

# "BIOLOGÍA VEGETATIVA Y REPRODUCTIVA EN LOS PRIMEROS ESTADÍOS DE CRECIMIENTO DE *JUNIPERUS THURIFERA* L."

Pavón García, J.<sup>1</sup>; Bartolomé Esteban, C.<sup>1</sup> ; De la Cruz Rot, M.<sup>2</sup> & Rejos Ballesteros, J.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Biología Vegetal (Botánica). Facultad de Biología. Universidad de Alcalá

<sup>2</sup>Departamento de Biología Vegetal. ETS Ingenieros Agrónomos. Universidad Politécnica de Madrid

**Resumen** Se profundizó en la estructura y dinámica de las etapas iniciales de desarrollo de poblaciones juveniles de sabina albar (*Juniperus thurifera* L.). Se estudió una población juvenil-colonizadora (provincia de Segovia; España) de alta densidad, integrada por 1604 ejemplares, de los cuales 447 manifestaron diferenciación sexual (225 ♂, 215 ♀ y 7 ♀♂). Se seleccionaron 308 individuos (81 I, 117 ♂, 106 ♀, y 4 ♀♂) para los análisis de crecimiento, edad y competencia. Los objetivos planteados fueron: estudio de las variables vegetativas (tamaño, crecimiento, edad, estructura multicaule) y reproductivas (número de estructuras sexuales) entre clases sexuales (pies I, ♂, ♀, y ♀♂); umbral reproductivo en tamaño y edad de los pies ♂ y ♀; sex-ratio; segregación espacial de sexos; y el efecto de la competencia intraespecífica intersexual e intrasexual en la población. La competencia intraespecífica principalmente intrasexual, actuaría regulando el tamaño, crecimiento, umbral reproductivo, sex-ratio y producción sexual de los individuos, inhibiendo la segregación espacial de sexos por un fenómeno de autoclarea intrasexual. La estructura multicaule detectada respondería a una estrategia adaptativa frente al factor de *stress*: la competencia intraespecífica. Una hipotética diferenciación intersexual de nichos a nivel radicular podría explicar la mayor competencia intrasexual en la población. Palabras clave: *Juniperus thurifera* L.; competencia intraespecífica intrasexual; umbral reproductivo; sex-ratio; segregación espacial de sexos; estrategia sexual; estructuras sexuales; tamaño; crecimiento; edad; estructura multicaule.

**Palabras clave:** *Juniperus thurifera* L.; competencia intraespecífica intrasexual; umbral reproductivo; sex-ratio; segregación espacial de sexos; estrategia sexual; estructuras sexuales; tamaño; crecimiento; edad; estructura multicaule.

## REPRODUCTIVE AND VEGETATIVE BIOLOGY IN EARLY STAGES OF GROWTH OF *JUNIPERUS THURIFERA* L.

**Abstract** An in depth study was done of the structure and dynamics of the early stages of development of thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L.). A young, high-density colonizing population was studied. Out of a total of 1604 samples, 447 proved sexual differentiation (225 ♂, 215 ♀ y 7 ♀♂). A sample of 308 (81 nonreproductive, 117 ♂, 106 ♀, y 4 ♀♂) was selected for the analysis of growth, age and competition. The goals set were the following: study of vegetative variables (size, growth, age and multicaulis structure); and reproductive variables (number of reproductive structures), amongs sexual categories (I, ♂, ♀, and ♀♂); reproductive threshold for age and size of male and female individuals; sex-ratio; spacial segregation of the sexes; and the effect of intraspecific intersexual and intrasexual competition on the population. The mainly intra-sexual intraspecific competition, would have the effect of regulating size, growth, reproductive threshold, sex-ratio, and sexual production of individuals, inhibiting the spatial segregation of sexes, through the phenomena of intra-sexual self-thinning. The multicaulis structure detected to an adaptive strategy against stress: the intra-specific competition. A hypothetical inter-sexual differentiation of niches at the radicular level, could explain the major intra-sexual competition in the population.

**Keywords:** *Juniperus thurifera* L.; intra-sexual intraspecific competition; reproductive threshold; sex-ratio; spacial segregation of the sexes; sexual strategies; sexual structures; size; growth; age; multicaulis structure.

