IV.2. Dispersión de semillas por aves

IV.2.1. Introducción

Se denomina dispersión de semillas al proceso por el cual las semillas se mueven lejos de las plantas maternas, aumentando con ello la probabilidad de sobrevivir al ataque de sus depredadores. Los vertebrados son importantes agentes dispersantes y, dentro de ellos, las aves son quizá el grupo más asociado a los procesos de dispersión de semillas. La mayoría de las plantas cuyas semillas son dispersadas por aves presentan frutos carnosos, que no son otra cosa que un conjunto de semillas "envueltas" en una capa de material nutritivo. Al consumirlos, las aves obtienen la recompensa alimenticia de su pulpa al tiempo que se llevan las semillas lejos de la planta materna y descartan las semillas, defecándolas o regurgitándolas, en lugares más o menos adecuados para la germinación, supervivencia y establecimiento de nuevos individuos. Estamos, por tanto, hablando de una interacción mutualista entre plantas y aves, en la que las aves obtienen ali-

Figura IV.2.1. Algunas de las especies en las que se ha estudiado la frugivoría en el Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. Arriba, un escaramujo *(Rosa canina)*. Abajo, frutos de agracejo *(Berberis hispanica,* izquierda) y de una de las especies más extensamente estudiadas, el cerecino *(Prunus mahaleb,* derecha).

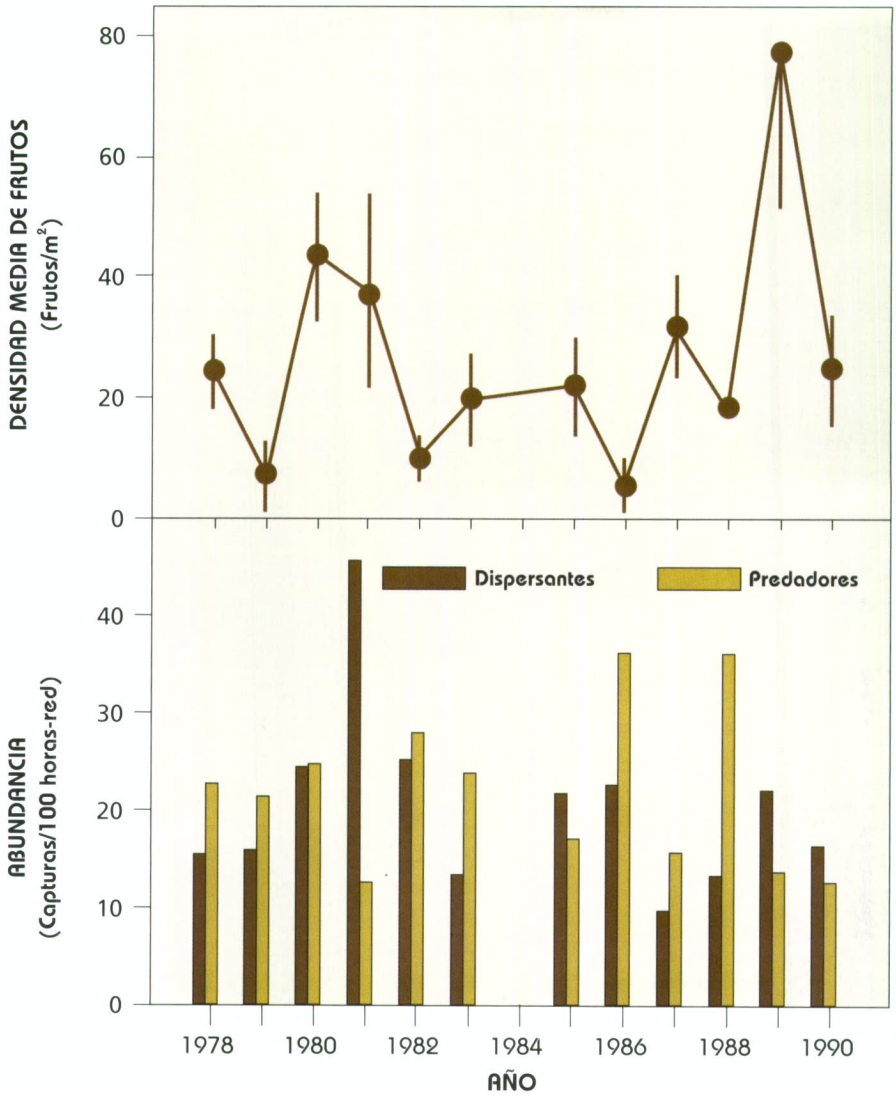

Figura IV.2.2. Fluctuaciones interanuales durante un periodo de 12 años en la disponibilidad de frutos de especies dispersadas por aves (arriba) y en la abundancia de aves frugívoras dispersantes, principalmente currucas capirotadas y petirrojos, y predadoras de semillas (abajo). La gran variación que puede observarse tanto en la disponibilidad de frutos como en la abundancia de frugívoros da una idea de la complejidad de estudiar este tipo de mutualismos y del importante sesgo que pueden tener las conclusiones derivadas de estudios que no contemplen una amplia ventana temporal.

mento de las plantas a cambio de prestar determinados "servicios".

La dispersión es un proceso muy importante para las plantas ya que facilita el escape de las semillas al consumo por parte de depredadores y la colonización de nuevos hábitats, y contribuye al intercambio genético entre poblaciones. Por eso las aves frugívoras son capaces de influir sobre la estructura y regeneración de las comunidades vegetales, y parece que la dispersión de semillas por aves ha sido uno de los procesos que han contribuido a la amplia dominancia de las angiospermas sobre la tierra.

Como en todas las interacciones, en la dispersión de semillas por aves cada participante tiene la capacidad de ejercer presiones selectivas sobre la otra parte, y así algunos rasgos fenotípicos, tanto de aves como de plantas, pueden evolucionar en respuesta a dichas presiones. La importancia de estas presiones selectivas, que se ejercen de aves a plantas y viceversa, depende probablemente del grado de dependencia mutua entre ambos grupos de especies interactuantes. Algunos estudios han explorado el grado de dependencia entre aves y plantas analizando qué factores influyen más en dicha dependencia.

