

T. Prov.
~~22/28~~
T 4124

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Departamento de Biología Animal y Ecología

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 2.10.98
ENTRADA NUM. 3134

Regeneración Natural del Enebro *Juniperus communis* L. en Areas de Alta Montaña Mediterránea: Conectando la Ecología Reproductiva con el Reclutamiento Poblacional

Daniel García García

TESIS DOCTORAL
GRANADA 1998

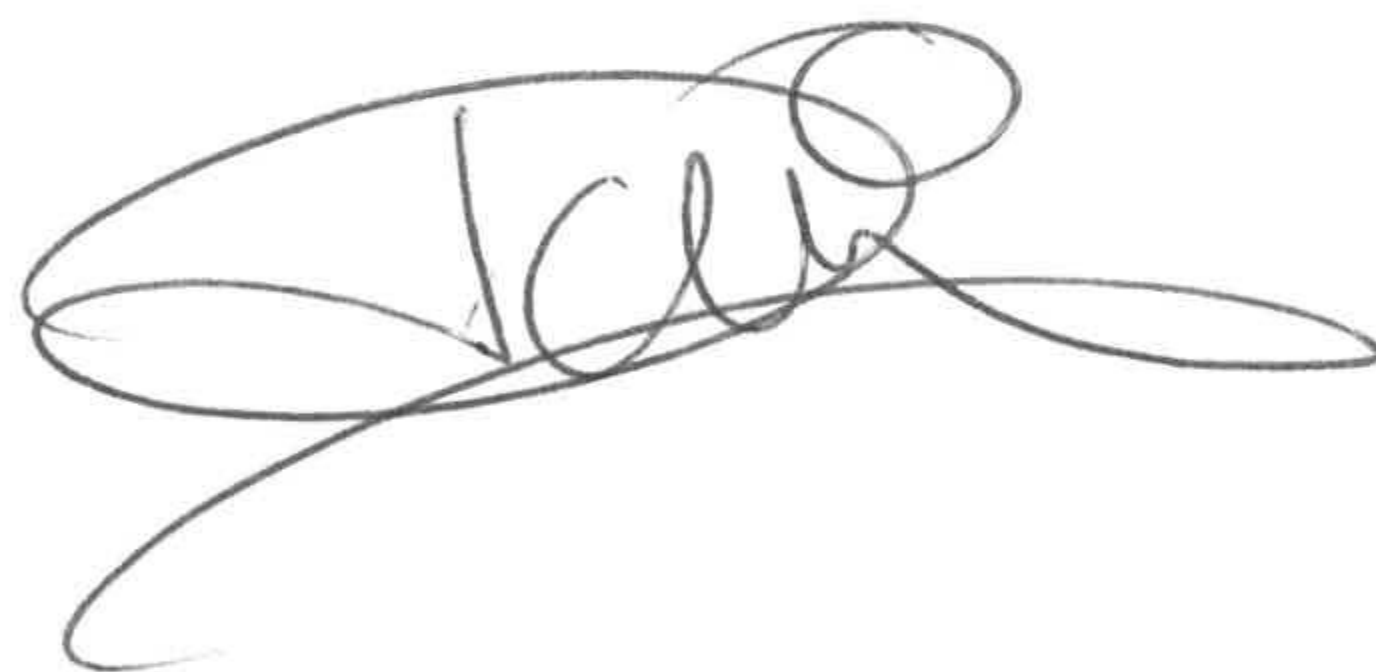
UNIVERSIDAD DE GRANADA
23 SET. 1998
COMISIÓN DE DOCTORADO

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Departamento de Biología Animal y Ecología

Regeneración Natural del Enebro *Juniperus communis* L. en Areas de Alta Montaña Mediterránea: Conectando la Ecología Reproductiva con el Reclutamiento Poblacional

Memoria presentada por Daniel García García para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad de Granada

Fdo:



El Doctorando



Los Directores:



Dr. Regino Zamora Rodríguez



Dr. José María Gómez Reyes

Feileann spallaí do bhallaí chomh maith le clocha móra

Las piedras pequeñas sujetan los muros tanto como las grandes

proverbio irlandés

AGRADECIMIENTOS

El primer paso que quiero dar al presentar esta memoria es expresar mi agradecimiento a todo ese conjunto de personas y organismos que, de manera directa o indirecta, han colaborado en este trabajo.

Regino Zamora ha ejercido brillantemente las labores de director de investigación a lo largo de todos estos años. Además de agradecido, me siento realmente afortunado de haber podido trabajar bajo su tutela.

José María Gómez, aparte de enseñarme mucha biología, ha contribuido decisivamente en las labores de dirección de mi proyecto de tesis, desde los diseños de muestreo hasta la corrección de esta memoria.

Además de Regino Zamora y José María Gómez, José Antonio Hódar ha colaborado de forma importante en la planificación, recogida y análisis de los datos en los que se basa esta tesis. La colaboración de estas tres personas hace que esta memoria sea el fruto de un trabajo en grupo, más que el resultado de una labor individual. Pero sobre todo, su participación ha hecho que cualquier cometido científico fuera, la mayoría de las veces, muy divertido.

Pedro Jordano ha seguido la evolución del trabajo con el enebro desde su comienzo, sugiriendo ideas, cediendo datos no publicados, bibliografía, soporte informático y colaborando directamente en el Capítulo 3.

Diversas personas han colaborado en los muestreos en Sierra Nevada, en el muestreo "galáctico" de poblaciones de enebro, recogiendo frutos, datos de demografía, acompañándonos a poblaciones o facilitándonos infraestructura: Jorge Castro, Encarni Tortosa, José Ramón Obeso, Ignacio Fdez.-Calvo, Marcos Méndez, Colin Ryall, Thomas y Peter Palo, y Olga Petrovna Strezh. El Instituto Pedagógico de Irkutsk y la Universidad de Granada proporcionaron apoyo logístico para nuestra visita a Siberia.

Eva M^a Iñesta me ha ayudado en innumerables ocasiones en el trabajo de campo. Siempre ha sido gratificante poder compartir, discutir y soportar con ella todo lo que una tesis acarrea.

Felipe Pascual, Director del Depto. de Biología Animal y Ecología, ha puesto siempre todos los medios a su alcance para este trabajo y para los trámites burocráticos asociados al mismo. Carmen Pérez, Rafael Morales, Gabriel Blanca y Francisco Pugnaire colaboraron amablemente en los trámites de lectura.

Durante la realización de esta memoria he contado con becas del Ministerio de Educación y Ciencia (Colaboración, PFPU, Estancias Breves en Rusia, Suecia y Canadá) y de la Caja de Madrid, así como con financiación de los proyectos CICYT PB90-0852 y AMB95-0479 y de los Fondos para los Grupos de Investigación de la Junta de Andalucía, concedidos a Regino Zamora.

A mis padres, José y Esther, les agradezco sinceramente el estar siempre ahí, que no es poco.

INDICE

pag.

Capítulo 1: Descripción ecológica de <i>Juniperus communis</i> en la alta montaña mediterránea. Planteamiento de esta memoria de doctorado	1
Historia natural de <i>J. communis</i> en la alta montaña mediterránea	3
Problemática de <i>J. communis</i> en la alta montaña mediterránea: la población de Campos de Otero (Sierra Nevada)	7
Planteamiento de esta memoria de doctorado	9
Capítulo 2: Ecología predispersiva de <i>Juniperus communis</i> en Sierra Nevada	13
Introducción	15
Métodos	18
Variación intrapoblacional	18
Variación temporal	20
Análisis estadísticos	21
Resultados	23
Variación intrapoblacional	23
Variación temporal	29
Discusión	34
Efecto del hábitat en la capacidad reproductiva de <i>J. communis</i>	34
Tamaño de la planta y producción de semillas	35
Balances reproductivos en formación de frutos y semillas	35
Cambios interanuales en el esfuerzo reproductivo	36
Producción de frutos y predación por <i>Megastigmus</i>	39
Capítulo 3: Interacción entre el aborto de frutos y semillas en <i>Juniperus communis</i> y la predación predispersiva de <i>Megastigmus bipunctatus</i>	41
Introducción	43
Historia natural y área de estudio	45
Métodos	46
Fenologías de aborto de frutos y semillas y de predación por <i>Megastigmus</i>	46
Relaciones entre predación y aborto de semillas dentro de fruto	48
Aborto, predación y tamaño de semilla	49
Efecto de la disponibilidad de polen en el aborto de frutos y semillas y en la predación por <i>Megastigmus</i>	49
Experimentos de exclusión de <i>Megastigmus</i>	50

Relaciones entre aborto de frutos y semillas, predación y eficacia biológica de la planta	5 2
Análisis estadísticos	5 2
Resultados	5 4
Fenologías de aborto de frutos y semillas y de predación por <i>Megastigmus</i>	5 4
Relaciones entre predación y aborto de semillas dentro de fruto	5 8
Aborto, predación y tamaño de semilla	6 1
Efecto de la disponibilidad de polen en el aborto de frutos y semillas y en la predación por <i>Megastigmus</i>	6 2
Experimentos de exclusión de <i>Megastigmus</i>	6 4
Relaciones entre aborto de frutos y semillas, predación y eficacia biológica de la planta	6 6
Discusión	6 8
Coincidencia fenológica de aborto y ataque de <i>Megastigmus</i>	6 8
Características del fruto, tamaño de la semilla y selección por <i>Megastigmus</i>	6 9
Polinización y predación de semillas	7 1
Experimentos de exclusión de <i>Megastigmus</i>	7 1
Predación, aborto y eficacia biológica de la planta	7 3
Capítulo 4: Variación geográfica en la viabilidad de las semillas en <i>Juniperus communis</i>.	7 5
Introducción	7 7
Métodos	7 9
Análisis estadísticos	8 2
Resultados	8 3
Número de semillas por fruto	8 3
Porcentajes de semillas predadas, abortadas y sanas	8 5
Correlación espacial en la viabilidad de las semillas	9 2
Latitud y viabilidad de las semillas	9 2
Discusión	9 4
Variación espacial y predación por <i>Megastigmus</i>	9 4
Aborto de semillas y variación geográfica	9 5
Gradientes geográficos y balances reproductivos	9 7
Capacidad reproductiva de <i>J. communis</i> y límites geográficos	9 8
Capítulo 5: Variación espacio-temporal en las interacciones de <i>Juniperus communis</i> con aves dispersantes y predadores de semillas.	9 9
Introducción	1 0 1

Métodos	104
Poblaciones estudiadas	104
Características de las plantas y de las poblaciones	104
Intensidad de interacción con las aves dispersantes	105
Intensidad de predación por roedores	106
Análisis estadísticos	107
Resultados	108
Variación entre poblaciones y años en las características de las plantas	108
Variación entre poblaciones y años en las interacciones	110
Variación en las interacciones entre hábitats dentro de población	114
Correlatos entre características de las plantas e intensidad de las interacciones	115
Coincidencia espacio-temporal en las interacciones entre dispersantes y predadores	120
Discusión	121
Variación en el sistema de interacciones de <i>J. communis</i> con dispersantes y predadores	121
Efecto del hábitat en las interacciones	123
Características de las plantas y efecto en las interacciones	124
Constancia interanual y coincidencia de las interacciones	127
Consecuencias evolutivas y demográficas del patrón de interacciones	128
Capítulo 6: Selección de frutos y semillas de <i>Juniperus communis</i> por <i>Apodemus sylvaticus</i>	131
Introducción	133
Métodos	135
Relación observacional entre aborto de frutos y semillas y predación	135
Experimentos de campo	136
Experimentos en cautividad	139
Análisis estadísticos	141
Resultados	143
Relación observacional entre aborto de frutos y semillas y predación	143
Experimentos de campo	144
Experimentos en cautividad	149
Discusión	154
Selección de frutos y semillas por <i>Apodemus</i>	154
Interacción entre <i>Apodemus</i> y los insectos que atacan los frutos	155
Aborto de semillas y predación por <i>Apodemus</i>	157

Capítulo 7: Dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas de <i>Juniperus communis</i> en Sierra Nevada	161
Introducción	163
Métodos	166
Caracterización del hábitat, humedad del sustrato, radiación y temperatura	166
Dispersión de las semillas	167
Predación postdispersiva	168
Germinación de semillas	169
Establecimiento y supervivencia de plántulas	170
Análisis estadísticos	172
Resultados	174
Caracterización del hábitat, humedad del sustrato, radiación y temperatura	174
Dispersión de las semillas	177
Predación postdispersiva	184
Germinación de semillas	187
Establecimiento y supervivencia de plántulas	190
Discusión	196
Movilización y lluvia de semillas	196
Predación post-dispersiva	197
Germinación	198
Establecimiento y supervivencia de plántulas	200
Balance final del reclutamiento en <i>J. communis</i>	202
Concordancia espacial y conflictos semilla-plántula: el efecto de los dispersantes sobre el reclutamiento	203
Capítulo 8: Estructura de edades de <i>Juniperus communis</i> en la Península Ibérica. Discusión general de esta memoria	207
Introducción	209
Area de estudio	209
Métodos	210
Análisis estadísticos	211
Resultados	214
Discusión	216
Discusión general	218
Conectando ecología reproductiva y reclutamiento poblacional	218
Regeneración natural y conservación de los enebrales de la alta montaña mediterránea	221

Conclusiones	2 2 3
Sobre la ecología predispersiva de <i>J. communis</i> en Sierra Nevada	2 2 5
Sobre la interacción entre el aborto de frutos y semillas y la predación predispersiva	2 2 6
Sobre la variación geográfica en la viabilidad de las semillas en <i>J. communis</i>	2 2 7
Sobre la variación en las interacciones de <i>J. communis</i> con aves dispersantes y predadores de semillas	2 2 8
Sobre la interacción entre <i>J. communis</i> y <i>Apodemus sylvaticus</i>	2 2 9
Sobre la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas de <i>J. communis</i> en Sierra Nevada	2 2 9
Sobre la estructura de edades de <i>J. communis</i> en la Península Ibérica	2 3 1
Conclusiones generales	2 3 1
Bibliografía	2 3 3

CAPITULO 1:
DESCRIPCION ECOLOGICA DE *Juniperus communis* EN LA
ALTA MONTAÑA MEDITERRANEA.
Planteamiento de esta Memoria de Doctorado.

Historia natural de *Juniperus communis* en la alta montaña mediterránea.

Las zonas montañosas de la cuenca mediterránea contienen la mayor diversidad botánica de Europa y una de las mayores riquezas de especies de plantas de la tierra (Cox y Moore 1993, Castro-Parga *et al.* 1996, Cowling *et al.* 1996). Esta diversidad, debida tanto a causas históricas como a una gran heterogeneidad ambiental a nivel local, tiene como resultado la coexistencia de taxones antiguos, procedentes de climas paleotropicales y boreoalpinos, con taxones recientes, aparecidos bajo el clima mediterráneo actual (Herrera 1992, Cox y Moore 1993, Greuter 1994). Como consecuencia, las montañas mediterráneas son islas ecológicas que guardan, en sus hábitats más húmedos y fríos, especies que se expandieron en la Europa meridional durante las glaciaciones, y que, en la actualidad, son abundantes en las áreas boreales (Bennett *et al.* 1991). El enebro *Juniperus communis* L. (Cupressaceae), una de las gimnospermas con mayor área de distribución en el Holártico, es un claro ejemplo de planta actualmente abundante en las zonas boreales pero aislada en las zonas de montaña de la Europa mediterránea. En el caso concreto de la Península Ibérica, el enebro muestra un área de distribución continua en la zona norte pero que se fragmenta progresivamente hacia los sistemas montañosos del sur (Castroviejo *et al.* 1986).

En las montañas mediterráneas, el enebro es una especie de altitudes medias y altas. Sus poblaciones aparecen sobre sustrato calizo, entre 1600 y 2000 m s.n.m., en el límite superior de pinares abiertos de *Pinus sylvestris* L. y *Pinus nigra* Arnold, junto con *Berberis hispanica* Boiss. & Reuter, *Juniperus sabina* L. y *Crataegus monogyna* Jacq., o bien en matorrales almohadillados de montaña, junto con *Vella spinosa* Boiss., *Erinacea anthyllis* Link y *J. sabina*. A mayores altitudes, como en Sierra Nevada (SE España), aparece principalmente en laderas orientadas hacia el norte, entre 1800 y 2400 m s.n.m., siendo una planta dominante en los matorrales xeroacánticos por encima del límite forestal y formando los denominados enebrales-

piornales junto con *Genista versicolor* Boiss. y *Hormathophylla spinosa* (L.) K pfer, sobre sustrato sil ceo (Vigo y Ninot 1987, Molero *et al.* 1992).

El enebro es una planta dioica anem gama. Las hembras producen conos axilares que tardan m s de dos a os en desarrollar arc stidas o g bulos carnosos (frutos, a lo largo de esta memoria). El proceso de formaci n de los frutos puede describirse en tres fases (Roques *et al.* 1984): 1) polinizaci n y fecundaci n diferida del cono inicial, desde la primavera del primer a o hasta la primavera del segundo a o, 2) crecimiento del fruto, desde un peque o cono verde y globular hasta un fruto con aspecto de baya, de color verde y tama o definitivo, desarroll ndose tambi n las semillas, de la primavera al oto o del segundo a o, y 3) maduraci n del fruto, desde el oto o del segundo a o al oto o del tercer a o, cambiando el color del fruto a azul pruinoso, en el tercer Septiembre. El fruto maduro es de forma esf rica, con un di metro aproximado de 6.5 mm y contiene 1-3, excepcionalmente 4, semillas (Garc a 1997). Los conos se producen anualmente por lo que es posible encontrar simult neamente, en un mismo pie de planta, conos iniciales, frutos verdes y frutos maduros.

J. communis sufre procesos de aborto en los conos iniciales y en los frutos verdes, durante el verano de la fase de crecimiento. Los frutos abortados son f cilmente identificables por su aspecto seco y gris ceo y permanecen largo tiempo en la planta. Las semillas de los frutos abortados son todas inviables (Garc a 1997). Las semillas de los frutos maduros pueden aparecer tambi n abortadas. Las semillas abortadas muestran un desarrollo interno an malo, con el interior oscurecido y ocupando solo parcialmente la cavidad de la semilla, al contrario que las semillas bien desarrolladas, cuyo embri n, de color blanco y aspecto oleoso, ocupa toda la cavidad de la semilla. El peso h medo de las semillas es, en promedio, 12.47 mg (± 0.15 ES), oscilando entre 2.48 y 33.84 mg. Las semillas sanas muestran un peso h medo significativamente superior a las semillas abortadas ($Z=-2.80$, $p=0.005$, $gl=9$, test de Wilcoxon, $N= 10$ plantas, 914 semillas; localidad de Campos de Otero, 1992).

Las semillas de *J. communis* son atacadas por el predador predispersivo *Megastigmus bipunctatus* Swederus (Hymenoptera, Torymidae; *Megastigmus*, en adelante). Las avispas adultas emergen, de final de Junio a mediados de Julio, de los frutos en fase de maduración (fase 3), se aparean y las hembras ovopositan en los frutos que, en esa época, se encuentran al comienzo de la fase 2, antes del endurecimiento de la pared de la semilla. Las hembras ponen un huevo por semilla y la consiguiente larva emerge como adulto en el verano del año siguiente, abandonando el fruto a través de un agujero circular en la pared de la semilla y del fruto (Vikberg 1966, Roques 1983). Al contrario que en otras especies de *Megastigmus*, las larvas de *M. bipunctatus* no muestran diapausa prolongada (>1 año) dentro de las semillas de *J. communis* (Roques 1989, García ms. no publ.).

Durante el primer año de desarrollo, algunos frutos pueden ser atacados por *Carulaspis juniperi* Bouché (Homoptera, Diaspididae, *Carulaspis* en adelante), una cochinilla sésil, que aparece pegada a su superficie y cubierta por una escama cérica de color blanco. Las escamas permanecen en los frutos maduros, cubriendo los restos de los homópteros muertos (Kosztarab y Kozar 1989). Otros insectos que pueden atacar esporádicamente los frutos y semillas de *J. communis* son *Pammene juniperana* Mill. (Lepidoptera, Tortricidae) o *Trisetacus quadrisetus* Thomas (Acarina, Eriophyiidae).

La dispersión de semillas de *J. communis* en las zonas de montaña mediterránea es llevada a cabo, mayoritariamente, por aves del género *Turdus* (Passeriforme, Turdidae) que consumen los frutos maduros en otoño e invierno y defecan las semillas intactas (Zamora 1987, 1990a, Jordano 1993, García 1997). Las principales especies dispersantes son *T. viscivorus* y *T. torquatus*, aunque ocasionalmente también *T. merula*, *T. iliacus* y *T. pilaris*. El zorzal charlo *T. viscivorus* aparece en los enebrales a finales de verano, resultado de desplazamientos altitudinales post-reproductores, permaneciendo en los enebrales durante el mes de Septiembre (Zamora y Camacho 1984, Zamora 1987, García 1997). El mirlo capiblanco *T. torquatus* es una especie migradora que utiliza estas áreas como zonas de invernada (Soc. Esp. Ornitología 1985), permaneciendo en ellas durante el otoño y, dependiendo de la

extensión de la nieve, parte del invierno y la primavera (Zamora 1990b). El solapamiento temporal entre las dos especies en los enebrales es escaso (García 1997). En su patrón de movimiento, alternan períodos de consumo de frutos sobre los enebros con períodos de vigilancia desde rocas prominentes y con visitas a bebederos (Zamora 1987).

