

ECOLOGIA REPRODUCTIVA Y REGENERACION DEL MATORRAL DE ALTA MONTAÑA DE SIERRA NEVADA: CAPACIDAD DE RESPUESTA A LAS PERTURBACIONES.

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

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: RZAMORA@GOLIAT.UGR.ES

RESUMEN

Los enebrales-piornales de la alta montaña son una de las formaciones vegetales más características y de mayor interés de Sierra Nevada, tanto por su variada flora y fauna como por su aprovechamiento ganadero. En este trabajo presentamos un breve resumen de las investigaciones realizadas por nuestro grupo sobre la ecología reproductiva de plantas leñosas de Sierra Nevada. Analizamos también la regeneración natural del enebral-piornal, y su capacidad de respuesta frente a las perturbaciones humanas más frecuentes en Sierra Nevada: los incendios y la apertura de pistas de esquí y carriles. Para ello, comparamos los parámetros demográficos de *Juniperus communis*, *Genista versicolor* y *Hormathophylla spinosa*, en zonas afectadas por este tipo de perturbaciones y zonas adyacentes de vegetación no alterada. El análisis demuestra que, a pesar de que las tres especies de matorral producen semillas todos los años, la regeneración natural de estas especies es lenta, sobre todo en el caso del enebro. Como consecuencia, la capacidad de regeneración tras perturbaciones antrópicas es muy limitada, favoreciendo en cambio la desprotección del suelo frente a la erosión. Bajo la aridez climática actual, la conservación de los enebrales y sus usos tradicionales pasa más por el mantenimiento de los todavía existentes que por los intentos de recuperación de los ya perdidos.

Palabras clave: Matorral de alta montaña, ecología reproductiva, regeneración natural, fuego, perturbaciones humanas, Sierra Nevada.

ABSTRACT

The juniper shrubland is one of the most characteristic and important plant communities in the high mountain of the Sierra Nevada, both because of their diverse flora and fauna and their economic value for livestock raising. In this work, we analyse the reproductive ecology of the main plant species, *Juniperus communis*, *Genista versicolor* and *Hormathophylla spinosa*, as well as their capacity of regeneration after fire and earth moving for sky runs and tracks, the most frequent human disturbances in Sierra Nevada. We also compare demographic parameters of these plant species between disturbed and adjacent pristine sites. Our results show that the regeneration capacity of these species (especially juniper) is low, even in natural conditions, due to the harsh abiotic conditions. Regeneration is also difficult after human disturbance, leaving bare and unprotected ground, thereby increasing the risk of erosion. For juniper shrubland conservation, it is more effect and profitable to save still undisturbed areas, instead of the trying to regenerate that already lost.

Key words: High-mountain shrubs, plant reproductive ecology, natural regeneration, fire, human disturbance, Sierra Nevada.



## INTRODUCCION

Sierra Nevada ofrece una amplia diversidad de condiciones ecológicas, siendo a la vez refugio donde se conservan taxones antiguos originados bajo climas paleotropicales o boreoalpinos, y centro de especiación de taxones más adaptados al clima mediterráneo actual. Las zonas de alta montaña se comportan como islas ecológicas donde sobreviven, en los enclaves más húmedos y fríos, diversas especies que alcanzaron el sur de la península Ibérica durante las glaciaciones. Simultáneamente, bajo el incremento de temperatura y aridez sufrido durante el último interglaciar, especies de origen mediterráneo parecen estar ascendiendo en altitud, ocupando los microhábitats más secos, y alcanzando las cotas más altas de este macizo montañoso.

El grupo de Ecología Terrestre de la Universidad de Granada estudia desde hace varios años las dinámicas poblacionales exhibidas por especies de matorral de alta montaña mediterránea que difieren tanto en origen filogenético como biogeográfico, pero que coinciden en el mismo escenario ecológico. Actualmente disponemos de información sobre la biología reproductiva, la incidencia de la herbivoría y la dinámica de regeneración de varias especies de matorral de alta montaña mediterránea, caso de *Juniperus communis*, *Hormathophylla spinosa* y *Genista versicolor*, entre otras. El estudio de las dinámicas de expansión y regresión de la distribución altitudinal de estas especies es aún más relevante considerando los previsibles cambios climáticos derivados del denominado efecto invernadero (Siegenthaler y Sarmiento, 1993), que serán más acusados en las áreas circumpolares y en las montañas (Oechel y Vourlitis, 1994).

Los matorrales y pastizales de la alta montaña de Sierra Nevada han sido tradicionalmente usados como pastos de verano para el ganado doméstico. Este uso tradicional iba frecuentemente acompañado de la quema para aclarar la vegetación leñosa, con la supuesta finalidad de favorecer el crecimiento de pasto tras el incendio. A este tipo de actuaciones se han sumado más recientemente los desmontes ocasionados para el trazado de pistas de esquí y la apertura de carriles. Las quemas y los desmontes son perturbaciones de origen antrópico, a los que puede aplicarse la metodología de estudio usualmente empleada tanto en perturbaciones naturales como en experimentos de campo. El estudio desde esta perspectiva puede proporcionar información sobre la capacidad de regeneración y recolonización de las especies vegetales dominantes en las comunidades climáticas de la zona.

El objetivo de este trabajo es presentar un breve resumen de las investigaciones realizadas por nuestro grupo sobre la ecología reproductiva de plantas leñosas de Sierra Nevada. Analizamos también la estructura demográfica y la regeneración de las poblaciones naturales de estas especies. Partiendo de esta investigación básica, estudiamos, desde un punto de vista aplicado, el potencial de colonización y regeneración tras perturbaciones de origen antrópico.

## ECOLOGIA REPRODUCTIVA DE LAS ESPECIES LEÑOSAS DEL ENEBRAL-PIORNAL

La comunidad climática en el sector Nevado-Filábride de Sierra Nevada entre los 2000 y 2500 m de altitud, por encima del límite forestal, es el denominado enebro-piornal (Molero et al., 1992). Esta comunidad se compone básicamente de enebro (*Juniperus communis* L., Cupressaceae) y piorno amarillo (*Genista versicolor* Boiss. = *Genista baetica* Spach, Leguminosae), acompañados de pendejo (*Hormathophylla spinosa* Küpfer (L.) = *Ptilotrichum spinosum* L., Cruciferae) y de otras especies menos abundantes, tales como agracejo (*Berberis hispanica* Boiss. & Reuter, Berberidaceae), y sabina (*Juniperus sabina* L., Cupressaceae).

*H. spinosa* es un matorral pulvinular de forma esférica o elipsoidal, con una altura aproximada de 25 cm y un diámetro promedio de unos 50 cm, aunque algunos ejemplares en Sierra Nevada sobrepasan el metro de diámetro máximo (Gómez, 1993a). La planta está ampliamente cubierta de "espinas" que

