



**2025** | **16-20**  
GIJÓN | JUNIO

**9º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL**

**9CFE-1816**

Actas del Noveno Congreso Forestal Español  
Edita: **Sociedad Española de Ciencias Forestales. 2025.**  
ISBN: **978-84-941695-7-1**

Organiza





## La microtopografía y los arbustos del sotobosque determinan la regeneración de plantas leñosas tardías de la sucesión en un pinar de repoblación de *Pinus pinaster*

GARCÍA PÉREZ, J. L. (1,3), VILLAR SALVADOR, P. (2), OLIET PALÁ, J. A. (3) VALENZUELA CELIS, P. A. (3) ROIG GOMEZ, S. (3)

(1) Campo Experimental La Campana. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), 32912, Aldama, Chihuahua, México.

(2) Universidad de Alcalá, Forest Ecology and Restoration Group (FORECO), Departamento de Ciencias de la Vida, 28805, Alcalá de Henares, Madrid, España

(3) Departamento de Sistemas y Recursos Naturales. Escuela Técnica Superior de Ingeniería de Montes Forestal y del Medio Natural. Universidad Politécnica De Madrid, 28040, Madrid, España.

### Resumen

En ambientes mediterráneos el reclutamiento de árboles depende de múltiples factores ambientales, cuyo papel en la colonización de los sotobosques es poco conocido, especialmente bajo el dosel de pinares de repoblación. En este trabajo, analizamos a escala microsítio si 1) la microtopografía legada de la preparación del suelo mediante acaballonado con desfonde y 2) el tipo de arbusto del sotobosque son determinantes en la abundancia del regenerado de especies tardías de la sucesión. La densidad de reclutados fue mayor debajo de los arbustos que en los claros del sotobosque. *Juniperus oxycedrus* y, en menor medida *Cistus ladanifer*, nuclearon la regeneración de las quercíneas (*Quercus ilex* y *Q. faginea*). Las zonas inalteradas por la preparación del suelo mostraron mayor reclutamiento que los caballones y surcos. A pesar de la aparente homogeneidad ambiental de los pinares de repoblación, la microtopografía y los arbustos vertebran la estructura espacial de la regeneración de algunas especies leñosas intermedias-tardías de la sucesión en el sotobosque. Este conocimiento puede ayudar a dirigir la diversificación de las repoblaciones mediante prácticas de conservación de arbustos pioneros facilitadores, así como la selección de microsítios idóneos para el establecimiento natural o artificial de especies tardías de la sucesión.

### Palabras clave

Diversificación, gestión selvícola, silvicultura, reclutamiento.

### 1. Introducción

Amplias zonas degradadas y tierras de cultivo abandonadas en la Cuenca mediterránea han sido reforestadas durante el siglo XX con plantaciones monoespecíficas de pinos mediterráneos (VADELL et al., 2016). El objetivo de muchas de estas plantaciones era frenar la erosión y, con el tiempo, facilitar el establecimiento de árboles de etapas tardías de la sucesión (BARBÉRO et al.; 1998; GARCÍA-VIÑAS et al.; 2017). De hecho, si no existen limitaciones de propágulos en el paisaje, las plantaciones de pinos mediterráneos con densidades moderadas generan condiciones ambientales en el sotobosque que favorecen el



establecimiento de especies intermedias y tardías de la sucesión como las quercíneas (GÓMEZ-APARICIO et al., 2009; BORDERIEUX et al., 2021). Esta capacidad de facilitación, en cambio, se reduce en las plantaciones de pino muy densas y relativamente jóvenes, en condiciones de exclusión, en las que el arbolado genera unas condiciones de estrés muy elevadas, lo que produce masas con muy baja diversidad (HOBBS et al. 2006; GÓMEZ-APARICIO et al., 2009).

Los sotobosques pueden presentar mosaicos de microsítios definidos por variaciones en los recursos y condiciones y las interacciones entre organismos a escalas espaciales pequeñas, que pueden afectar la abundancia, crecimiento y supervivencia de las plantas (PETERSON & PICKETT, 1990). La distribución de la luz en el sotobosque es un factor clave, ampliamente estudiado, de la estructura espacial y dinámica de las poblaciones de plantas de los bosques (LIEFFERS et al.; 1999). Los árboles se distribuyen habitualmente de una manera regular en muchas repoblaciones, lo que hace que la luz se distribuya de un modo más homogéneo en el sotobosque que en bosques con estructuras irregulares (LIEFFERS et al., 1999; SHARMA et al., 2019). En este contexto, es posible que otros factores ambientales que pueden mostrar una elevada heterogeneidad espacial, como las propiedades del suelo o las interacciones bióticas, tengan un papel importante en la distribución espacial y dinámica de las plantas en los sotobosques de plantaciones regulares (KREMER & BAUHUS, 2020).

La microtopografía y las características del suelo afectan el reclutamiento de las especies forestales (CHRISTIE & ARMESTO, 2003). Las repoblaciones conllevan a menudo variaciones en la microtopografía resultado del legado dejado por la preparación del suelo. Por ejemplo, las terrazas o los caballones y surcos resultantes del acaballonado con desfonde (SUTTON, 1993; LÖF et al., 2012) alteran la microtopografía y, por tanto, la distribución de recursos y las propiedades físicas del suelo. Estos efectos suelen perdurar muchos años y potencialmente pueden afectar la ocurrencia y abundancia de las especies de plantas leñosas (HOUGH-SNEE et al., 2011), especialmente en sus fases juveniles. Sin embargo, el efecto de la modificación del microtopografía debido a la preparación del suelo en la regeneración de plantas del sotobosque ha sido poco estudiado (HARTLEY, 2002).

Los arbustos del sotobosque y los árboles adultos también pueden condicionar el establecimiento y distribución de otras plantas. En zonas abiertas sin bosque los arbustos pueden propiciar que los juveniles de plantas de etapas tardías de la sucesión forestal tolerantes a la sombra colonicen facilitando su establecimiento debajo de su copa (GÓMEZ-APARICIO et al., 2005; ANDIVIA et al., 2017). Este efecto facilitador es contexto dependiente, siendo más intenso bajo condiciones de moderado a elevado estrés abiótico y presión herbívora y se reduce o se torna en competencia bajo condiciones ambientales benignas (HE et al., 2013). Los arbustos facilitan a otras plantas porque mitigan las condiciones de estrés abiótico que existen en espacios abiertos e incrementan la disponibilidad de recursos edáficos (facilitación directa) (CUESTA et al.; 2010). La facilitación también puede deberse a que los arbustos dificultan el acceso de los herbívoros a las plantas que se desarrollan debajo de ellos o a la reducción de la competencia con otras especies cuyo desarrollo es inhibido bajo el arbusto (facilitación indirecta) (GARCÍA &