El ratón de campo *Apodemus sylvaticus* L. (Rodentia, Muridae, *Apodemus* en adelante) es el principal predador post-dispersivo de semillas de las especies leñosas en las montañas mediterráneas, consumiendo las semillas de frutos caídos bajo las plantas y las depositadas por las aves frugívoras (Herrera 1984a, Hulme 1997). En el caso de *J. communis*, los ratones pueden consumir algunos frutos maduros y verdes directamente de las plantas madres, pero sobre todo comen los frutos caídos a pie de planta y las semillas dispersadas por las aves frugívoras (obs. pers.). Los frutos y las semillas son consumidos *in situ*, sin evidencias de acarreo y almacenamiento de las semillas en despensas superficiales (obs. pers.). Aunque en esta especie se ha descrito cierta capacidad de almacenamiento de semillas (Montgomery y Gurnell 1985), caso de producirse estos acúmulos se localizarían en el interior de las madrigueras, a profundidades que impedirían el establecimiento de las plántulas. Por tanto, se considera que el ratón actúa siempre como predador y nunca como dispersante (ver Hulme 1994a, 1997, Santos y Tellería 1994 para procedimientos similares). *Apodemus* es una especie sedentaria en los enebrales y su actividad frugívora y granívora es mayor en otoño e invierno.

Las semillas dispersadas de enebro permanecen largo tiempo en el medio y muestran una fase de dormición larga (Livingston 1972). Las plántulas recién germinadas miden 1.2-1.7 mm, y son identificables por mostrar dos cotiledones de color verde oscuro y un tallito de color verde rojizo.

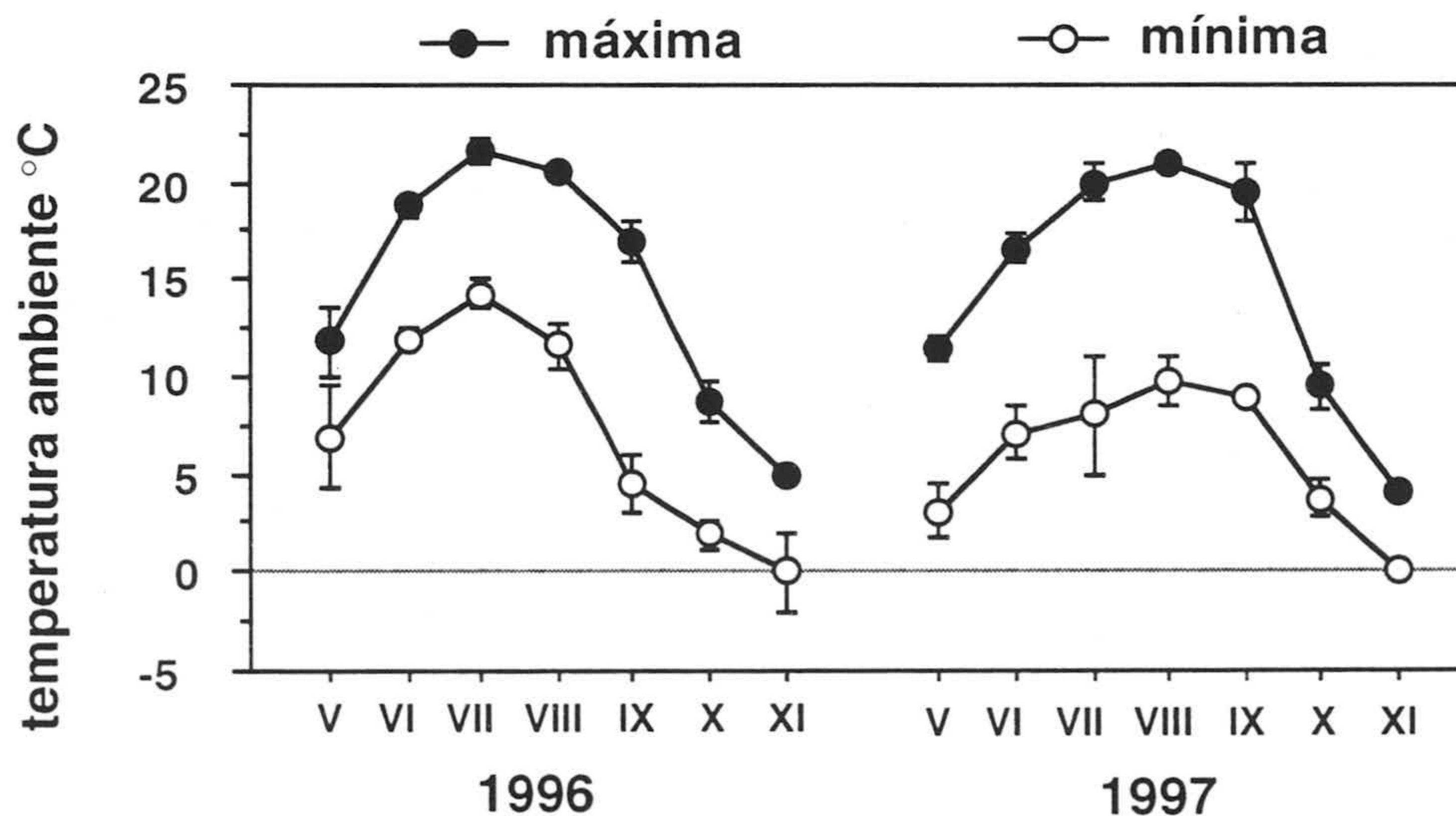
Problemática de *J. communis* en la alta montaña mediterránea: la población de Campos de Otero (Sierra Nevada).

La localidad de Campos de Otero se sitúa en la cara norte de Sierra Nevada, Granada, a 2230 m s.n.m (UTM 30SVG6507, ver también Figuras 4.1 y 8.1). En ella aparece un enebro-piornal extenso y bien conservado, que puede considerarse como una población representativa del estatus de *J. communis* en la alta montaña mediterránea. El enebro cubre allí un 30% de la superficie y, en las laderas, el enebro-piornal se intercala con grandes bloques de rocas morrénicas y suelo pedregoso (García *et al.* 1996). En la zona pueden diferenciarse dos hábitats para el enebro (García *et al.* 1996): las *laderas secas*, el hábitat dominante y ocupado por enebro-piornal, rocas y suelo desnudo, y los *borreguiles*, pastizales húmedos relativamente homogéneos, adyacentes a cursos de agua permanentes, como arroyos y antiguos canales de irrigación, y que ocupan menos de un 10% de la zona. Los borreguiles son áreas de acumulación estival de ganado (de ahí su denominación tradicional) y, debido a su mayor disponibilidad de agua y abono (derivado del acúmulo de estiércol del ganado) pueden ser considerados como un hábitat rico en recursos para el enebro, en comparación con las laderas secas, un hábitat pobre donde el abonado es disperso y la disponibilidad de agua es mucho menor. El área suele permanecer cubierta de nieve entre finales de Noviembre y principios de Mayo. En la Figura 1.1 se representan los valores de temperatura media en la zona, a lo largo del período sin nieve.

Entre 1992 y 1994 llevamos a cabo estudios preliminares sobre los factores que influyen en la regeneración natural de *J. communis* en la población de Campos de Otero (García *et al.* 1996, Zamora *et al.* 1996, García 1997). Estos trabajos mostraron varios indicios de la baja capacidad de regeneración natural de dicha población. El primer indicio fue la baja proporción de semillas sanas que eran capaces de producir las plantas. Menos de un 10% de las semillas generadas por las plantas madre mostraban el embrión viable, ya que el resto de semillas aparecían abortadas o consumidas por el predador predispersivo *Megastigmus*. Un segundo indicio de la escasez de regeneración fue la estructura de edades de la población. En las zonas de

ladera seca, el hábitat dominante en el área de estudio, más del 90% de los individuos de la población eran adultos y senescentes, apareciendo una escasísima proporción de plántulas y juveniles. Tanto la viabilidad de las semillas como las proporciones de plántulas y juveniles resultaban extremadamente bajas, en comparación con los datos aportados para esta especie en otras localidades europeas y americanas, fuera del clima mediterráneo (Ward 1982, Houle y Babeux 1994, Falinski 1980, Rosén 1988, Marion y Houle 1996). Considerando el pasado histórico del enebro en la alta montaña mediterránea y los indicios de su baja capacidad de renovación poblacional en estas zonas, la dinámica de esta especie podría considerarse como de tipo remanente, es decir, poblaciones locales que sobreviven largo tiempo bajo condiciones ecológicas desfavorables para el reclutamiento (*sensu* Eriksson 1996).

Figura 1.1. Valores promedio (\pm ES) de las temperaturas máxima y mínima ($^{\circ}$ C) en distintos meses (en números romanos) y años en los Campos de Otero. Se registraron 56 medidas (2-7 medidas mensuales) de temperatura ambiente, mínimas y máximas, en un termómetro de mercurio colocado al pie de una roca. Las temperaturas medias máximas y mínimas en la zona de estudio fueron similares entre años (T. máxima: $Z=-0.34$, $p=0.735$, $n=7$; T. mínima: $Z=-1.15$, $p=0.249$, $n=7$; test de Wilcoxon).



Planteamiento de esta memoria de doctorado.

Ante la escasa regeneración natural de *J. communis* en Sierra Nevada surge la siguiente pregunta: ¿Cuáles son los factores ecológicos que limitan el reclutamiento de *J. communis* en la alta montaña mediterránea y que, como resultado, generan el presente patrón demográfico? En el caso de plantas leñosas como el enebro, sin mecanismos de reproducción vegetativa, el reclutamiento de nuevos individuos a la población, se compone de tres fases (Harper 1994): 1) la producción de semillas como nuevos individuos potenciales, 2) la dispersión de dichas semillas en el espacio o en el tiempo, y 3) el establecimiento del nuevo individuo tras la llegada de la semilla a un "sitio seguro". Los tres procesos anteriores pueden estar determinados por factores abióticos, principalmente climáticos, y también por factores bióticos. En este sentido, el papel de los animales predadores de semillas, bien predispersivos (Louda 1989) o postdispersivos (Hulme 1993), de los dispersantes (Willson 1992) y de los herbívoros de plántulas (Crawley 1997) puede ser decisivo como limitadores del reclutamiento.

En esta memoria de doctorado presento un conjunto de estudios sobre *J. communis* que llevamos a cabo intentando responder la pregunta antes mencionada. Para ello, analizamos los "cuellos de botella" reproductivos que sufre el enebro en las montañas mediterráneas a lo largo de su ciclo vital, desde la fase de formación de propágulos hasta el establecimiento de plántulas, pasando por la dispersión de las semillas. Estudiando la conexión entre la ecología reproductiva de esta especie y su regeneración natural tratamos de relacionar los procesos de reclutamiento de plántulas con la estructura de edades de las poblaciones establecidas, una conexión que escasamente se ha conseguido en el estudio de las plantas leñosas de ciclo largo (Hulme 1996). Para este objetivo, utilizamos una aproximación multiescala, donde combinamos tanto enfoques experimentales reduccionistas como análisis observacionales a escala geográfica y temporal amplia.

Durante la fase predispersiva, las limitaciones al reclutamiento pueden venir impuestas tanto por la cantidad de frutos y semillas producidos como por la calidad o

viabilidad de dichas semillas. La viabilidad de las semillas depende, en el caso del enebro, de dos factores: el aborto de las semillas y la predación predispersiva. Por tanto, el primer paso de este estudio es analizar el patrón de producción y viabilidad de las semillas de *J. communis* dentro de la población de Campos de Otero en Sierra Nevada, considerando además su variación temporal a lo largo de un período de 6 años (Capítulo 2).

El aborto de las semillas y la predación por insectos, los dos procesos que determinan la mortalidad predispersiva de *J. communis*, coinciden espacial y temporalmente en el marco de la semilla, por lo que es posible que estén estrechamente relacionados entre sí. En este sentido, el aborto de semillas podría considerarse como una defensa, tanto ecológica como adaptativa, frente al ataque de los predadores predispersivos (Stephenson 1981). En el Capítulo 3 se comprueba esta hipótesis en el caso de *J. communis*, desde un punto de vista tanto ecológico como evolutivo.

El enebro, como se ha descrito anteriormente, es una especie con una amplia distribución en el Holártico. A la hora de estudiar la capacidad reproductiva de esta especie en la alta montaña mediterránea es necesario considerar, comparativamente, cómo varían los parámetros reproductivos a lo largo de un rango geográfico amplio. De esta forma puede obtenerse información sobre la influencia de los gradientes ecológicos en la biología reproductiva de la especie. Para conseguir este objetivo, en el Capítulo 4 se analiza la variación geográfica en la viabilidad de las semillas de *J. communis*, a lo largo de un amplio gradiente latitudinal que recoge tanto poblaciones centrales como poblaciones en ambos extremos del área de distribución.

En las montañas mediterráneas, las semillas de *J. communis* son dispersadas por aves frugívoras y los frutos y semillas sufren predación por roedores. Este conjunto de interacciones puede variar en el tiempo y en el marco espacial de las distintas poblaciones de Andalucía, provocando un mosaico de presiones ecológicas de gran importancia en la evolución de las interacciones (Thompson 1988, 1994). En el Capítulo 5 se estudia la variación espacio-temporal en el conjunto de las interacciones

de *J. communis* con los dispersantes y los predadores de semillas. En dicho estudio, se analiza además qué factores pueden influir en la variación de las interacciones, tanto los relacionados con las características de las plantas como con características de su entorno.

En el Capítulo 6 se estudia de forma específica la relación entre *J. communis* y los roedores que actúan como predadores de frutos y semillas. Para ello se identifican diversos factores que afectan a la selección de frutos y semillas de enebro por parte de los roedores: su generalismo trófico, la presencia de insectos predispersivos en los frutos, la capacidad de selección entre semillas llenas y abortadas, y el efecto de la densidad de semillas y de la proporción de semillas llenas respecto a las vacías en la selección de semillas.

La dispersión de las semillas es la fase puente entre la producción de las semillas en las plantas y el comienzo de la regeneración poblacional a través del reclutamiento (Herrera *et al.* 1994). En las plantas dispersadas por animales, los dispersantes no sólo influyen en la cantidad y la calidad de las semillas dispersadas sino que, a través de la lluvia de semillas, determinan el ambiente donde ha de establecerse una nueva plántula (Jordano y Herrera 1995). En este sentido, un hábitat bueno para las semillas (en términos de supervivencia y germinación) puede no serlo para la supervivencia de las plántulas (Schupp 1995). Por lo tanto, a la hora de estudiar el efecto de los dispersantes sobre el reclutamiento, es necesario considerar: 1) los patrones de lluvia de semillas desde una perspectiva de variación espacial entre microhábitats, y 2) cómo esa distribución espacial se traslada al establecimiento, a través de predación postdispersiva, germinación y supervivencia de plántulas. Estos aspectos son tratados en el Capítulo 7, desde una perspectiva de diferenciación entre microhábitats.

En el Capítulo 8, se analiza el patrón demográfico de la población de Campos de Otero, mediante la estructura de edad. Para ello se compara la estructura de edades de *J. communis* en hábitats con distinta disponibilidad de agua (borreguil vs. ladera seca) en Sierra Nevada y en distintas poblaciones de la Península Ibérica (poblaciones

mediterráneas vs. poblaciones en clima atlántico). Ambas comparaciones pueden considerarse como equivalentes a la hora de situar la regeneración natural de *J. communis* en el teatro ecológico de la alta montaña mediterránea. A modo de discusión general de esta memoria, interpreto finalmente el balance de las limitaciones reproductivas, tanto debidas a factores abióticos como derivadas de las interacciones planta-animal, en el proceso de reclutamiento de *J. communis*. Desde la perspectiva de la regeneración natural del enebro, evalúo la correspondencia entre las limitaciones al reclutamiento poblacional y la dinámica remanente de esta especie en las condiciones de la alta montaña mediterránea.

CAPITULO 2:
ECOLOGIA PREDISPERSIVA DE *Juniperus communis* EN
SIERRA NEVADA.

INTRODUCCION

Un aspecto fundamental para entender la estrategia reproductiva de una planta es determinar cuáles son los factores que influyen en la producción de semillas viables, ya que son la primera limitación en el proceso de renovación demográfica de dicha planta (Harper 1994). En este sentido, la producción de semillas puede estar limitada por factores como la disponibilidad de polen (cantidad y/o calidad del mismo, Charlesworth 1989a, Burd 1994), la disponibilidad de recursos (energía y nutrientes, Stephenson 1981, Lee 1988, Charlesworth 1989a, Casper y Niesenbaum 1993), y la mortalidad debida a causas externas como predación o adversidad climática (Janzen 1971a, Stephenson 1981).

El enebro *Juniperus communis* es una gimnosperma dióica que, como otras coníferas (Stephenson 1981, Owens *et al.* 1991, Wilson *et al.* 1996) y otras especies congénéricas (Roques *et al.* 1984), aborta tanto frutos completos como semillas dentro de frutos bien desarrollados (García 1997). Considerando la baja viabilidad de las semillas que muestra esta especie en Sierra Nevada (García *et al.* 1996, García 1997), que contrasta con lo observado en poblaciones más boreales (Ward 1982, Houle y Babeaux 1992), el objetivo general de este trabajo es identificar cuáles son los posibles factores que, dentro de población, influyen en la producción de semillas viables.

En el caso del enebro de Sierra Nevada pueden existir diversos condicionantes que determinen la viabilidad de las semillas. En primer lugar, *J. communis* aparece mayoritariamente ocupando laderas secas por encima del límite forestal, un medio cuya adversidad climática puede afectar a la eficacia reproductiva de las plantas. El contraste entre las laderas secas y los borreguiles supone, respectivamente, la comparación entre un hábitat pobre en recursos para las plantas y un hábitat rico (los borreguiles muestran mayor disponibilidad de agua y de abonado por ganado, por lo tanto mayor mineralización, ver también Capítulo 1 para descripción de hábitats). Una comparación entre plantas de hábitats que difieran en su disponibilidad de recursos puede informar sobre el efecto de los recursos en la producción de semillas

(Stephenson 1984, Krüsi y Debussche 1988). En segundo lugar, la edad promedio de los individuos puede determinar la baja viabilidad de las semillas a nivel poblacional, ya que los enebrales de ladera están dominados por individuos adultos y senescentes (Cap. 1) y las plantas más viejas tienden a abortar una mayor proporción de semillas por tener menos eficacia en el manejo de los recursos (Ward 1982). La comparación del esfuerzo reproductivo a lo largo de un gradiente de edades, especialmente en el hábitat con mayor limitación de recursos, puede servir para responder a esta cuestión. Finalmente, las plantas pueden establecer balances compensatorios entre los componentes cuantitativo y cualitativo de su fecundidad, es decir, producir más propágulos de menos calidad, o menos y mejores (Stephenson 1981, Fenner 1985, Lee 1988). En este sentido, considerando el aborto de estructuras reproductivas femeninas como mecanismo de ajuste entre producción de semillas y recursos disponibles (Stephenson 1981, Lee 1988), es de esperar que existan balances entre el número de frutos y semillas producidos, el número de semillas por fruto y el aborto de frutos y semillas (Lee y Bazzaz 1986, Primack 1987, Lee 1988).

Además del aborto de frutos y semillas, la predación predispersiva por calcídidos es otro factor determinante de la producción de semillas en las plantas del género *Juniperus* (Roques 1983, Roques *et al.* 1984). La predación puede influir de forma directa en la producción de semillas, actuando como un factor de mortalidad densidad-dependiente cuyo efecto viene ligado a la abundancia inicial de frutos y semillas (Fenner 1985, Crawley 1992). Además, los predadores de las semillas también pueden actuar de forma indirecta, afectando a la economía de recursos y a los balances reproductivos de las plantas (Stephenson 1981). Por tanto, la incidencia de los predadores predispersivos ha de ser también considerada en el análisis de los componentes reproductivos de *J. communis* en Sierra Nevada.

Aunque el análisis a nivel intrapoblacional ofrece información valiosa sobre la capacidad reproductiva de las plantas, es imprescindible considerar que la producción de semillas y los balances reproductivos pueden variar de una estación reproductiva a otra (Harper 1994). La variación interanual en la producción de frutos y semillas es

un rasgo característico de numerosas angiospermas (e.g. De Steven 1981, 1982, Nilsson 1985, Kelly *et al.* 1992, Webb y Kelly 1993, Selås 1997, Sperens 1997) y gimnospermas (Hofgaard 1993, Houle y Fillion 1993, Turgeon *et al.* 1994, Despland y Houle 1997) y puede derivar hacia la producción intermitente de grandes cosechas, generándose un comportamiento reproductor de tipo "masting" (*sensu* Kelly 1994, ver también Silvertown 1980, Smith *et al.* 1990, Allen y Platt 1990, Sork 1993, Sork *et al.* 1993, Shibata *et al.* 1998). Este comportamiento es explicado en función de dos hipótesis. En primer lugar, las plantas polinizadas por viento aumentan desproporcionadamente su eficacia de polinización en años de gran producción de flores, apareciendo una relación negativa entre la producción de semillas y el aborto de las mismas (Smith *et al.* 1990, Houle 1994, Shibata *et al.* 1998). En segundo lugar, los predadores de semillas puede ejercer suficiente presión como para que las plantas se vean favorecidas al mostrar fuertes variaciones interanuales en su producción semillas (Janzen 1971a y b). Según la hipótesis de saciedad del predador, las plantas pueden disminuir la predación con fuertes variaciones interanuales en la producción de semillas, al hacer coincidir años de alta producción con bajos tamaños poblacionales de los predadores (Janzen 1971b, Silvertown 1980, De Steven 1982, Nilsson y Wästlujng 1987, Crawley 1992, Kelly 1994). Ambas hipótesis son comprobadas en el caso de *J. communis*, estudiando la variación en la producción de frutos y semillas en una misma población de Sierra Nevada durante un período de 6 años.

