

DESARROLLO DE UN PROTOCOLO DE SEGUIMIENTO A LARGO PLAZO DE LOS ORGANISMOS CLAVE PARA EL FUNCIONAMIENTO DE LOS BOSQUES MEDITERRÁNEOS

MARIO DÍAZ¹, CÉSAR LUIS ALONSO², ELENA BEAMONTE¹,
MIGUEL FERNÁNDEZ¹ Y CHRISTIAN SMIT³

RESUMEN

Los Programas de Seguimiento de los Parques Nacionales pueden emplearse para averiguar qué procesos están produciendo los cambios observados y actuar en consecuencia siempre y cuando estén bien diseñados, esto es, se basen en la medida rigurosa de características importantes, sintetizadas y combinadas en modelos dinámicos del funcionamiento del sistema objeto de seguimiento. En este trabajo se completa el desarrollo de un protocolo de seguimiento de las poblaciones de organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos de encina *Quercus ilex*, esto es, de la especie vegetal dominante y los animales y plantas que influyen, positiva o negativamente, en su regeneración natural, y se revisan los resultados preliminares del análisis de las bases de datos generadas hasta el momento.

El proceso de regeneración natural de los encinares del Parque Nacional de Cabañeros está mediado por interacciones positivas y negativas con roedores, aves, ungulados, insectos perforadores y matorrales (Fig. 1), cuya intensidad y efectos varían considerablemente, tanto en el espacio como en el tiempo, en función de factores meteorológicos y de la configuración espacial del arbolado. Se describen los protocolos desarrollados para la medida de los procesos implicados en la regeneración de la encina (Fig. 1), que están preparados para su transferencia a los gestores del Parque Nacional para seguir ejecutándolos en el futuro de modo indefinido con el apoyo de las infraestructuras adquiridas e instaladas. Los protocolos pueden además adaptarse a sistemas similares (bosques y praderas de *Posidonia* spp.) protegidos por otros Parques Nacionales de la Red. Los resultados obtenidos hasta el momento muestran variaciones espaciales e interanuales en el crecimiento de los árboles, en la cosecha de bellotas, en sus tasas de infestación, en los efectos de la infestación sobre la fecundidad de las encinas, en las poblaciones de roedores, en los efectos de los ungulados sobre la cosecha de bellotas, las poblaciones de insectos perforadores y roedores y el reclutamiento de plántulas, y en los factores que determinan la emergencia y supervivencia de las plántulas. Quedaría, sin embargo, integrar los protocolos parciales en modelos predictivos del comportamiento del sistema ante perturbaciones o escenarios de gestión concretos. Los datos disponibles para alcanzar este objetivo parecen ser adecuados para la mayor parte de los procesos analizados, aunque se requieren las series más largas de datos que se derivarán de la aplicación rutinaria del protocolo desarrollado.

¹ Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, c/Serrano 115 bis, 28006 Madrid. Tel. 917822102, Fax 915640800, e-mail: Mario.Diaz@ccma.csic.es, E.Beamonte@ccma.csic.es, miguel.fernandez1986@gmail.com

² Departamento de Biología, Unidad Docente de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, Madrid, e-mail: cesarluis.alonso@uam.es

³ Community and Conservation Ecology group, Centre for Evolutionary and Ecological Studies, University of Groningen, Postbox 11103, 9700 CC Groningen, The Netherlands, tel: +31 (0) 50 3638833, e-mail: c.smit@rug.nl

Palabras clave: Encina, *Quercus ilex*, protocolos de seguimiento a largo plazo, especies clave, interacciones planta-animal, fecundidad, crecimiento radial, depredación, herbivoría, dispersión, facilitación, insectos, roedores, ungulados, aves.

SUMMARY

Monitoring Programs of National Parks can be used to ascertain what processes are causing the observed patterns; such knowledge is essential to develop effective management tools. However, Monitoring Programs should be designed properly to reach these goals, that is, they should be based on measurements of key variables of the monitored systems, and such measurements should be integrated in dynamic models of the system. The main goal of this project is the development of a long-term monitoring program for the populations of the keystone organisms of Mediterranean Holm oak *Quercus ilex* forests. Such keystone organisms are the dominant plant species of these forests, Holm oaks, as well as the plant and animal species that influence tree regeneration either positively (nurse shrubs and dispersers) or negatively (herbivores and seed predators). In addition to monitoring protocols for the populations of these species, methods for monitoring the interactions between keystones and oak populations are also developed in order to ascertain the relative importance of each key interaction for the regeneration of oak forests in space and time. Here we describe these protocols and review the preliminary results obtained from the databases obtained up to now.

Natural regeneration of Holm oak populations in the Cabañeros National Park is mediated by positive and negative interactions of oaks with rodents, birds, ungulates, insects and shrubs (Fig. 1). The intensity and effects of these interactions vary in space and in time, partly because of the effects of weather and the spatial configuration of oak populations (clumped on a scrubland matrix or scattered on grassland). Protocols for monitoring populations and interactions are described in detail. These protocols, together with the infrastructures supporting them, are thus ready to be transferred to the National Park for the long-term monitoring of the system. Besides, the protocols can be readily adapted to monitor other systems, such as forests or *Posidonia* spp. grasslands, which are protected by other National Parks of the Spanish network. Results obtained to date indicate strong spatial and temporal variation in tree growth rates, seed crops, predispersal rates of insect predation and its effects on oak fecundity, ungulate effects on acorn crops, jay, rodent and acorn-boring insect populations, oak recruitment, and in factors determining seedling emergence and early survival. It is now necessary to integrate these partial results and protocols into predictive models of the behaviour of the system against specific global change scenarios or management options. Available data seem adequate for most of the processes considered, although the longer time series of data that would be gathered by the future application of protocols will surely improve model building and reliability.

Key words: Holm oak, *Quercus ilex*, long-term monitoring programs, keystone species, animal-plant interactions, fecundity, radial growth, predation, herbivory, dispersal, facilitation, insects, rodents, wild ungulates, birds.

INTRODUCCIÓN

El objetivo principal de la protección de espacios naturales es asegurar su funcionamiento natural o seminatural. Dado que este funcionamiento implica cambios temporales en sus características e incluso en su aspecto general, la conservación del

funcionamiento de los sistemas naturales exige no sólo asegurar la persistencia de sus características, sino también sus ritmos naturales de cambio, para lo cual es preciso conocer los procesos que causan estos cambios, distinguir los procesos naturales de los derivados de las actividades humanas y desarrollar medidas de gestión que compensen efi-

cazmente estos últimos (DÍAZ 1998; 2002). La información recogida en los Programas de Seguimiento de los Parques Nacionales puede emplearse para averiguar qué procesos están produciendo los cambios observados y actuar en consecuencia, siempre y cuando estén bien diseñados, esto es, se basen en la medida rigurosa de características importantes, sintetizadas y combinadas en modelos dinámicos del funcionamiento del sistema objeto de seguimiento (DÍAZ 2002).

La complejidad de los sistemas naturales, sin embargo, plantea problemas tanto teóricos como logísticos a la hora de desarrollar e implementar modelos de funcionamiento, seleccionar un conjunto manejable de variables relevantes y desarrollar protocolos para su medida (DÍAZ 2002; SOLÉ & BASCOMPTE 2006). Por esta razón, es necesario establecer hipótesis generales *a priori* sobre los aspectos y procesos clave del sistema o sistemas analizados, desarrollando el protocolo de seguimiento de manera que sirva no sólo para documentar los cambios en las variables seleccionadas sino, sobre todo, para contrastar las hipótesis en que se basa el propio protocolo (DÍAZ 1998; 2002). En 2003 iniciamos el desarrollo de un Protocolo de Seguimiento de los bosques mediterráneos con base en las siguientes premisas (DÍAZ *et al.* 2007):

- 1) el conocimiento sobre el modo de modelizar el funcionamiento de sistemas naturales complejos como son los bosques es aún insuficiente, sobre todo en comparación con el conocimiento sobre la modelización y seguimiento de especies concretas (DÍAZ 1998; 2002);
- 2) los sistemas forestales mediterráneos están dominados en la actualidad por especies del género *Quercus*, entre los que destaca la encina *Q. ilex* tanto por la extensión de su área de distribución (BLANCO *et al.* 1997) como por su importancia socioeconómica (DÍAZ *et al.* 1997; MORENO & PULIDO 2009);
- 3) la distribución espacial y la dinámica de la regeneración de estas especies dominantes condiciona en gran medida los procesos esenciales a nivel de ecosistema y la historia vital de

los organismos que dependen de ellas (véase PULIDO y DÍAZ 2002; 2005; DÍAZ *et al.* 1997; 2003a, DÍAZ 2009; DÍAZ & PULIDO 2009 para revisiones centradas en la encina *Quercus ilex*), por lo que estas especies se comportan como ingenieros de ecosistemas (MANNING *et al.* 2006) y nodos clave en redes tróficas y mutualistas (BASCOMPTE & JORDANO 2007);

- 4) el mantenimiento a largo plazo de los bosques y dehesas de encina y de la diversidad biológica que albergan dependen críticamente de asegurar la regeneración natural del árbol dominante, actualmente comprometida por diversos factores (DÍAZ *et al.* 1997; PULIDO *et al.* 2001, 2010; PULIDO & DÍAZ 2002; 2005; PLIENINGER *et al.* 2003; RAMÍREZ & DÍAZ 2008); y
- 5) la regeneración natural de las poblaciones de encina depende de interacciones con especies clave de animales y plantas que actúan como depredadores, dispersores o facilitadores de esta especie en diferentes fases de su ciclo vital (revisiones en DÍAZ *et al.* 2007; MARAÑÓN *et al.* 2009), y estas interacciones están moduladas por la variabilidad espacial y temporal de los factores abióticos (clima y suelo) y la configuración espacial de las poblaciones de árboles (Fig. 1).

El desarrollo del Protocolo de Seguimiento del proceso de regeneración natural de la encina *Quercus ilex* en el Parque Nacional de Cabañeros se inició en 2003 con financiación de un proyecto de investigación de Parques Nacionales (Ref. 096_2002), en el que se concedió un 13% del presupuesto solicitado. Con el apoyo de otros proyectos concedidos a través del Plan Nacional de I+D+i y de convocatorias de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, y de tres becas predoctorales y dos contratos postdoctorales financiados por la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, el MEC y la Swiss Science Foundation, conseguimos desarrollar parte de los protocolos y comenzar a ejecutarlos (DÍAZ *et al.* 2007). En 2007 se nos concedió, con un recorte del 75% de los fondos solicitados, otro proyecto (Ref. 003/2007) dirigido a completar protocolos y continuar ejecutando los ya desarrolla-

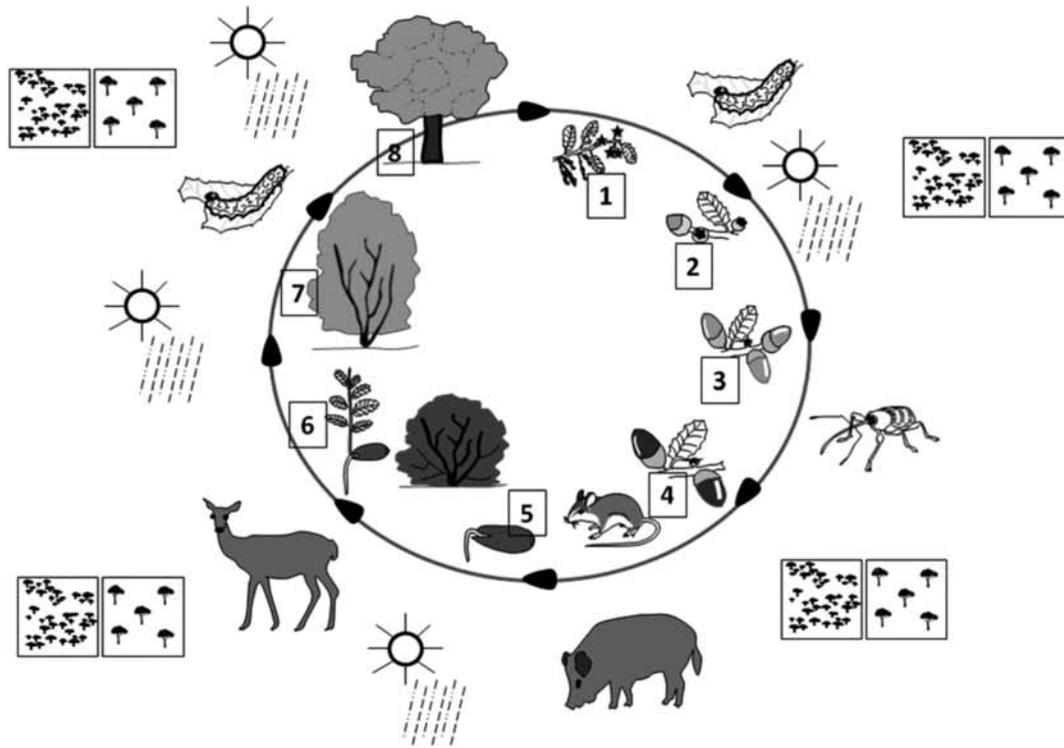


Figura 1. Fases del ciclo reproductivo de la encina y factores que influyen en las pérdidas de potencial reproductivo en cada fase. Los estadios del ciclo se muestran numerados en el interior del círculo (1: floración; 2: fertilización; 3: crecimiento/aborción de los frutos; 4: maduración final de frutos viables; 5: dispersión; 6: emergencia; 7: establecimiento de plántulas; y 8: crecimiento hasta el estado adulto). Los organismos mutualistas se muestran también en la parte interior del círculo (dispersores –roedores, arrendajos y escarabajos del género *Thorectes*, representados por un ratón- y matorrales facilitadores), mientras que los organismos antagonistas (orugas de lepidópteros, insectos perforadores de los frutos en crecimiento y ungulados y aves herbívoros y granívoros), los factores abióticos (temperatura y humedad) y la configuración espacial de las poblaciones de árboles (agregada en una matriz de matorral vs. adehesada) se muestran en la parte exterior. Los factores abióticos (lluvias, sequías) actuarían aumentando o disminuyendo la fecundidad de los árboles maduros, su crecimiento y/o la supervivencia de las plántulas jóvenes. Los herbívoros y granívoros actuarían disminuyendo, de modo sucesivo, el potencial reproductivo anual de la población de plantas, mientras que las plantas facilitadoras (matorrales o árboles plantados) y los dispersantes conservarían parte del potencial reproductivo residual proporcionando sitios seguros (protegidos de herbívoros y/o factores abióticos) para las semillas y plántulas y transportando las semillas a estos sitios, respectivamente (según PULIDO & DÍAZ 2002; 2005; DÍAZ & PULIDO 2009; dibujos de F. Pulido y M. Díaz).

