V. Interacciones antagonistas planta-animal y reproducción de las plantas

V.1. Producción de semillas: depredación

V.1.1. Introducción

Durante la fase predispersiva de su ciclo vital, que transcurre desde la apertura de la flor hasta que las semillas abandonan la planta materna siendo dispersadas, las plantas producen una cierta cantidad de semillas que determina, en buena medida, el número de descendientes que cada planta materna es capaz de producir. Esto constituye un primer componente de su éxito reproductivo, el cual se verá complementado cuando, trascurridos los procesos de dispersión, germinación y reclutamiento, estas semillas sean capaces de convertirse en individuos adultos definitivamente establecidos en una población.

Son diversos los procesos que pueden reducir el éxito reproductivo de las plantas durante esta fase predispersiva. Estos procesos pueden ser tanto intrínsecos a la planta, como el aborto de ovarios y flores, el aborto de semillas y los fenómenos partenocárpicos (producción de semillas vacías o vanas), como extrínsecos a ella, entre los que destacan los generados por interacciones antagonistas planta-animal. Dichas interacciones son ejercidas por diversos organismos herbívoros y comprenden tanto invertebrados como vertebrados. Entre los invertebrados destacan los insectos, que consumen diversas estructuras reproductivas en desarrollo, como flores y frutos. Entre los vertebrados destacan, ungulados y roedores, que depredan fundamentalmente frutos y semillas antes de que comience la dispersión, aunque también pueden consumir flores y diversas estructuras vegetativas como tallos y hojas.

Las investigaciones de los procesos que pueden afectar a la producción de semillas, entre los que destacan las interacciones antagonistas de herbivoría anteriormente comentadas, han tendido a explorar su influencia sobre una sola fase del ciclo vital de las plantas. En pocas ocasiones se ha abordado el estudio de estos procesos considerando varias fases del ciclo vital. Varios estudios han demostrado que el efecto final que estos procesos tienen sobre el éxito reproductivo de una especie no se puede determinar si se considera uno por separado. Si se tratan de forma aislada se pierde la oportunidad de conocer la influencia recíproca que cada uno de estos procesos tiene sobre los demás, aunque se den en fases diferentes del ciclo reproductivo. Además, no se les puede otorgar una determinada importancia relativa a menos que sean estudiados de un modo integral.

V.1.2. Investigaciones realizadas

El CSIC ha llevado a cabo diferentes investigaciones en las que se ha evaluado el efecto de las interacciones antagonistas sobre el éxito reproductivo de diferentes especies de plantas como la violeta de Cazorla (*Viola cazorlensis*), la cornicabra (*Pistacia terebinthus*), el agracejo (*Berberis hispanica*) o el labiérnago (*Phillyrea angustifolia*). Estas investigaciones trataron de determinar qué factores limitan la producción de semillas y su importancia relativa. Se estudió la producción de semillas en la cornicabra, la incidencia negativa de las agallas generadas por una especie de mosca sobre el labiérnago (agallas que tienen el aspecto de frutos verdes deformados y, que en lugar de semillas, alojan dentro una larva de mosca) y las pérdidas originadas por una larva de mosca que ataca a los frutos del agracejo consumiendo el contenido de la semilla. En el caso de la violeta de Cazorla, se estudió el éxito reproductivo diferencial según los diferentes tipos de sustrato que utiliza (suelo, lastras o paredes), ya que según el tipo de sustrato de