Los objetivos concretos de este estudio son:

- 1- ¿Cual es el efecto de las diferencias entre borreguil y ladera sobre la capacidad reproductiva predispersiva de *J. communis* en Sierra Nevada?
- 2- ¿Influye la edad de las plantas en la formación de frutos y semillas?
- 3- ¿Existen balances compensatorios("trade-offs") entre los distintos componentes de fecundidad?
- 4- ¿Cuales son los patrones de variación interanual en la producción de frutos y semillas, en la viabilidad y en la predación de las semillas?

5- ¿Se ajustan los patrones temporales reproductivos de *J. communis* en Sierra Nevada a las hipótesis de eficacia de polinización y de saciedad del predador?

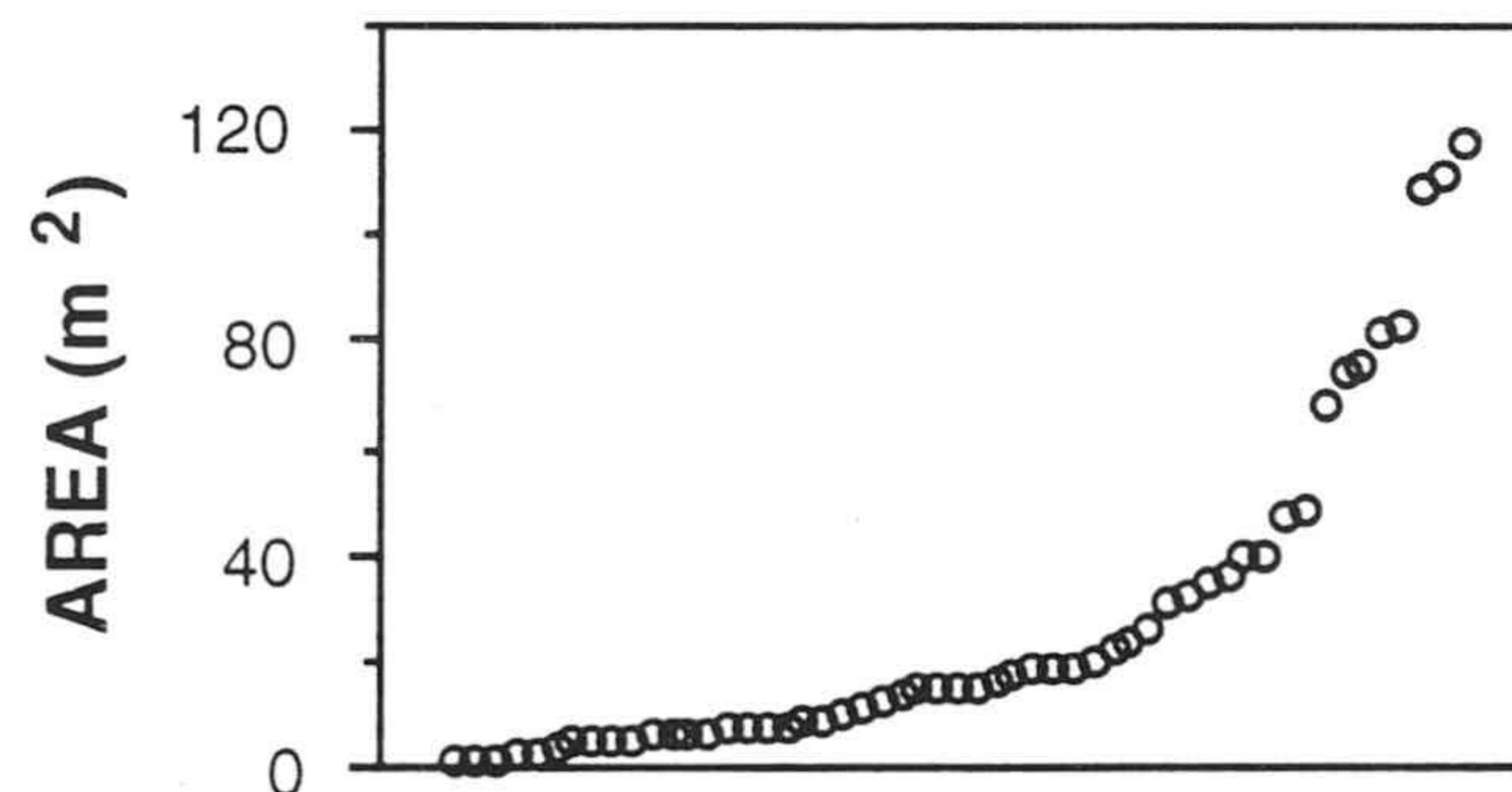
METODOS

Variación intrapoblacional

La variación intrapoblacional en los patrones de producción, viabilidad y predación de semillas se ha estudiado, en la localidad de Campos de Otero (ver descripción en el Capítulo 1), durante los años 1994 y 1995. En septiembre de 1994 se eligieron y marcaron en dicha población 75 hembras reproductoras, 53 plantas en zonas de ladera seca y 22 plantas en borreguil. Se estudiaron las siguientes variables de las plantas:

1- Tamaño: El tamaño se consideró como estima de la edad de la planta (Marion y Houle 1997) y se calculó en función del área basal, asumiendo una forma elipsoidal ($\text{Area}=\pi Rr$). En el estudio de la variación del tamaño y la capacidad reproductiva se utilizaron las 53 plantas de ladera seca, que se eligieron arbitrariamente para representar un gradiente de tamaños (Fig. 2.1).

Figura 2.1. Gradiente de tamaño de planta utilizado en este estudio, expresado en área en m^2 (cada punto representa una planta, $N=53$).



2- Variables relacionadas con la producción de frutos:

2.1. *Densidad de frutos por planta:* Se calculó a partir de recuentos de frutos, a finales de septiembre, utilizando un cuadrado de muestreo de 0.04 m², colocado al azar 10 veces sobre la superficie de cada planta. En cada cuadrado se contaron todos los frutos maduros (al final de la fase 3), verdes (al final de la fase 2) y abortos. Para cada planta se calculó la densidad de frutos maduros y verdes como promedio de los 10 cuadrados. A lo largo de este trabajo se utiliza el término densidad, de frutos o semillas, para expresar "nº de frutos o semillas/0.04 m²".

2.2. *Tamaño de cosecha de frutos:* Se estimó extrapolando el número de frutos por unidad de superficie de muestreo a la superficie total de la planta.

2.3. *Tasa de aborto de frutos:* Se calculó mediante la fórmula " $\frac{\text{n}^\circ \text{ frutos abortados} \times 100}{\text{n}^\circ \text{ abortados} + \text{n}^\circ \text{ verdes}}$ ", utilizándose el valor promedio de los 10 cuadrados (la suma " $\text{n}^\circ \text{ abortados} + \text{n}^\circ \text{ verdes}$ " puede considerarse como el número inicial de frutos verdes producidos por la planta, antes del aborto).

2.4. *Porcentaje de frutos con ataque de Megastigmus:* Se estimó, en septiembre de cada año, como el porcentaje de frutos que mostraban agujero de emergencia del predador, en un recuento de 100 frutos maduros en las plantas marcadas.

3- Variables relacionadas con la producción de semillas:

3.1. *Número de semillas por fruto:* Se estudió en una muestra de 30-40 frutos maduros de las 75 plantas marcadas, recogidos al azar durante el mes de septiembre de 1994 y 1995. Se calculó como el número promedio de semillas por fruto, a partir de todos los frutos de cada planta.

3.2. *Tamaño de cosecha de semillas:* Se obtuvo multiplicando el valor del tamaño de cosecha de frutos maduros por el número medio de semillas por fruto.

3.3. *Viabilidad de las semillas:* Se estudió a partir de la muestra de frutos señalada anteriormente (8418 semillas en 1994 y 6240 semillas en 1995). Las semillas fueron diseccionadas en el laboratorio y su contenido interno observado bajo una lupa binocular. Se consideraron tres tipos de semillas:

- *Predadas*: Aquellas que mostraban el agujero de salida de *Megastigmus* o bien restos de la actividad de la larva en su interior.

- *Abortadas*: Aquellas que aparecían prácticamente vacías o cuyo embrión se encontraba parcialmente desarrollado.

- *Sanas*: Aquellas cuyo endospermo estaba completamente desarrollado, ocupando enteramente la cavidad de la semilla.

Las semillas sanas determinadas de forma visual responden de forma positiva, en más del 90% de los casos, con la viabilidad positiva determinada por el test de tetrazolio, mientras que todas las abortadas responden negativamente a dicho test (Houle y Babeaux 1992, datos no publicados, ver también Pigott y Huntley 1981 para procedimientos similares). Como semillas potencialmente viables producidas inicialmente por la planta se consideraron tanto las semillas sanas como las predadas. Para cada planta y año se calculó el porcentaje de semillas predadas, abortadas y sanas, respecto al total de semillas analizadas por planta, así como la producción total de los tres tipos de semillas, multiplicando la producción total de semillas por cada uno de los respectivos porcentajes.

Variación temporal

La variación temporal en la capacidad reproductiva se ha estudiado considerando un período de 6 años (1992-1997), para 40 plantas marcadas situadas en una zona de ladera seca de los Campos de Otero. Para todas las plantas y años se estimó la producción de frutos y el ataque de *Megastigmus* mediante los procedimientos descritos anteriormente. La viabilidad de las semillas se analizó en la muestra de plantas, frutos y semillas especificada en la Tabla 2.1.

Tabla 2.1. Número de plantas, frutos y semillas de *J. communis* muestreados en distintos años para el estudio de la viabilidad de las semillas. Entre corchetes se indica el número mínimo y máximo de frutos y semillas muestreados por planta cada año.

AÑO	1992	1993	1994	1995	1996	1997
N plantas	10	6	40	40	19	20
N frutos	374 [27-40]	119 [19-20]	2089 [5-105]	1404 [20-55]	1000 [19-132]	430 [3-40]
N semillas	937 [65-115]	300 [48-52]	5065 [12-279]	3445 [36-141]	2551 [38-360]	840 [8-81]

Análisis estadísticos

Variación intrapoblacional

Los hábitats se compararon respecto a las diferentes variables reproductivas mediante el test de Mann-Whitney, para cada año de estudio. Para aquellas variables donde apareció una diferencia significativa entre hábitats se estudió la interacción entre hábitat y año, mediante un análisis de varianza de medidas repetidas. La relación entre el tamaño de la planta y las distintas variables de producción de frutos, predación y viabilidad de las semillas se estudió mediante correlaciones de Spearman (N=53 plantas). El mismo test se utilizó para estudiar la existencia de balances reproductivos relacionando las variables de producción de frutos y semillas, aborto de frutos y viabilidad de las semillas (N=75 plantas).

Para estudiar si el ataque por *Megastigmus* mostraba una relación densidad-dependiente con la producción de frutos, a nivel intrapoblacional, se utiliza una regresión simple con el logaritmo de la densidad de frutos como variable independiente frente a la proporción de frutos atacados (Gómez y Zamora 1994).

Variación temporal

Las diferencias interanuales en las variables relacionadas con la producción de frutos se analizaron mediante el test de Friedman para muestras apareadas (N=40 plantas/año, 6 años). Un valor significativo del estadístico χ^2 asociado a dicho test indicaría una variación significativa entre años en la variable dependiente. La

variación entre años en la producción y la viabilidad de las semillas se estudió de forma similar, pero reduciendo la muestra anterior, puesto que no se analizaron semillas de todas las plantas durante todos los años. La variación en las proporciones de semillas predadas, abortadas y sanas se analizó adicionalmente con un modelo nominal logístico, considerando como variable dependiente cada una de las proporciones y como variables independientes el año (N=6), la identidad de la planta madre (N=6) y la interacción entre ambos. Se utilizó este tipo de análisis debido a la naturaleza no paramétrica de la base de datos y con el fin de controlar la variabilidad debida a la identidad de la planta.

Las relaciones entre la producción interanual de semillas y la viabilidad de las mismas se estudiaron mediante correlaciones de Spearman, utilizando los promedios anuales de las variables correspondientes.

La hipótesis de eficacia de polinización se comprobó relacionando la densidad de frutos de cada año con la proporción de semillas abortadas, mediante una correlación de rangos de Spearman. Una relación negativa y significativa entre densidad de frutos y tasa de aborto de semillas se interpretaría como aumento de eficacia de polinización (Houle 1994, Shibata *et al.* 1998).

La relación interanual densidad-dependiente entre el predador de semillas *Megastigmus* y la densidad de frutos se comprobó mediante una regresión simple, como se describió anteriormente, utilizando los promedios anuales de ambas variables. Asimismo, se analizó el fenómeno de "saciedad del predador" considerando como tal cuando un aumento fuerte de la producción de frutos entre años consecutivos, bien a nivel de planta o a nivel de población, se asocia negativamente con la proporción de frutos atacados en el segundo año. La saciedad se ha estudiado mediante correlaciones de Spearman entre el porcentaje de frutos predados de cada año con el cambio en la densidad de frutos entre años consecutivos (densidad de frutos del año x : densidad de frutos del año $x-1$, Kelly y Sullivan 1997).

En caso necesario, las variables fueron transformadas logarítmica o arcosenicamente para ajustarse a los requisitos de normalidad y homocedasticidad de

las pruebas paramétricas (Zar 1996). En este trabajo, y a lo largo de toda esta memoria, se utilizó el ajuste secuencial de Bonferroni para corregir el nivel de significación estadística, cuando se repitió en múltiples veces el mismo test estadístico con variables relacionadas (Rice 1989).

RESULTADOS

Variación intrapoblacional

Hábitat y capacidad reproductiva

Las plantas de borreguil mostraron mayor densidad de frutos que las plantas de ladera seca, apareciendo diferencias significativas entre hábitats en la densidad de fruto verde para ambos años de estudio y en la de maduro para 1995 (Tabla 2.2). Sin embargo, el aborto de frutos, la predación por *Megastigmus*, el número de semillas por fruto y la viabilidad de las semillas mostraron valores similares entre hábitats. Los borreguiles mostraron una mayor densidad de semillas viables potenciales (suma de semillas sanas y predadas por unidad de superficie de planta) para ambos años (Figura 2.2). En el Anova de medidas repetidas considerando como factores el hábitat y el año de estudio, ambos factores aparecen afectando significativamente, y de forma independiente, a la densidad de frutos maduros, verdes y de semillas viables potenciales (Tabla 2.3).

Edad y capacidad reproductiva

El tamaño de las plantas no se relacionó con ninguna de las variables relacionadas con la producción de frutos ni con la tasa de aborto de frutos, para los dos años de estudio. Así mismo, el ataque por *Megastigmus* y la viabilidad de las semillas fueron siempre independientes del tamaño de las plantas estudiadas (Tabla 2.4).

Tabla 2.2. Valores promedio (\pm ES) de distintas variables reproductivas en *J. communis*, en función del hábitat y el año. La densidad de frutos indica nº frutos/0.04 m². Se indica el grado de significación del test de Mann-Whitney, tras ajuste de Bonferroni (*: p<0.05), comparando cada variable entre hábitats (N=22 plantas en borreguil y 53 en ladera seca).

1994	borreguil	ladera	p
densidad fruto maduro	20.11 \pm 3.63	9.97 \pm 1.13	0.0006 *
densidad fruto verde	50.91 \pm 6.75	22.24 \pm 2.89	0.0002 *
tasa aborto frutos	0.44 \pm 0.05	0.42 \pm 0.03	0.67
% frutos con <i>Megastigmus</i>	35.93 \pm 4.63	24.03 \pm 2.18	0.03
nº semillas/fruto	2.35 \pm 0.07	2.43 \pm 0.04	0.22
% semillas predadas	0.18 \pm 0.03	0.12 \pm 0.02	0.09
% semillas abortadas	0.78 \pm 0.03	0.81 \pm 0.01	0.74
% semillas sanas	0.04 \pm 0.01	0.07 \pm 0.03	0.02

1995	borreguil	ladera	p
densidad fruto maduro	29.63 \pm 4.67	17.56 \pm 1.62	0.02
densidad fruto verde	30.95 \pm 6.09	14.79 \pm 1.39	0.006 *
tasa aborto frutos	0.58 \pm 0.05	0.055 \pm 0.03	0.62
% frutos con <i>Megastigmus</i>	41.39 \pm 4.41	30.37 \pm 2.65	0.05
nº semillas/fruto	2.37 \pm 0.06	2.47 \pm 0.04	0.11
% semillas predadas	0.07 \pm 0.01	0.06 \pm 0.01	0.78
% semillas abortadas	0.24 \pm 0.02	0.19 \pm 0.02	0.11
% semillas sanas	0.67 \pm 0.03	0.75 \pm 0.02	0.03

Tabla 2.3. Resumen de Anova de medidas repetidas considerando el hábitat y el año como variables independientes y la densidad de fruto maduro, la densidad de fruto verde y la densidad de semillas viables potenciales en *J. communis* como variables dependientes. La densidad indica n° frutos o semillas/0.04 m². Se indica el valor de R² ajustado (R² ajust.), la suma de cuadrados (SC), el valor del cociente F, el nivel de significación (*: p<0.05 tras ajuste de Bonferroni) y los grados de libertad.

MADURO				
R ² ajust.=0.575	SC	gl	F	p
modelo	16.11	76	3.65	<0.0001 *
hábitat	2.10	1	13.49	0.0005 *
planta [hábitat]	11.38	73		
año	2.52	1	43.36	<0.0001 *
hábitat x año	0.11	1	1.94	0.17
Error	4.24	73		

VERDE				
R ² ajust.=0.389	SC	gl	F	p
modelo	16.16	76	2.25	0.0003 *
hábitat	3.19	1	19.36	<0.0001 *
planta [hábitat]	12.04	73		
año	0.92	1	9.75	0.0026 *
hábitat x año	0.08	1	0.87	0.354
Error	6.90	73		

SEMILLAS VIABLES POTENCIALES				
R ² ajust.=0.512	SC	gl	F	p
modelo	21.66	76	3.05	<0.0001 *
hábitat	2.68	1	13.67	0.0004 *
planta [hábitat]	14.32	73		
año	3.86	1	41.38	<0.0001 *
hábitat x año	9E-8	1	9E-8	0.99
Error	6.81	73		

Figura 2.2. Representación del promedio (+ES) de la densidad de semillas viables potenciales (n° semillas/ $0.04m^2$) en distintos hábitats y años estudiados. Dicha densidad se calculó como el producto densidad de fruto maduro x n° semillas por fruto x % semillas viables potenciales (*= $p < 0.05$, test de Mann-Whitney).

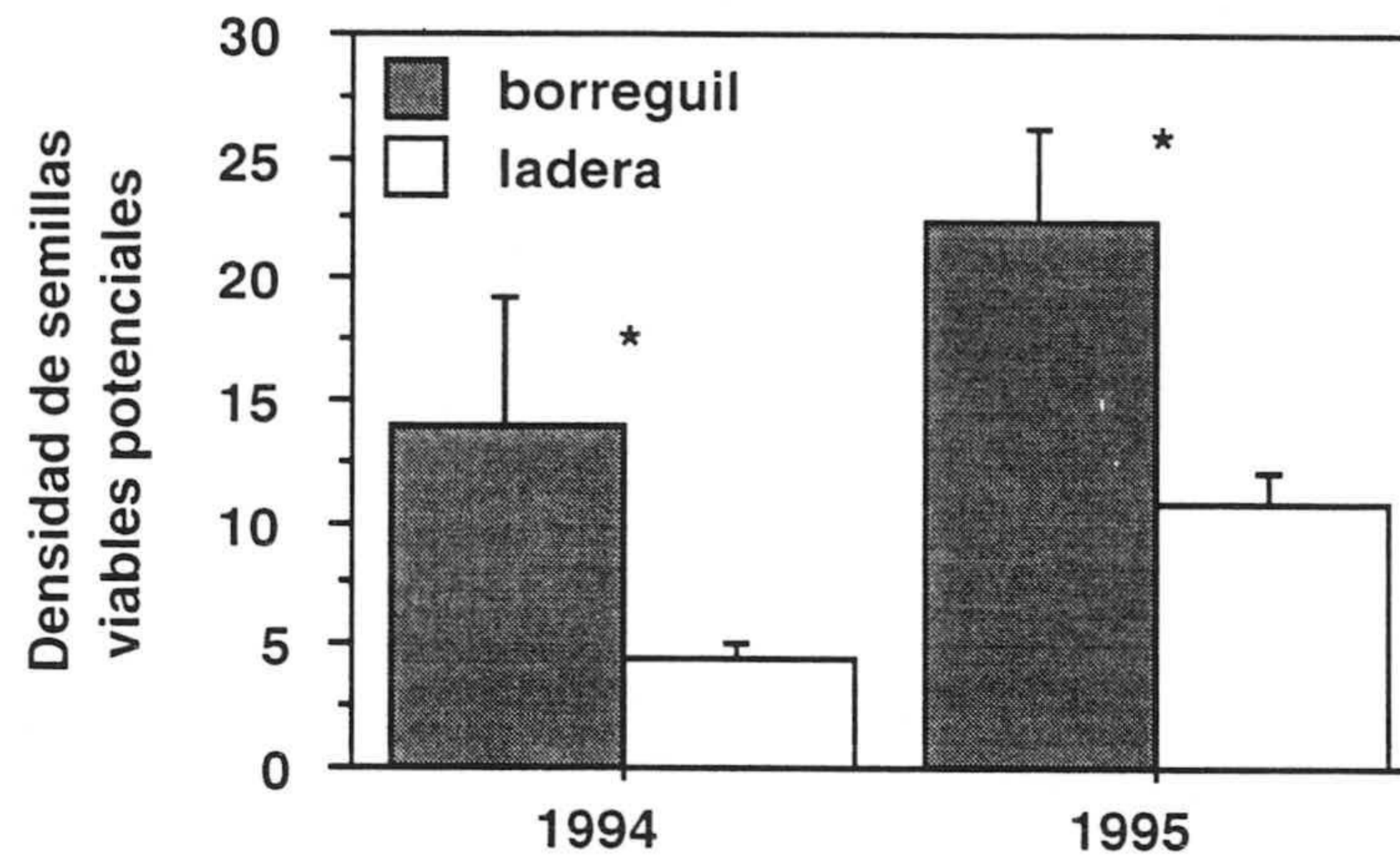


Tabla 2.4. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y de su nivel de significación (p) entre el área de la planta y distintas variables definitorias de la producción de frutos, la predación y la viabilidad de las semillas en *J. communis* ($n=53$ plantas) en 1994 y 1995. La densidad de frutos indica n° frutos/ $0.04 m^2$. Todos los niveles de significación fueron $p > 0.05$ tras el ajuste de Bonferroni.

variable	1994		1995	
	r_s	p	r_s	p
densidad fruto maduro	0.142	0.310	0.003	0.986
densidad fruto verde	-0.039	0.783	0.127	0.364
tasa aborto frutos	-0.020	0.885	-0.164	0.246
% frutos con <i>Megastigmus</i>	-0.124	0.376	-0.077	0.581
semillas/fruto	0.319	0.020	0.265	0.055
% semillas predadas	-0.187	0.181	-0.070	0.617
% semillas abortadas	0.179	0.199	0.140	0.317
% semillas sanas	0.224	0.106	-0.262	0.058

Balances reproductivos

La tasa de aborto mostró una relación positiva significativa con la densidad de frutos maduros en 1994, indicando que plantas que produjeron muchos frutos ese año sufrieron un fuerte aborto en la cohorte de frutos siguiente ($r_s=0.296$, $p=0.011$, $p < 0.05$ tras Bonferroni, correlación de Spearman, $n=75$ plantas). Esta relación no

apareció en 1995 ($r_s = -0.098$, $p = 0.401$). Por otra parte, la tasa de aborto se asoció negativa y significativamente con la densidad de frutos verdes, para ambos años de estudio (1994: $r_s = -0.467$, $p < 0.0001$; 1995: $r_s = -0.590$, $p < 0.0001$; $p < 0.05$ tras Bonferroni en ambos casos).