## BIOLOGIE VEGETATIVE ET REPRODUCTIVE DES PREMIERS STADES DE CROISSANCE DE *JUNIPERUS THURIFERA* L.

**Résumé** La structure et la dynamique des étapes initiales de développement des populations jeunes de Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) a été approfondie. Nous avons étudié une population jeune – colonisatrice (province de Ségovie, Espagne) de forte densité, composée de 1604 spécimens, parmi lesquels 447 ont présenté une différenciation sexuelle (225 ♂, 215 ♀ et 7 ♀♂). Nous avons sélectionné 308 individus (81 I, 117 ♂, 106 ♀, et 4 ♀♂) pour les analyses de croissance, d'âge et de concurrence. Les objectifs recherchés étaient les suivants : étude des variables végétaives (taille, croissance, âge, structure multicaule) et reproductives (nombre de structures sexuelles) entre les classes sexuelles (pieds I, ♂, ♀, et ♀♂); seuil reproductif selon la taille et l'âge des pieds ♂ et ♀; sex-ratio ; ségrégation spatiale des sexes ; et l'effet de la concurrence intra-espèce intersexuelle et intrasexuelle dans cette population. La concurrence intra- espèce

principalement intra-sexuelle semble agir sur la taille, la croissance, le seuil reproductif, la sex-ratio et la production sexuelle des individus, en inhibant la ségrégation spatiale des sexes par un phénomène d'auto-éclaircie. La structure multicaule que l'on a détectée pourrait correspondre à une stratégie adaptative contre le facteur *stress*: la concurrence intra- espèce. Une différenciation intersexuelle hypothétique de niches au niveau racinaire expliquerait la plus grande concurrence intrasexuelle dans la population.

Mots-clés: *Juniperus thurifera* L.; concurrence intra-espèce intra-sexuelle; seuil reproductif; sex-ratio; ségrégation spatiale des sexes; structures sexuelles; taille; croissance; âge; structure multicaule.

## INTRODUCCIÓN

La literatura científica referida al estudio de poblaciones de *Juniperus*, fundamentalmente se ha centrado en poblaciones maduras, con características poblacionales muy diferentes a las que presentan las poblaciones juveniles colonizadoras de terrenos alterados o abiertos. Sin embargo, algunos autores han trabajado aspectos biológicos de las poblaciones juveniles de distintas especies de *Juniperus*, así, *FALINSKI* (1980), *WARD* (1982), y *MARION & HOULE* (1996), para *Juniperus communis* L., abordaron el umbral reproductivo, la *sex-ratio*, o la densidad como elemento regulador de las poblaciones; *BOREL & POLIDORI* (1983), y *GAUQUELIN, ET AL.* (2002), entre otros, trataron la *sex-ratio* y el umbral reproductivo en *Juniperus thurifera* L.; y *VASILIAUSKAS & AARSSSEN* (1992), la *sex-ratio* en *Juniperus virginiana* L. Dada la limitada información existente sobre el comportamiento biológico de las poblaciones juveniles de sabina albar, con el presente trabajo, se pretende profundizar en el conocimiento del comportamiento vegetativo y sexual-reproductivo de una población juvenil de *Juniperus thurifera* L., dedicando una especial atención al estudio de los fenómenos reguladores de los mismos.

## OBJETIVOS

Estudio de los siguientes aspectos poblacionales: umbral reproductivo en tamaño y edad de los pies ♀ y ♂, razón de sexos de la población, segregación espacial de sexos en la población; variables vegetativas (edad, tamaño, crecimiento, estructura multicaulinar), y reproductivas (producción de estructuras reproductivas), efecto de la competencia intraespecífica intersexual e intrasexual en la población juvenil de sabina albar, y propuesta de un modelo de comportamiento vegetativo-reproductivo por categorías sexuales frente a la variable competencia, de los individuos de una población juvenil de sabina albar.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Localización y descripción de la población.** La parcela de trabajo se localizó en el sureste de la provincia de Segovia, en el piedemonte de la sierra de Guadarrama (Prádena), dominada por una población de sabina albar en fase de colonización del terreno, de muy alta densidad, e integrada por 1.604 pies, con 1.157 individuos indiferenciados, y 447 pies sexuados, integrados estos últimos por 225 ♂, 215 ♀ y 7 ♀♂. La parcela de 2250m<sup>2</sup> de área, presentó una gran uniformidad ambiental desde el punto de vista geológico (materiales secundarios calizos), geomorfológico (terrenos llanos), edáfico (litosuelos calcáreos) y climático-bioclimático (clima continental extremado; piso supramediterráneo inferior de ombroclima seco).

### *Variables biológicas*

**\*Variables vegetativas: Variables para el conjunto de la población.** Altura de tronco, perímetro, radio, diámetro, área de sección de tronco, y volumen de tronco, y tipo de ramificación del tronco (simple o ramificado) de cada pie de la población.