OBESO, 2003). Debido a las interacciones de facilitación, muchas especies de plantas y los juveniles de especies leñosas en ambientes mediterráneos muestran distribuciones nucleadas (PAUSAS et al.; 2006). En cambio, las interacciones de competencia entre plantas resultan en distribuciones espaciales regulares (STOLL & BERGIUS, 2005). Las especies de arbustos difieren en su capacidad de facilitación (GÓMEZ-APARICIO et al., 2004). Mientras que los arbustos de leguminosas en general presentan una alta capacidad de facilitación (TORROBA-BALMORI et al., 2015) las especies del género *Cistus* parece que inhiben el establecimiento de otras plantas leñosas (GÓMEZ-APARICIO et al., 2004; CORTINA et al., 2009) o su capacidad de facilitación es reducida (ROLO et al., 2013). Igualmente, no todas las plantas leñosas se benefician de las interacciones de facilitación y el efecto benefactor depende de los rasgos funcionales de las especies beneficiadas (NAVARRO-CANO et al., 2021). Muchas repoblaciones de pino con densidades moderadas pueden presentar un sotobosque más o menos desarrollado de arbustos (GÓMEZ-APARICIO et al., 2009). A diferencia de lo que ocurre en espacios abiertos, el conocimiento de las interacciones de facilitación de las especies arbustivas bajo doseles forestales es mucho menor (GAVINET et al., 2016) y en dichos sistemas los árboles adultos podrían modular las interacciones de competencia y facilitación de los arbustos (PAGES Y MICHALET, 2003). Una mejora en el conocimiento en este campo podría ayudar a la diversificación de pinares artificiales con un enfoque de restauración asistida.

Como caso de estudio se ha seleccionado un pinar de *P. pinaster*, una de las especies de pino más empleada durante el Plan General de Repoblaciones de España (PEMÁN et al., 2017). La regeneración o reclutamiento estudiado engloba especies sinzoócoras (*Quercus ilex* L. ballota (Desf.) Samp. y *Quercus faginea* Lam.) y endozoócoras (*Juniperus oxycedrus* L.; *Daphne gnidium* L. y Rosa sp). En concreto, nos preguntamos si la abundancia de los juveniles de especies leñosas tardías de la sucesión está determinada por: 1) la microtopografía producida por la preparación del suelo por acaballonado con desfonde, que deja una sucesión de caballones, surcos y zonas inalteradas y 2) la presencia de arbustos pioneros en el sotobosque. Hipotetizamos que la colonización de los caballones es menor con respecto a los surcos y zonas inalteradas debido a una mayor compactación del suelo y menor retención de agua (H1); los arbustos pioneros del sotobosque nuclean plantas leñosas tardías de la sucesión siendo el efecto menor entre las jaras que en el resto de los arbustos (H2).

## 2. Objetivos

El objetivo general del presente estudio es evaluar a escala micrositio los factores que determinan la abundancia de árboles y arbustos intermedios y tardíos de la sucesión forestal de bosque esclerófilos mediterráneos en una repoblación de pino.

## 3. Metodología

### 3.1. Área de estudio



El área estudio se localizó en una repoblación forestal de *P. pinaster* en Júcar, Guadalajara, centro de España (40°57'49.93" N y 3°6'53.41" W). La altitud varía entre 1.000 y 1.150 m.s.n.m.; la orientación es oeste y noroeste y la pendiente media es del 30%. La microtopografía actual es el resultado de la preparación del suelo usada para hacer la repoblación en 1969 y que consistió en un acaballonado con desfonde siguiendo las curvas de nivel. Como resultado, las laderas son una sucesión de pendientes inalteradas intercaladas con surcos y caballones, encontrándose los pinos sobre los caballones. El clima es mediterráneo continental con una temperatura media anual de 12.4°C y la precipitación anual es 650 mm (datos de la estación climática El Vado, localizada a 10 km; periodo 1961-2018, AEMET). Según la clasificación de la FAO, los grupos principales de suelos son umbrisoles y alisoles (comunicación personal). La zona de estudio se encuentra en la unidad geológica de conglomerados de cuarcita y cuarzo (INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA, 2005). La densidad aparente del suelo es  $1.45 \pm 0.09$  g cm<sup>-3</sup> y su textura es franco limoso. El pH es  $5.3 \pm 0.13$ , la conductividad eléctrica es  $0.34 \pm 0.06$  dS m<sup>-1</sup> y la materia orgánica en el horizonte superior del suelo es  $2.94 \pm 0.66$  %. La vegetación arbórea está dominada por *P. pinaster* procedente de la repoblación mencionada. La densidad actual es  $537 \pm 55$  pies ha<sup>-1</sup> y el área basimétrica es  $35,6 \pm 2,5$  m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>. La distancia media entre pinos es de 5,5 m. Parte del sotobosque está colonizado por arbustos que en promedio ocupan el 20-25% de la superficie. Las especies más frecuentes por su cobertura son: *Salvia rosmarinus* (L.) Schleid. (romero, 9,95%), *Cistus ladanifer* L. (jara pringosa, 7,2%), *Cistus laurifolius* L. (estepa, 4,18%). En menor abundancia aparecen *J. oxycedrus* (enebro de la miera, 2,5%), *D. gnidium* (torvisco, 0.67%), *Rosa* sp. (rosal silvestre, 0,64%), *Crataegus monogyna* Jacq. (majuelo, 0,04%), *Erica scoparia* L. (brezo, <0,01), *Erica arborea* L. (brezo, <0,01) y *Rubus ulmifolius* Schott. (zarzamora, <0,01). También aparecen juveniles de *Q. ilex* subsp *ballota*, (encina, en adelante *Q. ilex*), menos frecuentemente *Q. faginea* (quejigo) y ocasionalmente *Acer monspessulanum* L. (arce de Montpellier) y *Juniperus thurifera* L. (sabina albar). El resto del sotobosque está colonizado por vegetación herbácea dominada por gramíneas y leguminosas con coberturas muy desiguales en el espacio.

En cuanto a la fauna que puede condicionar directamente la regeneración destacan algunas especies de aves endozoócoras como *Sylvia undata* Boddaert (Curruca rabilarga), *Lophophanes cristatus* L. (herrerillo capuchino), *Parus major* L. (carbonero común), *Turdus merula* L. (mirlo), *Turdus spp.* (varias especies de zorzal), mientras que de dispersión sinzoócora destaca *Garrulus glandarius* L. (arrendajo) con un papel clave en la dispersión de bellotas. Entre los mamíferos que pueden jugar un papel en la dispersión endozoocora de semillas (HERRERA, 1989; SANTOS et al., 1999) destacan *Martes foina* L. (garduña), *Vulpes vulpes* L. (zorro), *Genetta genetta* L. (gineta) y *Meles meles* L. (tejón). Finalmente, destacar la presencia de *Sciurus vulgaris* L. (ardilla roja) y los ungulados de *Cervus elaphus* L. (ciervo), *Capreolus capreolus* L. (corzo) y *Sus scrofa* L. (jabalí) que también pueden condicionar la regeneración por depredación de plantas y bellotas.

### 3.2. Muestreo de la vegetación

El estudio se desarrolló en un área experimental de 6 ha ubicado dentro del pinar. Se definieron tres bloques en los que se delimitaron al azar cuatro parcelas de 50 ×

50 m. Durante los meses de julio y agosto de 2020 se establecieron dos transectos de 10 × 50 m dentro de cada parcela (24 en total). La posición de los transectos correspondió con las longitudes 0-10 m y 25-35 m del lado superior de la parcela, siendo el punto 0 m la esquina superior izquierda desde el lado inferior de la misma.

