

## REGENERACIÓN DE *QUERCUS PYRENAICA* II: ESTABLECIMIENTO Y CRECIMIENTO EN AMBIENTES MEDITERRÁNEOS CON ALTA DENSIDAD DE UNGULADOS SILVESTRES: IMPORTANCIA DE LOS DIFERENTES ARBUSTOS PROTECTORES.

RAMÓN PEREA<sup>1,2</sup>, MARÍA VALBUENA-CARABAÑA<sup>1</sup> Y LUIS GIL<sup>1,\*</sup>

### RESUMEN

Este trabajo analiza la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de rebollo (*Quercus pyrenaica*) en el Parque Nacional de Cabañeros en dos años de meteorología contrastada y bajo una alta densidad de ungulados silvestres (cérvidos y jabalíes fundamentalmente). Además, se incorpora el posible efecto de los diferentes tipos de matorral en la facilitación (supervivencia y crecimiento) de las plántulas de rebollo. Se emplean diferentes especies de matorral según la estrategia prevalente de defensa ante la herbivoría (química frente a física). Cada año se plantaron 300 plántulas de rebollo bajo tres microhábitats: a) en zonas sin cobertura de matorral; b) bajo matorral aromático (con predominio de defensas químicas), y c) bajo matorral espinoso (con predominio de defensas físicas). Tras el verano, el 24,7% de las plántulas sobrevivieron en el año húmedo mientras que sólo 9,0% sobrevivieron en el año seco. La supervivencia fue siempre mayor bajo la cobertura de matorral tanto en años húmedos como secos. En general, el matorral redujo la mortalidad por ungulados en un 75% en un año húmedo y en un 50% en un año seco. Esta diferencia se debe, fundamentalmente, al mayor impacto de los ungulados ramoneadores (cérvidos) sobre las especies leñosas en un año seco cuando la disponibilidad de hierba verde (alimento preferido) es menor. El matorral espinoso redujo el daño provocado por los jabalíes (*Stu scrofa*) en un 35-59% en comparación con las especies arbustivas aromáticas y un 70-77% en comparación con microhábitats sin cobertura de matorral. Sin embargo, el crecimiento bajo arbustos espinosos fue similar al de los aromáticos. A diferencia de lo que ocurre en rebollares menos xerófilos (p. ej. Valsaín, Sistema Central) el crecimiento en Cabañeros fue siempre mayor bajo cobertura de matorral, probablemente como consecuencia de la reducción de la fuerte evapotranspiración en este ambiente. El matorral espinoso también redujo el daño ocasionado por los ungulados ramoneadores (cérvidos) aunque en menor medida que los arbustos aromáticos, que son fuertemente rechazados por los cérvidos. Recomendamos el uso de especies aromáticas de buen porte (p.ej. *Rosmarinus*) como plantas nodrizas (protectoras) de las plántulas de *Quercus* frente a los ungulados ramoneadores. Las diferentes actuaciones forestales en zonas con altas densidades de ungulados silvestres deben tener en cuenta el tipo de daño ocasionado por el ungulado (hozaduras frente a ramoneo) y el tipo de defensa predominante del arbusto protector (química o física) con el fin de utilizar la facilitación de arbustos de una manera más eficiente a la hora de fomentar la regeneración forestal de las especies de *Quercus*. Asimismo, se re-

1 Departamento de Sistemas y Recursos Naturales. ETSI. Montes. Universidad Politécnica de Madrid. Ciudad Universitaria s/n. 28040. Madrid. Tfno. 913 367 113.

2 Ecology and Evolution group. Department of Biology. Stanford University, 94305 California, USA. Phone number: +1(650)725-6691. Email: ramonp@stanford.edu.

\* luis.gil@upm.es.

comienda reducir las poblaciones de ciervo y jabalí con el fin de asegurar la regeneración natural de los bosques de *Quercus* y la coexistencia de las especies de matorral más apetecidas.

**Palabras clave:** *Cervus elaphus*, facilitación, herbivoría, regeneración natural, sequía, *Sus scrofa*.

## SUMMARY

We analyze the survival and growth of *rebollo* oak (*Quercus pyrenaica*) in Cabañeros National Park in two contrasting meteorological years and under a high density of wild ungulates (mainly, deer and wild boar). Additionally, we included the possible facilitative effect of shrubs on the survival and growth of oak seedlings. We used different types of shrubs according to their main defense strategy against herbivores (chemical vs. physical). Every year 300 seedlings were planted in three different microhabitats [open, under chemically-defended (aromatic) shrubs and under physically-defended (spiny) shrubs]. After summer 24.7% survived in a wet year whereas only 9.0% did in a dry summer. Seedling survival was higher under shrub cover regardless the annual weather conditions. Shrubs, on average, reduced seedling mortality by ungulates approximately 75% in a wet year and only 50% in a dry year due to the greater and earlier impact of browsers (deer) in drier years, when preferred food (green grass) is scarce. Physically-defended shrubs prevent wild boar (*Sus scrofa*) damage better than other microsites, reducing 35-59% boar damage in comparison to other types of shrubs and 70-77% in comparison to open microsites. Nevertheless, seedling growth under spiny and aromatic shrubs was very similar. In contrast to findings in less dry oak forests (e.g. Valsaín; Sistema Central) seedling growth in Cabañeros was higher under shrub cover, probably due to the strong reduction in the evapotranspiration in this harsh Mediterranean environment. Physically-defended shrubs also worked well as a defense against browsers but diminished its efficiency in comparison to chemically-defended shrubs due to the great rejection of deer for aromatic shrubs. We recommend the use of tall aromatic shrubs (e. g. *Rosmarinus*) as seedling protectors against browsers. Future forest practices under high level of ungulates should take into account the type of ungulate damage (browsing vs. rooting) and the predominant type of shrub mechanism against herbivores (chemical vs. physical) to use shrub cover more efficiently when facilitating oak regeneration. Additionally, it is desirable to reduce wild ungulate densities to ensure natural regeneration of oak forests and the coexistence of highly-preferred shrubs by ungulates.

**Key words:** *Cervus elaphus*, facilitation, herbivory, natural regeneration, drought, *Sus scrofa*.

## INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de ungulados silvestres se han visto fuertemente incrementadas como consecuencia de los cambios socioeconómicos acaecidos en las últimas décadas: intensificación del aprovechamiento cinegético, abandono de la ganadería extensiva, despoblamiento rural, etc. (GILL, 1990; KUITERS *et al.*, 1996; SAN MIGUEL *et al.*, 2010). El exceso de carga de ungulados se ha convertido, de hecho, en uno de los principales factores de amenaza de la regeneración natu-

ral de muchos sistemas forestales (GILL 1992; SAN MIGUEL *et al.*, 1999; CÔTÉ *et al.*, 2004), modificando incluso la composición florística y la estructura de la vegetación (GILL Y BEARDALL, 2001; WHITE, 2012), incluyendo los ecosistemas mediterráneos dominados por especies de *Quercus* (PEREA *et al.*, 2014a). Así, algunos estudios han demostrado que el ramoneo (consumo de tallos y hojas de especies leñosas) llevado a cabo de forma continuada por ungulados silvestres puede poner en peligro la regeneración de las especies más apetecidas (FERNÁNDEZ-OLALLA

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013*

*et al.*, 2006; PEREA *et al.*, 2014a). Estas especies más apetecidas pueden llegar, incluso, a ser remplazadas por aquellas especies poco o nada apetecidas (WHITE, 2012; PEREA *et al.*, 2014a).

