

ECOLOGIA REPRODUCTIVA DEL ENEBRO *Juniperus communis* L. EN SIERRA NEVADA: FACTORES QUE DETERMINAN LA REGENERACION NATURAL DE LAS POBLACIONES.

García, D.; Gómez, J.M.; Hódar, J.A. 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: DGARCIA@GOLIAT.UGR.ES

RESUMEN

Este estudio analiza la viabilidad de las poblaciones de enebro *Juniperus communis* en Sierra Nevada, en función de los factores que limitan el reclutamiento en las fases de producción y dispersión de semillas y establecimiento de plántulas. La baja viabilidad de las semillas limita el número de semillas sanas dispersadas. Las aves dispersantes provocan un patrón espacial de deposición de las semillas concordante sólo parcialmente con los requerimientos de establecimiento y supervivencia de las plántulas. Existe variación de reclutamiento entre microhábitats, estando el rejuvenecimiento de las poblaciones muy limitado a enclaves húmedos. Las poblaciones se componen de una alta proporción de individuos senescentes y muestran una escasa capacidad de regeneración natural.

Palabras clave: Dispersión de semillas, ecología reproductiva, *Juniperus communis*, reclutamiento, viabilidad de la población, Sierra Nevada.

ABSTRACT

This study analyses factors limiting the recruitment of *Juniperus communis* populations in Sierra Nevada. Low seed-viability conditions the number of healthy seeds being dispersed. The spatial pattern of bird-dispersed seeds only partially reproduces the pattern of seedling survival requirements. There is spatial variation in recruitment, with wet sites (borreguiles) as the best microhabitats for seedling survival. Populations are composed mainly of older individuals, natural regeneration being strongly limited under the current climatic conditions.

Key words: *Juniperus communis*, recruitment, population viability, reproductive ecology, seed dispersal, Sierra Nevada.

INTRODUCCION

El mantenimiento de las poblaciones naturales de las plantas se basa en el balance entre la muerte y desaparición de unos individuos, y la entrada de individuos nuevos por reproducción sexual y/o vegetativa. El reclutamiento, o mecanismo de incorporación de nuevos individuos a la población, se compone de tres fases diferenciables: 1) la producción de las semillas como nuevos individuos potenciales, 2) la dispersión de dichas semillas en el espacio y en el tiempo y 3) el establecimiento del nuevo individuo, tras la germinación de la semillas y el desarrollo de la plántula.

A lo largo de estas fases, el reclutamiento viene condicionado por factores ecológicos cuya identificación es fundamental para el conocimiento de la dinámica poblacional de las plantas (Harper, 1977). Así, en la fase de formación de las semillas, serán determinantes la polinización, el desarrollo ontogénico de las semillas y la presencia de predadores predispersivos (Janzen, 1971). Posteriormente, las semillas habrán de abandonar la planta

madre para llegar a un lugar adecuado donde poder sobrevivir a los predadores y germinar. Para ello necesitarán de vectores de dispersión animales o abióticos (viento, agua), que depositen las semillas en los denominados "sitios-seguros" (Howe y Smallwood, 1982). Y finalmente, la plántula recién establecida, si no sufre ataques de patógenos, herbívoros o el efecto de la competencia inter o intraespecífica, llegará a ser un adulto reproductor (Harper, 1977).

El enebro *Juniperus communis* L. es una planta leñosa que ocupa amplias extensiones en sectores bien conservados de Sierra Nevada, apareciendo como integrante de la vegetación climácica oromediterránea (Molero et al., 1992). La conservación de sus poblaciones naturales se hace indispensable para frenar procesos de erosión de suelos (Soulé, 1986) así como para el mantenimiento de niveles altos de biodiversidad, característicos de los sistemas de montaña mediterránea (Cody, 1986).

El objetivo de este trabajo es estudiar los factores ecológicos que determinan la capacidad de reclutamiento de *J. communis*. Con el fin de identificar los "cuellos de botella" reproductivos, se analizan de forma combinada las fases de producción de semillas, dispersión y establecimiento de plántulas, así como el patrón demográfico de las poblaciones.

HISTORIA NATURAL Y AREA DE ESTUDIO

El enebro *Juniperus communis* L. (Cupressaceae) es común en la alta montaña de Sierra Nevada, entre los 1600 y 2600 m s.n.m. Junto a *Genista versicolor* Boiss. y *Hormathophylla spinosa* (L.) Küpfer forma enebrales-piornales de alta montaña en zonas de sustrato silíceo.

Es una planta dioica anemógama. Los pies de planta hembra producen arcéstidas o gálbulos carnosos (se denominarán "frutos" en adelante) que contienen las semillas. Los frutos se desarrollan a lo largo de tres años y en el verano del segundo año pueden sufrir el ataque del predador de semillas *Megastigmus bipunctatus* Swed. (Hym., Torymidae), cuyo ciclo larvario completo se desarrolla en el interior de la semilla (Vikberg, 1966). La avispa adulta emerge en verano del último año de maduración, antes de la fase de dispersión de los frutos, dejando un orificio de salida en la semilla y en la superficie del fruto.

En Sierra Nevada, los frutos de enebro son parte fundamental de la dieta de varias especies de aves (principalmente *Turdus torquatus* L. y *Turdus viscivorus* L., Turdidae) (Zamora, 1990; Jordano, 1993). Estas aves acuden a los enebrales de alta montaña a final de verano, otoño y parte de la primavera, y muestran un patrón de forrajeo muy definido, alternando períodos de consumo de frutos sobre las plantas con períodos de vigilancia desde rocas prominentes y con visitas a cursos de agua para beber (Zamora, 1987).

Las semillas dispersadas permanecen largo tiempo en el medio y muestran una fase de dormición larga (Livingston, 1972), de forma que el reclutamiento de nuevas plántulas se produce en la primavera de uno o dos años después. En esta fase postdispersiva son predadas por ratones (*Apodemus sylvaticus* L.), que habitan de forma permanente en los enebrales y consumen cerca de un 12% de las semillas dispersadas.