En cada transecto se localizaron los juveniles de cinco especies de árboles y arbustos tardíos de la sucesión de interés para la diversificación del pinar. En concreto: *Q. ilex*, *Q. faginea*, los individuos de *J. oxycedrus* < 50 cm de altura, *Rosa* sp. y *D. gnidium*. La posición de los juveniles dentro del transecto se midió mediante un sistema de coordenadas establecido con cintas métricas, y su altura se midió con un flexómetro. El área ocupada por las tres unidades de microtopografía en cada bloque se cuantificó mediante 24 transectos lineales de 50 m. No se observaron diferencias significativas entre bloques en la superficie relativa de los tres micrositios topográficos (datos no mostrados). A continuación, la ubicación de los juveniles se clasificó en una de las tres categorías de microtopografía que ocupaban (Figura 1):

Caballón  Zona inalterada  Surco 

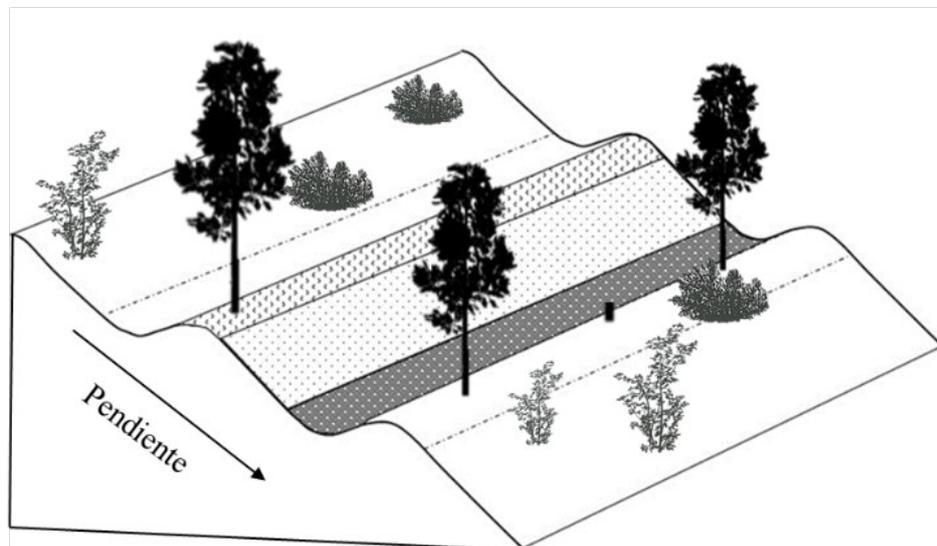


Figura 1. Ilustración de una sección del pinar representando los tres tipos de unidades microtopográficas: zonas inalteradas, surcos y caballones.

1. *Superficies inalteradas*: zonas no perturbadas por la preparación del suelo. Ocupan el  $47 \pm 0.46\%$  del espacio.
2. *Surcos*: zanjas de unos 25-30 cm de profundidad resultado del desfonde



realizado para la formación de los caballones. Son zonas que reciben el agua y acículas arrastradas de la ladera inalterada y el caballón vecino; ocupan el  $23.1 \pm 0.5\%$  del espacio.

3. **Caballones:** elevación de suelo en un montículo longitudinal de aproximadamente 25 cm de altura resultado de acumular el suelo del desfonde mediante la vertedera. Se sitúan aguas abajo de los surcos, se disponen perpendiculares a la pendiente y ocupan el  $29.7 \pm 0.7\%$  del espacio.

Los juveniles de las especies tardías de la sucesión también se clasificaron en función de si estaban debajo de la proyección vertical de algún arbusto del sotobosque o bien en un claro. En este trabajo definimos el claro como el espacio entre arbustos del sotobosque colonizado o no por herbáceas. Las especies de arbustos consideradas fueron las de mayor cobertura: *C. ladanifer*, *C. laurifolius*, *S. rosmarinus* e individuos de *J. oxycedrus* con una altura  $> 50$  cm. En este estudio, por lo tanto, se ha analizado a *J. oxycedrus* desde la perspectiva de potencial arbusto nodriza en el caso de los ejemplares grandes de  $>50$  cm, pero también como especie reclutada intermedia de la sucesión para los ejemplares de  $< 50$  cm de altura. Todos los arbustos fueron también ubicados según un sistema de coordenadas en su centro geométrico y se midió su altura y la superficie de su copa calculadas a partir de la longitud de dos ejes perpendiculares.

Para minimizar la probabilidad de asignar erróneamente a un individuo de una especie tardía como nacido debajo de un arbusto si aquel lo había hecho con anterioridad a la aparición de este, se consideró que un individuo se había establecido previamente debajo de un arbusto si la diferencia de tamaños entre el juvenil de una especie tardía de la sucesión y el arbusto era grande (ANDIVIA et al., 2017), eliminando el individuo del análisis en caso contrario. Esta diferencia de tamaño varió entre especies tardías de la sucesión en base a su velocidad de crecimiento (CORNELISSEN et al., 1996) y tuvo en cuenta el tamaño medio de las especies de arbustos estudiados. Para las especies tardías de la sucesión de lento crecimiento, *Q. ilex*, *Q. faginea* y *J. oxycedrus*, se consideró que un individuo había nacido con posterioridad al arbusto que lo albergaba si su altura era como máximo 0.33 veces la altura media del conjunto de arbustos medidos en el estudio ( $91 \pm 0.9$  cm), es decir  $< 30$  cm. El 85% de los juveniles de *Q. ilex* encontrados debajo de arbustos cumplieron con este criterio de altura, mientras que para *Q. faginea* fue el 100% y el 24% para *J. oxycedrus*. En el caso de *Rosa sp.* y *D. gnidium*, especies que crecen más rápidamente que las otras especies tardías de la sucesión (CORNELISSEN et al., 1996), el criterio fue que su altura debía ser como máximo  $< 50\%$  de la altura media del conjunto de arbustos, es decir  $< 45$  cm. El 33% de los individuos de *Rosa sp.* encontrados cumplieron con este criterio mientras que para *D. gnidium* lo cumplieron el 21%.

### **3.3. Medición de las características ambientales de las unidades de microtopografía**

Se cuantificaron las características ambientales de cada unidad microtopográfica para explicar las diferencias de reclutamiento de las especies tardías de la sucesión. Durante los meses de mayo, julio y noviembre de 2021 se midió la



humedad de suelo a una profundidad de 0-20 cm mediante TDR (Field Scout 100, Spectrum Technologies, Inc., Aurora, IL, USA). Para ello se insertaron dos varillas de 20 cm de longitud. La compactación de suelo se midió con un penetrómetro (06.01 Set B, Eijelkamp Agrisearch Equipment, Giesbeek, Netherlands) usando un cono de 2 cm<sup>2</sup> en los 5 cm de la capa superior del suelo. Asimismo, se recolectó la hojarasca hasta alcanzar el suelo mineral en un cuadrado de 50 cm de lado, se secó en una estufa a 50 °C durante 72 h y se pesó en balanza digital. Estas tres variables se midieron en cuatro puntos dispuestos en diagonal en una parcela elegida al azar por bloque (12 puntos de muestreo en toda el área de estudio). Finalmente, se determinó la superficie relativa de la capa de acículas removida por la actividad de los animales, creemos que especialmente por jabalí. Para ello en cada tipo de micrositio se utilizaron doce transectos lineales de 30 m mediante una cinta métrica tendida a lo largo de cada unidad microtopográfica.