consisten en la mayoría de los casos en los tallos de las inflorescencias de años anteriores que se han endurecido (Zamora y Gómez, 1993). En Sierra Nevada, los individuos de esta especie florecen todos los años (Gómez, 1993b). La floración se produce en junio en las poblaciones situadas a bajas altitudes y se prolonga hasta finales de agosto e incluso principio de septiembre en las poblaciones que crecen sobre las zonas más alta de Sierra Nevada (Gómez, 1993a). La floración de cada planta dura entre dos y tres semanas, en las que produce normalmente entre 4000 y 10000 flores por planta, con cuatro óvulos cada una de ellas (Gómez, 1993b). *H. spinosa* es polinizada por más de 70 especies de insectos, entre las que destaca *Proformica longiseta* Collingwood (Formicidae), que realiza más del 80% de las visitas florales que recibe esta planta (Gómez y Zamora, 1992, Gómez et al., 1995). Además de los insectos, esta especie puede ser polinizada incluso por el viento en aquellas poblaciones situadas a mayor altitud (Gómez y Zamora, 1996). Sin embargo, sólo el 20% de las flores producen frutos, cada uno de ellos con una o dos semillas (Gómez, 1993a). Muchas de estas semillas son devoradas dentro del fruto por una especie de gorgojo, *Ceutorhynchus* sp. nova (Curculionidae), que reduce considerablemente el número final de semillas que pueden ser dispersadas (Gómez, 1993a; Gómez y Zamora, 1994). Además, el efecto de estos insectos no es sólo cuantitativo, sino también cualitativo, ya que predan selectivamente las semillas más grandes, que son precisamente las que tienen una mayor probabilidad de germinación, y son también las que desarrollan plántulas más vigorosas. Sin embargo, las poblaciones de estos insectos predadores están controladas por varias especies de parasitoides cuyo efecto directo de mortalidad para la población del insecto predador de semillas se convierte en un efecto indirecto positivo para la planta, que puede dispersar más y mayores semillas cuando está presente el parasitoide (Gómez y Zamora, 1994). *H. spinosa* sufre además el ataque de una planta parásita, *Cuscuta epithimum* L. (Cuscutaceae), que reduce su potencial reproductivo (Gómez, 1994). Sin embargo, tanto esta interacción parasítica como la predación de semillas descrita anteriormente están totalmente condicionadas por la herbivoría de la cabra montés (*Capra pyrenaica* Schinz, Bovidae) y del ganado doméstico, que se convierte en el factor más importante, condicionante tanto de las interacciones directas entre la planta y su constelación de organismos con los que interacciona como del éxito reproductivo final de la planta (Zamora y Gómez, 1993; Gómez, 1993a; 1994). Todos estos efectos suponen que en *H. spinosa* tan sólo el 4.5% de los óvulos producidos pasen a semilla. A pesar de estas pérdidas cada planta dispersa, por término medio, entre 1000 y 2000 semillas al final de cada evento reproductivo, aunque la variación interindividual es muy grande. Más del 75% de estas semillas caen en los pies de la planta madre y menos del 3% son capaces de dispersarse a distancias mayores de dos metros de ella (Gómez, 1991). Las semillas, de pequeño tamaño, pueden ser secundariamente transportadas por el viento y las escorrentías producidas durante el deshielo.

*Genista versicolor* es un matorral endémico de la alta montaña de Sierra Nevada (García Guardia, 1988), que florece desde final de junio hasta mediados de julio, produciendo más de mil flores por individuo cada año. Sufre la herbivoría, tanto en las partes vegetativas como sobre el tejido reproductivo, de las cabras monteses y sobre todo del ganado doméstico. Este efecto, unido a la falta de recursos y/o polinizadores, conlleva que sólo el 5.5% de las flores producidas pasen a fruto, lo que origina que cada planta madure aproximadamente 260 frutos, aunque más de la mitad de las plantas no producen ningún fruto. Las legumbres de *G. versicolor* albergan como promedio 5.4 óvulos cada una, de los que aproximadamente 4 óvulos perecen en las primeras fases de su desarrollo y 0.1 abortan antes de madurar, de modo que sólo 1.3 óvulos por fruto maduran a semillas. Estas son predadas por una especie de microlepidóptero, *Coleophora brunneosignata* Toll (Coleophoridae) y dos especies de curculiónidos, *Exapion compactum* Desbrochers y *Exapion* sp. nova (Apionidae). El porcentaje de infección de frutos es muy alto (69%) todos los años y en todas las poblaciones de plantas estudiadas. Como consecuencia del alto número de frutos infectados y la elevada tasa de

ataque por fruto infectado, alrededor del 87% de las semillas totales producidas por *G. versicolor* se pierden. Si unimos todas las causas de mortalidad predispersivas, sólo el 10% de los óvulos de *G. versicolor* pasan a semillas que pueden ser dispersadas. Esto origina que cada pie de planta produzca como media unas 140 semillas cada año. Las semillas son dispersadas mediante mecanismos de transporte superficial, fundamentalmente las escorrentías de deshielo y lluvia.

*Juniperus communis* es un arbusto dioico anemófilo que produce miles de flores por planta. Una alta proporción de estas flores abortan antes de madurar. Las arcéstidas maduran a lo largo de tres años, aunque durante el primer año de desarrollo aborta aproximadamente un 40%. Un individuo reproductor promedio produce 3000 arcéstidas y 7000 semillas por año. La variación entre plantas es grande, apareciendo plantas que apenas producen arcéstidas y otras que pasan de 37000; algunas plantas pueden llegar a producir hasta 100000 semillas en un año de producción alta. Sin embargo, más de un 70% de las semillas producidas son inviables por un escaso desarrollo embrionario (García et al., 1996). En el verano del segundo año, hasta un tercio de las arcéstidas sufren el ataque de una avispa predadora de semillas, *Megastigmus bipunctatus* Swed. (Torymidae). Esta avispa provoca la pérdida de un 10% de las semillas, lo que sumado al efecto de inviabilidad, ocasiona que menos de un 20% de las semillas estén en condiciones de germinar. Además, cerca de un 50% de las arcéstidas maduras son atacadas por el homóptero *Carulaspis juniperi* Bouché (Diaspididae), que se alimenta de la pulpa. Estos homópteros reducen la viabilidad de las semillas cuando su ataque es intenso. A pesar de todas estas pérdidas, como promedio, cada planta llega a producir 100 semillas viables cada año. En Sierra Nevada, las arcéstidas de enebro son parte fundamental de la dieta de varias especies de aves (principalmente *Turdus torquatus* L. y *Turdus viscivorus* L., Turdidae) (Zamora, 1987, 1990; Jordano, 1993). Estas aves acuden a los enebrales de alta montaña a final de verano y otoño, dispersando más de un 65% del total de semillas producidas cada año. Sin embargo, la mayoría de las semillas son dispersadas a microhábitats inadecuados para la germinación y supervivencia de las plántulas. En esta fase postdispersiva son predadas por ratones (*Apodemus sylvaticus* L., Muridae), que consumen cerca de un 12% de las semillas. En conjunto, la mayor parte de las poblaciones, que ocupan zonas de laderas secas, están muy envejecidas, mientras que, por el contrario, los pastizales húmedos aparecen como zonas donde las poblaciones tienen una mayor proporción de plantas jóvenes (García et al., 1996). Las plantas adultas padecen poca herbivoría, aunque las plántulas son frecuentemente consumidas y pisoteadas por el ganado.

#### PERTURBACIONES DE ORIGEN ANTROPICO EN ENEBRALES-PIORNALES

Los enebrales-piornales están sometidos en Sierra Nevada a diversos tipos de perturbaciones antrópicas que ocasionan una regresión en su área de distribución. Los matorrales podrían potencialmente recolonizar las zonas afectadas, ya que la mayoría de los individuos reproductores de las tres especies leñosas estudiadas producen y dispersan suficiente cantidad de semillas. Para comprobar si esta capacidad potencial de regeneración se traduce en una regeneración real, estudiamos tres áreas que habían sufrido perturbaciones de origen antrópico, dos por incendio y una tercera por la apertura de una pista de esquí y carriles adyacentes.

##### Efecto del fuego

Las quemas periódicas del matorral de montaña se han venido efectuando de forma secular en la sierra. Normalmente el enebral es quemado en el otoño, cuando el ganado abandona los pastos de verano. Tras el incendio, el suelo calcinado queda expuesto a una eventual erosión eólica y/o de escorrentía. Las vías de regeneración en una zona quemada podrían ser la germinación de las semillas ya existentes que sobrevivan al fuego y la colonización a través de las semillas provenientes de zonas adyacentes. Otra vía

alternativa de regeneración es la capacidad de rebrote que caracteriza a muchas especies leñosas mediterráneas (López-Soria y Castell, 1992).