El estudio de las interacciones planta-ave focalizado en la dispersión de semillas puede llevarse a cabo desde el punto de vista del ave, atendiendo a qué caracteres de la planta pueden favorecer la dispersión, o desde el punto de vista de la planta, lo que nos informaría de qué caracteres del dispersante favorecen la dispersión eficiente de las semillas. Sin embargo, una exploración exhaustiva de esta interacción, y especialmente si se pretende entender los procesos coevolutivos que puede llevar consigo, requiere considerar simultáneamente ambos puntos de vista.

En zonas tropicales, donde estas interacciones han sido comúnmente estudiadas, se han llevado a cabo pocos estudios globales y exhaustivos y frecuentemente han estado basados en una o unas pocas especies de plantas, lo que hace imposible explorar ciertos factores cruciales para la interacción. Estudios como los llevados a cabo en el PNCSV, no sólo aportan este carácter exhaustivo y global, necesario para explorar esta interacción, sino que además han servido para poner de manifiesto bastantes discrepancias respecto a lo que la teoría, basada en estudios realizados en ambientes tropicales, predecía.

IV.2.2. Investigaciones realizadas

En el PNCSV se han llevado a cabo, desde finales de los 70, numerosos estudios exhaustivos sobre la interacción entre las plantas y sus aves dispersantes, centrados tanto en especies concretas como el cerecino (*Prunus mahaleb*) y el agracejo (*Berberis hispanica*), como en comunidades completas de bosque y matorral (Figura IV.2.1). Para evaluar dichas interacciones se estudiaron los patrones de producción de frutos de las plantas y la dispersión de semillas por las aves. Un estudio detallado de la producción y consumo de frutos es necesario para cuantificar la disponibilidad de recursos y evaluar en qué medida las aves contribuyen a la dispersión de las semillas. No es lo mismo que las aves dispersen 1.000 semillas de una planta con una producción de 10.000, que de una planta que produjo 1.100. En el primer caso las aves estarían dispersando sólo el 10% de los propágulos potenciales de dicha planta, mien-

Figura IV.2. 3. El zorzal alirrojo *(Turdus iliacus,* izquierda) y la curruca capirotada *(Sylvia atricapilla,* derecha), dos especies de aves frugívoras muy frecuentes durante el invierno en los matorrales y bosques del Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas.

tras que en el segundo caso estarían dispersando más del 90%.

La dispersión de semillas, al igual que la polinización, presenta un componente cualitativo y otro cuantitativo. La estimación de ambos componentes sirve para determinar la efectividad de los frugívoros, medida idealmente, como el número de adultos reproductores reclutados gracias a la actividad dispersiva de las aves. Esta eficiencia dispersiva dependerá desde el punto de vista de la planta tanto de la cantidad de semillas dispersadas como de la calidad de la dispersión para cada una de ellas, esto es, de la probabilidad que tengan las semillas de ser dispersadas viables a lugares donde tengan grandes expectativas de establecimiento. A ello contribuirán el procesado de los frutos por parte de las aves, el uso que estas aves hagan de la heterogeneidad de hábitats, de sus patrones de movimiento, y de los factores bióticos y abióticos que afectan a la supervivencia de semillas, plántulas, y plantones una vez que las aves completaron el desplazamiento. La identificación y cuantificación de todos estos aspectos de la actividad de los frugívoros, llevada a cabo en los estudios realizados en el PNCSV, es importante para la evaluación de la actividad de los frugívoros y de sus consecuencias a medio y largo plazo.

Figura IV.2.4. Las redes japonesas son uno de los métodos indirectos de muestreo más empleados para obtener estimas de la abundancia y diversidad de aves de una comunidad. Cuando se realizan estudios a largo plazo es importante tener en cuenta que las redes deben colocarse siempre en los mismos sitios para poder hacer comparaciones interanuales más precisas.

IV.2.3. Principales resultados

En las comunidades vegetales Mediterráneas dominadas por especies esclerófilas, la producción de frutos es muy elevada algunos años, fluctuando entre 5-80 frutos/m^2 en los momentos de mayor disponibilidad. En otras formaciones vegetales situadas a mayores elevaciones la disponibilidad de frutos no llega a ser tan alta en promedio, pero pueden producirse concentraciones muy notables de frutos en el caso de árboles como el cerecino o el tejo (*Taxus baccata*). La mayor producción y disponibilidad de frutos tiene lugar en otoño-invierno en las formaciones esclerófilas más típicamente mediterráneas, y en verano en las localidades de altitudes medias y altas donde muchas de las especies productoras de frutos son de hoja caduca. En una localidad del Parque con vegetación mediterránea estudiada durante un periodo de 12 años se produjeron importantes fluctuaciones interanuales en la abundancia de frutos y de pájaros frugívoros, aunque ambas variables no guardaron relación aparente de causa y efecto (Figura IV.2.2).

En el caso de *Prunus mahaleb*, los frugívoros representaron hasta un 70% del total de las especies de aves presentes en la zona (Figura IV.2.3), lo que indica el potencial dispersante de estas comunidades. La abundancia y diversidad de aves frugívoras fue muestreada mediante el uso de redes japonesas (Figura IV.2.4). Este porcentaje estuvo compuesto por un 43% de dispersantes legítimos (i.e. aquellos que ingieren los frutos y dejan la semilla intacta tras la manipulación del fruto), como el coli-

