

INTERACCIONES ÁRBOL-SUELO Y FUNCIONAMIENTO DEL BOSQUE MEDITERRÁNEO: SÍNTESIS DEL PROYECTO INTERBOS

Teodoro Marañón Arana, Cristina Aponte Perales, Ignacio Manuel Pérez-Ramos, Beatriz Ibáñez Moreno, María Teresa Domínguez Núñez, Luis Ventura García y Lorena Gómez-Aparicio

Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla, IRNAS, CSIC. Avenida Reina Mercedes 10, 41012-SEVILLA (España). Correo electrónico: teodoro@irnase.csic.es

Resumen

Se revisan los principales resultados obtenidos durante un proyecto de investigación dedicado al estudio de las relaciones árbol-suelo. Se discuten los resultados relativos a cinco aspectos principales: la dinámica de nutrientes y procesos de retroalimentación; la influencia del árbol sobre las comunidades de micorrizas; la retención por las raíces de los elementos traza del suelo; la influencia del dosel sobre los procesos de regeneración; y la huella del árbol y sus consecuencias ecológicas.

Palabras clave: *Dinámica del bosque, Ciclos de nutrientes, Regeneración, Huella del árbol*

INTRODUCCIÓN

Se conoce como cambio global al conjunto de los cambios ambientales afectados por la actividad humana, con especial referencia a cambios en los procesos que determinan el funcionamiento del sistema Tierra. El cambio global afecta al árbol individual, a su fisiología, crecimiento y composición de sus tejidos, y a su adecuación evolutiva respecto a los individuos vecinos de la misma población. Estos cambios afectan a su vez a las interacciones entre los árboles de las diferentes especies y causan cambios en el ensamblaje de la comunidad y la composición del bosque. En último término, modifican el funcionamiento del ecosistema forestal afectando a la fijación y secuestro del carbono, las tasas de descomposición de la hojarasca y el ciclo de nutrientes.

Estudios previos se han centrado en la distribución de quejigos morunos (*Q. canariensis*) y alcornoques (*Q. suber*) a escala de paisaje, su

relación con la humedad y fertilidad del suelo, y con la historia de la gestión (URBIETA et al., 2008a). En los bosques mixtos de las dos especies se han estudiado las diferencias en los patrones de remoción de semillas (PÉREZ-RAMOS et al., 2008) y de emergencia y supervivencia de plántulas (URBIETA et al., 2008b) como componentes de su nicho de regeneración. En relación con la transferencia de elementos entre suelo y planta, se han estudiado plantas de diferentes especies que han sido plantadas en una zona contaminada por un vertido minero (DOMÍNGUEZ et al., 2008a,b).

En este artículo se presentan resultados sobre cinco aspectos de las relaciones árbol-ecosistema: 1) Dinámica de nutrientes y procesos de retroalimentación; 2) influencia del árbol sobre las comunidades de micorrizas; 3) retención por las raíces de los elementos traza del suelo; 4) influencia del dosel sobre los procesos de regeneración; 5) la huella del árbol y sus consecuencias ecológicas.

Estos resultados se han obtenido durante el proyecto de investigación *Interacciones árbol-suelo y funcionamiento del bosque mediterráneo* - INTERBOS (2009-2011), que forma parte de un proyecto coordinado más amplio (MARAÑÓN et al., 2011; véase la dirección web www.irna-se.csic.es/users/interbos/inicio.php con información general de los proyectos).

MÉTODOS

El área de estudio general para las interacciones árbol-ecosistema ha sido el Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz, Málaga), excepto para la dinámica de elementos traza en el sistema suelo-planta que fue investigado en el Corredor Verde del Guadiamar (Sevilla).

Las interacciones planta-suelo se han estudiado para dos especies de *Quercus* con hábito foliar contrastado: alcornoque (*Q. suber*) de hoja perenne, esclerófila y quejigo moruno (*Q. canariensis*) de hoja caduca, marcescente. Se plantearon tres hipótesis: 1) Existe una transferencia de nutrientes entre el árbol y el suelo que se verá reflejada en una estructura de covariación en la concentración de nutrientes común entre las hojas, el desfronde, la hojarasca y el suelo; 2) Las dos especies de *Quercus* ocupan distintos nichos biogeoquímicos (*sensu* PEÑUELAS et al., 2008). 3) A través del distinto retorno de nutrientes ambas especies generan distintas condiciones de fertilidad del suelo. Estas condiciones potencialmente favorecerían la presencia de la propia especie, creando un ciclo de retroalimentación positiva.

Se han examinado cinco componentes del ecosistema: hoja viva, desfronde, hojarasca del suelo, suelo superficial (0-25 cm) y sub-superficial (25-50 cm) para un total de 50 árboles. La covariación de nutrientes entre los distintos componentes se ha examinado mediante Análisis de Coinercia. La significación de diversos modelos causales alternativos relacionando las componentes del sistema árbol-suelo fue estudiada mediante análisis de vía (*path-analysis*; veáanse más detalles en GARCÍA et al., 2008; APONTE et al., 2011).