El número de semillas por fruto y las proporciones de semillas predadas, abortadas y sanas y fueron independientes de densidad y cosecha de frutos (Tabla 2.5). Tampoco aparecieron relaciones significativas entre la tasa de aborto de frutos y las variables relacionadas con la producción de semillas. Por último, el número de semillas por fruto fue independiente de las proporciones de semillas predadas, abortada y sanas en todos los años estudiados ($r_s < 236$, $p > 0.05$ tras ajuste de Bonferroni para todas las correlaciones de Spearman, cada año).

El porcentaje de frutos con ataque de *Megastigmus* aumentó paralelamente a la densidad de fruto maduro en 1994 (Fig. 2.3). La relación entre el ataque del predador de semillas y la densidad de frutos en 1994 mostró una correlación positiva significativa (Tabla 2.5) y se ajustó a un modelo densidad-dependiente, tras la regresión lineal entre ambas variables ($R^2 = 0.194$, R^2 ajust.=0.183, $F = 17.64$, $p < 0.0001$, $N = 75$ plantas).

Figura 2.3. Representación del porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus* en función de la densidad de fruto maduro en 1994, en distintos individuos de *J. communis* ($N = 75$). La densidad de frutos indica n^2 frutos/ 0.04 m^2 .

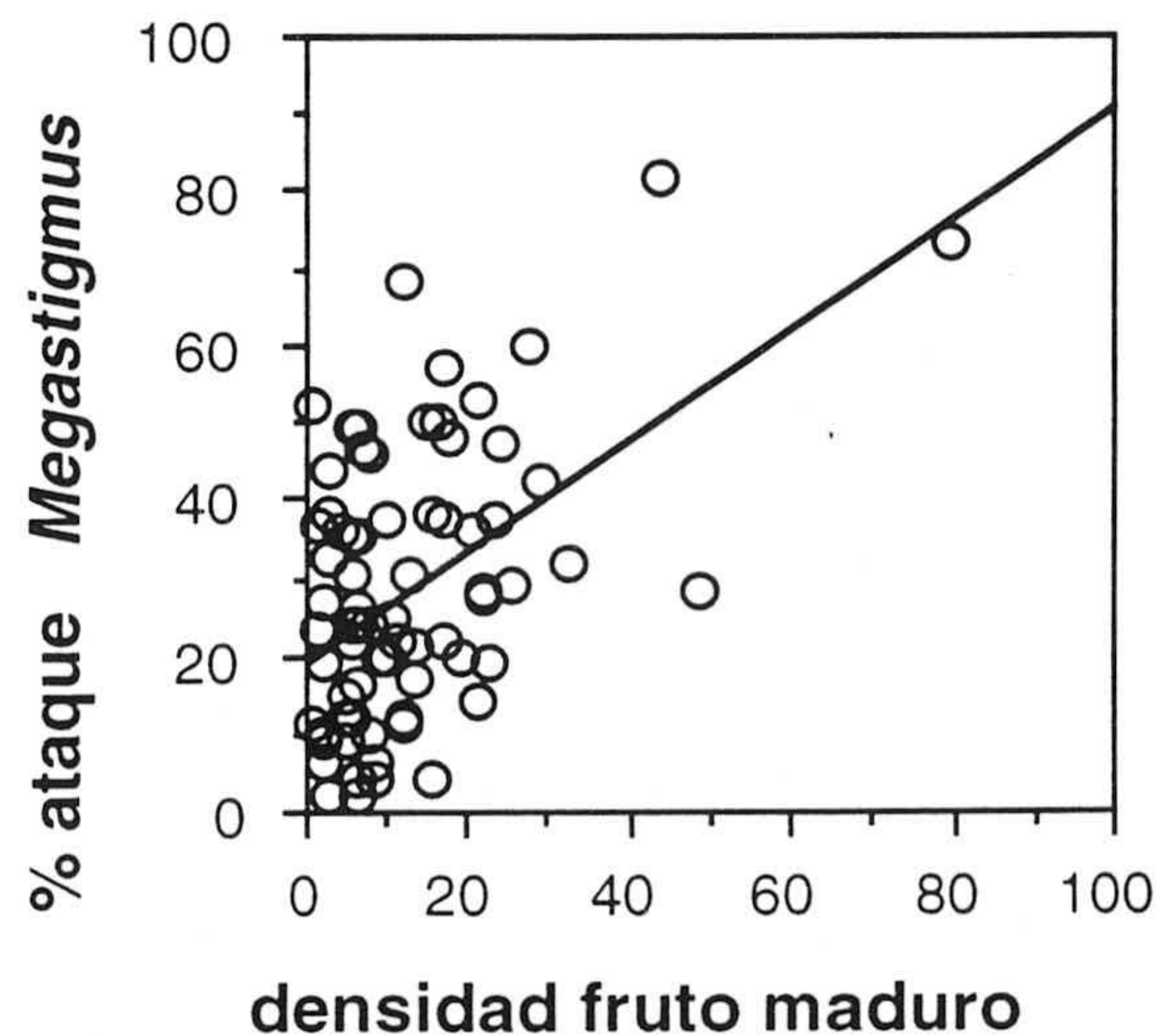


Tabla 2.5. Valores del coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y de su nivel de significación (en negrita: $p < 0.05$ tras ajuste de Bonferroni) entre las variables relacionadas con la producción de frutos, y la predación, el número de semillas por fruto y la viabilidad de las semillas en *J. communis* ($n=75$ plantas), en 1994 y 1995. La densidad de frutos indica n° frutos/0.04 m². La correlación entre la cosecha de semillas y el número de semillas por fruto se excluyó por estar la primera variable calculada a partir de la segunda.

1994	% <i>Megastigmus</i> semillas/fruto		% predadas		% abortadas		% sanas			
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p		
densidad fruto maduro	0.379	0.0008	0.112	0.337	0.246	0.034	-0.106	0.367	-0.187	0.108
densidad fruto verde	0.143	0.221	0.022	0.853	0.135	0.247	-0.008	0.946	-0.267	0.021
tasa aborto frutos	0.183	0.117	0.003	0.980	0.103	0.379	-0.107	0.359	0.108	0.356
cosecha fruto maduro	0.074	0.531	0.323	0.005	-0.062	0.600	0.097	0.407	0.074	0.526
cosecha fruto verde	-0.086	0.465	0.269	0.019	-0.105	0.370	0.128	0.272	0.013	0.914
cosecha semillas	0.083	0.479	-	-	-0.053	0.649	0.082	0.486	0.082	0.485

1995	% <i>Megastigmus</i> semillas/fruto		% predadas		% abortadas		% sanas			
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p		
densidad fruto maduro	0.098	0.403	-0.201	0.083	0.116	0.321	-0.107	0.359	-0.038	0.749
densidad fruto verde	0.051	0.664	-0.202	0.083	0.047	0.688	-0.029	0.804	-0.164	0.159
tasa aborto frutos	0.184	0.113	0.233	0.044	0.165	0.158	-0.227	0.050	0.233	0.044
cosecha fruto maduro	-0.058	0.621	0.117	0.319	-0.002	0.989	0.112	0.337	-0.221	0.057
cosecha fruto verde	-0.075	0.523	0.121	0.300	-0.014	0.907	0.103	0.378	-0.224	0.054
cosecha semillas	-0.055	0.642	-	-	0.005	0.969	0.107	0.361	-0.206	0.076

Variación temporal

Producción de frutos

La producción de frutos en la población de Campos de Otero varió fuertemente durante el período 1992-1997, apareciendo años donde hubo plantas que no produjeron frutos, mientras que, en otros años, algunas plantas mostraron cosechas de casi 60.000 frutos maduros (Tabla 2.6). La cosecha de frutos siguió una distribución unimodal en el período de estudio, ya que aumentó progresivamente hasta alcanzar un máximo en 1995, para disminuir posteriormente (Fig. 2.4). La tasa de aborto aumentó progresivamente entre 1994 y 1996, de forma que más del 75% de los frutos verdes abortaron en 1996. Esto ocasionó un fuerte descenso del tamaño de cosecha de frutos verdes dicho años, y por consiguiente, de frutos maduros al año siguiente. La densidad de frutos, el tamaño de cosecha y la tasa de aborto de frutos variaron significativamente entre años (Tabla 2.6).

Predación por Megastigmus

El ataque de *Megastigmus* varió significativamente entre años, mostrando un patrón de variación interanual paralelo al de la producción de fruto maduro, con el valor máximo en 1995 (Fig. 2.4, $\chi^2=111.80$, $p<0.0001$, $gl=5$, test de Friedman). El porcentaje promedio de frutos con *Megastigmus* en distintos años se relacionó significativamente con la densidad promedio de frutos de dichos años, apareciendo una clara relación interanual densidad-dependiente entre la predación y la producción de frutos ($R^2=0.881$, R^2 ajust.=0.851, $F=29.49$, $p=0.0056$, $n=6$, Fig. 2.4). Sin embargo, no se observa efecto de saciedad del predador a nivel de planta, en ninguno de los años estudiados, ya que, aunque ciertas plantas aumentaron fuertemente su producción de frutos de un año para otro, no sufrieron una disminución significativa en el ataque de *Megastigmus* ($r_s<0.39$, $p>0.05$ tras Bonferroni, $N=40$ plantas, en todas las correlaciones de Spearman relacionando el cambio interanual en la densidad de frutos, entre un año y el siguiente, y la tasa de ataque de *Megastigmus* en el segundo

año). Del mismo modo, a nivel poblacional, el ataque de *Megastigmus* fue independiente del cambio interanual en la producción de frutos, entre cosechas sucesivas ($r_s=0.03$, $p=0.548$, $n=5$).

Tabla 2.6. Valores (media±ES, mínimo y máximo entre corchetes) de la densidad, tamaño de cosecha de frutos maduros y verdes, y tasa de aborto de frutos en *J. communis* en distintos años (N= 40 plantas). La densidad de frutos indica n° frutos/0.04 m². Se indica el resultado del test de Friedman, comparando los valores de cada variable entre años (****= $p<0.0001$, todos $p<0.05$ tras Bonferroni, $gl=5$ en todas las variables, excepto $gl=3$ en tasa de aborto frutos).

AÑO	densidad maduro	densidad verde	cosecha maduro	cosecha verde	tasa aborto frutos
1992	2.59±0.69 [0-20.9]	14.73±1.89 [0.8-48.1]	1100±306 [0-9478]	7495±2173 [90-68833]	-
1993	8.25±1.71 [0.1-40.1]	15.67±1.41 [6.0-54.0]	4545±1795 [11-55101]	7657±1679 [493-48119]	-
1994	9.51±1.42 [0.5-48.8]	24.73±3.57 [1.6-128.7]	4963±1326 [37-37249]	11438±3053 [119-115138]	0.419±0.029 [0-0.79]
1995	18.51±1.89 [1.9-65.5]	13.14±1.51 [1.0-39.7]	8478±1971 [142-58598]	5586±1105 [153-28538]	0.600±0.034 [0.07-0.91]
1996	9.20±1.08 [1.3-30.6]	1.29±0.37 [0-9.3]	4125±725 [153-16550]	552±235 [0-8832]	0.776±0.044 [0.01-1.00]
1997	0.98±0.24 [0-6.6]	1.61±0.41 [0-11.6]	381±104 [0-2904]	837±292 [0-10299]	0.215±0.052 [0-1.00]
χ^2	107.88****	127.43****	107.88****	127.43****	53.02****

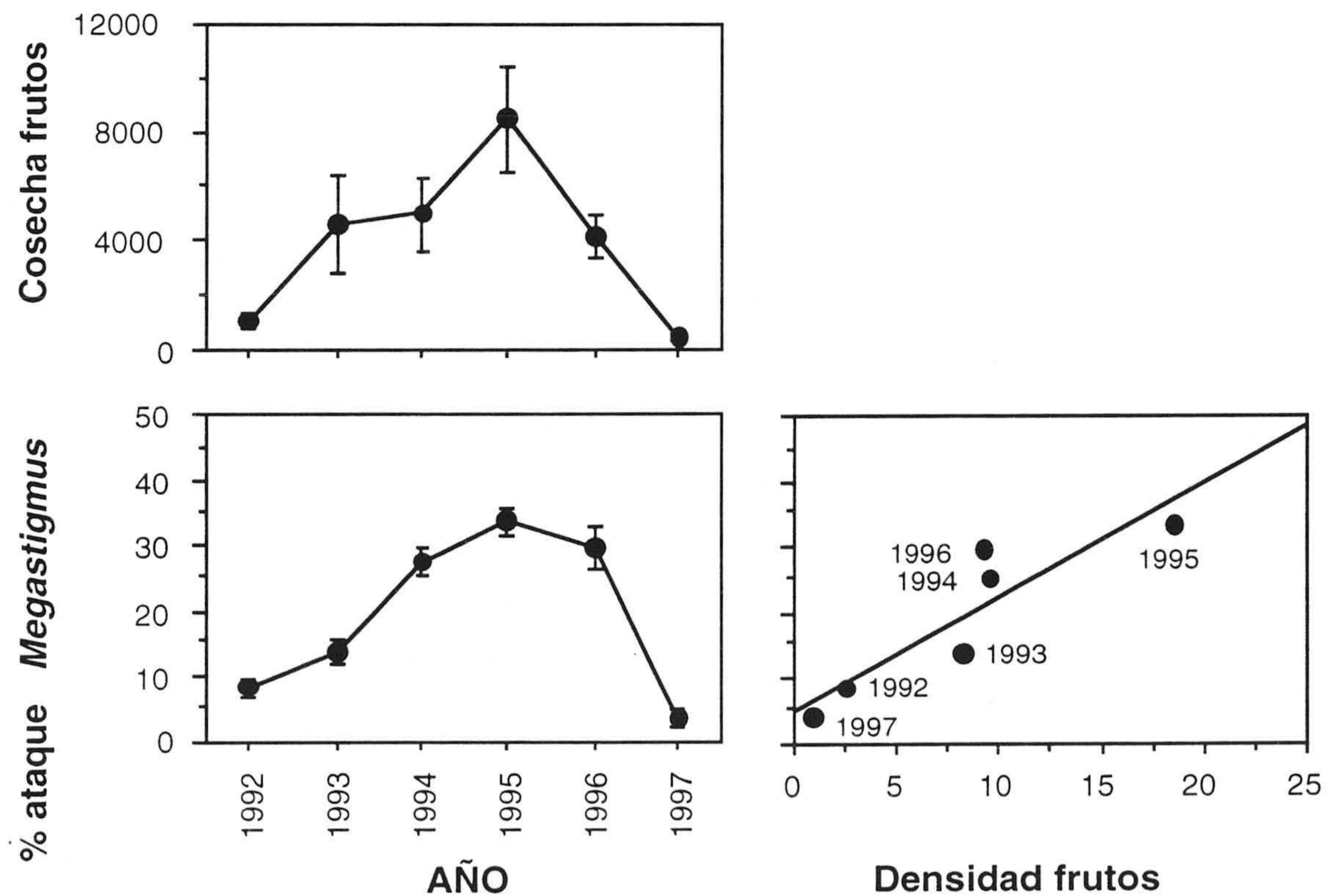
Producción y viabilidad de las semillas

El número de semillas por fruto fue, en promedio, siempre superior a 2 semillas, apareciendo diferencias significativas entre años en dicha variable (Tabla 2.7). El porcentaje de semillas predadas osciló entre 5% y 25%, siguiendo un patrón interanual similar al porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus*. Más del 68% de las semillas abortaron, durante todos los años estudiados (Tabla 2.7), siendo la proporción de semillas abortadas independiente del patrón variación de la densidad de fruto maduro ($r_s=-0.377$, $p=0.462$, $n=6$ años, correlación de Spearman). Resultado de la predación y el aborto, el porcentaje de semillas sanas nunca superó el 22%,

siendo inferior al 11% la mayoría de los años estudiados. Las semillas abortadas mostraron una menor variación interanual que las sanas y las predadas (CV=0.10 % abortadas, 0.63 % sanas y 0.73 % predadas).

Resultado de las variaciones interanuales en la producción de frutos, el número de semillas y los porcentajes de viabilidad, los tamaños de cosecha de los tres tipos de semillas siguieron la misma tendencia interanual que la producción de frutos, con máximos de producción en 1995 para las semillas predadas y abortadas y en 1996 para las semillas sanas (Tabla 2.7, $r_s > 770$, $p < 0.10$, $n = 6$, para las correlaciones de Spearman entre la densidad de fruto maduro y los tamaños de cosecha de los tres tipos de semillas).

Figura 2.4. Representación de los valores promedio (\pm ES) de la cosecha de frutos (gráfico superior) y el porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus* (gráfico inferior izquierdo) en distintos años de estudio, en *J. communis* (N=40 plantas). En el gráfico inferior derecho se representa el promedio anual del porcentaje de ataque por *Megastigmus* en función de la densidad media de frutos maduros (n^2 frutos maduros/0.04 m²).



Todas las variables relacionadas con la producción y la viabilidad de las semillas, excepto la producción de semillas sanas variaron significativamente entre años (test de Friedman, Tabla 2.7). En el modelo nominal logístico, la viabilidad de las semillas varió significativamente entre años (Tabla 2.8). La identidad de la planta afectó también significativamente a las proporciones de semillas predadas y abortadas. En las tres proporciones estudiadas apareció un efecto significativo de la interacción *año x planta*, indicativo de que la variación interanual en la viabilidad estuvo fuertemente influenciada por la identidad de la planta.

Tabla 2.7. Valores promedio (\pm ES) y mínimo-máximo (entre corchetes) del número de semillas por fruto, las proporciones de semillas predadas, abortadas y sanas y los tamaños de cosecha de semillas predadas, abortadas y sanas, en *J. communis*, en distintos años. Se indica el resultado del test de Friedman, comparando los valores de cada variable entre años (****= $p < 0.0001$ y $p < 0.05$ tras Bonferroni, n.s.= $p > 0.05$, gl=4 en el número de semillas por fruto y 3 en el resto de variables, ver también Tabla 2.1 para tamaños de muestreo).

AÑO	nº semillas/ fruto	% predadas	% abortadas	% sanas	cosecha predadas	cosecha abortadas	cosecha sanas
1992	2.52 \pm 0.06 [2.30-2.94]	0.057 \pm 0.018 [0-0.18]	0.725 \pm 0.042 [0.48-0.89]	0.218 \pm 0.036 [0.03-0.39]	162 \pm 106 [0-1098]	2344 \pm 1302 [9-12744]	390 \pm 226 [2-2385]
1993	2.54 \pm 0.03 [1.95-2.85]	0.078 \pm 0.033 [0-0.23]	0.884 \pm 0.045 [0.75-1]	0.037 \pm 0.014 [0-0.08]	2304 \pm 1360 [0-8265]	6632 \pm 2695 [1217-13820]	318 \pm 178 [0-1164]
1994	2.39 \pm 0.05 [1.27-2.80]	0.136 \pm 0.015 [0-0.33]	0.798 \pm 0.016 [0.50-0.97]	0.064 \pm 0.012 [0-0.50]	1714 \pm 472 [0-13303]	10090 \pm 2784 [56-80923]	756 \pm 260 [0-8129]
1995	2.44 \pm 0.05 [1.71-2.85]	0.218 \pm 0.021 [0-0.53]	0.719 \pm 0.021 [0.37-0.94]	0.062 \pm 0.009 [0-0.27]	5645 \pm 1795 [0-62260]	14760 \pm 3462 [220-112051]	936 \pm 211 [0-6793]
1996	2.51 \pm 0.07 [1.89-2.91]	0.253 \pm 0.027 [0.08-0.46]	0.668 \pm 0.029 [0.44-0.92]	0.069 \pm 0.017 [0-0.28]	3956 \pm 1085 [202-18528]	10191 \pm 1894 [357-22506]	1130 \pm 316 [0-4486]
1997	2.05 \pm 0.08 [1.48-2.67]	0.042 \pm 0.012 [0-0.16]	0.855 \pm 0.035 [0.50-1]	0.103 \pm 0.031 [0-0.50]	25 \pm 14 [0-272]	1212 \pm 359 [13-530]	52 \pm 24 [0-421]
χ^2	22.05****	39.42****	24.79****	3.56 n.s.	32.49****	30.98****	42.02****

Tabla 2.8. Resumen de los modelos nominales logísticos considerando año y planta como variables independientes y las proporciones de semillas predadas, abortadas y sanas como dependientes. Se indica el valor de la χ^2 de Wald para cada variable independiente y para su interacción, su nivel de significación (*:p<0.05 tras ajuste de Bonferroni) y los grados de libertad (gl).

