, y se requiere el desarrollo de herramientas más flexibles que incorporen explícitamente esa variabilidad.

3.1. Estructura de la comunidad: un modelo estadístico general

La estructura de una comunidad vegetal puede describirse por su composición y la abundancia absoluta o relativa de cada especie. Los modelos correlacionales que relacionan la estructura de la comunidad con factores ambientales e históricos son habitualmente el primer paso para describir regularidades e inferir hipótesis causales acerca de su génesis y mantenimiento. El desarrollo de modelos correlacionales de la estructura de los bosques mediterráneos puede acometerse en la actualidad con elevada fiabilidad debido a la existencia de detalladas bases cartográficas de la vegetación y coberturas ambientales.

En su acepción más amplia un modelo estadístico se fundamenta en los tres elementos mostrados en el esquema de la Fig. 1. El concepto de verosimilitud de nuestras observaciones en relación a un determinado modelo (Edwards 1972, Hilborn y Mangel 1997) permite seleccionar uno u otro modelo y rechazar o aceptar las hipótesis planteadas. La variación de la abundancia de cada especie a lo largo de un gradiente ambiental define un proceso probabi-



Figura 9.1. La inferencia estadística y el desarrollo de un modelo estadístico correlacional se basa en tres elementos principales: un modelo probabilístico o distribución estadística, los parámetros de dicho proceso o hipótesis que definen diferentes relaciones funcionales y finalmente nuestras observaciones. Los diferentes modelos planteados son evaluados en términos de su verosimilitud con respecto a nuestras observaciones.

lístico que encapsula los diferentes mecanismos que estructuran la comunidad; desde la historia, la competencia, el crecimiento o la dispersión. La formulación analítica explícita de este proceso es del máximo interés para comprender los procesos ecológicos subyacentes y su transformación enmascara la variabilidad de nuestras observaciones, objeto de estudio *per se*. El establecimiento de relaciones entre los parámetros del proceso probabilístico y las variables ambientales definen un conjunto de modelos matemáticos que sugieren diferentes formas de organización de la comunidad.

Los patrones de dependencia entre estructura del bosque mediterráneo y ambiente muestran varios tipos de distribuciones estadísticas como corresponde a la variedad de mecanismos que los han originado. De manera general la variedad de patrones observados en la *abundancia* de una especie a lo largo de un gradiente muestra una distribución de tipo gamma. Esta distribución resulta de la combinación de procesos multiplicativos y exponenciales y permite acomodar un rango muy amplio de respuestas: desde una curva exponencial negativa hasta una curva unimodal con un máximo para valores intermedios de área basal. La *abundancia relativa*, evaluada como el porcentaje de área basal de cada especie con respecto al total, presenta frecuentemente distribuciones de tipo beta con un grado de asimetría variable a lo largo de un gradiente, sugiriendo la existencia de una fuerte interferencia o tendencia a la segregación espacial entre especies. Las distribuciones lognormales o normales son igualmente habituales en variables tales como la *producción* o el crecimiento e indican un papel predominante de interacciones multiplicativas o aditivas, respectivamente.

Podemos definir un modelo estadístico general a partir de los datos de un inventario forestal del que conocemos la abundancia de cada especie j y las diferentes variables ambientales V_k asociadas a cada parcela q del inventario. Si el modelo probabilístico viene definido por una distribución gamma, la expresión $G(B_j^{obs}(q), B_j(q), n)$ estima la probabilidad de los valores observados $B_j^{obs}(q)$ para una especie j , dado que los errores se distribuyen según una función gamma de media $B_j(q)$ y coeficiente de forma n . La comparación entre modelos que difieren en las relaciones entre $B_j(q)$, n y las variables ambientales permiten contrastar diferentes teorías e hipótesis acerca de los mecanismos que estructuran la comunidad. Por ejemplo, según la hipótesis individualística de Gleason y la teoría del nicho la relación entre la abundancia de la especie j (área basal) y los diferentes factores ambientales V_k de cada parcela q del inventario describe una curva Gaussiana unimodal. Para dos ejes ambientales cualesquiera, $V_1(q)$ y $V_2(q)$, la media seguirá una curva unimodal tridimensional estimada a partir del producto de las dos curvas unimodales y caracterizada por los parámetros M_1 y M_2 y σ_1 y σ_2 que indican respectivamente la posición relativa y anchura de la curva a lo largo de los ejes $V_1(q)$ y $V_2(q)$. Valores pequeños de σ_1 y σ_2 resultan en curvas afiladas en las que la posición relativa de la especie j a lo largo del gradiente es muy sensible a valores de $V_1(q)$ y $V_2(q)$. En función de nuestras hipótesis pueden añadirse otros parámetros y relaciones sin más limitaciones que las derivadas de nuestras hipótesis y habilidad matemática. Por ejemplo la inclusión de un parámetro adicional que multiplica a $B_j(q)$ permite explorar el efecto de variables ambientales o del tipo de gestión sobre la altura máxima de la curva de Gauss (cuando $V_1(q)$ y $V_2(q)$ igualan a M_1 y M_2 , respectivamente). Igualmente podemos comprobar la existencia de asimetrías en la curva Gaussiana derivadas de procesos de competencia (Gauch y Whittaker 1972), o explorar posibles causas de la heterocedasticidad estableciendo relaciones entre, σ_1 , σ_2 y otras variables.

En la Fig. 2 se muestran los resultados de comparar diferentes modelos que relacionan la abundancia de *Quercus ilex* y *Quercus faginea* en el centro de la Península Ibérica con diferentes factores ambientales. El efecto y significación estadística de un factor ambiental cualesquiera V_k puede ser analizado comparando la verosimilitud de un modelo que recoge una dependencia funcional de los parámetros de la distribución, $B_j(q)$ o n , con respecto a V_k y la de un modelo nulo en el que $B_j(q)$ y n son independientes de V_k (modelo al azar) (Hilborn y Mangel 1997). El modelo tal como se ha descrito describe un proceso gamma con una dependencia funcional de la media con respecto a cada gradiente ambiental según una curva Gaussiana. La verosimilitud de cada modelo es proporcional al radio de cada círculo mostrándose la intensidad de la correlación entre el área basal de cada especie con diferentes combinaciones de factores ambientales. El área basal del encinar se correlaciona de manera destacada con la precipitación anual. La combinación de precipitación anual y duración de la sequía climática resulta en el mejor ajuste sugiriendo la existencia de dos posibles mecanismos independientes actuando sobre el encinar: uno la precipitación anual que se relaciona con la asimilación integrada anual de carbono y la producción del rodal, y otro la aridez que influye de manera determinante tanto sobre la producción como sobre la composición del rodal. En el caso del quejigo su producción se correlaciona principalmente con la profundidad del suelo que se asocia a una mayor disponibilidad hídrica. El mejor ajuste resulta de un modelo basado en este factor y en la temperatura mínima mensual que indica sensibilidad por parte de esta especie a la continentalidad.

La abundancia de una determinada especie en el rodal, por tanto, puede describirse como un proceso gamma que integra los diferentes procesos ecológicos e históricos que condicionan la abundancia de dicha especie en aquellas localidades donde esté presente. El efecto significativo y diferencial de los diferentes factores ambientales sobre cada una de estas dos espe-

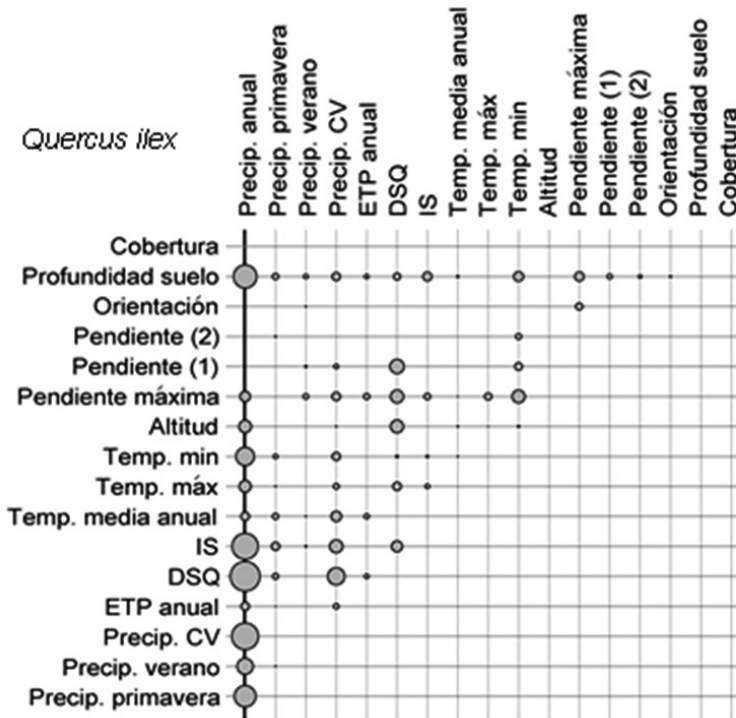


Figura 9.2a. Correlación entre el área basal de encina (a) y quejigo (b) para distintas combinaciones de factores ambientales. El modelo probabilístico describe un proceso gamma con una media que varía según una curva Gaussiana (ver Sección 3.1.). El radio del círculo es proporcional al grado de ajuste o verosimilitud. El mejor ajuste para la encina se produce para un modelo dependiente de la precipitación anual y la duración de la sequía (DSQ). Para el quejigo el mejor ajuste es el de un modelo dependiente de la profundidad de suelo y la temperatura mínima anual (Temp. mín.). Otras abreviaciones hacen referencia a la intensidad de la sequía (IS), la evapotranspiración (ETP) y el coeficiente de variación (CV).

cies pone de manifiesto la existencia de relaciones de dependencia entre los procesos subyacentes a la distribución gamma y dichos factores ambientales. Una inspección más detallada de estas relaciones puede ayudarnos a comprender los posibles mecanismos y relaciones causales que determinan la estructura de la comunidad.

3.2. Distribución espacial de las especies: límites a los modelos correlacionales

La abundancia y distribución de las principales especies dominantes del bosque mediterráneo evidencia una fuerte correlación con factores ambientales principalmente la aridez, la temperatura y la topografía (Costa *et al.* 1998, Rouget *et al.* 2001). La existencia de estas correlaciones justifica *a priori* la elaboración de modelos predictivos que permitan predecir la estructura de la comunidad en diferentes localidades a partir de dichas variables. ¿Pueden estos modelos correlacionales predecir adecuadamente la distribución y abundancia de las especies forestales?