Además, con objeto de detectar posibles efectos de confusión en los patrones de reparto espacial de las especies tardías por un reparto diferencial de arbustos por unidades de microtopografía, se cartografiaron las especies de arbustos sobre las diferentes unidades, lo que permitió medir la cobertura de los arbustos para cada unidad microtopográfica.

### **3.4. Análisis de datos**

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el software R (R CORE TEAM, 2019). Las diferencias de densidad de las especies tardías de la sucesión en función de la posición en el tipo de microtopografía y del micrositio de arbusto se analizaron separadamente. Para ello se utilizó un modelo lineal generalizado mixto en el que los factores fijos fueron el micrositio de regeneración de arbusto, con cinco niveles (los cuatro arbustos y el claro) y la microtopografía con tres niveles (caballón, zona inalterada y surco), mientras que el transecto anidado al bloque fue el factor aleatorio. En ambos casos la unidad muestral fue cada transecto de 500 m<sup>2</sup>. En ambos casos los valores de densidad se estandarizaron para mantener la normalidad y homocedasticidad de los datos. Para elaborar el modelo se utilizó la función “glmer” del paquete lme4 (BATES et al., 2015). El test de Tukey se usó para comparar las medias de los niveles de cada factor mediante el paquete “emmeans” (LENTH, 2022).

El análisis de la cobertura de arbustos y las características edáficas por micrositio (humedad y compactación de suelo, masa de acículas y proporción de superficie removida), se realizó mediante un análisis de varianza (ANOVA) con un modelo lineal general mixto, especificando el tipo de microtopografía como factor fijo y el bloque como factor aleatorio. En el caso de la cobertura de arbustos, el ANOVA fue de dos vías para detectar la posible interacción entre el tipo de microtopografía y la especie de arbusto facilitador. En todos los casos se aplicó la prueba de comparación de media de Tukey para representar las diferencias entre tipos de microtopografía.



## 4. Resultados

### **4.1. Efectos de la microtopografía en la densidad de juveniles de especies tardías de la sucesión, las características edáficas y el desarrollo de arbustos.**

La densidad predicha de juveniles difirió significativamente entre las especies ( $\chi^2=162.56$ ,  $P=0.001$ ): *Q. ilex* presentó los valores más altos ( $280\pm 33$  pies /ha, -media $\pm 1$  error estándar en todos los datos mostrados en el texto), *Q. faginea* los valores más bajos ( $36\pm 11$  pies/ha) mientras que el resto de las especies presentaron densidades intermedias entre las dos quercíneas y sin diferencias significativas entre sí. Asimismo, la densidad de reclutados se diferenció por unidades microtopográficas ( $\chi^2=71.11$ ,  $P=0.025$ ): la densidad predicha de individuos en las zonas inalteradas por la preparación del suelo ( $194 \pm 21$  pies/ha) fue el doble que la densidad en los caballones ( $96 \pm 13$  pies/ha), y el triple que en los surcos ( $63 \pm 11$  pies/ha). Sin embargo, la magnitud dependió de la especie (interacción especie $\times$ micrositio topográfico  $\chi^2=17.49$ ,  $P=0.025$ ) que se refleja en una respuesta al microrrelieve más intensa en *Q. ilex*, *D. gnidium*, *Rosa* sp. y *J. oxycedrus* frente a *Q. faginea* (Figura 2).

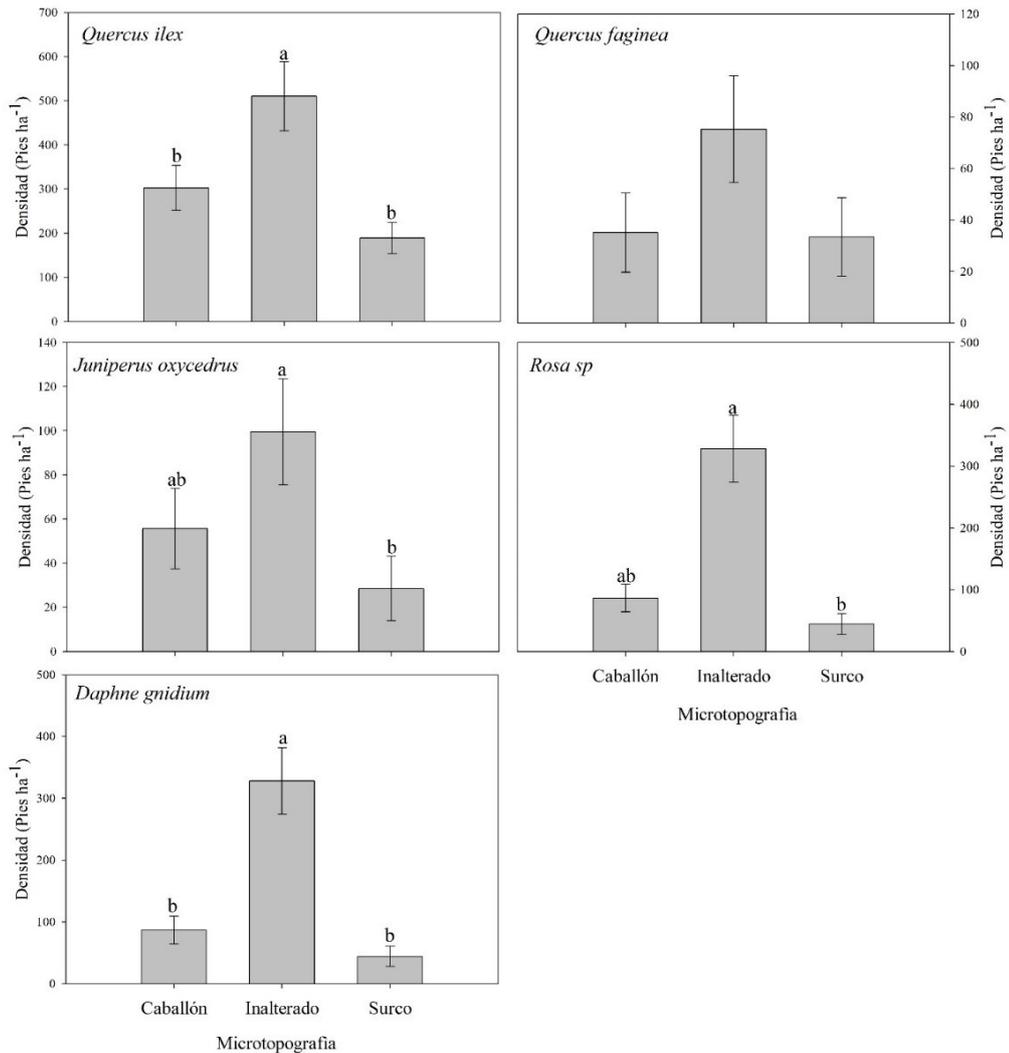


Figura 2. Densidad predicha de especies leñosas intermedias y tardías de la sucesión en función de los micrositos de relieve producidos por la preparación del suelo cuando se realizó la repoblación. Los datos son medias  $\pm 1$  error estándar. Las letras diferentes para cada especie indican diferencias significativas entre tipos de microtopografía para la prueba de comparaciones múltiples de Tukey ( $\alpha=0.05$ ).