**Variables para los individuos barrenados.** Se escogieron 308 ejemplares repartidos a lo largo de toda la población (81 I, 117 ♂, 106 ♀, y 4 ♀♂) en base a la presencia de un tronco simple, con diámetros basales superiores a 25 mm, con el fin de permitir una óptima barrenación (barrena *Pressler*) y obtención de testigos de crecimiento. A partir del estudio de los testigos de madera se generaron las siguientes variables:

**Edad.** El reconocimiento de los anillos de crecimiento se realizó de forma directa a través de su visualización en una lupa binocular. En 1/3 de los pies los testigos no llegaron a visualizar los primeros anillos de crecimiento (por una ligera desviación en la barrenación), obteniéndose por una simple extrapolación matemática a partir de los anillos iniciales presentes en cada testigo, con el fin de datar aproximadamente la edad total de cada ejemplar.

**Variables de tamaño y crecimiento:** altura, radio y diámetro de tronco; e incrementos de radio basal, diámetro basal normalizado y área basal normalizado de los últimos 10 años del pie (los radios se obtuvieron sobre los testigos de madera, y los diámetros y áreas basales sobre el perímetro de tronco), y crecimiento medio anual en radio y diámetro de tronco.

**Variables de competencia:** las variables de competencia *intraespecífica* se generaron en base a las áreas de influencia circular, de tipo "neighborhood" (PETERSON & SQUIERS, 1995), de 3 metros de radio alrededor de los pies barrenados, en base al número, tamaño y sexo de los vecinos, y a la distancia de los pies vecinos a cada pie barrenado. Se crearon 4 grupos de variables de competencia referidas a la densidad, altura, diámetro y volumen de tronco de los pies vecinos en función de la condición sexual de los mismos y de la distancia a los pies barrenados.

**\*Variables reproductivas.** Condición sexual de la población: en los años 93 y 94 se registró la condición sexual de cada pie de la población, y así en 1998, aunque solamente para los 308 pies barrenados; número de estructuras reproductivas: en 1994 se realizó un recuento de las estructuras sexuales de los pies ♂ (conos masculinos), y ♀ (número de arcéctidas correspondientes al periodo 93-94), y de igual forma en 1998 para los pies barrenados.

**Análisis de las variables.** Para el análisis de las variables vegetativas y reproductivas, se utilizaron tanto técnicas estadísticas paramétricas (análisis de medias y análisis de la varianza de un factor -ANOVA-), como no paramétricas (*Chi-cuadrado*, *Kolmogorov-Smirnov*; *Mann-Witney*). Se empleó también el análisis de correlación bivariado (*Pearson*). Las relaciones entre las variables de competencia y las variables vegetativo-reproductivas se estimaron en base a numerosos modelos de regresión múltiple, empleándose como variables dependientes las variables vegetativo-reproductivas de los pies barrenados en función de su condición sexual, y como variables independientes las variables de competencia generadas a partir de los pies vecinos (clasificadas en 4 grupos de variables en función del área basal, altura, volumen de tronco y densidad de los pies vecinos; dándose en cada grupo 12 combinaciones de variables en base a la condición sexual de los pies vecinos y a la distancia de los mismos sobre cada pie barrenado, de forma que cada combinación cubriera el espectro total de pies de las áreas de influencia circular). El programa estadístico utilizado para los análisis exploratorios y estadísticos de los datos del trabajo fue SPSS. versión 10.0. Se muestran a continuación algunos ejemplos de modelos de regresión múltiple:

$L_{NCD10NM} = b_0 + b_1 * ARE_{\text{♀}02} + b_2 * ARE_{\text{♀}23} + b_3 * ARE_{\text{♂}02} + b_4 * ARE_{\text{♂}23} + b_5 * ARE_{I02} + b_6 * ARE_{I23}$  (influencia del sumatorio de área basal de los vecinos ♂, ♀ e I de los dos primeros y dos últimos metros de influencia sobre el log. neperiano del incremento de diámetro de tronco de los últimos 10 años de pies barrenados).

$L_{NDIAMETRO} = b_0 + b_1 * ARE_{\text{♂}} + b_2 * ARE_{\text{♀}} + b_3 * ARE_I$  (influencia del sumatorio de área basal de los vecinos ♂, ♀, e I sobre el log. neperiano del diámetro de tronco de pies barrenados).