Resulta bien conocido que algunas especies vegetales pueden facilitar o favorecer el desarrollo de otras especies vegetales que crecen próximas o bajo su cobertura (plantas nodrizas) como consecuencia de la protección física que éstas reciben, la disminución de la evapotranspiración, el aumento de la humedad edáfica o la mejora en la estructura del suelo, entre otros factores (CALLAWAY, 1995; CASTRO *et al.*, 2004). Este proceso conocido como facilitación podría verse modificado (favorecido o perjudicado) como consecuencia de la selección que hacen los ungulados silvestres sobre las distintas especies vegetales facilitadoras (nodrizas). Por otra parte, la cobertura de matorral puede competir fuertemente con la plántula, provocando una importante reducción en su crecimiento o incluso la muerte de la misma (SAVILL *et al.*, 1997).

Los rebollares o melojares son formaciones casi exclusivas de la Península Ibérica, dominados por un roble de carácter submediterráneo (*Quercus pyrenaica* Willd.). Su regeneración sexual se encuentra fuertemente comprometida como consecuencia de su estructura dominada por rebrotes de cepa y raíz (monte bajo), la escasa producción de bellotas y el fuerte consumo de éstas por parte de los ungulados (referencias en VALBUENA-CARABAÑA *et al.*, 2008; PEREA *et al.*, 2014b). El abandono del aprovechamiento histórico de estos rebrotes (leña, carbón, etc.) ha provocado que, actualmente, muchos rebollares se hayan convertido en ecosistemas degradados con exceso de espesura, puntisecado y estancamiento del crecimiento (SAN MIGUEL *et al.*, 2011; SALOMÓN *et al.*, 2013). De esta manera urge conocer la ecología de la regeneración de la especie y obtener posibles medidas de gestión que aseguren la regeneración sexual de los rebollares y pueda servir como marco de referencia para otras especies de *Quercus* mediterráneos sometidos a una alta presión de ungulados, especialmente cérvidos y jabalíes, que han incrementado sus poblaciones de manera continuada en las últimas décadas (GILL, 1990; SAN MIGUEL *et al.*, 2010;

MASSEI *et al.*, 2011). El objetivo de este estudio es comparar el crecimiento y la supervivencia de las plántulas de *Quercus pyrenaica* que crecen bajo diferentes especies de matorral y en zonas sin cobertura de matorral así como analizar el efecto del estrés abiótico (sequía) en el efecto facilitador de los matorrales según la especie de ungulado silvestre implicado (cérvidos o jabalí). Por último, se pretende obtener medidas de gestión que favorezcan la supervivencia de las plántulas de rebollo en zonas con elevada densidad de ungulados silvestres.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

Los experimentos se llevaron a cabo en el Parque Nacional de Cabañeros, al noroeste de la provincia de Ciudad Real. El clima es mediterráneo con una prolongada sequía estival (más de tres meses) y una pluviometría anual en torno a los 600 mm. Desde el punto de vista bioclimático pertenece al termotipo mesomediterráneo y ombrotipo subhúmedo. El relieve es de tipo apalanchense, con altitudes que varían de los 700 a los 1400 m aproximadamente. Los materiales geológicos son de naturaleza silíceo, principalmente cuarcitas y pizarras que dan lugar a suelos pobres en nutrientes, con alta pedregosidad y de carácter ácido (pH~5,4). Las laderas se encuentran cubiertas de vegetación leñosa, mientras que en las zonas llanas suelen alternar terrenos abiertos de pastizales arbolados con manchas de matorral perennifolio (PEREA y PEREA, 2008).

Los experimentos se desarrollaron, más concretamente, en el arroyo de El Brezoso (Longitud 4° 29'14", Latitud 39° 23' 47"), en un melojar de fondo de valle, dominado por el rebollo o roble melojo, acompañado de un sotobosque compuesto por especies arbustivas perennifolias (*Erica arborea*, *Erica scoparia*, *Rubus ulmifolius*, *Phillyrea angustifolia*, *Cistus ladanifer*, *Rosmarinus officinalis*, *Lavandula pedunculata*, *Thymus mastichina*). Son melojares mesomediterráneos lusotremadurenses cuya serie de vegetación correspondiente es *Arbuto unedonis-Quercus pyrenaica* S.

El principal fitófago del área de estudio es el ciervo (*Cervus elaphus* L.), con densidades medias de aproximadamente 15 individuos por km<sup>2</sup> (ind/km<sup>2</sup>) existiendo asimismo, importantes poblaciones de jabalí (*Sus scrofa* L.) y una pequeña población de corzos (*Capreolus capreolus* L.).

### Diseño experimental

En febrero de 2011 y 2012 se efectuaron dos plantaciones de 300 plántulas de *Q. pyrenaica* en 20 parcelas (15 plántulas por parcela). Las plántulas empleadas fueron de una savia y procedentes de bellotas recolectadas y sembradas en el propio Parque Nacional. Las 20 parcelas se ubicaron a lo largo del arroyo de El Brezoso. La distancia entre las parcelas fue de, aproximadamente, 75-200 m. En cada parcela se identificaron 3 microhábitats: i) zonas de claro de bosque; bajo pies de rebollo pero sin presencia de cobertura de matorral; ii) bajo cobertura de matorral perennifolio de aromáticas (*Rosmarinus officinalis*); iii) matorral perennifolio espinescente (*Rubus ulmifolius*). De esta manera, se plantaron 5 plántulas de rebollo por parcela y microhábitat, marcándolas con etiquetas identificativas. Asimismo, se tomaron las coordenadas de las plántulas y las parcelas con ayuda de un GPS. Las plántulas colocadas bajo matorral se plantaron siempre en diferentes individuos (1 individuo por plántula) y a, aproximadamente, 25 cm hacia el interior del borde del matorral con el fin de evitar posibles diferencias debido al efecto protector del arbusto. Todos los arbustos escogidos medían entre 0,70 y 1,25 m de altura.