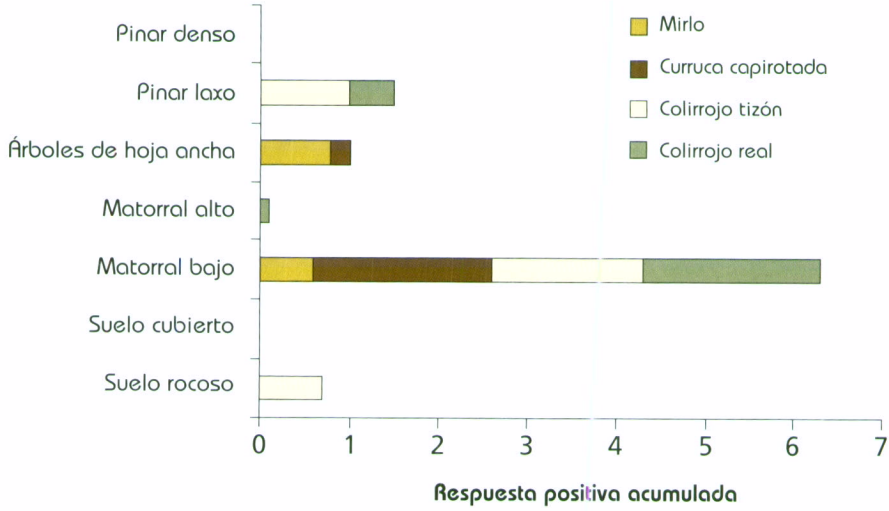

Figura IV.2.5. Preferencia o respuesta positiva de las principales especies de aves dispersantes de las semillas del cerecino *(Prunus mahaleb)* por los diferentes tipos de microhábitats que rodean a los árboles de esta especie. Podemos observar cómo todas las especies prefieren el matorral bajo, dando una idea de la importancia que tiene este tipo de vegetación en los procesos de dispersión y, consecuentemente, en las dinámicas de regeneración vegetal.

rrojo tizón (*Phoenicurus ochuros*), el zorzal charlo (*Turdus viscivorus*), el petirrojo (*Erithacus rubecula*) y la curruca zarcera (*Sylvia communis*), y un 27% de consumidores de pulpa y dispersantes ocasionales como el pinzón vulgar (*Fringilla coelebs*) y el carbonero garrapinos (*Parus ater*). No obstante, las proporciones relativas de frugívoros dispersantes legítimos y depredadores de frutos varió también entre años (Figura IV.2.2).

Como hemos comentado con anterioridad, el destino final de las semillas dispersadas depende mucho del uso que las distintas aves dispersantes hagan de los diferentes microhábitats de una localidad. En el caso de los dispersantes de *Prunus mahaleb*, por ejemplo, la mayoría de las especies prefirieron microhábitats con alta cobertura de plantas y evitaron los espacios abiertos. Por tanto, mientras los microhábitats cubiertos recibieron cerca de 40 semillas dispersadas/m^2, los microhábitats descubiertos sólo recibieron 3 semillas dispersadas/m^2. Además, las principales especies de aves dispersantes difirieron en la proporción de semillas que depositaban en los distintos microhábitats. Por tanto la sombra de semillas resultante de la actividad dispersante de las aves estuvo influida por la compleja interacción entre patrones de movimiento de los diferentes grupos de aves, que diferían tanto en la cantidad de semillas que dispersaban como en sus preferencias por distintos microhábitats. La mayoría de las aves mostraron cierta preferencia por unos pocos microhábitats muy cubiertos de vegetación. El matorral bajo fue, con diferencia, el destino preferido por la mayoría de las especies (Figura IV.2.5), resaltando así la importancia que este tipo de vegetación tiene en los fenómenos de dispersión de semillas y, consecuentemente, en la regeneración vegetal.

IV.2.4 Aplicabilidad

Una de las principales consecuencias que se pueden extraer de los estudios sobre interacciones entre plantas y aves frugívoras es que estas últimas deberían ser tenidas en cuenta en la elaboración de planes de conservación y restaura-

ción de la vegetación natural. Mediante la consideración de los ecosistemas como entramados de interacciones, y no como listados de especies, se adquiere la perspectiva de que la desaparición de una de las piezas del entramado puede tener dramáticas consecuencias sobre otras de las piezas. Así, en el caso de la dispersión de semillas por aves, habida cuenta de la dependencia mutua que se encuentra frecuentemente entre aves y plantas dispersadas, la desaparición de una de las partes puede llevar consigo la extinción de forma relativamente inmediata de la otra parte. Si por algún motivo desaparecieran los pájaros que comen los frutos y dispersan las semillas de cerecinos y otras plantas con frutos, el proceso de dispersión se colapsaría y eventualmente las poblaciones de esas especies podrían desaparecer.

Estos estudios han mostrado además que, debido al uso que hacen las aves dispersantes de cada uno de los microhábitats, los microhábitats cubiertos reciben muchas más semillas que los descubiertos. Concretamente, la mayoría de las aves dispersantes más importantes mostraron preferencias por los ambientes cubiertos por matorral bajo. Esto sugiere que el mantenimiento de los matorrales, dominados frecuentemente en ambientes mediterráneos por especies de fruto carnoso como majuelos, agracejos, lentiscos o cornicabras, generan ambientes que son clave en las dinámicas de regeneración natural de los ecosistemas mediterráneos. Estas formaciones vegetales son valiosas además por los recursos que aportan a la aves durante sus movimientos migratorios y contribuyen a mantener comunidades de pájaros diversas en los bosques mediterráneos. Estos hechos deberían ser tenidos en cuenta cuando se plantean políticas poco imaginativas de prevención de incendios forestales basadas en la simple eliminación del "combustible" que pueden llegar a ser los matorrales. También cuando se trata de regenerar una zona quemada, ya que las aves y los mamíferos frugívoros, son capaces de aportar las semillas necesarias para el restablecimiento de las especies naturales perdidas en el incendio. Gestionar eficientemente las formaciones de matorral es apostar por la conservación de cientos, o quizá miles, de especies, tanto vegetales como animales, y no sólo considerar el riesgo que su presencia pueda suponer por un aumento en la inflamabilidad de la vegetación.

IV.2.5. Algunas referencias representativas

- **Herrera, C. M. 1984.** A study of avian frugivores, bird dispersed plants, and their interaction in Meditarranean scrublands. Ecological Monographs 54: 1-23.
- **Herrera, C. M. y Jordano, P. 1981.** *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. Ecological Monographs 51: 203-218.
- **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.
- **Jordano, P. y Schupp, E. W. 2000.** Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. Ecological Monographs 70: 591-615.
- **Obeso, J. R. 1989.** Fruit removal and potential seed dispersal in a southern spanish population of *Berberis vulgaris* subsp. *australis* (Berbericidae). Acta Oecologica 10: 321-328.