Figure 1. Reproductive cycle of the Holm oak and factors affecting losses of reproductive potential in each stage. Cycle stages are shown numbered inside the circle (1: flowering; 2: fertilization; 3: growth / abortion of fruits, 4: viable fruit ripening; 5: dispersal; 6: seedling emergence; 7: seedling establishment, and 8: growth to adult. Mutualists are also shown inside the circle (dispersers - rodents, jays and beetles of the genus *Thorectes* -, represented by a mouse, and nurse shrubs), while antagonistic organisms (Lepidoptera caterpillars, borers of growing fruits, ungulates and seed-eating birds), abiotic factors (temperature and humidity) and the spatial configuration of tree populations clumped on a shrubby matrix vs. scattered on grassland are shown on the outside of the circle. Abiotic factors (rainfall, drought) influence the fecundity and growth of adult trees and the early survival of seedlings, either positively or negatively. Herbivores and seed-eating animals decrease the annual reproductive output of tree populations successively, whereas nurse plants (shrubs or planted trees) and seed dispersers preserve part of the residual reproductive output by providing safe sites (against herbivores and abiotic stress) for seeds and seedlings and by transporting seeds to these sites, respectively (after PULIDO & DÍAZ 2002; 2005; DÍAZ & PULIDO 2009; drawings by F. Pulido y M. Díaz).

dos, así como para integrar los protocolos parciales en un protocolo conjunto, sus bases de datos correspondientes, y un modelo mecanicista de análisis y predicción del reclutamiento de las encinas en bosques y en dehesas. De nuevo tuvimos que recortar objetivos, centrándonos en el mantenimiento de los protocolos ya desarrollados y en el desarrollo de los que faltaban, con apoyo de otros proyectos y becas financiados por el Plan Nacional. Adicionalmente, hemos desarrollando técnicas de análisis demográfico de las poblaciones de encina basadas en las distribuciones de tamaños/edades y de crecimiento secundario de árboles individuales dirigidas a extender los seguimientos hacia atrás en el tiempo.

La finalidad del desarrollo de un protocolo de seguimiento de las poblaciones de encina y de sus depredadores, dispersantes y facilitadores es la transferencia del conocimiento adquirido sobre la biología de las encinas a la toma de decisiones sobre la gestión a largo plazo de Parques Nacionales que alberguen sistemas complejos como los bosques mediterráneos. Este protocolo puede adaptarse con facilidad a los bosques mediterráneos dominados por especies del género *Quercus*, actualmente presentes en varios Parques Nacionales de la Red (por ejemplo, Doñana o Sierra Nevada) o incluso determinantes de su declaración (Cabañeros o Monfragüe). El esquema conceptual en que se basa el protocolo podría además extrapolarse a otros sistemas similares a los bosques mediterráneos, tales como otros bosques monoespecíficos (hayedos y robledales atlánticos en Picos de Europa u Ordesa, pinares de pino canario en Taburiente o El Teide o bosques de laurel de la Islas Atlánticas), o praderas de gramíneas marinas en Cabrera, pues las premisas subyacentes al protocolo desarrollado son las mismas para estos sistemas (DÍAZ 1998).

Tras el establecimiento de una infraestructura básica, centrada en el marcado de poblaciones de árboles, en la adquisición de equipos de captura, censo y marcado de animales y en la construcción de exclusiones que permitan manipular la actividad y abundancia de estos animales, se han ajustado los diferentes métodos de seguimiento de cada organismo clave a su peculiar fenología, se

han estandarizado de manera que puedan ser ejecutados rutinariamente por el personal del Parque, alumnos en prácticas o voluntarios del Plan de Voluntariado en Parques Nacionales, y se han integrado los protocolos de manera que las medidas obtenidas puedan emplearse para caracterizar los procesos implicados en la regeneración de los bosques de encinas y actuar eficazmente en caso de que estos procesos sean alterados. Este trabajo se ha sintetizado en protocolos estandarizados (DÍAZ *et al.* 2010a, b, c) y en resultados preliminares del seguimiento de variables concretas. Una vez concluido el desarrollo de los protocolos, se espera que su ejecución a largo plazo sea asumida por el Organismo Autónomo y/o por los gestores de los Parques Nacionales en los que se aplique.

MATERIAL Y MÉTODOS

Zonas de estudio y variables climáticas

El diseño de los protocolos de seguimiento de los procesos resumidos en la Figura 1 implica la definición de variables relevantes y el desarrollo de protocolos de medida adecuados para cada una de ellas. Estos protocolos, además del método más adecuado de medida, deben considerar las escalas espaciales y temporales de medición más adecuadas para cada proceso y para la integración de todos ellos en un protocolo conjunto (DÍAZ 1998; 2002). De acuerdo con el modelo de partida, es necesario en primer lugar considerar en el diseño el efecto de la configuración espacial del arbolado (bosque continuo, matorral arbolado y bosque adeshado) sobre la fecundidad y reclutamiento de las encinas y la distribución de los organismos clave para su regeneración (PULIDO & DÍAZ 2005; MARAÑÓN *et al.* 2008). Este criterio determinó la selección de zonas de estudio próximas pero con estructuras contrastadas de la vegetación: bosques extensos y continuos en la zona de Navas de Estena, y matorrales arbolados y bosques adeshados en la zona de Anchurones (Fig. 2). Los bosques adeshados ocupan las zonas más bajas y llanas del Parque Nacional, y se caracterizan por una configuración dispersa del arbolado sobre un pastizal con muy bajas coberturas de matorral (CAMARGO 2009).

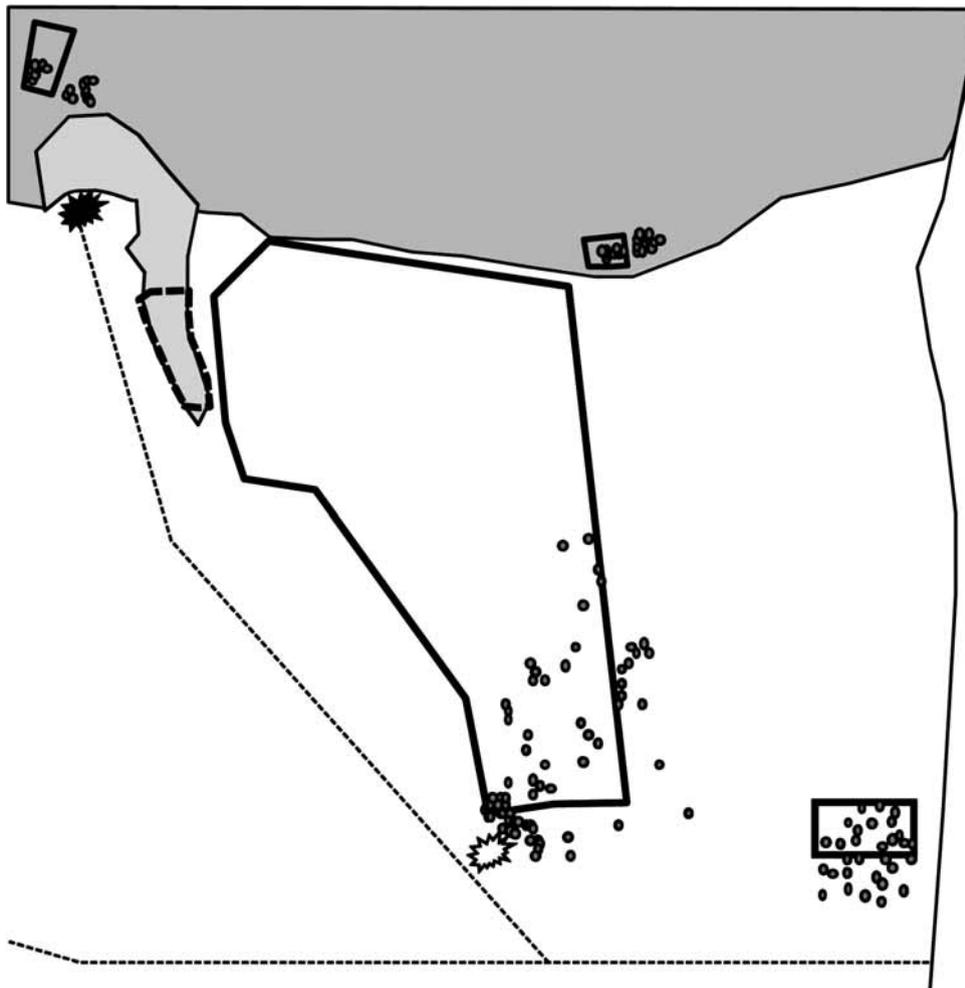


Figura 2. Mapa de la zona de estudio de Anchurones mostrando las exclusiones de ungulados disponibles (líneas gruesas) y los árboles marcados y provistos de trampas de semillas y transectos donde se cartografían las plántulas de encina y los matorrales (puntos). Gris oscuro: piedemonte cubierto por matorral con bosquetes de encinas; gris claro: pinares de piño piñonero; blanco: encinar adehesado en la raña. Las estrellas rellena y vacía indican las casas de Anchurones y las Guarreras, respectivamente. La línea fina de la derecha indica el límite oriental del Parque Nacional de Cabañeros y las líneas punteadas los caminos principales.

Figure 2. Map of the Anchurones study area showing the ungulate exclosures (thick lines) and the holm oak trees (dots) provided with seed traps and with transects where oak seedlings and shrubs are mapped. Dark gray: foothills covered by shrubs and holm oak forests; light gray: stone pine forest; white: open holm oak woodland. The filled and closed stars indicate the houses of Anchurones and Las Guarreras, respectively. The thin line on the left indicates the eastern border of the National Park of Cabañeros and the pointed lines show the main unpaved roads.

Proceden de una configuración similar a la que se encuentra en el piedemonte actual (configuración en bosquetes sobre un matorral alto y denso) por un proceso de adhesamiento, consistente en

la eliminación del matorral mediante rozas y laboreo del suelo, la tala selectiva de árboles para aclarar los bosquetes y la poda de los árboles retenidos (DÍAZ *et al.* 1997). Este proceso de ade-

hesamiento se llevó a cabo en la zona de estudio entre 1957 y 1960, abandonándose posteriormente los usos agropecuarios a favor de los cinegéticos, y eliminándose estos usos a partir de la declaración de la zona como espacio protegido a finales de los años 80 (VAQUERO 2000).

El segundo conjunto de factores que condiciona el ciclo de regeneración de la encina es el relativo a la climatología. El Parque Nacional de Cabañeros cuenta con nueve estaciones meteorológicas instaladas a finales de 2005, pero sólo dos siguen funcionando regularmente. En los alrededores del Parque existen también dos estaciones de la Agencia Española de Meteorología (AEMET), la de Navas de Estena, termopluiométrica, situada a 23 km de la zona de Anchurones y con datos desde 1973, y la de Retuerta de Bullaque (17 km), sólo pluviométrica, con datos desde 1984. La estación más próxima a la zona de estudio de Anchurones (Los Porches, a 1-2 km) recogió datos horarios de temperatura y precipitación entre diciembre de 2005 y diciembre de 2007. A partir de los datos mensuales de esta serie y de las de las dos estaciones de la AEMET se han desarrollado ecuaciones de transformación para calcular la temperatura y precipitación mensuales en las zonas de estudio desde 1984 y, sobre todo, desde 2001, cuando comenzó a desarrollarse el protocolo de seguimiento (Fig. 4). A partir de los datos transformados de temperatura y precipitación se calculó el índice xerotérmico anual de aridez (X_i), que se define como $X_i = \Sigma (2TM - PM)$ si $2TM > PM$ o $X_i = 0$ si $2TM < PM$ (RAMÍREZ-VALIENTE *et al.* 2010). TM es la temperatura media mensual de cada mes ($^{\circ}C$) y PM es la precipitación total de cada mes (mm).

Cosechas de bellotas y reclutamiento natural de plántulas

La medida de las cosechas de bellotas se realiza en dos zonas de estudio, siguiendo aproximaciones y objetivos diferentes pero coordinados. La primera zona es el Monte Público de Navas de Estena (30S 366987, 4373711), donde se analizan las fluctuaciones interanuales de la cosecha y su sincronía a nivel de individuo y población, así como

el efecto de esas fluctuaciones en el reclutamiento. La segunda zona se sitúa en la raña y piedemonte de Anchurones (30S 385450, 4353479), donde se analizan tanto las relaciones entre cosecha y reclutamiento como el seguimiento detallado de los efectos de los depredadores y dispersantes.

Zona de Navas de Estena. En 2001, antes del inicio del proyecto, se marcaron 150 encinas adultas en tres subpoblaciones de 50 árboles cada una. Los árboles se marcaron mediante placas de metal numeradas, y a cada uno de ellos se asoció un transecto permanente de 10×2 m delimitado mediante marcas en el suelo y cintas métricas. Las poblaciones se visitan dos veces al año. En primavera se determina la producción de flores masculinas y el crecimiento vegetativo (esta última medida incorporada desde 2004) de cada árbol mediante un índice visual escalado logarítmicamente que varía entre 0 (ausencia de amentos u hojas nuevas) y 4 (más del 90% de la copa cubierto por amentos u hojas nuevas). La fecha de visita se ajusta al máximo de producción y crecimiento inicial mediante la colaboración con la guardería del Parque Nacional. A principios de otoño (primeros de octubre) se realiza otra visita para estimar la cosecha de bellotas viables (tras la aborción temprana y tardía producida en verano) mediante el mismo tipo de índice y medir el reclutamiento, contando y cartografiando las plántulas presentes en los transectos permanentes tras la mortalidad producida por la sequía estival. Todos los árboles marcados han sido medidos (altura, número de troncos y su diámetro) y georeferenciados, y la estructura de la vegetación, pendiente y orientación de cada subpoblación se ha caracterizado mediante medidas realizadas en 25 puntos por subpoblación. En febrero de 2007 se instalaron dendrómetros para medir el crecimiento secundario de cuatro árboles en cada subpoblación, que se leen anualmente en primavera y otoño. El seguimiento de estas poblaciones está integrado en un proyecto a largo plazo de seguimiento de las cosechas en bosques de encinas distribuidos por toda la península Ibérica desarrollado por la red temática GlobiMed (www.globimed.net) y coordinado por Fernando J. Pulido, de la Universidad de Extremadura.

Zona de Anchurones. Las cosechas absolutas de las encinas se han medido cada año mediante trampas de semillas instaladas en árboles de la zona de Anchurones (Fig. 2). Las trampas utilizadas son cubos de plástico de 0,12 o 0,132 m² de abertura y 0,5 m de profundidad colgados de las ramas de los árboles mediante alambre galvanizado para evitar que las bellotas atrapadas sean consumidas por depredadores postdispersivos. Este extremo se comprobó introduciendo 200 bellotas marcadas en 100 trampas en 2002-2003 y otras 340 en sendas trampas de 133 árboles en 2008-2009. Ninguna fue consumida. El número de trampas por árbol varió entre 2 y 11 en función del tamaño de la copa, de manera que se cubriese entre el 1,5 y el 2% de su proyección. Los datos de las trampas del mismo árbol fueron altamente repetibles ($F_{32,158} = 5,42$; $p < 0,0001$), de manera que el error cometido al extrapolar estos datos para estimar la cosecha de cada árbol es suficientemente bajo. Hasta el momento se han instalado trampas de semillas en 145 árboles, 103 en zonas de raña y 42 en zonas de piedemonte, tanto dentro como fuera de exclusiones de ungulados (52 y 51 en raña y 21 y 21 en piedemonte, respectivamente; véase más adelante y Fig. 2), aunque en los últimos dos años se han dejado de revisar 5 árboles del interior de la exclusión occidental de raña y otros 6 del exterior para ajustar mejor el esfuerzo de muestreo a los resultados obtenidos. Todos los árboles con trampas de semillas se han marcado individualmente mediante placas metálicas numeradas, se han georeferenciado y se ha medido la superficie de la copa, la distancia a las dos encinas más próximas mediante un medidor láser y la cobertura de encinas maduras en un radio de 50 m usando fotografías aéreas y sistemas de información geográfica. El número de años para los que se dispone de datos de cosechas de estos árboles es de unos 5 en promedio, variando entre 8 años (34 árboles) y 2 años (30). En la actualidad se están procesando los datos de 134 árboles correspondientes a la cosecha del año 2010.