Este estudio se ha realizado en el área de Campos de Otero, situada a 2230 m s.n.m. (UTM 30SVG6507) en la cara norte de Sierra Nevada (Granada, SE España). Se trata de un enebral extenso y bien conservado, donde los arbustos se intercalan con rocas morrénicas, suelo pedregoso y zonas de pastizal húmedo a orillas de arroyos (ver Zamora, 1987 para una descripción detallada del área).

MATERIAL Y METODOS

Caracterización del hábitat

Para caracterizar el hábitat se han considerado los siguientes microhábitats: PLANTA, zonas localizadas bajo la planta adulta productora de frutos y en su inmediata periferia (50 cm); ROCA, zonas en la parte superior de rocas grandes (> 1 m diámetro) con suelo sólo desarrollado en grietas, BAJO ROCA, zonas en la parte basal de las rocas anteriores con suelo desarrollado, SUELO, zona de suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (herbáceas y/o leñosas de bajo porte), BORREGUIL, zonas adyacentes a arroyos y/o charcas permanentes, no encharcadas, y que se mantienen húmedas durante el verano.

Se realizaron 20 transectos lineales de 100 m situados de forma arbitraria para cubrir la totalidad del área de estudio. En cada metro del transecto se muestreaban tres puntos definidos por el centro y los dos extremos de una vara de 2 m, que se sujetaba perpendicularmente al transecto. El conjunto de puntos muestreados (N=6000) se clasificó de acuerdo con las categorías de microhábitats descritas anteriormente. En el muestreo se cuantificó la cobertura de las tres especies leñosas dominantes: *J. communis*, *G. versicolor* y *H. spinosa*.

Capacidad reproductiva

La capacidad reproductiva de *J. communis* se ha analizado contando la cantidad de frutos y semillas producidos por la planta y la calidad de dichas semillas.

La producción de frutos se ha estimado mediante recuentos de frutos en 5-10 cuadrados de muestreo de 20x20 cm, colocados al azar sobre las plantas. Así se obtuvo una estima de la densidad media de frutos que se extrapoló al área total, calculada en función de los diámetros mayor y menor de la planta, asumiendo una forma elipsoidal. En otoño de 1992, 1993 y 1994 se cuantificó la cosecha de 40 plantas marcadas en la zona de estudio. Adicionalmente, en 1994 se contó la cosecha en otras 35 plantas marcadas. La producción de semillas se ha calculado multiplicando el valor de la producción de frutos por el número medio de semillas por fruto, calculado a partir del análisis de una muestra de 20-40 frutos de cada planta.

Las semillas procedentes de los frutos se han analizado de forma cualitativa en función del ataque de predadores y del desarrollo embrionario. En septiembre de 1992 se recogieron 40 frutos de 10 plantas marcadas (N=376 frutos). En septiembre de 1993 se recogieron 20 frutos en 6 de las plantas anteriores (N=119 frutos). En octubre de 1994 se recogieron 50 frutos de las 75 plantas marcadas (N=3479 frutos). Los frutos se analizaron en el laboratorio, seccionándose y observándose la presencia de semillas predadas (presencia de agujero de salida o de restos de *M. bipunctatus*), así como el grado de desarrollo de la semillas. Se ha considerado como semillas viables o "sanas" aquellas cuyo endospermo estaba bien desarrollado, y ocupaba por completo la cavidad de la testa de la semilla. La semillas que aparecían prácticamente vacías o cuyo embrión se encontraba escasa o parcialmente desarrollado han sido consideradas como inviables. En total se analizaron 951, 322 y 8418 semillas en 1992, 1993 y 1994 respectivamente. Se ha calculado la probabilidad de que al menos una semilla aparezca sana, inviable o predada en un fruto dividiendo el número de semillas de cada tipo por el número total de semillas del fruto.

Dispersión de las semillas

La dispersión de semillas por parte de las aves frugívoras se ha evaluado cuantitativamente en función de la cantidad de semillas dispersadas y, cualitativamente, en función de la distribución espacial y el estado de las semillas una vez dispersadas.

La cantidad y la distribución de las semillas dispersadas se ha estudiado mediante la recolección de semillas procedentes de las excretas de aves frugívoras (lluvia de semillas) en la zona de estudio. En cada microhábitat se marcaron 40 zonas permanentes de 50x50 cm. Se recogieron

todas las semillas depositadas en estas áreas en septiembre y noviembre de 1994 y en abril de 1995. En el laboratorio se contaron las semillas de cada muestra, sumándose los valores de las tres épocas para cada unidad de muestreo y obteniéndose el valor de la densidad de semillas por m² y por microhábitat.

El estado de las semillas dispersadas se ha analizado en semillas procedentes de excrementos de *T. torquatus* en octubre de 1992 (N=724 semillas) y noviembre de 1994 (N=3505 semillas). En el laboratorio se cuantificó el número de semillas predadas por *M. bipunctatus*, de semillas sanas y de semillas inviables.

Reclutamiento

La capacidad de reclutamiento se ha analizado a partir de la abundancia y la distribución de edades de las plántulas en el área de estudio. Se ha considerado como plántula a toda planta de tamaño inferior a 15 cm. La edad de las plántulas se ha distinguido según tres categorías: establecida en 1995, establecida en 1994 y mayor de dos años.