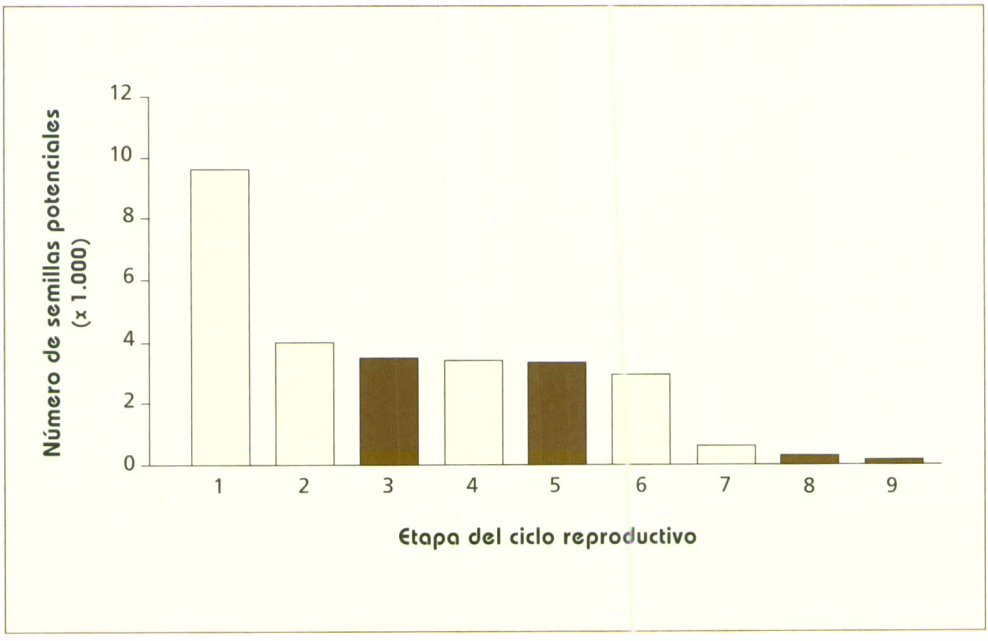

Figura V.1.1. Reducción del potencial reproductivo de las plantas de cornicabra *(Pistacia terebinthus*; sus frutos se muestran en la fotografía superior) a través de los factores que van actuando en las sucesivas etapas del ciclo reproductivo. 1: tamaño inicial de cosecha de flores. 2: tamaño de cosecha de frutos con contenido completo de semillas. 3: número de frutos que quedan (NFQ) una vez eliminados los que fueron secados por hemípteros. 4: NFQ una vez eliminados los infectados por hongos. 5: NFQ eliminados los atacados por Psyllidos. 6: NFQ eliminados los partenocárpicos. 7: NFQ eliminados los que abortaron sus semillas. 8: NFQ eliminados los atacados por avispas (este sería el número de frutos que producen semillas viables). 9: número de frutos con semillas viables consumidos por depredadores. En marrón se resaltan aquellas etapas subsiguientes a la actuación de antagonistas.

que se trate, la especie sufre un impacto diferente de los herbívoros.

La manera de llevar a cabo estas investigaciones no es otra que la de hacer un seguimiento exhaustivo de diferentes poblaciones de cada especie y en cada una de las fases que discurren desde el momento en que se generan las yemas florales hasta que las semillas son dispersadas. Así, se van contando en cada planta las pérdidas que cada uno de los agentes herbívoros van produciendo en cada fase, hasta dar lugar a un determinado resultado reproductivo medido en términos del número de semillas que cada planta es capaz de dejar a merced del proceso de dispersión. Las diferencias entre individuos en sus éxitos reproductivos proporcionan la base de actuación de los procesos selectivos. Una determinada interacción, antagónica en este caso, será evolutivamente importante para una población vegetal sólo si existen diferencias entre las plantas que componen la población en sus resultados reproductivos debidos a esa particular interacción. Para determinar si un determinado factor ejerce una presión selectiva relevante sobre un determinado rasgo de la planta, se exploró si dichos cambios demográficos se traducen en cambios adaptativos y en qué medida lo hacen.

El CSIC ha efectuado también estudios estrictamente enfocados a la conservación y gestión de especies amenazadas del PNCSV. En ellos se han evaluado las repercusiones que las interacciones antagonistas con diversos organismos (herbívoros y predadores de semillas) tienen sobre el proceso de producción de semillas de estas especies amenazadas.