Para responder esta pregunta hemos calibrado modelos de distribución de tres de las especies dominantes en los ecosistemas forestales del centro de la Península Ibérica -*Quercus coccifera*, *Quercus ilex* y *Quercus faginea* a partir de observaciones del 2º Inventario Forestal Nacional (ICONA 1995) y las coberturas ambientales disponibles a partir de modelos cli-

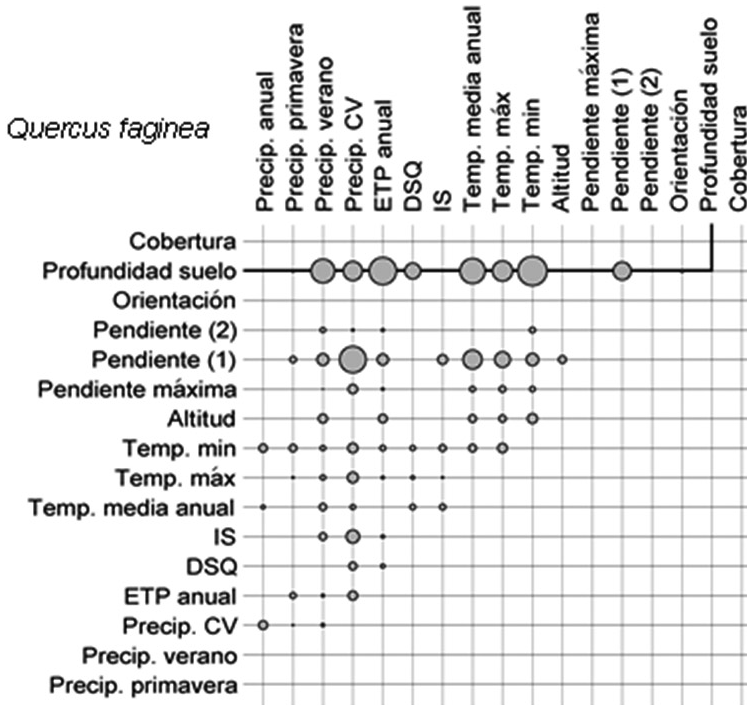


Figura 9.2b. Correlación entre el área basal de encina (a) y quejigo (b) para distintas combinaciones de factores ambientales. El modelo probabilístico describe un proceso gamma con una media que varía según una curva Gaussiana (ver Sección 3.1.). El radio del círculo es proporcional al grado de ajuste o verosimilitud. El mejor ajuste para la encina se produce para un modelo dependiente de la precipitación anual y la duración de la sequía (DSQ). Para el quejigo el mejor ajuste es el de un modelo dependiente de la profundidad de suelo y la temperatura mínima anual (Temp. mín.). Otras abreviaciones hacen referencia a la intensidad de la sequía (IS), la evapotranspiración (ETP) y el coeficiente de variación (CV).

máticos (Rey 1999). La distribución de cada especie según estos modelos se describe mediante un proceso binomial (ausencia o presencia en cada parcela) con probabilidad de ocurrencia p dependiente de las condiciones ambientales V_k . Tras comparar más de doscientos modelos con dependencias funcionales entre p y ambiente dispares, el modelo más verosímil fue aquel que describe una variación de la media p como una curva unimodal o campana de Gauss dependiente de la duración de la sequía y la altitud (Zavala *et al.* en prep.).

Para validar la capacidad de reproducir los patrones observados, cualidad necesaria para la predicción se llevaron a cabo dos tipos de análisis. Por un lado, el modelo se utilizó para predecir la variación en la frecuencia de ocurrencia a lo largo de gradientes ambientales; en segundo lugar, se contrastó la estructura espacial resultante de aplicar el modelo de dependencia ambiental con la estructura observada en las parcelas del inventario forestal. En la Fig. 3 podemos observar la variación en la frecuencia de ocurrencia de estas tres especies de *Quercus* a lo largo de un gradiente de aridez climática (predicciones y observaciones). Se observa una buena correspondencia entre ambas sugiriendo que el modelo estadístico captura procesos que son determinantes para la distribución de estas especies. A lo largo de dicho gradiente los tres *Quercus* se segregan parcialmente mostrando regiones de exclusión y de coexistencia de acuerdo al modelo general descrito para otras comunidades (Whittaker 1975). La encina es la especie más abundante y con una amplitud de nicho mayor. No obstante su fre-

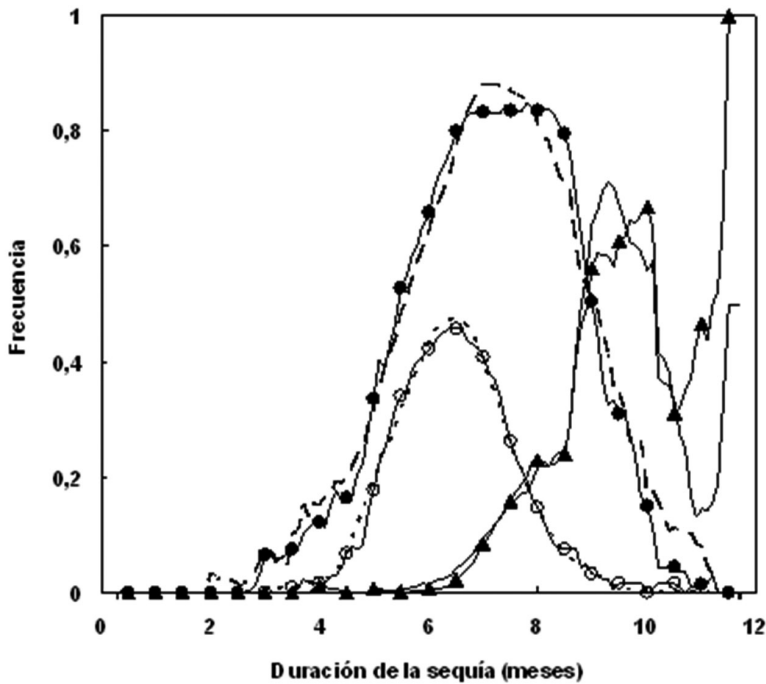


Figura 9.3. Segregación de *Quercus ilex* (círculos oscuros), *Quercus faginea* (círculos abiertos) y *Quercus coccifera* (triángulos oscuros) a lo largo de un gradiente de duración de la sequía climática a partir de las observaciones en las parcelas del 2º Inventario Forestal Nacional. Las líneas sin símbolos muestran la predicción de un modelo correlacional (proceso binomial) con probabilidad de ocurrencia media dependiente de la sequía según una curva Gaussiana.

cuencia decrece mucho en localidades con una duración de la sequía climática superior a siete meses en donde es reemplazada por la coscoja. El quejigo es la especie menos abundante y con un nicho más restringido, probablemente porque ha sido excluido de extensas zonas agrícolas que le son favorables. Su frecuencia también disminuye a partir de los seis meses de sequía climática, siendo sustituido por la encina y coscoja, especies más xerófilas.

El grado y escala de agregación espacial para cada especie pueden describirse mediante un correlograma que relaciona el grado de autocorrelación (Ω) entre pares separados entre sí una distancia variable. Dicho método es similar a un semivariograma y es robusto con respecto a la distribución espacial de las unidades de muestreo (Purves y Law 2002). A medida que la distancia entre pares aumenta el grado de autocorrelación espacial disminuye. La Fig. 4 muestra la estructura espacial de las observaciones y la obtenida a partir de las predicciones del modelo probabilístico correlacional (líneas con símbolos). El modelo correlacional reproduce las tendencias principales en la estructura espacial para las dos especies, incluyendo cambios de agregación a segregación (valores de Ω mayores o menores que la unidad, respectivamente). En el caso de la coscoja (*Quercus coccifera*) se observa además un buen ajuste entre la intensidad de la agregación predicha por el modelo y las observaciones (no mostrado), aunque este efecto puede deberse en parte a la ausencia de estructura espacial en su distribución. Para la encina y quejigo se observa, sin embargo, un importante desajuste entre intensidad de agregación predicha y observada. En particular, la distribución espacial de ambas especies presenta un grado de agregación mayor que la esperable según un modelo basado en una dependencia ambiental.

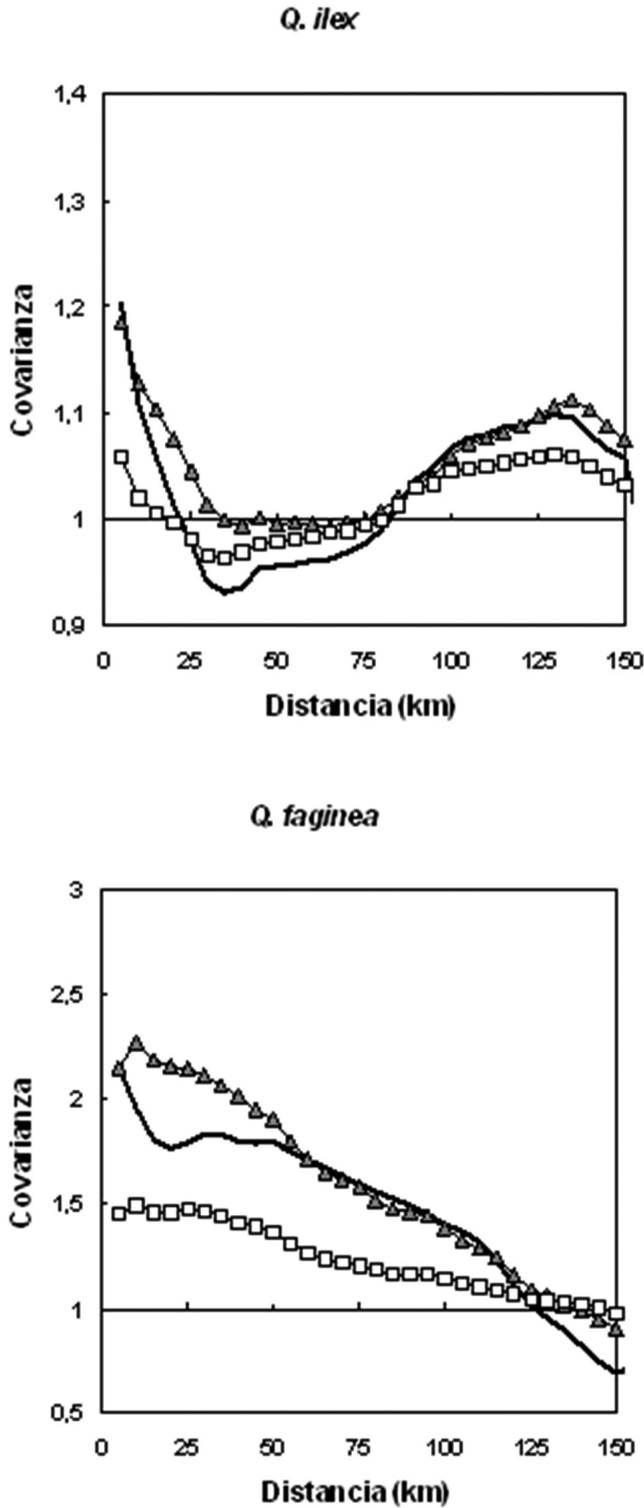


Figura 9.4. Correlograma de la ausencia/presencia de *Quercus ilex* (a) y *Quercus faginea* (b) en el centro de la Península. El eje de ordenadas describe el grado de autocorrelación entre pares situados a una distancia variable (eje abscisas). Valores inferiores a la unidad reflejan total independencia. La intersección con el eje de abscisas nos da una idea de las escalas de agregación y el eje vertical nos indica la intensidad de la agregación. Para cada especie se muestran las observaciones (líneas continuas), las predicciones del modelo correlacional basado en una dependencia climática (cuadrados) y las predicciones del modelo de metapoblaciones (triángulos).