En Agosto de 1995 se cuantificó la densidad de plántulas en áreas representativas de cada uno de los microhábitats anteriores. Para cada área se apuntaba la superficie muestreada y el número de plántulas en su interior. En los microhábitats BORREGUIL y SUELO el muestreo se realizó en transectos lineales de 2 m de anchura y longitud variable. La cantidad de superficie así muestreada permitió que la mayoría de áreas de muestreo de lluvia de semillas quedaran incluídas dentro de estas zonas. Por ello, se considera como válido el paralelismo entre el área que recibe una semilla dispersada y el área donde germina y se establece la plántula a partir de dicha semilla. En total se muestrearon 2959.8 m² de ROCA, 1698.6 m² de BAJO ROCA, 2237.8 m² de BORREGUIL, 4800 m² de SUELO y 1011 m² de PLANTA.

La calidad del microhábitat respecto al reclutamiento se ha estimado considerando conjuntamente la tasa de germinación de las semillas dispersadas y la capacidad de supervivencia de las plántulas recién establecidas (Schupp 1995). La germinación se ha estimado dividiendo la densidad absoluta de plántulas de 1995 por la de semillas acumuladas durante ese año (P/S), de forma que el mejor microhábitat es aquél en que se establecen más plántulas en relación con la cantidad de semillas que llegan a dicho microhábitat. También se estudió la supervivencia de las plántulas durante los tres primeros años de vida, período considerado como el más crítico por la mayoría de los autores (Harper, 1977; Silvertown y Lovett Doust, 1993). Para ello se analizó la estructura de edades de las plántulas encontradas en cada microhábitat.

Estructura demográfica

La estructura demográfica de las poblaciones se ha estudiado mediante Tablas Estáticas de Vida. Asumiendo que el tamaño de la planta es proporcional a su edad (Rosén 1989), se ha realizado la distribución de edades en función de las siguientes clases de tamaño: <0.25 m (plántula-juvenil), 0.25-1 m (individuo prerreproductor), 1-5 m (adulto), >5 m (senescente). En junio de 1995 se contó el número de individuos de cada categoría presentes en 35 transectos lineales de 100x3 m, de los cuales se realizaron 15 en zonas de borreguil y 20 en zonas de ladera seca.

Análisis estadístico de los datos

Los análisis estadísticos utilizados en este trabajo han sido fijados a un nivel estándar de significación de $p < 0.05$ (Zar 1984). Se han utilizado los test de χ^2 y Kolmogorov-Smirnov para comparar frecuencias de aparición de diferentes categorías. La comparación de los valores de una misma variable entre diferentes muestras (hipótesis multimuestra) se ha realizado mediante Análisis de Varianza Paramétrico de una vía, con una comparación apareada a posteriori (test de Bonferroni-Dunn). Las variables percentuales fueron analizadas previa transformación angular y las restantes previa transformación logarítmica (Zar, 1984).

	1992	1993	1994	F-test
Frutos/m ²	64.8±7.3 ^a (40)	151.6±24.2 ^b (40)	306.2±36.4 ^c (74)	43.1****
Frutos/planta	1099.5±305.6 ^a (40)	2602.8±498.7 ^b (40)	5177.7±879.1 ^b (74)	22.2****
Semillas/m ²	94.8±44.9 ^a (10)	390.0±64.7 ^b (10)	742.2±87.5 ^c (74)	25.0****
Semillas/planta	2897±1517 ^a (10)	6655±1271 ^b (40)	12992±2286 ^b (74)	8.4***

Tabla 1. Datos sobre tamaños de cosecha entre años. Se indican los valores de la media (\pm es) de la densidad de frutos maduros por m², el número total de frutos maduros por planta, la densidad de semillas por m² y el número total de semillas por planta. N indica el número de plantas. F-test indica el valor de la prueba de F en un ANOVA-una vía, ****: p<0.0001, ***: p<0.001. Las medias seguidas por diferentes letras de superíndice en cada fila son significativamente diferentes a un nivel de p<0.05, de acuerdo con el test de Bonferroni-Dunn.

Table 1. Juniper fruit yield (mean \pm SE), expressed by ripe fruit density, number of fruits per plant, seed density and number of seeds per plant. N is number of plants; F-test according to a one-way ANOVA, ****: p<0.0001, ***: p<0.001. Means followed by different superscript letters are different at p<0.05 according to a Bonferroni-Dunn test.

RESULTADOS

Estructura del hábitat

Las plantas leñosas cubren el 50% del área de estudio (30.6% *J. communis*, 14.0% *G. versicolor* y 4.1% *H. spinosa*); sin embargo, una gran parte del área aparece desnuda o con escasa cobertura de herbáceas (39.9%, sumando las áreas de suelo abierto y roca). Considerando los diferentes microhábitats, el SUELO sería el más abundante (34.3%), seguido por PLANTA (14.2%). Los microhábitats BORREGUIL, ROCA y BAJO ROCA aparecen en porcentajes menores al 10%.

	1992 (376)	1993 (119)	1994 (3479)	F-test
sanas/fruto	0.22±0.02 ^a	0.04±0.01 ^b	0.05±0.00 ^b	140.3****
predadas/fruto	0.06±0.01 ^a	0.07±0.02 ^a	0.15±0.00 ^b	23.6****
inviabiles/fruto	0.72±0.02 ^a	0.89±0.02 ^b	0.80±0.01 ^c	19.9****

Tabla 2. Comparación del estado de las semillas en diferentes años en los frutos de los Campos de Otero. Se señalan las probabilidades (media \pm es) de aparición en un fruto de cada tipo de semilla. Entre paréntesis se indica el número de frutos analizados (ver Tabla 1 para abreviaturas).

Table 2. Seed viability and predation between years for fruits from Campos de Otero. Figures are probabilities of appearance (mean \pm se). Sample size (fruits) is given between parenthesis (see Table 1 for codes).