	AÑO		PLANTA		AÑO x PLANTA	
gl	5		5		25	
PREDADAS	50.59	<0.0001*	37.54	<0.0001*	52.15	0.001*
ABORTADAS	47.35	<0.0001*	16.44	0.006*	52.15	<0.0001
SANAS	119.34	<0.0001*	0.22	0.998	73.21	<0.0001*

DISCUSION

Efecto del hábitat en la capacidad reproductiva de *J. communis*

La comparación entre los hábitats de Sierra Nevada mostró que una mayor disponibilidad de agua y nutrientes (borreguiles) se asoció con una mayor producción de frutos en *J. communis*. Plantas de ladera seca y borreguil mostraron similares tasas de aborto de frutos por lo que las diferencias en producción de frutos han de derivarse de una diferencia en la producción inicial de conos. Como la proporción de semillas abortadas es también similar entre hábitats, el efecto de mayor producción de frutos se traduce en una ventaja en fecundidad de las plantas de borreguil en forma de mayor producción de semillas viables potenciales. Similares resultados han sido mostrados para *Cornus sanguinea* (ver Krüsi & Debusche 1988), especie en la que la diferencia entre hábitats en el número de flores iniciales se tradujo en diferencias en producción de semillas.

Los resultados de este estudio muestran que la capacidad reproductiva de *J. communis* responde al parcheo estructural de la alta montaña mediterránea, viéndose favorecida en los escasos enclaves que proporcionan una mayor disponibilidad de agua y nutrientes. Sin embargo, sólo las fases iniciales de la producción de frutos respondieron a la diferencia entre hábitats, lo que sugiere que los procesos de aborto

de frutos y de semillas son independientes de la disponibilidad de recursos a nivel intrapoblacional. En este sentido, diversos estudios señalan que el aborto de semillas puede ser más independiente de la disponibilidad de recursos que la producción de frutos (Lee 1988, Uma Shaanker *et al.* 1988, Charlesworth 1989b, Stöcklin 1997) ya que los estadios tardíos en el proceso reproductivo amortiguarían mejor la limitación de dichos recursos (Harper 1994, Stöcklin 1997).

Tamaño de la planta y producción de semillas

Los resultados respecto a la relación entre el tamaño de la planta y la viabilidad de las semillas de *J. communis* en Sierra Nevada no confirman la hipótesis de Ward (1982), ya que la senescencia de las plantas no indujo una mayor incidencia del aborto de semillas. El hecho de que este muestreo se haya realizado considerando las plantas del hábitat más pobre corrobora la independencia entre edad y aborto, ya que, caso de existir una relación, sería más patente en hábitats más estresantes. Por lo tanto, la baja viabilidad de las semillas en las poblaciones de Sierra Nevada no parece debida al estado senescente de las mismas. La independencia entre edad y respuesta reproductiva puede estar influenciada por la forma de crecimiento de *J. communis* que, formando raíces adventicias en las ramas periféricas, puede obtener cierta independencia funcional en distintas partes de la planta (Houle y Babeaux 1994). El hecho de que el individuo pueda funcionar como un conjunto de unidades fisiológicas distintas (Watson 1986, Lee 1988), combinando partes de distintas edades, puede disipar el posible efecto de la edad sobre la viabilidad de las semillas. Se observa también independencia entre densidad de frutos y número de semillas por fruto respecto al tamaño, por lo que, las diferencias entre plantas en la cosecha de frutos y semillas han de estar determinadas por el tamaño de la planta.

Balances reproductivos en formación de frutos y semillas

J. communis mostró algunos balances compensatorios entre distintos componentes reproductivos. En concreto, la relación negativa entre densidad de fruto maduro y

aborto de frutos puede interpretarse como un balance interanual de recursos, de forma que plantas con un mayor gasto en un evento reproductivo sufren una disminución de los recursos para el próximo evento (Silvertown 1980, Lee 1988). Este balance, sin embargo, no se produjo todos los años. Por otra parte, el tamaño de cosecha de cada evento reproductivo estuvo influenciado por la abscisión de frutos, a juzgar por la relación negativa entre tasa de aborto y producción final de frutos verdes. Aunque esta última relación ha de interpretarse con cautela, ya que la tasa de aborto fue calculada parcialmente a partir de la producción de frutos verdes, el caso estudiado sugiere que el aborto de frutos actúa como mecanismo regulador del tamaño de cosecha (Lee 1988).

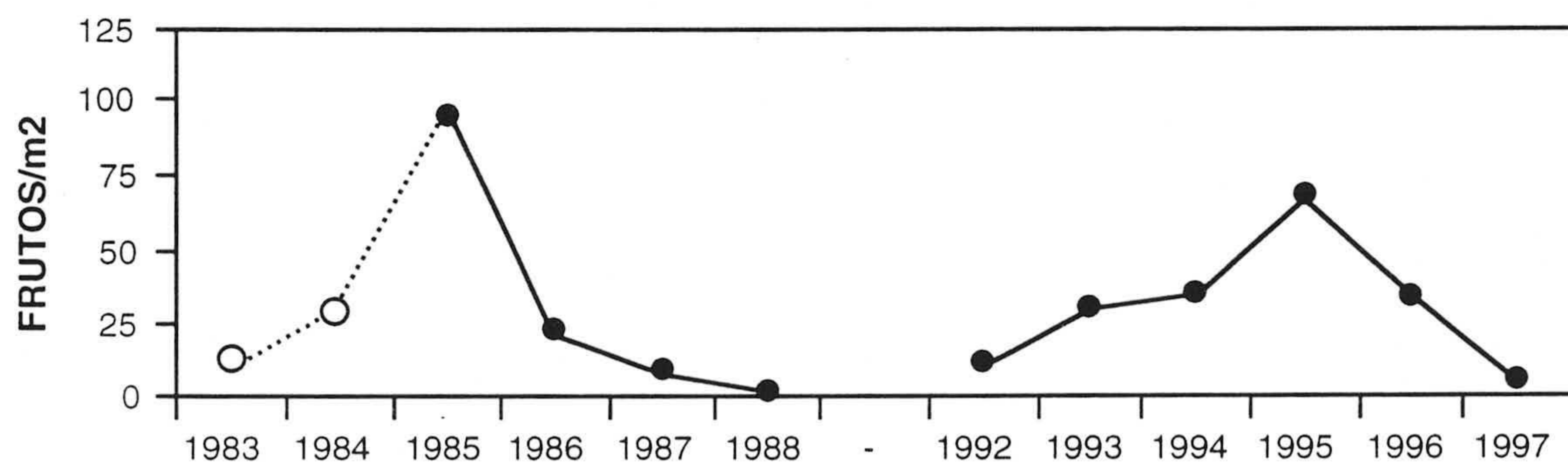
El aborto de las semillas no se vió afectado por la producción de frutos ni tampoco por el aborto de los mismos. Estos resultados sugieren una fuerte independencia entre la fase de producción de frutos y la viabilidad de las semillas en *J. communis*, lo que contrasta con lo encontrado en otros estudios, donde una reducción del número inicial de frutos supuso un aumento de viabilidad de las semillas de los frutos restantes (Lee y Bazzaz 1986, Lee 1988). El patrón mostrado por el enebro sugiere que el ajuste entre recursos limitados e inversión reproductiva puede tener lugar de forma diferente e independiente entre las distintas fases del desarrollo reproductivo (Harper y Wallace 1987, Matthies 1990, Stöcklin 1997, pero ver también Primack 1987). Por otra parte, la independencia entre producción de frutos y viabilidad de semillas puede venir determinada por las propias condiciones de la alta montaña mediterránea, ya que, en áreas de gran estrés ambiental, los patrones de producción y viabilidad de semillas se ven supeditados más a factores ambientales que a balances reproductivos intrínsecos (Despland y Houle 1997).

Cambios interanuales en el esfuerzo reproductivo

La población estudiada mostró una fuerte variación temporal en la producción de frutos, con años en los que apenas se produjeron frutos y otros en los que la

producción fue masiva. Se han considerado los valores de producción de frutos de Jordano (1993) y Zamora (1987) para el período 1984-1989, en la misma población. Los valores de densidad de frutos en este estudio entran en el rango de valores encontrados por los autores anteriores (Fig. 2.5). Considerando la producción de frutos desde 1983 a 1997, se observa la repetición de un pico de alta producción en el intervalo de 10 años (1985 y 1995). Si bien no se puede concluir que los cambios interanuales de la cosecha de *J. communis* tengan un carácter cíclico, debido a la ausencia de datos entre 1989 y 1992, si se observa cierta periodicidad en la producción de grandes cosechas. Por otra parte, el aborto de los frutos varió entre años de forma contraria a la producción de frutos verdes. Esta tendencia sugiere una relación negativa entre tasa de aborto y producción de frutos, similar al patrón intrapoblacional mostrado anteriormente, y apoya la idea de que el número final de frutos producidos depende fuertemente de la tasa de aborto, como sucede en otras plantas leñosas (Stephenson 1981, Crawley 1992).

Figura 2.5. Densidad de frutos maduros (nº de frutos por m² del área de estudio) de *J. communis* en Campos de Otero, entre 1983 y 1997. Los valores de 1983-1984 (Zamora 1987) han de ser considerados como estimaciones de la tendencia de cambio y se señalan en blanco y con línea discontinua. Los valores de 1985-1989 se obtuvieron de Jordano (1993). La densidad de frutos de este estudio se calculó a partir de la densidad de frutos por planta y el porcentaje de cobertura de enebro en el área de estudio (14.5%, García *et al.* 1996).



El número de semillas por fruto y la viabilidad de las semillas variaron entre años de forma independiente al patrón unimodal de producción de frutos. En *J. communis*, producir más frutos en ciertos años no se asocia a la disminución de la

viabilidad de las semillas que sugerirían los presupuestos de la economía de recursos, ante una mayor competencia entre embriones en dichos años (Lee 1988). Estos resultados tampoco se ajustan a la hipótesis de eficacia de polinización (Smith *et al.* 1990), ya que la producción masiva de frutos no se corresponde con un mayor cuajado de las semillas. Esta independencia puede deberse a que los machos sigan un patrón de producción de polen independiente al de producción de flores de las hembras (condición indispensable para esta hipótesis, Smith *et al.* 1990), o bien a que las oscilaciones en la producción de semillas dependan más de la mortalidad post-polinización que de la disponibilidad de polen (Sork 1993, para diversas especies de *Quercus*). Por otra parte, las fuertes diferencias individuales mostradas por *J. communis* en el análisis de viabilidad y su efecto en la variación temporal sugieren que factores de tipo genético, relacionados con el vigor y viabilidad de los embriones, pueden influir en el aborto de semillas (Wiens 1984, Wiens *et al.* 1987, Charlesworth 1989a y b, Owens *et al.* 1991, Vaughton y Carthew 1993).

Considerando que la tasa de aborto de semillas en *J. communis* fue siempre muy alta, la única estrategia que parece tener el enebro para conseguir aumentar el número de semillas viables, a nivel poblacional, es producir grandes cosechas de frutos. Los cambios interanuales en la producción de fruto se trasladan a la producción de semillas viables, de forma que la baja viabilidad puede ser parcialmente compensada mediante la producción intermitente de grandes cosechas de frutos. Este tipo de patrones interanuales de producción pueden deberse a ciclos endógenos propios de la especie, que determinen el balance entre acumulación de recursos y uso de reservas entre eventos reproductivos sucesivos (Silvertown 1980, Allen y Platt 1990, Houle y Fillion 1993, Jordano 1993, Turgeon *et al.* 1994, Despland y Houle 1997, Sperens 1997). Además, aunque no se poseen datos al respecto, es posible que la variación interanual en las cosechas de *J. communis* siga el patrón marcado por los cambios climáticos, como ocurre en otras gimnospermas (Hoofgard 1993, Houle y Fillion 1993, Turgeon *et al.* 1994, Despland y Houle 1997). En este sentido, distintos factores climáticos pueden actuar diferencialmente

en cada una de las fases y como consecuencia, los patrones temporales en la viabilidad de las semillas no siempre coinciden con los de producción (Houle y Filion 1993).

Producción de frutos y predación por *Megastigmus*

El ataque del predador dispersive mostró densidad-dependencia respecto a la producción de frutos, tanto a nivel intrapoblacional como a nivel interanual. En primer lugar, plantas con más frutos dentro de la población sufrieron proporcionalmente un mayor ataque por *Megastigmus*. Este fenómeno puede derivarse de que los predadores se ven más atraídos por plantas con un mayor producción de frutos (Courtney & Manzur 1985, Jordano 1987a, Traveset 1993a, 1994a, Turgeon *et al.* 1994). Sin embargo, la relación densidad-dependiente intrapoblacional no se mantiene entre años (ver también De Steven 1981, 1982, Gómez y Zamora 1994). Estas diferencias pueden ser debidas a que la tasa de ataque puede estar también determinada por otros factores como los enemigos naturales o la adversidad climática, que afectan al tamaño poblacional del predador de semillas y que, a su vez, varían entre años (Jordano 1987a, Traveset 1991).

El ataque de *Megastigmus* muestra un esquema de variación interanual unimodal, parejo al de la producción de frutos. Esto sugiere que el grado de ataque y el tamaño poblacional del predador en un año concreto son dependientes del tamaño de cosecha para dicho año, existiendo un "rastreo" interanual del predador con respecto a la cantidad de recursos (Sperens 1997). El paralelismo interanual entre recursos y predadores ha sido descrito en otras especies de *Megastigmus* (Turgeon *et al.* 1994), y se debe a que las poblaciones de calcídidos están fuertemente reguladas por la disponibilidad de alimento para las larvas. Por otra parte, tamaños poblacionales grandes del predador coinciden también con altas tasas de aborto entre los frutos verdes, que son los frutos donde, potencialmente, el predador puede estar ovopositando. Esta coincidencia sugiere que el aborto de los frutos verdes puede ser, al menos en parte, una respuesta al ataque de los predadores de semillas (Stephenson 1981, Fernandes y Whitham 1989).

El hecho de que *J. communis* sufriera un cambio fuerte en la producción de frutos de un año para otro no supuso una disminución en la probabilidad de predación por *Megastigmus* en la cosecha del segundo año, ni a nivel de planta individual ni a nivel de población, por lo que no se detectaron indicios de "saciedad" del predador en este sistema. Según se ha descrito en otras especies (Janzen 1971a y b, Silvertown 1980, De Steven 1981, 1982, Nilsson y Wästlujng 1987, Schupp 1990, Kelly *et al.* 1992, Kelly 1994, Kelly y Sullivan 1997), la saciedad del predador se produce tras una sucesión de años con un tamaño de cosecha bajo seguidos de un año repentino en el que el tamaño de cosecha es enorme (año "masting"). La consecuencia de dicha producción masiva es que la población de predadores es demasiado pequeña para abarcar gran parte de la producción de semillas, de forma que aumenta la probabilidad de supervivencia por semilla. Esto no ocurrió en el sistema *J. communis-Megastigmus*, puesto que la transición entre años de baja cosecha y años de alta cosecha se produjo siempre de forma gradual. Desde 1983 a 1997, nunca se observó una sucesión brusca de un año de muy baja cosecha a un año de cosecha extrema, que es la situación habitual que determina un efecto de saciedad en los predadores (Kelly 1994, Kelly y Sullivan 1997). Por tanto, la magnitud de los cambios interanuales consecutivos en la producción de frutos de *J. communis* no parece ser lo suficientemente grande como para promover fenómenos de saciedad en *Megastigmus*.

CAPITULO 3:
INTERACCION ENTRE EL ABORTO DE FRUTOS Y SEMILLAS EN
***Juniperus communis* Y LA PREDACION PREDISPERSIVA DE**
Megastigmus bipunctatus

INTRODUCCION

Los insectos que completan el desarrollo larvario en el interior de los frutos, y consumen las semillas antes de su dispersión, disminuyen la capacidad reproductiva de las plantas hospedadores (ver revisiones en Crawley 1992, Sallabanks y Courtney 1992 y Turgeon *et al.* 1994), pudiendo afectar incluso a su capacidad de reclutamiento (Louda 1982, 1989, Louda y Potvin 1995) e influyendo por último en la composición de las comunidades vegetales (Edwards 1989, Harper 1994). Los predadores predispersivos pueden actuar además como presión selectiva, modificando evolutivamente rasgos de las plantas como la fenología de floración (Eriksson 1995), el tamaño de la semilla (Janzen 1971a y b), el número de semillas por fruto (Herrera 1984b, Knight 1987), el comportamiento de vecería (Crawley 1992, Kelly 1994) o la composición química de los frutos (Zangler *et al.* 1991).

El aborto de frutos y semillas, otro factor que limita el éxito reproductivo de las plantas, ocurre normalmente de forma simultánea a la predación predispersiva y, aunque ambos factores pueden actuar de forma independiente sobre la producción de semillas, diversos estudios sugieren una relación directa entre ellos (De Steven 1981, 1982, Heithaus *et al.* 1982, Herrera 1984b, Traveset 1994a, 1995, Gómez y García 1997). Así, el aborto de frutos y semillas puede ser una respuesta funcional de las plantas a la presencia del predador, de forma que, abortando selectivamente los frutos y/o las semillas predados, las plantas evitan invertir recursos en propágulos ya condenados a ser inviables (Stephenson 1981, Fernandes y Whitham 1989, Turgeon *et al.* 1994). Por otra parte, las semillas abortadas, al ser también atacadas por los predadores, pueden suponer un efecto de 'dilución' de la presión predatora sobre las semillas sanas (Janzen 1971a, Zangler *et al.* 1991) e incluso provocar la muerte del predador, al no encontrar un ambiente adecuado o suficiente alimento para finalizar su desarrollo (Janzen 1971a y b, Fernandes y Whitham 1989, Traveset 1993b). Si el aborto, al reducir la presión de predación, supone un beneficio reproductivo para la planta hospedadora, existe la posibilidad de que sea seleccionado y/o mantenido evolutivamente por la presión selectiva de los predadores (Zangler *et*

al. 1991, Traveset 1993b). A pesar de que los anteriores estudios han sugerido el beneficio reproductivo que supone disminuir la presión de predación mediante el aborto de los frutos o las semillas, ninguno de ellos ha evaluado cuantitativamente el papel del aborto frente a los predadores, en términos de éxito reproductivo de las plantas hospedadoras.

El papel del aborto como defensa frente a la predación puede estar determinado por varios factores. En primer lugar, la coincidencia fenológica de aborto y predación durante el desarrollo del fruto determina las posibilidades de interacción directa entre ambos procesos (De Steven 1982). En segundo lugar, la probabilidad de supervivencia de la larva respecto a la calidad del recurso semillas, depende en muchos casos del comportamiento ovopositor de las hembras adultas (Lalonde y Roitberg 1992a). En este sentido, diversos estudios muestran la capacidad del predador para ovopositar selectivamente en función del tamaño de la flor (Brody y Waser 1995), del fruto (Rappaport y Roques 1991, Rappaport *et al.* 1993, Gómez y Zamora 1994, Gómez y García 1997) o de las semillas (Nalepa y Grissell 1993, Gómez y Zamora 1994, Moegenburg 1996), del número de semillas por fruto (Herrera 1984b, Knight 1987, Gómez y Zamora 1994, pero ver Boe *et al.* 1988, Romstöck-Völkl y Wissel 1989). En tercer lugar, el efecto del aborto sobre la mortalidad del predador se verá influido por el hecho de que la larva pueda conseguir alimento suficiente para su desarrollo incluso en una semilla abortada (Traveset 1993a y b). Finalmente, el hecho de que el aborto afecte no sólo a las semillas predadas, sino también indirectamente a semillas no predadas vecinas a las primeras (Andersen 1988) puede diluir el supuesto beneficio reproductivo de abortar las semillas predadas.

En este estudio se analiza la relación entre aborto de frutos y semillas y predación predispersiva en el caso de *Juniperus communis* y *Megastigmus bipunctatus* en sus poblaciones del sur de España. Este sistema planta-predador muestra una amplia difusión geográfica (Vikberg 1966, Roques *et al.* 1984) y una antigüedad cretácica que favorece sus posibilidades de ajuste evolutivo (Roques *et al.*

1984, Roux y Roques 1994). El primer paso en este estudio es analizar la coincidencia fenológica entre aborto y predación, siguiendo ambos procesos desde el inicio de formación del fruto hasta su maduración. En segundo lugar se estudian las características de frutos y semillas en relación a la presencia del predador, ya que dichas características sugieren los criterios de ovoposición del predador (Herrera 1984b, Nalepa y Grissell 1993, Gómez y Zamora 1994). Posteriormente se analiza el patrón de predación ante distintos niveles de recursos, partiendo de la hipótesis de que el grado de polinización de las semillas, modificado experimentalmente, supone una variación en la cantidad y/o calidad de las semillas disponibles a los predadores (Lalonde y Roitberg 1994). Excluyendo experimentalmente los frutos del predador puede determinarse si: 1) el aborto de los frutos es una respuesta de la planta al predador, 2) disminuye significativamente la producción de semillas sanas por efecto de la predación, 3) el ataque de *Megastigmus* en ciertas semillas afecta al desarrollo de las demás semillas, y 4) el predador es capaz de desarrollarse a partir de semillas abortadas. Finalmente, se cuantifica el posible efecto evolutivo de la predación sobre el aborto de frutos y semillas. Se parte del presupuesto de que si el aborto de frutos y semillas es un rasgo seleccionado por la presión selectiva del predador ha de existir una relación significativa entre la intensidad de la interacción y la intensidad del rasgo y además ha de existir una relación significativa entre dicho rasgo y el fitness de la planta (Endler 1986). Parte de los análisis mencionados se realizan comparativamente con *Juniperus sabina*, especie que coexiste con *J. communis* en la alta montaña mediterránea y que comparte con ella la predación de semillas por *Megastigmus*.