Se estudió la composición y estructura de la comunidad de hongos ectomicorrícicos (abrevia-

do ECM del inglés *ectomycorrhizal*) asociados a las raíces de árboles de las dos especies de *Quercus*. Se muestrearon raíces de 12 individuos de cada especie y se identificaron los ECM utilizando métodos moleculares basados en PCR. La relación existente entre las comunidades de hongos ECM y las concentraciones de nutrientes en el sistema suelo-árbol se estudió mediante métodos estadísticos multivariantes. La importancia del efecto indirecto de la especie huésped fue explorada mediante análisis de modelos causales. Véanse más detalles en APONTE et al. (2010a).

Para evaluar el efecto del dosel arbóreo y arbustivo sobre la regeneración se cuantificaron las probabilidades de transición de las principales fases demográficas (depredación de semillas, germinación, emergencia y supervivencia de plántulas durante tres años consecutivos) en las dos especies de *Quercus* a lo largo de un gradiente continuo de cubierta vegetal. Se calibraron modelos probabilísticos, tanto lineales como no-lineales (*likelihood models*), para cada una de las principales fases demográficas y se calculó la probabilidad acumulada de reclutamiento de cada especie a lo largo del gradiente natural de cubierta vegetal (véanse detalles en PÉREZ-RAMOS et al., 2012).

La huella del árbol se ha estudiado en seis parcelas de bosque mixto: tres de *Q. suber*-*Q. canariensis* y tres de *Q. suber*-*Olea europea* var. *sylvestris*. Las parcelas tienen una superficie de 70x70 m y en ellas se ha establecido una malla de 49 puntos de muestreo con un marco de 10 m. En cada uno de los puntos de muestreo se ha medido la posición, tamaño, especie y estado de salud de los árboles en un radio de 15 m. Se han medido variables ambientales (luz, humedad, nutrientes del suelo) y se ha cuantificado la abundancia y diversidad de plántulas y brinzales de las especies leñosas. Se han aplicado modelos de vecindad para relacionar la abundancia y diversidad de la regeneración en función de la especie, tamaño y localización de los árboles en la vecindad. El modelo de vecindad tiene la forma:

$$y = A_{\text{site}} * f(\text{NI}) + \epsilon$$

donde NI es el índice de vecindad, calculado en función del tamaño (diámetro normal, *dbh*) y la distancia (*dist*) del árbol al punto de muestreo; α y β son los parámetros que determinan la forma del efecto del tamaño y la distancia del árbol vecino:

$$NI_{ij} = \sum_{i=1}^n \frac{dbh_i^\alpha}{dist_{ij}^\beta}$$

Los modelos de vecindad son una herramienta muy adecuada para estudiar las relaciones árbol-ecosistema de forma espacialmente explícita (CANHAM y URIARTE, 2006; GÓMEZ-APARICIO et al., 2008). Mediante estos modelos las medidas de factores abióticos (como la disponibilidad de luz) o de tasas demográficas (como la abundancia de plántulas) son analizados en función de la distribución espacial, identidad (especie), tamaño o estado de salud de los árboles vecinos, permitiendo establecer un vínculo, de una forma espacial, entre la composición del dosel arbóreo y la regeneración. En este caso se ha estudiado el posible efecto de la composición (alcornoque, quejigo o acebuche) del dosel y el estado de salud de los árboles (alcornoques afectados por la seca) sobre la composición y dinámica del regenerado, aplicando los modelos de vecindad.

En el Corredor Verde del Guadiamar (Sevilla) se han estudiado los patrones de absorción y acumulación de elementos traza en distintas especies leñosas usadas en la restauración de las zonas afectadas por un vertido minero: acebuche (*Olea europaea*), álamo blanco (*Populus alba*), encina (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) y lentisco (*Pistacia lentiscus*). Se han combinado estudios de campo con experimentos de invernadero. En condiciones controladas, se han sometido una serie de plántulas de encina y lentisco a altas concentraciones de cadmio (Cd) y talio (Tl), dos elementos traza potencialmente tóxicos y con una alta movilidad en el sistema suelo-planta. Se analizaron patrones de crecimiento, intercambio gaseoso, fluorescencia y concentración de clorofilas, como indicadores del grado de tolerancia/respuesta tóxica de las plántulas a estos elementos. Se analizaron los patrones de acumulación y transporte de Cd y Tl en el sistema radical y en las hojas (véase metodología completa en DOMÍNGUEZ et al., 2008a, 2011).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Dinámica de nutrientes y procesos de retroalimentación

Las interacciones planta-suelo son un componente fundamental en el funcionamiento y

estabilidad de los sistemas naturales. En los sistemas forestales los árboles desarrollan un papel esencial debido a su capacidad para modificar las propiedades del suelo y los ciclos de nutrientes, de forma que actúan como organismos ingenieros del ecosistema (FINZI et al., 1998). Las especies arbóreas poseen distinta capacidad para absorber y translocar los nutrientes del suelo a sus hojas, en función de que tengan una estrategia adquisitiva o conservativa de los recursos. Esta distinta capacidad determina en gran medida la calidad de su desfronde y la hojarasca, condicionando por tanto el efecto de cada especie sobre las condiciones del suelo. El distinto retorno de elementos minerales provoca cambios en la acidez y disponibilidad de nutrientes del suelo, generando cambios en el hábitat y en los recursos disponibles para los organismos del suelo, afectando así a la composición y estructura de las comunidades microbianas y fúngicas (APONTE et al., 2010a,b). En último término, estos cambios en las propiedades abióticas y bióticas del suelo pueden llegar a afectar al reclutamiento y supervivencia de plántulas originando procesos de retroalimentación (EHRENFELD et al., 2005).