Para estudiar el potencial colonizador de los matorrales tras el fuego hemos elegido dos parcelas: una está situada en los Prados del Aire (30sVF6307, 2200 m de altitud), un enebro-piornal en el que aparece una zona incendiada hace unos seis años. La otra está en la Loma del San Juan (30sVF6706, 2200 m de altitud), en una ladera ocupada por un enebro-piornal bien desarrollado donde además crecen *J. sabina*, *B. hispanica* y otras especies de matorral, y que también fue parcialmente quemada hace doce años. En ambas parcelas elegimos una zona afectada por el incendio y otra ocupada por el enebro-piornal original, situada de forma adyacente a la zona quemada.

El sistema de muestreo consistió en la realización de transectos en las parcelas anteriormente descritas, con el fin de obtener datos sobre la composición específica del matorral, así como sobre la cobertura de cada especie, además de información sobre la estructura demográfica de las principales especies leñosas existentes. En cada una de las parcelas se realizaron 10 transectos dentro de la zona quemada y otros 10 transectos en la vegetación natural circundante. De este modo asegurábamos que la vegetación muestreada en la zona no perturbada se correspondía con la previamente existente en la zona perturbada. El transecto se efectuaba tendiendo una cinta métrica de 50 m de longitud sobre la superficie a muestrear. La cinta era recorrida situando perpendicularmente una vara de 2 m de longitud a intervalos de 1 m, que definía tres puntos: el central y los dos extremos de la vara. En cada punto de muestreo se colocaba una vara vertical a la primera, anotándose la naturaleza del contacto (suelo desnudo, roca, enebro, piorno, otras leñosas y herbáceas) de su extremo inferior. En cada transecto de 50 m se obtuvieron 150 puntos de muestreo de cobertura de la vegetación. Se obtuvieron así 3000 puntos en la parcela de San Juan y 320 en la de Prados del Aire. Los transectos se llevaron a cabo a comienzos del verano de 1995, coincidiendo con el período en que los arbustos y sobre todo las herbáceas presentan un mayor desarrollo vegetativo y una mayor cobertura.

La capacidad de regeneración asexual vía rebrote de *H. spinosa*, *G. versicolor* y *J. communis* se estudió en la zona incendiada más recientemente, la de los Prados del Aire. Para ello, se buscaron rebrotes entre los restos de las plantas quemadas. Se estudiaron los restos quemados de 40 pies de *G. versicolor*, 20 de *J. communis*, y 35 de *H. spinosa*, determinando la posible presencia de tallos de rebrote bajo cada pie quemado. Para evitar la confusión entre una plántula nacida al pie de una planta parental quemada y un tallo de rebrote de dicha planta parental, se desenterraron 20 posibles rebrotes.

El análisis demográfico se ha llevado a cabo mediante la realización de tablas de vida estática en los mismos sectores donde se efectuaron los transectos. Como criterio clasificador se ha utilizado el tamaño de las plantas. Ya que todos los matorrales de alta montaña crecen sobre todo en el plano horizontal, el tamaño se ha determinado midiendo el diámetro mayor de las plantas. Muestreamos todos los individuos de *J. communis*, *G. versicolor*, *H. spinosa* y otras leñosas, desde la fase plántula a la senescente, que aparecieron tanto en la zona no perturbada como en las zonas donde se realizaron los transectos.

#### Efecto de la realización de pistas de esquí y carriles de acceso

La parcela escogida para estudiar la recolonización tras una perturbación de este tipo es la antigua pista existente en los Campos de Otero. Esta zona está situada en la vertiente norte de los Peñones de San Francisco, entre 2200 y 2550 m de altitud (UTM 30sVF6506). Es una ladera cubierta por un denso enebro (41.1% cobertura) apenas alterado. La zona se roturó para su uso como pista de esquí en los años setenta, instalándose un remonte de 900 m de longitud y 35 m de anchura desde el albergue de San Francisco hasta el tercer peñón de San Francisco. La pista atraviesa de lleno una de las manchas de enebro más extensas y mejor conservadas en Sierra Nevada, y desde su apertura no ha habido ningún tipo de intervención por parte del

hombre, aparte del pastoreo. Por lo tanto, puede considerarse que esta zona ha seguido una dinámica de recolonización y regeneración natural.

Para el estudio de la capacidad colonizadora y del análisis demográfico del matorral en la zona afectada por el desmonte se utilizó la misma metodología que en las zonas quemadas. Se realizaron así 10 transectos en la zona perturbada y 10 en la no perturbada, obteniéndose 3000 puntos en total, en la que se anotó tanto la composición específica como la cobertura de cada especie de matorral.

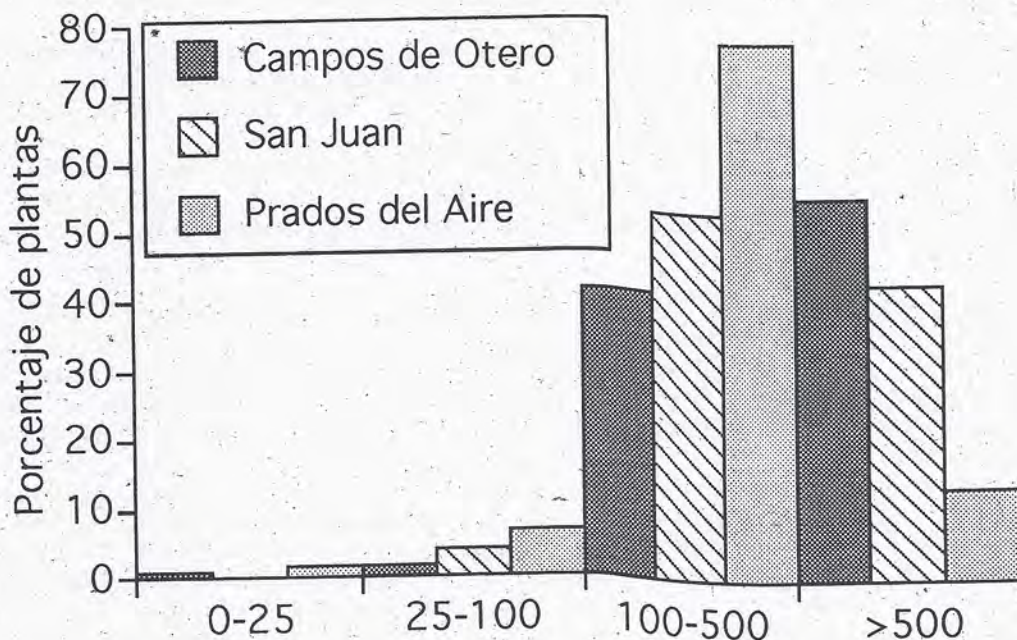


Fig 1. Distribuciones de frecuencias según clases de tamaños del enebro (*Juniperus communis*) en la zona no perturbada de las parcelas estudiadas.  
Figure 1. Frequency distribution of *J. communis* size in the undisturbed area of each plot.

#### RESPUESTAS DEL ENEBRAL-PIORNAL A LAS PERTURBACIONES ANTROPICAS

##### Demografía en zonas no perturbadas

La estructura demográfica de las poblaciones de enebro en Sierra Nevada se caracteriza por una dominancia de plantas de gran tamaño, lo que corresponde con las fases de adulto y senescente, como lo atestiguan los resultados obtenidos en las tres zonas muestreadas (más del 90%, Fig. 1). Por el contrario, las poblaciones de piorno y pendejo presentan un considerable número de plántulas y juveniles, que igualan en porcentaje al de individuos reproductores (Figs. 2, 4 y 6).

##### Regeneración tras incendio

No encontramos regeneración por rebrote tras el incendio en ninguna de las tres especies estudiadas y, por lo tanto, todas las plántulas y juveniles hallados en las zonas quemadas corresponden a la germinación de las semillas ya existentes en el suelo (banco de semillas) o de las semillas llegadas con posterioridad a la perturbación.