Capacidad reproductiva de la planta

La densidad media (\pm es) para los tres años de estudio de frutos y semillas por m² de planta fue de 203.4±20.8 y 576.4±59.4, respectivamente. Considerando el porcentaje de superficie ocupado por enebros productores de frutos se obtendría un valor aproximado de 288000 frutos y 816000 semillas por Ha. Dichas densidades, así como las producciones medias por planta de frutos y semillas, variaron de forma significativa entre los años de estudio, observándose una tendencia al aumento desde 1992 a 1994 (Tabla 1). La variación entre plantas fue grande, apareciendo plantas que no produjeron

ningún fruto y otras que pasaron de 37000. Esto supone que algunas plantas pueden llegar a producir hasta 100000 semillas en un año de producción alta.

Más del 70% de las semillas producidas por las plantas fueron inviábiles. Las proporciones de semillas sanas, predadas e inviábiles por fruto variaron significativamente entre años (Tabla 2), con la mayor proporción de semillas sanas en 1992 (22%).

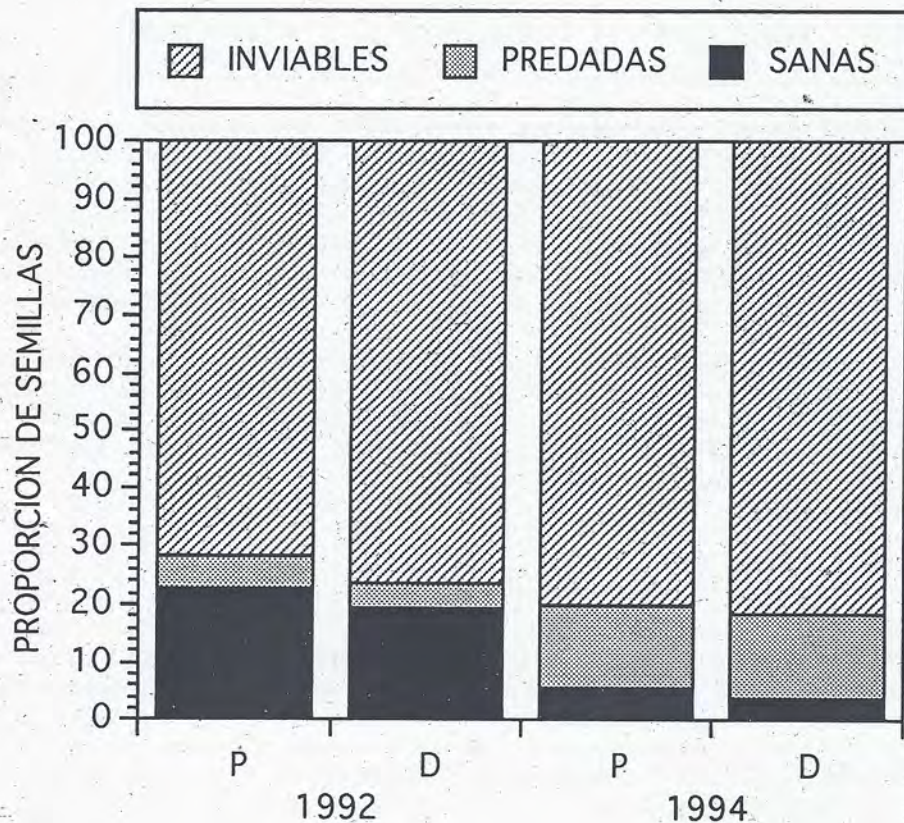


Figura 1. Porcentaje de semillas sanas, inviábiles y predadas, en muestras procedentes de planta (P) y dispersadas por pájaro (D), en años diferentes.
 Figure 1. Percentage of seed health, unviable and depredated, from fruits collected in plants (P) and bird droppings (D), in different years.

Dispersión de las semillas

En 1994, la cantidad de semillas producidas por las plantas fue aproximadamente 1050000 semillas/Ha y las dispersadas por *T. torquatus* fueron 683000 semillas/Ha, lo que representó el 65% del total producidas ese año.

El porcentaje de semillas inviábiles dispersadas por *T. torquatus*, superó siempre el 70 %, valor similar a la proporción de semillas inviábiles encontrada en las plantas (Kolmogorov-Smirnov $\chi^2=4.2$, n.s. en 1992 y Kolmogorov-Smirnov $\chi^2=3.6$, n.s. en 1994, gl=2) (Figura 1). La proporción de semillas sanas, predadas e inviábiles varió entre años de forma significativa, tanto en el conjunto de semillas analizadas a partir de los frutos de las plantas ($\chi^2=304.7$, $p<0.0001$, gl=2), como en las semillas dispersadas ($\chi^2=245.4$, $p<0.0001$, gl=2). La proporción de semillas sanas disminuyó desde un 20% en 1992 hasta un 5% en 1994, mientras que la proporción de predadas aumentó de un 5% a un 14%.