Se ha detectado un gradiente global de enriquecimiento en nutrientes, común para los cinco componentes estudiados (hojas vivas, desfronde, hojarasca, suelo superficial y profundo), de modo que aquellos árboles cuyos tejidos presentaban mayores concentraciones de nutrientes se asociaban con suelos más fértiles. Los nichos biogeoquímicos de ambas especies se diferenciaron significativamente a lo largo de este gradiente de enriquecimiento (Figura 1). Los tejidos foliares del quejigo (*Q. canariensis*) estaban más enriquecidos y esta especie ocupaba ambientes más fértiles, en comparación con el alcornoque (*Q. suber*). El análisis de relaciones causales sugiere que las dos especies de quercíneas, a través del retorno de nutrientes en el desfronde, modifican distintamente las propiedades del suelo: las hojas más enriquecidas del quejigo suponen un mayor retorno de nutrientes e incrementan la fertilidad del suelo frente al alcornoque, cuya hoja con menor contenido en nutrientes genera ambientes relativamente empobrecidos. La evaluación de los modelos causales indicó que en última instancia estos cambios en las propiedades del suelo podrían repercutir positivamente sobre la presencia de

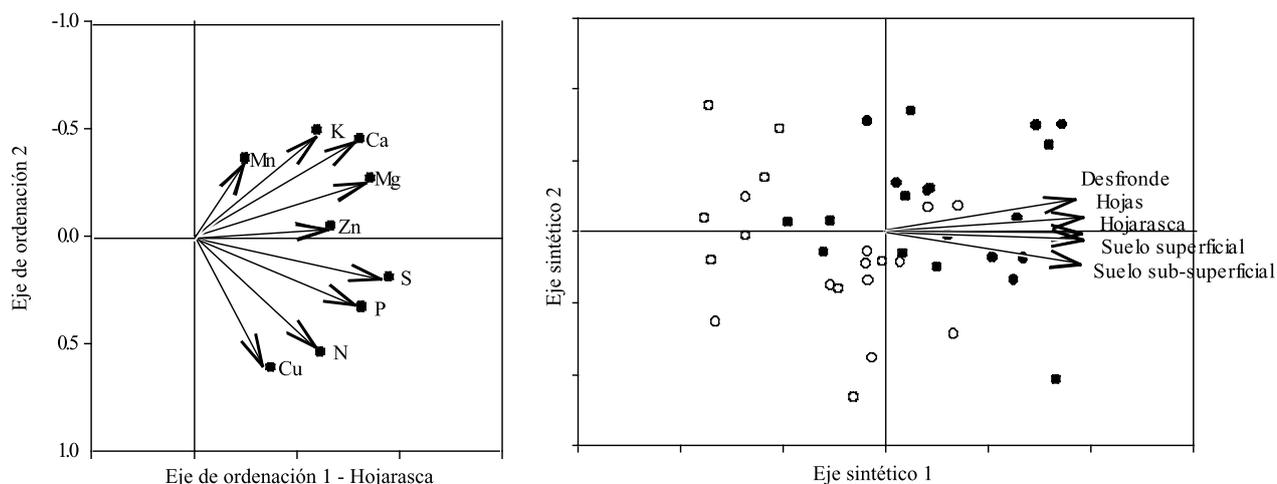


Figura 1. Covariación de la concentración de nutrientes en la hojarasca (panel izquierdo). Este patrón de covariación se repitió en todos los materiales analizados. Covariación de los gradientes de enriquecimiento en nutrientes encontrados en cada uno de los materiales analizados, resultado del análisis de coinerencia (panel derecho). Los puntos representan individuos de *Q. canariensis* (negro) y *Q. suber* (blanco). Los materiales de *Q. canariensis* mostraron en general una concentración en nutrientes significativamente superior a los de *Q. suber* ($p < 0.05$). Figura modificada de APONTE *et al.* (2011)

la propia especie, sugiriendo la existencia de un potencial ciclo de retroalimentación positiva.

Estos resultados concuerdan con estudios realizados en bosques templados y boreales, donde se observó que las especies con una estrategia conservativa de los recursos poseían hojas perennes con bajo contenido en nutrientes, generaban una hojarasca de poca calidad que se descomponía más lentamente, minimizando el retorno de nutrientes y generando un ambiente empobrecido que podría favorecer a su propia especie. En cambio, especies caducifolias con hojas ricas en nutrientes que se descomponen rápidamente aceleraban el ciclado de nutrientes y generaban ambientes fértiles que incrementaban la capacidad competitiva de sus plántulas (HOBBIÉ, 1992; AERTS, 1995).