## RESULTADOS

**Variables vegetativas: \*Población general. Tamaño de los pies.** Los individuos de la población general se caracterizaron por una altura media de 146 cm, 50 mm de diámetro basal, 26 cm<sup>2</sup> de área de sección de tronco, y de 2.163 cm<sup>3</sup> de volumen de tronco. El tamaño (para todas las variables) de los pies indiferenciados fue significativamente inferior al de las clases sexuadas, entre las cuales no se observaron diferencias significativas, si bien los pies ♂ mostraron tamaños inferiores a los ♀; por otro lado los pies ♂♀ manifestaron tamaños medios superiores a los ♂ y ♀ aunque de forma no significativa.

**Tipos de pie.** Del total de individuos, 307 (227I, 37♂, 41♀ y 2♂♀), equivalente al 20%, manifestaron estructura multicaule, con tamaños significativamente superiores (para todas las variables) al 80% restante de pie simple. Esta tendencia se observó igualmente por clase sexual: I, ♂, y ♀ (solamente para la variable altura, no se registraron diferencias significativas en las clases ♂ y ♀). El tamaño de ejemplar fue directamente proporcional al número de vástagos/pie, dentro de cada categoría sexual.

**Sex-ratio de la población.** No existieron diferencias significativas (*Chi-cuadrado*: 0,227; sign.: 0,631). entre el número de individuos ♂ y ♀, si bien se apreció una ligera desviación hacia los individuos ♂: 225♂ frente a 215♀, con una *sex-ratio* de 1,046. La *sex-ratio* media obtenida de las 308 áreas de influencia circular (con 2,77 pies vecinos ♂ y 2,70 pies vecinos ♀ /pie barrenado) ofreció los mismos resultados.

**\*Población de pies barrenados. Densidad de vecinos.** Para los 308 ejemplares barrenados (81I, 117♂, 106♀ y 4♂♀), la densidad media de pies vecinos/pie barrenado (en un radio de 3 m) fue de 18; los pies I barrenados soportaron la mayor densidad de pies vecinos (20), seguidos de los pies ♀ (18), ♂ (17), y ♂♀ (10). Los pies barrenados estuvieron rodeados principalmente por pies vecinos I (con una media de 12), y por un número escaso de pies vecinos ♂ (2,76) y ♀ (2,70) muy similar, aunque se detectó de forma no significativa una mayor presencia de pies vecinos ♀ en torno a los pies barrenados ♂ y viceversa. La mayor densidad de pies se dio en el segundo y tercer metro de influencia circular.

**Tamaño y crecimiento de los pies.** Los individuos de la población general se caracterizaron por una altura media de 237 cm, 68 mm de diámetro basal, 42 cm<sup>2</sup> de área basal de tronco, y 4.072 cm<sup>3</sup> de volumen de tronco; por crecimientos medios anuales en radio basal de 0,7 mm/año, y en diámetro basal de 2 mm/año; y por incrementos en los últimos 10 años de radio basal de tronco de 7 mm, de diámetro basal normalizado de 19 mm y de área basal normalizado de 19 cm<sup>2</sup>. El tamaño y crecimiento (para todas las variables) de los pies I fue significativamente inferior al de las clases sexuadas, por otro lado, los pies ♂ mostraron tamaños y crecimientos medios significativamente inferiores a los de los pies ♀ (*Figuras 4 y 5*); los pies ♂♀ mostraron las mayores medias en tamaño y crecimiento (no significativas). El crecimiento medio anual en radio de tronco de las primeras décadas fue significativamente superior al registrado para la última década de desarrollo (para la población conjunta de barrenados y para los pies ♂ y ♀).

**Edad.** La edad media correspondiente al conjunto de la población de individuos barrenados fue de unos 33 años (I: 31; ♂: 33; ♀: 34; ♂♀: 31), siendo la edad de los pies I inferior a la de los pies ♂, y ésta significativamente inferior aunque muy similar a la de los pies ♀ (la edad de los pies ♂♀ fue similar a la de los pies indiferenciados).

**Variables reproductivas: \*Población general.** La producción de conos masculinos y arcéstidas fue muy limitada teniendo en cuenta la enorme densidad de la población y el pequeño tamaño de los individuos. La producción media ♂/pie ♂ fue de 208 conos (año

1994), la producción media de arcéctidas/pie ♀ fue de 107 y 20 en los años 93 y 94 respectivamente (y de 127 en el bienio 93-94).