Varios años después de un incendio aún no han aparecido plántulas de enebros en las zonas quemadas, a pesar de que en las zonas aledañas hay muchos adultos productores de semillas (Fig. 3). Los pendejos sólo aparecen en pequeño número en el caso del incendio más antiguo, el de la Loma del San Juan. Por el contrario, hay más piornos en las zonas incendiadas que en las zonas no perturbadas adyacentes (Tabla 1), aunque los piornos que han crecido en la zona quemada son, en general, más pequeños que los de zonas

	Loma del San Juan		Prados del Aire		Campos de Otero	
	Natural	Quemado	Natural	Quemado	Natural	Desmonte
Densidad						
Enebro	75	0	37	0	62	2
Piorno	385	675	869	1114	428	213
Pendejo	260	18	217	0	180	187
Cobertura						
Enebro	23.26	0	18.44	0	43.39	0.07
Piorno	13.77	18.40	28.12	3.44	13.98	3.73
Pendejo	3.27	0.06	1.56	0	0.66	0.33

Tabla 1. Densidad (nº individuos/1000m<sup>2</sup>), y cobertura (media del porcentaje de cobertura para N=10 transectos) de las tres especies de estudio en zonas no perturbadas (Natural) y zonas perturbadas adyacentes (Quemado y Desmonte).

Table 1. Density (n. of individuals/1000 m<sup>2</sup>), and coverage (mean percent, n=10 transects) of the three plant species in undisturbed areas (Natural) and adjacent disturbed areas (Quemado and Desmonte) for every plot.

aledañas. Por ejemplo, en el quemado de la Loma del San Juan el tamaño promedio (diámetro ± error estándar) de esta especie es 55.8 ± 22.7 cm (n=688 piornos), en tanto que los individuos de las zonas aledañas no perturbadas median como promedio 65.5 ± 53.7 cm (n=385 piornos, Fig. 4). La distribución de tamaños de los piornos es mucho más homogénea en las zonas quemadas que en las no quemadas adyacentes (Fig. 4). Así, en el quemado más reciente (Prados del Aire) todos los piornos son plántulas y juveniles menores de 30 cm de diámetro, mientras que en la zona no quemada el rango de tamaños es mucho más amplio (desde plántulas a piornos senescentes de más de 2 m). Del mismo modo, en el quemado más antiguo (Loma del San Juan), algo más del 50% de los piornos tienen entre 30 y 60 cm, y ninguna planta supera los 120 cm de diámetro, mientras que en la zona adyacente no quemada aparecen individuos de hasta 2 m de diámetro.

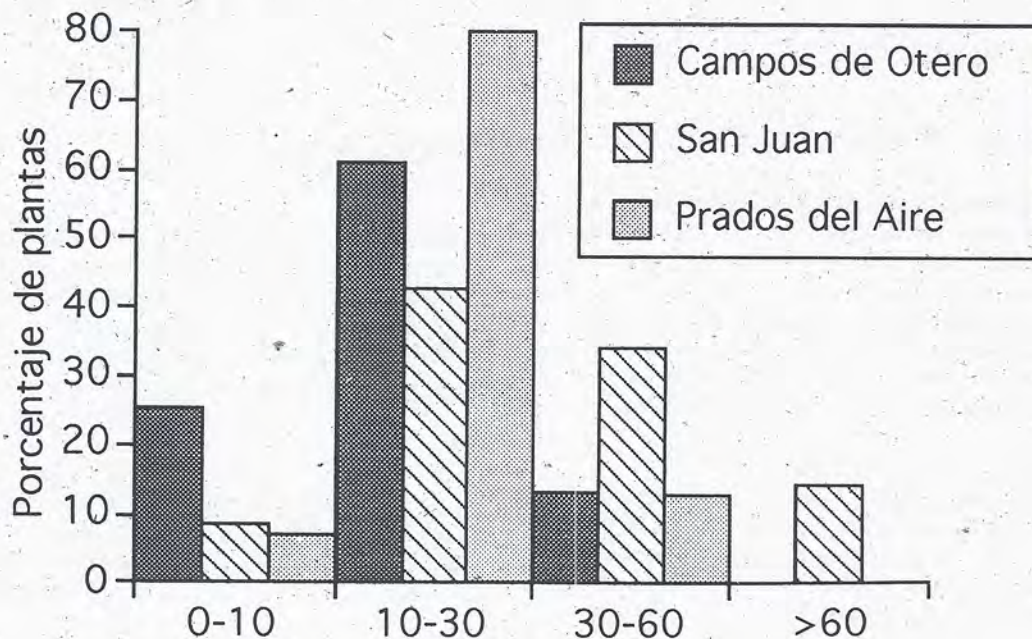


Fig. 2. Distribución en clases de tamaño del pendejo (*Hormathophylla spinosa*) en la zona no perturbada de las tres parcelas estudiadas.

Figure 2. Frequency distribution of *H. spinosa* size in the undisturbed area of each plot.

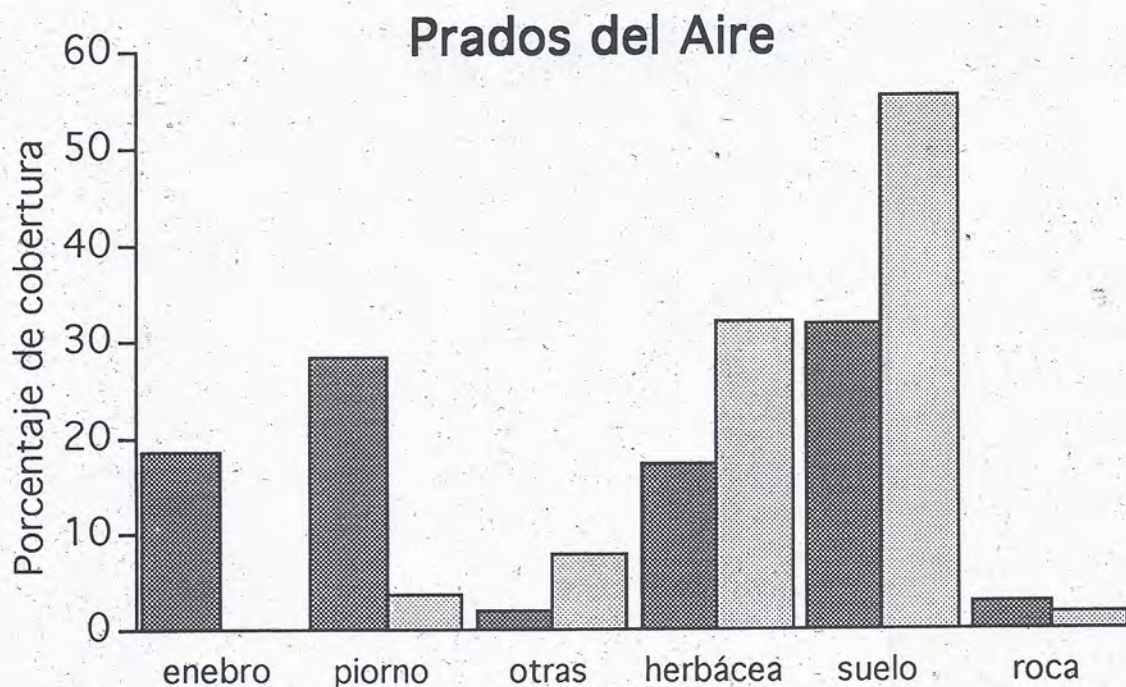
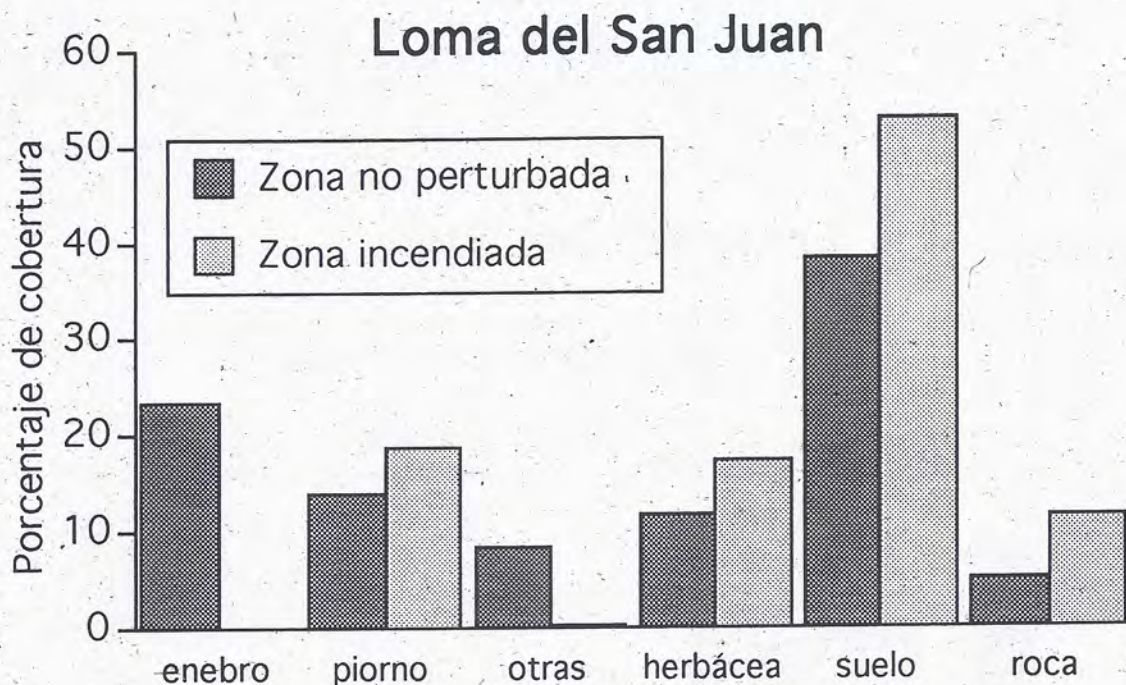