A partir del año 2007 hemos estimado las cosechas de los 145 árboles provistos de trampas de semillas en octubre usando el mismo índice semicuantitativo empleado en la población de Navas de Estena. Las estimas absolutas y relati-

vas se correlacionan fuertemente ($r=0,546$, $p=0,0000$, $n=374$), aunque el poder explicativo global de la relación es relativamente bajo ($R^2=29,61\%$), indicando heterogeneidad entre años y/o configuraciones espaciales del arbolado en los parámetros de la relación. Analizaremos en detalle estas relaciones empleando tanto los datos disponibles como los de 2010-2011 (los índices semicuantitativos ya están medidos, y los absolutos se están procesando).

Las trampas de semillas se revisan y se limpian al final de la época de caída de las bellotas (enero-febrero) para contar tanto el número de bellotas viables como los distintos tipos de pérdidas predispersivas (DÍAZ *et al.* 2010a). Se ha desarrollado una ecuación que permite estimar el peso fresco y seco de las bellotas a partir de su longitud y diámetro, basada en la medida de 4.000 bellotas sanas con un calibre digital (precisión: 0,01 mm) y una balanza de campo (precisión: 0,01 g; BONAL *et al.* 2007; DÍAZ *et al.* 2010a). Esta ecuación facilita la medida rápida en el campo y en laboratorio del peso de las bellotas sanas, usando un calibre digital en lugar de una balanza de precisión, y permite además estimar la proporción de cotiledones consumida por depredadores post-dispersivos y la disminución de su desarrollo en la caso de las bellotas infestadas. Por otro lado, para estimar el tamaño en fresco de las bellotas recogidas en las trampas de semillas al final del invierno hemos desarrollado dos ecuaciones de transformación, basadas en una muestra de 274 bellotas cuya longitud y diámetro máximo se midieron en octubre de 2008 y se volvieron a medir en marzo de 2009 con un calibre digital, después de haber permanecido todo el invierno en las trampas de semillas y haber sido procesadas del mismo modo que las bellotas que cayeron naturalmente en las trampas. Estas ecuaciones permiten estimar la longitud y diámetro máximo de las bellotas en el momento de caer de los árboles (BEAMONTE 2009; DÍAZ *et al.* 2010a).

Las densidades de plántulas de un año de edad en la zona de estudio de Anchurones fueron estimadas en noviembre de 2004 bajo las copas y en un radio de 4 m en torno a ellas de 20 árboles de la zona de raña elegidos al azar y en 20 transec-

tos aleatorios de 12 × 4 m en la zona de piedemonte. La mitad de los árboles y transectos se ubicaron dentro de exclusiones de ungulados y la otra mitad fuera de ellas. En otoño-invierno de 2008-2009 se establecieron transectos permanentes en los 145 árboles con trampas de semillas, donde se cartografiaban las plántulas cada otoño, tras la mortalidad estival (DÍAZ *et al.* 2010b). Se marcaron mediante estacas y clavos dos transectos por árbol de 10 m de longitud por 2 m de anchura, en dos direcciones aleatorias, en los que también se cartografió el radio de la copa a lo largo del transecto y los matorrales incluidos en el transecto. Las plántulas se cartografían con ayuda de cintas métricas, se marcan con alambre coloreado, y se mide su altura, número de hojas, longitud de la bellota si aún está presente y causa de la pérdida en caso contrario (remoción por roedores o arrendajos), y proporción de las hojas secas o consumidas por insectos herbívoros (DÍAZ *et al.* 2010b).

Crecimiento secundario y estructura de tamaños de las poblaciones de árboles

El crecimiento secundario de los árboles se está midiendo desde enero de 2007 mediante dendrómetros instalados en cinco árboles situados fuera de la exclusión occidental de la raña. En otoño de 2010 se extrajeron testigos de madera de los 71 árboles para los que se disponía de más de 7 años de datos de cosechas (49 en raña y 22 en monte). Se extrajeron testigos de dos radios del árbol a una altura aproximada de 130 cm mediante el uso de barrenas Pressler de 50 cm de longitud. En cada árbol se midió el perímetro y la altura de donde se extrajo el tutor. Una vez que los testigos estaban secos se procedió a la preparación de las muestras colocándolos en un porta-muestras de madera y lijándolos con lijas de distintos grosores para su posterior visionado en la lupa. Primeramente se hizo un datado manual en la lupa para después utilizar una tableta digitalizadora para la lectura manual de anillos de crecimiento LINTAB y el software de procesamiento de series dendrocronológicas TSAP-win (Time Series Analysis and Presentation, Frank Rinn, Heidelberg, Germany). Después se realizó un control de calidad de las se-

ries obtenidas mediante el programa COFECHA (HOLMES 1983), que permite identificar errores en la medición e identificar anillos de crecimiento falsos o ausentes. Una vez que estaban todos los testigos correctamente datados, el grosor de los anillos de crecimiento fue transformado en el índice BAI (Incremento de Área Basal), ya que este índice es el más relacionado con incremento de biomasa debido al crecimiento secundario del árbol. El BAI fue calculado siguiendo a LINARES & TISCAR (2010).

La estructura de tamaños de las poblaciones de árboles se estimó midiendo el diámetro a la altura del pecho con una forcípula de todos los individuos con diámetro mayor de 1 cm presentes en parcelas de muestreo. En el piedemonte se seleccionaron 6 muestras representativas de 20 m × 10 m, y en la raña una muestra de 400 m × 300 m y otra de 100 m × 50 m (CAMARGO 2009).

Tasas de infestación y efectos sobre la fecundidad

El uso de trampas de semillas permite estimar con precisión las pérdidas predispersivas de potencial reproductor en las encinas. Las estimas basadas en conteos de propágulos en el suelo no son fiables porque la fenología de caída de distintos tipos de propágulos es diferente (caen antes los frutos abortados e infestados que los viables; BONAL & MUÑOZ 2008) y, además, son consumidos o dispersados a diferentes velocidades tras la caída (BONAL & MUÑOZ 2007). Las medidas precisas de pérdidas predispersivas se realizan simultáneamente a la medida de la cosecha mediante la inspección de las trampas de semillas con la ayuda de una ficha estandarizada (DÍAZ *et al.* 2010a). El trabajo de clasificación de los propágulos se realiza en laboratorio con ayuda de voluntarios o personal contratado. El contenido de las trampas de semillas se introduce en el campo en bolsas etiquetadas con el código del árbol y de la trampa, y luego se deja secar al aire durante 2-3 semanas antes de procesarlo. Los propágulos encontrados en las trampas se clasifican en varias categorías fácilmente reconocibles tras un corto entrenamiento: flores hermafrodi-

tas, flores no fecundadas, abortos tempranos, abortos tardíos, frutos infestados por larvas de gorgojo *Curculio elephas*, de mariposa *Cydia fagi-glandana* o de avispa *Callirhytis rufescens*, y frutos viables (DÍAZ *et al.* 2010a).

Poblaciones de animales dispersantes (roedores y arrendajos)

Las poblaciones de roedores presentes en el Parque (ratón moruno *Mus spretus* y ratón de campo *Apodemus sylvaticus*) se han estimado mediante mallas de trampas Sherman, que capturan vivos a los animales permitiendo su liberación posterior. Las trampas se cebaron con un trozo de manzana y con una masilla compuesta por atún en aceite mezclado con harina, añadiéndose además algodón hidrófugo para evitar un enfriamiento excesivo del interior de las trampas durante la noche. Las trampas se dispusieron en 32 mallas de 5+5 trampas espaciadas 10 m según un diseño equilibrado de los factores configuración paisajística (monte-raña) y exclusión de ungulados (dentro-fuera). El número de estaciones y su distribución espacial se ha ido refinando para permitir la realización del muestreo en cuatro días consecutivos de trabajo de campo, a la vez que manteniendo la fiabilidad de las comparaciones entre años, y se ha establecido definitivamente 12 mallas de muestreo por cada combinación de factores (480 trampas; Fig. 3 y DÍAZ *et al.* 2010c). Los trampeos se realizaron durante seis noches consecutivas en torno a la luna nueva de septiembre de 2001 y de abril y noviembre de 2003, 2004, 2005, 2006, 2007 y 2008, muestreando la mitad de las estaciones cada tres noches, y durante tres noches consecutivas a partir de abril de 2009 hasta la actualidad (abril de 2011). Las trampas se revisaron al amanecer y los individuos capturados se identificaron a nivel de especie, se determinó el sexo, se pesaron y se marcaron con corte de mechones de pelo para diferenciar nuevas capturas de recapturas en la misma sesión de trapeo. Los trampeos se integraron en los programas de prácticas de tres asignaturas de la Licenciatura en Ciencias del Medio Ambiente de la Universidad de Castilla-La Mancha (Fauna Ibérica, Dinámica de Poblaciones y Gestión de la Vida Silvestre) a partir de 2003, habiendo participado en

ellos 3-9 alumnos por periodo de trapeo, esto es, un total aproximado de 120 alumnos, y en los programas de voluntariado del Parque Nacional desde 2009 (unos 30 voluntarios). Finalmente, se estimó la estructura de la vegetación en cada malla de trapeo mediante medidas de la cobertura y altura de los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo y, a partir de abril de 2007, la compactación del suelo mediante un dinamómetro digital (MUÑOZ *et al.* 2009; DÍAZ *et al.* 2010c).

La distribución invernal de los arrendajos se estimó mediante transectos de 15 minutos de duración a lo largo de tres itinerarios que se recorrieron en los inviernos de 2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010, en el marco del proyecto de realización del Atlas de Aves Invernantes de España coordinado por SEO/BirdLife. Los itinerarios se recorrieron durante la mañana (8:00-13:00 h) en días despejados y sin viento de los meses de enero y febrero, anotando los contactos con las aves dentro y fuera de una banda de recuento de 25 m a cada lado del observador. Se geoposicionaron los puntos de inicio y fin de cada itinerario, y se estimó el tipo de hábitat que atravesaban.

Movilización de bellotas por roedores y arrendajos

Las tasas de depredación y almacenamiento de bellotas por ratones se determinaron mediante bellotas marcadas con hilo de nylon provisto de una marca numerada fluorescente. El hilo atravesaba la bellota transversalmente, anudándose en el extremo libre. Las bellotas marcadas se ubicaron en el interior de jaulas metálicas que impidieron el acceso a otros depredadores de bellotas (aves y ungulados), bajo árboles con presencia constatada de roedores. Estas jaulas medían 50 x 50 x 15 cm y se construyeron con malla de acero galvanizado de 5 x 5 cm, anclándose al suelo mediante clavos de 25 cm soldados a la malla. En total se ubicaron 50 de estas exclusiones locales en 2003 y 2004, con un total de 5000 bellotas marcadas y seguidas. Las jaulas se situaron bajo 23 árboles de la zona de raña (13 dentro y 10 fuera de exclusiones) y bajo 22 árboles de la zona de piedemonte (11 dentro y 11 fuera de exclusiones; MUÑOZ 2006; MUÑOZ &

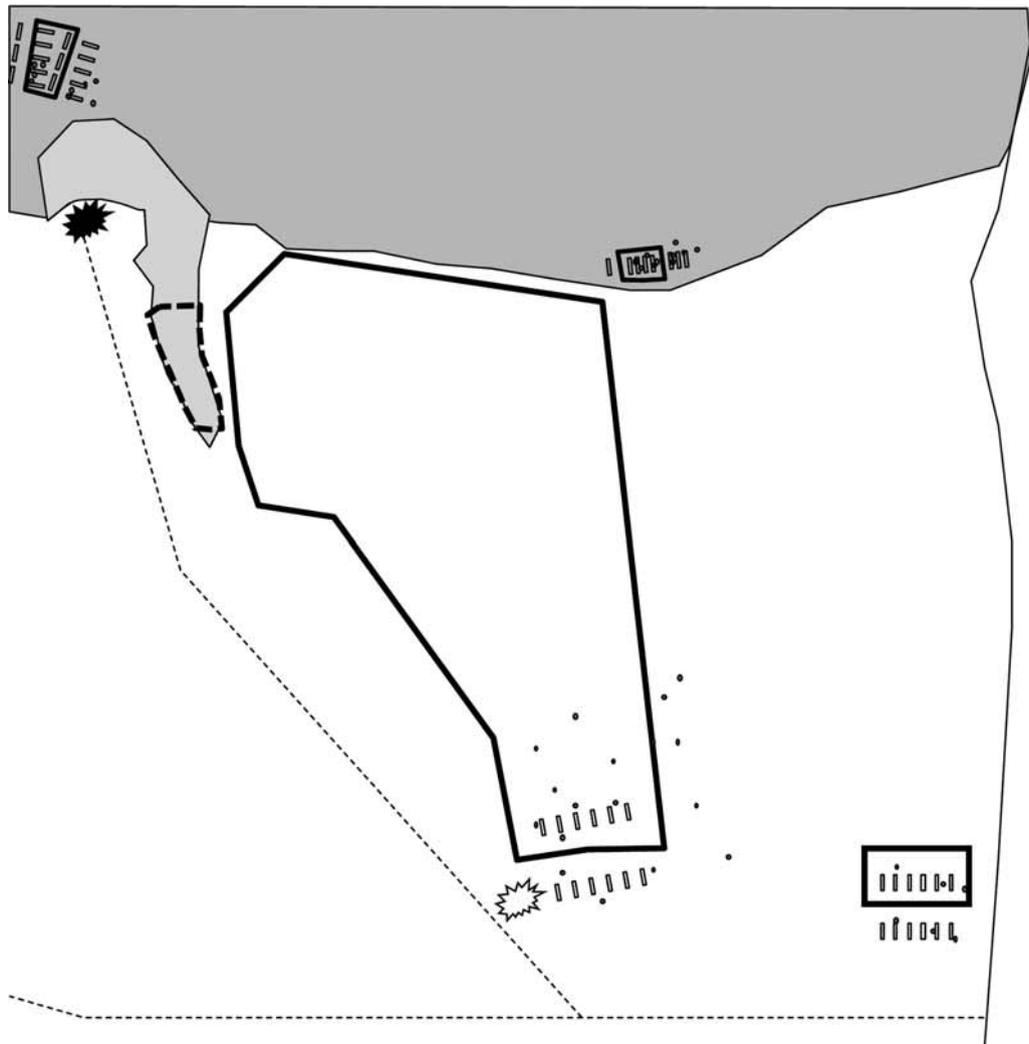


Figura 3. Mapa de la zona de estudio de Anchurones mostrando las localizaciones de las estaciones de trampeo de micromamíferos, compuestas por 10 trampas Sherman cada una espaciadas 10 m (rectángulos), y los comederos para la medida de las tasas de remoción de bellotas por arrendajos (puntos). Gris oscuro: piedemonte cubierto por matorral con bosquetes de encinas; gris claro: pinares de piño piñonero; blanco: encinar adehesado en la raña. Las estrellas rellena y vacía indican las casas de Anchurones y las Guarreras, respectivamente. La línea fina de la derecha indica el límite oriental del Parque Nacional de Cabañeros y las líneas punteadas los caminos principales.