Durante 2011, 2012 y 2013 se realizaron 4 revisiones (abril, junio, septiembre y marzo del año siguiente a la plantación) con el fin de evaluar la supervivencia de las plántulas y los motivos que causaron su muerte o degradación. Se consideró que la planta había muerto por herbivoría (ramoneo) cuando se observaron cortes (mordiscos) en tallos o ramillos y por desecación cuando la planta presentaba hojas marchitas sin daños de herbivoría. Las plantas levantadas del suelo y con presencia de hozaduras en su base fueron atribuidas al jabalí. Asimismo, se estimó la presencia de cérvidos por parcela mediante el re-

cuento de grupos de excrementos y su retirada o destrucción en primavera (mayo) y finales de verano (septiembre) en cada uno de los años de estudio. Se escogieron esos meses por presentar máxima (mayo) y mínima (septiembre) disponibilidad de hierba verde, con máxima intensidad de ramoneo en este último mes. La utilización por parte del jabalí en cada parcela se estimó mediante la medición aproximada de la superficie del suelo hozada por el animal, en m<sup>2</sup>, para estos mismos dos meses. Sólo en el año 2012 se estimó el crecimiento de las plántulas en los diferentes microhábitats. Para ello se midió en cada revisión la longitud de la metida principal (en mm) y se contabilizó el número de hojas que presentaba cada plántula. Esto se llevó a cabo solo en las plántulas no dañadas con el fin de evitar posibles sesgos debidos al daño de los herbívoros, y a finales del mes de junio cuando la plántula había completado su crecimiento anual.

### Condiciones climáticas durante el periodo de estudio

Los años 2011 y 2012 difirieron notablemente en la precipitación media anual. El año 2011 fue un 7,4% más húmedo que la media (precipitación media de 581 mm), mientras que el 2012 fue un año muy seco (30,3% más seco que la media; 377 mm). Desde que las plántulas fueron trasplantadas (febrero) hasta el verano, Cabañeros registro un 49% más de precipitación en 2011 (209 mm) que en 2012 (140 mm). El verano de 2012 fue más largo y seco (0,9 mm desde el 20 de mayo hasta el 20 de septiembre) que el verano de 2011 (13 mm desde el 8 de junio hasta el 20 de septiembre). Las temperaturas medias mensuales durante el periodo de estudio en 2011 y 2012 fueron muy similares (Media±SE = 0,6±0,8°C más frío en el 2012). Datos obtenidos del Parque Nacional de Cabañeros (Estación de Pueblonuevo del Bullaque).

### Análisis de datos

Para analizar las diferencias en la supervivencia de las plántulas según los diferentes agentes (cérvidos, jabalí, sequía) a lo largo de los 3 microhábitats y para los 2 años de estudio se llevaron a

cabo análisis de supervivencia (survival analysis: modelo paramétrico). La variable respuesta fue el tiempo (en meses) transcurrido hasta que se constató la muerte de la plántula y los efectos fijos (factores) fueron microhábitat, agente de mortalidad, año (seco vs. húmedo) y sus interacciones dobles. Ajustamos un modelo con función de riesgo proporcional, con censura y riesgo no constante (distribución Weibull). Empleamos la función «survreg», que estima modelos de regresión paramétrica con el paquete «survival» de R ([www.r-project.org](http://www.r-project.org)), versión 2.15.2. Para más detalles ver PEREA y GIL (2014a).

Para analizar la variación espacio-temporal en la mortalidad acumulada de las plántulas según los diferentes agentes, llevamos a cabo el ajuste de un modelo generalizado multinomial con efectos aleatorios mediante la función «multinom» del paquete «nnet» de R. La variable respuesta fue el agente de mortalidad (variable multinomial) y los efectos fijos fueron: tiempo (en meses) transcurrido hasta que se constató la muerte de la planta, el microhábitat de plantación, el año y la interacción entre ellos. Se consideró la parcela como efecto aleatorio. En la inferencia de ambos modelos (supervivencia y multinomial) se emplearon tests de razón de verosimilitud (likelihood-ratio tests; L-R  $\chi^2$ ).

Para analizar el crecimiento de las plántulas se construyeron modelos mixtos. En primer lugar ajustamos un modelo mixto lineal cuya variable respuesta fue la longitud anual de la metida (crecimiento del tallo principal), en mm. Microhábitat fue el factor fijo y parcela el factor aleatorio. Se utilizó la función «lme» del paquete «nlme» de R. En segundo lugar se ajustó un modelo mixto generalizado (GLMM) con la variable número de hojas como variable respuesta (count data: distribución Poisson) mediante aproximación de Laplace, utilizando la función «lmer» del paquete «lme4» de R. Se empleó la misma estructura de factores fijos y aleatorios. Para analizar las diferencias intra e inter-anales del uso relativo del ciervo (excrementos) y de la actividad del jabalí (hozaduras) se llevaron a cabo T-tests pareados. Para el ciervo se comparó el número de grupos de excrementos en las 20 parcelas en primavera y verano de cada año (intra-anual) y entre la pri-

mavera de 2011 y 2012 y el verano de 2011 y 2012 (inter-anual). Se empleó el mismo procedimiento para explorar el uso del jabalí (m<sup>2</sup> de hozaduras en suelo) en cada parcela.