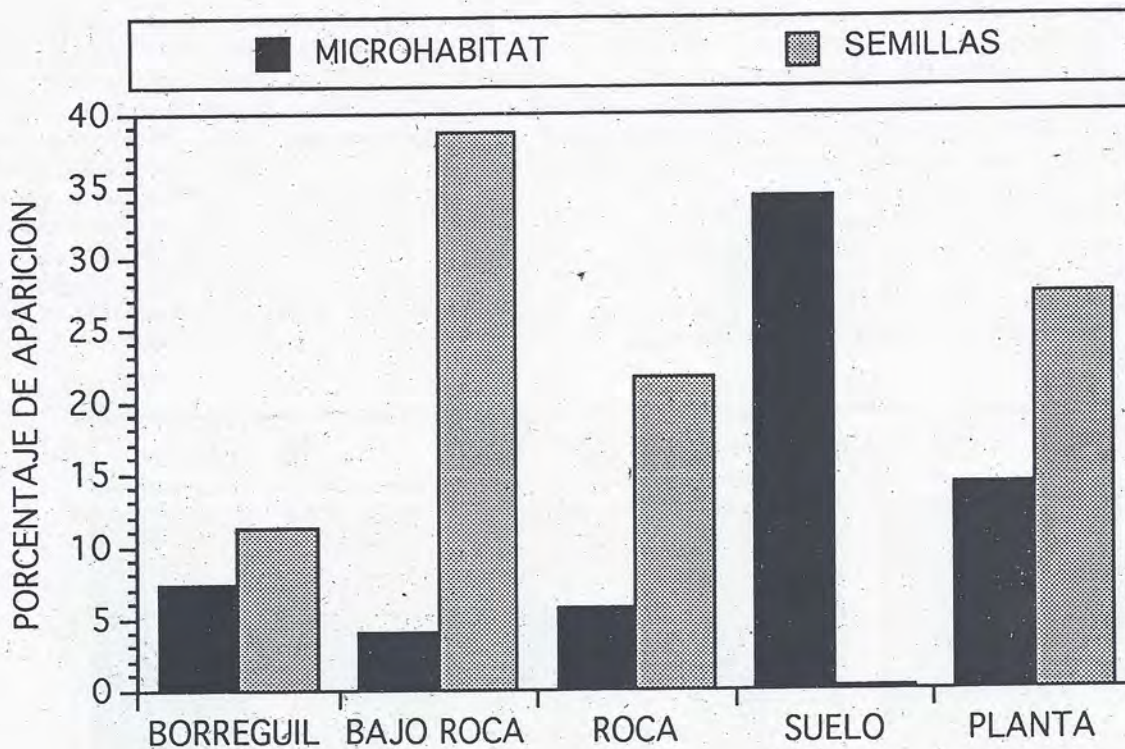


Figura 2. Distribución de semillas en distintos microhábitats del área de estudio, expresada como el porcentaje de aparición en cada microhábitat (N=9719 semillas), así como el porcentaje de aparición de cada microhábitat en el área de estudio (N=6000 puntos).

Figure 2. Seed distribution in different microhabitats of the study area, expressed as percentage of appearance (SEMILLAS), as well as percentage of appearance in each microhábitat of the study area (MICROHABITAT).

Las semillas son dispersadas en el área de forma desigual entre distintos microhábitats. Comparando la distribución de las semillas en los distintos microhábitats con la frecuencia de aparición de cada microhábitat, aparecen diferencias significativas entre ambas distribuciones (Figura 2, $\chi^2 > 7000$, $p < 0.0001$, $gl=4$).

	semillas/m ²		plántulas/m ²		P/S
BORREGUIL	109.3±13.9 ^a	(40)	0.097±0.052 ^a	(14)	4.5E-5
ROCA	210.8±29.5 ^{ad}	(40)	0.005±0.002 ^b	(115)	0
BAJO ROCA	375.1±57.7 ^b	(40)	0.026±0.008 ^c	(120)	1.9E-5
SUELO	9.8±2.8 ^c	(40)	0.001±0.001 ^b	(48)	0
PLANTA	266.9±35.5 ^{bd}	(40)	0.066±0.018 ^a	(20)	1.7E-4

Tabla 3. Densidad por m² (media ± es) de semillas y de plántulas en diferentes microhábitats del área de estudio, así como la relación (P/S) entre las densidades absolutas de semillas y de plántulas establecidas en 1995. Entre paréntesis se indica el número de áreas muestreadas (ver Tabla 1 para abreviaturas).

Table 3. Densidad in m² (mean ± se) of seeds and seedlings in different microhabitats of the study area, as well as the relationship between absolute densities of seeds and seedlings established in 1995. Sample size (number of areas sampled) is given in parenthesis. See Table 1 for codes.

La densidad de semillas dispersadas fue significativamente diferente entre microhábitats ($F=72.6$, $p<0.001$, $gl=199$) (Tabla 3). La diferencia más destacada aparece comparando el microhábitat SUELO con el resto de microhábitats, donde las densidades son como mínimo, diez veces mayores. BAJO ROCA y PLANTA aparecen como microhábitats de densidad muy alta, mientras que BORREGUIL y ROCA muestran densidades intermedias. El microhábitat BAJO ROCA, el menos representado en el área de estudio, recibe más de la tercera parte de las semillas que son dispersadas a lo largo de un año. Por el contrario, las zonas de SUELO, el microhábitat mayoritario, reciben menos de un 1% de las semillas. Los microhábitats PLANTA y ROCA también reciben cantidades de semillas proporcionalmente superiores a la cantidad que les correspondería según su grado de cobertura espacial, si la dispersión fuese al azar.