**\*Población de pies barrenados.** La producción media ♂/pie ♂ fue de 170 y 613 conos (años 94 y 98 respectivamente), la producción media de arcéctidas/pie ♀ fue de 122 y 19 en los años 93 y 94, y de 38 y 29 en los años 97 y 98 respectivamente (y de 140 y 68 en los bienios 93-94 y 97-98 respectivamente). Tanto para la población general (93-94) como para la población de barrenados (93-94; 97-98): la producción media ♀ fue inferior a la ♂ en los pies bisexuales y unisexuales, y la producción tanto ♂ como ♀ de los pies bisexuales fue muy inferior a la registrada en los unisexuales. Existió una correlación positiva del tamaño y crecimiento de los pies (todas las variables) con la producción sexual (mayor en los pies ♀); y en los pies ♀ existió una importante inconstancia de producción respecto a los pies ♂ (para los años estudiados, en torno a un 10% de los pies ♂ y entre un 20-50% de los pies ♀ no desarrollaron estructuras sexuales), si bien los pies ♂ mostraron grandes variaciones anuales en el número de conos.

**Competencia.** De los modelos de regresión y en base a la significatividad de las variables de competencia, se obtuvieron las siguientes relaciones entre las variables de competencia y las de carácter vegetativo: a) los pies vecinos I, y fundamentalmente ♂ y ♀ influirán negativamente en el desarrollo vegetativo de los pies de la misma condición sexual (gran influencia intrasexual); b) los pies vecinos I tendrán un efecto negativo sobre los pies ♂, ♀ e I barrenados; c) los pies vecinos I potenciarán el desarrollo vegetativo de los pies I barrenados (principalmente en los dos primeros metros de influencia), y así, los pies vecinos ♂ potenciarán el desarrollo vegetativo de los pies I y ♀ barrenados (en el primer metro de influencia); d) los pies vecinos ♀ no afectarán en ningún sentido al desarrollo vegetativo de pies ♂ e I barrenados. Y entre las variables de competencia y las de carácter vegetativo: a) la producción masculina incrementó con la presencia de pies ♀ e I vecinos; b) la producción de arcéctidas se redujo por la presencia de pies I, ♂ y ♀.

## DISCUSIÓN

**Competencia.** La población de estudio presentó una importante competencia intraespecífica, debido fundamentalmente a la elevada densidad de pies, propia de las etapas iniciales de desarrollo en las poblaciones vegetales. Las relaciones de competencia a nivel vegetativo obtenidas entre los pies de la población (*Figura 1*) reflejaron por un lado la casi ausencia de competencia intraespecífica intersexual, y por otro, la existencia de un importante fenómeno de competencia intraespecífica intrasexual, más acusado en los pies ♂ que en los pies ♀ (en éstos se manifestó de forma más intensa en la última década de desarrollo). Se debe de resaltar también la relación negativa ejercida por los pies I sobre los pies ♂ y ♀ de la población. Las relaciones positivas, de carácter puntual, fundamentalmente generadas por los pies ♂ vecinos sobre los pies ♀ e I en el primer metro de influencia, podrían explicarse por un fenómeno de heterogeneidad espacial descartando el efecto sombra (en base a las relaciones resultantes). Por último se destacará la llamativa inexistente relación de los pies ♀ sobre el resto de pies de la población. A nivel reproductivo (*Figuras 2, 3*), la producción de arcéctidas se relacionó inversamente con la competencia intrasexual, e intersexual (pies I y ♂ vecinos), y la producción de conos masculinos básicamente incrementó con la presencia cercana de pies ♀ vecinos (posiblemente debido a los aportes edáficos generados por la caída de arcéctidas de los pies ♀ cercanos, ya citado por GAUQUELIN, ET AL. -1992-). En función de las relaciones obtenidas se ha propuesto un modelo teórico basado en la diferenciación espacial de los sistemas radiculares de los pies en función del sexo, distribuyéndose los pies I en los niveles más superiores del suelo, seguidos en profundidad por los pies ♂, y éstos por los pies ♀ ocupando las posiciones más profundas. Este esquema podría justificar la casi inexistente competencia intersexual y la predominante

competencia intrasexual en la población (los pies ♂ con desarrollos radiculares más horizontales competirían entre ellos a tamaños y edades inferiores a las ♀ con desarrollos radiculares más verticales). Por otro lado, el recubrimiento masivo de la superficie del suelo por las raíces de los pies I provocaría una interferencia negativa (captación de recursos edáficos como el agua) en el desarrollo vegetativo de los pies ♂ y ♀.