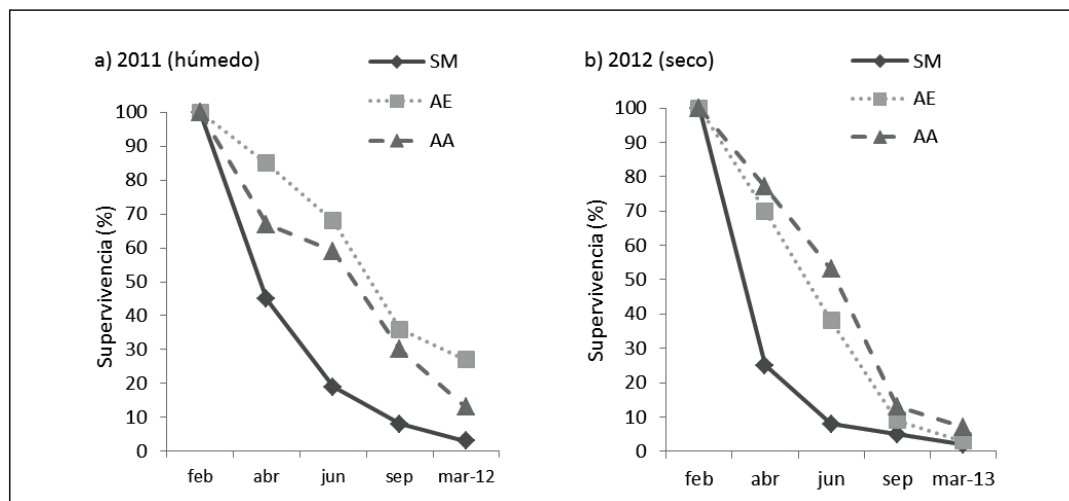
## RESULTADOS

Tras el verano (septiembre) un total de 74 plántulas (24,7%) sobrevivieron en el año húmedo mientras que solo 27 plántulas (9,0%) sobrevivieron en el año seco (Fig. 1). Estos valores decrecieron durante la revisión de marzo del año siguiente con un total de 43 plántulas vivas (14,3%) para el año húmedo y 12 (4,0%) para el año seco (Fig. 1). De esta manera se obtuvieron diferencias significativas en la supervivencia (Tabla 1). Para ambos años y durante todas las visitas se encontraron más plántulas vivas bajo la cobertura de matorral, independientemente del tipo de matorral (Fig. 1), obteniéndose diferencias significativas entre los microhábitats (Tabla 1). Sólo 5 plántulas sobrevivieron en los microhábitat sin cobertura de matorral al final de los experimentos, lo que representa un 2,5% de las plántulas. Sin embargo, 30 plántulas sobrevivieron bajo matorral espinoso (15%) y 20 bajo matorral aromático (10%). También se encontraron diferencias entre el porcentaje de plántulas afectadas por los

Factores	g.l.	L-R $\chi^2$	P-valor
<b>Microhábitat (M)</b>	2	174,45	<b>&lt;2,20×10<sup>-16</sup></b>
<b>Tipo de daño (TD)</b>	3	208,73	<b>&lt;2,20×10<sup>-16</sup></b>
<b>Año (A)</b>	1	14,15	<b>1,68×10<sup>-4</sup></b>
<b>M × TD</b>	6	30,07	<b>3,81×10<sup>-5</sup></b>
<b>M × A</b>	2	9,44	<b>0,009</b>
TD × A	1	0,46	0,498

**Tabla 1.** Resumen del modelo de regresión paramétrico donde se analizan los efectos del microhábitat (abierto, bajo matorral aromático y bajo matorral espinoso), el tipo de daño (jabalí, cérvido, abiótico o nulo), el año meteorológico (húmedo vs. seco) y sus posibles interacciones en la supervivencia de las plántulas de rebollo. Valores resaltados en negrita indican significancia estadística ( $P < 0,05$ ).

**Table 1.** Summary of the parametric regression model to analyze the main effects of microhabitat, type of damage (wild boar, deer, abiotic or null), year (wet vs. dry) and their possible interactions on the survival of oak seedlings. Bold type indicates statistical significance ( $P < 0.05$ ).



**Figura 1.** Curvas de supervivencia de plántulas para cada uno de los microhábitats estudiados y para los dos años meteorológicos (seco vs. húmedo). SM = microhábitat sin matorral; AE = bajo arbustos espinosos; AA = bajo arbustos aromáticos.

**Figure 1.** Survival curves for seedlings planted under the three studied microsites and for two meteorological contrasting years. SM = Microhabitat without shrub cover; AE = under spiny shrubs; AA = under aromatic shrubs.

diferentes agentes de mortalidad (Tabla 1), siendo los agentes bióticos (cérvidos y jabalí) la principal causa de mortalidad de las plántulas. La mortalidad de plántulas debida a ungulados silvestres fue del 85,7% y 80,3% para los años húmedo y seco, respectivamente, mientras que solo 14,3% (húmedo) y 19,7% (seco) murieron por agentes abióticos, fundamentalmente por estrés hídrico (sequía).

Asimismo, se obtuvo un efecto significativo en la interacción entre microhábitat y año con respecto a la supervivencia de las plántulas (Tabla 1). Sobrevivieron proporcionalmente más plántulas bajo matorral espinoso en 2011 mientras que en 2012 sobrevivieron más bajo matorral aromático (Fig. 1). Por último, se obtuvo un efecto significativo en la interacción entre microhábitat y el agente de mortalidad (Tabla 1), lo que sugiere un efecto diferente del microhábitat según el agente de mortalidad implicado.

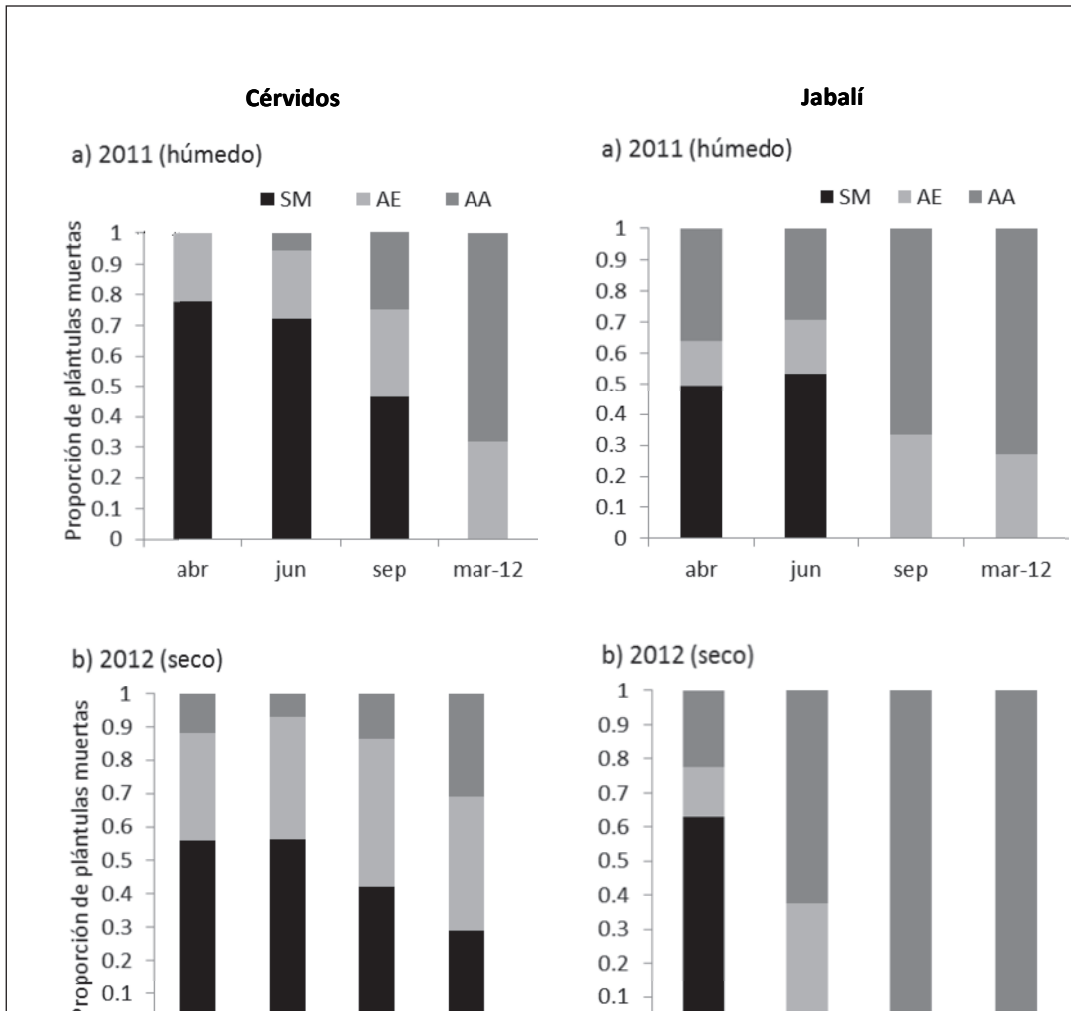
#### Importancia de cada agente de mortalidad a lo largo del tiempo