La cobertura del conjunto de especies de arbustos no presentó diferencias significativas entre los tres micrositos de relieve. Por otra parte, los surcos fueron los micrositos que presentaron la menor compactación del suelo y los valores más altos de humedad edáfica, acumulación de acículas y remoción de las acículas y el suelo por los herbívoros. Los caballones presentaron la tendencia contraria mientras que las zonas inalteradas tendieron a presentar propiedades edáficas intermedias entre los caballones y surcos (Tabla 1).

Tabla 1. Características edáficas y cobertura de arbustos de las tres unidades de microtopografía. Se muestran los datos medios  $\pm 1$  error estándar y los resultados del ANOVA. Letras diferentes para cada variable muestran diferencias significativas (test de Tukey,  $\alpha=0.05$ ).

| Variables   | Zonas                      | inalteradas | Surcos      | Caballones  | F             | (valores de P) |             |
|---|----------------------------|-------------|-------------|-------------|---------------|----------------|-------------|
| Cobertura de arbustos (%)                               | 21,8±2,2 a                 | 16,4±1,5 a  | 17,1±1,5 a  |             | 2,09 (0,124)  |                |             |
| Humedad edáfica (%)                                     | 11,4±1,1 b                 | 16,3±1,3 a  | 8,4±0,9 b   |             | 16,8 (<0,001) |                |             |
| Compactación del suelo                                  | (MPa)                      | 0,74±0,04 b | 0,30±0,02 c | 1,17±0,04 a |               | 105 (<0,001)   |             |
| Masa de acículas  | (g / 0,25 m <sup>2</sup> ) |             |             | 570±48 b    | 1038±97 a     | 385±27 c       | 71 (<0,001) |
| Proporción de la superficie removida por herbívoros (%) | 13,6±2,6 a                 | 17,4±4,1 a  | 5,6±1,3 b   |             | 4,8 (< 0,001) |                |             |

#### 4.2. Densidad de regenerado de especies tardías de la sucesión en relación con los micrositios de arbustos y claros del pinar

La densidad predicha de reclutados debajo del conjunto de especies de arbustos fue más alta (191±34 individuos ha<sup>-1</sup>) que en los claros (102±13 individuos ha<sup>-1</sup>, Figura 3.). Dicha densidad presentó diferencias según el tipo de especie de arbusto, poniendo de manifiesto una interacción significativa entre ambos factores ( $\chi^2=48.91$ ,  $P < 0.001$ ). *Quercus ilex* fue la especie que mostró las mayores diferencias de densidad de reclutados entre especie de arbusto. Su mayor densidad fue debajo de los individuos grandes (> 50 cm) de *J. oxycedrus*, seguida de los micrositios debajo de *C. ladanifer*. La menor densidad de *Q. ilex* se observó debajo de *C. laurifolius*. La densidad de *Q. ilex* debajo de *S. rosmarinus* y en los claros del sotobosque fue intermedia entre la densidad debajo de *C. laurifolius* y *C. ladanifer*. La densidad de *Q. faginea* y *Rosa* sp. mostró el mismo patrón de respuesta que *Q. ilex*, pero sin diferencias significativas entre los micrositios, incluido los claros. En cuanto a *D. gnidium* y *J. oxycedrus*, no se observaron diferencias significativas de densidad entre especies de arbusto (Figura 3).

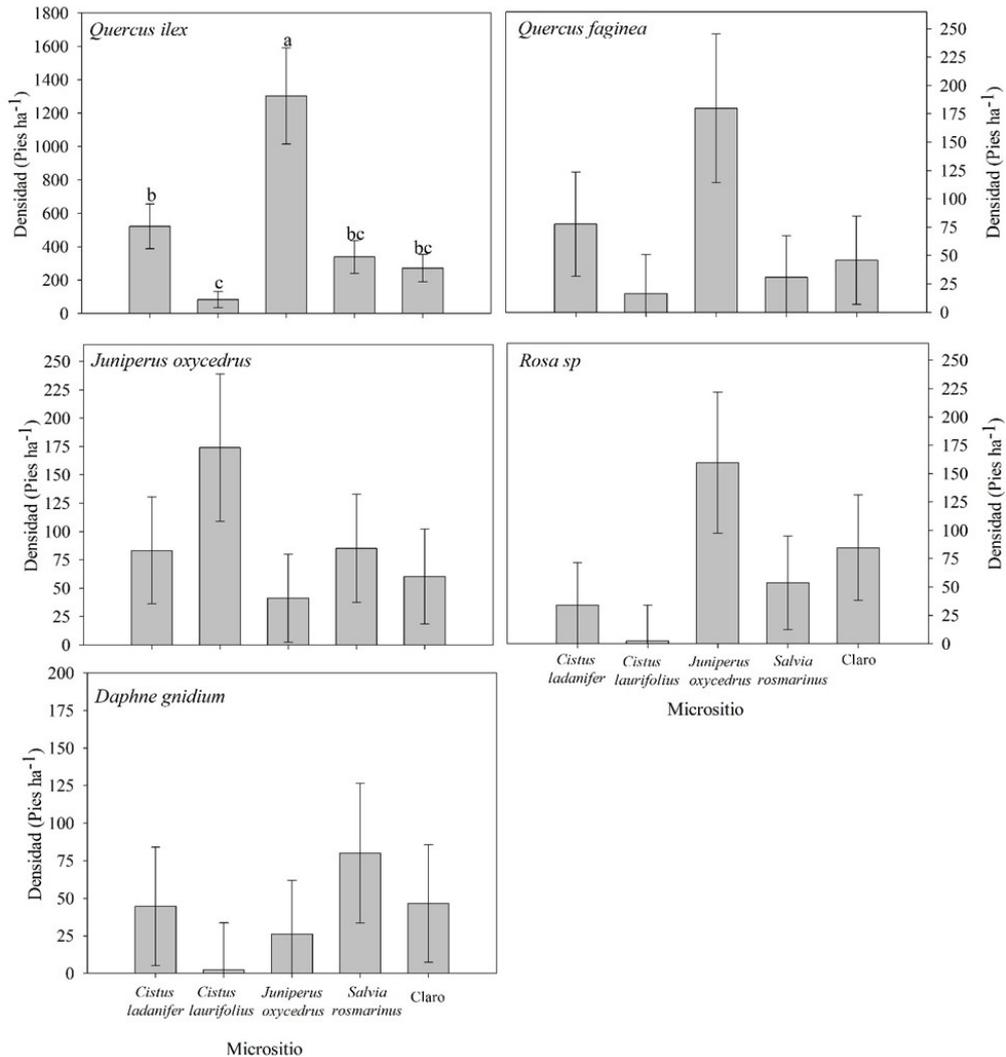


Figura 3. Densidad predicha de juveniles de especies leñosas intermedias y tardías de la sucesión en función de los micrositos de arbusto producidos por la preparación del suelo cuando se realizó la repoblación en 1969. Los datos son medias  $\pm$  1 error estándar. Las letras diferentes para cada especie indican diferencias significativas entre tipos de microtopografía, según la prueba de Tukey ( $\alpha=0.05$ ).