V.1.3. Principales resultados

En el caso de la cornicabra, la incidencia de los diferentes antagonistas fue, en orden decreciente de importancia, la desecación de frutos, principalmente debida a hemípteros que succionan

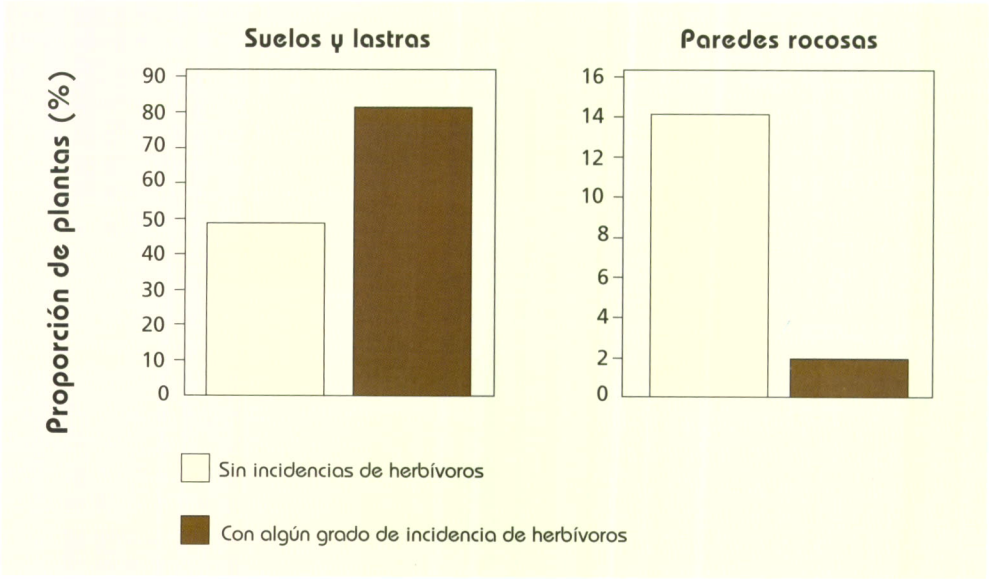

Figura V.1.2. Incidencia de los mamíferos herbívoros en poblaciones de violeta de Cazorla *(Viola cazorlensis)*. En la figura se representan porcentajes, promediado para dos poblaciones, de la proporción de plantas afectadas por algún grado de herbivoría y de la proporción de plantas sin ninguna incidencia de la herbivoría. En suelos y lastras, las dos poblaciones estudiadas tuvieron en promedio un 50% de individuos no afectados y un 80% de individuos afectados. En paredes rocosas, estas dos poblaciones tuvieron un promedio de 14% de individuos libres de herbivoría y un 2% de individuos herbivorizados. Nótese además que de un 80% de individuos afectados en suelos y lastras, pasamos a sólo un 2% en paredes rocosas.

Tabla V.1.1. Esquema de la incidencia de antagonistas herbívoros, insectos y ungulados, sobre el potencial reproductivo de varias especies de plantas amenazadas del Parque Natural Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. (- : no afectada. + : sí afectada).

	Insectos	Ungulados
Aquilegia cazorlensis	-	+
Atropa baetica	-	+
Erodium cazorlanum	+	+
Euonymus latifolius	-	+
Geranium cazorlense	-	+
Narcissus longispathus	+	+
Pinguicula vallisneriifolia	-	-

la pulpa del fruto, las pérdidas de frutos dañados por vertebrados e invertebrados, las pérdidas de semillas por el ataque de avispas y las pérdidas de frutos originadas por la infección de éstos por hongos (Figura V.1.1). Por consiguiente, de todos los procesos que pueden reducir la producción de semillas en esta especie, los que más contribuyeron a dicha reducción fueron precisamente los generados por distintos organismos antagonistas.

