

EFECTO DE LA HERBIVORIA POR UNGULADOS EN EL CRECIMIENTO DE *Pinus sylvestris nevadensis*.

Hódar, J.A.; Gómez, J.M.; García, D. y Zamora, R.

Grupo de Investigación de Ecología Terrestre
 Departamento de Biología Animal y Ecología
 Facultad de Ciencias, Universidad de Granada
 Avda. Fuentenueva s/n, 18071, Granada, España.
 E-mail: JHODAR@GOLIAT.UGR.ES

RESUMEN

En el presente trabajo presentamos los primeros datos sobre un estudio de la ecología de *Pinus sylvestris nevadensis* cuyo objetivo principal es cuantificar los factores ecológicos que limitan la regeneración natural de sus poblaciones. Elegimos dos parcelas de estudio en el entorno del Trevenque, en las que estudiamos el patrón de crecimiento y las causas de pérdida de brotes en pinos prerreproductores. La herbivoría por ungulado, especialmente *Capra pyrenaica* y cabras y ovejas domésticas, afectó negativamente al crecimiento de los pinos, ralentizándolo y provocando morfologías achaparradas. La incidencia de la herbivoría se ve limitada por la presencia de plantas espinosas en el entorno de los pinos. Nuestros resultados sugieren que la regeneración del bosque de pinos albar se vería favorecida con la limitación del ganado doméstico y salvaje en la zona subalpina de Sierra Nevada y la protección del matorral espinoso.

Palabras clave: herbivoría por ungulados, interacciones con matorral espinoso, *Pinus sylvestris nevadensis*, regeneración del bosque, Sierra Nevada.

ABSTRACT

This paper analyses the ecological factors limiting the natural regeneration of *Pinus sylvestris nevadensis* woodlands. We chose two sites near Trevenque Peak, to study the growth pattern and the bud losses in sapling pines. Browsing by ungulates, especially *Capra pyrenaica* and domestic goat and sheep, retarded pine growth and produced stunted forms. The presence of thorny shrubs surrounding the saplings decreased herbivory damage. Our results suggest that the regeneration of Scots pine woodlands would be favoured by restricting the access of livestock and Spanish Ibex to the subalpine area of Sierra Nevada, as well as by protecting the understory of thorny shrubs.

Key words: Mammal herbivory, *Pinus sylvestris nevadensis*, Sierra Nevada, facilitation by thorny shrubs, woodland regeneration, conservation of Mediterranean mountain forest.

INTRODUCCION

El pino albar *Pinus sylvestris* L. está distribuido por todo el continente eurasiático, desde Siberia hasta la Península Ibérica, alcanzando su límite meridional de distribución en Sierra Nevada y Sierra de Baza (Boratynski, 1991). Las poblaciones de pino albar que crecen sobre sustrato dolomítico en el entorno del Trevenque, consideradas las únicas poblaciones autóctonas de Sierra Nevada (Boissier, 1837), están geográficamente aisladas del resto de poblaciones de la especie y constituyen la variedad *Pinus sylvestris nevadensis* (Christ.) Heywood (Molotkov y Patlaj, 1991; Molero et al., 1992). Se distribuyen entre los 1600 y los 2100 m s.n.m. (Boratynski, 1991), formando junto con la sabina *Juniperus sabina* L. y el enebro *J. communis* L. la asociación *Daphno oleoidis-Pinetum sylvestris* Rivas Martínez 1964 (Martínez-

Parras et al., 1987). Según Boratynski (1991), estos pinos son poblaciones relictas que han quedado aisladas en Sierra Nevada al finalizar el último período glacial y fragmentarse el área de distribución de la especie. Esta afirmación está apoyada por datos palinológicos, los cuales muestran que, en gran parte de la Península Ibérica, los bosques de montaña de *P. sylvestris* son autóctonos (Peñalba, 1994)..

La mayoría de las investigaciones sobre la ecología de *P. sylvestris* se han realizado en el Norte y Centro de Europa, donde los principales factores de mortalidad son la herbivoría por micro y macromamíferos (Niemelä y Danell, 1988; Danell et al., 1990; Sunnerheim-Sjöberg y Hämäläinen, 1992; Edenius, 1993) además de diversas especies de insectos plagas, como *Retinia resinella* L. o *Hylobius abietis* L. (Väisänen et al., 1992; Lévrier et al., 1994). Por el contrario, apenas existe información sobre su biología y ecología en el extremo sur de su área de distribución. Nuestras investigaciones preliminares nos sugieren que las poblaciones de *P. sylvestris* están muy envejecidas, con muchos individuos en fase senescente. A finales del siglo pasado Voigt (1889) ya apreció este declive en las poblaciones nevadenses de pino albar, atribuyéndolo a las cortas de árboles para carboneo. Sin embargo, desaparecida ya esta actividad, es crucial saber si los bosques autóctonos de *Pinus sylvestris* tienen capacidad de regeneración e incluso de colonización de nuevas áreas bajo las condiciones ecológicas actuales. En este contexto, estamos llevando a cabo un estudio integrado a largo plazo de la ecología de ésta y otras especies leñosas de alta montaña en Sierra Nevada y Sierra de Baza, cuyo objetivo general es el análisis de los factores que condicionan su capacidad de reproducción y regeneración. En el presente trabajo, presentamos datos preliminares sobre la ecología de *P. sylvestris* en Sierra Nevada, estudiando los factores, especialmente la herbivoría por ungulado, que afectan al crecimiento y supervivencia de los pinos desde la fase plántula hasta la de prerreproductor.