La desavenencia entre predicciones del modelo correlacional y observaciones sugiere que los efectos correlativos entre vegetación y ambiente no son por sí solos suficientes para explicar la distribución espacial de las especies. La presencia o ausencia de una determinada especie aparece correlacionada con determinados factores ambientales. El ambiente a su vez tiende a estar autocorrelacionado (lugares próximos tienden a ser más parecidos entre sí que lugares alejados). La correlación vegetación/factores ambientales puede enmascarar dependencias asociadas al espacio *per se* y que no pueden ser descritas mediante un modelo correlacional. Estas dependencias pueden, no obstante, tener un efecto determinante sobre la agregación o segregación de las especies, lo que limita la aplicación de modelos correlacionales como herramientas predictivas de la vegetación.

3.3. *Procesos espaciales y distribución de las especies*

Durante los últimos años numerosos estudios teóricos y empíricos han documentado la importancia del espacio sobre la estructura y dinámica de las comunidades (ver revisión en Tilman y Kareiva 1988). Las plantas son organismos sésiles cuya capacidad para colonizar un determinado biotopo depende tanto de su adecuación a las condiciones ambientales del mismo como de su capacidad de acceder a él mediante la dispersión. La estructura espacial de las poblaciones y las restricciones al acceso de propágulos pueden tener una gran influencia sobre la estructura de la comunidad. Por ejemplo la limitación en la dispersión previene que el mejor competidor acceda a todos los sitios que le son favorables potenciando así la coexistencia de un número mayor de especies de lo esperable si la comunidad se estructurase por mecanismos de competencia (Pacala y Tilman 1994). La importancia del espacio y la heterogeneidad ambiental lleva a plantearnos en qué grado la distribución de las especies es el resultado de uno u otro factor. En particular, ¿pueden estos procesos de naturaleza espacial explicar las desavenencias en agregación entre observaciones y modelos correlacionales descritas en la sección anterior?

La importancia relativa de la heterogeneidad ambiental y el espacio sobre la distribución de las especies forestales puede ser ilustrada mediante un modelo de simulación que considere explícitamente tanto los procesos de dependencia entre vegetación y ambiente como procesos espaciales de dispersión (Zavala *et al.* en prep.). La comparación de modelos nulos con respecto a alguno de estos procesos—heterogeneidad ambiental o el espacio— y la evaluación de su capacidad predictiva permite inferir cuáles de estos mecanismos son críticos para explicar la distribución de las especies. El modelo en cuestión es una extensión del modelo correlacional descrito en la sección anterior. En concreto vamos a considerar tres posibles casos. Así, además de las condiciones ambientales incorpora explícitamente procesos de colonización y extinción dependientes de la fecundidad y capacidad de dispersión entre rodales (colonización), y del tipo e intensidad de las perturbaciones que inciden en cada rodal (extinción). El caso más sencillo corresponde a un paisaje forestal en el que todos los rodales del inventario presentan condiciones ambientales V_k similares (**ambiente homogéneo**) y experimentan la misma probabilidad de recibir una determinada lluvia de semillas (**dispersión regional**). Es decir, la lluvia de semillas será igualmente intensa en todos los puntos con independencia de la distancia a los árboles progenitores. Este proceso es análogo al modelo clásico de metapoblaciones cuyo comportamiento ha sido analizado exhaustivamente en la literatura ecológica (Levins 1969, Hanski 1997). Su aplicación al estudio de la distribución de estos tres *Quercus*, sin embargo, resulta de escaso interés ya que no explica ninguna de las tendencias sistemáticas de las observaciones: ni en la frecuencia de las especies a lo largo de un gradiente ambiental ni en la estructura espacial de las observaciones.

Alternativamente cabe preguntarse si la inclusión de un proceso espacial como la **dispersión local** puede generar por sí solo una estructura de agregación similar a la observada incluso en un **ambiente homogéneo**. La dispersión de *Quercus* en el bosque mediterráneo puede ser relativamente local en relación a las escalas consideradas en este trabajo: tanto por dispersión gravitacional como por efecto de la dispersión de la bellota por animales. Así, Gómez (2003) describe valores medios de unos pocos cientos de metros para la dispersión de bellotas de encina por arrendajos en Sierra Nevada. Este efecto es extensible a otras especies zoócoras (ver Capítulo 8) y a especies anemócoras tales como el pino carrasco (Nathan *et al.* 2001), y puede ser incorporado en el modelo mediante una curva de dispersión o “kernel” en el que la lluvia de semillas disminuye con la distancia al rodal progenitor (Levine y Murrell 2003).

La inclusión de un proceso de dispersión local incluso en condiciones ambientales homogéneas, resultó en una distribución agregada para las tres especies. El grado de agregación predicho siguió el mismo orden que el de las observaciones (*Quercus coccifera* > *Q. faginea* >> *Q. ilex*) pero con valores sensiblemente inferiores. El modelo, tal como era esperable, no reproduce la variación en la frecuencia de las especies con respecto a factores ambientales. Aun así es destacable el hecho de que parte de la estructura de agregación observada es atribuible a dicho proceso de dispersión local.

Finalmente, cabe preguntarse si la distribución espacial observada en estas tres especies puede explicarse mediante sinergias derivadas de un **ambiente heterogéneo** y una **dispersión local**. En la Fig. 4-5 se muestra la variación en estructura espacial resultante de considerar simultáneamente ambos factores para el caso de *Q. faginea*. La heterogeneidad ambiental se expresa sobre el éxito en el establecimiento y la producción de semilla que varían de rodal en rodal en función de las condiciones ambientales. La dispersión, al igual que en el caso anterior, es un proceso local acoplado a la estructura de la población. La combinación de ambos procesos –dependencia del ambiente y dispersión local– predijo adecuadamente la segregación de las especies a lo largo de gradientes ambientales (frecuencia) y corrigió ostensiblemente las desavenencias entre las predicciones del modelo correlacional y las observaciones (ver sección anterior). Así, la intensidad de la agregación espacial se intensificó hasta valores próximos a los observados (la autocorrelación de *Q. faginea* a los 5 km fue 2,15 mientras que la observada fue 2,15; *Q. ilex* 1,19 versus 1,20 para la observada). En la Fig. 5 puede apreciarse que la dispersión local reduce la frecuencia de ocurrencia en regiones contiguas que serían favorables en ausencia de limitaciones de dispersión. Este efecto resulta en predicciones más realistas que las derivadas de un modelo con dispersión global en el que la colonización es independiente de la configuración espacial.

La comparación entre estos tres modelos indica que además de la correlación con el ambiente, existen procesos de naturaleza espacial que tienden a intensificar o amortiguar los patrones generados por el ambiente. Los efectos de heterogeneidad ambiental y dispersión local no son aditivos. La combinación de ambos factores resulta en una agregación mayor que la resultante de añadir dispersión local en un ambiente homogéneo. Este efecto es el resultado de dos procesos que se refuerzan mutuamente. Por un lado, para una lluvia de semillas dada las tasas de colonización son mayores en los sitios favorables ya que la probabilidad de establecimiento es mayor. Por otro lado, los factores ambientales están autocorrelacionados -los sitios favorables para una especie tienden a estar rodeados de sitios también favorables. Por lo tanto, si la dispersión es local, la lluvia de semillas será mayor en los sitios favorables que es donde la especie adecuada a esas condiciones ambientales es más abundante. Es decir, la dispersión local favorece a los sitios “buenos” y perjudica a los “malos”.

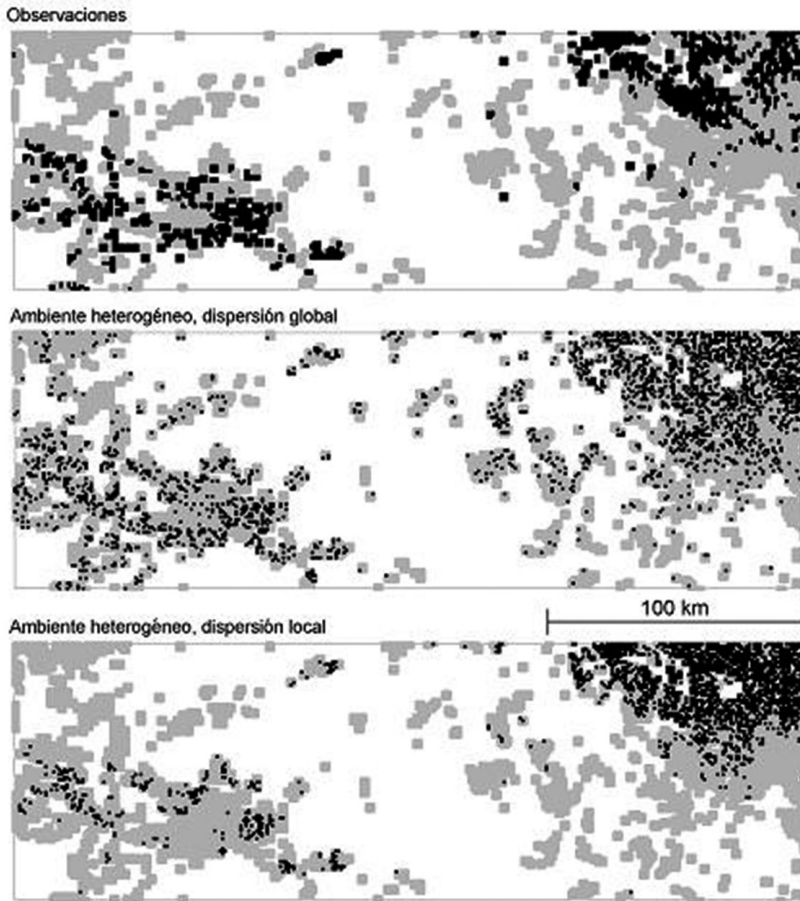


Figura 9.5. Observaciones y resultados de aplicar dispersión local y regional en un modelo de metapoblaciones de *Quercus faginea*. La presencia de *Q. faginea* se muestra con un punto oscuro. Tonos grises indican rodales potencialmente utilizables por esta especie y tonos blancos zonas desfavorables, e.g. dedicadas a la agricultura o recurrentemente perturbadas. La dispersión local impide la presencia del quejigo en sitios potencialmente utilizables en función de su nicho climático. La inclusión de este mecanismo resulta en predicciones más realistas que las del modelo con dispersión regional.

4. Dinámica del bosque mediterráneo: una perspectiva mecanicista

El análisis estático de la vegetación ayuda a identificar los principales factores que regulan la distribución de especies y asociaciones vegetales. Las comunidades son, no obstante, dinámicas, y su estructura fluctúa en el espacio y en el tiempo por efecto de la variación ambiental y las perturbaciones. Desde un punto de vista dinámico uno de los aspectos más característicos del bosque mediterráneo viene definido por lo que Costa *et al.* (1990) han denominado la dialéctica conífera-frondosa. Este concepto alude a la hegemonía, codominancia y alternancia de los géneros *Pinus* y *Quercus* constatada a diversas escalas espacio-temporales. El análisis de los mecanismos que regulan la segregación y coexistencia de estos dos géneros es clave para entender la génesis y dinámica actual del bosque mediterráneo.