El análisis multinomial reflejó una importante variabilidad temporal en el efecto de cada agente

de mortalidad ( $\chi^2=99,40$ ;  $P<0,001$ ). El jabalí fue el principal causante de la mortalidad en las plántulas a principios de primavera para ambos años meteorológicos, con una contribución del 77,0% de las muertes en ese periodo, afectando a un 29,6% del total de plántulas. El ramoneo por cérvidos fue el principal agente de mortalidad desde finales de primavera hasta el final del verano (junio-septiembre) con una contribución media a la mortalidad del 58,5% durante ese periodo mientras que la sequía afectó fundamentalmente en septiembre (mortalidad media del 34,9%). El efecto de cada agente también varió entre años ( $\chi^2=21,39$ ;  $P<0,001$ ) con un mayor daño por cérvidos (incremento del 40,6%) y de la sequía (incremento del 38,6%) en el año más seco.

#### Diferente efecto para cada tipo de matorral

Se obtuvo un efecto diferente para cada agente de mortalidad según el microhábitat implicado ( $\chi^2=60,28$ ;  $P<0,001$ ). Así, los cérvidos causaron una menor mortalidad bajo los arbustos aromáticos (Fig. 2) mientras que la mortalidad debida al jabalí fue menor en los arbustos espinosos durante todo el experimento (Fig. 2). Por último, la mortalidad por sequía fue proporcionalmente



**Figura 2.** Proporción de plántulas muertas a causa del ramoneo por cérvidos (izquierda) y hozaduras de jabalí (derecha) para los diferentes microhábitats y los dos años de meteorología contrastada (seco vs. húmedo). SM = microhábitat sin matorral; AE = bajo arbustos espinosos; AA = bajo arbustos aromáticos.

**Figure 2.** Proportion of seedling mortality caused by deer browsing (left) and wild boar rooting (right) across the different microhabitats and for two meteorological contrasting years. SM = microhabitat without shrub cover; AE = under spiny shrubs; AA = under aromatic shrubs.

mayor bajo arbustos aromáticos. Los arbustos espinosos redujeron un 59% la mortalidad por jabalí en el 2011 y un 35% en el 2012 en comparación con los arbustos aromáticos, y un 70% (2011) y 77% (2012) en comparación con microhábitats sin cobertura de matorral (Fig. 2). Desde mayo a septiembre (máximo daño por ramoneo), los arbustos aromáticos redujeron un 28% (2011) y un

69% (2012) el daño por ramoneo en comparación con los arbustos espinosos, y un 56% (2011) y un 69% (2012) en comparación con microhábitats sin cobertura de matorral (Fig. 2).

Cabe destacar la interacción entre microhábitat y momento (mes) de mortalidad (variación espacio-temporal) en el efecto de cada agente de mor-

talidad ( $\chi^2=43,47$ ;  $P<0,001$ ; análisis multinomial). Por ejemplo, la mortalidad debido a los cérvidos (ramoneo) fue proporcionalmente mayor en microhábitats sin cobertura de matorral durante la primavera (abril-junio), desplazándose hacia matorrales espinosos en verano y, finalmente, afectando proporcionalmente a más plántulas bajo matorral aromático a finales de verano (Fig. 2). Sin embargo, en el año más seco, los cérvidos adelantaron la época de mayor ramoneo, provocando una mortalidad más temprana de las plántulas que se encontraban bajo ambos tipos de arbustos. Así se obtuvo una triple interacción (microhábitat  $\times$  momento de muerte  $\times$  año;  $\chi^2=17,44$ ;  $P=0,002$ ).

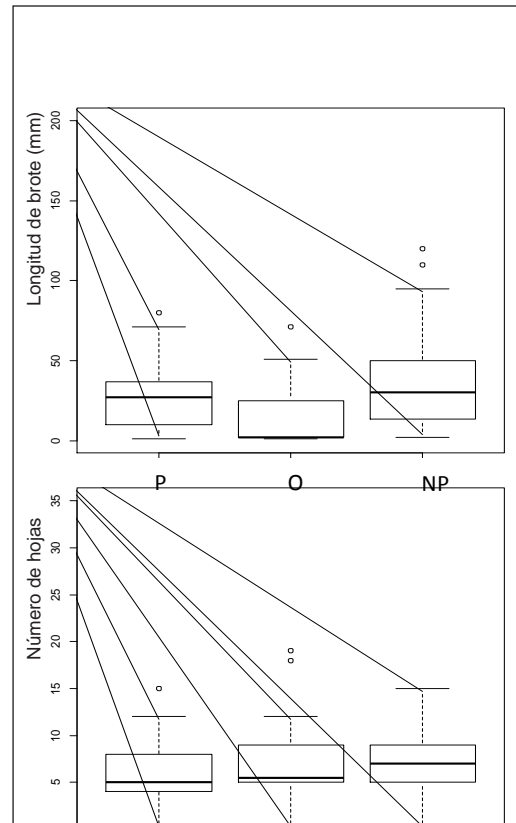
### Crecimiento de las plántulas

Las plántulas intactas que crecieron en zonas sin cobertura de matorral mostraron un menor desarrollo en la medida del año (menor crecimiento del tallo principal; Fig. 3). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en el crecimiento longitudinal entre ambos tipos de matorral. El número de hojas por plántula no depará diferencias significativas entre los tres microhábitats estudiados (Fig. 3).

### Actividad relativa de los diferentes ungulados

Sólo en el año 2011 (húmedo) encontramos diferencias intra-anales en el número de grupos de excrementos de cérvidos ( $t=-4,17$ ; d.f.=19;  $P<0,001$ ), con mayor presencia de ciervo en el verano de 2011 que en la primavera de 2011. Además, hubo diferencias significativas entre la primavera de 2011 y la primavera de 2012 ( $t=-4,41$ ; d.f.=19;  $P<0,001$ ), con un mayor número de excrementos en primavera de 2012 (año seco). Sin embargo no hubo diferencias entre el verano de 2011 y el verano de 2012 ( $t=-0,38$ ; d.f.=19;  $P=0,703$ ).