La capacidad de las especies arbóreas para modificar las condiciones del suelo y los ciclos de nutrientes y generar posibles ciclos de retroalimentación tiene importantes repercusiones para la dinámica de la comunidad vegetal. La alteración de estas interacciones planta-suelo podría afectar a la capacidad competitiva de las especies vegetales llegando a modificar la composición específica de los ecosistemas forestales.

Influencia del árbol sobre la comunidad de micorrizas

La influencia de las diferentes especies de árbol sobre las condiciones abióticas del suelo

puede tener importantes repercusiones en la comunidad de organismos del suelo (APONTE *et al.*, 2010a,b). Los hongos ectomicorrícicos (ECM) forman simbiosis con los árboles del género *Quercus* y son esenciales para su nutrición: el sistema de micorrizas aumenta el área de exploración de las raíces y provee a la planta de recursos inorgánicos, como agua y nutrientes, al mismo tiempo el hongo obtiene energía en forma de productos fotosintetizados (SMITH & READ, 2008).

La composición de la comunidad de hongos ECM está influida por las condiciones abióticas del suelo y por el estrato arbóreo. Por una parte, la identidad del árbol huésped puede ejercer una selección directa sobre las especies de hongos con las que establece la simbiosis (TEDERSOO *et al.*, 2008). Por otra parte, las especies arbóreas pueden influir de modo indirecto mediante su capacidad para alterar las condiciones abióticas del suelo (MORRIS *et al.*, 2008; APONTE *et al.*, 2011).

Se han identificado un total de 69 "especies" (en realidad, unidades taxonómicas operacionales, según sus secuencias genéticas) de hongos ECM asociados a las raíces de *Q. suber* y *Q. canariensis*. Sólo 13 especies de hongos ECM eran comunes a las dos especies de *Quercus*. Los géneros *Tomentella* y *Russula* fueron los más frecuentes, abundantes y con mayor número de especies. Los hongos con fructificaciones

epigeas (60%) y resupinadas (34%) fueron dominantes entre las micorrizas identificadas.

La distribución de especies de hongos ECM estuvo significativamente relacionada con el contenido en calcio de la hojarasca; la cual fue significativamente mayor bajo los quejigos. El análisis de relaciones causales constató que la distribución de especies de hongos simbiotes respondía a las condiciones de fertilidad generadas por las especies de árbol huésped. Sólo aquellos modelos que consideraban el efecto indirecto de las especies de árbol sobre el suelo, mediado por la calidad del desfronde y la hojarasca se ajustaron significativamente a la covariación de patrones observados entre la especie huésped, las condiciones ambientales (hojarasca y suelo) y la comunidad de hongos ECM (Figura 2). Se observó una variación en las familias dominantes de hongos, en el tipo de fructificación y en la diversidad filogenética de la comunidad, asociada al gradiente de fertilidad generado por las influencias de alcornoques y quejigos. La comunidad de hongos ECM asociados a quejigos estuvo dominada por especies con cuerpos fructíferos resupinados y mostró una menor diversidad filogenética que la comunidad asociada a las raíces de alcornoques, que presentó una mayor abundancia de especies de fructificación epigea.

Las condiciones de acidez del suelo, íntimamente relacionadas con la concentración de calcio en la hojarasca y el suelo, afectan distintamente a la capacidad de las especies micorrícicas para fructificar, crecer y establecer nuevas simbiosis, alterando su capacidad competitiva y con ello modificando la estructura de la comunidad de hongos (ERLAND *et al.*, 1990; AGERER *et al.*, 1998). Por otra parte, un aumento en las condiciones de fertilidad del suelo puede suponer un filtro ambiental para las especies micorrícicas, reduciendo la dependencia nutricional del árbol huésped hacia el hongo simbiote; de este modo se explicaría la

menor diversidad específica observada en los ambientes más fértiles (PETER *et al.*, 2001).

Retención por las raíces de elementos traza del suelo

Uno de los componentes del cambio global es la alteración de los ciclos biogeoquímicos de ciertos elementos, como los elementos traza, debido a las actividades de la industria, la minería, la emisión de combustibles fósiles y la expansión de las zonas urbanas, afectando a los sistemas forestales. En condiciones naturales las concentraciones de elementos traza (ET) en el suelo son relativamente pequeñas, pero las actividades humanas han originado un aumento sustancial durante las últimas décadas en las concentraciones biodisponibles de ET a nivel global. Distintas especies de árboles tienen distintas maneras de absorber, transportar y acumular los elementos traza del suelo. Las diferencias inter-específicas en los procesos planta-suelo tienen mucha relevancia en las zonas forestales contaminadas, ya que, dependiendo de la especie de árbol, los elementos pueden ser acumulados en las hojas y liberados en los horizontes más superficiales del suelo (a partir de la descomposición de la hojarasca) o bien retenidos en el sistema radical o en tejidos metabólicamente poco activos (como la madera), donde potencialmente tendrían un menor impacto para el ecosistema.