4.1. Balance entre facilitación y competencia: del determinismo a la contingencia

La sucesión o conjunto de cambios que experimenta la comunidad a lo largo del tiempo es un proceso dinámico, y como tal su estudio se lleva a cabo mediante sistemas dinámicos. El uso de modelos además se justifica porque la escala de análisis es muy superior a la de observación (y duración de un proyecto de investigación medio) y porque permiten ilustrar el efecto no siempre intuitivo de diversas interacciones. Los cambios en la estructura de la comunidad son el resultado de varios procesos que operan a nivel de especie e individuo (Horn 1975, Whittaker y Levin 1977). La germinación y establecimiento de los propágulos, las interacciones intra- o inter-específicas y la tolerancia diferencial de cada especie a las perturbaciones y condiciones ambientales son, entre otros, procesos que explicarán la dominancia, sustitución o alternancia de unas especies por otras.

En los climas mediterráneos son varios los factores que inciden de manera determinante sobre cada una de estas fases (Fig. 6). En primer lugar, la semilla debe escapar de los muchos depredadores potenciales existentes, y debe ser capaz de llegar hasta un microhábitat favorable –normalmente alejado del progenitor– donde se den los recursos y condiciones ambientales adecuados para su germinación y desarrollo (Capítulos 3 y 8). La germinación y posterior establecimiento de la plántula durante el primer año es considerada una fase crítica para el reclutamiento de nuevos individuos en la población. Las diferencias interespecíficas que se observan durante esa fase son uno de los mecanismos más importantes para explicar la segregación de las especies en estas comunidades (Pigott y Pigott 1993). Una vez establecidos, los brinzales entran en una nueva fase crítica en la que la tolerancia a la sequía y la competencia por la luz son factores determinantes de la composición final del rodal (Capítulos 6, 7 y 12). Finalmente, las actividades selvícolas, el herbivorismo o perturbaciones episódicas de distinta índole (fuego, sequías, nevadas, etc) son habituales en la vegetación mediterránea. La capacidad diferencial para re-establecerse tras una perturbación es otro mecanismo importante de diferenciación entre especies con estrategias específicas que pueden dar lugar a dinámicas bien contrastadas (Capítulos 4 y 13).

El efecto diferencial de estos procesos sobre la dinámica y composición del rodal puede evaluarse mediante un modelo analítico sencillo que incorpora los procesos demográficos esenciales para describir la dinámica de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex*, dos de las especies más representativas del bosque mediterráneo (Fig. 6, ver detalles en Zavala 1999). Se calibraron modelos estadísticos que predicen la probabilidad de establecimiento durante el primer verano con respecto a la radiación y a la disponibilidad hídrica según un experimento factorial y modelos de crecimiento y mortalidad de juveniles a lo largo de un gradiente geográfico de disponibilidad lumínica y aridez (Espelta 1996, Retana *et al.* 1999). Esta información fue incorporada a un conjunto de ecuaciones en tiempo discreto que simulan los cambios en composición del rodal en función del régimen de perturbaciones y disponibilidad hídrica.

El análisis de modelos dinámicos es de cierta complejidad y en general resulta difícil obtener de forma explícita las ecuaciones de evolución de la densidad de ambas especies a lo largo del tiempo. Habitualmente los modelos se resuelven para “puntos singulares” como el punto de equilibrio que tiene lugar cuando las densidades de ambas especies permanecen estacionarias. El estudio de las ecuaciones en estos puntos de equilibrio permite dilucidar aspectos de la dinámica cualitativa del sistema y los efectos que la intensidad de la perturbación o la disponibilidad hídrica ejercen sobre ella. Básicamente, el análisis de estabilidad evalúa la posibilidad de que una especie pueda invadir con éxito un rodal monoespecífico de la otra especie y viceversa. En función de qué especie puede invadir a cuál se establecerá una u otra dinámica de sucesión. Así ambas especies podrían llegar a **coexistir** cuando

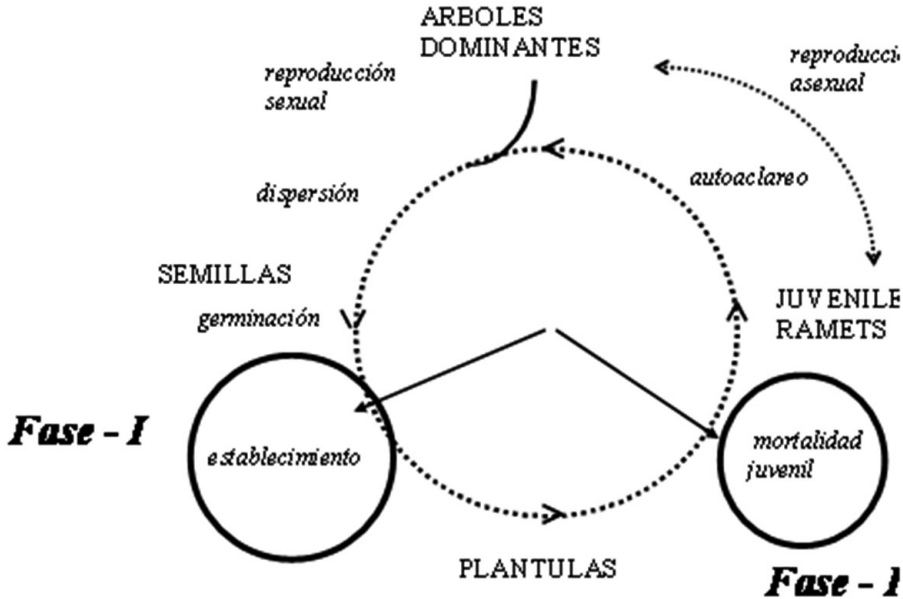


Figura 9.6. Fases ontogenéticas necesarias para explicar la dinámica del bosque. Las fases de establecimiento de la plántula durante el primer verano y de juvenil son especialmente críticas en los ecosistemas mediterráneos. Las diferencias interespecíficas que se establecen durante estas fases son en gran medida determinantes de la composición final del rodal.

esta invasión es recíproca. Por el contrario si ninguna de las especies puede llegar a invadir un rodal monoespecífico de la otra se daría un fenómeno de **exclusión mutua** o **efecto fundador** en el que la especie que llegase primero sería la dominante. Finalmente, la **exclusión competitiva** tendrá lugar cuando una de las dos especies puede invadir a la otra pero lo contrario no es posible. Las condiciones de invasión se formalizan cuantitativamente mediante la caracterización de las tasas de crecimiento poblacional de una especie en un rodal dominado por la otra especie (técnicamente los autovalores del Jacobiano de la matriz del sistema monoespecífico).

En la Fig. 7 se representa gráficamente las condiciones de invasión para unos niveles de intensidad de la perturbación (μ) y disponibilidad hídrica (ϖ) determinados que permiten evaluar el tipo de dinámica que experimentará el rodal. Para conocer la dinámica del sistema en distintas condiciones de disponibilidad hídrica (ϖ) e intensidad del aclareo (μ), debemos analizar las tasas de crecimiento de una y otra especie en los puntos de equilibrio. En el ejemplo considerado la disponibilidad hídrica viene condicionada por una precipitación anual de 600 mm y una intensidad del aclareo equivalente a un 40% de la densidad. Bajo estas condiciones el sistema presenta estados múltiples con dos equilibrios posibles. Cuando la población de encina alcanza un equilibrio (tasa de crecimiento igual a la unidad), la tasa de crecimiento de los pinos en un encinar sería inferior a 1 indicando la imposibilidad de invasión. De la misma manera en el otro punto de equilibrio (tasa de crecimiento igual a la unidad para los pinos) el crecimiento de la población de encinas les impide invadir el pinar. Bajo estas condiciones obtendríamos una exclusión competitiva en la que ninguna de las dos especies puede invadir un rodal de la otra. El resultado de la interacción entre especies es, por lo tan-

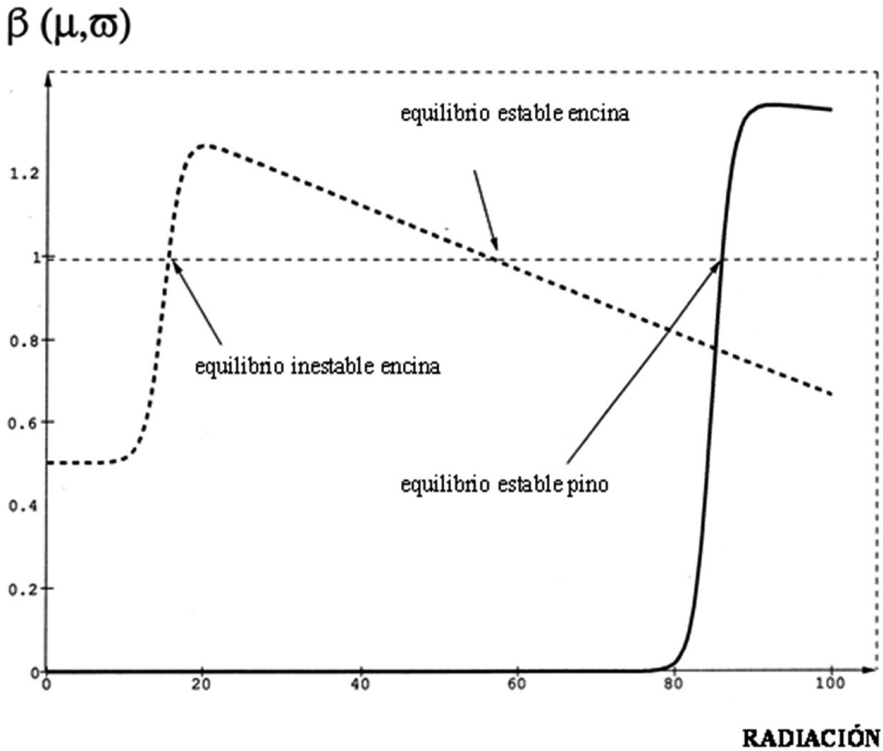


Figura 9.7. Gráfico para evaluar el comportamiento dinámico del sistema para diferentes niveles de intensidad de la perturbación (μ) y disponibilidad hídrica (ω). El eje horizontal describe la radiación en el sotobosque (% PAR) durante la sucesión. El eje de ordenadas (β) representa la tasa de crecimiento poblacional de una especie en un rodal mono-específico de la otra especie. Para un valor mayor de 1 la población se expande, la unidad indica equilibrio, y un valor menor que 1 refleja una disminución de la población. En función de la posición relativa de estas curvas el sistema exhibe exclusión competitiva (“sucesión secundaria”) o exclusión mutua (“sucesión arrestada”).

to, contingente y depende de cual de ellas estuviera presente con anterioridad en el rodal. Es decir, la composición final del rodal depende en gran medida de accidentes históricos o circunstanciales más que de procesos biológicos deterministas.

Si la disponibilidad hídrica aumenta, las condiciones de equilibrio y comportamiento cualitativo del sistema cambian dramáticamente. En condiciones métricas y con intensidades de aclareo bajas las tasas de crecimiento de las encinas bajo el dosel de un pinar son mayores que 1 mientras que los pinos son incapaces de invadir el encinar. Esto resulta en una dinámica sucesional clásica en la que las especies más intolerantes a la sombra son paulatinamente desplazadas por otras más tolerantes. En este caso el estado final de la sucesión es independiente de estados sucesionales previos y la sucesión converge hacia una especie determinada o “clímax” en función de las condiciones ambientales.