Figure 3. Map of the Anchurones study area showing the location of trapping grids for small mammals (rectangles) and of feeders for measuring removal rates of acorns by jays (dots). Trapping grids are composed of 10 Sherman traps spaced 10 m. Dark gray: foothills covered by shrubs and holm oak forests; light gray: stone pine forest, white: open holm oak woodland. The filled and closed stars indicate the houses of Anchurones and Las Guarreras, respectively. The thin line on the left indicates the eastern border of the National Park of Cabañeros and the pointed lines show the main unpaved roads.

BONAL 2007). En la actualidad estamos repitiendo en parte este diseño en el marco de un proyecto de investigación sobre el efecto del riesgo de depredación en el comportamiento de dispersión de bellotas por los roedores, financiado por el Plan Nacional de I+D+i.

La movilización de bellotas por arrendajos ha comenzado a incorporarse en el protocolo de seguimiento en 2005-2006. Utilizamos comederos exclusivos para aves asociados a pies de encina en zonas de monte y raña y en áreas excluidas o abiertas al acceso de ungulados. Con ellos se puede controlar el efecto de terceras variables (tipo, disponibilidad y accesibilidad del alimento) y se limita el acceso a otros consumidores, de este modo se facilita la estima de la cantidad movilizada. Los comederos consisten en una bandeja de malla metálica de 30 cm de lado situada sobre un poste a 1,70 m del suelo. Se colocaron inicialmente 40 comederos repartidos equitativamente entre dos zonas en cada hábitat con y sin exclusiones, y en las dos últimas temporadas se añadieron 6 más en la raña para un total de 46 comederos (Figura 3). Los comederos se cebaron con una cantidad conocida de bellotas. Su revisión periódica a lo largo del otoño-invierno nos dio una tasa de movilización, que nos permitirá analizar los factores que determinan su variación tanto anual como a escala de paisaje o de microhábitat. En las dos primeras temporadas, las observaciones y grabaciones realizadas (4520 horas acumuladas) nos permitieron caracterizar la comunidad de aves dispersantes en ambos medios. La movilización de bellotas se debió exclusivamente a dos especies: el arrendajo y el carbonero común (*Parus major*). El carbonero mostró un uso anecdótico en el piedemonte, consumiendo *in situ* las bellotas de menor tamaño (< 3 g). Otras muchas especies usaron los comederos simplemente como posadero, entre ellas el rabilargo (*Cyanopica cyana*). Podemos afirmar que en nuestro sistema el principal dispersante alado de la encina es el arrendajo.

El seguimiento del destino de las bellotas dispersadas por arrendajos parte de la premisa de que estos animales almacenan preferentemente bellotas bajo manchas de pinar (ALONSO & DÍAZ

2008, 2009). Desde el verano de 2006 se está realizando un seguimiento intensivo de las plántulas de encina emergidas en un pinar aislado de pino piñonero (*Pinus pinea*) en la finca de Anchurones. Construimos en este pinar una exclusión de ungulados en 2006. Además se están llevando a cabo una serie de pequeños experimentos asociados cuyo objetivo es determinar la importancia cuantitativa del proceso y su efecto sobre la dispersión efectiva de la especie. El protocolo consiste en la revisión exhaustiva anual de toda la superficie excluida del pinar (1,7 ha) durante el mes de junio, coincidiendo con el final de la emergencia de las bellotas germinadas. Se realizan transectos paralelos por toda su extensión con una banda de prospección de aproximadamente un metro a cada lado de la línea de progresión y a una velocidad de 0,5 km/h. En un primer paso se marcan con banderines todos los ejemplares susceptibles de ser plántulas de encina, en segunda instancia se determina si son plántulas del año o de cohortes anteriores. Si se trata de plántulas nuevas se comprueba si aún mantienen los cotiledones, se marcan con bridas de colores (distintos para cada año) y se geoposicionan para su seguimiento; si, por el contrario, se trata de ejemplares de años anteriores se anota su estado y la cohorte a la que pertenecen. Paralelamente se han realizado siembras experimentales simulando almacenes con bellotas de distinto tamaño para determinar el porcentaje anual de emergencia de las bellotas en el pinar y, mediante la extracción manual y controlada de cotiledones, el efecto sobre la supervivencia de la plántula.

Efectos de los ungulados

El efecto de los ungulados presentes en el Parque Nacional de Cabañeros (principalmente ciervo *Cervus elaphus* y jabalí *Sus scrofa*) sobre las cosechas de bellotas y las poblaciones de roedores y gorgojos se estimó mediante exclusiones construidas con malla cinegética al menos 5 años antes de comenzar este proyecto (Fig. 2), que incluyen en su interior un mínimo de 20 árboles maduros y que contasen con zonas contiguas no excluidas con una estructura de la vegetación y de la población de encinas similar. Se usaron

otras tres exclusiones adicionales sin árboles situadas en el monte para el seguimiento de las poblaciones de roedores entre 2003 y 2008, que fueron descartadas a partir de esta fecha por la incorporación de dos nuevas exclusiones. La primera, incorporada en 2007, estaba situada en zonas de monte de la parte occidental del área de estudio, y ya estaba disponible, mientras que la segunda fue construida a cargo del proyecto de investigación en 2008 en la parte oriental de la raña. Este diseño definitivo replica el diseño básico monte-raña dentro-fuera de exclusiones en dos zonas diferentes (Fig. 2).

Las tasas de depredación de bellotas por ungulados bajo los árboles se estimaron mediante el seguimiento de bellotas marcadas situadas en torno a dos estacas por árbol. Las bellotas simulaban la lluvia de semillas registrada en las trampas en términos de bellotas sanas o infestadas por depredadores predispersivos, y eran revisadas 10 días después. Los seguimientos se realizaron entre octubre y enero de 2002 y 2003, en árboles situados fuera de las exclusiones y en los que no se detectó presencia de roedores.

Para analizar más en detalle el efecto de los ungulados sobre las bellotas dispersadas por ratones y arrendajos se inició un experimento en 2005-2006, consistente en colocar bellotas aisladas enterradas alrededor de árboles aislados, tanto en el monte como en la raña. Se seleccionaron 20 árboles en noviembre de 2005. En cada árbol se estableció un transecto lineal de 30 m y dirección aleatoria a ambos lados del árbol. En uno de los lados se enterraron bellotas individuales a una profundidad de 1-2 cm y a cuatro distancias del árbol: bajo la copa (0 m) y a 5 m, 15 m y 30 m. Se colocaron pequeñas estacas a 50 cm de cada bellota para facilitar su localización, marcándose de igual modo los puntos situados a 0, 5, 15 y 30 m en el transecto del lado opuesto del árbol pero sin colocar bellotas. Todos estos puntos de muestreo se revisaron mensualmente durante un año, clasificando las 160 bellotas enterradas como presentes (no emergidas), depredadas (desaparecidas) o emergidas (plántula de más de 5 cm de altura). Si era posible se determinaba también el depredador.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Climatología de las zonas de estudio

El clima del área de estudio es típicamente mediterráneo, con una acusada sequía estival entre mayo y septiembre (Fig. 4). Las precipitaciones mensuales son sin embargo muy variables entre años, como muestran las barras de error de la figura, mientras que los patrones de temperatura media parecen ser más constantes. En el periodo de estudio 2001-2009 destaca la sequía del año 2005, con bajos valores de precipitación y elevados del índice anual de aridez, tras las que las precipitaciones se recuperaron, volviendo a descender ligeramente hasta 2009. Hubo sequías similares en 1986, 1990 y, sobre todo, 1995.

Cosechas de bellotas y reclutamiento natural de plántulas

La producción de bellotas en los encinares poco o nada alterados de Navas de Estena varía entre años, aunque sin seguir un patrón claro (Fig. 5). No obstante, se requerirá un mínimo de 10 años de datos para poder analizar convenientemente si la variabilidad interanual de las cosechas sigue un patrón regular o no (HERRERA *et al.* 1998, KELLY & SORK 2002). Las tres subpoblaciones estudiadas siguen un patrón similar, como muestran los bajos errores estándar observados (Fig. 5). El máximo reclutamiento observado hasta el momento (unas 500 plántulas por hectárea en promedio) se produjo tras el año de mayor producción de bellotas registrado (2008), mientras que los valores mínimos de cosechas y reclutamiento se dieron en 2004 y 2005, aparentemente asociadas a los posibles efectos de la sequía de 2005 tanto sobre la supervivencia de las plántulas procedentes de las bellotas producidas en 2004 como sobre la producción de bellotas en 2005. De hecho, hubo una correlación positiva y significativa entre las cosechas medias y los reclutamientos medios en el año siguiente ($r = 0,879$, $p = 0,002$, $R^2 = 77,26\%$, $n = 9$ años), que indica una asociación entre cosecha y reclutamiento. No obstante, se requieren más años de datos para poder establecer si esta relación existe

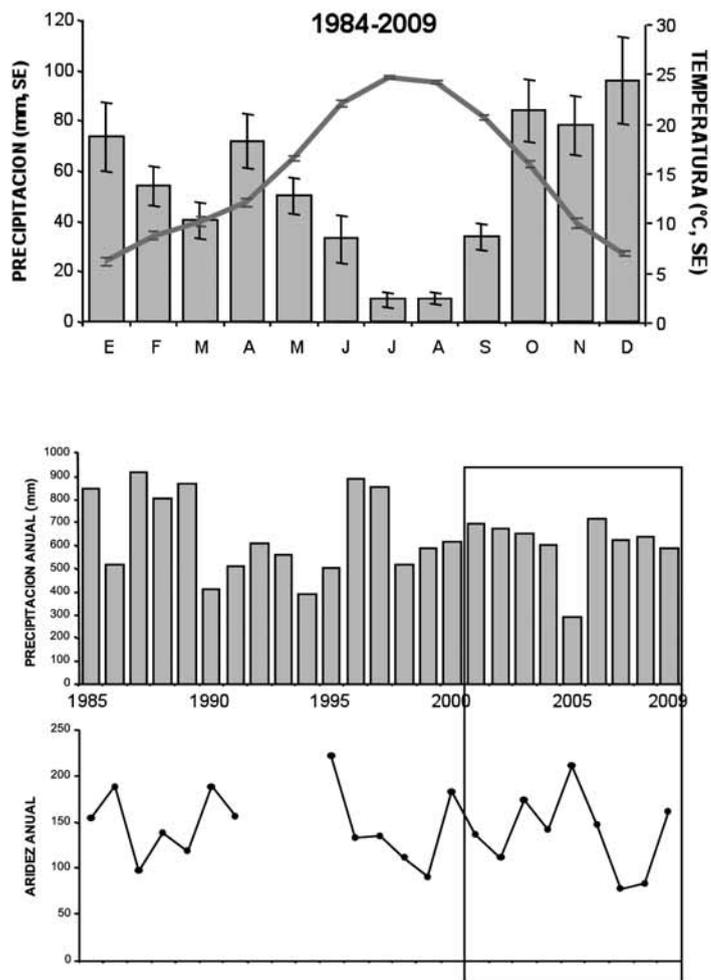


Figura 4. Precipitación, temperatura e índice de aridez para el periodo 1984-2009 en la zona de estudio de Anchurones. Los datos mensuales para la serie 1984-2009 se calcularon a partir de la precipitación mensual registrada en el observatorio de Retuerta de Bullaque y de la temperatura media mensual registrada en el de Navas de Estena usando las ecuaciones $PREC=2,021442+0,991966*PREC-RETUERTA$ ($F_{1,13}=25,30$, $R^2=63,44\%$, $p=0,0002$) y $TEMP=-0,169233+1,026155*TEMP-ESTENA$ ($F_{1,16}=138,85$, $R^2=89,02\%$, $p<<0,0001$). Estas ecuaciones se establecieron mediante regresiones simples a partir de los datos horarios registrados en la estación de Los Porches, situada a 1-2 km de la zona de estudio y que estuvo en funcionamiento desde diciembre de 2005 a diciembre de 2007, una vez eliminados los días o meses con registros defectuosos o incompletos. La estación de Navas de Estena carece de registros de temperatura para los años 1992-1994, con lo que no se pudo calcular el índice de aridez para esos años. El recuadro indica el periodo de tiempo en el que se está aplicando el protocolo de seguimiento.

Figure 4. Rainfall, temperature and aridity index in the Anchurones study area for the 1984-2009 period. Monthly data for 1984-2009 were computed from records of monthly rainfall from the Retuerta de Bullaque station and of mean monthly temperature from the Navas de Estena station using the equations $PREC=2.021442+0.991966*PREC-RETUERTA$ ($F_{1,13}=25.30$, $R^2=63.44\%$, $p=0.0002$) y $TEMP=-0.169233+1.026155*TEMP-ESTENA$ ($F_{1,16}=138.85$, $R^2=89.02\%$, $P<<0.0001$). These regression models were obtained from data gathered by a weather station located at Los Porches, 1-2 km away from the study areas, that took hourly records of temperature and rainfall from December 2005 to December 2007, after discarding data from days or months with incomplete or unreliable records. The Navas de Estan station did not gather temperature data from 1992 to 1994, so that no aridity indices could be computed for these years. The open square indicates the time window of the monitoring program of Holm oaks and their keystone interactors.

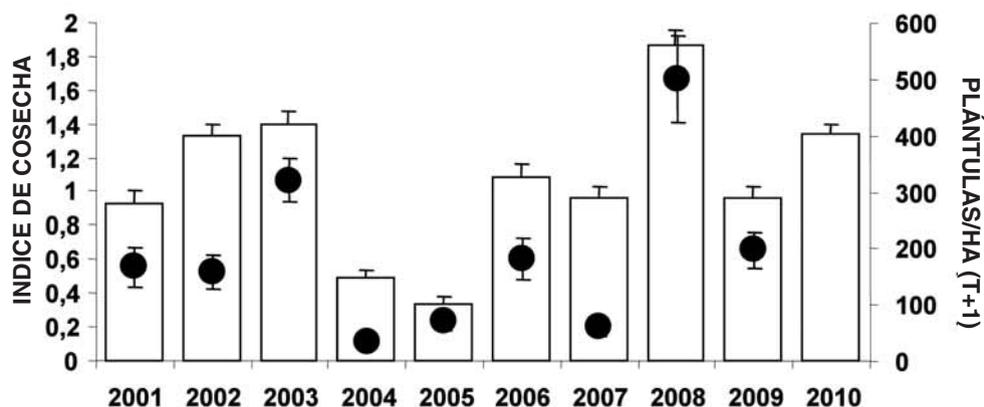


Figura 5. Cosechas y reclutamiento de plántulas en los encinares de Navas de Estena. Las cosechas (barras vacías) son las medias (+error estándar) de un índice de cosecha (porcentaje de la copa cubierto por bellotas viables, variable entre 0 y 4) medido en tres poblaciones próximas compuestas por 50 árboles cada una. El reclutamiento de plántulas (círculos rellenos) es la media (\pm SE) de los números de plántulas del año por hectárea medidos en 50 transectos por población. Las plántulas se miden un año después de las cosechas de las que se derivan (las plántulas correspondientes a la cosecha del 2010 se medirán en otoño de 2011), con lo que los valores están desplazados un año representando la correspondencia entre cohortes.