HISTORIA NATURAL Y AREA DE ESTUDIO

La mayor parte de los muestreos de este trabajo se realizaron en la localidad de Campos de Otero en Sierra Nevada, descrita en el Capítulo 1. También se visitaron poblaciones de *J. communis* en las localidades de Dornajo (Sierra Nevada) y Boleta (Sierra de Baza, Granada), situadas en áreas supraforestales de sustrato calizo (ver

también Figuras 4.1 y 8.1, y Tablas 4.1 y 8.1). La formación de frutos de *J. communis* y el ciclo biológico de *Megastigmus* aparecen descritos en el Capítulo 1. *J. sabina* es un arbusto dióico de porte rastrero con distribución similar a *J. communis*, aunque en Sierra Nevada es más abundante que *J. communis* en zonas de suelo calizo (Molero *et al.* 1992). El ciclo de formación de frutos en esta especie muestra duración y fenología similares a *J. communis*. Los frutos contienen de 1 a 4 semillas (media=1.25±0.02ES, N=325 frutos) y miden entre 4 y 9 mm de diámetro (media=5.41±0.03ES, N=325 frutos). *Megastigmus* es el principal predador predispersivo de semillas de *J. sabina* en Sierra Nevada. Las poblaciones de *J. sabina* se muestrearon en las localidades de Valle de San Juan y Trevenque de Sierra Nevada (Figuras 4.1 y 8.1, y Tablas 4.1 y 8.1).

METODOS

Fenologías de aborto de frutos y semillas y de predación por *Megastigmus*

Las fenologías estacionales de aborto de frutos y de emergencia de *Megastigmus* se estudiaron en 15 plantas hembra en la localidad de Campos de Otero, entre Junio y Agosto de 1996. El 24/6/1996 se marcaron tres ramas en cada planta, contándose todos sus frutos verdes y abortados presentes en cada rama, en dicha fecha y en recuentos posteriores cada 2-3 semanas. El proceso de emergencia y ovoposición de *Megastigmus* se estudió mediante censos diarios de individuos adultos, desde el 25/6/1996 hasta el 28/7/1996, fecha en que las avispas dejaron de observarse en todas las plantas. No se observaron *Megastigmus* adultos fuera de este período, en observaciones anteriores y posteriores fuera de los censos. Cada censo consistió en 5 minutos de observación continuada en cada planta, entre 10.00 a.m. y 12.00 a.m., contándose el número de *Megastigmus* en la planta, en proceso de emergencia, apareamiento y/u ovoposición. En total se llevaron a cabo 135 censos. Adicionalmente, para cada una de las 15 plantas, se calculó el porcentaje de frutos

maduros que mostraban orificio de emergencia de *Megastimus*, a partir de un recuento de 100 frutos maduros en Septiembre de 1996.

Las fenologías de aborto y predación de las semillas dentro de fruto se estudiaron mediante muestreos secuenciales de semillas a lo largo de todo el desarrollo del fruto. Para ello se analizaron:

1) Frutos de distintas cohortes (verdes y maduros) en el período Junio-Septiembre: En 1994 se recolectaron 30-40 frutos de cada cohorte (verde y maduro), cada mes, en 9 individuos de *J. communis* de Campos de Otero y en 10 individuos de *J. sabina* de Valle de San Juan. En total se analizaron 1174 frutos verdes y 1319 maduros de *J. communis* y 830 verdes y 962 maduros de *J. sabina*.

2) Frutos de la misma cohorte, tanto en fase verde y posteriormente como maduros, al año siguiente: En Septiembre de 1993 se analizaron 1194 frutos verdes de 16 plantas de Campos de Otero (75 frutos/planta). Esas mismas plantas fueron muestreadas en Septiembre de 1994, analizándose una muestra de 70-100 frutos maduros de cada planta (N=1231 frutos).

Cada muestra temporal de frutos se analizó en el laboratorio, considerándose como semillas predadas aquellas con larvas de *Megastimus* en distintos estadios de desarrollo o con agujero de emergencia de los adultos, como semillas sanas aquellas cuya cavidad aparecía totalmente llena de endospermo y embrión, bien de aspecto hialino durante la fase de crecimiento del fruto, o bien de aspecto oleoso durante la fase de maduración. Como semillas abortadas se consideraron aquellas con desarrollo anormal (contenido interno seco, oscurecido y llenando parcialmente la cavidad de la semilla). Para cada muestra se han calculado las proporciones de semillas sanas, predadas por *Megastimus* y abortadas. Una disminución de la presencia de *Megastimus* dentro de las semillas a lo largo de distintos cortes secuenciales del desarrollo del fruto se considera como mortalidad larvaria del predador dentro del fruto (ver Lalonde y Roitberg 1992b, para un procedimiento similar). Si el aborto de semillas a lo largo del desarrollo del fruto es una respuesta a la presencia de la larva de *Megastimus*, sería de esperar que 1) plantas inicialmente más atacadas

sufrieran un aumento del aborto de semillas a lo largo del desarrollo del fruto y 2) plantas que sufrieran un mayor incremento del aborto de un año para otro consiguieran reducir la presencia del predador. Estas hipótesis se comprueba a partir de la muestra de frutos de la misma cohorte en años consecutivos, relacionando la tasa de predación en 1993 con la diferencia en la tasa de aborto de semillas entre 1994 y 1993, así como la diferencia en tasa de aborto de semillas entre 1994 y 1993 con la diferencia en la tasa de predación entre dichos años.

Relaciones entre predación y aborto de semillas dentro de fruto

En este apartado se estudia la predación predispersiva y el aborto de semillas en relación a las características del fruto (número y proporción de distintos tipos de semillas y diámetro del fruto). Este análisis se realiza tanto en frutos verdes, al final de la fase de crecimiento, como en frutos al final de la fase de maduración. La muestra de frutos verdes fue la descrita anteriormente en el análisis de la comparación de predación y aborto de semillas en distintos estadios de la misma cohorte de frutos (1194 frutos pertenecientes a 16 plantas de Campos de Otero). El muestreo de frutos maduros se realizó en 75 plantas de Campos de Otero, en 1994 (N=3479 frutos) y en 1995 (N=2551 frutos). Para cada planta se estimaron las siguientes variables, utilizando el valor promedio de los frutos de cada planta:

- 1- diámetro del fruto
- 2- n° total de semillas por fruto, así como n° de predadas y n° de abortadas.
- 3- proporción de semillas abortadas por fruto (se indica como *abortadas/fruto*), calculada como n° de semillas abortadas por fruto/n° total de semillas por fruto.
- 4- probabilidad de predación (se indica como *prob. predación*), calculada como n° predadas por fruto/n° total de semillas por fruto.

Los frutos se clasificaron en función de dos variables: la presencia de predación por *Megastigmus* y el número de semillas por fruto. En esta última variable se han considerado 1, 2 y 3 semillas, excluyendo del análisis los frutos de 4 y 5 semillas (<0.50% de los frutos en todas las muestras analizadas).

Aborto, predación y tamaño de semilla

En este apartado se estudia la variación en el tamaño de la semilla en *J. communis* respecto al estado de las mismas (aborto y predación por *Megastigmus*). Para ello se analizaron 2262 semillas procedentes de los excrementos de aves frugívoras (*T. torquatus* y *T. viscivorus*, ver Cap. 1) y recolectadas en la población de Campos de Otero en otoño de 1995. En todas las semillas se midieron la longitud y la anchura con el ocular micrométrico de una lupa binocular y con una aproximación de 0.1 mm. Las semillas se diseccionaron, clasificándose como sanas (10.65%), abortadas (70.60%) y predadas (18.75%). Como estima del tamaño de la semilla se utiliza el volumen, calculado en función de la fórmula del elipsoide; como $\frac{4}{3} \times \pi \times \frac{1}{2} \text{Longitud} \times (\frac{1}{2} \text{Anchura})^2$.

Efecto de la disponibilidad de polen en el aborto de frutos y semillas y en la predación por *Megastigmus*

El experimento se realizó para estudiar los patrones de aborto de flores, frutos y semillas, así como la predación por *Megastigmus*, en relación a la polinización en *J. communis*. En la localidad de Campos de Otero se eligieron 19 plantas hembra, marcándose tres ramas por hembra el 31/5/1994 y contándose todas las flores presentes en la parte apical de la rama (considerando 15 cm desde la punta de la rama). En cada planta, una de las ramas fue cubierta por una bolsa de plástico, para su exclusión de la polinización (tratamiento de exclusión), otra rama se dejó sin embolsar y fue sometida a polinización adicional (tratamiento de adición) y la otra se dejó sin embolsar y libre a la polinización natural (tratamiento de control). En esa fecha, ninguno de los individuos macho de la población había comenzado la emisión de polen. Las bolsas se quitaron de las ramas a finales de Julio, cuando se comprobó que los machos de la zona habían dejado de emitir polen. La adición de polen se realizó frotando activamente las ramas marcadas con ramas con flores masculinas en fase de emisión. Se realizaron 5 sesiones de adición de polen, entre el 5/6/94 y el 18/6/94, utilizándose ramas del mismo macho para todas las plantas

experimentales en cada sesión, pero cambiando la identidad del macho en cada sesión. De esta forma se asume que todas las plantas hembra recibieron un aporte polínico similar. Las ramas marcadas se revisitaron en Junio de 1995 y en Septiembre de 1996, contándose el número de frutos verdes que cuajaron a partir de las flores iniciales y el número de frutos maduros, respectivamente. El número inicial total de flores fue de 584 excluidas, 891 adición y 1044 control, y el de frutos verdes 330 excluidos, 552 adición y 660 control. Todos los frutos maduros desarrollados en las ramas marcadas fueron recolectados y sus semillas analizadas en el laboratorio para determinar su viabilidad (abortadas o sanas) y la predación. Muchas de las ramas marcadas abortaron la mayoría de sus frutos antes de la maduración, por lo que la muestra para el análisis de los frutos maduros se redujo a 12 plantas para el tratamiento exclusión, 17 para el de adición y 18 para el de control. La muestra de frutos control de cada planta se incrementó con un número adicional de frutos maduros recolectados de otras ramas distintas a las marcadas inicialmente. En total se analizaron las semillas de 75 frutos excluidos, 122 adición y 471 frutos control. Para cada planta y tratamiento se calcularon los siguientes parámetros: tasa de aborto de flores (proporción de frutos verdes respecto al nº de flores iniciales), tasa de aborto de frutos (proporción de frutos maduros respecto al nº de frutos verdes), porcentaje de semillas sanas, abortadas y predadas por *Megastigmus*.

Experimentos de exclusión de *Megastigmus*

El objetivo de estos experimentos fue estudiar el desarrollo de los frutos y las semillas en *J. communis* y *J. sabina* cuando éstos estaban excluidos del ataque de *Megastigmus*, en comparación con frutos y semillas desarrollados en condiciones de ataque potencial. El experimento se llevó a cabo en 1994 (14 plantas) y 1995 (8 plantas) para *J. communis*, en la localidad de Campos de Otero, y en 1995 (10 plantas) para *J. sabina*, en la localidad de Trevenque. En cada planta se marcaron 2-6 ramas con frutos verdes, asignando 1-3 ramas al tratamiento de exclusión de *Megastigmus* y el resto dejándose libres al ataque del predador, considerándose como

control. La exclusión del predador se realizó embolsando las ramas mediante fundas de nylon translúcido, de forma que los frutos verdes quedaban aislados de *Megastigmus*. Las bolsas se colocaban a principios de Junio, antes de la emergencia de *Megastigmus* y se quitaban a final de Julio, cuando las avispas habían desaparecido por completo de la zona de estudio. Las bolsas se colocaron asegurando que no se incluían frutos maduros de los que pudieran emerger adultos de *Megastigmus* que ovopositaran en el interior de la bolsa. No se observaron cambios aparentes en la fisionomía de los frutos excluidos o de las acículas circundantes, en comparación con las ramas control no excluidas, por lo que se puede considerar inocuo el posible efecto de la bolsa de nylon sobre la fisiología de los frutos en su interior (véase Andersen 1988, para un procedimiento similar). En los experimentos de 1995, se contaron los frutos verdes de todas las ramas (exclusión y control) antes de colocar las bolsas y a finales de Agosto, anotándose en esta última fecha la presencia de frutos abortados. Se calculó la tasa de aborto para cada rama como la proporción de frutos abortados respecto al número inicial de frutos verdes, utilizándose la tasa de aborto por planta como la media de las ramas de dicha planta, para cada tratamiento. En todos los experimentos se recolectaron todos los frutos que maduraron en las ramas marcadas, en Septiembre del año siguiente. Estos frutos se trasladaron al laboratorio, determinándose la proporción de semillas sanas, predadas y abortadas de cada planta y tratamiento. En la Tabla 3.1 se resumen los tamaños de muestreo de frutos contabilizados y analizados en los distintos experimentos. Para cada planta y tratamiento se calcularon las proporciones de semillas predadas, sanas y abortadas.

Tabla 3.1. Número de plantas y frutos estudiados en los experimentos de exclusión de *Megastigmus* en *J. communis* y *J. sabina*. Se indica los números totales de plantas, frutos verdes contabilizados en las ramas marcadas al inicio del experimento y frutos maduros analizados en el laboratorio.

Experimento	N plantas	N frutos verdes		N frutos maduros	
		Exclusión	Control	Exclusión	Control
<i>J. communis</i> 1994	14	-	-	267	508
<i>J. communis</i> 1995	8	2079	2099	761	505
<i>J. sabina</i> 1995	10	918	322	373	325

Relaciones entre aborto de frutos y semillas, predación y eficacia biológica de la planta

En este apartado se estudia el posible efecto de la predación por *Megastigmus* sobre la eficacia biológica (fitness) de *J. communis*. Se estudiaron las relaciones entre tasas de aborto de frutos, aborto de semillas y ataque de *Megastigmus* durante el período 1994-1996, considerando las poblaciones localizadas en Campos de Otero, Dornajo y Boleta. En Dornajo y Boleta se estudiaron 20 plantas en 1994 y 1995; en Campos de Otero se consideraron 75 plantas en 1994 y 1995 y 19 plantas en 1996. Para cada planta se estimó el tamaño de cosecha de frutos y semillas, la tasa de aborto de frutos verdes y el porcentaje de frutos maduros con agujeros de emergencia de *Megastigmus* (ver métodos en Capítulo 2). Además, de cada planta se analizó una muestra de 30 - 40 frutos maduros recolectados en Septiembre de cada año, determinándose las proporciones de semillas sanas, predadas y abortos.

Las relaciones entre aborto de frutos, predación y la eficacia biológica se han estudiado considerando la tasa de aborto de frutos de un año concreto y el porcentaje de frutos atacados y la eficacia biológica de la planta al año siguiente, de forma que todas las variables corresponden a la misma cohorte de frutos. La eficacia biológica de cada planta se ha calculado de forma relativa, en función de la fórmula: *eficacia biológica individual = cosecha individual de semillas sanas - cosecha media de semillas sanas de la población.*

Análisis estadísticos

El cambio en las proporciones de semillas predadas y abortadas entre Junio y Septiembre se ha analizado, en *J. communis*, comparando las muestras de estos dos meses mediante modelos nominales logísticos, cuyas variables independientes fueron fecha del muestreo (Junio y Septiembre) e identidad de la planta y las variables dependientes fueron la predación por *Megastigmus* y el aborto, ambas expresadas como variables categóricas. En este análisis se consideraron 4 individuos, en los que se contaba con muestreos de Junio y Septiembre. En *J. sabina*, se compararon las

proporciones de semillas predadas y abortadas en Julio frente a Septiembre mediante el test de Wilcoxon. En la muestra de frutos de la misma cohorte se utiliza también el test de Wilcoxon para comparar las proporciones de semillas predadas y abortos entre años. Se utilizan correlaciones de Spearman para comprobar la relación entre diferencias de tasas de predación y de aborto entre años consecutivos en la misma cohorte de frutos.

La comparación entre los frutos atacados por *Megastigmus* y frutos no atacados, respecto a las características del fruto relacionadas con su tamaño y sus semillas, se realizó mediante el test de Wilcoxon, considerando la planta como unidad de muestreo. Además se comparó entre frutos de distinto número de semillas (1, 2 ó 3), mediante el test de Friedman. Dichas comparaciones se realizaron separadamente para frutos verdes y frutos maduros. Para analizar la posible relación entre el diámetro del fruto y el número de semillas en su posible efecto en la predación por *Megastigmus* se utilizó un modelo nominal logístico considerando como variables independientes el número de semillas por fruto (considerada como variable categórica), el diámetro del fruto y la identidad de la planta, y como variable dependiente la presencia de predación por *Megastigmus* en los frutos. Este modelo se aplicó para la muestra de frutos maduros y se repitió para cada año de estudio.

Para comparar el tamaño entre distintos tipos de semillas (sanas, abortos y predadas) se utilizaron los tests de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, en este último realizando comparaciones apareadas a posteriori, mediante la modificación no paramétrica del test de Tukey por Dunn (Zar 1996).

En el experimento de exclusión de polen se utilizó el test de Friedman para comparar entre tratamientos las tasas de abortos de flores y frutos y los porcentajes de semillas sanas, abortadas y predadas. Las comparaciones a posteriori entre tratamientos dos a dos se realizaron utilizando el test de Wilcoxon. Este mismo test se utilizó para comparar las tasas de aborto de frutos y las proporciones de semillas abortadas y sanas entre los dos tratamientos del experimento de exclusión de *Megastigmus*.

Las relaciones entre las variables observacionales de aborto de frutos y semillas, la predación por *Megastigmus* y la eficacia biológica de las plantas se estudiaron mediante correlaciones de Spearman.

RESULTADOS

Fenologías de aborto de frutos y semillas y de predación por *Megastigmus*

La abundancia de adultos de *Megastigmus* siguió un patrón unimodal a lo largo de tres semanas entre Junio y Julio, observándose frecuentes apareamientos y hembras ovopositando sobre frutos verdes (Figura 3.1). La abundancia promedio en la época de aparición de las avispa, fue 3.10 ± 0.52 individuos/censo/planta, con un máximo de 40 individuos en la fecha de mayor abundancia. El número total de *Megastigmus* adultos observados en cada planta se relacionó positiva y significativamente con el porcentaje de frutos maduros con agujero de emergencia ($r_s=0.541$, $p=0.037$, $n=15$, correlación de Spearman).

El aborto de los frutos verdes comenzó a principios de Julio, coincidiendo con la época de máxima abundancia de *Megastigmus*, y continuó durante el verano, alcanzando valores máximos a finales de Agosto (rango 21-100%, $n=15$ plantas), cuando las avispa habían desaparecido de la zona de estudio (Figura 3.1).

En los frutos verdes de *J. communis* y *J. sabina*, las larvas de *Megastigmus* comenzaron a observarse en el interior de las semillas de los frutos verdes en Agosto, aumentando su presencia considerablemente en Septiembre (Fig. 3.2). En los frutos maduros de *J. communis*, la proporción de semillas predadas disminuyó significativamente entre Junio y Septiembre (Fig. 3.2, Tabla 3.2), por lo que parece existir mortalidad larvaria en el interior del fruto a lo largo de este período. Sin embargo, la diferencia estacional en la predación depende de la identidad de la planta (Tabla 3.2). *J. sabina* no sufrió pérdida de predadores en los frutos maduros ($Z=-1.17$, $p=0.241$, $n=10$ plantas, test de Wilcoxon, Fig. 3.2).

Figura 3.1. Valor promedio (\pm ES) de la abundancia de adultos de *Megastigmus* (n° individuos/5 min/planta) en distintas fechas a lo largo de Junio-Julio 1996, en *J. communis*. (gráfico izquierdo) y de la tasa de aborto de frutos (gráfico derecho) a lo largo del verano de 1996 ($n=15$ plantas).