IV.3. Dispersión de semillas por mamíferos

IV.3.1. Introducción

Durante la segunda mitad de la década de los años 70, y en especial durante las décadas de los 80 y 90, tuvo lugar un aumento generalizado en el número de investigaciones encaminadas a determinar el papel jugado por los animales en la diseminación de las semillas de plantas con frutos carnosos (bayas, drupas, etc). Buena parte de esas investigaciones se llevaron a cabo en hábitats tropicales, pero también en latitudes templadas y, dentro de éstas, muy especialmente en la Cuenca Mediterránea. El proceso que más atención recibió fue la diseminación de semillas por aves, aunque también se examinó con frecuencia el papel jugado por reptiles y mamíferos como agentes de dispersión de semillas. Los estudios sobre mamíferos se centraron sobre todo en monos y murciélagos, y en menor medida en los grandes mamíferos herbívoros de zonas tropicales. Curiosamente, el papel de los mamíferos "carnívoros" (es decir, pertenecientes al Orden Carnivora, como por ejemplo zorros, osos, garduñas y tejones) como dispersantes de semillas de plantas de latitudes templadas apenas recibió ninguna atención, a pesar de tratarse de un grupo cuya participación como vectores de semillas había sido reconocida desde largo tiempo atrás. En nuestros ecosistemas actuales, profundamente humanizados, las poblaciones de algunos mamíferos carnívoros han sido extirpadas o fuertemente diezmadas. Incluso en los lugares donde aún persisten, los frutos que consumen son principalmente los producidos por plantas cultivadas, como manzanas, uvas, cerezas, peras o higos. No es de extrañar por tanto que los estudiosos de los procesos de diseminación de semillas bajo condiciones más o menos naturales hubieran prestado relativamente poca atención al papel jugado por los mamíferos carnívoros.

La capacidad de movimiento del animal (que influye en la distancia a la que pueden viajar las semillas), las características de su aparato digestivo (que condiciona las posibilidades de supervivencia de las semillas desde la ingestión a la defecación), y su tamaño corporal (que determina la cantidad total de semillas que puede movilizar un solo animal), son los tres rasgos principales de un animal que establecen las líneas fundamentales de su interacción con las plantas cuyas semillas dispersan. Los mamíferos carnívo-

Figura IV. 3.1. El zorro *(Vulpes vulpes;* fotografía izquierda, tomada en la Estación de campo de Roblehondo) es una de las tres especies de mamíferos carnívoros cuya dieta frugívora se estudió en la Reserva de Navahondona-Guadahornillos durante 1978-1988. El estudio se basó en la recolección regular de excrementos en distintas zonas de la Reserva y posterior identificación y cuantificación de las semillas que contenían. En la foto derecha, excremento de zorro conteniendo semillas de sorbo silvestre (*Sorbus torminalis).*

ros difieren mucho de las aves en estas tres características. Esa es una de las razones por las que resulta interesante estudiar cuál es el papel que juega ese grupo de animales en la dispersión de semillas.

IV.3.2. Investigaciones realizadas

Entre 1978 y 1988 se estudió la composición de la dieta frugívora de tres especies de mamíferos carnívoros (zorro, *Vulpes vulpes*; garduña, *Martes foina*; y tejón, *Meles meles*) en la Reserva de Navahondona-Guadahornillos y zonas aledañas. La Reserva incluye tipos muy diferentes de hábitat, y ofrece unas condiciones ideales para el desarrollo de una investigación de este tipo por su amplia extensión (unas 20.000 hectáreas), el buen grado de conservación de la vegetación natural, y por constituir uno de los pocos enclaves en el sur de España donde persiste una fauna de vertebrados diversa y comparativamente poco alterada. Se eligieron seis áreas bastante amplias dentro de la Reserva, que variaban en altitud, tipo de hábitat y grado de perturbación. En cada zona se eligieron una o varias rutas que totalizaban al menos 2,5 km de longitud. Dichas rutas o transectos se recorrieron al menos una vez cada dos meses, en busca de excrementos de zorro, garduña y tejón (Figura IV.3.1). Todos los excrementos recientes encontrados al recorrer las rutas se examinaron sobre el terreno para ver si contenían semillas u otros restos de frutos. En cada caso, se determinaron las especies de plantas representadas, se contaron las semillas (por separado las intactas y las rotas o dañadas), y se estimó la proporción en volumen constituida por los restos de materia

Tabla IV.3.1. Especies de plantas silvestres cuyas semillas aparecieron en excrementos de zorro, tejón y garduña recogidos en la Reserva de Navahondona y Guadahornillos. En la zona estudiada, la higuera debe considerarse como una especie silvestre. Para el madroño y la higuera, no fué posible determinar la proporción de semillas que aparecieron rotas en los excrementos.

Especie	Porcentaje de excrementos que la contenían	Número total de de semillas encontradas	Porcentaje de semillas rotas
Guillomo *(Amelanchier ovalis)*	0,7	587	2,0
Madroño *(Arbutus unedo)*	4,6	5.251	-
Crataegus laciniata	1,3	306	0
Majuelo *(Crataegus monogyna)*	3,0	798	1,6
Higuera *(Ficus carica)*	11,3	61.685	-
Enebro *(Juniperus communis)*	0,1	80	37,5
Enebro albar *(Juniperus oxycedrus)*	23,6	8.297	1,6
Sabina negra *(Juniperus phoenicea)*	11,8	14.264	0,1
Sabina común *(Juniperus sabina)*	0,5	70	14,3
Manzano silvestre *(Malus sylvestris)*	0,4	20	25,0
Cornicabra *(Pistacia terebinthus)*	3,3	338	98,5
Cerecino *(Prunus mahaleb)*	13,8	15.782	2,6
Piruétano *(Pyrus sp.)*	0,1	3	0
Rosal silvestre *(Rosa canina)*	12,6	9.317	0,1
Zarzamora *(Rubus ulmifolius)*	26,6	94.112	0,3
Mostajo *(Sorbus aria)*	2,2	231	8,2
Serbal común *(Sorbus domestica)*	12,1	743	2,6
Sorbo silvestre *(Sorbus torminalis)*	3,3	556	4,2
Tejo *(Taxus baccata)*	0,7	178	0
Muérdago *(Viscum album)*	4,8	2.090	0
Vid silvestre *(Vitis vinifera)*	1,2	108	0