MATERIAL Y METODOS

Área de estudio

La zona general de estudio se sitúa en el Barranco del Espinal (UTM 30SVG5905), en el entorno del Trevenque. En la primavera de 1995 delimitamos dos parcelas en esta zona. Una de ellas, situada a 1800 metros de altitud y de 1.9 Ha de superficie aproximada, es un bosque mixto de *Pinus sylvestris*, *Acer granatense* Boiss. y *Taxus baccata* L., con un matorral bien desarrollado de *Lonicera arborea* Boiss., *J. communis*, *J. sabina*, *Berberis hispanica* Boiss. & Reuter, *Cotoneaster granatensis* Boiss., *Amelanchier ovalis* Medicus, *Crataegus monogyna* Jacq., *Rosa stylosa* Desv., *R. pimpinellifolia* L. y *Genista versicolor* Boiss. (Parcela Bosque, en adelante). La otra parcela está situada a 1900 metros de altitud en el límite superior de distribución del pino albar en la zona (Parcela Límite Forestal, en adelante), tiene 1.8 Ha de superficie, y es un espinal-piornal con *Erinacea anthyllis* Link, *Salvia oxyodon* Vahl, *Eupleurum spinosum* Gouan, *Vella spinosa* Boiss., *Ononis aragonensis* Asso y *Prunus ramburii* Boiss., donde el pino albar está muy disperso. Hemos estudiado también el crecimiento y supervivencia de los pinos dentro del Jardín Botánico de la Cortijuela, en la vertiente del Arroyo de Huenes (Parcela Jardín, en adelante). Este enclave fue vallado hace seis años, por lo que los pinos no han sufrido herbivoría por ungulado desde entonces.

La zona de estudio está frecuentada por rebaños de ovejas y cabras domésticas, así como por grupos de vacas, caballos, jabalíes y cabras monteses.

Marcaje de pinos

En cada una de las dos parcelas (Bosque y Límite Forestal) del Barranco del Espinal marcamos a principios de verano de 1995 todos los juveniles prerreproductores que encontramos, desde plántulas germinadas ese mismo año hasta juveniles con una altura máxima aproximada de 1.5 m, límite en el cual algunos pinos empiezan a reproducirse en la zona. En total fueron marcados 95 pinos en la parcela Límite Forestal y 123 en la parcela Bosque. Adicionalmente