En el caso del labiérnago, las investigaciones que exploraron el efecto de las agallas generadas por moscas mostraron cómo en algunas plantas este factor originó pérdidas de hasta el 97% del total de frutos iniciados. La magnitud del impacto de los agallíferos varió mucho entre individuos, lo que sugiere que esos agentes antagonistas pueden jugar un importante papel evolutivo.

Los mamíferos herbívoros, como la cabra montés, ejercieron una fuerte presión sobre las poblaciones de violeta de Cazorla. Esta presión se ejerció de modo diferencial según el sustrato ocupado por las plantas (lastras, suelo o paredes rocosas). Dicha presión diferencial explica la distribución mayoritariamente rupícola de la especie, ya que los niveles más bajos de herbivoría ocurrieron en las paredes rocosas (Figura V.1.2). Así, para esta especie de violeta las paredes rocosas tienen un mayor valor reproductivo que el suelo como consecuencia de la fuerte acción negativa ejercida por los mamíferos herbívoros sobre los frutos en desarrollo en aquellos otros sustratos donde las plantas están más accesibles. Estos resultados aclaran cuestiones importantes acerca de la distribución espacial de esta especie, tradicionalmente considerada como rupícola. Tras analizar más de 25 poblaciones se encontró que esta especie a menudo crecía también sobre el suelo, por lo que no era estrictamente rupícola tal y como había sido catalogada. Esta especie, simplemente se "refugia" en las paredes rocosas porque la presión de los mamíferos herbívoros es muy superior en el suelo. Estos resultados sugieren que el incremento de la presión de los herbívoros que viene experimentando el PNCSV desde hace más de tres décadas debe estar haciendo aumentar la concentración de especies vegetales en lugares "seguros", mientras que las poblaciones que ocupan sustratos "no seguros" van lentamente desapareciendo de los lugares donde aún persisten.

Los resultados obtenidos de los estudios realizados para evaluar el estado de especies amenazadas del Parque (esquematizados en la Tabla V.1.1), revelaron que todas las especies estudiadas sufren un fuerte impacto de los herbívoros que repercute drástica y negativamente en el número de semillas que las plantas son capaces de madurar.

V.1.4. Aplicabilidad

Una de las primeras conclusiones que se pueden extraer de estas investigaciones, a efectos de su aplicación en gestión y conservación, es la

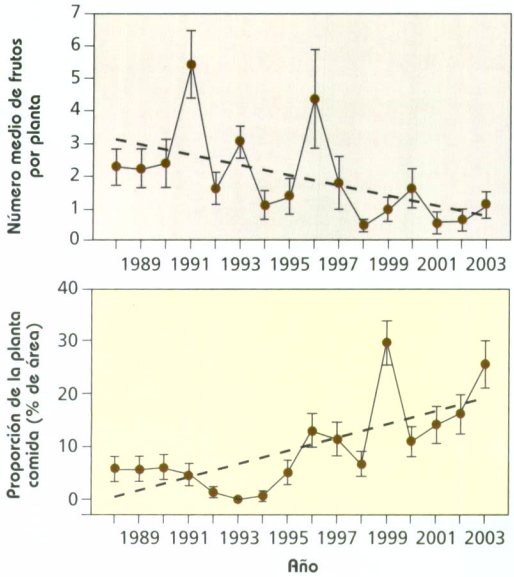

Figura V.1.3. La herbivoría por vertebrados produce importantes reducciones del potencial reproductivo de las especies vegetales. En el caso de la violeta de Cazorla (fotografiada a la derecha), vemos como año tras año, desde 1989, las plantas van produciendo cada vez menos frutos (panel superior) y van siendo mucho más comidas por herbívoros (panel inferior). De seguir esta tendencia, la violeta de Cazorla, que ya parte de una situación delicada, puede verse dramáticamente afectada.

necesidad de dotar de un cariz integral a las evaluaciones previas a la implantación de cualquier plan de gestión de especies amenazadas. Las investigaciones reseñadas en este apartado señalan, por ejemplo, que sutiles influencias por organismos poco visibles pueden condicionar, como en el caso de la cornicabra, las posibilidades de regeneración de las poblaciones.