En el Corredor Verde del Guadiamar, el cadmio (Cd) fue el elemento potencialmente más lábil en condiciones de campo: por término medio un 15% de la cantidad total del cadmio del suelo se presentó en formas fácilmente absorbibles por las plantas (DOMÍNGUEZ *et al.*, 2008a). A pesar de las altas concentraciones de ET en el suelo contaminado y remediado, las tasas de transferencia del suelo a las hojas de las especies leñosas empleadas en la reforestación de la zona fue baja; además la relación con los factores edáficos no fue significa-

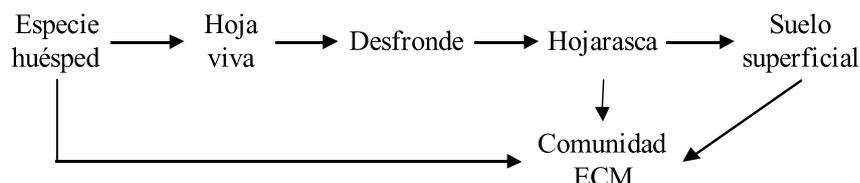


Figura 2. Modelo causal para las relaciones observadas entre la especie huésped, el contenido en Ca de los distintos componentes y la composición de la comunidad de ectomicorrizas. Este modelo incluye el efecto directo de la especie huésped y el efecto indirecto mediado por su influencia en las condiciones del medio

tiva. La excepción fue el álamo blanco que alcanzó valores de hasta $3 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ de Cd en hojas (DOMÍNGUEZ *et al.*, 2008b). Estos niveles están por encima del rango normal de concentraciones en plantas superiores y pueden ser tóxicos para los herbívoros. En consecuencia, esta especie acumuladora de Cd no es recomendable para la reforestación de zonas contaminadas por ET, ya que promueve su movilización en la red trófica.

La encina, por contrario, mostró una alta capacidad para retener el Cd en su sistema radical, especialmente en las raíces finas, y una tolerancia relativamente buena a exposiciones altas de este elemento en condiciones experimentales. Incluso ante exposiciones extremadamente altas de Cd ($200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de Cd, suministrado en la solución nutritiva), la eficiencia máxima del fotosistema II (F_v/F_m) en las plántulas de encina no fue significativamente menor que el óptimo teórico (0,83), si bien las plantas presentaron cambios en la alocaión de la biomasa (incremento del cociente raíz:vástago) y disminución en la conductancia estomática y en las tasas de crecimiento. El Cd fue altamente retenido en el sistema radical de plántulas de encina y lentisco (por ejemplo, plantas expuestas a dosis de $200 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de Cd presentaron concentraciones de Cd en la raíz de hasta $1.400 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$), y escasamente transportado hacia las hojas (el cociente del elemento en hojas:raíces fue inferior a 0,1 para la encina, y con un máximo de 0,3 para el lentisco). Este patrón de retención radical no se observó para el talio (Tl), que fue ampliamente transportado de las raíces a las hojas, causando una mayor respuesta tóxica en las plantas de ambas especies.

Las amplias diferencias inter-específicas en la manera de absorber y translocar no sólo macro y micronutrientes, sino también elementos traza no esenciales, pueden contribuir a la huella diferencial de las distintas especies de árboles sobre las propiedades de los suelos forestales.

Influencia del dosel sobre los procesos de regeneración

En ambientes heterogéneos, como es el caso de los bosques mediterráneos, las especies de plantas se segregan espacialmente en respuesta a filtros selectivos, tanto bióticos como abióticos, que pueden afectar a diferentes fases demográficas a lo largo de la ontogenia de la planta (GRUBB, 1977). Uno de los principales filtros es el ejercido por la

cubierta vegetal, que juega un papel decisivo en las primeras fases del ciclo regenerativo de las distintas especies que componen la comunidad. La caracterización del grado de idoneidad para el reclutamiento que ofrecen los distintos microsítios bajo la cubierta vegetal requiere una aproximación multi-fase, de modo que el reclutamiento sea explorado a lo largo de fases demográficas consecutivas (semilla, plántula, brinzal, juvenil) que están conectadas mediante procesos transicionales (dispersión, germinación, emergencia y supervivencia de plántulas) (CLARK *et al.*, 1999).