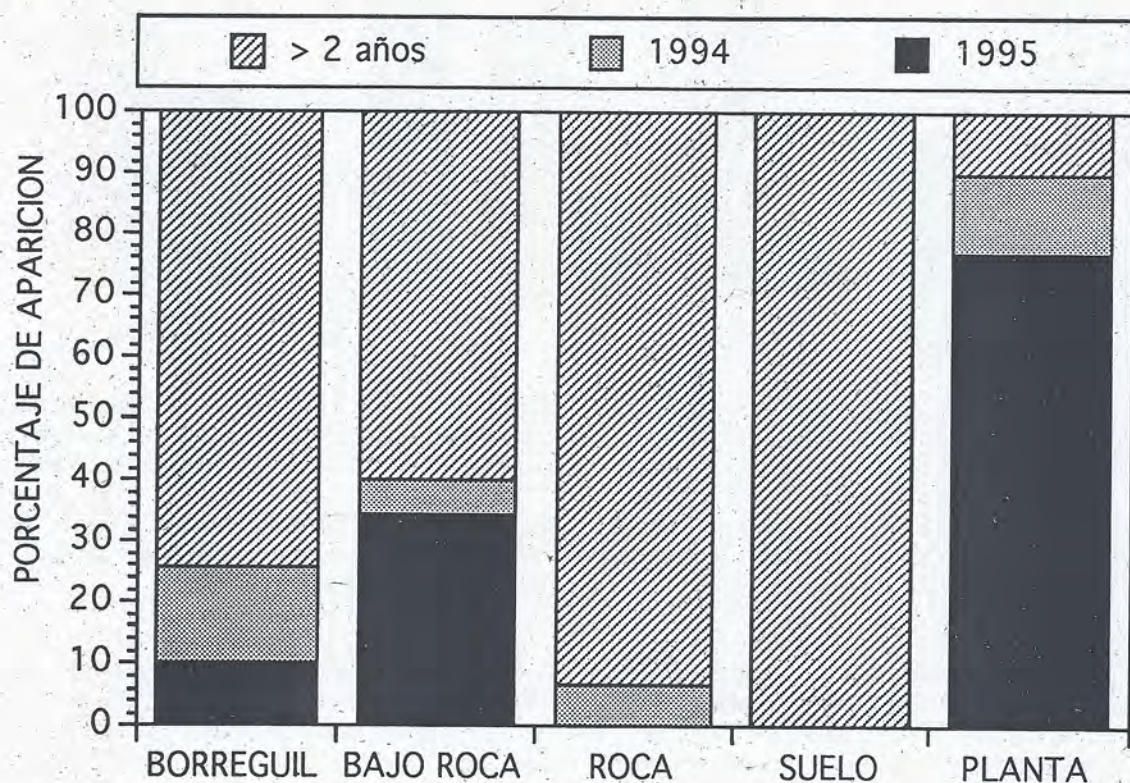


Figura 3. Distribución de plántulas por edades en distintos microhábitats, expresada como el porcentaje de aparición de cada clase de edad (establecidas en 1995, en 1994 y de más de dos años de edad) (N° de plántulas: BORREGUIL=108, BAJO ROCA=35, ROCA=15, SUELO=17, PLANTA=61).

Figure 3. Seedling distribution by age in different microhabitats, expressed as percentage of appearance of each age group (germinated in 1995, 1994, and more than two years). Sample sizes are: BORREGUIL=108, BAJO ROCA=35, ROCA=15, SUELO=17, PLANTA=61.

Reclutamiento

La densidad de plántulas varió significativamente entre microhábitats ($F=9.6$, $p<0.001$, $gl=314$) (Tabla 3). Los borreguiles fueron las zonas que mostraron mayor densidad, seguidas por las áreas bajo planta madre. En el microhábitat BAJO ROCA se encontró una densidad intermedia y en ROCA y SUELO densidades mínimas.

Se localizaron 70 plántulas establecidas en 1995, 11 en los borreguiles, 12 en zonas de base de roca y 47 bajo planta madre. El cociente P/S muestra que las áreas bajo la planta madre son las zonas donde proporcionalmente germinan más semillas y se establecen inicialmente más

plántulas. Las zonas de BAJO ROCA muestran tasas de establecimiento bajas, a pesar de la gran cantidad de semillas recibidas. Las áreas de BORREGUIL muestran un valor intermedio de P/S, ya que a partir de cantidades de semillas menores que en BAJO ROCA, se establecen cantidades de plántulas parecidas. En áreas de ROCA y SUELO la germinación es muy escasa o nula.

La distribución por edades de las plántulas fue significativamente diferente entre microhábitats ($\chi^2=111.9$, $p<0.0001$, $df=8$) (Figura 3). Todos los microhábitats, excepto PLANTA, mostraron un predominio de plántulas de más de 2 años, si bien en BORREGUIL y BAJO ROCA las plántulas establecidas durante 1994 y 1995 comprendieron más del 25% de las mismas. No se encontraron plántulas de 1995 en SUELO y ROCA. Más del 70% de las plántulas en PLANTA eran recién establecidas, y tan solo el 10% eran de más de 2 años. El microhábitat BORREGUIL muestra la distribución por edades más repartida.

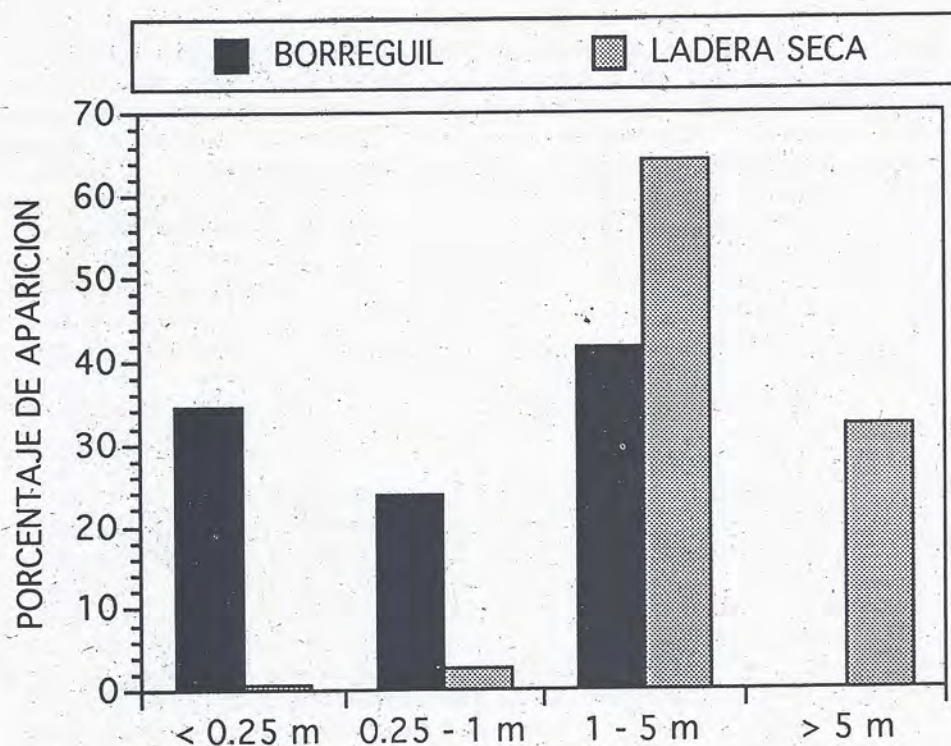


Figura 4. Distribución por edades (clases de tamaño) de las plantas en diferentes hábitats en el área de estudio, expresado en porcentajes de aparición de cada edad (N° de plantas: BORREGUIL=331, LADERA SECA=372).
 Figure 4. Age distribution (expressed as size groups) of plants in different areas of the study site. Sample size (number of plants): BORREGUIL=331, LADERA SECA=372.