Una correcta evaluación del impacto de los herbívoros es fundamental, sobre todo en áreas como el PNCSV donde estos herbívoros presentan unas densidades artificialmente incrementadas por el hombre. Aunque tendemos generalmente a valorar el impacto de los grandes herbívoros a través de su influencia sobre las partes vegetativas de las plantas, es fundamental examinar también la intensidad de su impacto sobre flores, frutos y semillas, como han demostrado las investigaciones sobre la violeta de Cazorla y otras especies catalogadas. El impacto sobre frutos o semillas puede ser poco visible, pero crucial.

El conocimiento de la demografía de especies amenazadas y, más concretamente, de los efectos que sobre ella tienen las interacciones antagonistas es esencial para la conservación y gestión de dichas especies. Especies como la violeta de Cazorla se reproducen con éxito, pero la acción de los mamíferos herbívoros, a través de una importante destrucción de los frutos en desarrollo de la especie, parece tener un papel central en la demografía de la especie. Frenando la regeneración natural en suelos y lastras (los hábitats más abundantes en términos de superficie disponible), los herbívoros deben haber producido en tiempos históricos una disminución de los tamaños poblacionales de esta especie y una progresiva concentración de las plantas en paredes rocosas. El valor de estos

lugares para la violeta de Cazorla reside en su carácter de refugio frente a predadores y herbívoros más que en un mayor potencial reproductivo, que es similar al que posee en otros sustratos. La importancia de la herbivoría para la reproducción de esta planta se pone de manifiesto en los resultados del seguimiento a largo plazo que se ha llevado a cabo en el PNCSV durante 1988-2003 (Figura V.1.3). Durante este periodo, la producción de frutos y la herbivoría han seguido cursos claramente complementarios. No parece necesario insistir, a la vista de los datos de la Figura V.1.3, en la importancia que tiene para la conservación de las especies vegetales el considerar el impacto de los animales antagonistas.

V.1.5. Algunas referencias representativas

- **Herrera, C. M. 1984.** Selective pressures on fruit seediness: differential predation of fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. Oikos 42: 166-170.
- **Herrera, C. M. 1989.** Biología y ecología de *Viola cazorlensis*. II. Uso de sustratos, reproducción y consumo por los herbívoros. Anales del Jardín Botánico de Madrid 47: 125-138.
- **Plan de recuperación de especies vegetales amenazadas en el Parque Natural de las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas.** 1994. Informe final inédito convenio de investigación AMA-CSIC, Estación Biológica de Doñana, Sevilla.
- **Traveset, A. 1994.** Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anardiaceae). Oikos 71: 152-162.
- **Traveset, A. 1994.** Reproductive biology of *Phillyrea angustifolia* L. and effect of galling-insects on its reproductive output. Botanical Journal of the Linnean Society 144: 153-166.

V.2. Influencia de los antagonistas sobre etapas iniciales del reclutamiento

V.2.1. Introducción

Al contrario que en el caso de las interacciones mutualistas, el resultado final de las interacciones antagonistas se refleja en una reducción del éxito reproductivo de una especie. Dicho éxito reproductivo depende, por un lado, de la producción de semillas de la planta, como se ha comentado en el capítulo anterior y, por otro, del reclutamiento de nuevos individuos a una población vegetal, esto es, de cuántas semillas, de aquellas que se dispersaron, se incorporaron finalmente como nuevos individuos a la población. Dentro del reclutamiento podríamos establecer además otras dos fases en las que se puede descomponer el éxito reproductivo: el establecimiento de individuos jóvenes (etapa inicial del reclutamiento) y el desarrollo de estos individuos como adultos reproductores, fase con la que se completaría el ciclo vital de la especie. En este capítulo abordaremos la influencia que tienen las interacciones antagonistas sobre la fase inicial del reclutamiento.