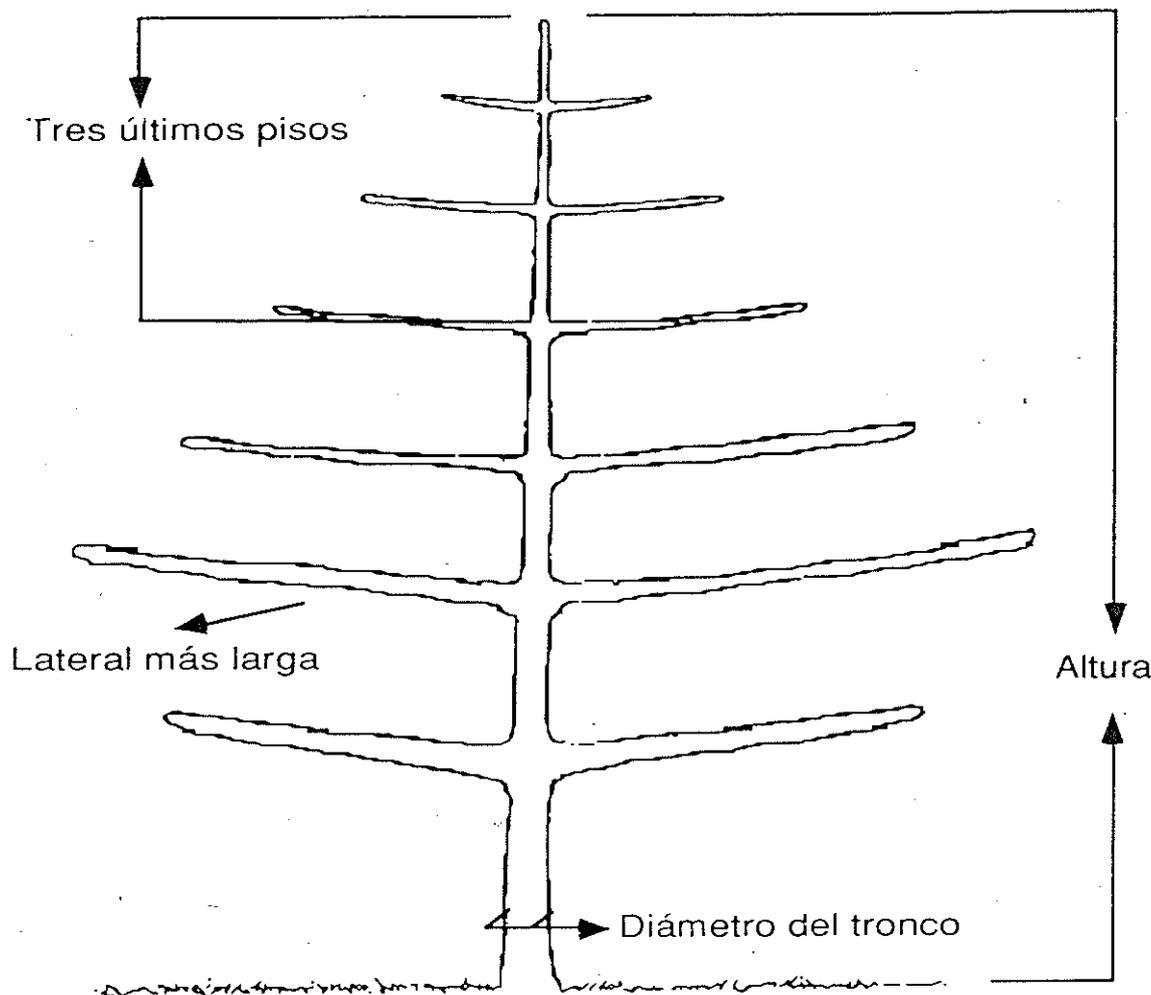


Figura 1. Representación esquemática de un ejemplar prerreproductor de *Pinus sylvestris*. Se muestran algunas de las variables morfológicas que fueron cuantificadas.

Figure 1. Schematic representation of juvenile Scots pines. Some growth-related variables are shown.

CATEGORIAS	VARIABLES MEDIDAS
Crecimiento	Altura total
	Diámetro del tronco en la base
	Número de pisos
	Número de brotes del año
	Longitud y piso de la rama lateral más larga
	Longitud de los tres últimos internudos
Microhábitat	Longitud de las tres últimas ramas laterales
	Contacto directo (ángulo) con plantas leñosas
	Altura máxima a la que se produce contacto
Daños	Porcentaje de cobertura arbórea
	Número de brotes herbivorizados por ungulados
	N. brotes muertos por heladas
	N. brotes herbivorizados por insectos
	N. brotes muertos por otras causas

Tabla 1. Relación de las variables que fueron cuantificadas en los ejemplares prerreproductores de *Pinus sylvestris*.

Table 1. List of variables quantified for seedling and sapling of Scots pine.

se marcaron 24 juveniles en el Jardín Botánico de la Cortijuela para cuantificar el patrón de crecimiento de los pinos juveniles que no sufren herbivoría por ungulados.

Para cada pino marcado se han analizado hasta el momento los siguientes tres grupos de variables. Un primer grupo estaba formado por aquellos rasgos relacionados con el patrón de crecimiento, y fueron la altura total, el diámetro del tronco en la base, el número de pisos, la longitud y piso de la rama lateral más larga, la altura de los tres últimos internudos, y la longitud de la antepenúltima y penúltima ramas laterales. El segundo grupo se relacionó con la estructura del microhábitat ocupado por cada planta marcada, y fueron el contacto directo (medido como ángulo) con plantas leñosas y altura máxima a la que se produce, y la cobertura arbórea. Además, en torno a la planta se definieron cuatro ejes perpendiculares de 1 m cada uno, en los que cada 25 cm se anotaba la presencia o ausencia de vegetación leñosa, con el fin de cuantificar el grado de cobertura por matorral del entorno inmediato. El tercer y último grupo de variables cuantificadas estuvo relacionado con los factores bióticos y abióticos que actuaron como supuestas causas de mortalidad de brotes, y fueron el número de pérdidas de dominancia apical (estima de la intensidad con la que se ha visto sometido a herbivoría a lo largo de su vida) y número de meristemos (brotes) intactos, comidos por ungulado, dañados por helada, comidos por insectos o dañados por otras causas (ver Tabla 1 y Fig. 1). La supervivencia y daños por herbivoría se analizaron de nuevo en las mismas plantas marcadas al principio del otoño de 1995.

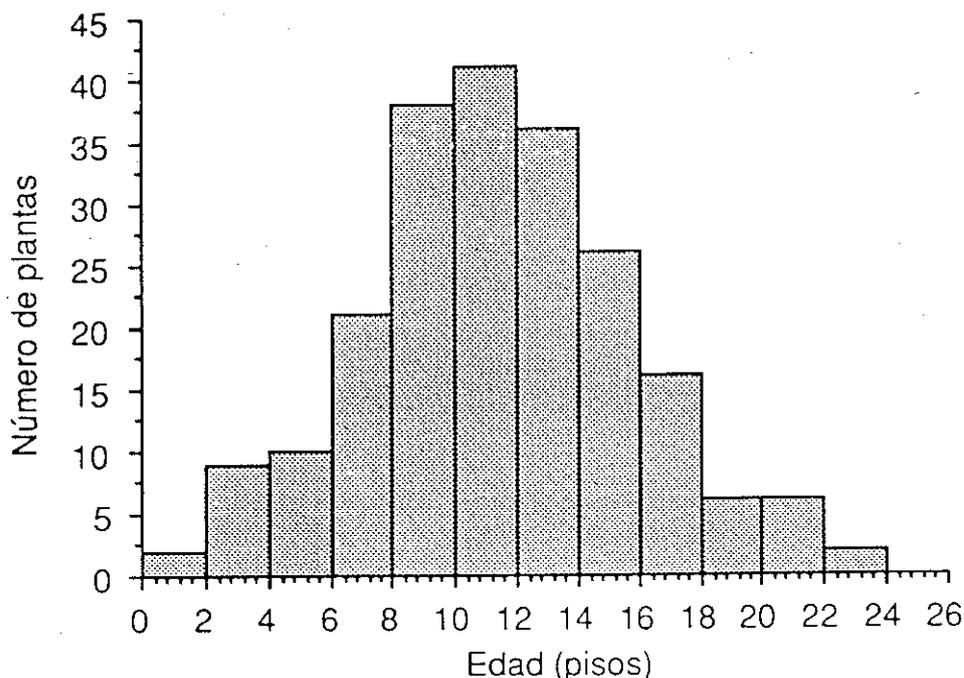


Figura 2. Distribución de frecuencias de las edades de los pinos prerreproductores marcados en el Barranco del Espinal.
 Figure 2. Frequency distribution of juvenile Scots pine size.