Figure 5. Acorn crops and seedling recruitment in the holm oak forests of Navas de Estena. Open bars and whiskers indicate mean (\pm SE) indices of acorn crops (proportion of the oak canopy covered by sound acorns, which varies between 0 and 4) measured in three nearby oak populations composed of 50 trees each. Mean (\pm SE) seedling recruitment (closed dots and whiskers) refers to density (No./ha) of one-year-old seedlings counted on 50 20-m² transects per population. Seedlings are counted one year after the acorn crop they come from (seedlings corresponding to the 2010 crop will be counted in fall 2011), so that seedling values are displaced to the next year to indicate correspondence between acorn and seedling cohorts.

realmente, a qué escalas espaciales (árbol, subpoblación o población) se produce preferentemente, y si los efectos climáticos sobre cosechas y plántulas son consistentes o no en el tiempo.

Los cambios entre años de las cosechas en los árboles provistos de trampas de semillas fueron diferentes según se encontrasen en zonas de piedemonte o de raña (Fig. 6), y también fue diferente al encontrado en los bosques de encina de Navas de Estena. No hubo diferencias significativas entre árboles situados dentro y fuera de las exclusiones de ungulados. Las cosechas de bellotas crecidas fueron menores en los árboles del piedemonte que en los de la raña, oscilando entre prácticamente cero en el piedemonte en 2005 y más de 150 por metro cuadrado de copa en 2002, 2004 y 2008. Los resultados, aún preliminares a falta de más años de estudio para establecer su generalidad, parecen indicar cosechas mucho mayores en los árboles aislados de la raña y con un patrón de fructificación alternante, interrumpido

por la sequía de 2005. Los árboles del piedemonte producirían menos bellotas por competencia con el matorral y/o otros árboles próximos, con unas variaciones interanuales mucho menores. Es de destacar que la variabilidad en el patrón de cosechas no parezca estar sincronizado entre poblaciones separadas por apenas unas decenas de kilómetros, como son las de Anchurones y Navas de Estena.

A pesar de la ausencia de diferencias en la producción de bellotas en la zona de Anchurones en 2003, el reclutamiento de plántulas en 2004 (correspondientes a dicha cosecha) fue superior en el interior de las exclusiones de ungulados en la raña, pero no en el piedemonte (MUÑOZ *et al.* 2009). Este efecto, sin embargo, no se ha mantenido en los últimos tres años de estudio, pues el efecto de la exclusión es variable según años y tipos de configuración del arbolado (positivo en 2007-08 y 2008-09 en la raña y en 2008-09 y 2009-10 en el piedemonte, y negativo en las otras dos

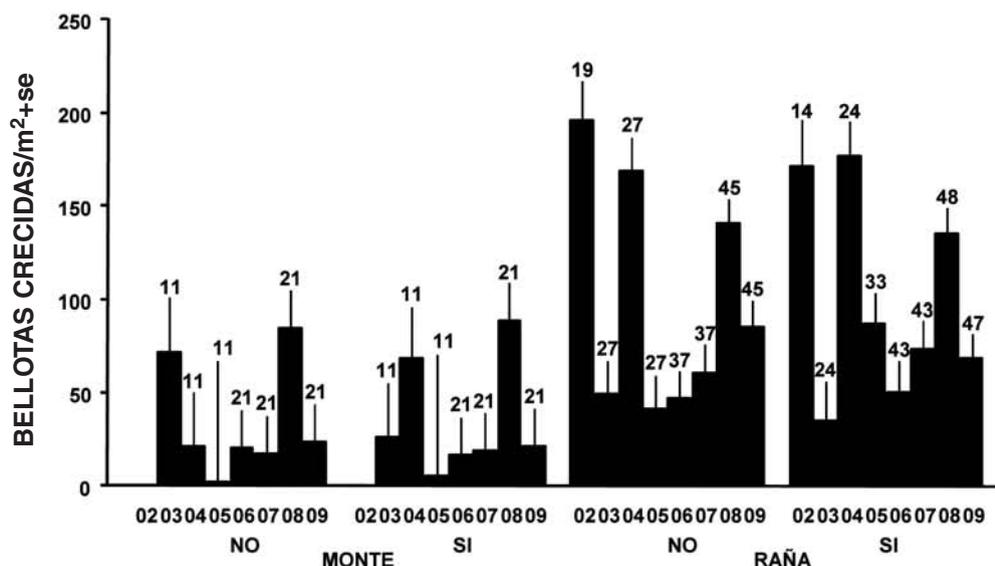


Figura 6. Variación (medias + error estándar) en las cosechas de bellotas en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según el año (2002 a 2009), la configuración paisajística (piedemonte –MONTE– vs. raña –RAÑA–) y la presencia o ausencia de ungulados (SI-NO). Los números sobre las barras indican el número de árboles para los que se dispuso de información.

Figure 6. Mean (+SE) acorn crops according to year (2002 to 2009), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (SI: YES; NO: NO). Numbers above the bars indicate number of trees with data.

situaciones; Fig. 7). Es necesario por tanto analizar con mayor detalle los efectos climáticos y de producción de bellotas sobre el reclutamiento de plántulas, para lo que se requieren series más largas de datos y análisis detallados de la supervivencia de las plántulas en relación al efecto directo de los ungulados y el clima, así como del efecto facilitador de los matorrales del piedemonte (SMIT *et al.* 2007, 2008).

Tamaño de las bellotas y compromisos en la reproducción

La ecuación desarrollada para estimar el peso de las bellotas a partir de sus dimensiones lineales (longitud y diámetro máximo) fue (BONAL *et al.* 2007; DÍAZ *et al.* 2010a)

$$\text{Peso (mg)} = 5,63 \cdot 10^{-4} \cdot l \cdot w^2 - 7,13 \cdot 10^{-8} \cdot l^2 \cdot w$$

Y las desarrolladas para estimar el tamaño de las bellotas en el momento de su caída a partir de las

medidas en las trampas de semillas en febrero (BEAMONTE 2009; DÍAZ *et al.* 2010a)

Longitud (mm): $y = 0,126 + 1,039 \cdot x(\text{mm})$; $R^2 = 0,956$, $p < 0,001$, $n=274$

Diámetro (mm): $y = 0,809 + 1,042 \cdot x(\text{mm})$; $R^2 = 0,929$, $p < 0,001$, $n=274$

El peso de las semillas individuales varió entre 0,3 y 8,2 g ($n = 1606$, sesgo = $1,04 \pm 0,06$; curtosis = $2,18 \pm 0,12$) considerando sólo los años 2006 y 2007, con un peso medio de semilla de $2,38 \pm 1,00$ g. La distribución fue lognormal (test de Kolmogorov-Smirnov: $d = 0,07$, $p < 0,15$), indicando que hay más semillas pequeñas que grandes para lo esperado según una distribución normal. El peso medio de la semilla por planta varió entre 0,4 y 11,7 g entre 2002 y 2007. La distribución de pesos medios de semillas estuvo sesgada hacia tamaños menores y más cerca de la media que lo esperado para una distribución normal ($n = 527$,

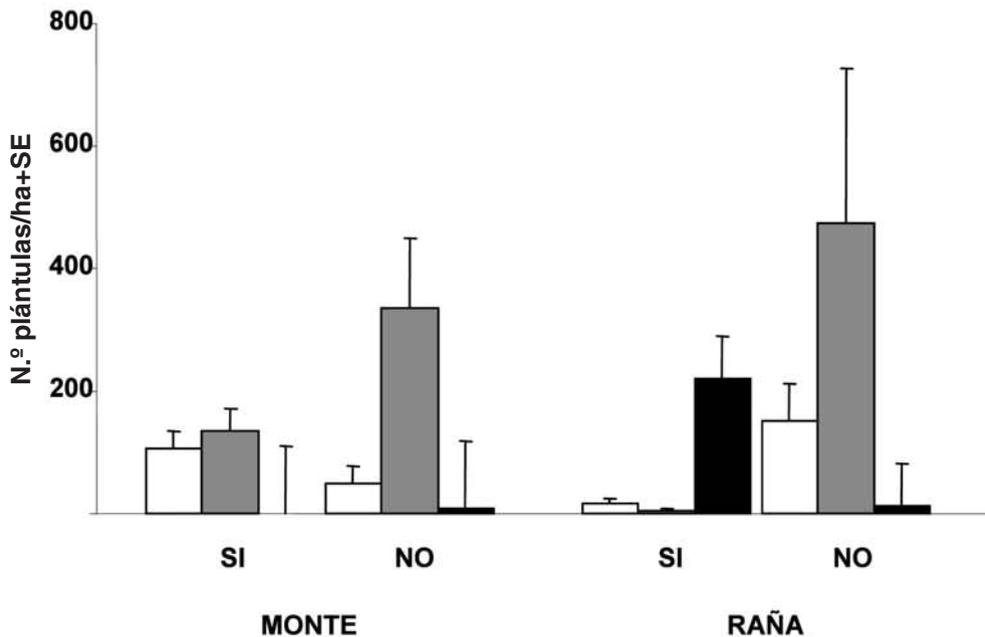


Figura 7. Variación (medias \pm error estándar) en el reclutamiento de plántulas de las cohortes de 2007-2008 (vacío), 2008-2009 (gris) y 2009-2010 (negro) según la configuración paisajística (piedemonte –MONTE– vs. raña –RAÑA–) y la presencia o ausencia de ungulados (SI-NO). Los tamaños de muestra son los mismos que en la Fig. 6.

Figure 7. Mean (\pm SE) seedling recruitment for the 2007-2008 (open dots), 2008-2009 (grey) and 2009-2010 (black) cohort according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (SI: YES; NO: NO). Sample sizes are the same as in Fig. 6.

sesgo = $1,08 \pm 0,10$; curtosis = $1,80 \pm 0,21$) y tuvo una distribución lognormal (test de Kolmogorov-Smirnov: $d = 0,04$, $p > 0,20$). El patrón de variación mostrado por las semillas muestra que en el año 2006 las diferencias entre hábitats explicaron un gran porcentaje de la varianza total, el 53,13%, aunque estas diferencias no resultaron significativas, mientras que la varianza debida a diferencias entre árboles fue de un 22,43%, entre trampas tan solo un 4,09% y dentro de trampas un 20,35%, todas ellas significativas. Para el año 2007, la varianza explicada entre hábitats fue de tan sólo un 0,04% frente al 53,13% del año anterior, y la varianza entre árboles dentro de un mismo hábitat explicó el 43,8% de la varianza total. La mayor parte de la variación ocurrió, sin embargo, dentro de árboles (56,16%), y fue explicada de modo significativo por las diferencias entre trampas (6,03%) pero, sobre todo, por las

diferencias dentro de trampas (50,13%). Por tanto, las bellotas producidas por un mismo árbol tienden a ser muy variables en tamaño, seguidas por las diferencias entre árboles como fuente de variabilidad en el tamaño de las bellotas. No hubo diferencias significativas en el tamaño de las bellotas entre el piedemonte y la raña (BEAMONTE 2009).

El análisis de las correlaciones entre el tamaño de semilla y el tamaño de cosecha para cada árbol entre los distintos años de estudio dio como resultado una ausencia de correlación entre el tamaño de semilla y el tamaño de cosecha para el conjunto de los árboles ($r = 0,006$; $p = 0,249$) y para los árboles de la Raña ($r = 0,036$; $p = 0,572$), así como una correlación positiva y significativa si analizamos sólo los árboles de monte ($r = 0,303$; $p = 0,020$). Los resultados muestran que la hetero-

geneidad fue muy significativa tanto para el conjunto de los árboles ($\chi^2 = 5,13$; $p < 0,0001$) como para los árboles del monte ($\chi^2 = 5,08$; $p = 0,009$). En la Raña esta heterogeneidad no fue significativa ($\chi^2 = 42,26$; $p = 0,145$). En conjunto, y a falta de analizar series algo más largas de años, los resultados no apoyan un modelo de selección direccional del tamaño de las semillas ni un compromiso entre dicho tamaño y el de la cosecha. Las posibles alternativas que pueden explicar los patrones observados se basan en escenarios de selección variables en el espacio y en el tiempo, que resultarían en una selección positiva de la variabilidad en el tamaño de las semillas más que en su tamaño medio (BEAMONTE 2009).

La reproducción puede mostrar también compromisos con el crecimiento vegetativo (KOZ-

LOWSKI 1992). Este compromiso se manifiesta como una correlación negativa entre crecimiento y reproducción (STEARNS 1989), y la intensidad de esta correlación puede variar dependiendo de factores externos como la disponibilidad de agua y nutrientes o el clima. Los resultados preliminares obtenidos hasta el momento para el crecimiento secundario (radial) de los árboles con más años de estudio muestra un patrón variable de crecimiento entre años, con valores mínimos en 2005 y 2006 y máximos en 2007, y menor crecimiento promedio en los árboles del piedemonte que los de la raña y fuera que dentro de las exclusiones (Fig. 8). Resultados aún más preliminares muestran una ausencia generalizada de asociación entre el crecimiento radial y la cosecha de bellotas (medida en g/m^2 tras considerar el tamaño de las bellotas) producida durante el

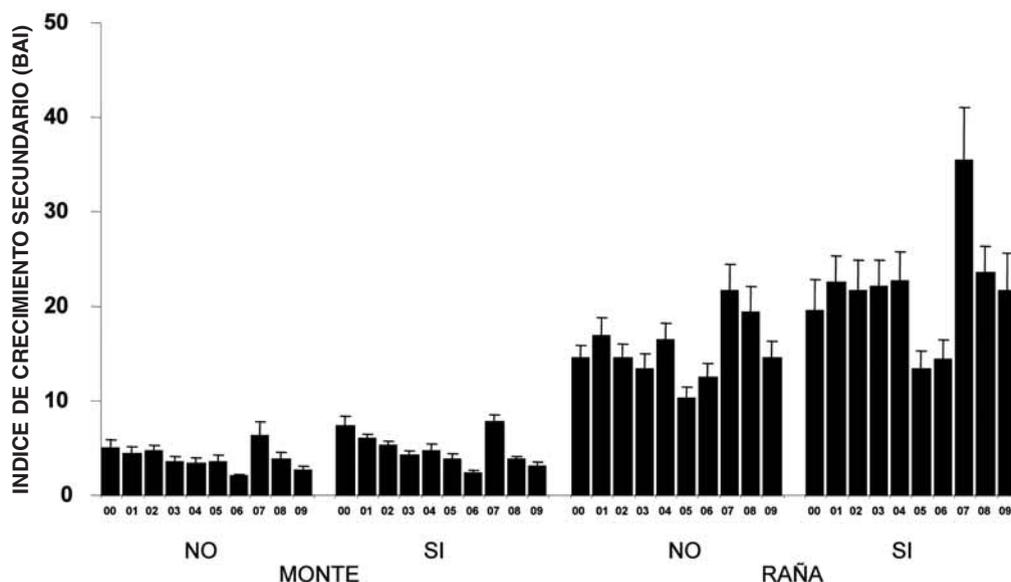


Figura 8. Variación (medias + error estándar) en el crecimiento radial de los árboles (BAI; Incremento del Área Basal, en cm^2) según el año (2000 a 2009), la configuración paisajística (piedemonte –MONTE– vs. raña –RAÑA–) y la presencia o ausencia de ungulados (SI-NO). Los tamaños de muestra son de 11 árboles tanto dentro como fuera de exclusiones de ungulados en el piedemonte, y de 26 árboles dentro de exclusiones y 23 fuera en la raña.