Fig. 3. Diferencia en el grado de cobertura entre las zonas incendiadas y los enebrales-piornales adyacentes en la Loma del San Juan ( $D=0.233$ , g.l.=2,  $p<0.0001$ , Kolmogorov-Smirnov test) y en Prados del Aire. "Otras" se refiere a otras especies leñosas.

Figure 3. Vegetation cover (in percentage) in burned and unburned juniper shrublands in Loma de San Juan and Prados del Aire. "Otras" refers to other woody species.

Como consecuencia del bajo número de plantas leñosas y de su pequeño tamaño, lo que predomina en las zonas quemadas es el suelo desnudo (Fig. 3). La cobertura de herbáceas es algo superior en el quemado más reciente respecto a la zona no quemada adyacente. No obstante, dicha cobertura es muy similar en el quemado más antiguo, en comparación con la cobertura de



la zona adyacente no perturbada en la Loma del San Juan (Fig. 3). En el quemado de los Prados del Aire, la cobertura de plantas leñosas es tan solo del 10%, principalmente de piorno (3.4%) y otras especies de leñosas, como *Helianthemum croceum* (Desf.) Pers. (Cistaceae). En la Loma del San Juan, la cobertura de piorno es ligeramente superior en el quemado que en la zona no quemada adyacente (Fig. 3, Tab. 1)

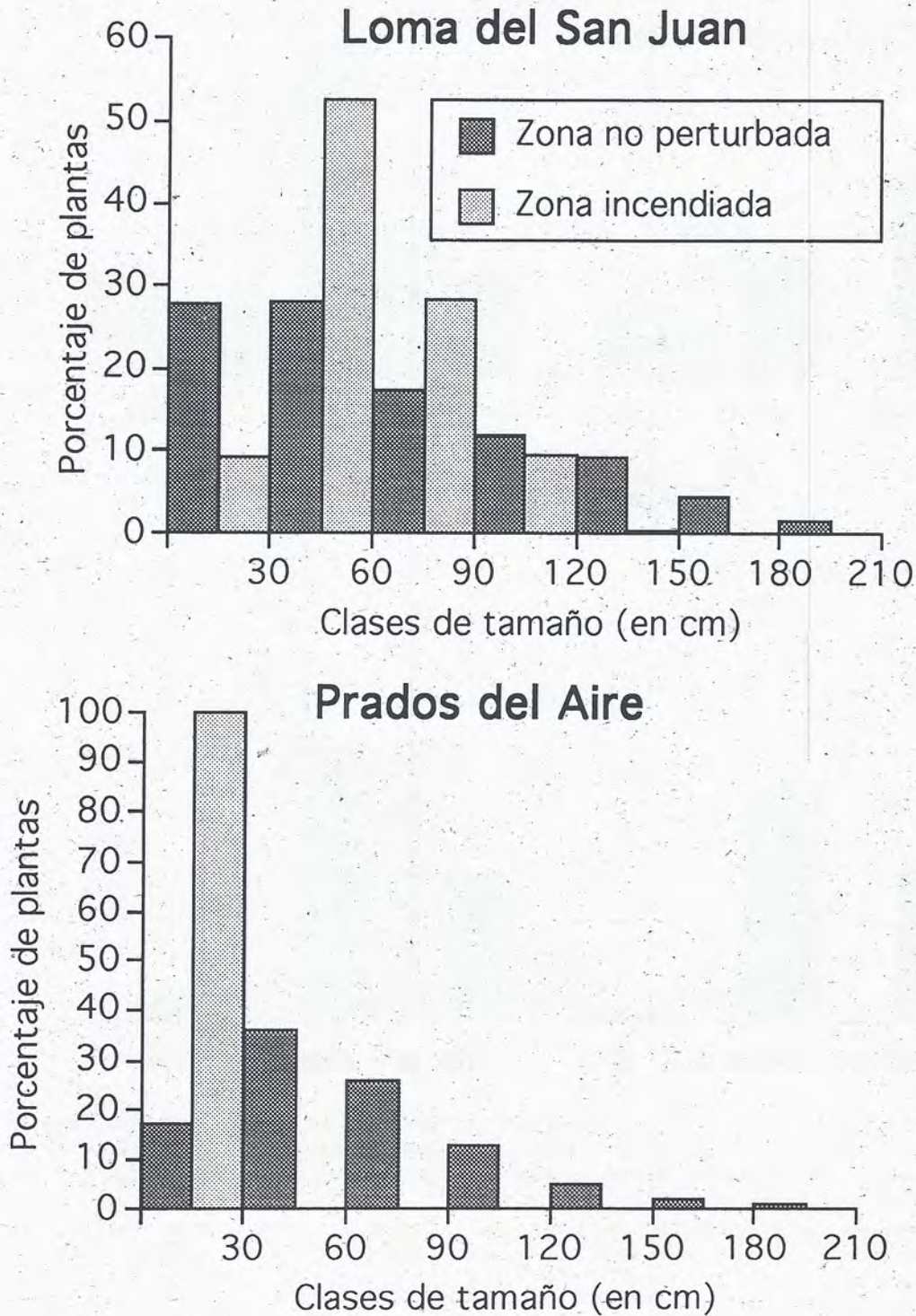


Fig. 4. Distribución en clases de de tamaño para el piorno (*Genista versicolor*) entre las zonas incendiadas y los enebrales-piornales adyacentes en la Loma del San Juan y en Prados del Aire.  
 Figure 4. Frequency distribution of *G. versicolor* size in burned and unburned juniper shrublands in Loma de San Juan and Prados del Aire.