Estructura demográfica

La distribución por edades de las plantas en zonas de borreguil fue significativamente diferente a la de las zonas de ladera seca ($\chi^2=381.8$, $p<0.0001$, $df=3$) (Figura 4). La distribución de las zonas de ladera seca aparece fuertemente desviada hacia las clases de mayor edad (más de un 90% de los individuos fueron adultos o senescentes), con muy escasos individuos en fases juveniles. El esquema opuesto aparece en las zonas de borreguil, donde más de un 30% de los individuos fueron plántulas o juveniles.

DISCUSION

Producción de semillas y dispersión

La producción de frutos y semillas de *J. communis* en Sierra Nevada durante los años de estudio se caracteriza cuantitativamente por una fuerte variación entre años, situación similar a la descrita por Zamora (1987) y Jordano (1993). En años de grandes cosechas la producción de semillas parece suficiente para superar cualquier limitación de cara al reclutamiento, y la escasez de semillas en años de bajas cosechas puede verse compensada por años de producción masiva, considerando la gran longevidad de las plantas (Ward, 1982). Sin embargo, desde el punto de vista cualitativo, es destacable la baja proporción de semillas viables de Sierra Nevada, mucho menor que en otras poblaciones del norte de Europa y Canadá (Ward, 1982; Houle y Babeux, 1994; datos no publ.).

T. torquatus y *T. viscivorus* muestran una dieta casi estrictamente frugívora en el área de estudio (Zamora, 1990; obs. pers.) y sus poblaciones siguen las variaciones en la abundancia de frutos (Zamora, 1987; Jordano, 1993). Como consecuencia un alto porcentaje de frutos son consumidos y sus semillas son dispersadas, por lo que el sistema de dispersión es cuantitativamente eficaz. Sin embargo, el conjunto de semillas dispersadas sigue mostrando un elevado porcentaje de semillas inviables, a pesar de que los dispersantes muestran criterios de selección de los frutos que favorecen la dispersión de frutos sanos y semillas no predadas (Zamora et al., 1995). Por tanto, el efecto de remoción de las semillas por parte de los pájaros dispersantes en el éxito reproductivo de la planta disminuye fuertemente su importancia, ya que un proceso de tipo predispersivo (la inviabilidad de las semillas) produce grandes pérdidas en el potencial reproductivo que se mantienen a través del proceso de dispersión (Jordano, 1989). La baja viabilidad de las semillas provoca que el número de semillas sanas dispersadas sea bajo.

Patrón espacial de dispersión, germinación y supervivencia

Las semillas son distribuidas en el medio mediante un patrón fuertemente determinado por la selección de hábitat y el patrón de movimiento durante la alimentación de las aves frugívoras (Holthuijzen y Sharik, 1985; Chavez-Ramírez y Slack, 1994; Herrera et al., 1994). También en este estudio se demuestra que las aves frugívoras, *T. torquatus* y *T. viscivorus*, depositan grandes cantidades de semillas en las plantas donde se alimentan y en las rocas que utilizan como posaderos. Asimismo, los borreguiles, puntos donde las aves acuden a beber, reciben cantidades considerables de semillas. Esta distribución no aleatoria de las semillas entre distintos microhábitats puede considerarse como otro componente cualitativo de la efectividad de dispersión (Schupp, 1993). Para analizar finalmente la calidad de dispersión en función de su patrón espacial es necesario tener en cuenta 1) el efecto de los microhábitats sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas (Herrera et al., 1994) y 2) la posibilidad de conflicto dentro de un mismo microhábitat entre los requerimientos necesarios para la germinación de la semilla y la supervivencia de la plántula (Schupp, 1995).

Las áreas bajo las plantas madre parecen ser las que permiten una mayor germinación de las semillas, sin embargo, pocas plántulas pasan de los dos años de edad. Probablemente, el microclima bajo la planta madre, en condiciones de sombra y con acumulaciones de mantillo que retenga la humedad en las capas superiores del suelo, puede favorecer la germinación de las semillas. Sin embargo, las áreas bajo la planta madre han sido consideradas perjudiciales para la supervivencia de las plántulas, debido a causas como competencia por luz, agua y nutrientes con la planta madre, o la presencia de inhibidores químicos alelopáticos (Hutchings, 1986).

Diversos estudios han señalado la incapacidad de competencia de las plántulas de *J. communis* con los adultos conespecíficos o las plantas herbáceas que cubren homogéneamente el suelo, de forma que las mayores densidades de plántulas aparecen en espacios abiertos entre los parentales (Ward, 1973, 1981; Fitter y Jenings, 1975; Gilbert, 1980; Rosén, 1988). Esto

no es extrapolable a la alta montaña mediterránea, donde las zonas de suelo desnudo mantienen una baja humedad edáfica durante el verano, por lo que muchas plántulas pueden morir por desecación. Por el contrario, en los borreguiles aparecen pequeños espacios abiertos libres de herbáceas, donde se cumplen los requerimientos tanto de las semillas (humedad para germinar), como de las plántulas (humedad permanente y baja competencia en las fases iniciales). De esta forma, aunque este microhábitat no es el que recibe más semillas, sí es el que presenta las mayores densidades de plántulas.