La transición y existencia de estas dos dinámicas sucesionales, que podríamos denominar respectivamente “contingente” y “determinista”, son el resultado de cambios en el balance neto de las interacciones planta-planta a lo largo de un gradiente de disponibilidad hídrica. Es importante enfatizar el efecto negativo que la radiación tiene sobre la supervivencia de las plántulas en condiciones de limitación hídrica (Rey Benayas 1998, Retana *et al.* 1999, Capí-

tulo 12) y que contrasta con las respuestas descritas en bosques templados en donde la luz es el principal factor limitante.

En la situación de “dinámica climática o sucesión secundaria”, los efectos negativos de la sombra –reducción de fotosíntesis e incremento de competencia por el agua–, son compensados por sus efectos positivos –e.g. menor riesgo de fotoinhibición (Valladares y Pugnaire 1997, Capítulo 12) o una disminución en la demanda transpirativa. Como resultado se produce un efecto de facilitación del pinar hacia las encinas que favorece la instalación de plántulas de encina en su interior (Lookingbill y Zavala 2000). A medida que la sucesión progresa y la luz en los estratos inferiores disminuye, la mortalidad de los juveniles de pino es mucho más elevada que las de la encina por lo que estas últimas acaban desplazando gradualmente al pinar.

En ecosistemas más áridos -sucesión contingente, autosucesión o sucesión arrestada- el beneficio proporcionado por la sombra no puede compensar los costes derivados de la reducción fotosintética y la competencia por el agua. Por tanto, el efecto facilitador del pinar sobre la encina puede desvanecerse y las encinas presentan dificultades para instalarse (Maestre *et al.* 2003). Por tanto, la composición final de la comunidad presenta dos equilibrios estables en función de la disponibilidad hídrica y la intensidad de la perturbación. En condiciones méxicas la sucesión estará controlada por el ambiente y convergerá hacia un rodal monoespecífico de la especie más tolerante a la sombra. En condiciones xéricas o en sitios sometidos a perturbaciones intensas la composición de la comunidad es en parte un accidente histórico, restringido pero no determinado únicamente por procesos ecológicos.

4.2. Espacio, heterogeneidad ambiental, perturbaciones y mecanismos de coexistencia

En el modelo anterior hemos asumido que el bosque es espacialmente homogéneo y que todos los árboles experimentan las mismas condiciones edáficas. Esta simplificación es válida para inferir los procesos de sustitución o coexistencia que tienen lugar en un rodal más o menos homogéneo pero las conclusiones no pueden ser generalizadas a un paisaje forestal. Los ecosistemas mediterráneos son muy heterogéneos, con variaciones en la disponibilidad de recursos a una escala espacial muy reducida (Marañón 1986, Joffre y Rambal. 1993.). La precipitación, cambios en la textura del suelo o la orientación de la pendiente, entre otros factores, pueden modificar el balance de las interacciones entre especies (Holmgren *et al.* 1997) y por tanto la dinámica sucesional a escalas de pocos metros. Las perturbaciones, principalmente el fuego, el herbivorismo y los tratamientos selvícolas modificarán también la heterogeneidad ambiental influyendo sobre las oportunidades de establecimiento de las especies (Valladares 2003, Capítulo 3). Estos efectos pueden además ser amortiguados o amplificadas por procesos de dispersión local (Sección 3.3.).

Para explorar el resultado de la sinergia de estos procesos sobre la coexistencia del pino y la encina se desarrolló un modelo estocástico espacialmente explícito con heterogeneidad ambiental y dispersión local en el que el bosque se define como un conjunto de rodales que difieren en su aridez y que se hayan conectados mediante la dispersión (Zavala y Zea 2004). Los procesos de supervivencia de plántulas y juveniles se describen mediante un proceso binomial en el que la media (número de éxitos) es una función de la radiación y la disponibilidad hídrica según funciones y parámetros similares al modelo de rodal descrito en la sección previa. La dispersión en el pino (especie anemócora) se describe según una curva Gaussiana centrada en el árbol progenitor que indica la probabilidad de que una semilla alcance una determinada distancia (Nathan *et al.* 2001). La curva de dispersión de la encina es más estrecha (dispersión gravitacional o zoócora de corto alcance), pero presenta otro máximo relativo

a distancias mayores para simular la dispersión por vectores animales tales como el arrendajo (Gómez 2003).

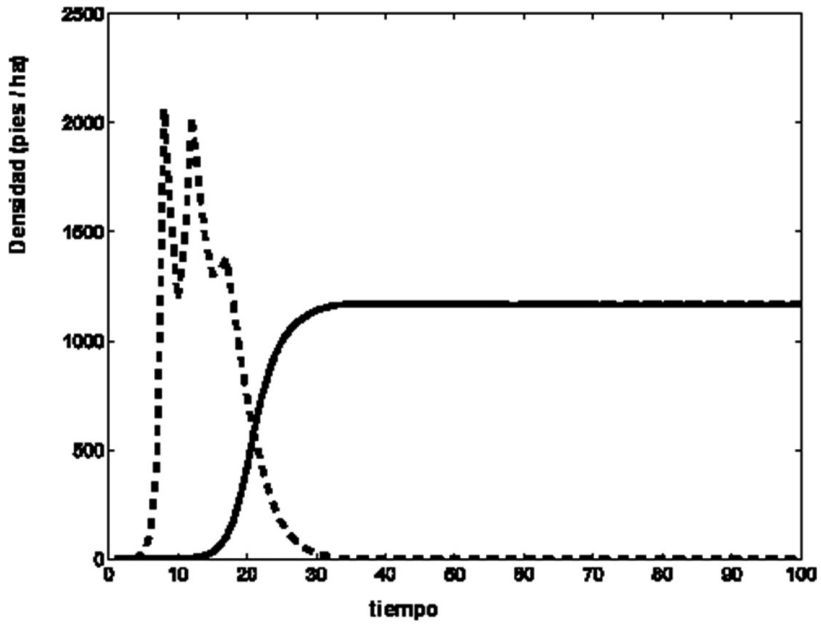
El análisis del modelo muestra que la combinación de heterogeneidad ambiental, perturbaciones y espacio resultan en un variado repertorio de dinámicas espacio-temporales que conducen a la permanencia de ambas especies en el paisaje. En ambientes méxicos (precipitación superior a 500 mm) espacialmente homogéneos, pero sometidos a perturbaciones de baja intensidad y frecuencia, el pinar es excluido por completo y el paisaje forestal alcanza un equilibrio estable dominado por el encinar (Fig. 8a). Un incremento en la intensidad y frecuencia de las perturbaciones posibilita la coexistencia indefinida de ambas especies ya que la capacidad colonizadora de los pinos les permite capturar los claros que se van abriendo en el paisaje compensando su inferior competitividad en zonas de poca luz. Este equilibrio dinámico entre colonización y extinción es estable en el tiempo es suficiente para mantener la diversidad tal como diversos estudios han demostrado (Hastings 1980).

En paisajes heterogéneos, formados por teselas que difieren en su disponibilidad hídrica, los pinares pueden mantenerse de forma indefinida en el paisaje incluso en ausencia de perturbaciones. La existencia de localidades áridas en donde las plántulas de encina son incapaces de instalarse resulta en la segregación espacial de ambas especies, con los pinares ocupando las localidades más áridas. En el escenario más realista de paisaje heterogéneo y perturbaciones variables, el sistema alcanza una situación de equilibrio en el que también ambas especies coexisten (Fig. 8b). Si la sucesión se inicia a partir de una situación de deforestación, los pinos alcanzan una densidad máxima en estados iniciales de la sucesión debido a su dispersión anemócora y su nicho de regeneración amplio, -para decrecer después y ser paulatinamente sustituidos por la encina. La abundancia de la encina aumenta gradualmente en el paisaje instalándose en rodales de pinar a los que finalmente acaba desplazando por su mayor tolerancia a la sombra. Su estrategia de dispersión zoócora facilita además el acceso a los pinares donde bajo su protección las bellotas encuentran las condiciones óptimas para su establecimiento primero y su desarrollo posterior como juvenil (ver sección anterior). La velocidad del proceso de invasión del pinar aparece condicionada por la aridez de la estación, siendo esta más lenta según aumenta la aridez. Igualmente los herbívoros o las perturbaciones pueden ralentizar o reiniciar, respectivamente, el proceso sucesional. Una vez establecida la encina forma masas monoespecíficas densas que impiden la instalación del pinar debajo de su cubierta y que pueden regenerarse vegetativamente tras un aclareo o fuegos de baja intensidad.

El pinar, por el contrario, tenderá a ocupar las localidades más áridas y más pobres en nutrientes tales como zonas abruptas, de solana o con substrato arenoso. Allí las condiciones extremas neutralizan el efecto facilitador sobre la encina y el pinar forma masas estables con dinámicas autosucesionales. Estas localidades son de máxima importancia para la persistencia del pinar ya que actúan como refugios permanentes a partir de los cuales pueden colonizarse otras localidades durante épocas favorables a su expansión (Fig. 9).

La frecuencia e intensidad de las perturbaciones tendrá un efecto diferencial en función de las estrategias de re-establecimiento y las condiciones ambientales. La encina, al igual que otros rebrotadores, podría verse favorecida por perturbaciones frecuentes en función de su naturaleza e intensidad (Capítulo 4). Fuegos intensos o con un período de recurrencia lo suficientemente extensos como para permitir que alcancen su madurez sexual beneficiarían al pino por su habilidad para colonizar zonas quemadas (Pausas 2001). Igualmente, las diferencias en longevidad pueden ser cruciales y tenderán a eliminar a la especie menos longeva (el pino) durante períodos de exclusión del fuego de gran duración. Historia, azar, heterogeneidad ambiental y perturbaciones interaccionarán por tanto para conformar una dinámica espa-

(A)



(B)

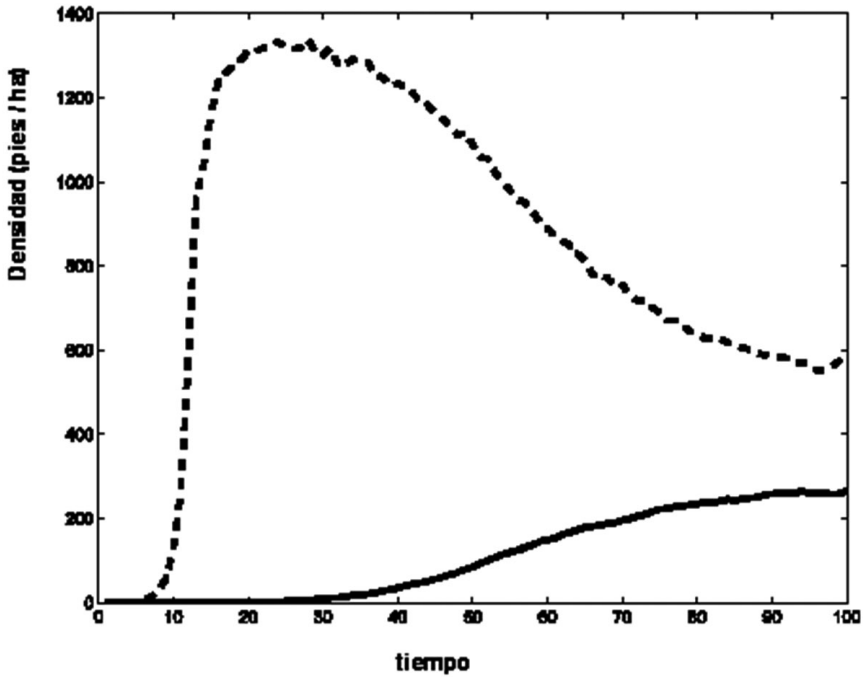


Figura 9.8. Cambios en la densidad de pies de *Pinus halepensis* y *Quercus ilex* (eje vertical) a lo largo del tiempo para un paisaje homogéneo y perturbaciones de baja intensidad (a) y un paisaje heterogéneo sometido a perturbaciones recurrentes (b). El eje horizontal describe el tiempo medido como el número de ciclos de perturbaciones.