### Regeneración tras el desmote para la instalación de pistas de esquí y carriles

A pesar del tiempo transcurrido desde la construcción y posterior abandono de la pista y el carril de acceso, la vegetación no se ha recuperado aún del impacto sufrido. Apenas hay enebros en la pista, mientras que el número de piornos disminuye a la mitad con respecto a la zona no perturbada adyacente. Por el contrario, el pendejo muestra una densidad similar a la de la zona no perturbada adyacente, aunque aparecen principalmente en el carril de acceso (Tabla 1, Fig. 5).

En la Fig. 5 se observa que los tamaños de los piornos muestran distribuciones diferentes entre la zona perturbada y la no perturbada adyacente ( $D=0.319$ , g.l.=2,  $p<0.0001$ , prueba de Kolmogorov-Smirnov). Al igual que en las zonas quemadas, los piornos de la zona no perturbada son mayores ( $64.8\pm 42.6$  cm,  $n=428$ ) que los de la pista ( $41.1\pm 24.6$  cm,  $n=213$ ), la mayoría de los cuales miden menos de 60 cm (Fig. 6). Estas diferencias de tamaño también se observan en los pendejos de la pista ( $12.3\pm 0.5$  cm,  $n=187$ ) respecto a los de la zona no perturbada ( $15.1\pm 0.6$  cm,  $n=180$ ).

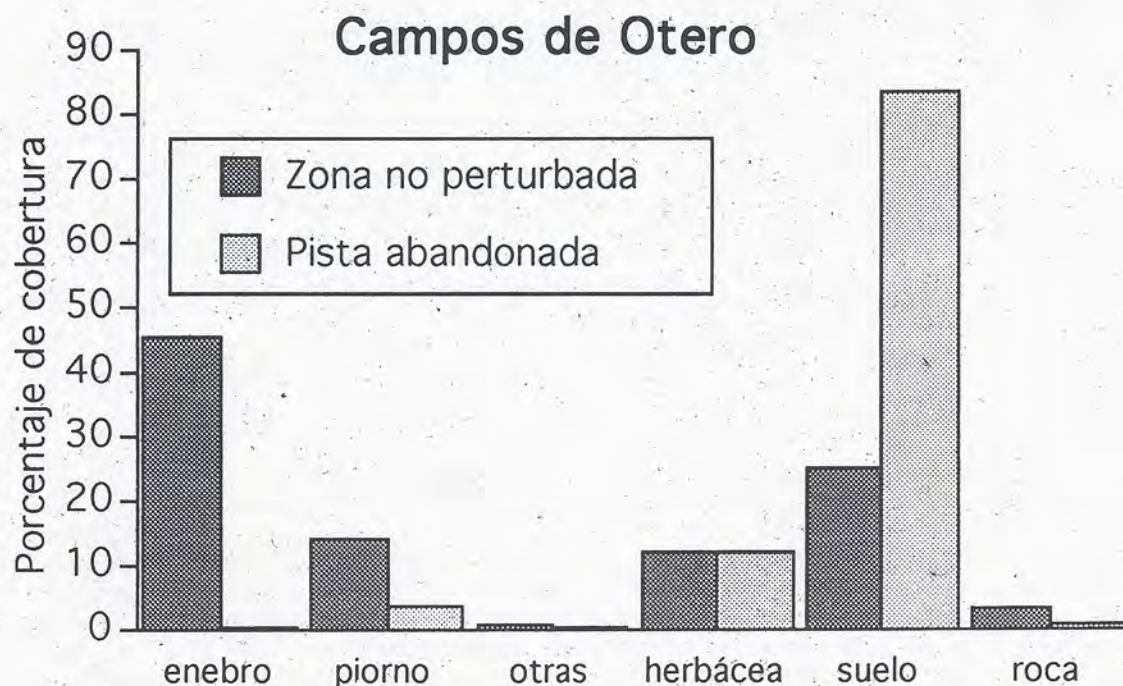


Fig 5. Diferencias en el grado de cobertura entre la zona perturbada de los Campos de Otero y el enebro-piornal adyacente. "Otras" se refiere a otras especies leñosas.

Figure 5. Vegetation cover (in percentage) in burned and unburned juniper shrublands in Campos de Otero. "Otras" refers to other woody species.

A pesar de ser la perturbación más antigua, los piornos de la pista de esquí de los Campos de Otero son más pequeños que los del quemado más antiguo, siendo sus distribuciones de tamaño significativamente diferentes ( $D=0.316$ , g.l.=2,  $p<0.0001$ , prueba de Kolmogorov-Smirnov; Figs. 4 y 6).

La cobertura de enebro, piorno y otras leñosas (principalmente *H. spinosa*, *Arenaria tetraquetra* L. y *H. croceum*) es casi nula en el desmote de la pista, aunque está bien desarrollada en la zona no perturbada (Tabla 1, Fig. 5). Tan solo la cantidad de herbáceas es similar en la zona perturbada y en la no perturbada. Es destacable que después de 18 años, en la zona afectada por el desmote apenas hay especies leñosas, y lo más abundante es el suelo desnudo (Fig. 5).

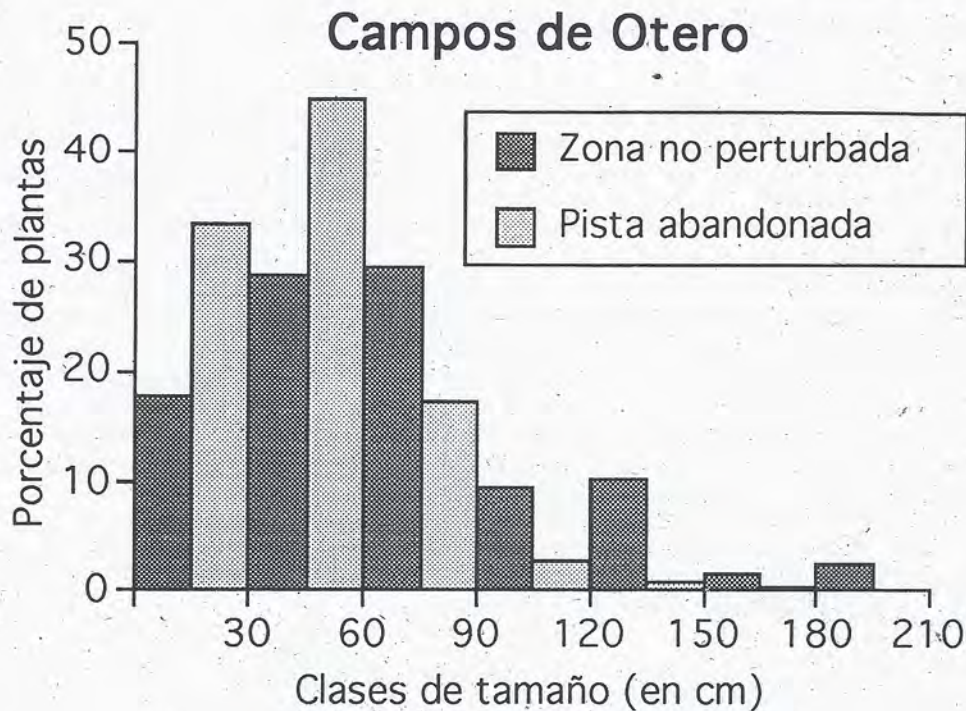


Fig 6. Diferencias en las clases de tamaños del piorno (*Genista versicolor*) entre zona perturbada y la zona no perturbada adyacente en la parcela de Campos de Otero.

Figure 6. Frequency distribution of *G. versicolor* size in disturbed and undisturbed juniper shrublands in Campos de Otero.