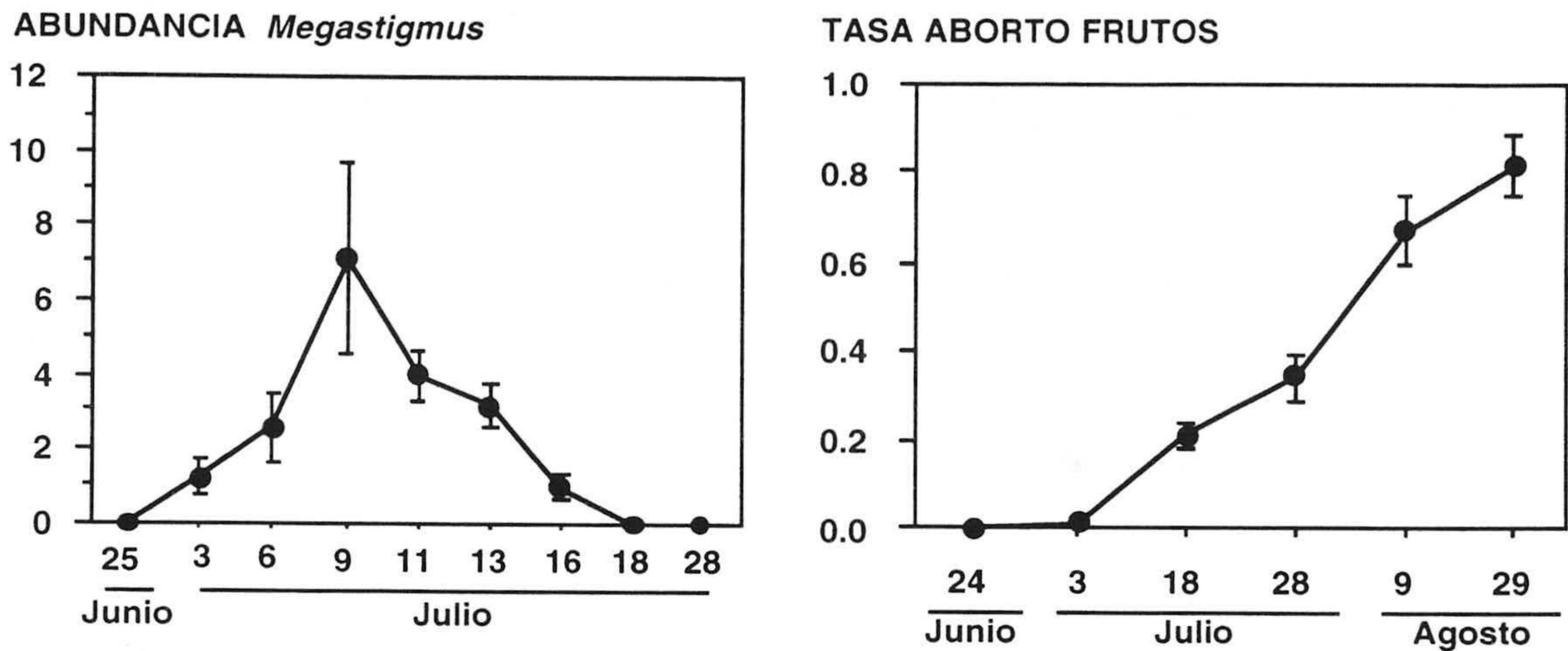


Figura 3.2. Proporción de semillas predadas en distintos meses y distintas cohortes de frutos (verdes y maduros), en *J. communis* y *J. sabina*. Cada línea de la gráfica representa un individuo ($n=9$ plantas para *J. communis* y 10 plantas para *J. sabina*). Sobre las gráficas se indica el valor del promedio de la proporción, al principio y al final del período de estudio.

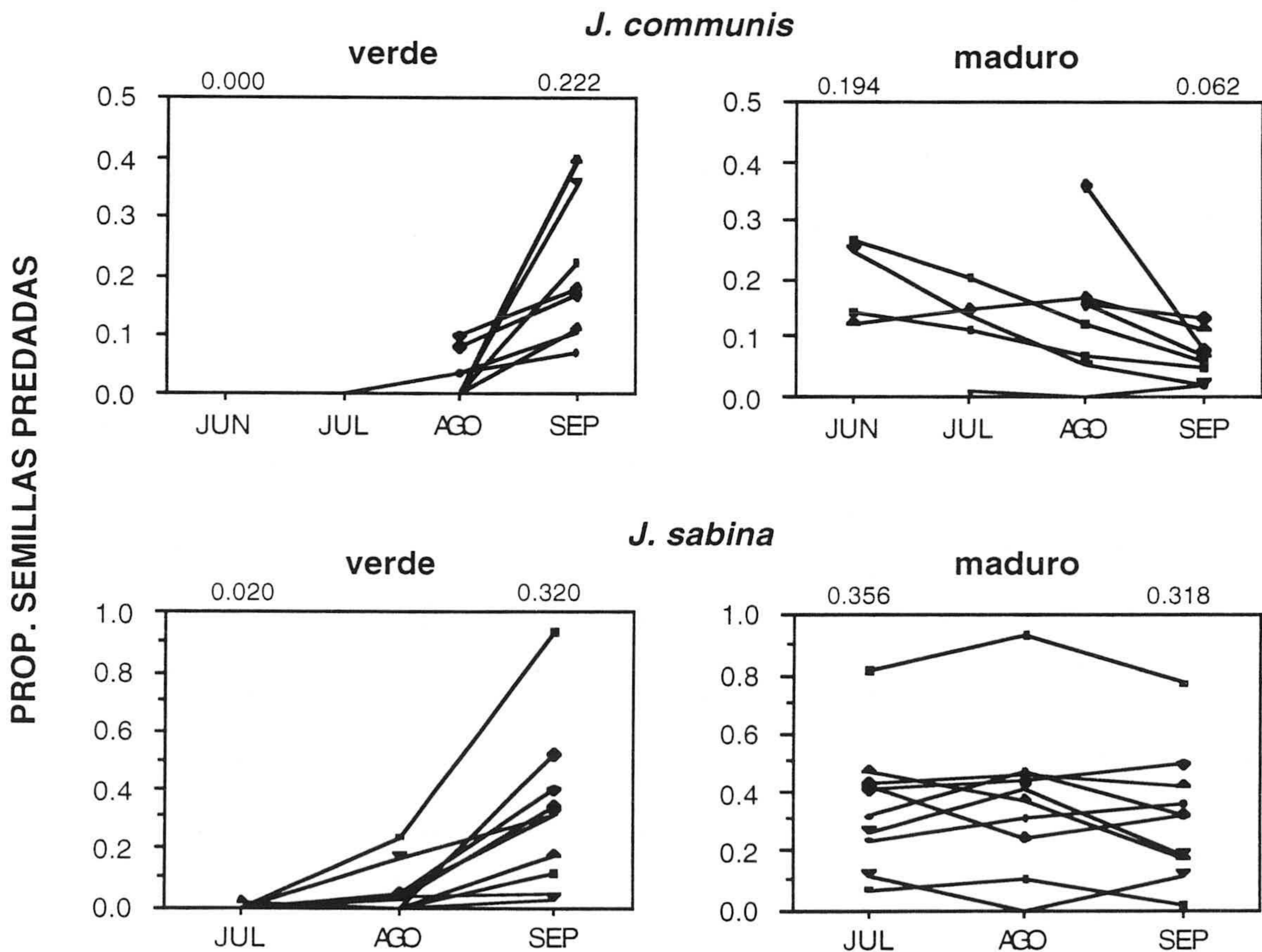


Tabla 3.2. Modelo nominal logístico considerando la fecha (Junio o Septiembre) y la planta como variables independientes y la predación por *Megastigmus* como variable dependiente. La muestra corresponde a frutos maduros de *J. communis*. Se indican los grados de libertad, el valor de la χ^2 de Wald y el nivel de significación estadístico (*= p<0.05 tras Bonferroni).

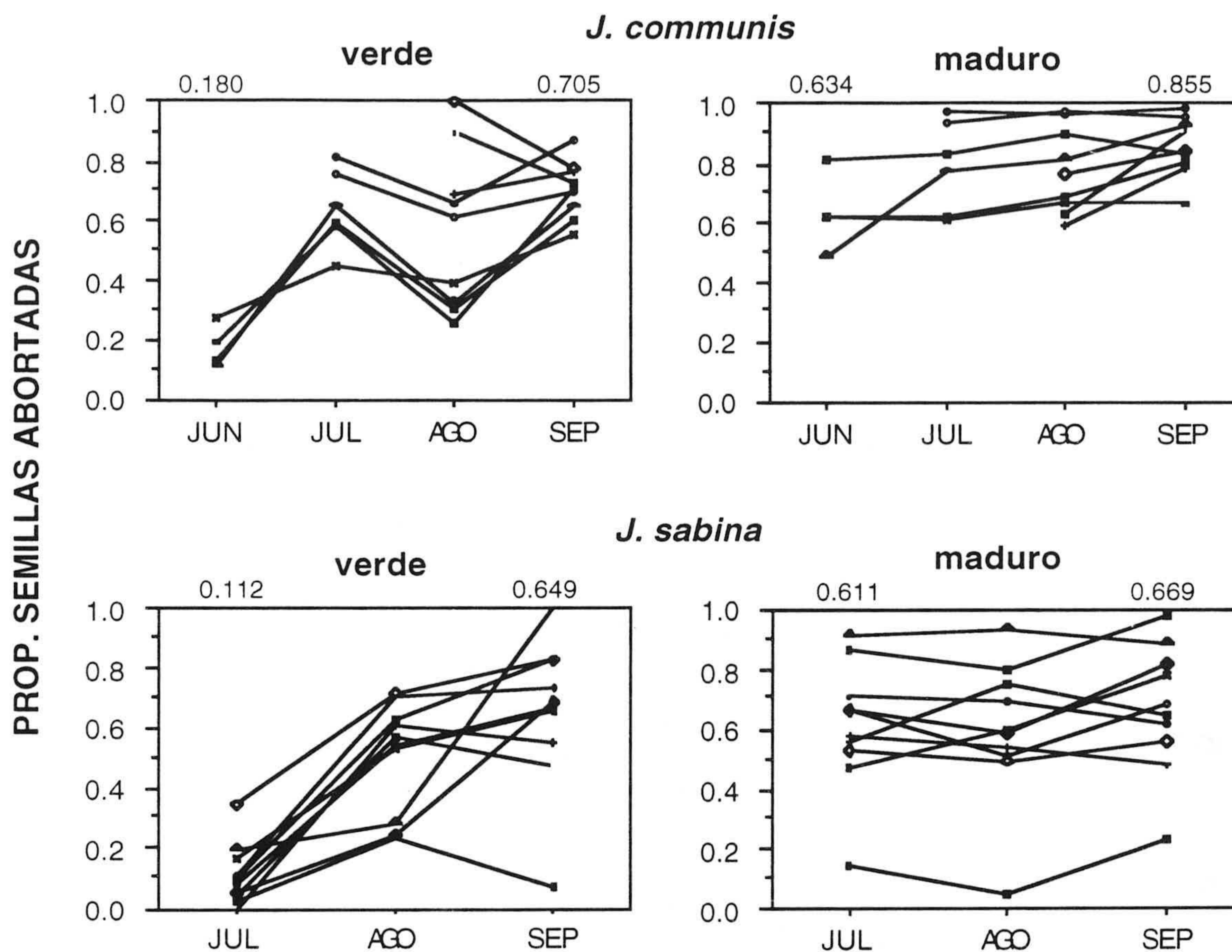
	gl	Wald χ^2	p
Modelo	7	55.20	<0.0001 *
Fecha	1	26.69	<0.0001 *
Planta	3	3.31	0.346
Fecha x Planta	3	13.62	0.003 *

La proporción de semillas abortadas aumentó progresivamente a lo largo del período de desarrollo de los frutos de *J. communis*, sobrepasando al final del verano el 70% de las semillas en la cohorte de frutos verdes y el 85% en la de los frutos maduros (Fig. 3.3). El aumento de los abortos en los frutos verdes fue ser cercano al 60% en algunas plantas. El modelo nominal logístico mostró un cambio significativo en la proporción de aborto entre Junio y Septiembre en ambos tipos de fruto (Tabla 3.3). Apareció también un efecto significativo de la identidad de la planta, así como de la interacción entre fecha y planta, indicando que las diferencias entre plantas fueron dependientes de la fecha de estudio. En el caso de los frutos verdes de *J. sabina*, la proporción de semillas abortadas aumentó significativamente a lo largo del verano (Z=-2.80, p=0.005, n=10 plantas, test de Wilcoxon, Fig. 3.3), pero se mantuvo constante en los frutos maduros (Z=-1.38, p=0.168, n=10 plantas, test de Wilcoxon, Fig. 3.3).

Tabla 3.3. Modelos nominales logísticos considerando la fecha (Junio o Septiembre) y la planta como variables independientes y el aborto de la semilla como dependiente, para la muestra de frutos verdes y maduros de *J. communis*. Se indican los grados de libertad, el valor de la χ^2 de Wald y el nivel de significación estadística (*= p<0.05 tras Bonferroni).

	VERDE			MADURO		
	gl	Wald χ^2	p	gl	Wald χ^2	p
Modelo	7	246.58	<0.0001 *	1	86.38	<0.0001 *
Fecha	1	198.03	<0.0001 *	1	37.46	<0.0001 *
Planta	3	7.68	0.0053 *	3	12.23	0.0062 *
Fecha x Planta	3	14.32	0.0025 *	3	22.56	<0.0001 *

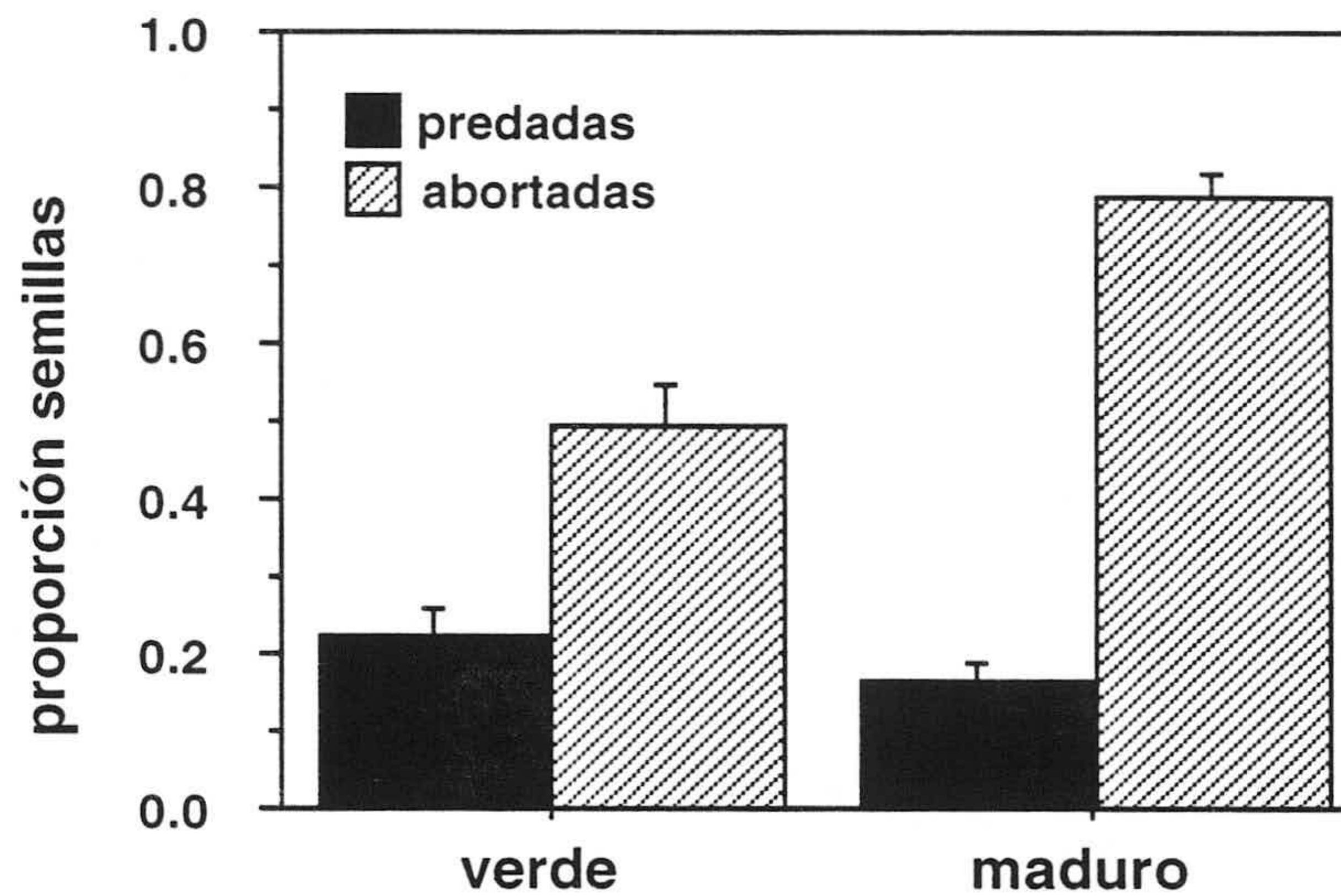
Figura 4.3. Proporción de semillas abortadas en distintos meses y distintas cohortes de frutos (verdes y maduros), en *J. communis* y *J. sabina*. Cada línea de la gráfica representa un individuo (n=9 plantas para *J. communis* y 10 para *J. sabina*). Sobre las gráficas se indica el valor del promedio de la proporción entre plantas, al principio y al final del período de estudio.



En el análisis de frutos de *J. communis* de la misma cohorte, en distintas fases de maduración, la proporción de semillas predadas disminuyó en un 6% durante el paso de fruto verde a maduro, existiendo diferencias significativas entre años en el ataque de *Megastigmus* ($Z=-2.07$, $p=0.039$, $n=16$ plantas, test de Wilcoxon, Fig. 3.4). Sin embargo, la proporción de semillas abortadas aumentó en un 29.7% en el paso de verde a maduro ($Z=-3.36$, $p=0.0008$, $n=16$ plantas, test de Wilcoxon, Fig. 3.4). La proporción de semillas predadas en el fruto verde en 1993 fue independiente del aumento de la proporción de abortos de verde a maduro en las plantas estudiadas ($r_s=-0.065$, $p=0.801$, $n=16$, correlación de Spearman). De forma similar, el aumento del aborto de un año para otro en las plantas estudiadas fue

independiente de la disminución de la predación en dichas plantas ($r_s=0.024$, $p=0.927$, $n=16$, correlación de Spearman).

Figura 3.4. Proporciones (media+ES) de semillas predadas y abortadas, en frutos de *J. communis* de la misma cohorte, muestreados en distintos estadios de maduración ($n=16$ plantas).



Relaciones entre predación y aborto de semillas dentro de fruto

Frutos verdes

Los frutos verdes con larvas de *Megastigmus* contenían un número de semillas por fruto significativamente mayor que los frutos no atacados (Tabla 3.4). Los frutos con predación también mostraron menos semillas abortadas y una menor proporción de abortos por fruto que los frutos no atacados (Tabla 3.4). Sin embargo, el diámetro del fruto fue similar entre frutos predados y no predados. Diámetro del fruto, número de semillas predadas y número de abortadas aumentaron significativamente conforme aumentó el número de semillas por fruto. La probabilidad de predación de las semillas y la proporción de semillas abortadas por fruto fue independiente del número de semillas por fruto (Tabla 3.4).

Tabla 3.4. Valores promedio (± 1 ES) de distintas variables medidas en los frutos verdes de *J. communis* en función de: 1) la presencia/ausencia de *Megastigmus* y 2) el número de semillas por fruto (diámetro en mm). Se indican los resultados de los test de Wilcoxon (Z) y de Friedman (χ^2) comparando entre tipos de frutos para cada variable (N= nº de plantas, * = $p < 0.05$ tras Bonferroni).

<i>predación</i>	NO PREDADO	PREDADO	Z	p	N
N semillas	2.23 \pm 0.09	2.61 \pm 0.08	-3.52	0.0004 *	16
N abortadas	1.39 \pm 0.16	0.92 \pm 0.12	-2.64	0.008 *	16
abortadas/fruto	0.637 \pm 0.071	0.333 \pm 0.039	-3.26	0.001 *	16
diámetro	5.72 \pm 0.16	5.82 \pm 0.15	-1.29	0.196	13

<i>N semillas</i>	1	2	3	χ^2	p	N
N predadas	0.24 \pm 0.07	0.44 \pm 0.09	0.66 \pm 0.10	22.53	<0.0001 *	15
N abortadas	0.39 \pm 0.07	1.02 \pm 0.12	1.44 \pm 0.16	30.00	<0.0001 *	15
abortadas/fruto	0.392 \pm 0.074	0.509 \pm 0.059	0.481 \pm 0.053	2.07	0.362	15
prob. predación	0.249 \pm 0.070	0.218 \pm 0.045	0.221 \pm 0.034	0.93	0.627	15
diámetro	5.09 \pm 0.18	5.74 \pm 0.14	5.86 \pm 0.13	15.80	0.0004 *	10

Frutos maduros

Los frutos maduros que sufrieron predación por *Megastigmus* contenían significativamente más semillas por fruto y menos semillas abortadas que los frutos no predados para ambos años de estudio (Tabla 3.5). Casi todas las semillas de los frutos no predados aparecieron abortadas y la proporción de abortos fue significativamente menor en los frutos atacados por el predador (Tabla 3.5). A diferencia de los frutos verdes, los frutos maduros con *Megastigmus* mostraron un diámetro significativamente mayor que los frutos maduros no predados.

El diámetro de los frutos maduros aumentó significativamente al aumentar el número de semillas por fruto, en ambos años de estudio (Tabla 3.6). El número de semillas predadas y el número de abortadas aumentaron de forma significativa y paralela respecto al número de semillas por fruto (Tabla 3.6). La proporción de abortos por fruto varió significativamente entre frutos de distinto número de semillas (Tabla 3.6). La probabilidad de predación varió significativamente respecto al número de semillas por fruto, siendo siempre menor en los frutos de 1 semilla.