RESULTADOS

La densidad de pinos prerreproductores es de 52 pinos/Ha en las parcela de Límite Forestal y 65 pinos/Ha en la parcela de Bosque. La edad de los pinos muestreados oscila entre 1 y 24 años, aunque la mayoría de ellos tenían una edad de 10-13 años (Fig. 2). Los pinos prerreproductores alcanzaron una altura media de tan sólo 50 cm, y ninguno sobrepasó los 130 cm de altura (Tabla 2).

Variable	Análisis de varianza	Límite forestal	Bosque	Jardín
Pisos-Edad	4.68*	11.88±4.14a (3-22)	10.19±4.26b (1-23)	10.46±5.77a (1-24)
Altura	0.41 ns	50.70±25.54 (6.5-115.0)	50.88±27.82 (4.3-128.0)	62.60±40.20 (6.0-186.0)
Altura tres últimos pisos	2.71 ns	13.02±7.66 (3-42)	15.00±8.39 (2-47)	15.98±8.19 (4-31)
Rama lateral más larga	0.87 ns	35.18±18.25 (6-80)	32.41±17.15 (1-67)	31.32±18.78 (1.5-81.0)
Diámetro de tronco	13.05****	31.05±20.90a (2-82)	19.41±14.75b (0.7-68.0)	13.78±12.65b (1-57)

Tabla 2. Comparación entre parcelas de los valores medios para las variables relacionadas con el crecimiento de los pinos marcados. Los datos se ofrecen como media \pm desviación típica, mostrándose entre paréntesis los valores máximos y mínimos. En los análisis de varianza significativos, las medias en la misma fila seguidas por diferentes letras son estadísticamente diferentes a $p < 0.05$ según la prueba a posteriori de Bonferroni-Dunn. (ns= no significativo, * $p < 0.05$, **** $p < 0.0001$).

Table 2. Growth-related traits (mean \pm SD) for juvenile Scots pines in the Sierra Nevada. Rank is shown in parentheses. Between-plots comparison is made by one-way ANOVA (ns= non-significant, * $p < 0.05$, **** $p < 0.0001$). Means in the same row followed by different letters are different at $p < 0.05$ according to Bonferroni-Dunn test.

Hemos encontrado varias fuentes de mortalidad de brotes actuando a principio de verano sobre *P. sylvestris* (Fig. 3). La principal de ellas fue la herbivoría producida por ungulados, principalmente la cabra montés y los rebaños de cabras y ovejas domésticas (Fig. 3). Por el contrario, se registraron muy pocos brotes muertos por otras causas como heladas y/o herbivoría de insectos (sobre todo *Retinia resinella*). Además de esto, hemos observado herbivoría producida por el ortóptero *Eumigus monticola*, aunque sólo sobre acículas y sin afectar nunca a la viabilidad del brote.

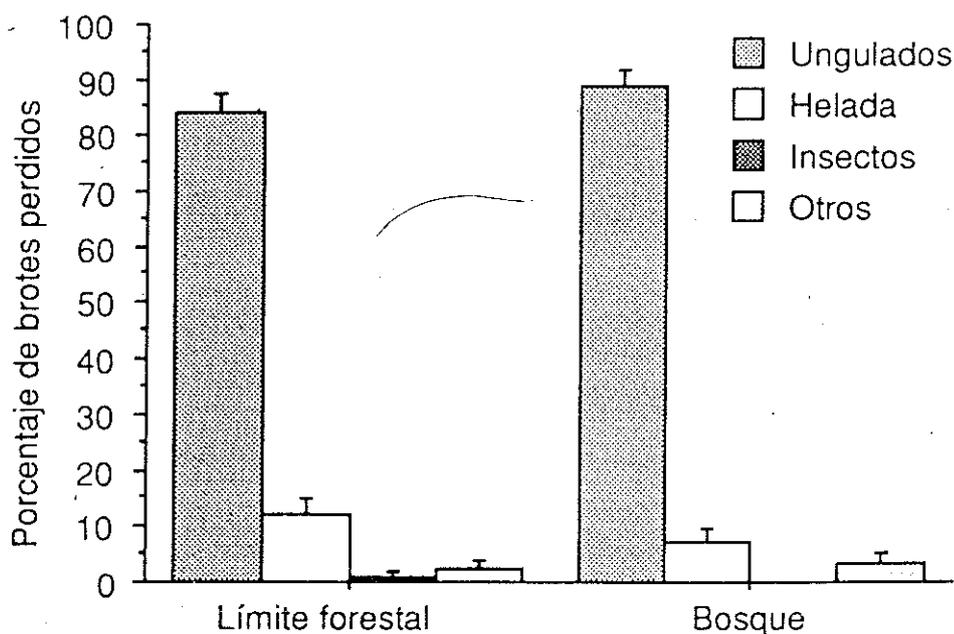


Figura 3. Porcentaje de brotes perdidos por cada factor de mortalidad en pinos prerreproductores. "Otros" se refiere a daño mecánico.