Una vez listas para ser dispersadas, las semillas son distanciadas de la planta materna o destruidas por una gran variedad de animales entre los que predominan mamíferos e insectos. Pese a este harto demostrado hecho, pocos estudios han intentado evaluar la importancia relativa de estos diferentes grupos de animales en la supervivencia de las semillas. La separación entre el impacto de vertebrados o invertebrados sobre dicha supervivencia es particularmente importante, ya que es probable que estos animales difieran, entre otras cosas, en las consecuencias que tengan para las semillas cada uno de sus particulares comportamientos de búsqueda de alimento. Discernir si las semillas son eliminadas de donde fueron dispersadas por vertebrados e invertebrados es un aspecto crucial que muchos estudios han omitido, ya que según sean vertebrados (principalmente roedores) o invertebrados (fundamentalmente hormigas), el destino de las semillas es diametralmente opuesto. En el caso de los roedores, la eliminación de las semillas supone generalmente depredación y en el caso de las hormigas puede suponer tanto depredación como un proceso de dispersión secundaria.

Por otra parte, aunque la eliminación post-dispersiva y supervivencia de semillas han sido temas frecuentemente tratados en la literatura científica, sólo se han abordado a pequeñas escalas espaciales, casi exclusivamente al nivel de microhábitat. Los estudios sobre eliminación post-dispersiva de semillas a escalas espaciales mayores, como pueda ser a nivel de una comunidad vegetal completa, son realmente escasos. Tratar estas cuestiones, frecuentemente olvidadas en la mayoría de los estudios, es esencial para entender el papel que juegan los eliminadores post-dispersivos de semillas en las dinámicas de reclutamiento vegetal.

V.2.2. Investigaciones realizadas

Varias investigaciones trataron de aportar información sobre el efecto de los eliminadores post-dispersivos de semillas sobre el reclutamiento vegetal. Concretamente se evaluó el impacto de depredadores, como los roedores, y dispersantes secundarios, como las hormigas.

Unos estudios se dirigieron a identificar por separado los efectos de vertebrados e invertebrados y a comparar el destino de las diásporas en diferentes microhábitats con el fin de determinar si la supervivencia de éstas depende de la