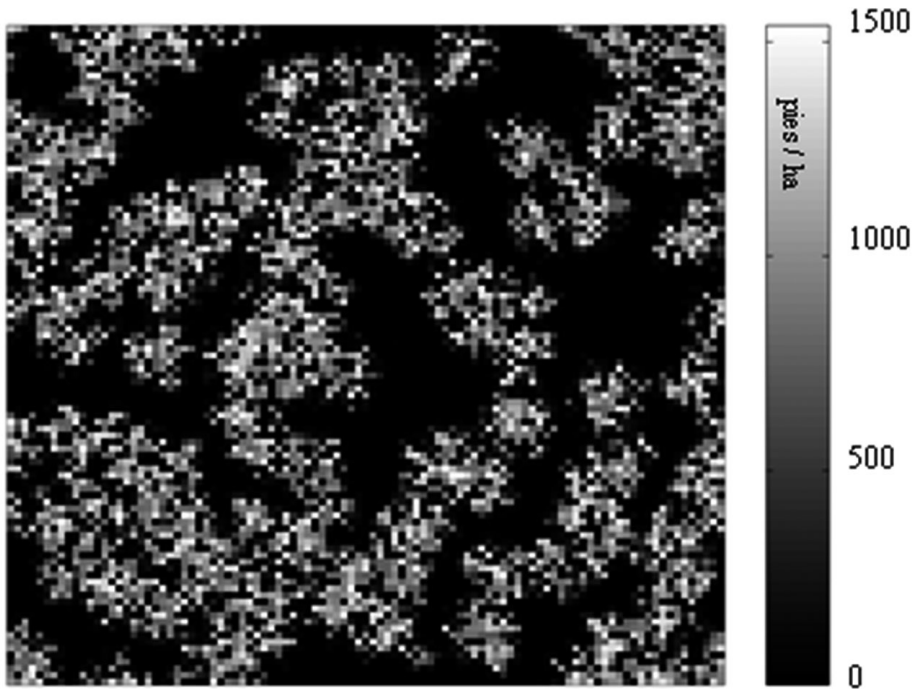


Figura 9.9. Distribución espacial de *Pinus halepensis* (tonos oscuros) tras 50 ciclos de perturbaciones en un paisaje méxico (precipitación anual de 600 mm). Los tonos oscuros indican densidad de encinas bajas (genetes/ha). La probabilidad de que un rodal sea perturbado en cada ciclo (θ) es de 0.3.

cio-temporal compleja. El balance resultante entre exclusión competitiva y colonización es, no obstante, robusto en un rango muy amplio de variación en las condiciones ambientales y régimen de perturbaciones permitiendo la persistencia de ambas especies en el paisaje.

5. Implicaciones para la gestión

5.1. Modelos de predicción de la respuesta de la vegetación al cambio global: ¿Ciencia o ficción?

La evaluación de los posibles efectos del cambio global sobre las diversas funciones de los ecosistemas es uno de los frentes de acción que pueden contribuir a mitigar o prevenir dichos efectos. En particular, los efectos sobre la biodiversidad y el ciclo del carbono son necesarios para diseñar políticas de sostenibilidad y ajustar los mecanismos compensatorios de emisiones de dióxido de carbono. Es urgente aunar esfuerzos para desarrollar modelos explicativos y predictivos de la respuesta de los ecosistemas forestales mediterráneos a los diferentes componentes del cambio global.

Las dificultades asociadas a la parametrización de modelos de dinámica en sistemas multispecíficos han conducido al desarrollo de modelos con base fisiológica que permite definir un continuo de estrategias (en vez de especies) a partir de la variación continua en algunos de sus rasgos morfológicos (Woodward 1987, Foley *et al.* 1996). Esta aproximación se justifica por un número creciente de estudios que muestran la importancia que la variabilidad morfo-

lógica más que la fisiológica en definir las respuestas funcionales de las diferentes especies a los factores ambientales (ver Capítulo 7).

En la mayor parte de los modelos de vegetación a escala global las interacciones ecológicas son inexistentes y se asume que los ecosistemas son una gran masa vegetal (“*Green Slime*”); de esta manera, los procesos fisiológicos se escalan directamente desde la hoja hasta el ecosistema sin mediación previa de procesos ecológicos tales como la competencia o la dispersión. Todos estos modelos son en realidad variantes de un mismo esquema general consistente en un circuito de potencial hídrico en el que los distintos componentes de la planta son asimilables a resistores o condensadores de un circuito electrostático (Sellers *et al.* 1997). La asimilación de carbono y transpiración del dosel se describe a partir de las condiciones ambientales (radiación, temperatura del aire y humedad relativa) La ecuación de Farquhar *et al.* (1980) simula la tasa de asimilación neta de carbono en función de la temperatura de la hoja y la conductancia estomática. Además el balance de energía y de masa junto a la ecuación de transpiración (Jarvis 1976) define un sistema de ecuaciones no lineales en donde la única incógnita es la conductancia estomática. La asimilación de carbono neta se obtiene después de descontar los costes de mantenimiento (respiración) de los diferentes compartimentos de la planta como una función de la temperatura. Finalmente, la estrecha relación observada entre asimilación y conductancia (Ball *et al.* 1987) permite estimar la conductancia estomática y resolver el sistema de ecuaciones así definido.

La aplicación de modelos de proceso con base fisiológica del bosque mediterráneo ha sido acometida por varios autores con diferentes finalidades (Tenhunen *et al.* 1990, Gracia *et al.* 1999, Mouillot *et al.* 2001, Zavala 2004). En el diseño de estos simuladores el principal reto consiste en proporcionar una descripción realista de la variación del agua en el suelo y de la respuesta de la vegetación a la sequía, aspectos estos tratados de manera muy superficial en otros simuladores llevados a cabo en bosques templados, en donde la limitación por el agua juega un papel secundario frente al de la luz o los nutrientes.

Tenhunen *et al.* (1990) fue el primero en aplicar el esquema general descrito basado en la ecuación de Ball *et al.* (1987) y de Farquhar *et al.* (1980) de forma combinada para describir las tasas de intercambio gaseoso en un encinar limitado por el agua. Dichos autores mostraron que es posible predecir adecuadamente estos procesos con sólo ajustar la constante de proporcionalidad entre la conductancia estomática y la asimilación de carbono (parámetro g_F en su modelo). Este parámetro integra los mecanismos endógenos asociados al cierre de los estomas y es de máxima importancia, ya que su estimación permitiría predecir las tasas de intercambio gaseoso a lo largo del período de sequía. La variación de g_F observada a lo largo de un período de sequía se corresponde con la esperable de un proceso de optimización a escala de planta completa (la unidad de selección natural), en el que la planta maximiza su asimilación de carbono estacional a la vez que disminuye su riesgo de mortalidad durante el verano (Zavala 2004). En ausencia de una descripción mecanicista de los factores que regulan el control estomático bajo condiciones de sequía este proceso de optimización permite incorporar el efecto de la competencia por el agua en un modelo forestal mecanicista. Alternativamente la producción puede estimarse a partir de del cómputo de la eficiencia del uso del agua y la transpiración (Gracia *et al.* 1999, Mouillot *et al.* 2001). No obstante, la eficiencia en el uso del agua varía durante un período de sequía y entre especies, siendo difícil su obtención para sistemas multiespecíficos (Capítulo 6).

Los acercamientos anteriormente descritos constituyen avances importantes para comprender los mecanismos que regulan la producción del bosque mediterráneo. Sin embargo existen varias limitaciones y retos por resolver. La inclusión explícita de procesos de competencia entre individuos de diferentes tamaños y heterogeneidad espacial (Mouillot *et al.* 2001) es importan-

te ya que la dinámica de las comunidades está determinada en gran medida por procesos espaciales, pudiendo estos efectos tener una elevada importancia sobre propiedades agregadas del ecosistemas tales como la producción (Pacala y Deutschman 1995). La inclusión de procesos espaciales, no-linealidades y estocasticidad en modelos con un elevado número de parámetros dificulta, sin embargo, enormemente el análisis y comprensión de las predicciones. Los modelos complejos (e.g., Cramer *et al.* 2001) presentan numerosos problemas técnicos. Así, pueden observarse argumentos circulares o tautológicos como la predicción de los cambios de distribución de las especies que emergen de restricciones arbitrarias en los que las especies resultan eliminadas a partir de determinados umbrales. Resulta relativamente sencillo construir un modelo que genere las predicciones deseables incluso a partir de los mecanismos erróneos. Por tanto, a medida que crece el número de parámetros aumenta la incertidumbre sobre las causas de sus predicciones. Su complejidad impide comprender estas causas y distinguir entre predicción y error derivado de la incertidumbre en la estimación de los parámetros.

El desarrollo de modelos de dinámica forestal realistas desde el punto de vista biológico pero a la vez, lo suficientemente sencillos como para que sus predicciones puedan ser analizadas, implica el avance simultáneo en varios frentes. En primer lugar es necesario profundizar en los mecanismos que controlan los procesos biológicos en cada nivel de organización con modelos de dimensionalidad reducida en los distintos niveles. Esto incluye descripciones tanto de la respuesta individual de los organismos al ambiente, como de modelos de la variación de los recursos y factores ambientales (e.g. el balance hídrico, Joffre y Rambal 1993). En segundo lugar debe existir una fuerte conexión entre observaciones y parámetros de manera que pueda conocerse de qué manera se propaga el error. Finalmente, el sistema resultante de integrar los diferentes submodelos debe ser reducido a un conjunto de ecuaciones que permitan analizar y comprender el comportamiento del sistema.

Los sistemas forestales son sistemas dinámicos complejos cuya estocasticidad y no linealidad son esenciales para describir su naturaleza aleatoria y contingente. Sin embargo, el modelo debe resultar en predicciones deterministas a determinadas escalas que expliquen las regularidades observadas en los patrones actuales de distribución y respuestas sucesionales en las principales comunidades forestales. Los procesos característicos de un simulador forestal pueden ser expresados mediante modelos de flujo en forma de derivadas parciales (Moorcroft *et al.* 2001, Zavala y Bravo 2004). Todo ello sugiere la posibilidad de implementar modelos en forma analítica que incorporen los procesos esenciales que regulan la respuesta de la vegetación a cambios ambientales y perturbaciones.