En cuanto al jabalí, se observó una mayor actividad en primavera que en verano (mayor superficie de hozaduras), tanto para el año 2011 ( $t=3,41$ ; d.f.=19;  $P=0,003$ ) como para el 2012 ( $t=4,61$ ; d.f.=19;  $P<0,001$ ). Sin embargo, sólo en verano se



**Figura 3.** Diagrama de cajas y bigotes representando el crecimiento de las plántulas según los tres microhábitats de estudio: SM = microhábitat sin matorral; AE = bajo arbustos espinosos; AA = bajo arbustos aromáticos. Arriba se indica la longitud del brote del año y abajo el número de hojas por plántula. Datos para el año seco (2011). Cada caja muestra la mediana (banda en el medio de la caja) y el primer y tercer cuartil (extremos de la caja). Los bigotes representan el valor más bajo y más alto dentro del 1,5 rango intercuartílico del cuartil más bajo y más alto, respectivamente.

**Figure 3.** Boxplot representing the shoot length (top) and leaf number (bottom) produced by undamaged seedlings across the three microsites: SM = Microhabitat without shrub cover; AE = under spiny shrubs; AA = under aromatic shrubs. Data for the dry year 2011. Each box shows the median (band in the middle of the box) and the first and third quartiles (edges). Whiskers represent the lowest and highest datum within the 1.5 interquartile range of the lower and upper quartile.

encontraron diferencias entre años ( $t=2,27$ ; d.f.=19;  $P=0,035$ ) con una mayor actividad en 2011 que en 2012.



## DISCUSIÓN

Estos resultados muestran que la meteorología del año influye claramente en la supervivencia de las plántulas. Encontramos tasas de supervivencia menores en el año más seco, lo que sugiere que el estrés hídrico puede ser crítico en las primeras etapas de desarrollo de la plántula, coincidiendo con otros estudios previos (REY-BENAYAS, 1998; FUCHS *et al.*, 2000; SMIT *et al.*, 2008). Sin embargo, la supervivencia de las plántulas fue mayor bajo la cobertura de matorral, independientemente del año meteorológico lo que pone de manifiesto qué efecto facilitador de los arbustos en este ambiente mediterráneo se mantiene tanto en años secos como en húmedos. Esta idea contrasta con otros trabajos que sugieren que ante niveles bajos de estrés abiótico (años húmedos, p. ej.) debería existir un menor efecto facilitador de los arbustos en la supervivencia de plántulas (GÓMEZ-APARICIO *et al.*, 2004; MAESTRE *et al.*, 2009). Esta diferencia de resultados probablemente se deba a la poca o nula importancia que se le ha dado al estrés biótico (p. ej. herbivoría) en las relaciones de facilitación. De hecho, encontramos un efecto positivo de los arbustos en la supervivencia de las plántulas, especialmente de abril a junio, cuando no existe apenas déficit hídrico. Las curvas de supervivencia descendieron fuertemente en primavera (Fig. 1) como resultado del fuerte daño biótico (presión de ungulados) y no por el efecto de un estrés abiótico (Fig. 2). Los arbustos, por tanto, desempeñan un papel fundamental en la protección de las plántulas contra agentes bióticos (ungulados silvestres) y ésta es la principal explicación del efecto protector de los arbustos bajo condiciones de escaso o nulo estrés hídrico. Sin embargo, a lo largo del periodo vegetativo encontramos que el efecto protector del matorral frente a la herbivoría se ve afectado por el nivel de estrés abiótico (sequía) ya que en años más secos (2012) se reduce la producción de hierba verde, lo que provoca que los ungulados ramoneadores consuman mayores cantidades de materia vegetal leñosa (SAN MIGUEL *et al.*, 1999). Además, el daño provocado por los ungulados sobre ramillos y hojas incrementa la tasa de desecación de la planta (WELKER y MENKE, 1990),

provocando mayor estrés abiótico. Esto pone de manifiesto que ambos tipos de estrés (biótico y abiótico) están fuertemente relacionados y deben integrarse para un mejor entendimiento de las relaciones planta-planta a lo largo de gradientes ambientales.

Los arbustos aromáticos, con predominio de defensas químicas tales como el romero (*Rosmarinus officinalis*) mostraron tener un gran efecto protector (facilitador) en las plántulas, incluso ante niveles elevados de estrés biótico y abiótico. Así, estos arbustos aromáticos resultaron buenos protectores frente al daño por los herbívoros mientras que los arbustos espinosos demostraron ser menos eficientes frente al daño por ramoneo. Esta diferencia entre ambos se acentuó en los años más secos. De esta manera, las zarzamoras (*Rubus ulmifolius*) resultaron efectivas frente al ramoneo en los años más húmedos pero disminuyeron su eficacia en comparación con el romero en los años más secos debido al incremento en la presión herbívora sobre especies leñosas, especialmente las más apetecidas, en los años más secos. Por consiguiente, arbustos espinosos apetecidos, como las zarzamoras, son más vulnerables a valores crecientes de presión herbívora en su eficacia como protectores de plántulas mientras que arbustos aromáticos muy rechazados, como el romero, mantienen una eficacia constante ante diferentes niveles de estrés. A pesar de ello, es interesante destacar que algunas especies de matorral protegen mejor las plántulas ante un tipo de daño concreto (p.ej., ramoneo frente a hozaduras). Así, plantas aromáticas y espinosas no protegieron por igual frente al daño ocasionado por el jabalí. Los arbustos espinosos fueron dañados en mayor proporción por ungulados ramoneadores (cérvidos) y, sin embargo, protegieron mejor frente a las hozaduras del jabalí. En definitiva, los arbustos protectores o plantas nodrizas pueden mostrar una gran variación en su potencialidad como agentes facilitadores dependiendo del tipo de daño que provoque el ungulado (herbivoría frente a hozaduras).

Llama la atención que la forma que dibujan las curvas de supervivencia difiera tan notablemente entre los dos años de estudio (Fig. 1), con mayores niveles de facilitación en el año más húmedo.

Sugerimos que esto es debido a la mayor influencia que ejerce el estrés biótico sobre el estrés abiótico en este ambiente (Cabañeros) donde las poblaciones de ungulados son elevadas. En un año húmedo la producción de hierba verde es mayor y se mantiene durante más tiempo (desde marzo hasta bien entrado junio), lo que reduce la necesidad de consumir materia vegetal leñosa por parte de los ungulados, ya que es menos nutritiva y preferida que la hierba verde (SAN MIGUEL *et al.*, 1999). En definitiva, este estudio demuestra el mayor efecto facilitador de los arbustos (alimento no preferido) cuando existe una mayor disponibilidad de hierba verde. Además, en años húmedos, más plántulas sobrevivieron bajo las zarzamoras a pesar de que este arbusto es mucho más apetecido que el romero por los cérvidos. Esto se explica por el menor daño de los herbívoros en los arbustos en años húmedos en comparación con el daño producido por los jabalíes, que no sufren grandes variaciones debidas al clima pues las bellotas adheridas a las plántulas son un recurso muy apetecido por estos animales y son, por tanto, ávidamente consumidos todos los años. Además, la época de mayor daño por jabalí suele coincidir con una abundante humedad en el suelo que facilita la excavación por estos animales.