Figure 8. Mean (+SE) radial growth (BAI; Basal Area Increment, in cm^2) of trees according to year (2000 to 2009), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (SI: YES; NO: NO). Sample sizes were 11 trees both inside and outside ungulate exclosures in the shrubland with trees, 26 trees inside exclosures in open woodland, and 23 trees outside exclosures.

mismo año ($r = 0,10$, $p = 0,635$, $n = 71$), junto con una correlación positiva y significativa ($r = 0,25$, $p = 0,008$) del crecimiento con la reproducción del siguiente año y una correlación negativa entre la reproducción de un año y el crecimiento del año siguiente ($r = -0,18$, $p < 0,001$; BEAMONTE & DÍAZ *en prep.*). Los resultados sugieren que el mayor compromiso se encuentra entre eventos de reproducción consecutivos coincidiendo en otros trabajos (KNOPS *et al.* 2007) más que entre crecimiento y reproducción.

Tasas de infestación y efectos sobre la fecundidad

El principal depredador predispersivo de las bellotas de encina en Cabañeros es *Curculio elephas*, un gorgojo (coleóptero curculiónido), cuya incidencia sobre las cosechas de bellotas crecidas oscila entre el 0 y el 100% (media: 40%; Fig. 9). Las tasas fluctúan entre años entre el 20 y el 70% en promedio, hecho que podría deberse al saciado de las poblaciones de gorgojos en años de elevada cosecha (CRAWLEY & LONG 1995; BONAL *et al.* 2007). No obstante, se esperan también efectos de la climatología (BONAL *et al.* 2010), que podremos empezar a abordar con series temporales de datos adecuadas. No hubo diferencias entre poblaciones de piedemonte y de raña, pero sí un efecto significativo y positivo de la exclusión de ungulados en la raña durante los primeros años de estudio, atribuible a la depredación accidental de larvas de gorgojos por parte de los ungulados junto con la bellota dentro de la que se desarrollan (BONAL & MUÑOZ 2007). La depredación de gorgojos y la disminución de las tasas de infestación no llegan a producir un efecto neto positivo de los ungulados sobre la fecundidad de las encinas, ya que el número de bellotas sanas que depredan compensa el beneficio. Sin embargo, la existencia de estas relaciones mutualistas indirectas tiene implicaciones para la estabilidad a largo plazo de redes tróficas complejas (MONTROYA *et al.* 2006), con lo que es importante su constatación, comprensión y seguimiento. Las poblaciones de gorgojos adultos se correlacionan fuertemente con las tasas de infestación del año anterior (BONAL *et al.* 2010),

con lo que no es necesario seguir las a largo plazo mediante trampas de emergencia.

Como depredador predispersivo secundario aparece *Cydia fagiglandana*, una mariposa (lepidóptero tortricido), cuya incidencia sobre las cosechas de bellotas crecidas oscila también entre el 0 y el 100%, pero con una media de sólo el 10% (Fig. 9). Las tasas de infestación por *Cydia* también fluctúan entre años, aunque en este caso la mayor movilidad de este insecto en comparación con los gorgojos parece permitirle rastrear los árboles, e incluso las partes de los árboles, con mayores cosechas (FERNÁNDEZ 2009), de manera que las fluctuaciones interanuales de las cosechas no serían eficaces para saciarlo. Las tasas de infestación por ambas especies de insectos se suman, ya que la infestación de la misma bellota por ambas es excepcional debido, sobre todo, a que la fenología de infestación por *Cydia* es más temprana y los adultos depositan unas feromonas disuasorias que evitan que la misma semilla pueda ser parasitada posteriormente por los gorgojos (DEBOUZIE *et al.* 1996). A partir del año 2006 se ha observado también la infestación de las bellotas por una avispa callitricida, *Callirhytis rufescens*, aunque con tasas mucho menores (en torno al 1%). En general, los depredadores predispersivos no consumen completamente los cotiledones de las bellotas infectadas, y en muchos casos no afectan al embrión, con lo que la bellota puede germinar y dar lugar a plántulas viables, aunque de menor tamaño y, presumiblemente, menores posibilidades de supervivencia (BONAL *et al.* 2007). Además, las bellotas infestadas parecen ser menos atractivas para los dispersantes (MUÑOZ & BONAL 2007, DÍAZ *et al.* 2007), lo que podría interferir en la eficiencia de la dispersión.

Poblaciones de roedores y arrendajos

El número total de ratones capturados ha sido similar en la raña y en el monte hasta los años 2005-2006, y en ambos sufrió un descenso marcado a partir de la primavera de 2004 (Fig. 10). A partir de este año las poblaciones se recuperaron hasta los niveles de 2003 en el piedemonte, pero no en la raña, y sobre todo en el interior de las

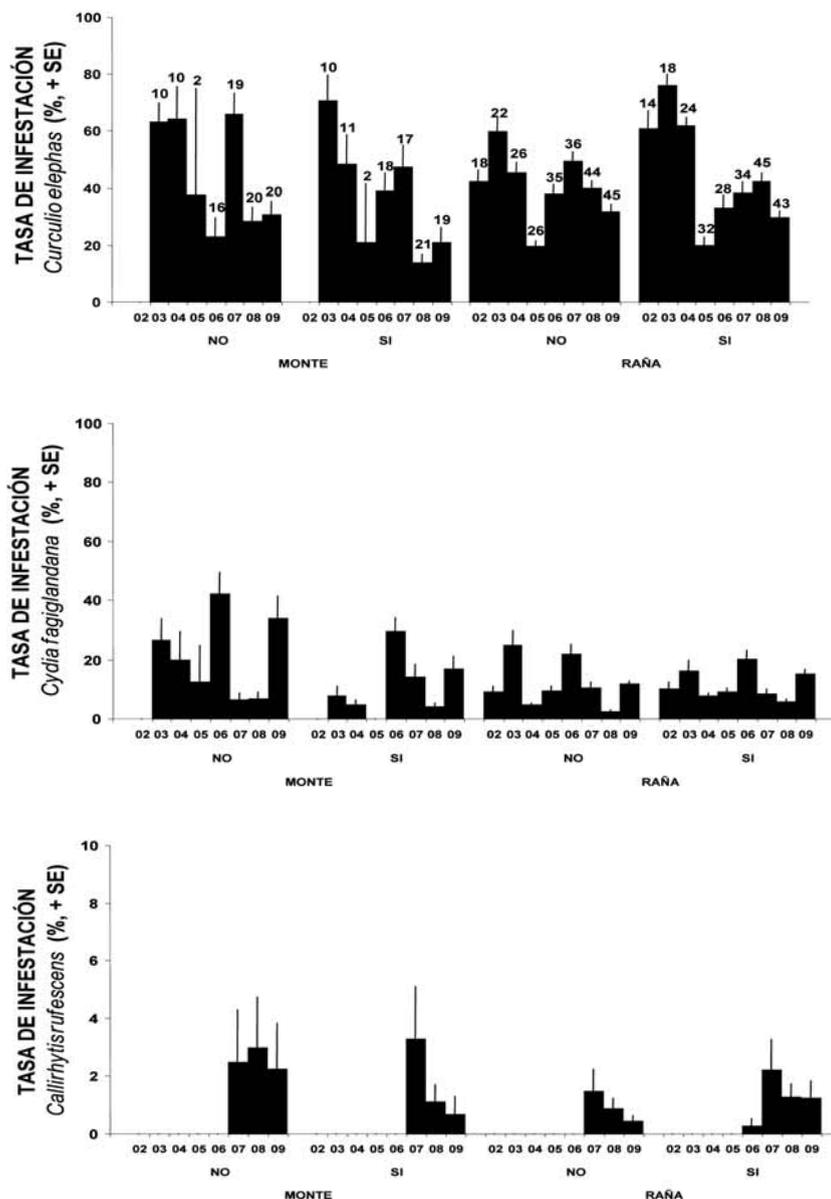


Figura 9. Variación (medias + error estándar) en las tasas de infestación por *Curculio elephas*, *Cydia fagiglandana* y *Callirhytis rufescens* en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según el año (2002 a 2009), la configuración paisajística (piedemonte –MONTE– vs. raña –RAÑA–) y la presencia o ausencia de ungulados (SI-NO). Los números sobre las barras indican el número de árboles para los que se dispuso de información. Los números son menores que los de la Figura 6, referida a las cosechas, ya que no pueden calcularse tasas de infestación cuando la cosecha es nula.

Figure 9. Mean (+SE) infestation rates by *Curculio elephas*, *Cydia fagiglandana* and *Callirhytis rufescens* in the study area of Anchurones according to year (2002 to 2009), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (SI: YES; NO: NO). These numbers are usually lower than in Figure 6 (acorn crops) because no meaningful infestation rate can be computed when acorn crop is zero.

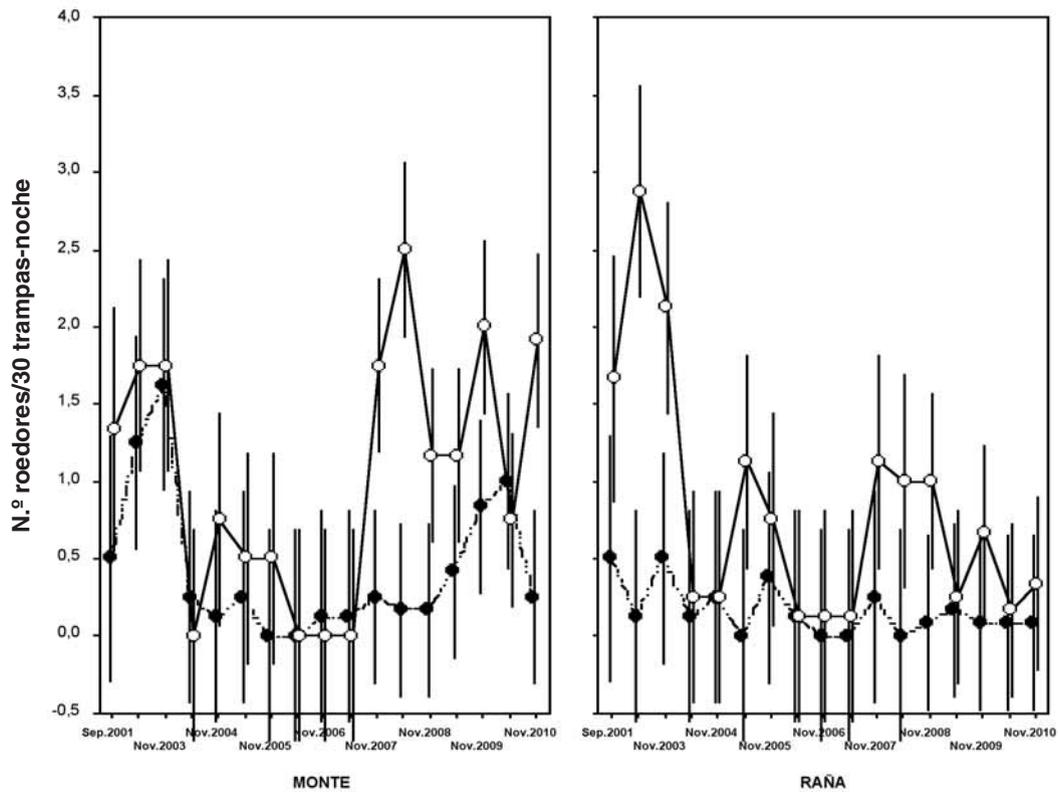


Figura 10. Variación temporal (medias \pm error estándar) en las abundancias de roedores en la zona de estudio de Anchurones según la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados (círculos rellenos y vacíos, respectivamente).

Figure 10. Mean (\pm SE) abundance of rodents in the study area of Anchurones according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (filled and open dots, respectively).

exclusiones de ungulados. El patrón de distribución espacial parece deberse a los efectos de los ungulados sobre la compactación del suelo más que a competencia por el alimento o efectos indirectos a través de la estructura de la vegetación (MUÑOZ *et al.* 2009), mientras que el patrón temporal podría estar relacionado con los efectos de la sequía de 2005 y/o con las fluctuaciones en las cosechas de bellotas. La especie dominante en el área de estudio es el ratón moruno (*Mus spretus*), seguido por el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y, en mucha menor medida la musaraña común (*Crocidura russula*) (DÍAZ *et al.* 2007).

Los arrendajos son escasos aunque ubicuos en la zona de estudio en invierno, con una densidad media de 0,1-0,7 aves/10 ha entre 2008 y 2010 (DÍAZ & ALONSO datos inéditos). Los arrendaj

jos se distribuyen en invierno preferentemente por las zonas de monte y piedemonte, aunque con incursiones a las zonas abiertas de raña y cultivos a partir del piedemonte (Fig. 11).