## 5. Discusión

Al igual que el bien conocido efecto nucleador de los arbustos en espacios abiertos mediterráneos (VERDÚ & GARCÍA-FAYOS 1996; ANDIVIA et al. 2017), algunos arbustos del sotobosque también son capaces de nuclear especies leñosas tardías de la sucesión. Asimismo, las formas microtopográficas resultantes de la preparación de suelo pretérita tienen un legado perdurable sobre la colonización de especies tardías de la sucesión en función del efecto de la microtopografía sobre las condiciones del suelo, y su respuesta puede variar a diferentes escalas (AZIZI & MONTAZERI, 2018). En conjunto, estos factores que operan a escalas espaciales pequeñas y que podríamos englobar bajo el término conjunto de micrositos, pueden condicionar los procesos de sucesión secundaria tendentes a la diversificación de masas monoespecíficas de repoblación (CALLAWAY & DAVIS, 1998; LOOKINGBILL & ZAVALA, 2000).

### **5.1. La microtopografía de las zonas inalteradas por la preparación del suelo afecta al reclutamiento de plantas leñosas tardías de la sucesión**

De acuerdo con nuestra H1, las variaciones microtopográficas que perduran durante décadas y son el legado de la preparación mecanizada del suelo en el momento de la repoblación, condiciona claramente la abundancia del reclutamiento de árboles y arbustos tardíos de la sucesión, lo cual atribuimos principalmente a diferencias en las características físicas y químicas del suelo (LÖF et al., 2012). Por ejemplo, las zonas inalteradas tuvieron valores intermedios de compactación y humedad de suelo. En cambio, los caballones presentan mayor compactación y menor humedad edáfica (Tabla 1), lo que podría dificultar por un lado el arraigo de las especies tras la emergencia y por otro incrementar el estrés hídrico (PETERSON & PICKETT, 1990) especialmente en verano. Estas condiciones podrían explicar la menor densidad de regenerado en este tipo microtopográfico frente a las zonas de ladera inalterada. En contrapartida, en los surcos, pese a tener una manifiesta menor compactación y presentar valores de humedad más alta, la densidad de regenerado fue baja y comparable a la de los caballones en todas las especies. Varias hipótesis podrían explicar este patrón. Por un lado, los surcos pueden sufrir encharcamientos que podrían perjudicar eventualmente la emergencia y supervivencia de los juveniles (SUTTON, 1993). Por otro lado, la actividad de ungulados también podría explicar parcialmente el patrón de respuesta del reclutamiento, a juzgar por la mayor superficie de suelo removida en los surcos. Es posible que la mayor humedad en los mismos incremente el hozado del jabalí en estos puntos en la búsqueda de hongos y raíces frescas (GÓMEZ & HÓDAR, 2008). Asimismo, los surcos actúan como captadores de recursos, lo que podría explicar que las acículas del desfronde se concentren en estas zonas de acumulación pudiendo inhibir el desarrollo radicular o la emergencia de los juveniles (CHRISTIE & ARMESTO, 2003). Estas características en conjunto pueden condicionar la distribución espacial del regenerado de las especies estudiadas en el pinar de repoblación.

El patrón general de respuesta de mayor abundancia de reclutados en las zonas inalteradas presenta algunas variaciones interespecíficas (Figura 2) que se relacionan con diferencias en el tipo de dispersión y tamaño de la semilla, pequeña para el caso de *J. oxycedrus*, *D. gnidium* y *Rosa sp.*, y semilla grande en el caso de las quercíneas (PEMÁN et al. 2013). La diferencia relativa más alta en densidad de regenerado ocurre entre las zonas inalteradas y los surcos, y esta diferencia es mayor para las especies de semilla pequeña (*D. gnidium*, *Rosa sp.* y *J. oxycedrus*) que entre las de semilla grande (*Quercus*). Las diferencias de densidad interespecífica por micrositos podrían explicarse por varias razones. Por una parte, el tamaño de la semilla y los atributos funcionales de las especies determinan la resistencia a factores de estrés y la capacidad de establecimiento de las plántulas (MOLES & WESTOBY, 2004); asimismo, las especies son dispersadas por animales de comportamiento diferente (endozoócoro *versus* sinzoócoro), comúnmente por arrendajo (*Garrulus glandarius*) (GÓMEZ et al., 2019), pero también por otros mamíferos de pequeña a mediana talla (ALONSO et al., 2004).



## 5.2. Papel facilitador de los arbustos pioneros en el sotobosque de los pinares de repoblación

Muchos arbustos pioneros mediterráneos facilitan, en ambientes abiertos, el reclutamiento de otras plantas bajo su copa (PUGNAIRE et al., 1996; ROLO et al., 2013). El nuestro es uno de los primeros estudios que analiza las interacciones entre arbustos y el reclutamiento de especies tardías de la sucesión en el ambiente del sotobosque, donde el efecto facilitador de los arbustos puede verse mediado por las condiciones impuestas por la bóveda forestal. Pues bien, en consonancia con la H2, nuestros resultados resaltan que globalmente el reclutamiento de las especies fue mayor bajo la cobertura de los arbustos que en los claros del sotobosque. Entre los micrositios de arbustos, destaca la elevada capacidad de nucleación de los juveniles de *Q. ilex* por parte de *J. oxycedrus*. Este patrón se reproduce, aunque con menos intensidad, en la mayoría de las otras especies tardías de la sucesión estudiadas, tanto endozoócoras como sinzoócoras (Figura 3). En condiciones abiertas, las plantas nodrizas atenúan el estrés abiótico, los excesos de radiación y las temperaturas extremas, beneficiando a las especies más sensibles a las condiciones de severidad ambiental abiótica (GÓMEZ-APARICIO et al., 2008; PADILLA & PUGNAIRE, 2009). Sin embargo, en el sotobosque del pinar, este mecanismo de facilitación directa podría no ser muy relevante ya que esta acción la desempeñaría la cubierta de pino. En este sotobosque cobraría mayor importancia relativa otros mecanismos de facilitación. En primer lugar, los ejemplares de *J. oxycedrus* de > 50 cm de altura y algunas otras especies de arbustos como *C. ladanifer* o *S. rosmarinus* podrían actuar, por un lado, de perchas de aves frugívoras que defecan semillas (endozoocoría) cuando permanecen posadas (VERDÚ & GARCÍA-FAYOS, 1996). En segundo lugar, es posible que los enebros grandes sean barreras físicas contra grandes herbívoros como los ungulados, ya que la forma y arquitectura de su copa con ramaje imbricado y pinchoso desde la base podría dificultar el acceso debajo de su copa. En tercer lugar, los arbustos y especialmente *J. oxycedrus* pueden suponer un hito para que los dispersores sinzoócoros como el arrendajo y algunos roedores puedan recordar el punto de almacenamiento de semillas (PEREA & GIL, 2014). Resultados preliminares de nuestro grupo de investigación apuntan a que los arrendajos sienten una mayor atracción por los arbustos grandes de *J. oxycedrus* y *C. ladanifer* para esconder bellotas. Finalmente, ciertos arbustos reducen la colonización de herbáceas competidoras con las especies reclutadas (CUESTA et al. 2010), y estos efectos podrían ser más severos en condiciones de sequía como los típicos del ámbito mediterráneo (VALLADARES & PEARCY, 2002). Al respecto, GAVINET et al. (2016) encontraron que la presencia de herbáceas añade una fuerte competencia sobre el reclutamiento de *Quercus ilex* y *Q. pubescens* bajo el sotobosque de *Pinus halepensis* a diferencia del efecto facilitador de los arbustos.