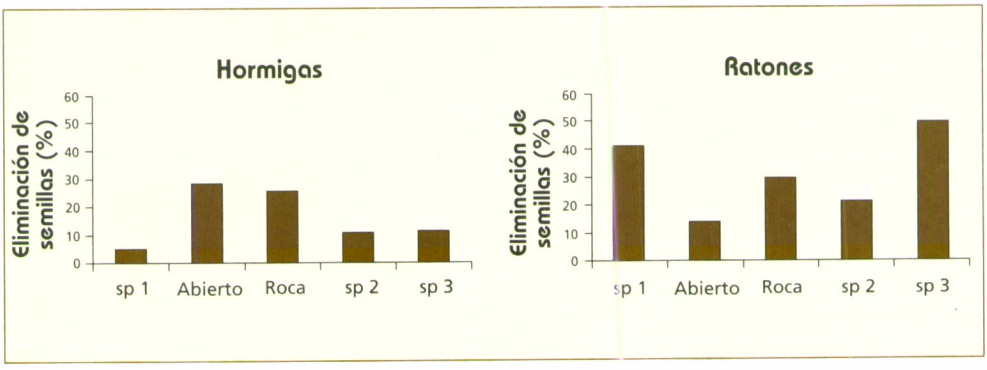

Figura V.2.1. La combinación de arbustos de distinto porte y espacios abiertos produce una alta diversidad de microhábitats, como la que se muestra en la fotografía superior, tomada en el monte de Las Banderillas. Al fondo pinares laxos de pino laricio *(Pinus nigra)* y suelos rocosos descubiertos, por debajo, matorral denso dominado por bojes *(Buxus sempervirens)*. Delante, a la izquierda vemos una zona de matorral bajo compuesta por agracejos *(Berberis hispanica)* y cambrones negros *(Erinacea anthyllis)*. En primer plano vemos un pastizal. Sobre este mosaico de microhábitats, fundamentalmente las aves dispersan las semillas de las diferentes especies de fruto carnoso presentes, generando un primer patrón espacial de dispersión. Este patrón es luego modificado por distintos agentes dependiendo del microhábitat: los ratones se alimentan bajo el matorral y las hormigas dominan más los suelos abiertos sin cobertura arbustiva. Según quién se lleve las semillas, el destino de éstas puede ser diametralmente opuesto: los ratones depredan las semillas eliminando individuos potenciales de la comunidad, y las hormigas actúan principalmente redispersando las semillas, lo que no implica su eliminación, sino una reubicación de éstas, fenómeno que se conoce como dispersión secundaria. En la gráfica inferior se representan diversos patrones de eliminación de semillas de cerecino *(Prunus mahaleb)*, por ratones y hormigas, en diferentes microhábitats (sp1-3: diferentes especies de arbustos, Abierto: sin cobertura, Roca: sobre sustrato rocoso). Puede apreciarse que ratones y hormigas difieren en sus patrones de eliminación de semillas por microhábitats. Mientras que los ratones depredan las semillas en situaciones de alta cobertura vegetal, las hormigas se llevan las semillas de las zonas sin cobertura.

distancia a la planta materna o del microhábitat donde las semillas sean depositadas. Con este fin, se usaron experimentos denominados "de exclusión", para cuantificar separadamente el impacto de vertebrados e invertebrados en la eliminación de semillas de cerecino (*Prunus mahaleb*), tejo (*Taxus baccata*) y laurel torvisco (*Daphne laureola*, Figura V.2.2) considerando también el tipo de microhábitats en el que estas semillas eran depositadas: bajo la cobertura de diferentes especies de arbustos, sobre suelo rocoso y en lugares al descubierto. Dichos experimentos, que se detallarán en el capítulo VI.2, consistieron en la colocación de un número determinado de semillas de cada especie en placas situadas en distintos microhábitats y expuestas a distintas situaciones en las que las semillas podían ser eliminadas, a saber: con acceso sólo a roedores, sólo a hormigas, a ambos y a ninguno. Otras investigaciones se centraron más en explorar la variación espacial en la eliminación post-dispersiva de semillas y sus implicaciones potenciales para la diversidad de especies en una comunidad vegetal. En este caso, en lugar de trabajar con una especie concreta, se trabajó con comunidades completas de matorral y bosque. Los experimentos de exclusión se realizaron con las semillas de diferentes especies como el agracejo, *Berberis hispanica*, el escaramujo, *Rosa canina*, y los majuelos, *Crataegus laciniata* y *C. monogyna*. Dichos experimentos de exclusión consistieron, al igual que en el caso del cerecino y el tejo, en exponer separadamente las semillas de estas especies a la acción de ratones y hormigas, y además hacerlo en diferentes comunidades de matorral como son el matorral abierto y el sotobosque.