5.2. *Investigación y gestión forestal*

La aplicación rutinaria de trabajos reduccionistas basados en contraste de hipótesis categóricas ha generado un gran caudal de información sobre los ecosistemas recogidas en un número creciente de publicaciones. La incapacidad de estas aproximaciones para responder a cuestiones aplicadas ha originado numerosas críticas a la ciencia de la ecología (Peters 1991).

Los sistemas forestales son sistemas complejos y jerarquizados cuya respuesta en el espacio y en el tiempo es multifactorial. La combinación de unos pocos factores y niveles de intensidad resulta a menudo en diseños experimentales inviables tanto en su ejecución como en la interpretación estadística de las diferentes interacciones. El concepto de replicación de la unidad experimental resulta de dudoso interés en muchos estudios ecológicos en donde la agregación en unidades o bloques arbitrarios enmascara las escalas de heterogeneidad espacial a la que los organismos responden y que es objeto de análisis *per se*. Incluso cuando la replicación es posible (y económicamente viable), se tiende a conferir al grado de significación de la

prueba estadística de una objetividad que es en realidad ilusoria, ya que dicho valor depende indefectiblemente del número de réplicas. En el caso concreto de la investigación forestal, los estudios de ecología al uso basados en el contraste de hipótesis sólo adquieren su plena significación dentro de un contexto más amplio, hipotético-deductivo, y como comprobación de hipótesis específicas que atañen a asunciones críticas para la dinámica del sistema o para un objetivo de gestión determinado. De forma complementaria, los estudios fundamentados en aproximaciones multivariantes han sido claves para el desarrollo de la ecología vegetal moderna y la consolidación de la visión individualística de las comunidades. Sin embargo, el uso generalizado de estas herramientas ha devenido en modelos demasiado rígidos, basados de forma implícita o explícita en asunciones de linealidad y normalidad, no permitiendo establecer una correspondencia entre teorías ecológicas y observaciones. En particular, los patrones vegetación-clima observados en los bosques mediterráneos presentan un alto grado de dispersión, con contornos heterocedásticos más triangulares que rectilíneos y cuyo comportamiento medio es a menudo no lineal. En la mayoría de modelos existentes estas relaciones se asumen lineales y homocedásticas. Así, en el *análisis de correspondencia canónico* la abundancia de las especies a lo largo de un gradiente ambiental puede seguir una curva unimodal, pero el gradiente se define injustificadamente como una combinación lineal de factores ambientales. Este es sólo un ejemplo pero la mayor parte de estas técnicas se basan en cálculos desconocidos o asunciones injustificadas. Este problema es generalizable a una gran cantidad de estudios ecológicos pero resulta más evidente en zonas mediterráneas en donde factores antrópicos enmascaran los efectos de procesos ecológicos. Las técnicas de análisis no paramétrico (Vayssieres *et al.* 2000), que permiten identificar un conjunto de reglas subyacentes a las observaciones, pueden ser un primer paso para establecer hipótesis o guiar futuras aproximaciones experimentales. No obstante la ausencia de una formulación analítica del proceso que genera nuestras observaciones limita su interés teórico.

El análisis de los factores que estructuran las comunidades requiere por tanto el desarrollo de modelos estadísticos específicos para cada situación que permitan interpretar nuestras observaciones en relación a una u otra hipótesis o teoría ecológica. Incluso cuando el modelo multivariante escogido sea el adecuado, debe ser considerado como un primer paso dentro del método científico cuya validez se restringe a una fase de descripción de tendencias y formulación de hipótesis, pero que es por sí sola insuficiente para identificar mecanismos tales como el espacio o la competencia cuyo análisis requiere el uso de modelos de proceso.

5.3. *Hacia una selvicultura mediterránea con base científica*

El desarrollo de modelos de proceso es necesario para diagnosticar posibles cambios en la producción y composición del rodal en respuesta a un determinado régimen de perturbación y diferentes calidades de estación. Con esta información el selvicultor puede planificar y optimizar sus actuaciones en función de unos determinados objetivos de gestión (Hawley y Smith 1982, Oliver y Larson 1990). La regeneración de las diferentes especies, la evolución temporal de las clases de edad en el rodal y los mecanismos de coexistencia, sustitución o alternancia entre especies son aún desconocidos para la mayor parte de sistemas forestales de nuestro país. Como consecuencia la toma de decisiones se lleva a cabo en función de modelos *a priori* o no suficientemente contrastados para el medio mediterráneo.

El concepto de temperamento que define el tipo de tratamiento y método de ordenación (Madrigal 1994) se fundamenta a menudo en criterios empíricos derivados de la selvicultura centroeuropea que soslayan aspectos específicos de los ecosistemas mediterráneos derivados de la interacción entre la radiación y la escasez de agua (Olazábal 1916, González Vázquez 1948,

Capítulo 12). Sólo recientemente se está adquiriendo un conocimiento de los procesos que inciden sobre la regeneración y su relación con los factores ambientales (Capítulos 3, 4, 7 y 8).

Menos conocidos aún son los mecanismos que controlan la estructura y producción del rodal, aspecto clave para la adecuada planificación de las actuaciones forestales. El modelo clásico de clases naturales de edad para masas regulares tratadas normalmente (Lanier 1986, repoblado, monte bravo, latizal y fustal) es demasiado rígido e inadecuado para describir la estructura de muchas masas forestales mediterráneas. Así la competencia por el agua, la anastomosis entre individuos o la plasticidad de las historias vitales resulta en procesos de estancamiento (“*stagnation*”) y dinámicas autosucesionales que difieren sustancialmente de lo observado en bosques templados. La identificación de estos mecanismos y el desarrollo de modelos de dinámica del rodal es una de las numerosas cuestiones por resolver en el ámbito de la selvicultura mediterránea.

A nivel de comunidad, los conceptos de vegetación potencial, clímax o madurez (Rivas Martínez 1987, Ruiz de la Torre 1990, Montero de Burgos y Alcanda 1993), de incuestionable utilidad, han sido, sin embargo, aplicados a discreción sin que sus límites de aplicabilidad hayan sido convenientemente contrastados. La aplicación de estos conceptos de elevada subjetividad induce a jerarquías antropocéntricas en los niveles de progresión de las comunidades que tienden a minusvalorar el papel determinante de la heterogeneidad ambiental o la historia, resultando en importante desajustes entre lo esperable y lo real. Así se observa la introducción de especies y procedencias que no se regeneran de forma natural por estar su

CUADRO 9.1

Avances recientes en el estudio de las comunidades vegetales.

El desarrollo de la ecología mediterránea y de la biología teórica nos llevan a cuestionar algunos de los paradigmas y concepciones botánicas clásicas para describir la dinámica y estructura de las comunidades vegetales mediterráneas. El espacio, la estocasticidad y la historia inciden junto a las historias vitales, la heterogeneidad ambiental y las perturbaciones para conformar un complejo tapiz vegetal. Conceptos tales como vegetación potencial o clímax desarrollados durante la década de los sesenta han sido reemplazados por modelos con base biológica que consideran explícitamente la heterogeneidad espacial y respuesta individual de las diferentes especies. De manera análoga la visión clásica adaptacionista imperante en biología evolutiva se ha ampliado para incluir aspectos circunstanciales e históricos.

Planteamientos botánicos tradicionales	Planteamientos ecológicos actuales
Dinámica:	
• Clímax / Vegetación potencial	• Estados múltiples / No equilibrio
• Series de regresión / Determinismo	• Determinismo / Contingencia / Azar
• Ambiente homogéneo / Ausencia de perturbaciones	• Heterogeneidad ambiental / Perturbaciones
• Procesos no espaciales	• Interacciones espaciales
Evolución biológica:	
• Adaptación / Convergencia evolutiva	• Adaptación / Contingencias histórica

nicho de regeneración fuera de las condiciones locales (aunque los adultos una vez establecidos puedan tolerarlas) o masas estancadas inestables por ser coetáneas y genéticamente uniformes, y cuya viabilidad depende de la aplicación de costosos tratamientos selvícolas posteriores. Por otro lado, la tendencia actual a reforestar directamente con especies “climácicas” resulta en elevadas marras que no compensan las inversiones realizadas. Un conocimiento cada vez más detallado de los procesos de instalación de las especies forestales permitirá diseñar técnicas de restauración *ad hoc* para cada tipo de comunidad y restricciones ambientales tal como sugieren un número creciente de estudios (Vallejo 1996, Zamora *et al.* 2001, Espelta *et al.* 2003, Rey Benayas *et al.* 2003).

La fragmentación, la degradación tras siglos de perturbaciones recurrentes y un incremento de la aridez plantean riesgos muy graves sobre los ecosistemas mediterráneos, incluyendo una alteración de la distribución actual de los biotopos y degradaciones irreversibles. A pesar de los avances en ecología experimentados en nuestro país durante las últimas décadas los mecanismos que controlan la estructura y dinámica de los principales ecosistemas forestales de la Península Ibérica permanecen aún por identificar. El conocimiento de los procesos que regulan el comportamiento del sistema en cada nivel de organización con el desarrollo de modelos bien contrastados en cada escala, con un grado de incertidumbre conocido, es esencial para el desarrollo de una silvicultura mediterránea que responda a las demandas actuales de la sociedad y contribuir a mitigar o prevenir los efectos del cambio global.

Agradecimientos

Esta recopilación fue financiada a través de los proyectos HETEROMED, REN2002-04041-C02-02/ GLO y REN2000-0745/GLO, CICYT. El Ministerio de Medio Ambiente facilitó los datos del 2º Inventario Forestal Nacional y José A. Villanueva documentó amablemente todos los detalles necesarios para su análisis. Salvador Rebollo y José M. Rey Benayas revisaron con detalle versiones preliminares de este capítulo. Drew Purves asistió en la elaboración de las figuras 4 y 5. Las redes de trabajo GLOBIMED (CICYT) y REDMOBE (Junta de Andalucía) permitieron discutir estas ideas con otros investigadores.

Bibliografía

- Allué J. L. 1990. Atlas Fitoclimático de España. Taxonomías. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias.
- Archibold, O.W. 1995. Ecology of world vegetation. Chapman & Hall, London.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* **16**:39-61.
- Ball, J.T., I.E. Woodrow, y J.A. Berry. 1987. A model for predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Páginas 221-224 *en* Biggins, editor. *Progress in Photosynthetic Research*. Martinus Nijhoff Publishers, The Netherlands.
- Blondel, J., y J. Aronson. 1995. Biodiversity and ecosystem function in the Mediterranean basin: human and non-human determinants. Páginas 43-119 *en* G.W. Davis y D.M. Davis y D.M. Richardson, editores. *Mediterranean-type ecosystems: the function of biodiversity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Braun-Blanquet, J. 1951. *Plazensociologie*. Springer, Viena.
- Carrión, J. S., A. Andrade, K. D. Bennett, C. Navarro, y M. Munuera. 2001. Crossing forest thresholds: inertia and collapse in a Holocene sequence from south-central Spain. *The Holocene* **11**:635-653.
- Chesson, P.L. 1983. Coexistence of competitors in a stochastic environment: the storage effect. Páginas 188-198 *en* H.J. Freedman y C. Strobeck, editores. *Population biology. Lecture notes in Biomathematics* 52. Springer, New York.
- Connor, E.F., y D. Simberloff. 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *American Scientist* **74**:155-162.