La competencia intraespecífica de la población sin duda intervino como un importante factor de regulación de las características vegetativas y reproductivas de los individuos (PACALA & SILANDER, 1990), siendo en este caso principalmente intrasexual:

*Tamaño y crecimiento.* El mayor tamaño y crecimiento registrado en los pies ♀ de la población con relación a los pies ♂, se explicó en base al elevado nivel de competencia intrasexual que soportarán los pies ♂, al inicio reproductivo más temprano de los pies ♂ (en tamaño y edad), y al diferencial gasto reproductivo, inferior en los pies ♂. Estos factores intervendrán limitando las capacidades vegetativas de los pies ♂. En poblaciones maduras se han detectado tamaños y crecimientos vegetativos similares entre sexos o superiores en pies ♂ debido a una menor inversión reproductiva (GAUQUELIN, ET AL., 2002).

*Estructura multicaule.* La existencia de 307 pies con estructura multicaule en la población general con un 74% de pies I, la eliminación de los factores antrópicos en la parcela durante varias décadas, la mayor biomasa asociada a los pies multicaules respecto de los monocaulos, y la similar altura registrada para ambos tipos de pie, reforzaría la idea de BERTAUDIÈRE ET AL. (2001), por la cual la estructura multicaule conferiría ventajas adaptativas a la especie frente a ambientes muy desfavorables, como la alta competencia intraespecífica.

*Sex-ratio.* En poblaciones juveniles de sabina albar se han detectado *sex-ratios* desviadas hacia los pies ♂ (BOREL & POLIDORI, 1983; GAUQUELIN, ET AL., 2002). En este caso, la *sex-ratio* de la población no mostró una desviación significativa de la proporción 1:1, si bien se observó una ligera inclinación hacia los individuos ♂. Esta ligera desviación puede tener su origen en el inicio de reproducción más temprano de los individuos ♂, en el diferencial esfuerzo reproductivo (superior en ♀ aunque compensado en gran medida –ver *umbral reproductivo*–), y en la influencia de la competencia intraespecífica potenciando el diferencial umbral reproductivo en edad y tamaño entre pies ♂ y ♀.

*Umbral reproductivo.* La maduración sexual más temprana en los pies ♂ (BOREL & POLIDORI, 1983; FALINSKI, 1980; GAUQUELIN ET AL., 2002; WARD, 1982), a nuestro juicio se deberá principalmente a factores genéticos, factores ambientales: competencia intraespecífica intrasexual, y a factores reproductivos: gasto reproductivo superior en hembras (GAUQUELIN, ET AL., 2002; MONTES ET AL., 2002), aunque compensado en gran medida por la capacidad fotosintética de los gálbulos, las reservas de nutrientes de los conos femeninos (MONTES ET AL., 2002), el aporte edáfico de las arcéctidas al caer bajo la copa (GAUQUELIN ET AL., 1992), y el importante gasto reproductivo de los pies ♂.

*Segregación espacial de sexos.* No se detectó segregación espacial de sexos en la población, aunque se percibió una mayor presencia (no significativa) de pies vecinos del sexo contrario al pie barrenado (favoreciendo una moderación de la competencia intrasexual).

*Producción sexual.* La producción de estructuras reproductivas se relacionó directamente con el tamaño de pie (PICKERING, 1994) e inversamente con la competencia intraespecífica (WEINER, 1982). La producción ♀, a diferencia de la ♂, fue más dependiente del tamaño de pie y de la competencia intraespecífica, en base a la mayor correlación con el tamaño de pie y a la menor constancia de producción de los pies ♀ a lo largo de los periodos estudiados (el porcentaje de ♀ sin arcéctidas fue muy inferior al de ♂ sin producción sexual, por año estudiado).

La propuesta de dinámica vegetativo-reproductiva de una formación juvenil monoespecífica de sabina albar determinada por la competencia intraespecífica intrasexual, en base a las relaciones obtenidas entre variables, se sintetizó de la siguiente manera: los pies ♂, debido a una mayor competencia intrasexual presentarán tamaños y crecimientos inferiores a los manifestados por los pies ♀, siendo capaces de iniciar las actividades reproductivas bajo este nivel de *stress* manifestando incluso una elevada constancia en la producción sexual. Los pies ♀ al soportar menor competencia intrasexual, alcanzarán mayores tamaños y crecimientos que los pies ♂, iniciando la actividad reproductiva a tamaños y edades superiores que los pies ♂. Teniendo en cuenta un umbral reproductivo más tardío, posibles factores genéticos, así como un mayor esfuerzo reproductivo para los pies ♀, los pies I determinantes de feminidad tenderán a alcanzar mayores tamaños y crecimientos que los pies I determinantes de masculinidad, antes de reproducirse por primera vez. Los pies ♀, tras diferenciarse sexualmente, y a pesar del esfuerzo reproductivo generado, seguirán desarrollándose casi con la misma intensidad hasta llegar a los últimos 10 años de desarrollo en los que la competencia intrasexual actuará reduciendo el crecimiento de los pies ♀.