En el bosque de estudio, los procesos demográficos asociados a las fases de semilla y plántula mostraron tendencias opuestas a lo largo del gradiente de cubierta vegetal (Figura 3; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2012). Se observaron conflictos ontogenéticos (*sensu* SCHUPP 1995): por una parte, la supervivencia de semillas disminuyó de manera acusada a medida que aumentó la cubierta vegetal; esta relación inversa se puede explicar por la mayor actividad de forrajeo que muestran los roedores en este tipo de microhábitats cubiertos (generalmente bajo matorral), donde encuentran mayor grado de protección frente a sus propios depredadores (PÉREZ-RAMOS & MARAÑÓN, 2008; PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2008). Por el contrario, los procesos de germinación y emergencia de plántulas se vieron mermados en los microsítios más abiertos, con suelos arcillosos y eventos temporales de encharcamiento (URBIETA *et al.*, 2008b). En relación al crecimiento de plántulas, se encontraron diferencias entre alcornoques y quejigos a lo largo del gradiente de cubierta vegetal. Así, la biomasa final aérea de plántulas de dos años fue menor bajo la cubierta vegetal más densa, pero sólo en el caso del alcornoque (PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2010). Probablemente, el balance neto de carbono para esta especie se volvió negativo bajo condiciones limitantes de luz, una vez que se agotaron las reservas acumuladas en la semilla y la plántula se volvió más dependiente de los recursos del medio (PÉREZ-RAMOS *et al.*, 2010). La ausencia de respuesta que mostró la especie caducifolia (quejigo) a la escasez de luz refleja su mayor grado de tolerancia a la sombra durante fases demográficas tempranas.

Dado que las probabilidades de transición más bajas se dieron durante el proceso de supervivencia de semillas, la probabilidad acumulada

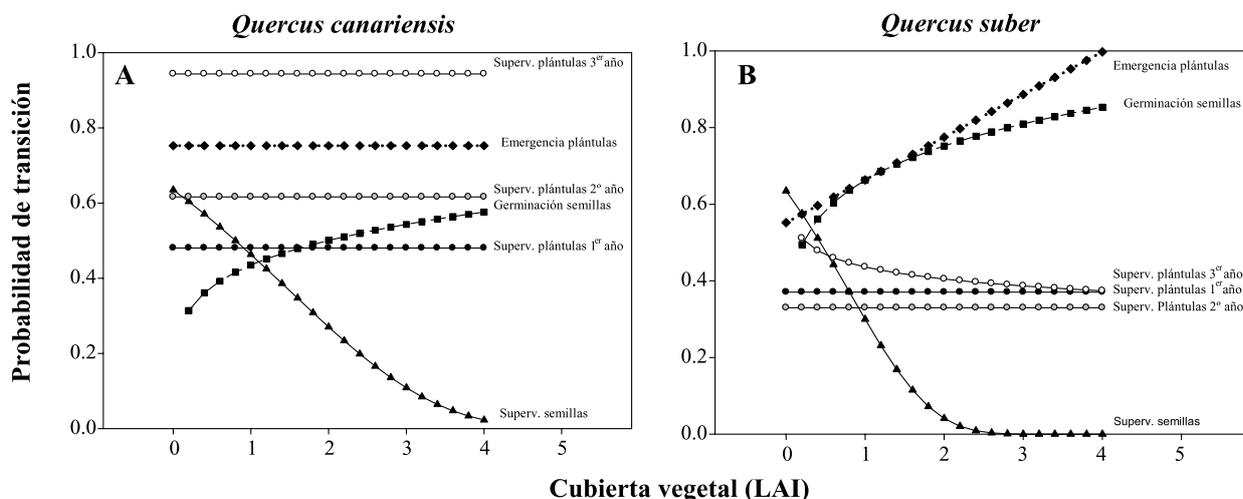


Figura 3. Conflictos ontogenéticos a lo largo de un gradiente natural de cubierta vegetal (expresada como LAI, del inglés "Leaf Area Index") en las dos especies de estudio: (A) *Quercus canariensis* y (B) *Q. suber*. Figura modificada de PÉREZ-RAMOS et al. (2012)

de reclutamiento disminuyó fuertemente a lo largo del gradiente de cubierta vegetal (PÉREZ-RAMOS et al., 2012). Así, los modelos predijeron una mayor probabilidad de reclutamiento exitoso en micrositios abiertos (claros de bosque) en el caso de alcornoque (*Q. suber*). Sin embargo, el pico de máximo reclutamiento para quejigo (*Q. canariensis*) apareció en valores más intermedios de cubierta vegetal, en gran parte debido a las tasas más bajas de depredación de semillas cuantificadas para este especie (PÉREZ-RAMOS et al., 2008). Estos resultados aportan evidencias sobre la partición de nichos de regeneración entre las dos especies de *Quercus*, que a su vez influirán sobre los patrones de distribución de brinzales, juveniles y adultos en el área de estudio (PÉREZ-RAMOS et al., 2012). En general, se espera que las especies caducifolias tengan mayor frecuencia en hábitats de dosel más denso, con mayor disponibilidad de agua y nutrientes (véase también MALTEZ-MOURO et al., 2009).