Movilización de bellotas por roedores y arrendajos

Los roedores presentan patrones claros de selección de bellotas en función de su tamaño y de si estaban infectadas o no por larvas del gorgojo *Curculio elephas*. Los ratones de campo movilizan bellotas mayores que los ratones morunos (MUÑOZ & BONAL 2008) y responden más al riesgo de depredación debido al incremento artificial de iluminación nocturna (ALARCÓN 2006). Las áreas de campeo de los ratones morunos sue-

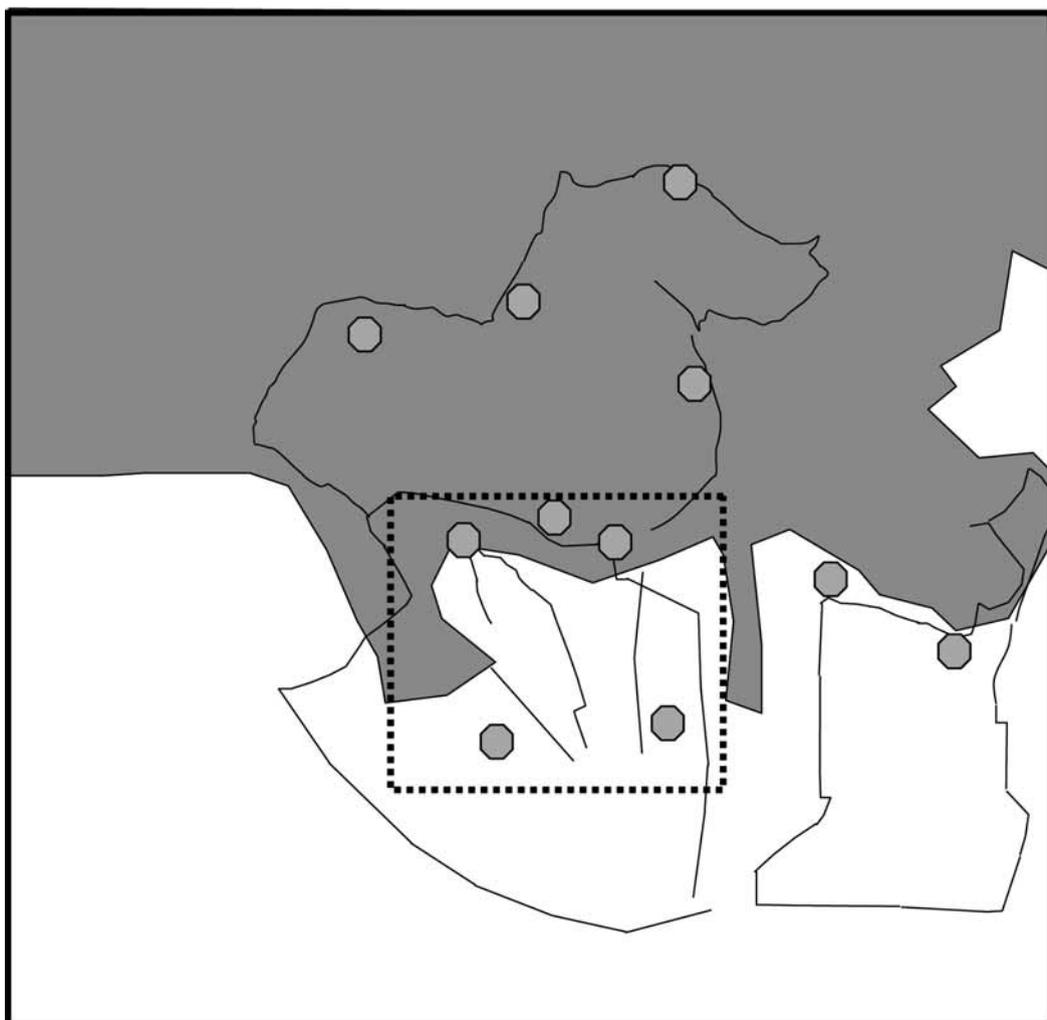


Figura 11. Distribución de los contactos con arrendajos (círculos) en el área de estudio de Anchurones (línea discontinua) y en la cuadrícula UTM de 10 km por 10 km en la que se ubica el área de estudio. Las líneas continuas representan los transectos realizados durante tres inviernos consecutivos (2007-2008, 2008-2009 y 2009-2010). Gris oscuro: Monte cubierto por matorral con bosquetes de encinas y alcornoque y pinares; blanco: bosque adhesado, pastizales y terrenos agrícolas.

Figure 11. Distribution of contacts with jays (circles) in the study area of Anchurones (dashed line) and in the 10 km x 10 km UTM square in which this area is located. Solid lines show line transects sampled along three consecutive winters (2007-2008, 2008-2009 and 2009-2010). Dark gray: shrublands with holmoak, cork oak and pine forests; white: open oak woodland, grassland and cropland.

len ser de unos 200 m² durante el otoño y las del ratón de campo de unos 400 m², solapando en muchos casos, por lo que las bellotas de varios árboles son accesibles a un mismo ratón en una configuración paisajística tan abierta como la raña. Además, la distribución espacial estuvo íntima-

mente ligada a la cobertura arbórea, puesto que el 90% de las localizaciones con emisores fueron bajo árbol, algunas incluso en la misma copa (DÍAZ *et al.* 2007). En conjunto, los roedores dispersaron de forma efectiva (esto es, sin recuperar posteriormente los almacenes) un 5% anual en

promedio de las bellotas movilizadas. Las localizaciones de estas bellotas dispersadas efectivamente variaron entre la raña y el monte y dentro y fuera de las exclusiones de ungulados. En la raña las bellotas fueron dispersadas más lejos que en el monte (en general, fuera de las copas de los árboles) y más lejos dentro de las exclusiones que fuera de ellas (MUÑOZ 2006). En el monte no hubo efectos de los ungulados en la distancia de dispersión, pero sí en el microhábitat al que eran dispersadas las bellotas. Dentro de las exclusiones las bellotas se dispersaron hacia arbustos o claros al azar, en función de la abundancia de estos microhábitats, mientras que fuera de las exclusiones los arbustos fueron sistemáticamente evitados. Estos resultados se interpretan como de-

bidos a una selección de los microhábitats menos usados por otros roedores individuales (bajo las copas en la raña y bajo los arbustos en el monte), tendentes a evitar el robo de los almacenes por con-específicos (MUÑOZ & BONAL 2007).

El porcentaje acumulado de comederos visitados por arrendajos osciló entre el 62,5% y el 100% según años de estudio (Fig. 12). Tan sólo en el primer año en el que se colocaron (2005-6) hubo cierta reticencia por parte de la especie de recoger las bellotas colocadas en estas novedosas estructuras. Los comederos situados en la raña siempre presentaron un menor número de visitas que los del piedemonte. La presencia de exclusiones, como era de esperar, no tuvo efecto sobre las tasas de

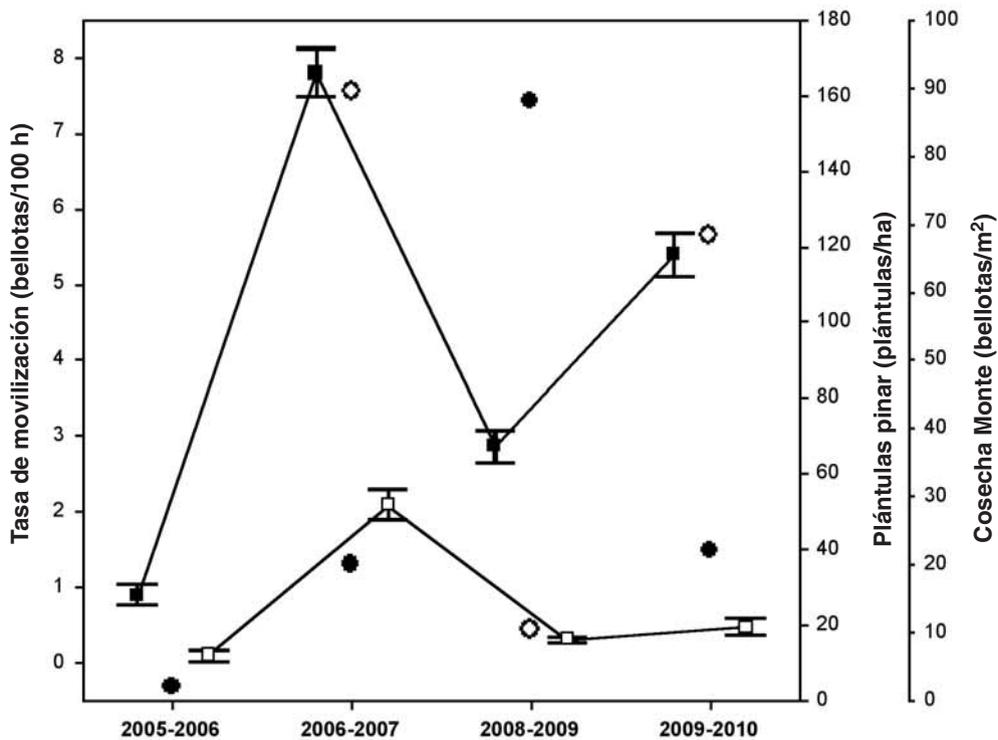


Figura 12. Tasa promedio de remoción de bellotas según la configuración paisajística (piedemonte: cuadrados negros vs. raña: cuadrados blancos) para cada una de las temporadas (2005-2010). También se muestran la cosecha media de los árboles del piedemonte (círculos negros) y la densidad de plántulas de encina encontradas en la parte excluida del pinar de Anchurones al año siguiente (círculos blancos). Las barras de error representan el error estándar.

Figure 12. Mean (\pm SE) acorn removal rates by jays according to year (2005 to 2010) and landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–; filled and open squares, respectively). The mean acorn crop of the trees in the MONTE (filled dots) and the density of oak seedlings recruited in the excluded part of pine woodland in the following year (open dots) are also shown.

movilización. La tasa de movilización de bellotas superior en el piedemonte fue consistente a lo largo de los años de seguimiento (Fig. 12). Las diferencias en el número bellotas movilizadas fueron de un orden de magnitud, excepto en la temporada en 2006-2007, en que la diferencia de tasas fue sólo cuatro veces mayor en el piedemonte que en la raña. Este patrón se corresponde con los patrones de selección de hábitat del arrendajo, un ave eminentemente forestal que concentra su abundancia y actividad en zonas de alta cobertura de árboles y arbustos (ALONSO 2006). De hecho, las tasas de movilización en la raña se asociaron negativamente con la distancia al piedemonte y a pinares, pero no se relacionaron con las características de los árboles (tamaño, cosecha o tasa de infestación; ALONSO & DÍAZ 2008, 2009). Aparece también una clara diferencia entre temporadas, pero la serie de años no es lo suficientemente larga para explorar las causas de estos patrones. Sin embargo, sí parece haber una similitud entre el patrón anual de movilización de bellotas en los comederos y la densidad de plántulas emergidas en un pinar próximo, procedentes de bellotas de la misma cohorte (Fig. 12), lo que nos permite afirmar que lo que se observa en estos comederos artificiales es representativo de la actividad dispersante del arrendajo.

Efectos de los ungulados

Como se ha ido exponiendo en los apartados anteriores, los ungulados ejercen un fuerte impacto sobre las poblaciones de depredadores predispersivos y algunos dispersantes (roedores), especialmente en la zona de raña, donde la actividad del dispersante no afectado por los ungulados, el arrendajo, es mucho menor. Los efectos negativos sobre los depredadores predispersivos favorecerían indirectamente el reclutamiento de las encinas al reducir las pérdidas predispersivas (BONAL & MUÑOZ 2007), mientras que los efectos sobre los roedores tendrían un efecto indirecto negativo al interferir en la dispersión de las bellotas (MUÑOZ *et al.* 2009). Los efectos directos debidos al consumo de la producción de frutos bajo las copas de los árboles son también muy intensos, especialmente en los

años de baja cosecha como 2003. Estas tasas de depredación oscilan en general entre el 90 y casi el 100% (BONAL & MUÑOZ 2007), lo cual explica los bajos números de semillas en el suelo a lo largo del otoño y el invierno y los bajísimos números de plántulas en el exterior de las exclusiones de la zona de raña. No obstante, una vez que las bellotas son dispersadas, su depredación por ungulados (jabalíes) parecen deberse a encuentros azarosos, pues las tasas de depredación son muy bajas, independientes de la distancia a árboles productores de semillas y mayores en el monte que en la raña (SMIT *et al.* 2009).

Germinación, desarrollo y supervivencia de plántulas

Los resultados obtenidos hasta el momento muestran claramente un efecto facilitador de los matorrales en la germinación y supervivencia de las plántulas de encina (ARROYO 2005; SMIT *et al.* 2008), con tasas de germinación, emergencia y supervivencia mayores bajo matorrales que bajo árboles o en claros. Estos efectos parecen venir mediados por la protección de las plántulas a los efectos de la sequía estival y la mejora de las condiciones del suelo (SMIT *et al.* 2008). No obstante, el tamaño de las bellotas dispersadas mejora en general la germinación, la supervivencia y el tamaño de las plántulas, mientras que la estabilidad de su desarrollo (asimetría) presenta un efecto diferente según microhábitats mediado por el efecto de la asimetría sobre la morfología de las plántulas (ARROYO 2005). Las plántulas procedentes de bellotas asimétricas presentan hojas menores y más numerosas y están más ramificadas, y sobreviven mejor en condiciones de claro (ARROYO 2005; DÍAZ *et al.* 2007), mientras que las plántulas procedentes de bellotas simétricas presentan una morfología opuestas y sobreviven mejor a la sombra de árboles y arbustos (ARROYO 2005; DÍAZ *et al.* 2003b; 2007).

En los pinares el número de plántulas procedentes de bellotas dispersadas por arrendajos ha sido variable a lo largo de los años de estudio, desde las 14 plántulas de la cohorte del 2008 detectadas en 2009 hasta las 210 plántulas encontradas en

2008. Hay que tener en cuenta que detectamos las plántulas que llegan a emerger, que son tan sólo una porción de las bellotas dispersadas. A estas se deberían añadir las que fallan su germinación o en la emergencia y aquellas que el autor de la despensa recupera antes de que llegue a emerger. La segunda fuente de subestimación todavía no ha sido abordada (aunque se presume despreciable). Para tratar de ver la importancia de la primera se realizaron dos siembras experimentales en los años 2008 y 2010, observándose un éxito de emergencia variable, el 21,3 % en 2008 (270 bellotas plantadas) y el 61,7% el presente año (240 bellotas plantadas). Aplicando estos valores de corrección a los años correspondientes y el valor promedio para los años en los que no hubo siembra experimental los valores de bellotas por hectárea sembradas por el arrendajo son elevados, excepto para la temporada 2007-08 (161, 296, 19 y 123 plántulas/ha para las temporadas 2005-06, 2006-07, 2007-08 y 2008-09, respectivamente). Desafortunadamente no se realizó siembra experimental en el pinar durante ese año, pero si tenemos datos para otros hábitat donde se constató un bajísimo éxito en la emergencia de las bellotas de la cohorte del 2008, probablemente debido a una primavera extremadamente seca. La supervivencia de las plántulas a medio plazo depende de su supervivencia durante el primer año, pues el ritmo de desaparición de plántulas se vuelve más lento transcurrido este periodo. El primer año sobrevivieron el 58%, 17%, 36% de las plántulas para las cohortes del 2006, 2007 y 2008, respectivamente, mientras que para las cohortes en las que hay datos el segundo año la mortalidad fue del 25% y 0% (2006 y 2007, respectivamente).

Estructura de tamaños de las poblaciones de árboles

La estructura de tamaños de las poblaciones de encina del área de estudio demuestra que la regeneración es continua en el piedemonte, como indica la distribución en J invertida de los tamaños de los árboles (Fig. 13; CAMARGO 2009). La distribución en las poblaciones de raña es sin embargo bimodal, lo que indica un periodo de regeneración reciente tras otro de au-

sencia de regeneración (PLIENINGER *et al.* 2003). No obstante, la mayoría de los árboles jóvenes son relativamente grandes (5-10 cm DBH) y están ubicados cerca de árboles adultos, mientras que las abundancias de plántulas son casi nulas (Fig. 7). Estos resultados indican que las poblaciones de encina de la raña de Cabañeros han tenido una ventana de regeneración reciente, que no parece ser debida a regeneración asexual por rebrotes de raíz. Las alternativas que pueden explicar esta ventana son un reclutamiento anterior a la remoción del matorral en 1957-60, periodos de bajas cargas de ungulados asociados al abandono de la ganadería o al control reciente de las poblaciones de ungulados silvestres, o periodos húmedos que hayan permitido el reclutamiento efectivo en el pastizal sin necesidad de la protección de arbustos (CAMARGO 2009). Se requiere por tanto datar la edad de una muestra de los reclutas, así como determinar si su origen es sexual o asexual mediante técnicas de análisis genético, que serán objeto de la solicitud de próximos proyectos de investigación en el Parque Nacional.