#### DISCUSION

##### Ecología reproductiva y potencial natural de regeneración

Los resultados de nuestras investigaciones indican que la mayoría de los individuos reproductores de *J. communis*, *G. versicolor* y *H. spinosa* producen muchas semillas todos los años, a pesar de las fuertes pérdidas que sufren a lo largo de la fase predisersiva. En el caso del enebro, debido a estas pérdidas, menos del 10% de las semillas producidas por la planta están potencialmente en condiciones de germinar (García et al., 1996). Sin embargo, este éxito reproductivo sólo se traduce parcialmente en reclutamiento neto en las poblaciones naturales de piorno y pendejo en las que aparecen, con relativa frecuencia, plántulas y juveniles en los sectores no perturbados (Figs. 2, 4 y 6). Por el contrario, en las poblaciones de enebro predominan los individuos reproductores y senescentes, y las plántulas y juveniles son muy escasos (Fig. 1).

La dificultad de las poblaciones del enebro para autoregenerarse y la relativa lentitud con que lo consiguen piorno y pendejo parece ser, en gran medida, una consecuencia del severo marco abiótico al que se ven sometidas estas especies en Sierra Nevada. Como en otras altas montañas, la sequía fisiológica que ocurre durante los meses invernales paraliza el crecimiento de las plantas alpinas. Sin embargo, en las altas montañas mediterráneas, el crecimiento vegetal está también limitado durante el verano debido a la sequía estival que caracteriza a estas zonas, con veranos muy distintos a los húmedos y frescos de los Alpes (Mani, 1968; Walter, 1977). Esto deja unos márgenes muy estrechos de condiciones óptimas de germinación, crecimiento vegetativo y reproducción a las plantas leñosas, especialmente en el caso del enebro, una especie de origen boreo-alpino con requerimientos ecológicos mucho más estrictos que piorno y pendejo, especies de origen mediterráneo. Las semillas del enebro parecen tener gran dificultad para germinar, y sus plántulas dificultades para sobrevivir, en

la actuales condiciones ecológicas existentes en la alta montaña mediterránea (García et al., 1996). A esta limitación ecofisiológica hay que añadir la elevada mortalidad de plántulas causada por pisoteo y sobrepastoreo. Esta situación es opuesta a la que aparece en latitudes más norteñas, con veranos mucho más húmedos, donde la regeneración natural puede incluso verse favorecida por una moderada actividad ganadera. En estas condiciones, *J. communis* coloniza con facilidad espacios abiertos, y sus poblaciones pueden presentar una elevada proporción de plántulas (Fitter y Jennings, 1975; Falinski, 1980; Rosén, 1988).

#### Respuesta frente a las perturbaciones

Si la regeneración natural del matorral de la alta montaña en los sectores no perturbados es un proceso lento, lo que concuerda con los resultados obtenidos por otros autores en medios alpinos (Marchand y Roach, 1980; Roach y Marchand, 1984; Chambers, 1993, 1995; Hamerlynck y Smith, 1994), aún más dificultades parecen tener la colonización y restauración natural tras perturbaciones de origen antrópico (Emers et al. 1995, Kevan et al. 1995). En Sierra Nevada, la regeneración del matorral tras un incendio se ve dificultada porque no hay especies rebrotadoras, que sí son abundantes en la media y baja montaña, como la encina *Quercus ilex* L. (Fagaceae), el enebro de miera *Juniperus oxicedrus* L. (Cupressaceae), el torvisco *Daphne gnidium* L. (Thymeleaceae), el durillo *Viburnum tinus* L. (Caprifoliaceae), entre otras (Carreira et al., 1991; López-Soria y Castell, 1992; Vilá y Terradas, 1995). Por tanto, la única vía de regeneración de las especies del matorral de alta montaña es a través de la germinación de semillas, bien de las enterradas en el suelo que pueden sobrevivir al fuego (Keeley, 1991), bien de las provenientes de plantas reproductoras situadas en las zonas adyacentes no perturbadas (Diotte y Bergeron, 1989). Sin embargo, sólo las semillas del piorno parecen capaces de sobrevivir al fuego, y germinar después simultáneamente, a juzgar por la presencia de esta especie en las zonas quemadas y la homogeneidad existente en el tamaño de los individuos. Incluso las densidades y coberturas de piornos son mayores en las zonas incendiadas que en las zonas no perturbadas adyacentes. Por el contrario, la semillas del enebro y el pendejo no parecen sobrevivir al fuego, ya que no aparecen plántulas tras el incendio. La restauración de sus poblaciones requiere, por tanto, de la llegada de semillas provenientes de zonas adyacentes no quemadas.

Nuestros resultados también sugieren que las quemadas propiciadas por los ganaderos no favorecen un incremento importante en la cobertura de herbáceas. De hecho, sólo el quemado más reciente muestra un incremento significativo, en tanto la Loma del San Juan, el quemado más antiguo, presenta una cobertura de herbáceas similar a la zona no perturbada (Fig. 3). Dado que el fuego elimina las especies leñosas, que también son consumidas por ovejas y cabras monteses (Martínez, 1988a y b, 1990), el resultado puede ser una menor cantidad y diversidad de alimento disponible para el ganado en las zonas quemadas que en las no quemadas. A esto habría que añadir la pérdida de herbáceas que crecen al amparo del enebro, y que también son consumidas por el ganado. Por otra parte, la erosión por escorrentía en laderas inclinadas se ve muy favorecida tras un fuego (StJohn y Rundel, 1976; Raison, 1979; Díaz-Fierros et al., 1983), lo que disminuye aún más la ya de por sí mermada disponibilidad de suelo adecuado para germinación y establecimiento de plántulas. Por lo tanto, el balance final de las quemadas de matorral de montaña presenta muchas más consecuencias negativas a medio y largo plazo, que supuestos resultados positivos a corto plazo.

En el caso de las pistas de esquí y carriles, los desmontes ocasionados en su trazado y construcción extraen la capa superficial de tierra, donde se encuentra el banco de semillas y la materia orgánica. Esto elimina la posibilidad de regeneración a partir de semillas enterradas en el suelo (Ebersole, 1989; McGee y Feller, 1993), y exige por tanto la llegada de semillas desde las zonas periféricas no perturbadas. Además, las grandes piedras son apartadas, con lo que se eliminan posaderos para las aves dispersantes, que son los lugares donde más se depositan y acumulan

las semillas de *J. communis* (García et al., 1996). De este modo, la recolonización y regeneración natural en los carriles y pistas sigue un ritmo más lento aún que la recuperación de las zonas quemadas. Así, en la pista y carril, aunque abiertos hace casi 20 años, sólo el pendejo y las herbáceas presentan coberturas comparables a las zonas no perturbadas aledañas, mientras que hay menos piornos y prácticamente no hay enebros. Como resultado de la lentitud en la recuperación de cobertura vegetal de leñosas y herbáceas, en ambos tipos de zonas perturbadas, incendios y desmontes, el suelo desnudo es el rasgo predominante en el paisaje. La consecuencia más inmediata de esta falta de protección en el suelo es el incremento de la erosión (le Houérou y Gillet, 1980).

De nuestros datos se puede concluir que todo manejo que implique la quema o arranque de plantas leñosas en la alta montaña de Sierra Nevada da lugar a suelos desprovistos de vegetación durante muchos años tras la perturbación. Esto lleva consigo tanto la pérdida de cobertura vegetal e incremento de la erosión, como de diversidad de especies herbáceas endémicas, muchas de ellas asociadas al enebro climático (Molero et al., 1992). La aridez estival del clima mediterráneo, agudizada durante estos últimos años de sequía (Benavente et al., 1986), ha colapsado prácticamente la capacidad de regeneración del enebro-piornal, por lo que su área de distribución en la alta montaña de Sierra Nevada va disminuyendo al ritmo marcado por los desmontes y las quemas. Esta limitación climática dificultaría también los posibles intentos de restauración artificial del enebro. Por tanto, el camino más eficaz y menos costoso para la conservación y gestión de los enebrales y sus usos tradicionales, pasa más por el mantenimiento de los todavía existentes que por los intentos de recuperación de los ya perdidos.