Figura IV.3.2. Algunos de los frutos consumidos por los mamíferos carnívoros en la Reserva de Navahondona-Guadahornillos. De izquierda a derecha y de arriba abajo: madroño *(Arbutus unedo)*, sabina negra *(Juniperus phoenicea)*, manzano silvestre *(Malus sylvestris)* y zarzamora *(Rubus ulmifolius)*.

vegetal y animal. Conocer la frecuencia de aparición de semillas rotas e intactas era importante para establecer en qué medida los mamíferos desempeñaban un papel de "legítimos" dispersantes o meros depredadores de las semillas contenidas en los frutos que ingerían.

IV.3.3. Principales resultados

En todos los tipos de hábitat y épocas del año estudiados, las tres especies de carnívoros se alimentaban de frutos silvestres, como demostró la presencia de semillas en sus excrementos. Las semillas aparecidas (un total de 215.103) pertenecían a 24 especies de plantas, incluidas en nueve familias diferentes. Casi todas eran plantas silvestres (99,86% del total de semillas), como cabía esperar del carácter bien preservado de los tipos de hábitat estudiados (las escasas excepciones estaban constituidas por huesos de aceituna, cereza y ciruela). Las 21 especies de plantas silvestres cuyas semillas aparecieron en los excrementos de los carnívoros como resultado de su consumo de frutos se relacionan en la Tabla IV.3.1, tratándose en la mayoría de los casos de especies de árboles o arbolillos (Figura IV.3.2). En las condiciones relativamente naturales del área de estudio, estos mamíferos ingieren una gama muy amplia de frutos silvestres, desde madroños a bayas de enebros y sabinas, pasando por zarzamoras, serbales y cerecinos. La diversidad de especies de frutos consumidas por los carnívoros sigue un patrón estacional bien definido. El número de especies es máximo en otoño-invierno, y se reduce algo el resto del año (Figura IV.3.3). En todas las épocas, la variedad de especies consumidas fue ligeramente superior en las zonas mejor conservadas que en las ligeramente perturbadas (Figura IV.3.3), a pesar

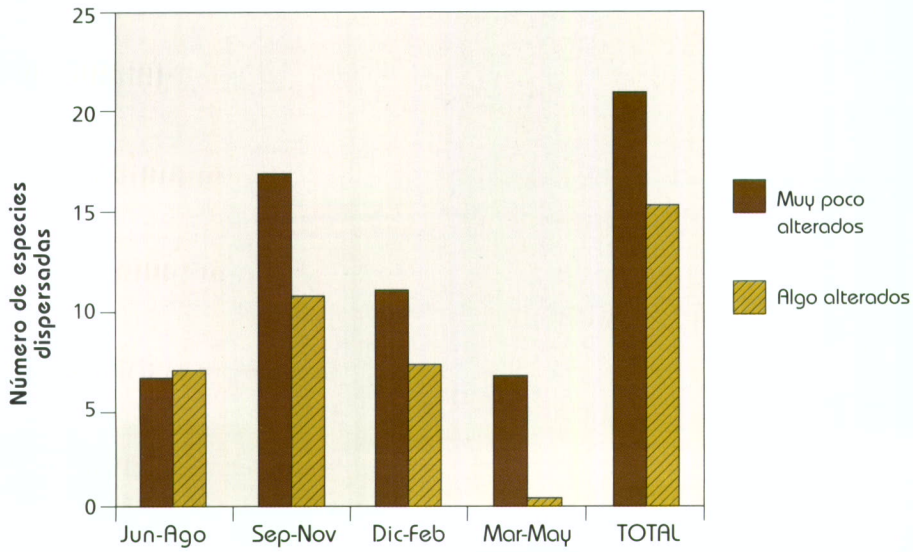

Figura IV.3.3. Variación estacional en el número de especies de plantas cuyas semillas son dispersadas por zorros, garduñas y tejones, en localidades de la Reserva de Navahondona-Guadahornillos que difieren ligeramente en su grado de conservación.

de que las diferencias en grado de conservación eran realmente pequeñas.

Para la mayoría de las especies vegetales implicadas, los mamíferos carnívoros rompen una fracción despreciable o nula de las semillas que ingieren. En conjunto, sólo el 0,9% del total de semillas recuperadas de los excrementos estaban rotas. La proporción de semillas dañadas varió entre especies. Casi todas las semillas de cornicabra (*Pistacia terebinthus*), y una fracción bastante importante de las de *Malus sylvestris*, *Juniperus communis* y *Juniperus sabina*, estaban rotas. En todas las especies restantes, la proporción de semillas dañadas fue inferior al 10%, y en la mayoría de los casos no alcanzó el 5%. La conclusión, por tanto, es que zorro, garduña y tejón se comportan como auténticos y legítimos dispersantes de las semillas de la gran mayoría de las especies de plantas silvestres cuyos frutos consumen. Las cifras presentadas en la Tabla IV.3.1 dan una idea de la frecuencia de consumo de las distintas especies por los carnívoros y de la importancia relativa de cada una de ellas como alimento de estos mamíferos. Sin embargo, ¿cuál es la importancia de los carnívoros para esas plantas como agentes de dispersión de sus semillas? Para algunas de ellas, el papel de los carnívoros es realmente secundario y poco importante, ya que la mayor parte de sus semillas son dispersadas por pájaros. Este es el caso, por ejemplo, del tejo (*Taxus baccata*), guillomo (*Amelanchier ovalis*), majuelo (*Crataegus monogyna*) y rosal silvestre (*Rosa canina*). Para otras especies, pájaros y mamíferos tienen una importancia más o menos similar como dispersantes de semillas, como en el caso de la sabina negra (*Juniperus phoenicea*) y el enebro albar (*J. oxycedrus*). Y por último, hay un pequeño grupo de especies para quienes los mamíferos carnívoros son los principales agentes de dispersión de semillas en las condiciones relativamente naturales del PNCSV. En esta categoría entrarían madroño (*Arbutus unedo*), higuera (*Ficus carica*), serbales (*Sorbus domestica* y *Sorbus torminalis*), manzano silvestre (*Malus sylvestris*) y piruétano (*Pyrus* spp.).