No hemos encontrado evidencia de que ni *C. ladanifer* ni *S. rosmarinus* inhiban el reclutamiento de especies tardías de la sucesión si se compara con la densidad fuera del sotobosque (Figura 3). En espacios abiertos estas especies, especialmente los *Cistus*, inhiben a otras especies de planta (CORTINA et al. 2009; GÓMEZ-APARICIO et al. 2004; ROLO et al. 2013) especialmente si se compara con las leguminosas arbustivas. Un efecto negativo, en cambio, se observó para *C.*



*laurifolius*, que en general mostró valores de densidad de reclutados significativamente inferiores a los de su congénere y a los observados en los claros, especialmente en *Q. ilex*. Estos datos sugieren que el efecto facilitador/competidor de las especies de arbustos es contexto dependiente, incluso para especies filogenéticamente muy próximas. Es posible que los pinos inhiban el efecto competidor de estos arbustos propiciando una capacidad de facilitación. Son necesarios estudios para entender estas interacciones contexto-dependientes y los mecanismos de facilitación subyacentes.

## 6. Conclusiones

Los resultados de este estudio resaltan la importancia de la microtopografía derivada de la preparación mecanizada de suelo sobre la abundancia del regenerado de especies tardías e intermedias de la sucesión bajo cubierta de pinar. Esto puede tener varias implicaciones en la gestión hacia la diversificación de estas masas, tanto por la forma de ejecutar las claras como en la ubicación de las nuevas plantas en plantaciones bajo cubierta. Por otra parte, algunas especies de arbustos del sotobosque como *J. oxycedrus* nuclearon especies sinzoócoras y algunas endozoócoras sugiriendo un efecto facilitador de especies tardías de la sucesión. La conservación de ciertas especies de arbustos en el sotobosque puede ser una herramienta en la restauración asistida, al menos a corto y medio plazo, para promover la diversificación y transformación del pinar a largo plazo.

## 7. Agradecimientos

Agradecemos la ayuda en los muestreos de campo de Natalia Peña González, Jorge Ruiz Balboa, Pablo Villar Hernández, Juan Blas Oliet y Diego Sancho. El trabajo se ha financiado con los fondos de los proyectos FORADMIT “Gestión Forestal para la Adaptación y Mitigación: diversificación estructural y específica de pinares mediterráneos de repoblación” (AGL2016-77863), FORTRESS “De plantaciones a bosques a través de la restauración ecológica: una aproximación holística de la gestión forestal hacia la sostenibilidad en escenarios de cambio global” (PID2021-127241OB-I00), QueVADIS (PID2022-141762OB-I00) del Ministerio de Ciencia e Innovación (MICIIN), y la red Remedial de la Comunidad de Madrid (S2018/EMT-4338). José Luis García Pérez realizó el trabajo gracias a una beca doctoral del CONACyT y del INIFAP del gobierno de México.

## 8. Bibliografía

ALONSO, C.; GARRIDO, J.L.; HERRERA, C.M.; 2004. Investigaciones sobre plantas y animales den las sierras de Cazorla, Segura y Las Villas: 25 Años de estudios por el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC). Consejería de Medio Ambiente. 133 p. Sevilla.

ANDIVIA, E.; VILLAR-SALVADOR, P.; TOVAR, L.; RABASA, S.; REY BENAYAS, J.M.; 2017. Multiscale assessment of woody species recruitment in Mediterranean shrublands: facilitation and beyond. *J. Veg. Sci.* 28, 639–648.

AZIZI, Z.; MONTAZERI, Z.; 2018. Effects of microtopography on the spatial pattern



of woody species in West Iran. *Arab. J. Geosci.* 11, 244.

BARBÉRO, M.; LOISEL, R.; QUÉZEL, P.; RICHADSON, D.M.; ROMANE, D.F.; 1998. Pines of the Mediterranean Basin, in: RICHADSON, D.M. (Ed.), *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp. 153–170. Cambridge,

BATES, D.; MAECHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S.; 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67, 1–48.

BORDERIEUX, J.; PAILLET, Y.; DALMASSO, M.; MÂRELL, A.; PEROT, T.; VALLET, P.; 2021. The presence of shade-intolerant conifers facilitates the regeneration of *Quercus petraea* in mixed stands. *For. Ecol. Manage.* 491, 119189.

CALLAWAY, R.M.; DAVIS, F.W.; 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub-dominated patches. *J. Veg. Sci.* 9, 647–656.

CHRISTIE, D.A.; ARMESTO, J.J.; 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile: Regeneration microsites and species coexistence. *J. Ecol.* 91, 776–784.

CORNELISSEN, J.H.C.; DIEZ, P.C.; HUNT, R.; 1996. Seedling Growth, Allocation and Leaf Attributes in a Wide Range of Woody Plant Species and Types. *J. Ecol.* 84, 755–765.

CORTINA, J.; PÉREZ-DEVESA, M.; VILAGROSA, A.; ABOUROUH, M.; MESSAOUDÈNE, M.; BERRAHMOUNI, N.; SILVA, L.N.; ALMEIDA, M.H.; KHALDI, A.; 2009. Field Techniques to Improve Cork Oak Establishment, in: ARONSON, J.; PEREIRA, J.S.; PAUSAS, J.G. (Eds.), *Cork Oak Woodlands on the Edge*. Island Press, Washington, DC, pp. 141–149.

CUESTA, B.; VILLAR-SALVADOR, P.; PUÉRTOLAS, J.; REY BENAYAS, J.M.; MICHALET, R.; 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *J. Ecol.* 98, 687–696.

GARCÍA, D.; OBESO, J.R.; 2003. Facilitation by herbivore-mediated nurse plants in a threatened tree, *Taxus baccata*: local effects and landscape level consistency. *Ecography* 26, 739–750.

GARCIA-VIÑAS, J.I.; LÓPEZ LEIVA, C.; GONZÁLEZ, A.G.; 2017. D. Luis Ceballos y Fernández de Córdoba y las bases geobotánicas del Plan Nacional de Repoblaciones de 1939, in: PEMÁN, J.; IRIARTE GOÑI, I.; LEZA, F.J. (Eds.), *La Restauración Forestal de España. 75 Años de Una Ilusión*. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente. Sociedad Española de Ciencias Forestales, pp: 77–96, Madrid.