Figure 3. Proportion of buds lost to each mortality factor in juvenile pines. "Otros" refers to mechanic damage.

La intensidad de la herbivoría por ungulado es muy alta en el Barranco del Espinal: la proporción de plantas herbivorizadas fue del 83.2% en el Límite Forestal y del 70.7% en el Bosque. El principal daño que producen los ungulados ramoneadores en los juveniles de pino silvestre se deriva del tipo de ramoneo que efectúan, consistente en comer enteros los brotes terminales, con lo que el efecto no sólo es de defoliación, sino también de poda. Los brotes quedan cortados varios cm por debajo de la yema terminal, y normalmente el tallo no es capaz de producir nuevos meristemas hasta la temporada siguiente. La herbivoría es más fuerte en la parcela Límite Forestal (Tabla 3), donde incluso algunas de las plantas perdieron la mayoría de sus brotes de crecimiento.

Variable	Análisis de varianza	Límite forestal	Bosque	Jardín
% herbivoría	7.61**	16.46±14.66a (0-61.8, 95)	11.59±12.11b (0-61.5, 123)	-----
% pérdidas	37.56****	37.31±19.51a (0-91.7, 89)	34.92±22.66a (0-83.3, 123)	3.85±8.39b (0-33.3, 24)

Tabla 3. Comparación de los valores medios para las variables relacionadas con la interacción con los ungulados. % herbivoría es el número de brotes comidos por ungulado dividido por el número de brotes totales para cada pino. % pérdidas es el número de pérdidas de dominancia apical dividido por el número de pisos. Abreviaturas como en Tabla 2.

Table 3. Herbivory-related traits (mean±1 SD) for juvenile Scots pines in the Sierra Nevada. "% herbivoría" is the proportion of the total buds eaten by ungulates. "% pérdidas" is the proportion of apical dominance lost to mammal herbivory. See Table 2 for codes.

Existe una diferencia importante entre parcelas en la relación entre el diámetro del tronco y la altura del pino (Fig. 4). Los pinos juveniles del Jardín son más altos y presentan troncos más delgados, mientras que los pinos del Bosque y sobre todo los del Límite Forestal son muchos más achaparrados y con troncos mucho más gruesos. Este fenómeno es debido a que los meristemas apicales, causantes del crecimiento en altura de los individuos, son dañados de forma reiterada en los pinos que sufren la herbivoría por ungulados. Dada la arquitectura de crecimiento del pino, una rama lateral próxima al brote afectado recoge el impulso de crecimiento que antes tenía el tallo comido, produciéndose una pérdida de dominancia apical. Las plantas del Jardín, al carecer de herbivoría, rara vez sufren pérdidas de dominancia, y tuvieron por tanto una altura mayor para la misma edad. Además, el diámetro del tronco del pino en su base fue mucho menor en los pinos del Jardín que en los pinos de los dos sectores del Barranco del Espinal (Tabla 2).

De todas las variables que hemos analizado, la presencia de matorral espinoso rodeando al pino se correlacionó negativamente con la intensidad de herbivoría por ungulado (estimada como el porcentaje de pérdidas de dominancia apical). Pinos creciendo entre matorrales tuvieron menos probabilidad de ser herbivorizados que pinos creciendo aislados, tanto en el sector de Bosque como en el Límite Forestal (Fig. 5).

DISCUSION

Nuestros resultados muestran que los pinos albares prerreproductores sufren herbivoría por ungulados, básicamente cabras monteses y cabras y ovejas domésticas. Otros autores han demostrado que estos ungulados utilizan muchas especies de plantas leñosas como alimento (Martínez, 1988, 1994; Fandos, 1991; García-González y Cuartas, 1992a y b; Cuartas y García-González, 1992), entre ellas no sólo *Pinus sylvestris* sino otras especies de pinos como *P. nigra* o *P. halepensis*, que pueden llegar a ser un recurso importante para estos animales

en ciertas épocas desfavorables (Martínez, 1988, 1994). Aunque *P. sylvestris* es intensamente atacado por *Retinia resinella* en zonas del norte de Europa (Väisänen et al., 1992), este tortricido no parece ser una importante fuente de mortalidad de brotes en los pinos de Sierra Nevada, al menos al principio de la primavera.