La huella del árbol y sus consecuencias ecológicas

Los árboles actúan como organismos ingenieros e imprimen una "huella" en su entorno inmediato. Modifican las condiciones del medio tanto a través de efectos directos (sombreado, aportes de biomasa y elementos minerales) como indirectos (atracción de animales, cam-

bios en microorganismos del suelo) (BINKLEY y GIARDINA, 1998; MARAÑÓN et al., 2009; APONTE et al., 2011). La estructura y composición del dosel arbóreo afectan a la probabilidad de reclutamiento de las especies del bosque, tanto por su papel como productores de semillas como por las condiciones del medio (huellas) modificadas por los árboles. Entender la relación entre el dosel arbóreo y el banco de plántulas en el sotobosque puede ser muy útil para predecir la dinámica del bosque (PACALA et al., 1996).

Los resultados de este estudio han mostrado cómo la especie, la abundancia y la distribución de los árboles dominantes en la vecindad tienen un efecto predecible en la abundancia de la regeneración en el sotobosque. La presencia de alcornoque (*Quercus suber*) y de quejigo (*Q. canariensis*) tienen un efecto positivo en la abundancia de plántulas y brinzales de la misma especie, sin embargo tienen un efecto negativo sobre la regeneración de la otra especie (heteroespecífica). El patrón es opuesto para los árboles de acebuche (*Olea europaea*) que han mostrado un efecto negativo sobre la regeneración de la misma especie. Por otra parte, no se ha encontrado un efecto significativo de los árboles en decaimiento sobre la regeneración. La riqueza de especies de plántulas y brinzales tampoco parece estar afectada por la especie de árbol en la vecindad.

En esta primera aproximación sobre la caracterización de la huella y sus consecuencias ecológicas se ha mostrado que la regeneración

natural de las especies leñosas de estos bosques mixtos ocurre tanto bajo árboles sanos como bajo árboles (alcornoques) en decaimiento. Estas evidencias observacionales serán complementadas con estudios experimentales para esclarecer los mecanismos mediante los cuales los árboles afectan a la frecuencia espacial y la densidad del regenerado.

Agradecimientos

El proyecto Interbos (CGL2008-04503-C03-01) ha sido financiado por el MCINN y los fondos europeos FEDER. Agradecemos a Rafael Villar, José Manuel Murillo y a los participantes del proyecto coordinado INTERBOS por sus colaboraciones en diferentes fases de los estudios revisados en este artículo.

BIBLIOGRAFÍA

- AERTS, R.; 1995. The advantages of being evergreen. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 402-407.
- AGERER, R.; TAYLOR, A.F.S. & TREU, R.; 1998. Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ectomycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 199: 83-89.
- APONTE, C.; GARCÍA, L.V.; MARAÑÓN, T. & GARDES, M.; 2010a. Indirect host effect on ectomycorrhizal fungi: Leaf fall and litter quality explain changes in fungal communities on the roots of co-occurring Mediterranean oaks. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 788-796.
- APONTE, C.; GARCÍA, L. V.; PÉREZ-RAMOS, I. M.; GUTIÉRREZ, E. & MARAÑÓN, T.; 2011. Oak trees and soil interactions in Mediterranean forests: a positive feedback model. *J. Veg. Sci.* 22(5): 856-867.
- APONTE, C.; MARAÑÓN, T. & GARCÍA, L.V.; 2010b. Microbial C, N and P in soils of Mediterranean oak forests: influence of season, canopy cover and soil depth. *Biogeochemistry* 101: 77-92.
- BINKLEY, D. & GIARDINA, C.; 1998. Why do tree species affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions. *Biogeochemistry* 42(1-2): 89-106.
- CANHAM, C. D. & URIARTE, M.; 2006. Analysis of neighborhood dynamics of forest ecosystems using likelihood methods and modeling. *Ecol. Appl.* 16(1): 62-73.
- CLARK, J.S.; BECKAGE, B.; CAMILL, P.; CLEVELAND, B.; HILLE RIS LAMBERS, J.; LICHTER, J.; MCLACHLAN, J.; MOHAN, J. & WYCKOFF, P.; 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *Am. J. Bot.* 86: 1-16.
- DOMÍNGUEZ, M.T.; MADRID, F.; MARAÑÓN, T. Y MURILLO, J.M.; 2008b. Factores que condicionan la disponibilidad de elementos traza en las repoblaciones forestales de la cuenca del Guadiamar (Sevilla). *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 25: 167-172.
- DOMÍNGUEZ, M.T.; MARAÑÓN, T.; MURILLO, J.M. & REDONDO-GÓMEZ, S.; 2011. Ecophysiological response of Holm oak seedlings (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) to high concentrations of Cd and Tl in the rhizosphere. *Chemosphere* 83: 1166-1174.
- DOMÍNGUEZ, M.T.; MARAÑÓN, T.; MURILLO, J.M.; SCHULIN, R. & ROBINSON, B.H.; 2008a. Trace element accumulation in woody plants of the Guadiamar Valley, SW Spain: a large-scale phytomanagement case study. *Environ. Pollut.* 152: 50-59.
- EHRENFELD, J.G.; RAVIT, B. & ELGERSMA, K.; 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Rev. Environ. Resour.* 30: 75-115.
- ERLAND, S.; SODERSTROM, B. & ANDERSSON, S.; 1990. Effects of liming on ectomycorrhizal fungi infecting *Pinus sylvestris* L. II. Growth rates in pure culture at different pH values compared to growth rates in symbiosis with the host plant. *New Phytologist* 115: 683-688.
- FINZI, A.C.; CANHAM, C.D. & VAN BREEMEN, N.; 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* 8: 447-454.
- GARCÍA, L.V.; APONTE, C.; POZUELOS, A.; FLORIDO, M.; GUTIÉRREZ, E.; PÉREZ-RAMOS, I. Y MARAÑÓN, T.; 2008. Relación entre la composición de las hojas, desfronde, hojarasca y suelo en un bosque mixto de *Quercus suber* L. y *Q. canariensis* Willd. *Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 25: 201-207.