V.2.3. Principales resultados

Los resultados de estas investigaciones corroboraron la importancia de discernir la incidencia de vertebrados y la de invertebrados en la eliminación post-dispersiva de semillas. Por ejemplo, en el caso del cerecino, *Prunus mahaleb*, la Figura V.2.1 muestra que ratones y hormigas difirieron en su impacto relativo sobre las semillas en diferentes microhábitats. Mientras que los ratones buscan alimento bajo cobertura de árboles y arbustos, las hormigas lo hacen al contrario, en lugares despejados de vegetación. Así, los patrones de eliminación post-dispersiva de semillas estarán supeditados a la abundancia

Figura V.2.2. La predación de semillas que llevan a cabo los ratones antes de la completa maduración de los frutos es un fenómeno bastante frecuente en las poblaciones del laurel torvisco *(Daphne laureola)*. El consumo de semillas completas disminuye la probabilidad de dispersión, y reduce las posibilidades de regeneración de esta especie que sólo raramente muestra cosechas de frutos maduros tan abundantes como la que se observa en la fotografía derecha.

relativa y a la distribución espacial de hormigas y ratones. El hecho de que ratones y hormigas eliminen semillas de forma diferente según el microhábitat, influirá directamente sobre la distribución espacial del reclutamiento de las especies que conformen una determinada comunidad, ya que estarán definiendo lugares donde la germinación, emergencia y establecimiento, serán más o menos exitosos.

Cuando se estudiaron simultáneamente varias especies de plantas como majuelos y tejos, agracejos y escaramujos se encontró que, independientemente de quién elimine las semillas, las distintas especies de plantas difirieron mucho en el porcentaje de diásporas que fueron eliminadas, variando desde un 5% en el majuelo, a un 87% en el tejo. Aparte de estas diferencias entre especies en la magnitud de la eliminación de semillas, ratones y hormigas difirieron en sus preferencias por las semillas de diferentes especies. Mientras las hormigas seleccionan semillas según su tamaño, a los ratones este parámetro parece resultarles indiferente.

V.2.4. Aplicabilidad

Ligeras diferencias en las abundancias relativas y en la distribución espacial de los principales organismos que inciden sobre la supervivencia de las semillas pueden dar lugar a una especie de mosaico espacial en cuanto a las probabilidades de que una semilla dispersada tenga finalmente éxito. Por este motivo, cualquier factor ambiental que modifique las abundancias de, por ejemplo, ratones y hormigas, tendrá consecuencias para la distribución espacial y la intensidad del reclutamiento. Actuaciones que reduzcan la cobertura de matorral y favorezcan la implantación de pastizales en espacios abiertos tenderán a incrementar las poblaciones de hormigas en detrimento de los ratones y, por ende, se producirá un cambio en la interacción de las semillas con estos agentes y en el resultado neto final. Consecuencias equivalentes cabría esperar de situaciones en que plantas individuales se queden aisladas en medio de un espacio abierto como resultado de un aclareo. El cambio en el entorno cambia sutil e imperceptiblemente el destino futuro de las semillas que produzcan esas plantas.

Los porcentajes de eliminación de semillas difieren según la especie de que se trate, variando entre un 5% en el majuelo y un 87% en el tejo. Esto significa, por ejemplo, que si nos planteamos reforzar la regeneración natural en poblaciones amenazadas de tejo con una determinada medida de gestión, resulta obvio que el cálculo de las semillas a emplear tendrá que ser distinto que en el caso del majuelo, simplemente porque distintas especies sufren impactos diferentes. En las poblaciones de tejo habrá además que "vigilar" más a los depredadores de semillas. El hecho de que los predadores actúen de modo diferente según el microhábitat dentro de una determinada población, sugiere la necesidad de considerar qué microhábitats serán los más favorables para el reclutamiento natural de la especie.

V.2.5. Algunas referencias representativas

- **Hulme, P. E. 1992.** The ecology of a temperate plant in a Mediterranean environment: post-dispersal seed predation of *Daphne laureola*. En Thanos (ed.). Plant-animal interaction in Mediterranean type ecosyistems. Univ. Athens, Greece. pp: 281-286.
- **Hulme, P. E. 1997.** Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. Oecologia 111: 91-98.
- **Rey, P. J., J. L. Garrido, J. M. Alcántara, J. M. Ramírez, A. Aguilera, L. García, A. J. Manzaneda y R. Fernández. 2002.** Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. Functional Ecology 16: 773-781