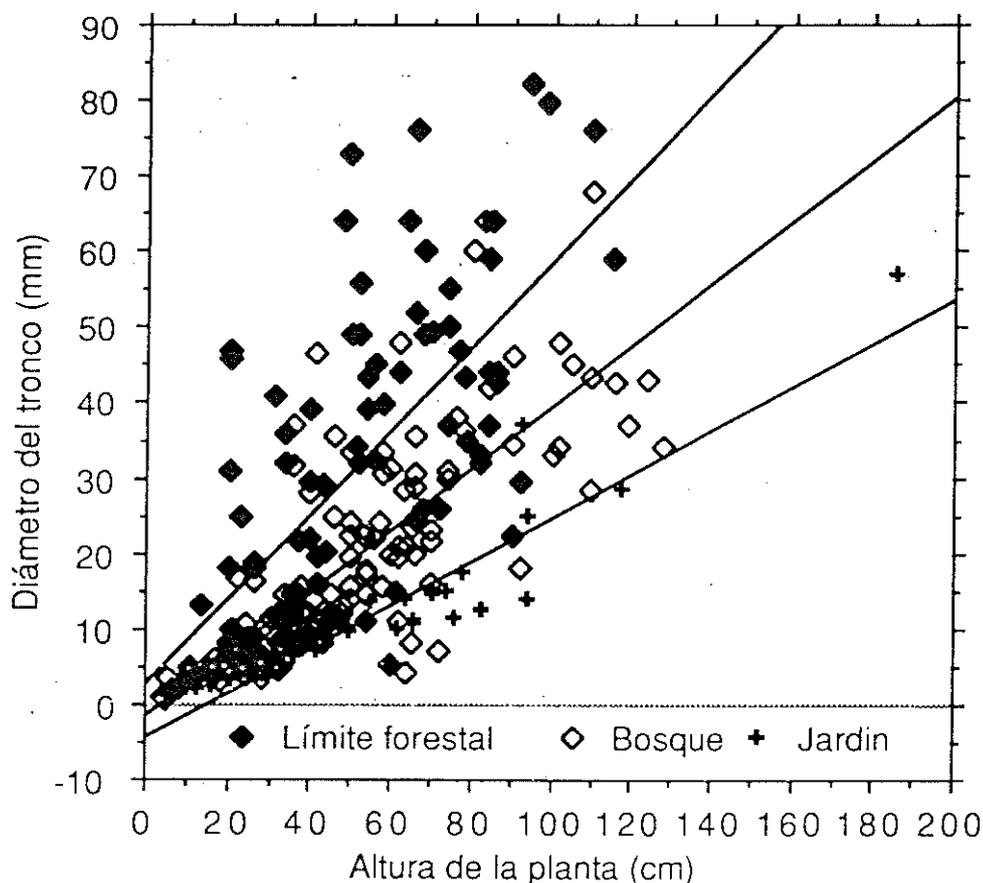


Figura 4. Relación entre la altura y el diámetro del tronco de cada pino en cada una de las tres parcelas de estudio.

Figure 4. Relationship between pine height and trunk diameter for each plot.

A baja intensidad de herbivoría muchas especies de plantas pueden rebrotar tras ser ramoneadas, e incluso mostrar un crecimiento más vigoroso que llega a recuperar o superar los daños producidos por la herbivoría. Este fenómeno es denominado sobrecompensación (McNaughton, 1986; Paige y Whitham, 1986; Whitham et al., 1991; Paige, 1992), y es conocido también para el pino albar. Sin embargo, la capacidad de recuperación disminuye mucho cuando la intensidad de herbivoría aumenta desmesuradamente (Edenius et al., 1993; Honkanen et al., 1994). Los pocos estudios llevados a cabo con el pino albar ramoneado por mamíferos, como por ejemplo los efectuados con el alce (*Alces alces*) en la península escandinava, indican que esta conífera posee una capacidad muy limitada de rebrote después de haber sido herbivorizada, y que en ningún caso la intensidad de rebrote posibilita que la herbivoría sea beneficiosa para la planta (Edenius, 1993; Edenius et al., 1993). En estas latitudes boreales, un pino tarda de dos a cuatro años en recuperar las pérdidas sufridas por un solo evento de herbivoría por alce (Danell et al., 1994). Además, las plantas que ya han sido herbivorizadas pueden ser después continuamente revisitadas por los herbívoros, acrecentándose en ellas los efectos negativos (Danell et al., 1994). Esta herbivoría crónica retarda

bastante el crecimiento de los pinos y origina pinos con morfología achaparrada incluso en los bosques de la taiga (Edenius et al., 1993).