IV.3.4 Aplicabilidad

Aunque una conexión entre plantas y mamíferos carnívoros hubiera podido parecer poco intuitiva a primera vista, las investigaciones sobre la dieta frugívora de estos últimos en el PNCSV han servido para revelar que son organismos que pueden llegar a jugar un papel muy importante en la supervivencia a largo plazo de ciertas especies concretas y en la dinámica natural de la vegetación. Como ya se ha resaltado anteriormente en esta memoria, la fase de dispersión de las semillas es un eslabón fundamental en el ciclo vital de las plantas, ya que el riesgo de mortalidad de las semillas es mucho más alto en la vecindad inmediata de la planta progenitora que a unas pocas decenas o centenas de metros de distancia. Por tanto, la existencia de unas poblaciones suficientemente nutridas de mamíferos carnívoros consumidores de frutos que presten el servicio de dispersar las semillas hacia lugares más seguros puede llegar a ser esencial para la supervivencia a largo plazo de aquellas especies de plantas cuyas semillas son dispersadas principal o mayoritariamente por esos mamíferos. A este respecto, conviene señalar que entre las plantas dispersadas por mamíferos carnívoros se encuentran varias incluidas como "Especies vulnerables" dentro del actual Catálogo de Especies de Flora Amenazada de la Comunidad Autónoma Andaluza, como es el caso de *Crataegus laciniata*, *Prunus mahaleb*, *Sorbus torminalis* y *Sorbus domestica*. Además de contribuir a la persistencia de especies concretas, los mamíferos carnívoros están jugando también presumiblemente un papel moldeador de la dinámica general del bosque en la región. En aquellas especies en cuya dispersión de semillas participan tanto aves como mamíferos carnívoros, estos últimos deben de producir una "sombra de semillas" cualitativamente diferente de la que produzcan las aves. Por ejemplo, los mamíferos posiblemente trasladen en promedio las semillas a mayores distancias que las aves y sus excrementos, al ser de mayor tamaño, contendrán un mayor número de semillas y producirán agregaciones locales más densas.

Todavía falta mucho por conocer acerca de las consecuencias detalladas de la interacción entre plantas y carnívoros. No obstante, las investigaciones realizadas han revelado que, además del conocido argumento de ser consumidores de presas débiles y enfermas, saneadores de poblaciones y enemigos de los enemigos de la agricultura, los mamíferos carnívoros pueden también jugar otro papel bien distinto, digno de ser considerado. Aunque sea poco intuitivo, mantener poblaciones numerosas y saludables de serbales u otras plantas amenazadas seguramente requiere de la existencia de poblaciones nutridas de zorros, tejones y garduñas. Una vez más podemos señalar que para conservar los ecosistemas es necesario conservar las numerosas interacciones entre plantas y animales.

IV.3.5. Algunas referencias representativas

- **Herrera, C. M. 1989.** Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. Oikos 55: 250-262.
- **Herrera, C. M. 1989.** Papel de los carnívoros en el bosque mediterráneo. Quercus 37: 20-28.
- **Herrera, C. M. 1996.** El papel de los carnívoros en la dispersión de semillas. En R. García-Perea, R. A. Baquero, R. Fernández-Salvador y J. Gisbert (Eds.), *Carnívoros. Evolución, ecología y conservación*, pp. 201-216. Museo Nacional Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.

IV.4. Influencia de los mutualistas sobre etapas iniciales del reclutamiento

IV.4.1. Introducción

Como ya se ha señalado anteriormente, tanto la polinización como la dispersión de semillas por animales han sido objeto de estudio frecuente a lo largo de casi toda la historia de la ecología. Pero no es sino a partir de finales de los años 70 cuando se comienzan a analizar exhaustivamente no sólo los mutualismos en sí, sino todas las interacciones entre plantas y animales que ocurren a lo largo del ciclo de vida completo de las plantas. En este capítulo nos referiremos a algunos de los estudios realizados en el PNCSV donde se establecieron conexiones entre los mutualismos de polinización y dispersión de semillas por animales y sus efectos finales en términos de reclutamiento. Con ello se resalta, por ejemplo, que antes de que los animales tengan opción a dispersar las semillas de una planta, otras interacciones mutualistas, como la polinización por insectos, juegan un papel crucial en etapas anteriores del reclutamiento condicionando la fructificación y consecuente producción de semillas. También que el que una semilla llegue a un microhábitat u otro también puede influir decisivamente sobre su éxito de establecimiento.

El resultado final de una determinada interacción, como la polinización, puede verse modificado o incluso anulado por diversos factores, bióticos y abióticos, que pueden actuar sobre dicha interacción de forma simultánea o secuencial. Entre los factores bióticos estarían la influencia de interacciones antagonistas, como la herbivoría por orugas y ratones, que actúan de forma simultánea (fenómenos de interferen-

Figura IV.4.1. Izquierda, planta de espliego *(Lavandula latifolia)* sometida a un diseño experimental en el que cada mitad de una misma planta era expuesta a dos diferentes regímenes de polinización a lo largo del día. Derecha, una siembra experimental de semillas de espliego individualizadas con el objeto de ligar las características de las plántulas emergidas con los diferentes regímenes de polinización bajo los que se produjeron.

cia de interacciones que veremos en el capítulo VI) y la influencia de interacciones mutualistas que se dan en etapas posteriores del reclutamiento, como la dispersión de semillas por frugívoros. Aparte de estos factores bióticos, la acción de múltiples variables abióticas, como la temperatura ambiente o las propiedades físico-químicas del suelo, pueden modificar también el resultado de las interacciones bióticas. En esta línea, en el PNCSV se han llevado a cabo diversos estudios que adoptan este enfoque integrador.