## CONCLUSIONES

En formaciones monoespecíficas de sabina albar en fase de colonización del territorio, la competencia intraespecífica intrasexual actuará condicionando significativamente tanto los aspectos vegetativos como reproductivos de los individuos: regulando fundamentalmente la producción de arcéctidas; provocando en los pies ♂ una reducción más intensa del crecimiento y tamaño de los pies, favoreciendo asimismo un umbral reproductivo en edad y tamaño inferior al de los pies ♀; tendiendo a generar *sex-ratios* desviadas hacia los pies ♂, e impidiendo posibles fenómenos de segregación espacial de sexos en el territorio lo que contribuirá a la moderación de la competencia intrasexual.

## BIBLIOGRAFÍA

- BERTAUDIÈRE, V.; MONTES, N.; BADRI, W. & GAUQUELIN, T. 2001. La structure multicaule du genévrier thurifère: avantage adaptatif à un environnement sévère?. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris/Life Sciences, 324: 627-634.
- BOREL, A. & POLIDORI, J.L. 1983. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans Le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes). Bulletin Société Botanique de France, Lettres Bot., 130 (3): 227-242.
- FALINSKI, J.B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody plants. Vegetatio, 43: 23-38.
- GAUQUELIN, T.; FROMARD, F.; BADRI, W. & DAGNAC, J. 1992. Apports d'éléments minéraux au sol par l'intermédiaire de la litière, des pluies et des pluviocivats dans un peuplement à genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) du Haut Atlas occidental (Maroc). Annales des Sciences Forestières, 49: 599-614.
- GAUQUELIN, T.; BERTAUDIÈRE-MONTES, V.; BADRI, W. & MONTES, N. 2002. Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L., Cupresaceae). Botanical Journal of the Linnean Society, 138: 237-244.
- MARION, C. & HOULE, G. 1996. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* Var. *depressa* (Cupresaceae). American Journal of Botany, 83 (4): 480-488.
- MONTES, N.; BERTAUDIÈRE-MONTES, V., BADRI, W., ZAOUI, H. & GAUQUELIN, T. 2002. Biomass and nutrient content of a semi-arid mountain ecosystem: the *Juniperus*

thurifera L. woodland of Azzaden Valley (Morocco). *Forest Ecology and Management*, 166: 35-43.

PACALA, S.W. & SILANDER, J.A. JR. 1990. Field tests of neighborhood population dynamic model of two annual weed species. *Ecological Monographs*, 60: 113-134.

PETERSON, C.J. & SQUIERS, E.R. 1995. Competition and succession in an aspen-white-pine forest. *Journal of Ecology*, 83: 449-457.

PICKERING, C.M. 1994. Size-dependent reproduction in Australian alpine. *Australian Journal of Ecology*, 19: 336-344.

VASILIAUSKAS, S.A. & AARSSSEN, L.W. 1992. Sex ratio and neighbor effects in monospecific stands of *Juniperus virginiana*. *Ecology*, 73(2): 622-632.

WARD, L.K. 1982. The conservation of Juniper: longevity and old age. *Journal of Applied Ecology*, 19: 917-928.

WEINER, J. 1982. A neighbourhood model of annual-plant interference. *Ecology*, 63: 1237-1241.

## FIGURAS

Las Figuras 1, 2 y 3 están integradas por los siguientes elementos: los colores amarillo, verde y azul representan a los pies indiferenciados, masculinos y femeninos respectivamente (barrenados o vecinos). Los cuadrados se comportan como individuos vecinos si de ellos emanan las flechas, y como individuos barrenados si son receptores de flechas. Las flechas rojas indican relaciones intensas. Las flechas azules manifiestan relaciones de menor intensidad. La intensidad de las relaciones viene dada por la cantidad de variables de competencia (de ejemplares vecinos) que influyen significativamente sobre los caracteres vegetativos de los individuos barrenados del sexo que corresponda. Cuanto mayor fue el número de variables de competencia significativas, mayor intensidad de la relación. El signo positivo o negativo situado en las flechas de relación implica el tipo de naturaleza de la relación (+ directa, o - inversa). Los números situados en las flechas de relación expresan la distancia (en metros) a la que se sitúan los pies vecinos competidores respecto de los barrenados. Cuando sobre una flecha de relación aparece un número de distancia, esa flecha está referida exclusivamente a la distancia que releja el número que la acompaña (la distancia de los ejemplares vecinos respecto del barrenado). Si la flecha no llevara número asociado, indicaría que los individuos vecinos que afectan al ejemplar barrenado se sitúan a lo largo de los diferentes tramos (metros) de influencia.