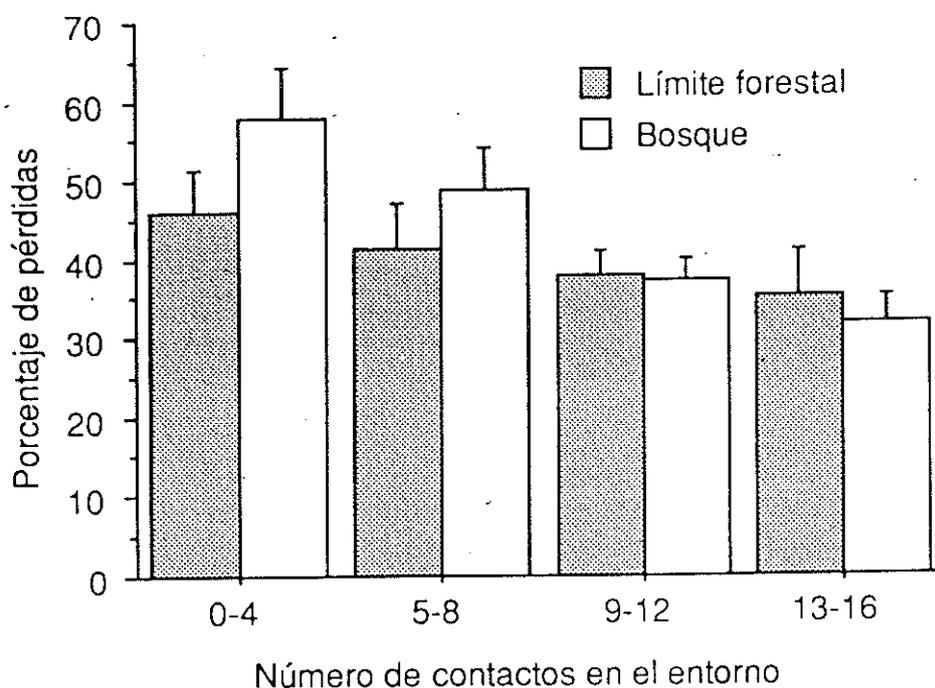


Figura 5. Relación entre el número de pérdidas de dominancia apical de los pinos y el número de contactos con especies espinosas en su entorno. El cálculo se ha efectuado considerando sólo aquellos pinos por encima de 25 cm de altura. Figure 5. Relationship between loss of apical dominance and coverage by thorny shrubs for Scots pine saplings. Only pines taller than 25 cm were considered.

Nuestros datos confirman el efecto negativo de la herbivoría de los ungulados sobre *P. sylvestris*. Con respecto al patrón de crecimiento, la herbivoría es perjudicial porque origina que los pinos crezcan lentamente y con fuertes anomalías en su arquitectura normal debido a las pérdidas de dominancia apical, adoptando incluso formas achaparradas y tortuosas como consecuencia del repetido ramoneo por parte de los herbívoros. Sólo aquellos pinos que no han sido herbivorizados en algunos años consecutivos pueden alcanzar la altura suficiente para verse libres de herbivoría, aunque la morfología final del árbol adulto estará ya totalmente condicionada por ella. Adicionalmente, como ha sido demostrado en Escocia (Miller y Cummins, 1982), la herbivoría reiterada dificulta que los juveniles de *P. sylvestris* alcancen el estadio reproductor, ya que dedican la mayor parte de los recursos a compensar las pérdidas sufridas por ella. Por último, aunque no hemos observado que la herbivoría cause mortalidad directa en la fase juvenil, los árboles recomidos son mucho más susceptibles de sufrir mortalidad por patógenos, insectos o sequía (Fritz, 1992). Integrando todos estos efectos deletéreos, podemos suponer que una herbivoría reiterada por parte de los ungulados limita considerablemente la recuperación natural de los bosques de pinos. Este efecto de los ungulados salvajes y sobre todo domésticos sobre los patrones de crecimiento de árboles autóctonos andaluces ya ha sido expuesto por otros autores como Cuartas y García-González (1992), quienes muestran que las cabras domésticas tienen un gran impacto negativo en la regeneración de encinares en el Parque Natural de Cazorla y Segura.

Nuestro estudio preliminar sugiere que los matorrales espinosos que crecen en la zona tienen un efecto positivo sobre el crecimiento de los juveniles de pino. Así, los pinos rodeados de distintas especies de matorral de

montaña (*Berberis hispanica*, *Rosa stylosa*, *Crataegus monogyna*, *Juniperus communis*, *Prunus ramburii*, etc.) padecen menos herbivoría que los pinos que crecen aislados. El efecto positivo de estos matorrales puede ser incluso superior si consideramos que pueden proporcionar un microclima más sombreado y húmedo que el suelo desnudo, lo que representa unas condiciones adecuadas para la germinación de semillas y supervivencia de plántulas durante los primeros años de vida (Meagher, 1943). Bajo el ambiente actual de sequía y elevada presión de herbivoría, estas plantas espinosas y/o almohadilladas proporcionan defensa y refugio a las plántulas y juveniles de *P. sylvestris*, lo que favorece la regeneración de la población.

CONCLUSIONES

Nuestros resultados nos permiten concluir que la herbivoría por ungulados afecta negativamente al patrón de crecimiento y a la arquitectura de plántulas y juveniles de *Pinus sylvestris*, ya que casi siempre se da en los brotes terminales, lo que provoca pérdidas de dominancia apical y la aparición de troncos tortuosos. Este efecto se puede ver acentuado por los efectos de las heladas y viento, frecuentes en las zonas altas de Sierra Nevada. En segundo lugar, la intensidad de la herbivoría que soportan los pinos juveniles puede estar limitando la capacidad de regeneración del bosque. En tercer lugar, la vegetación arbustiva circundante, especialmente si es espinosa, protege al pino de la herbivoría.

Aunque dichos resultados son aún preliminares, ya se pueden adelantar algunas sugerencias para una mejor gestión de los bosques autóctonos de *P. sylvestris* en el Parque Natural de Sierra Nevada. La primera es excluir totalmente el ganado doméstico (cabras y ovejas) en las zonas donde esta especie vegetal crece de forma autóctona. La segunda es controlar la población de cabras monteses, actualmente en fase de crecimiento (Pérez et al., 1994), si muestreos posteriores confirman la elevada presión de herbivoría sobre los pinos. La tercera es evitar las cortas y quemas de matorrales espinosos, ya que facilitan el crecimiento de los pinos en aquellas zonas donde hay una presión de herbivoría alta.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el permiso y las facilidades concedidas por la Agencia del Medio Ambiente para poder trabajar dentro del Parque Natural de Sierra Nevada. Este trabajo está financiado por el proyecto de la CICYT número AMB95-0479 y una beca del PFPU del Ministerio de Educación y Ciencia a Daniel García.