- Costa, M., M. García, C. Morla, y H. Sainz. 1990. La evolución de los bosques de la Península Ibérica: una interpretación basada en datos paleobiogeográficos. *Ecología Fuera de Serie* 1:31-58.
- Costa, M., C. Morla, y H. Sainz. 1998. Los bosques de la Península Ibérica. Una interpretación geobotánica. *Geoplaneta*, Barcelona.
- Cramer, W., A. Bondeau, F.I. Woodward, I.C. Prentice, R.A. Betts, V. Brovkin, P.M. Cox, V. Fisher, J.A. Foley, A.D. Friend, C. Kucharik, C., Lomas, M.R., N. Ramankutty, S. Sitch, B. Smith, A. White, y C. Young-Molling. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology* 7:357-373.
- Crawley, M.J., editor. 1986. *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Press. Oxford.
- Davis, M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. Páginas 132-153 en D.C. West, H. H. Shugart y D. B. Botkin, editores. *Forest succession: concepts and applications*. Springer-Verlag, New York.
- Edwards, A.W.F. 1972. *Likelihood*. Expanded edition. Cambridge University Press, New York.
- Elena-Roselló R. 1997. *Clasificación Biogeoclimática de España Peninsular y Balear*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias.
- Espelta, J.M. 1996. La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex* L.) y pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plàntules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona.
- Espelta J.M., J. Retana, y A. Habrouk. 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in N.E. Spain. *Forest Ecology and Management* 180:185-198.
- Farquhar, G.D., S. von Caemmerer, y J.A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ fixation in leaves of C3 species. *Planta* 149:78-90.
- Foley, J.A., I.C. Prentice, N. Ramankutty, S. Levis, D. Pollard, S. Sitch, y A. Haxeltine. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles* 10:603-628.
- Gauch, H.G., y R.H. Whittaker. 1972. Coenocline simulation. *Ecology* 53:446-51.
- Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gomez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573 – 584.
- González Vázquez, E. 1948. *Estudio cultural de las masa Forestales y de los métodos de regeneración*. Residencia de Profesores. Ciudad Universitaria, Madrid.
- Gracia, C., E. Tello, S. Sabaté, y J. Bellot. 1999. Modelling canopy gas exchange during summer drought. Páginas 163-179 en F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*, Springer-Verlag, Berlin.
- Hanski, I.A. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. Páginas 69-122 en I.A. Hanski y M.E. Gilpin, editores. *Metapopulation Biology*. Academic Press, San Diego.
- Hastings, A. 1980. Disturbance, coexistence, history and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18:363-373.
- Hawley, R.C., y Smith, D.M. 1982. *Silvicultura práctica*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.
- Hilborn, R., y M. Mangel. 1997. *The Ecological Detective*. Princeton University Press, Princeton.
- Holmgren, M., M. Scheffer, y M.A. Huston. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78:1966-1975.
- Horn, H.S., y R.H. MacArthur. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology* 53:749-752.
- Horn, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. Páginas 196-211 en M. Cody y M. Diamond, editores. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachussets.
- Hubbell, S. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. 2001. Princeton University Press, Princeton.
- Huston, M.A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press. Cambridge.
- ICONA. 1995. *Segundo Inventario Forestal Nacional*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- Jarvis, P.G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Serie B* 273:593-610.
- Joffre, R., y S. Rambal. 1993. How tree cover influences the water balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74:570-582.
- Lanier, L. 1986. *Pre'cis de Sylviculture*. ENGREF, Nancy.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943-1967.
- Levine, J.M., y D.J. Murrell. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:549-574.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 12:237-240.

- Lookingbill, T., y M.A. Zavala. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* **11**:607-612.
- Mac-Arthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* **39**:599-619.
- Madrigal, A. 1994. Ordenación de Montes Arbolados. IC.O.N.A. Colección Técnica, Madrid.
- Maestre, F.T., J. Cortina, S. Bautista, y J. Bellot. 2003. Does *Pinus halepensis* facilitate the establishment of shrubs in Mediterranean semi-arid afforestations? *Forest Ecology and Management* **17**:147-160.
- Marañón, T. 1986. Plant species richness and canopy effect in the savanna-like „dehesa“ of S.W. Spain. *Ecología Mediterránea* **12**: 131-141.
- May, R. M. 1986. The search for patterns in the balance of nature: Advances and retreats. *Ecology* **67**:1115-1126.
- Montero de Burgos, J.L., y P. Alcanda. 1993. Reforestación y biodiversidad: líneas metodológicas de planificación y restauración forestal. *Montes* **33**:57-76.
- Mooney, H.A., y H.A. Dunn. 1970. Convergent evolution of Mediterranean evergreen sclerophyllous shrubs. *Evolution* **24**:292-303.
- Moorcroft, P. R., G. C. Hurtt, y S. W. Pacala. 2001. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED). *Ecological Monographs* **71**:557-585.
- Mouillot, F., S. Rambal, y S. Lavorel. 2001. A generic process-based SIMulator for mediterranean landscApes (SIERRA): design and validation exercises. *Forest Ecology and Management* **147**:75-97.
- Nathan, R., U. N. Safriel, e I. Noy-Meir. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* **82**:374-388.
- Ne'eman, H., y L. Trabaud, editors, 2000. The Ecology and Management of *Pinus halepensis* and *P. Brutia* ecosystems. Backhuys Publishers, Leiden.
- Ojeda, F., J. Arroyo, y T. Marañón. 2000. Ecological Distribution of four co-occurring Mediterranean Heath Species. *Ecography* **23**:148-159.
- Olazábal, L. 1916. Masas mixtas españolas. *Revista Montes* **44**:29-30
- Oliver C.D., y B.C. Larson. 1990 *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, New York.
- Pacala, S.W., y D. Tilman. 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environment. *American Naturalist* **143**:222-257.
- Pacala, S. W., y D. Deutschman. 1995. Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos* **74**:357-365.
- Pacala, S.W., C.D. Canham, J. Saponara, J.A. Silander, R.K. Kobe, y E. Ribbens. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* **66**:1-43.
- Pausas, J.G. 2001. Resprouting vs seeding- a Mediterranean perspective. *Oikos* **94**:193-194.
- Peters, R.H. 1991. *A critique for ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pigott, C.D., y S. Pigott. 1993. Water as a determinant of the distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology* **81**:557-566.
- Purves, D. W., y R. Law. 2002. Fine scale spatial structure in a lowland grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology* **90**:121-129.
- Rees, M., P.J. Grubb, y D. Kelly. 1996. Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four species guild of winter annuals. *American Naturalist* **147**:1-32.
- Retana, J., J.M. Espelta, M. Gracia, y M. Riba. 1999. Seedling recruitment. Páginas 89-103 *en* F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rey, J.M. 1999. Modelling potential evapotranspiration of potential vegetation. *Ecological Modeling* **123**:141-159.
- Rey Benayas, J.M. 1998. Growth and survival in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation y artificial shading on Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annales des Sciences Forestières* **55**: 801-807.
- Rey Benayas, J.M., T. Espigares, y J. M. Nicolau, editores. 2003. *Restauración de ecosistemas mediterráneos*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá, Alcalá de Henares.
- Rivas-Martínez, S. 1987. Mapa de series de vegetación de España. Memoria del mapa de series de vegetación de España. ICONA, Madrid.
- Rodà, F., J. Retana, C. Gracia, y J. Bellot, editores. 1999. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Rouget, M., D.M. Richardson, S. Lavorel, J. Vayreda, C. Gracia, y S.J. Milton. 2001. Determinants of distribution of six *Pinus* species in Catalonia, Spain. *Journal of Vegetation Science* **12**:491-502.
- Ruiz de la Torre, J.R. 1990. Distribución y características de las masas forestales españolas. *Ecología Fuera de Serie* **1**:11-30.
- Sellers, P.J., R. E. Dickinson, D. A. Randall, A. K. Betts, F. G. Hall, J. A. Berry, G. J. Collatz, A. S. Denning, H. A. Mooney, C. A. Nobre, N. Sato, C. B. Field, y A. Henderson-Sellers. 1997. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science* **275**:502-509.
- Tenhunen, J.D., A. Sala, A., P.C. Harley, R.L. Dougherty, y J.F. Reynolds. 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia* **82**:381-393.

- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación, Ed. Omega. Barcelona.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D., y P. Kareiva, editores. 1998. Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions. Princeton University Press, Princeton.
- Valladares, F., y F. I. Pugnaire. 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments simulated with a crown architecture model. *Annals of Botany* **83**: 459-470.
- Valladares, F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. Páginas: 439-471 en K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag y F. Hellwig, editores. *Progress in Botany*. Springer Verlag, Heidelberg.
- Vallejo, R. 1996. La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Fundación CEAM, Valencia.
- Vayssières, M.P., R.E. Plant, y B. Allen-Diaz. 2000. Classification trees: An alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science* **11**:679-694.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and Process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**:1-22.
- Whittaker, R.H., y S.A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology* **12**:117-139.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Mac-Millan, New York.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and plant distribution*. Cambridge University Press, London.
- Zamora, R., y F. Pugnaire. 2001. Los ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional. Ediciones C.S.I.C., Granada.
- Zamora, R. J. Castro, J.M. Gómez, D. García, J.A. Hódar, L. Gómez, y E. Baraza. 2001. Papel de los matorrales en la regeneración forestal en ambientes mediterráneos: aplicaciones para la restauración. *Quercus* **187**:40-47.
- Zavala, M. 1999. A model of stand dynamics for holm oak-Aleppo pine forests. Páginas 105-117, en F. Rodà, J. Retana, C. Gracia y J. Bellot, editores. *Ecología of Mediterranean evergreen oak forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Zavala, M. A., J.M. Espelta, y J. Retana. 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of mixed holm oak-Aleppo pine forests. *The Botanical Review* **66**: 119-149.
- Zavala, M.A. 2004. Integration of drought tolerance mechanisms in Mediterranean sclerophylls: a functional interpretation of leaf gas exchange simulators. *Ecological Modelling* **176**:211-226.
- Zavala, M.A., y E. Zea. 2004. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests: insights from a spatial simulation model. *Plant Ecology* **171**:197-207.
- Zavala, M.A. y R. Bravo de la Parra 2004. A mechanistic model of tree competition and facilitation in Mediterranean forests: scaling from leaf physiology to stand dynamics. *Ecological Modelling* (en revisión).
- Zavala, M.A., D. Purves, F. Prieto, y J.M. Rey Benayas (en preparación). Distribution of three *Quercus* species in south-central Spain: environment, management, metapopulation dynamics and habitat fragmentation.