### Crecimiento de las plántulas

Las plántulas de rebollo mostraron un crecimiento mayor en longitud (medida del año) bajo la cobertura de matorral, tanto aromático como espinoso. Esto contrasta con lo que ocurre en otros rebollares menos xerófilos como los de la vertiente Norte del Sistema Central, en ambientes más húmedos y con una fenología más tardía (PEREA y GIL, 2014b). En Cabañeros, la sequía parece ser el factor limitante para el crecimiento de las plántulas tal y como ocurre en otros ambientes secos mediterráneos (REY-BENAYAS, 1998; SMIT *et al.*, 2008) mientras que en el Sistema Central (Valsaín), con un clima más húmedo y frío y un periodo vegetativo notablemente más corto, la competencia por la luz parece ser el principal factor limitante y, de esta manera, las plántulas que crecen sin cobertura de matorral se beneficiarían de una mayor dis-

ponibilidad de luz, al menos en términos de crecimiento de la plántula. Esto coincide con otros estudios que sugieren la existencia de grandes diferencias en el factor limitante para el crecimiento de las plántulas a gran escala (BERKOWITZ *et al.*, 1995; TEWKSBURY y LLOYD, 2001). Estos resultados confirman que la facilitación por arbustos en el crecimiento de las plántulas puede variar dependiendo de la calidad de estación (p. ej. carácter mésico frente a seco; BERKOWITZ *et al.*, 1995). En Cabañeros no se obtuvieron diferencias en el crecimiento de las plántulas bajo ambos tipos de arbusto, tanto en número de hojas como en crecimiento longitudinal. Sería interesante analizar si estos crecimientos para plantas intactas se mantienen parecidos cuando la planta está sometida a diferentes grados de ramoneo.

### Actividad relativa de los diferentes ungulados

En general, encontramos una mayor presencia de cérvidos (mayor número de grupos de excrementos) en periodos de mayor estrés abiótico (p. ej., primavera seca o verano), probablemente como consecuencia de la escasez de hierba verde en la parte adhesionada (raña) y otras zonas de pastos herbáceos. Esto coincide con la diferente intensidad de ramoneo encontrada entre años, que muestra como el estrés abiótico (sequía) afecta la presión herbívora (ramoneo) sobre las plántulas. Sin embargo, la actividad del jabalí (hozaduras) fue similar para ambas primaveras y menor en verano, coincidiendo con los daños apreciados durante las revisiones de las plántulas. En ambientes mediterráneos los suelos presentan un mayor contenido de humedad a finales de invierno y principios de primavera que en verano y, por tanto, el suelo es más fácil de excavar durante estos periodos de mayor humedad edáfica (febrero-abril).

### Aplicación de los resultados a la gestión de los bosques mediterráneos de *Quercus*

Los resultados obtenidos son de una indudable aplicación para la gestión y conservación de los rebollares y otras formaciones de *Quercus* so-

medidas a sobrepastoreo por ungulados. El exceso de carga de ungulados se ha convertido, de hecho, en uno de los principales factores de amenaza en los ecosistemas del Parque Nacional y en general en muchos ecosistemas mediterráneos. Conocer bajo qué ambientes las plántulas son capaces de sobrevivir en una mayor proporción como consecuencia de la preferencia de los ungulados por ciertas especies arbustivas puede repercutir, por ejemplo, en la plantación/siembra bajo determinados microhábitats más favorables para la supervivencia. Así, en zonas donde abunde el jabalí y escaseen los ramoneadores sería recomendable situar las plántulas bajo matorrales espinosos que ofrezcan protección física a la plántula, independientemente de la palatabilidad del arbusto protector, lo que ha permitido reducir un 35-59% la mortalidad por ataque de jabalíes con respecto al matorral no espinoso y un 70-77% respecto a las plántulas situadas en ausencia de matorral. La protección frente a jabalíes es particularmente necesaria tras la plantación de las plántulas de *Quercus* (especialmente durante el primer año) cuando las bellotas adheridas a las plántulas no están totalmente podridas y son aún consumibles. De manera alternativa, las bellotas podrían escindirarse del sistema radical justo antes de su trasplante para reducir la posible atracción de jabalíes. El uso de plántulas de dos años podría ser también una buena alternativa para evitar la atracción por estos animales.

En zonas donde abunden los ungulados ramoneadores y escasee el jabalí es recomendable hacer las plantaciones o siembras bajo especies arbustivas poco o nada apetecidas (p.ej., *Rosmarinus officinalis* y otras labiadas, PEREA *et al.*, 2014a), lo cual ha permitido disminuir considerablemente la muerte por ramoneo en comparación con el matorral espinoso y especialmente con las plántulas ubicadas en ausencia de matorral. Por último, este trabajo muestra que el efecto sinérgico de los ungulados ramoneadores y los levantadores de plántula (jabalí) resulta fatídico para la supervivencia de las plántulas de roble, especialmente si la plantación se realiza en zonas de claro, donde la supervivencia se reduce de un 14,2% bajo cobertura de matorral (apetecido o no) a un 4% en ausencia del mismo.

Esto unido a la fuerte predación de bellotas por ambos grupos de ungulados (PULIDO y DÍAZ, 2005) pone en grave riesgo la regeneración sexual de aquellas masas de roble con superpoblación de ungulados silvestres. Las elevadas densidades de ungulados silvestres son una fuente de degradación de las formaciones de *Quercus* del Parque, que cubren actualmente la inmensa mayoría de su superficie, no sólo por la reducción en la supervivencia y crecimiento de las plántulas sino también por el cambio en la composición de especies leñosas que los ungulados ramoneadores están provocando, reemplazando las especies más apetecidas (*Phillyrea*, *Arbutus*, *Myrtus*) por aquellas menos apetecidas (*Thymus*, *Lavandula*, *Rosmarinus*), generando un retorno a etapas de sustitución menos evolucionadas (primo-colonizadoras) y rompiendo, por tanto, la dinámica evolutiva hacia formaciones boscosas (PEREA *et al.*, 2014a). Definir la capacidad de carga de una zona (densidad de ungulados) resulta extremadamente difícil pues los cérvidos juegan también un importante papel en la dispersión de semillas y en la conservación de comunidades herbáceas de alto valor ecológico, protegidas por la Directiva Hábitats. FERNÁNDEZ-ORTIZ (2007) estimó densidades óptimas de cérvidos, basadas en la conservación de las comunidades leñosas, de 5-10 ind/km<sup>2</sup> (dependiendo de la estructura y composición de la vegetación), valores que están muy por debajo de las actuales densidades del Parque y su entorno (> 15 ind/km<sup>2</sup>).