#### AGRADECIMIENTOS

Jorge Castro y Eva Iñesta colaboraron en los muestreos en el campo. Agradecemos el permiso y 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 una beca del PFPU del Ministerio de Educación y Ciencia a Daniel García.

#### BIBLIOGRAFIA

- Benavente, J.; Frontana, J. y Chica, M. (1986). Estudio del régimen pluviométrico en la ciudad de Granada durante el período 1902-1983. En: Pulido Busch (ed.) El agua en Andalucía, 2, 581-588.
- Carreira, J.A.; Niell, F.X. y Asensi, A. (1991). Sustitución de comunidades y concentración de nutrientes en plantas tras incendios forestales en una cuenca subárida del SE de España. *Orsis* 6, 199-214.
- Chambers, J.C. (1993). Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. *Canadian Journal of Botany* 71, 471-485.
- Chambers, J.C. (1995). Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *American Journal of Botany* 82, 421-433.
- Díaz-Fierros, F.; Gil Sotres, F.; Cabaneiro, A.; Carballas, T.; Leiros, M.C. y Villar, M.C. (1982) Efectos erosivos de los incendios forestales en suelos de Galicia. *Anales de Edafología y Agrobiología* 45, 627-639.
- Diotte, M. y Bergeron, Y. (1989). Fire and distribution of *Juniperus communis* L. on the boreal forest of Quebec, Canada. *Journal of Biogeography* 16, 91-96.

- Ebersole, J.J. (1989). Role of the seed bank in providing colonizers on a tundra disturbance in Alaska. *Canadian Journal of Botany* 67, 466-471.
- Emers, M.; Jorgensen, J.C. y Raynold, M.K. (1995). Response of arctic tundra plant communities to winter vehicle disturbance. *Canadian Journal of Botany* 73, 905-917.
- Falinsky, J.B. (1980) Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. *Vegetatio* 43, 23-38.
- 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.
- García, D.; Gómez, J.M.; Hódar, J.A. y Zamora, R. (1996). Ecología reproductiva del enebro *Juniperus communis* L. en Sierra Nevada: factores que determinan la regeneración natural de las poblaciones. I. Conferencia Internacional "Sierra Nevada: investigaciones, medio ambiente y desarrollo sostenible" (en prensa).
- García Guardia, G. (1988). Flores silvestres de Andalucía. Rueda, Madrid.
- Gómez, J.M. (1991). Biología de la polinización de *Hormathophylla spinosa*: análisis cualitativo y cuantitativo de una interacción mutualista. Memoria de Licenciatura, Universidad de Granada. Granada.
- Gómez, J.M. (1993a). Phenotypic selection on flowering synchrony in a high mountain plant, *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology* 81: 605-613.
- Gómez, J.M. (1993b). Ecología predispersiva de una planta de alta montaña: efecto de la herbivoría en la producción de semillas de *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). Tesis doctoral, Universidad de Granada, Granada.
- Gómez, J.M. (1994). Importance of direct and indirect effects in the interaction between a parasitic plant (*Cuscuta epithymum*) and its host plant (*Hormathophylla spinosa*). *Oikos* 71, 97-106.
- Gómez, J.M. y Zamora, R. (1992). Pollination by ants: consequences of the quantitative effects on a mutualistic system. *Oecologia* 91, 410-418.
- Gómez, J.M. y Zamora, R. (1994). Top-down effects in a tritrophic system: parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* 75, 1023-1030.
- Gómez, J.M. y Zamora, R. (1996). Wind pollination in high-mountain populations of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Journal of Botany* (en prensa).
- Gómez, J.M.; Zamora, R.; Hódar, J.A. y García, D. (1995). Experimental study of pollination by ants in Mediterranean high mountain and arid habitats. *Oecologia* (en prensa).
- Hamerlynck, E.P. y Smith, W.K. (1994). Subnivean and emergent microclimate, photosynthesis, and growth in *Erythronium grandiflorum* Pursh, a snowbank geophyte. *Arctic and Alpine Research* 26, 21-28.
- Jordano, P. (1993). Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. En: Fleming, T. H. y Estrada, A. (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. *Vegetatio* 107/108, 85-104.
- Keeley, J.E. (1991) Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *The Botanical Review* 57, 81-116.

Kevan, P.G.; Forbes, B.C.; Kevan, S.M. y Behan-Pelletier, V. (1995). Vehicle tracks on high arctic tundra: their effects on the soil, vegetation, and soil arthropods. *Journal of Applied Ecology* 32, 655-667.

le Houérou, H. N. y Gillet, H. (1980). Conservation versus desertization in African arid-lands, en Soulé, M. E. y Wilcox, B. A. (eds.) *Conservation biology; an evolutionary-ecological perspective*, Sinauer Ass., pp. 444-461.

López-Soria, L. y Castell, C. (1992). Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia* 91, 493-499.

Mani, M.J. (1968). *Ecology and biogeography of high altitude insects*. Dr W. Junk, La Haya.

Marchand, P.J. y Roach, D.A. (1980). Reproductive strategies of pioneering alpine species: seed production, dispersal, and germination. *Arctic and Alpine Research* 12, 137-146.

Martínez, T. (1988a). Comparación de los hábitos alimentarios de la cabra montés y de la oveja en la zona alpina de Sierra Nevada. *Archivos de Zootecnia* 37: 39-49.

Martínez, T. (1988b). Utilisation de l'analyse micrographique des feces pour l'étude du régime alimentaire du bouquetin de Sierra Nevada, Spagne. *Mammalia* 52, 465-473.

Martínez, T. (1990). Régimen alimentario de la cabra montés (*Capra pyrenaica*) en la zona alpina de Sierra Nevada durante los meses de Julio y Agosto. *Ecología* 4, 177-183.

McGee, A. y Feller, M.C. (1993). Seed bank of forested and disturbed soils in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 71, 1574-1583.

Molero, J.; Pérez, F. y Valle, F. (1992). *Parque Natural de Sierra Nevada*. Ed. Rueda, Madrid.

Oechel, W.C. y Vourlitis, G.L. (1994). The effects of climate change on land-atmosphere feedbacks in arctic tundra regions. *Trends in Ecology and Evolution* 9, 324-329.

Raison, R.J. (1979) Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Planta and Soil* 51, 73-108.

Roach, D.A. y Marchand, P.J. (1984). Recovery of alpine disturbances: early growth and survival in populations of the native species *Arenaria groenlandica*, *Juncus trifidus*, and *Potentilla tridentata*. *Arctic and Alpine Research* 16, 37-43.

Rosén, E. (1988). Development and seedling establishment within a *Juniperus communis* stand on Öland, Sweden. *Acta Botanica Neerlandica* 37, 193-201.

Siegenthaler, U. y Sarmiento, J.L. (1993). Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365, 119-126.

StJohn, T.V. y Rundel, P.W. (1976). The role of fire as a mineralizing agent in a Sierran coniferous forest. *Oecologia* 25, 35-45.

Vilá, M. y Terradas, J. (1995) Effects of competition and disturbance on the resprouting performance of the Mediterranean shrub *Erica multiflora* L. (Ericaceae). *American Journal of Botany* 82, 1241-1248.

Walter, H. (1977). Zonas de vegetación y clima. Omega, Barcelona.

Zamora, R. (1987). Dinámica temporal y selección de hábitat de los passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada. Tesis Doctoral, Universidad de Granada.

Zamora, R. (1990). The fruit diet of Ring-Ouzels (*Turdus torquatus*) wintering in the Sierra Nevada (South-East Spain). *Alauda* 58, 67-70.

Zamora, R. y Gómez, J.M. (1993). Vertebrate herbivores as predators of insect herbivores: an asymmetrical interaction mediated by size differences. *Oikos* 66, 223-228.