- GÓMEZ-APARICIO, L.; CANHAM, C. D. & MARTIN, P.H.; 2008. Neighbourhood models of the effects of the invasive *Acer platanoides* on tree seedling dynamics: linking impacts on communities and ecosystems. *J. Ecol.* 96(1): 78-90.
- GRUBB, P.J.; 1977. Maintenance of species-richness in plant communities: importance of regeneration niche. *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 52: 107-145.
- HOBBIE, S.E.; 1992. Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 7: 336-339.
- MALTEZ-MOURO, S.; GARCÍA, L.V. & FREITAS, H.; 2009. Influence of forest structure and environmental variables on recruit survival and performance of two Mediterranean tree species (*Quercus faginea* L. and *Q. suber* Lam.). *Eur. J. For. Res.* 128: 27-36.
- MARAÑÓN, T.; PUGNAIRE, F.I. & CALLAWAY, R.M.; 2009. Mediterranean-climate oak savannas: the interplay between abiotic environment and species interactions. *Web Ecology* 9: 30-43.
- MARAÑÓN, T.; VILLAR, R. Y ZAVALA, M.A.; 2011. Interacciones ecológicas y cambio global en el bosque mediterráneo. Proyecto Interbos. *Europa Cork* 54: 33-35.
- MORRIS, M.H.; SMITH, M.E.; RIZZO, D.M.; REJMANEK, M. & BLEDSOE, C.S.; 2008. Contrasting ectomycorrhizal fungal communities on the roots of co-occurring oaks (*Quercus* spp.) in a California woodland. *New Phytologist* 178: 167-176.
- PACALA, S.W.; CANHAM, C.D.; SAPONARA, J.; SILANDER, J.A.; KOBE, R.K. & RIBBENS, E.; 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecol. Monog.* 66(1): 1-43.
- PEÑUELAS, J.; SARDANS, J.; OGAYA, R. & ESTIARTE, M.; 2008. Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: effect of simulated climate change. *Polish J. Ecol.* 56: 613-622.
- PÉREZ-RAMOS, I.M. & MARAÑÓN, T.; 2008. Factors affecting postdispersal seed predation in two coexisting oak species: microhabitat, burial and exclusion of large herbivores. *Forest Ecol. Manage.* 255: 3506-3514.
- PÉREZ-RAMOS, I.M.; GÓMEZ-APARICIO, L.; VILLAR, R.; GARCÍA, L.V. & MARAÑÓN, T.; 2010. Seedling growth and morphology of three oak species along field resource gradients and seed mass variation: a seedling age-dependent response. *J. Veg. Sci.* 21: 419-437.
- PÉREZ-RAMOS, I.M.; URBIETA, T.I.; MARAÑÓN, T.; ZAVALA, M.A. & KOBE, R.K.; 2008. Seed removal in two coexisting oak species: ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. *Oikos* 117: 1386-1396.
- PÉREZ-RAMOS, I.M.; URBIETA, T.I.; ZAVALA, M.A. & MARAÑÓN, T.; 2012. Ontogenetic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. *J. Ecol.* 100: 467-477.
- PETER, M.; AYER, F. & EGLI, S.; 2001. Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. *New Phytologist* 149: 311-325.
- SCHUPP, E.W.; 1995. Seed seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82 (3): 399-409.
- SMITH, S.E. & READ, D.J.; 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*. Academic Press, New York.
- TEDERSOO, L.; JAIRUS, T.; HORTON, B.M.; ABARENKOV, K.; SUVI, T.; SAAR, I. & KÖLJALG, U.; 2008. Strong host preference of ectomycorrhizal fungi in a Tasmanian wet sclerophyll forest as revealed by DNA barcoding and taxon-specific primers. *New Phytologist* 180: 479-490.
- URBIETA, I.R.; PÉREZ-RAMOS, I.M.; ZAVALA, M.A.; MARAÑÓN, T. & KOBE, R.K.; 2008b. Soil water heterogeneity and emergence time control seedling establishment in three co-occurring oak species. *Can. J. For. Res.* 38: 2382-2393.
- URBIETA, I.R.; ZAVALA M.A. & MARAÑÓN, T.; 2008a. Human and non-human determinants of forest composition in southern Spain: evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of management over the past century. *J. Biogeography* 35: 1688-1700.