Las áreas bajo roca, que también aparecen como lugares buenos para el reclutamiento, han sido descritas como áreas adecuadas para la germinación, ya que que acumulan humedad, permiten la estratificación necesaria para la germinación de las semillas, y favorecen el establecimiento de las plántulas (Livingston, 1974). Las partes superiores de las rocas son escasamente colonizadas, a pesar de recibir cantidades de semillas mayores que las áreas de borreguil, ya que los puntos de establecimiento se limitan a pequeñas grietas donde pueda acumularse sustrato edáfico que asegure el aporte de agua y nutrientes necesarios. Por otra parte, las plántulas establecidas en las rocas suelen estar protegidas de los herbívoros (Livingston, 1974), de ahí que la probabilidad de supervivencia pueda ser elevada.

El análisis de la calidad de dispersión según las condiciones de los microhábitats, permite concluir que el patrón de movimiento de *T. torquatus* y *T. viscivorus* provoca una situación balanceada de efectos positivos y negativos. La mayor parte de las semillas son depositadas en microhábitat subóptimos (bajo planta y sobre las rocas), o de calidad intermedia (base de rocas), mientras que el microhábitat óptimo (borreguiles) tan solo recibe una décima parte de las semillas. Por otra parte, desde el punto de vista de la capacidad de colonización de áreas abiertas, la calidad de los dispersantes del enebro es baja, puesto que muy pocas semillas alcanzan los claros y las zonas de pasto abierto. El patrón espacial de deposición de las semillas por las aves puede tener un impacto final en la dinámica poblacional de *J. communis*, pero este impacto varía en función del grado de acoplamiento de la distribución espacial con el resto de fases implicadas en el reclutamiento (Herrera et al., 1994).

El efecto demográfico

Desde una escala espacial más amplia, los borreguiles y bordes de arroyos aparecen como zonas con un reclutamiento efectivo que permite el mantenimiento de poblaciones con una estructura demográfica compuesta por abundantes individuos juveniles, mientras que las poblaciones en laderas secas están dominadas por individuos adultos y senescentes. La calidad de los borreguiles como zonas de reclutamiento a escala de microhábitat se traslada a una escala espacial superior. El paisaje queda compuesto por áreas de alta renovación poblacional asociadas a las escasas zonas húmedas existentes en la alta montaña de Sierra Nevada, rodeadas de una matriz mucho más extensa de laderas secas, que representan áreas de escasa renovación. En estas últimas el reclutamiento efectivo se produce de forma mucho más lenta y preferentemente en escasos puntos favorables, como la base de las rocas.

CONCLUSIONES

El bajo número de semillas sanas dispersadas, por efecto acumulado de la inviabilidad y la predación predispersivas, es el primer factor que aparece como limitante del reclutamiento. Un segundo factor de limitación aparece cuando el patrón espacial de deposición de las semillas no concuerda con el patrón espacial de puntos adecuados para la germinación y la supervivencia de las plántulas. Esto provoca que sólo una baja proporción de semillas germinen y que un bajo número de plántulas se establezcan con éxito. Desde el punto de vista aplicado, la conservación de las poblaciones naturales pasa por preservar los hábitats de matorral de montaña, tanto a escala de paisaje, que posibilita la interacción de la planta con sus dispersantes, como a escala de microhábitat, que permite el establecimiento de las plántulas. En la

actualidad la regeneración poblacional en zonas de ladera es muy escasa y sólo los borreguiles permiten una renovación más efectiva de la población. Por ello, cualquier actuación que suponga la desaparición de las plantas adultas en las zonas de ladera supondrá también la desaparición del enebro, al menos mientras que la situación actual de aridez climática no permita mayores tasas de germinación de semillas y supervivencia de plántulas.

AGRADECIMIENTOS

Eva Iñesta colaboró en diversas fases del trabajo de campo y procesamiento de datos. Asimismo, agradecemos el permiso y las facilidades concedidas por la Agencia del Medio Ambiente para poder trabajar dentro del Parque Natural de Sierra Nevada. Este estudio está financiado por el proyecto de la CICYT número AMB95-0479 y por una beca del PFPU del Ministerio de Educación y Ciencia a Daniel García.

REFERENCIAS

- Cody, M.L. (1986). Diversity, Rarity and Conservation in Mediterranean-Climate Regions, en Soulé, M.E. (ed) Conservation Biology, The Science of Scarcity and Diversity . Sinauer Associates Inc., pp. 122-152.
- Chávez-Ramírez, F. y Slack, R.D. (1994). Effects of avian foraging and post-foraging behavior on seed dispersal patterns of Ashe juniper. *Oikos* 71, 40-46.
- Fitter, A.H. y Jennings, R.D. (1975). The effects of sheep grazing on the growth and survival of seedling junipers (*Juniperus communis* L.). *Journal of Applied Ecology* 12, 637-642.
- Gilbert, O.L. (1980). Juniper in Upper Teesdale. *Journal of Ecology* 68, 1013-1024.
- Harper, J.L. (1977). Population biology of plants. Academic Press, London, 892 pp.
- Herrera, C.M.; Jordano, P.; López-Soria, L. y Amat, J.A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64, 315-344.
- Holthuijzen, A.M.A. y Sharil, T.L. (1985). The Red Cedar (*Juniperus virginiana* L.) seed shadow along a fence line. *American Midland Naturalist* 113, 200-202.
- Houle, G. y Babeux, P. (1994). Variations in rooting ability of cuttings and in seed characteristics of five populations of *Juniperus communis* var. *depressa* from subarctic Quebec. *Canadian Journal of Botany* 72, 493-498.
- Howe, H.F. y Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13, 201-228.
- Hutchings, M.J. (1986). The structure of plant populations, en Crawley, M.J. (ed.) *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, pp. 97-136.
- Janzen, D. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2, 465-492.
- Jordano, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55, 375-386.