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración de todo el personal del Parque Nacional de Cabañeros, en especial a Ángel Gómez Manzaneque y Juan Antonio Fernández por su implicación en el proyecto y provisión de plántulas autóctonas. A Jesús Alonso, Guillermo González y Ricardo González por su indispensable ayuda en la plantación de campo. Este trabajo ha contado con la financiación del Organismo Autónomo Parques Nacionales, dependiente del Ministerio de Agricultura y Medio Ambiente (proyecto 047/2010).

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERKOWITZ, A.R., CANHAM, C.D. & KELLY, V.R. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156-1168.
- CALLAWAY, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review* 61: 306-349.
- CASTRO, J., ZAMORA, R., HÓDAR, J.A., GÓMEZ, J.M. & GÓMEZ-APARICIO, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* 12: 352-358.
- CÔTÉ, S.D., ROONEY, T.P., TREMBLAY, J.P., DUSSAULT, C. & WALLER, D. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35: 113-147.
- FERNÁNDEZ-OLALLA, M., MUÑOZ IGUALADA, J., MARTÍNEZ-JAUREGUI, M., RODRÍGUEZ-VIGAL, C. & SAN MIGUEL-AYANZ, A. 2006. Selección de especies y efecto del ciervo (*Cervus elaphus* L.) sobre arbustados y matorrales de los Montes de Toledo, España central. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 15: 329-338.
- FERNÁNDEZ-ORTIZ, J.J. 2007. Propuesta de plan de gestión de los mamíferos fitófagos en el Parque Nacional de Cabañeros. Proyecto Fin de Carrera. ETS. Ingenieros de Montes. Universidad Politécnica de Madrid, 268 pp.
- FUCHS, M.A., KRANNITZ, P.G. & HARESTAD, A.S. 2000. Factors affecting emergence and first-year survival of seedlings of Garry Oaks (*Quercus garryana*) in British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 137: 209-219.
- GILL, R.M.A. 1990. Monitoring the status of European and North American Cervids. GEMS Information Series 8, UNEP, Nairobi, 277 pp.
- GILL, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. *Forestry* 65: 45-169.
- GILL, R.M.A. & BEARDALL, V. 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74: 209-218.
- GÓMEZ-APARICIO, L., ZAMORA, R., GÓMEZ, J.M., HÓDAR, J.A., CASTRO, J. & BARAZA, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14: 1128-1138.
- KUITERS, A.T., MOHREN, G.M.J. & VAN WIEREN, S.E. 1996. Ungulates in temperate forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 88: 1-5.
- MAESTRE, F.T., CALLAWAY, R.M., VALLADARES, F. & LORTIE, C.J. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- MASSEI, G., ROY, S. & BUNTING, R. 2011. Too many hogs? A review of methods to mitigate impact by wild boar and feral hogs. *Human-Wildlife Interactions* 5: 79-99.
- PEREA, D.F. & PEREA, R. 2008. *Vegetación y Flora de los Montes de Toledo*. Ediciones Covarrubias, Toledo, 298 pp.
- PEREA, R. & GIL, L. 2014a. Tree regeneration under high levels of wild ungulates: The use of chemically vs. physically-defended shrubs. *Forest Ecology and Management* 312: 47-54.
- PEREA, R. & GIL, L. 2014b. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: Biotic vs. abiotic mechanisms of plant facilitation. *European Journal of Forest Research* 133: 525-534.
- PEREA, R., GIRARDELLO, M. & SAN MIGUEL, A. 2014a. Big game or big loss? High deer populations are threatening woody plant diversity and vegetation dynamics. *Biodiversity and Conservation* 23: 1303-1318.
- PEREA, R., SAN MIGUEL, A. & GIL, L. 2014b. Interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*: ecología y gestión. *Ecosistemas* 23: 18-26.

*Proyectos de investigación en parques nacionales: 2010-2013*

- PULIDO, F.J. & DÍAZ, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *Ecoscience* 12: 92-102.
- REY-BENAYAS, J.M. 1998. Growth and mortality in *Quercus ilex* L. seedlings after irrigation and artificial shading in Mediterranean set-aside agricultural lands. *Annales des Sciences Forestières* 55: 801-807.
- ROUSSET, O. & LEPART, J. 1999. Shrub facilitation of *Quercus humilis* regeneration in succession on calcareous grasslands. *Journal of Vegetation Science* 10: 493-502.
- SALOMÓN, R., VALBUENA-CARABAÑA, M., GIL, L. & GONZÁLEZ-DONCEL, I. 2013. Clonal structure influences stem growth in *Quercus pyrenaica* coppices: bigger is less vigorous. *Forest Ecology and Management* 296: 108-118.
- SAN MIGUEL, A., PÉREZ-CARRAL, C. & ROIG, S. 1999. Deer and traditional agrosilvopastoral systems of Mediterranean Spain. A new problem of sustainability for a new concept of land use. *Options Méditerranéennes* 39: 261-264.
- SAN MIGUEL, A., PEREA, R. & FERNÁNDEZ-OLALLA, M. 2010. Wild ungulates vs. extensive livestock. Looking back to face the future. *Options Méditerranéennes* 92: 27-34.
- SAN MIGUEL, A., PEREA, R., ROIG, S. & FERNÁNDEZ-OLALLA, M. 2011. Capítulo 6. Bosque y matorral mediterráneo continental. En: Montes, C.; Santos, F.; Benayas, J. (Coord.). *La Evaluación de los Ecosistemas del Milenio de España. Síntesis de resultados*. pp. 236-239. Fundación Biodiversidad. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino.
- SAVILL, P., EVANS, J., AUCLAIR, D. & FALCK, J. 1997. *Plantation silviculture in Europe*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, 297 pp.
- 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.
- TEWKSBUURY, J.J. & LLOYD, J.D. 2001. Positive interactions under nurse plants: spatial scale, stress gradients and benefactor size. *Oecologia* 127: 425-434.
- VALBUENA-CARABAÑA, M., GONZÁLEZ-MARTÍNEZ, S.C. & GIL, L. 2008. Coppice forests and genetic diversity: A case study in *Quercus pyrenaica* Willd. from Central Spain. *Forest Ecology and Management* 254: 225-232.
- WELKER, J.M. & MENKE, J.W. 1990. The influence of simulated browsing on tissue water relations, growth and survival of *Quercus douglasii* (Hook and Arn.) seedlings under slow and rapid rates of soil drought. *Functional Ecology* 4: 807-817.
- WHITE, M.A. 2012. Long-term effects of deer browsing: Composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *Forest Ecology and Management* 269: 222-228.