BIBLIOGRAFIA

- Boissier, C.E. (1837). Voyage botanique dans la midi de l'Espagne pendant l'année 1837. París. [Ed. castellano: Fundación Caja de Granada 1995].
- Boratynski, A. (1991). Range of natural distribution. En: Giertych, M. y Mátyás, C. (eds.) Genetics of Scots pine. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 19-30.
- Cuartas, P. y García-González, R. (1992). *Quercus ilex* browse utilization by Caprini in Sierra de Cazorla and Segura (Spain). Vegetatio 99-100, 317-330.
- Danell, K.; Bergström, R. y Edenius, L. (1994). Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. Journal of Mammalogy 75, 833-844.
- Danell, K.; Gref, R. y Yazdani, R. (1990). Effects of mono- and diterpenes in Scots pine needles on moose browsing. Scandinavian Journal of Forest Research 5, 535-539..

- Edenius, L.; Danell, K. y Bergström, R. (1993). Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66, 286-292.
- Edenius, L. (1993). Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resources availability. *Ecology* 74, 2261-2269.
- Fandos, P. (1991). La cabra montés (*Capra pyrenaica*) en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y las Villas. Colección Técnica ICONA.
- Fritz, R.S. (1992). Community structure and species interactions of phytophagous insects on resistant and susceptible host plants. En: Fritz, R.S. y Simms, E.L. (eds.) Plant resistance to herbivores and pathogens. Chicago University Press, Chicago, pp 240-277.
- García-González, R. y Cuartas, P. (1992a). Feeding strategies of Spanish Wild Goat in the Cazorla Sierra (Spain). *Ungulates* 91, 167-170.
- García-González, R. y Cuartas, P. (1992b). Food habits of *Capra pyrenaica*, *Cervus elaphus* and *Dama dama* in the Cazorla Sierra (Spain). *Mammalia* 56, 196-202.
- Honkanen, T.; Haukioja, E. y Suomela, J. (1994). Effect of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies. *Functional Ecology* 8, 631-639.
- Lévieux, J.; Piou, D.; Cassier, P.; André, M. y Guillaumin, D. (1994). Association of phytopathogenic fungi for the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) with the european pine weevil *Hylobius abietis* (L.) (Col. Curculionidae). *The Canadian Entomologist* 126, 929-936.
- Martínez, T. (1988). Utilisation de l'analyse micrographique des fèces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de la Sierra Nevada (Espagne). *Mammalia* 52, 465-473.
- Martínez, T. (1994). Hábitos alimentarios de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) en zonas de distinta altitud de los puertos de Tortosa y Beceite. Referencias a la dieta de machos y hembras. *Doñana Acta Vertebrata* 21, 25-38.
- Martínez-Parras, J.M.; Peinado, M. y Alcaraz, F. (1987). Comunidades vegetales de Sierra Nevada (España). Secretaría General del Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá. Madrid.
- McNaughton, S.J. (1986). On plants and herbivores. *American Naturalist* 128, 765-770.
- Meagher, G. S. (1943). Reaction of piñon and juniper seedlings to artificial shade and supplemental watering. *Journal of Forestry* 41, 480-482.
- Miller, G.R. y Cummins, R.P. (1982). Regeneration of Scots pine *Pinus sylvestris* at a natural tree-line in the Cairngorn Mountains, Scotland. *Holarctic Ecology* 5, 27-34
- Molero, J.; Pérez, F. y Valle, F. (1992). Parque Natural de Sierra Nevada. Editorial Rueda, Madrid.
- Molotkov, P.I. y Patlaj, I.N. (1991). Systematic position within the genus *Pinus* and intraspecific taxonomy. En: Giertych, M. y Mátyás, C. (eds) Genetics of Scots pine. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp 31-40.

Niemelä, P. y Danell, K. (1988). Comparison of moose browsing on Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Lodgepole pine (*P. contorta*). *Journal of Applied Ecology* 25:761-775.

Paige, K.N. (1992). Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualism to antagonistic interactions. *Ecology* 73:2076-2085.

Paige, K.N. y Whitham, T.G. (1987). Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129: 407-416.

Peñalba, M.C. (1994). The history of the Holocene vegetation in northern Spain from pollen analysis. *Journal of Ecology* 82, 815-832.

Pérez, J.M.; Granados, J.E. y Soriguer, R.C. (1994). Population dynamic of the Spanish ibex *Capra pyrenaica* in Sierra Nevada Natural Park (southern Spain). *Acta Theriologica* 39, 289-294.

Sunnerheim-Sjöberg, K. y Hämäläinen, M. (1992). Multivariate study of moose browsing in relation to phenol pattern in pine needles. *Journal of Chemical Ecology* 18: 659-672.

Väisänen, R.; Heliövaara, K. y Kemppe, E. (1992). Height growth in Scots pine infested by the pine resin gall moth, *Retinia resinella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Forest Ecology and Management* 50, 145-152.

Voigt, C. (1889). Wanderungen in der S. Nevada. *Ent. Ztg. Stetting* 50, 356-412. [Ed. castellano: Fundación Caja de Granada 1995].

Whitham, T.G.; Maschinski, J.; Larson, K.C. y Paige, K.N. (1991). Plant response to herbivory: the continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. En: Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.; Fernandes, G.W. y Benson, W.W. (eds) *Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York, pp. 227-256.