IV.4.2. Investigaciones realizadas

El CSIC ha realizado en el PNCSV diversos estudios en los que se han analizado, por un lado, el efecto directo de los mutualistas (polinizadores y dispersantes de semillas), sobre fases tempranas del reclutamiento de poblaciones vegetales, y por otro, cómo diversos factores pueden modelar o anular el efecto de estos mutualistas. Se rompe así la tendencia tradicional de simplificar los procesos "aislando" unas interacciones de otras, disminuyendo la capacidad de interpretar las consecuencias netas de las interacciones sobre el éxito reproductivo de las plantas.

Se realizaron investigaciones experimentales para evaluar el efecto de los polinizadores del espliego (*Lavandula latifolia*) sobre la producción de frutos y semillas, así como sobre el estableci-

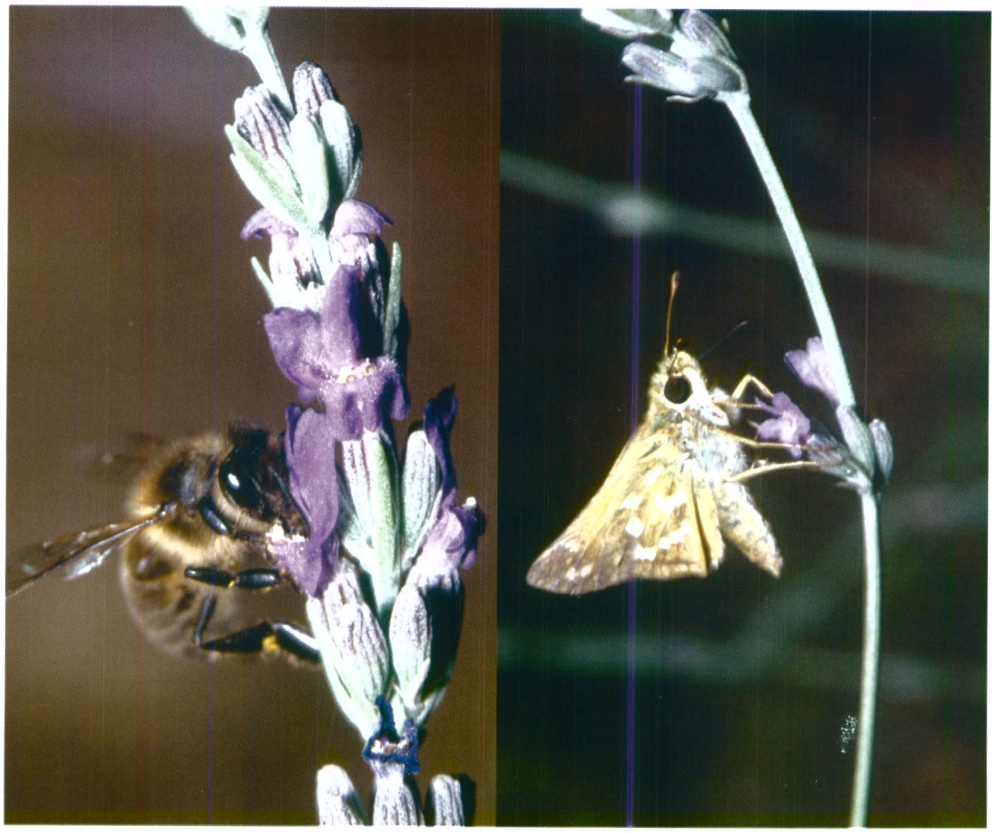

Figura IV.4.2. Las imágenes muestran dos polinizadores habituales de las flores de espliego *(Lavandula latifolia)*. Las abejas grandes (izquierda) están menos activas al mediodía, transportan grandes cantidades de polen pero se mueven entre flores situadas a distancias muy cortas, frecuentemente dentro de una misma planta. Las mariposas (derecha) y las abejas pequeñas son los polinizadores más activos a mediodía, transportan menos polen en cada visita pero lo desplazan a mayor distancia de la planta madre. El éxito reproductivo de las flores que visitan las mariposas y abejas pequeñas es mayor.

miento de nuevos individuos en poblaciones naturales. Para ello, mediante exclusión selectiva de polinizadores, las mismas plantas de espliego se sometieron a la acción de dos regímenes diferentes de polinización (Figura IV.4.1) y luego se realizaron medidas de fructificación y producción de semillas en función del grupo de polinizadores activo. El estudio se completó con siembras experimentales de semillas donde se evaluó la emergencia de plántulas procedentes de ambos regímenes de polinización y su establecimiento a los tres años de la emergencia (Figura IV.4.1). Con ello se analizaron las diferencias generadas por distintos polinizadores en el reclutamiento temprano de esta especie. La influencia directa de los mutualismos de polinización sobre etapas tempranas del reclutamiento se investigó también en el caso de la hierba perenne *Helleborus foetidus*, aunque este estudio será tratado en el capítulo VI, dedicado específicamente a los fenómenos de interferencia entre interacciones, dado que fueron los antagonistas de esta planta quienes condicionaron el efecto de los polinizadores.

Otros estudios han examinado la influencia de distintos tipos de pájaros frugívoros sobre la dispersión de semillas en la cornicabra (*Pistacia terebinthus*) y el cerecino (*Prunus mahaleb*), y sus consecuencias en términos de reclutamiento.