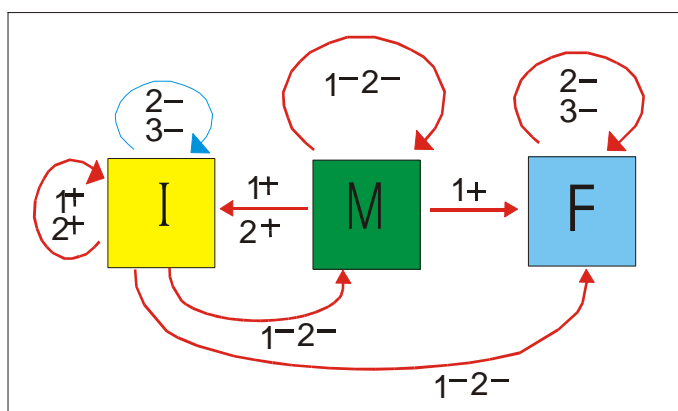


Figura 1. Esquema general sintético de relaciones significativas inter e intrasexuales observadas entre las variables de competencia (en sus diversas variantes) de los pies vecinos, y el tamaño de tronco (radio y diámetro basal, incremento de radio y diámetro basal correspondiente a los últimos 10 años, y altura) de los individuos barrenados.



Figura 2. Relaciones intersexuales observadas entre la competencia (en sus diversas variantes) ejercida por los ejemplares vecinos y la producción en número de conos masculinos por ejemplares ♂. Figura 3. Relaciones inter e intrasexuales observadas entre la competencia (en sus diversas variantes) y la producción en número de arcéctidas por ejemplares ♀.

Figura 2.

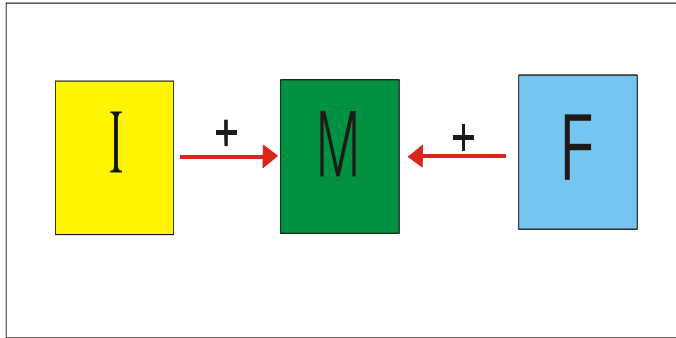


Figura 3.

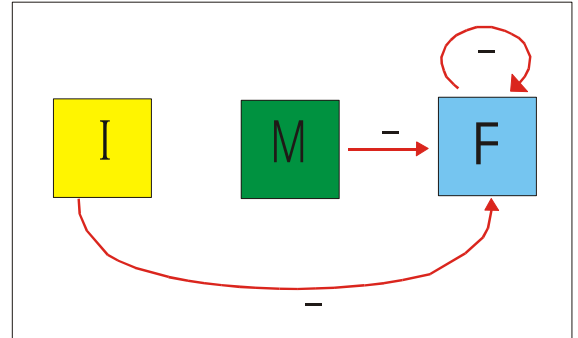


Figura 4. Diámetro basal de tronco por categorías sexuales de pies barrenados.

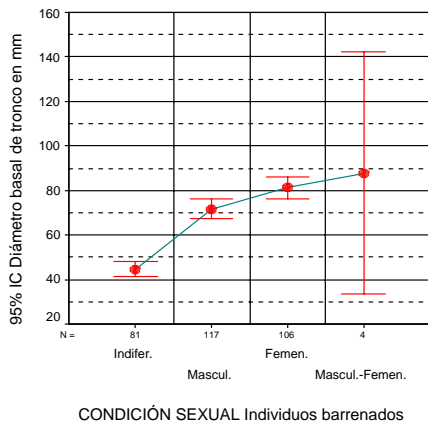


Figura 5. Crecimiento medio anual de tronco en radio y diámetro basal por categorías sexuales de pies barrenados.