GAVINET, J.; PRÉVOSTO, B.; FERNANDEZ, C.; 2016. Do shrubs facilitate oak seedling establishment in Mediterranean pine forest understory? *For. Ecol. Manage.* 381, 289–296.

GÓMEZ, J.M.; HÓDAR, J.A.; 2008. Wild boars (*Sus scrofa*) affect the recruitment rate and spatial distribution of holm oak (*Quercus ilex*). *For. Ecol. Manage.* 256, 1384–1389.

GÓMEZ-APARICIO, L.; GÓMEZ, J.M.; ZAMORA, R.; 2005. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate: Spatiotemporal patterns of seedling establishment. *J. Ecol.* 93, 1194–1202.

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. *Ecol. Appl.* 14, 1128–1138.



GÓMEZ-APARICIO, L.; ZAVALA, M.A.; BONET, F.J.; ZAMORA, R.; 2009. Are pine plantations valid tools for restoring Mediterranean forests? An assessment along abiotic and biotic gradients. *Ecol. Appl.* 19, 2124–2141.

GÓMEZ, J.M.; SCHUPP, E.W.; JORDANO, P.; 2019. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biol. Rev.* 94, 874–902.

HARTLEY, M.J.; 2002. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *For. Ecol. Manage.* 155, 81–95.

HE, Q.; BERTNESS, M.D.; ALTIERI, A.H.; 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol. Lett.* 16, 695–706.

HERRERA, C.M.; 1989. Frugivory and Seed Dispersal by Carnivorous Mammals, and Associated Fruit Characteristics, in Undisturbed Mediterranean Habitats. *Oikos* 55, 250–262.

HOBBS, R.J.; ARICO, S.; ARONSON, J.; BARON, J.S.; BRIDGEWATER, P.; CRAMER, V.A.; EPSTEIN, P.R.; EWEL, J.J.; KLINK, C.A.; LUGO, A.E.; NORTON, D.; OJIMA, D.; RICHARDSON, D.M.; SANDERSON, E.W.; VALLADARES, F.; VILÀ, M.; ZAMORA, R.; ZOBEL, M.; 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order: Novel ecosystems. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 15, 1–7.

INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA, 2005. Mapa Geológico de España (Hoja 459 Tamajón). Ministerio de Educación y Ciencia.

HOUGH-SNEE, N.; LONG, A.L.; JEROUE, L.; EWING, K.; 2011. Mounding alters environmental filters that drive plant community development in a novel grassland. *Ecol. Eng.* 37, 1932–1936.

KREMER, K.N.; BAUHUS, J.; 2020. Drivers of native species regeneration in the process of restoring natural forests from mono-specific, even-aged tree plantations: a quantitative review. *Restor. Ecol.* 28, 1074–1086.

LENTH, R. V; 2022. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package, version 1.10.4, <<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>>

LIEFFERS, V.J.; MESSIER, C.; STADT, K.J.; GENDRON, F.; COMEAU, P.G.; 1999. Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29, 796–811.

LÖF, M.; DEY, D.C.; NAVARRO, R.M.; JACOBS, D.F.; 2012. Mechanical site preparation for forest restoration. *New For.* 43, 825–848.

LOOKINGBILL, T.R.; ZAVALA, M.A.; 2000. Spatial Pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* Recruitment in *Pinus halepensis* Dominated Woodlands. *J. Veg. Sci.* 11, 607–612.

MOLES, A.T.; WESTOBY, M.; 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature: Seedling survival and seed size. *J. Ecol.* 92, 372–383.

NAVARRO-CANO, J.A.; GOBERNA, M.; VALIENTE-BANUET, A.; VERDÚ, M.; 2021. Phenotypic structure of plant facilitation networks. *Ecol. Lett.* 24, 509–519.

PADILLA, F.M.; PUGNAIRE, F.I.; 2009. Species Identity and Water Availability Determine Establishment Success Under the Canopy of *Retama sphaerocarpa* Shrubs in a Dry Environment. *Rest. Ecol.* 17, 900–907.

PAGES, J.-P.; MICHALET, R.; 2003. A Test of the Indirect Facilitation Model in a Temperate Hardwood Forest of the Northern French Alps. *J. Ecol.* 91, 932–940.



PAUSAS, J.G.; BONET, A.; MAESTRE, F.T.; CLIMENT, A.; 2006. The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecol.* 29, 346–352.

PEMÁN, J.; IRIARTE GOÑI, I.; LARIO LEZA, F.J.; AMÉZTEGUI GONZÁLEZ, A.; 2017. La restauración forestal de España: 75 años de una ilusión. Ministerio de Agricultura y Pesca, Alimentación y Medio Ambiente, Centro de Publicaciones, Madrid.

PEMÁN, J.; NAVARRO C, R.M.; NICOLÁS PERAGÓN, J.L.; PRADA SÁEZ, M.A.; SERRADA HIERRO, R.; 2013. Producción y Manejo de semillas y plantas forestales.; Serie Forestal. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 414 p. Madrid.

PEREA, R.; GIL, L., 2014. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. *Eur. J. For. Res.* 133, 525–534

PETERSON, C.J.; PICKETT, S.T.A.; 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. *J. Veg. Sci.* 1, 657–662.

PUGNAIRE, F.I.; HAASE, P.; PUIGDEFABREGAS, J.; 1996. Facilitation between Higher Plant Species in a Semiarid Environment. *Ecology* 77, 1420–1426.

R CORE TEAM, 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

ROLO, V.; PLIENINGER, T.; MORENO, G.; 2013. Facilitation of holm oak recruitment through two contrasted shrubs species in Mediterranean grazed woodlands. *J Veg. Sci.* 24, 344–355.

SHARMA, A.; BOHN, K.K.; MCKEITHEN, J.; SINGH, A.; 2019. Effects of conversion harvests on light regimes in a southern pine ecosystem in transition from intensively managed plantations to uneven-aged stands. *For. Ecol. Manag.* 432, 140–149.

SANTOS, T.; TELLERÍA, J.L.; VIRGÓS, E.; 1999. Dispersal of Spanish Juniper *Juniperus thurifera* by Birds and Mammals in a Fragmented Landscape. *Ecography* 22, 193–204.

STOLL, P.; BERGIUS, E.; 2005. Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *J. Ecol.* 93, 395–403.

SUTTON, R.F.; 1993. Mounding site preparation: A review of European and North American experience. *New For.* 7, 151–192.

TORROBA-BALMORI, P.; ZALDÍVAR, P.; ALDAY, J.G.; FERNÁNDEZ-SANTOS, B.; MARTÍNEZ-RUIZ, C.; 2015. Recovering *Quercus* species on reclaimed coal wastes using native shrubs as restoration nurse plants. *Ecol. Eng.* 77, 146–153.

VADELL, E.; DE-MIGUEL, S.; PEMÁN, J.; 2016. Large-scale reforestation and afforestation policy in Spain: A historical review of its underlying ecological, socioeconomic and political dynamics. *Land Use Policy.* 55, 37–48.

VERDU, M.; GARCIA-FAYOS, P.; 1996. Nucleation Processes in a Mediterranean Bird-Dispersed Plant. *Funct. Ecol.* 10, 275.