IV.4.3. Principales resultados

Las investigaciones sobre el efecto directo de la polinización sobre etapas tempranas del reclutamiento en *Lavandula latifolia* revelaron importantes resultados. Dicho efecto reside en que los insectos polinizadores del espliego (Figura IV.4.2) generan, según su efectividad, diferencias tanto en la producción de semillas como en la calidad de la progenie originada a partir de las mismas. Estas diferencias cuantitativas y cualitativas condicionan a su vez que el éxito reproductivo de las flores de esta especie y, por tanto, su contribución al reclutamiento poblacional dependa de los polinizadores que las visiten.

La importancia relativa de los polinizadores más destacados mostró una clara variación a lo largo del día. Mientras mariposas y pequeñas abejas son más abundantes al medio-día, abejas más grandes y moscas visitan las flores a primeras horas de la mañana y a últimas de la tarde. Además, mariposas, moscas y pequeñas abejas, polinizan menos frecuentemente y depositan menos cantidad de polen. Sin embargo, vuelan mayores distancias que las abejas grandes, por lo que son capaces de visitar un mayor número de planta distintas, contribuyendo así a esparcir los genes de una determinada planta hacia una mayor cantidad de receptoras distintas. Estas diferencias en el comportamiento alimenticio de los polinizadores determinan diferentes regímenes de polinización para las plantas con consecuencias demográficas muy importantes en las dinámicas de reclutamiento y consecuentemente en el éxito reproductivo, o fitness, de las plantas. Estas consecuencias se manifiestan de modo inmediato sobre las fases de fructificación y producción de semillas, e incluso sobre fases más tardías del reclutamiento como la emergencia y el establecimiento de plántulas. Así, las flores fecundadas por polen aportado por abejas grandes produjeron menos frutos, y éstos, a su vez, produjeron menos semillas, que las flores fecundadas por polen aportado por pequeñas

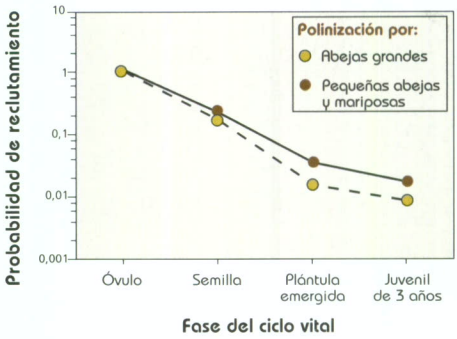

Figura IV.4.3. Influencia del tipo de polinizador sobre fases tempranas del reclutamiento en el caso del espliego *(Lavandula latifolia)*. Podemos ver cómo en cada una de las fases consideradas (óvulo, semilla, plántula recién emergida y plántula establecida), el tipo de polinizador condicionó la probabilidad de que un óvulo acabe finalmente convirtiéndose en una planta juvenil. En cualquier fase del ciclo vital la probabilidad de reclutamiento fue mayor si los óvulos eran fecundados por polen aportado por mariposas y abejas pequeñas.

abejas y mariposas. Dichas semillas tuvieron, además, una mayor probabilidad de emerger como plántulas y éstas tuvieron una mayor probabilidad de establecerse tras 3 años de vida (Figura IV.4.3).

Los estudios llevados a cabo con especies de fruto carnoso demostraron que las aves frugívoras a menudo seleccionan los frutos en función de características de las plantas que están relacionadas con la acción de los polinizadores, como el tamaño del fruto y el volumen de semillas que estos contienen. De esta manera se estableció también una conexión entre polinización y dispersión, que además tienen una marcada influencia sobre el éxito reproductivo de las plantas. Además, el uso que los dispersantes hacen de los hábitats en los que se alimentan determinan drásticamente el destino final de las semillas, destino del cual dependerán la supervivencia y establecimiento de nuevos individuos a las poblaciones vegetales.

IV.4.4. Aplicabilidad

Cuando se aborda la gestión y conservación de determinadas especies o grupos de especies vegetales, lo habitual es mirar sólo hacia delante, ignorando las fases y procesos que han conducido a las poblaciones que queremos gestionar y conservar en su situación actual. ¿Qué les pasó a esas plantas en estadios del ciclo de vida anteriores al estado adulto? ¿Qué factores influyeron cuando eran sólo plántulas para que se establecieran y llegaran a ser plantas adultas? y, yendo aún más atrás en el ciclo vital, ¿qué fenómenos, bióticos y abióticos, determinaron que las madres de esas plantas que hoy observamos, tuvieran un mayor o menor éxito reproductivo? ¿qué factores hicieron que dicho éxito reproductivo se tradujese en el establecimiento de nuevos individuos? Conocer las respuestas a estas preguntas es la clave de la gestión y conservación a largo plazo de las comunidades vegetales. Estudios como los que ha realizado el CSIC en el PNCSV, ponen de manifiesto la importancia de los fenómenos que se dan en fases muy tempranas del proceso de regeneración vegetal. El estudio de las interacciones, tanto bióticas como abióticas, en estas fases tempranas del ciclo vital de las especies se revela como un aspecto fundamental para evaluar, gestionar y conservar el reclutamiento de especies vegetales, así como los ciclos vitales de los animales interactuantes, que igualmente pueden depender, en mayor o menor medida, de dichas especies vegetales. Por poner un ejemplo hipotético, puede considerarse qué sucedería en las poblaciones de espliego si por alguna razón disminuyeran o desaparecieran las especies de polinizadores de mayor "calidad", es decir, las que producen semillas con mayores probabilidades de generar plantas adultas. Actuaciones que impactan negativamente sobre las mariposas o abejas pequeñas acabarían teniendo como resultado último una disminución en la calidad media de las semillas producidas, en las tasas de renovación poblacional y probablemente en la estructura genética de las poblaciones. Situaciones similares pueden imaginarse para muchas otras especies de plantas polinizadas por grupos diversos de insectos, o cuyas semillas son diseminadas por una amplia variedad de aves o mamíferos.

IV.4.5. Algunas referencias representativas

- **Herrera, C. M. 2000.** Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. Ecology 81: 15-29.
- **Jordano, P. y Schupp, E. W. 2000.** Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. Ecological Monographs 70: 591-615.
- **Traveset, A. 1994.** Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. Evolutionary Ecology 8: 618-627.