CONCLUSIONES

El proceso de regeneración natural de los encinares del Parque Nacional de Cabañeros está mediado por interacciones positivas y negativas con roedores, aves, ungulados, insectos perforadores y matorrales cuya intensidad y efectos varían considerablemente tanto en el espacio como en el tiempo. El seguimiento de estos procesos mediante protocolos sencillos y estandarizados como los desarrollados en este proyecto es el mejor modo de comprender las causas de los patrones observados y poder actuar en consecuencia. En el momento actual hemos desarrollado los protocolos para la medida precisa y eficaz de prácticamente todos los procesos implicados en la regeneración de la encina (Fig. 1), con la excepción de los efectos de los insectos defoliadores sobre la fecundidad de las encinas adultas, que puede considerarse en general pequeño, retrasado en el tiempo y mediado por los efectos de la herbivoría en la condición fisiológica de los árboles (DÍAZ *et al.* 2004). Los protocolos están por

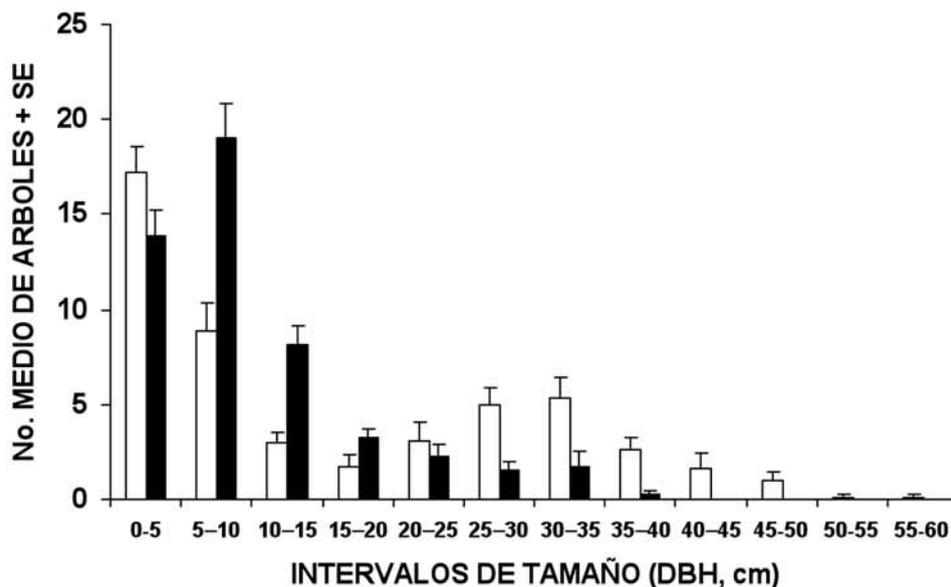


Figura 13. Estructura de tamaños (DBH, en cm) de las poblaciones de encinas según la disposición paisajista (piedemonte: barras negras; raña: barras blancas). Se muestra el número medio de árboles (+SE) según clases de tamaño en muestras rectangulares, corregido por la superficie de dichas muestras.

Figure 13. Mean numbers (+SE) of trees according to size classes (DBH, in cm) of Holm oak tree populations according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE: black bars; open woodland –RAÑA–: white bars).

tanto preparados para su transferencia a los gestores del Parque Nacional para seguir ejecutándolos en el futuro de modo indefinido, con el apoyo de las infraestructuras adquiridas e instaladas y del asesoramiento continuo de nuestro grupo de investigación. Quedaría, sin embargo, integrar los protocolos parciales en modelos predictivos del comportamiento del sistema ante perturbaciones o escenarios de gestión concretos. Pensamos que los datos disponibles para alcanzar este objetivo son adecuados para la mayor parte de los procesos analizados, aunque se requieren series más largas de datos en algunos casos y experimento puntuales en otros.

AGRADECIMIENTOS

Todo el personal del Parque Nacional de Cabañeros, en especial Angel Gómez Manzaneque, José Jiménez y Manuel Carrasco, ha colaborado

desinteresadamente en el desarrollo del proyecto. Borja, Alvaro, José Alberto, Natalia, Josué, Rocío, Raúl y Alberto, numerosos alumnos de la Licenciatura en Ciencias del Medio Ambiente de la UCLM y voluntarios del Programa de Voluntariado de Parques Nacionales han colaborado en distintas fases del trabajo de campo y laboratorio. Los datos climáticos de las estaciones de Retuerta de Bullaque y Navas de Estena fueron suministrados por la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET). Este trabajo ha sido financiado principalmente mediante dos proyectos concedidos por el Organismo Autónomo Parques Nacionales del Ministerio de Medio Ambiente (Refs. 096/2002 y 003/2007), aunque también se ha financiado parcialmente con los proyectos REN2003-07048/GLO, CGL2006-26177-E/BOS, CGL2006-06647/BOS y CGL2009-08430 del Plan Nacional de I+D+i, CSD2008-00040 (Programa CONSOLIDER del MICINN) y FP7-KBBE-2008-2B-226299 (BACCARA) y FP7-KBBE-2008-227161

(BioBio) del VII Programa Marco de la UE, así como por tres becas predoctorales concedidas por la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, una beca predoctoral del PFPI, una beca

postdoctoral concedida por el MEC y un contrato postdoctoral de la Swiss Science Foundation. Este trabajo es una contribución a la red temática GlobiMed (www.globimed.net).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALARCÓN, L. 2006. Efectos del riesgo de depredación en la selección de bellotas de encina (*Quercus ilex*) por el ratón moruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*). Proyecto Fin de Carrera de la Licenciatura en Ciencias Ambientales de la Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- ALONSO, C.L. 2006. Arrendajo – *Garrulus glandarius*. En: L.M. Carrascal & A. Salvador (eds.) Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- ALONSO, C.L. & DÍAZ, M. 2008. El papel clave del Arrendajo (*Garrulus glandarius*) como dispersante de la encina (*Quercus ilex*) en un escenario de cambio global. XIX Congreso Español de Ornitología. SEO/BirdLife. Santander.
- ALONSO, C.L. & DÍAZ, M. 2009. Paisaje, arrendajos y reclutamiento de la encina. Building a conceptual model for woody plant community dynamics under global change. GlobiMed, Sitges.
- ARROYO, L. 2005. Efecto del hábitat y la calidad del fruto sobre la germinación y establecimiento de las plántulas de encina *Quercus ilex*. Diploma de Estudios Avanzados, Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- BASCOMPE, J. & JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- BEAMONTE, E. 2009. *Variabilidad espacial y temporal en el tamaño de semilla de la encina Quercus ilex subsp. ballota: repetibilidad y compromisos*. Proyecto Fin de Máster, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- BLANCO, E., CASADO, M.A., COSTA, M., ESCRIBANO, R., GARCÍA, M., GÉNOVA, M., GÓMEZ, A., GÓMEZ, F., MORENO, J.C., MORLA, C., REGATO, P. & SÁINZ, H. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Madrid.
- BONAL, R. & MUÑOZ, A. 2007. Multitrophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia* 152: 533-540.
- BONAL, R. & MUÑOZ, A. 2008. Seed growth suppression constrains the growth of seed parasites: premature acorn abscission reduces *Curculio elephas* larval size. *Ecological Entomology* 33: 31-36.
- BONAL, R., MUÑOZ, A. & DÍAZ, M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21: 367-380.
- BONAL, R., MUÑOZ, A. & ESPELTA, J.M. 2010. Mismatch between the timing of oviposition and the seasonal optimum. The stochastic phenology of Mediterranean acorn weevils. *Ecological Entomology* 35: 270-278.
- CAMARGO, C. 2009. Estructura de tamaños y reclutamiento de las poblaciones de encinas *Quercus ilex ballota* en los sistemas adheridos del Parque Nacional de Cabañeros. Proyecto Fin de Carrera de la Licenciatura en Ciencias Ambientales de la Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- CRAWLEY, M.J. & LONG, C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology* 83: 683-696.
- DEBOUZIE, D., HEIZMANN, A., DESOUHANT, E. & MENU, F. 1996. Interference at several temporal and spatial scales between two chestnuts insects. *Oecologia* 108: 151-158.
- DÍAZ, M. 1998. Protocolo de Seguimiento de los Parques Nacionales de la Red Española. Organismo Autónomo 'Parques Nacionales', Madrid, informe inédito.
- DÍAZ, M. 2002. Elementos y procesos clave para el funcionamiento de los sistemas naturales: las medidas con significado funcional como alternativa a los indicadores clásicos. En: L. Ramírez (coord.)

- Indicadores ambientales. Situación actual y perspectivas, pp. 229-264. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid.
- DÍAZ, M. 2009. Biodiversity in the dehesa. En: Mosquera, M.R. & Rigueiro, A. (eds). Agroforestry systems as a technique for sustainable land management, pp. 209-225. Programme Azahar, AECID, Madrid.
- DÍAZ, M., ALONSO, C.L., ARROYO, L., BONAL, R., MUÑOZ, A. & SMIT, C. 2007. Desarrollo de un protocolo de seguimiento a largo plazo de los organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos. En: Ramírez, L. y Asensio, B. (eds.) Proyectos de investigación en parques nacionales: 2003-2006, pp. 29-51. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid.
- DÍAZ, M., ALONSO, C.L., BEAMONTE, E. & FERNÁNDEZ, M. 2010b. Protocolo de seguimiento del reclutamiento de las poblaciones de encina. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid. Informe inédito.
- DÍAZ, M., CAMPOS, P. & PULIDO, F.J. 1997. The Spanish dehesas: a diversity of land use and wildlife. En: D. Pain y M. Pienkowski (eds.) Farming and birds in Europe, pp. 178-209. Academic Press, London.
- DÍAZ, M., FERNÁNDEZ, M. & ALONSO, C.L. 2010c. Protocolo de seguimiento de las poblaciones de micromamíferos. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid. Informe inédito.
- DÍAZ, M., FERNÁNDEZ, M., BEAMONTE, E. & ALONSO, C.L. 2010a. Protocolo de toma de datos de cosecha de bellotas y pérdidas predispersivas. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid. Informe inédito.
- DÍAZ, M. & PULIDO, F.J. 2009. 6310. Dehesas perennifolias de *Quercus* spp. En Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario presentes en España, 69 pp. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid.
- DÍAZ, M., PULIDO, F.J. & MARAÑÓN, T. 2003a. Diversidad biológica y sostenibilidad ecológica y económica de los sistemas dehesados. Ecosistemas 2003/3 (URL: <http://www.aet.org/ecosistemas/033/investigacion4.htm>).
- DÍAZ, M., PULIDO, F. J. & MØLLER, A. P. 2009. Herbivore effects on developmental stability and fecundity of *Quercus ilex*. Oecologia 139: 224-234.
- DÍAZ, M., MØLLER, A.P & PULIDO, F.J. 2003b. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. Oecologia 135: 378-385.
- FERNÁNDEZ, M. 2009. Tasas de infestación en bellotas por depredadores predispersivos: efectos de la movilidad del depredador y la configuración espacial del arbolado. Proyecto Fin de Carrera de la Licenciatura en Ciencias Ambientales de la Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- HERRERA, C.M., JORDANO, P., GUITIÁN, J. & TRAVESET, A. 1998. Annual variation in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationships to pollination and seed dispersal. American Naturalist 152: 576-594.
- HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurements. Tree-ring Bulletin, University of Arizona, 43: 68-78.
- KELLY, D. & SORK, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where? Annual Review of Ecology and Systematics 33: 427-447.
- KNOPS, J.M.H., KOENIG, W.D. & CARMEN, W.J. 2007. Negative correlation does not imply a trade off between growth and reproduction in California oaks. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 43: 16982-16985.
- KOZŁOWSKI, J. 1992. Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. Trends in Ecology and Evolution 7: 15-19.
- LINARES, J.C. & TÍSCAR, P.A. 2010. Climate change impacts and vulnerability of southern populations of *Pinus nigra* subsp. *salzmannii*. Tree Physiology 30: 795-806.
- MANNING, A.D., FISCHER, J. & LINDENMAYER, D.B. 2006. Scattered trees as keystone structures - Implications for conservation. Biological Conservation 132: 311-321.
- MARAÑÓN, T., CAMARERO, J.J., CASTRO, J., DÍAZ, M., ESPELTA, J.M., HAMPE, A., JORDANO, P., VALLADARES, F., VERDÚ, M. & ZAMORA, R. 2008. Heterogeneidad ambiental y nicho de rege-

- neración. En: Valladares, F. (ed.) Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante, pp. 71-102. Organismo Autónomo «Parques Nacionales», Madrid.
- MONTOYA, J.M., PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.
- MORENO, G. & PULIDO, F. 2009. The functioning, management, and persistence of dehesas. En: Rigueiro, A., McAdam, J. & Mosquera, R. (eds.). *Agroforestry in Europe*, pp. 127-160. Springer, Amsterdam.
- MUÑOZ, A. 2006. Análisis ecológico del comportamiento depredador y dispersante de semillas de encina (*Quercus ilex*) por el ratón moruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- MUÑOZ, A. & BONAL, R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 116: 1631-1638.
- MUÑOZ, A. & BONAL, R. 2008. Are you strong enough to carry that seed? Seed size/body size ratios influence seed choices by rodents. *Animal Behaviour* 76: 709-715.
- MUÑOZ, A., BONAL, R. & DÍAZ, M. 2009. Ungulates, rodents, shrubs: Interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 10: 151-160.
- PLIENINGER, T., PULIDO, F.J. & KONOLD, W. 2003. Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environmental Conservation* 30, 61-70.
- PULIDO, F.J. & DÍAZ, M. 2002. Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. En: F.J. Pulido, P. Campos y G. Montero (coord.) *La gestión forestal de las dehesas*, pp. 39-62. IPROCOR, Mérida.
- PULIDO, F.J. & DÍAZ, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Eco-Science* 12: 92-102.
- PULIDO, F.J., DÍAZ, M. & HIDALGO, S.J. 2001. Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146: 1-13.
- PULIDO, F.J., GARCÍA, E., OBRADOR, J.J. & MORENO, G. 2010. Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47: 1272-1281.
- RAMÍREZ, J.A. & DÍAZ, M. 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management* 255: 1976-1983.
- RAMÍREZ-VALIENTE, J.A., SÁNCHEZ-GÓMEZ, D., ARANDA, I. & VALLADARES, F. 2010. Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* 30: 618-627.
- SMIT, C., DEN OUDEN, J. & DÍAZ, M. 2008. Facilitation of Holm oak recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 19: 193-200.
- SMIT, C., DÍAZ, M. & JANSEN, P. 2009. Establishment limitation of holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) in a Mediterranean savanna – forest ecosystem. *Annals of Forest Sciences* 66: 511-517.
- SMIT, C., VANDENBERGHE, C., DEN OUDEN, J. & MÜLLER-SCHÄRER, H. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152, 265-273.
- SOLÉ, R.V. & BASCOMPTE, J. 2006. *Self-organization in complex ecosystems*. Princeton University Press, Princeton.
- STEARNS, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology* 3: 259-268.
- VAQUERO, J. 2000. Flora vascular y vegetación. En: García Canseco, V.(ord.) *Parque Nacional de Cabañeros*, pp. 90-149. Esfagnos, Talavera de la Reina.