Tabla 3.5. Valores promedio ($\pm 1ES$) de distintas variables medidas en los frutos maduros de *J. communis* en función de la presencia/ausencia de *Megastigmus*, para distintos años (diámetro en mm). Se indican los resultados del test de Wilcoxon comparando entre tipos de frutos para cada variable (N= n° de plantas, *= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	NO PREDADO	PREDADO	Z	p	N
1994					
N semillas	2.34 \pm 0.04	2.58 \pm 0.04	-6.05	<0.0001 *	68
N abortadas	2.18 \pm 0.04	1.33 \pm 0.04	-7.14	<0.0001 *	68
abortadas/fruto	0.934 \pm 0.008	0.489 \pm 0.013	-7.16	<0.0001 *	68
diámetro	7.11 \pm 0.07	7.16 \pm 0.07	-2.11	0.044 *	67
1995					
N semillas	2.34 \pm 0.04	2.58 \pm 0.03	-5.81	<0.0001 *	74
N abortadas	2.15 \pm 0.04	1.21 \pm 0.04	-7.48	<0.0001 *	74
abortadas/fruto	0.919 \pm 0.012	0.446 \pm 0.014	-7.48	<0.0001 *	74
diámetro	6.99 \pm 0.07	7.08 \pm 0.07	-2.59	0.009 *	74

Tabla 3.6. Valores promedio ($\pm ES$) de distintas variables medidas en los frutos de *J. communis* en función del número de semillas por fruto, para distintos años de muestreo (diámetro en mm). Se indican los resultados del test de Friedman comparando entre tipos de frutos para cada variable (N= n° de plantas, *= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	1	2	3	χ^2	p	N
1994						
diámetro	6.33 \pm 0.08	7.04 \pm 0.06	7.28 \pm 0.07	63.00	<0.0001 *	42
N predadas	0.11 \pm 0.02	0.29 \pm 0.03	0.42 \pm 0.04	66.12	<0.0001 *	64
N abortadas	0.86 \pm 0.03	1.60 \pm 0.04	2.40 \pm 0.04	125.56	<0.0001 *	64
abortadas/fruto	0.862 \pm 0.030	0.798 \pm 0.018	0.801 \pm 0.013	12.72	0.002 *	64
prob. predación	0.109 \pm 0.022	0.146 \pm 0.014	0.139 \pm 0.012	11.31	0.004 *	67
1995						
diámetro	6.26 \pm 0.07	6.97 \pm 0.06	7.24 \pm 0.07	113.34	<0.0001 *	64
N predadas	0.18 \pm 0.03	0.45 \pm 0.04	0.59 \pm 0.05	59.72	<0.0001 *	67
N abortadas	0.77 \pm 0.04	1.41 \pm 0.04	2.21 \pm 0.05	131.56	<0.0001 *	67
abortadas/fruto	0.770 \pm 0.037	0.707 \pm 0.019	0.737 \pm 0.017	7.05	0.029 *	64
prob. predación	0.185 \pm 0.034	0.226 \pm 0.018	0.198 \pm 0.015	15.30	0.0005 *	67

En el modelo nominal logístico se obtuvo, para ambos años, un efecto significativo del número de semillas por fruto y de la identidad de la planta sobre la presencia de *Megastigmus* en los frutos, siendo el diámetro del fruto independiente de dicha predación (Tabla 3.7). Por lo tanto, aunque los anteriores tests de Wilcoxon (Tabla 3.5) indicaron una diferencia significativa del diámetro del fruto maduro entre frutos predados y frutos sin *Megastigmus*, esta diferencia fue probablemente debida a la asociación entre diámetro y número de semillas por fruto.

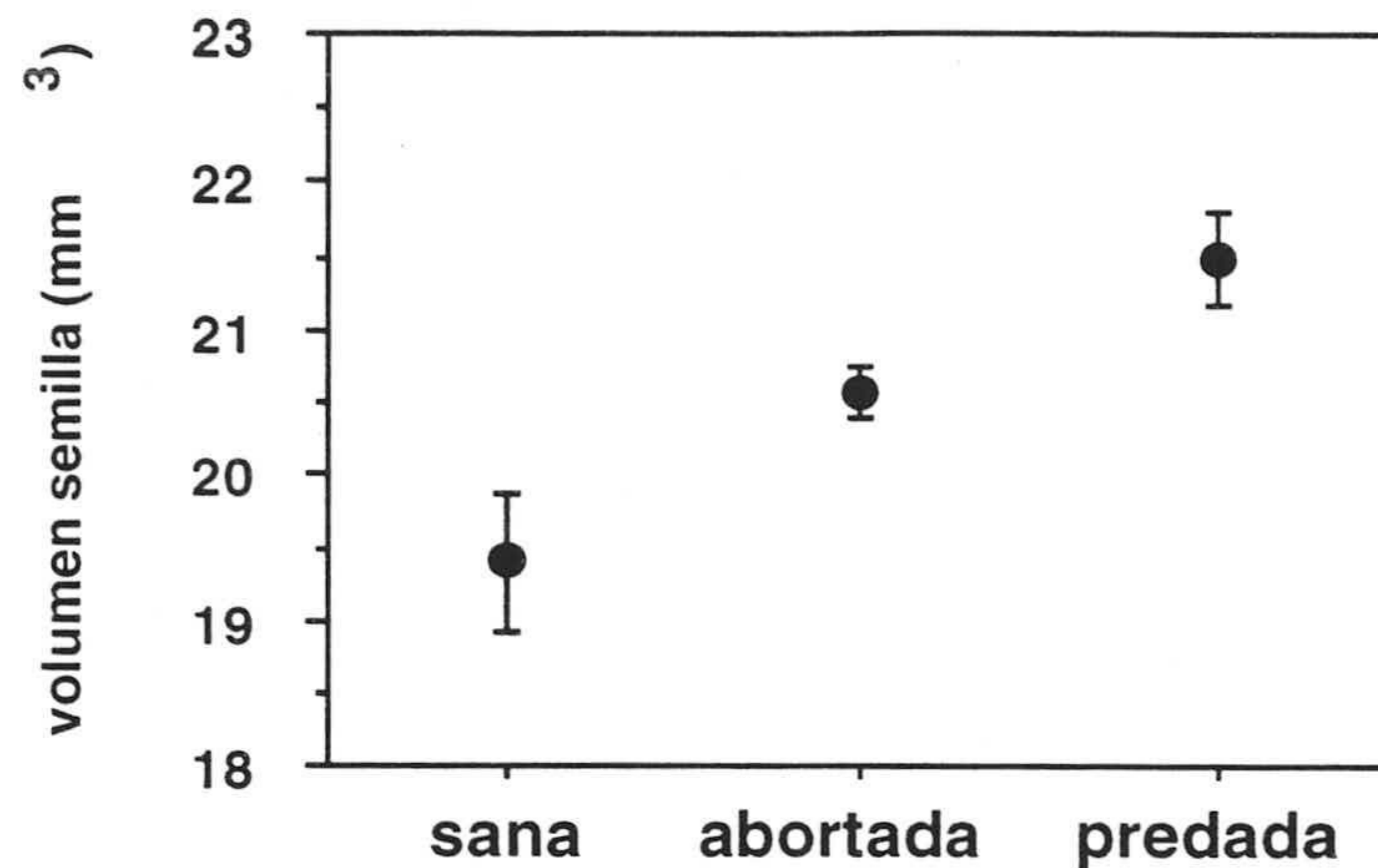
Tabla 3.7. Resumen del modelo nominal logístico relacionando el diámetro del fruto de *J. communis*, el número total de semillas por fruto y la identidad de la planta con la presencia de predación por *Megastigmus*, para años distintos. Se indican, para cada variable y para el modelo global, los valores de los grados de libertad, el estadístico χ^2 de Wald y el nivel de significación (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni), así como el valor de R^2 de cada año.

	1994 $R^2=0.217$				1995 $R^2=0.201$			
	gl	Wald	χ^2	p	gl	Wald	χ^2	p
Modelo	77	670.49	<0.0001	*	77	377.18	<0.0001	*
diámetro	1	0.38	0.539		1	0.03	0.861	
nº de semillas	2	57.44	<0.0001	*	2	32.28	<0.0001	*
planta	74	380.01	<0.0001	*	74	185.96	<0.0001	*

Aborto, predación y tamaño de semilla

El volumen de las semillas varió significativamente entre tipos de semillas, siendo las semillas predadas las más grandes, seguidas de las semillas abortadas y finalmente las semillas sanas ($H=14.04$, $p=0.0009$, $gl=2$, test de Kruskal-Wallis, Figura 3.5). Las comparaciones a posteriori muestran diferencias significativas entre semillas predadas vs. sanas y entre abortos vs. sanas, pero no entre predadas vs. abortos ($Q=3.76$, $p < 0.001$; $Q=2.51$, $p < 0.05$ y $Q=2.31$, $p > 0.05$, para las respectivas comparaciones, test de Dunn).

Figura 3.5. Valores promedio (\pm ES) del volumen de la semilla de *J. communis*, en mm^3 , en semillas sanas, abortadas y predadas por *Megastigmus*.



Efecto de la disponibilidad de polen en el aborto de frutos y semillas y en la predación por *Megastigmus*

En los tres tratamientos del experimento de polinización (exclusión de polen, adición de polen y control) cuajaron frutos maduros a partir de las flores iniciales. Tanto la tasa de aborto de flores como la tasa de aborto de frutos fueron similares entre tratamientos (tasa de aborto de flores: $\chi^2=2.21$, $p=0.331$; tasa de aborto de frutos: $\chi^2=0.12$, $p=0.941$; test de Friedman, $n=19$ plantas; Figura 3.6), no existiendo diferencias significativas en ninguna de las comparaciones apareadas entre tratamientos (todos los test de Wilcoxon comparando entre tratamientos dos a dos fueron $p>0.05$).

La cantidad de polen afectó a la proporción de semillas sanas de los frutos maduros, ya que en los frutos excluidos de polinización no aparecieron semillas sanas. La proporción de semillas sanas fue significativamente diferente entre tratamientos ($\chi^2=15.94$, $p=0.0003$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $n=11$ plantas, test de Friedman, Figura 3.7), apareciendo también diferencias significativas en el contraste entre los tratamientos exclusión vs. control (Tabla 3.8). El predador de semillas *Megastigmus* se desarrolló por igual en las semillas de los frutos excluidos de polen que en las de los frutos control o los frutos con adición de polen, atacando en promedio al 22.30% (± 4.97 ES) de las semillas ($\chi^2=2.28$, $p=0.319$, $n=11$ plantas,

test de Friedman, Figura 3.7). El porcentaje de semillas abortadas fue similar entre tratamientos ($\chi^2=2.84$, $p=0.242$, $n=11$ plantas, test de Friedman, Figura 3.7). Ninguna de las comparaciones entre tratamientos dos a dos, respecto a las proporciones de semillas predadas o abortadas, resultó significativa (Tabla 3.8).

Figura 3.6. Valores promedio (+ES) de la tasa de aborto de flores (proporción de frutos verdes respecto al nº de flores iniciales) y de frutos (proporción de frutos maduros respecto al nº de frutos verdes), en los tres tratamientos (exclusión de polen, adición de polen y control) del experimento de polinización en *J. communis* ($n=19$ plantas).

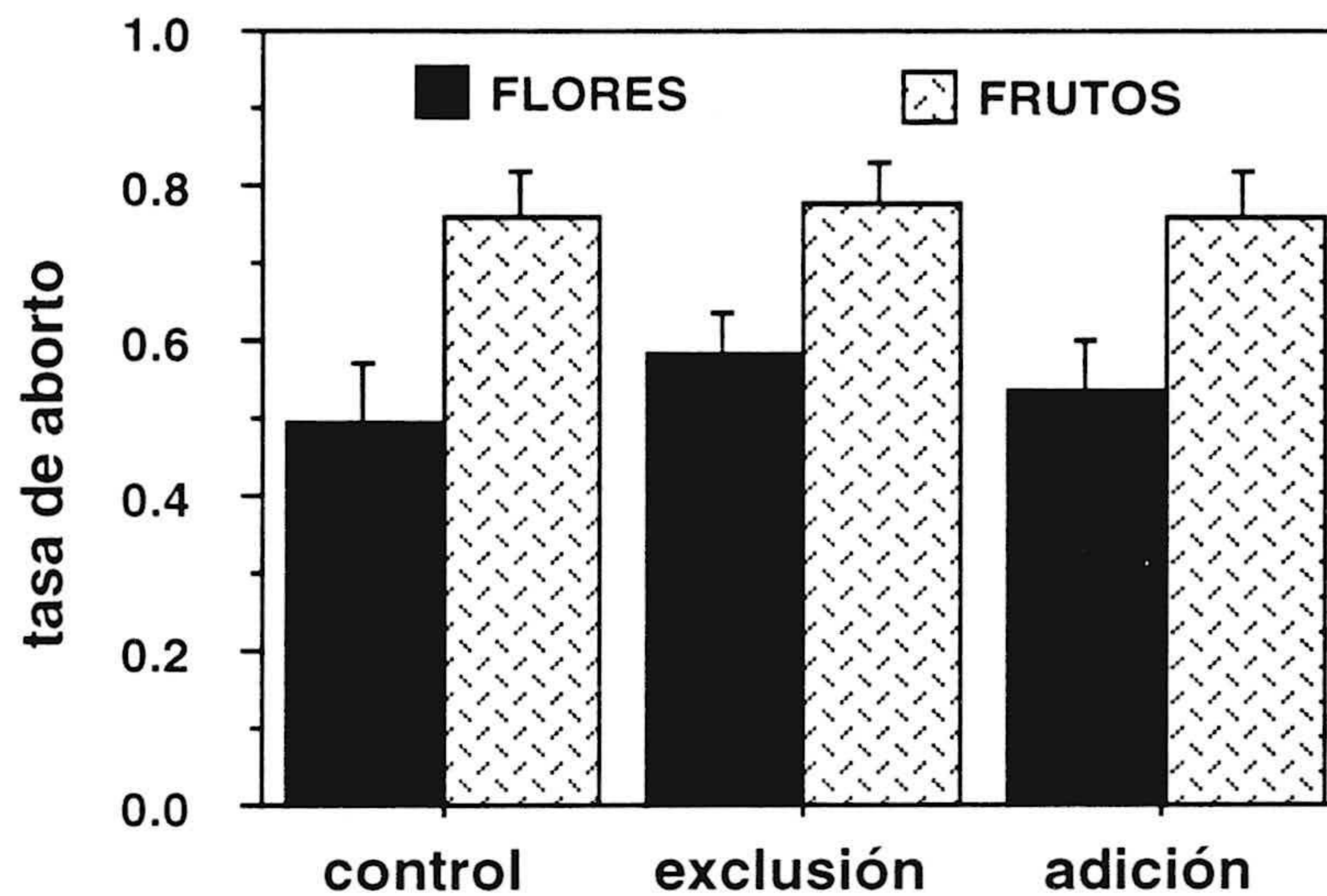


Figura 3.7. Porcentaje de semillas sanas, predadas por *Megastimus* y abortadas (media+ES) en frutos maduros de los tratamientos de exclusión de polen y control en *J. communis*.

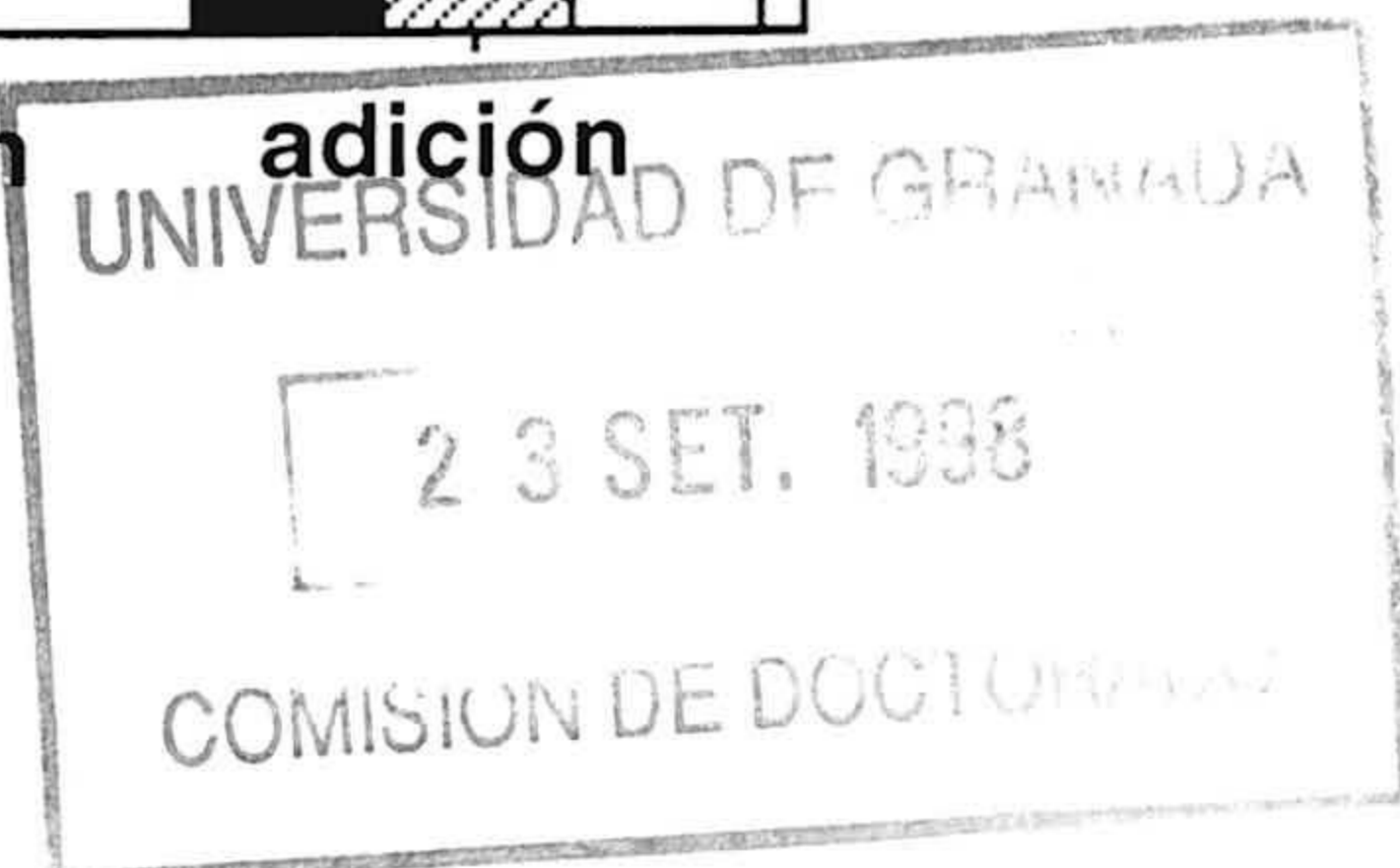
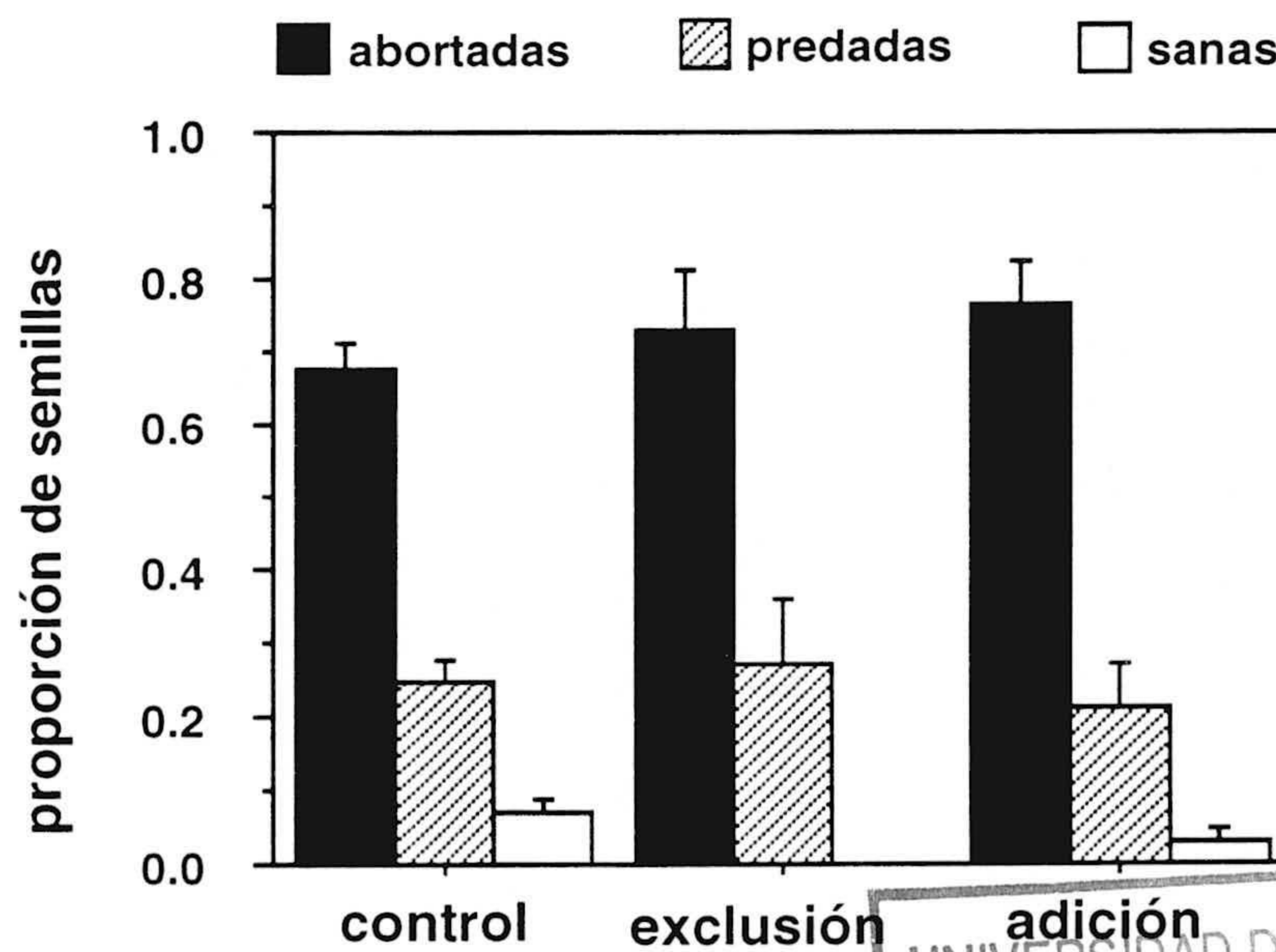


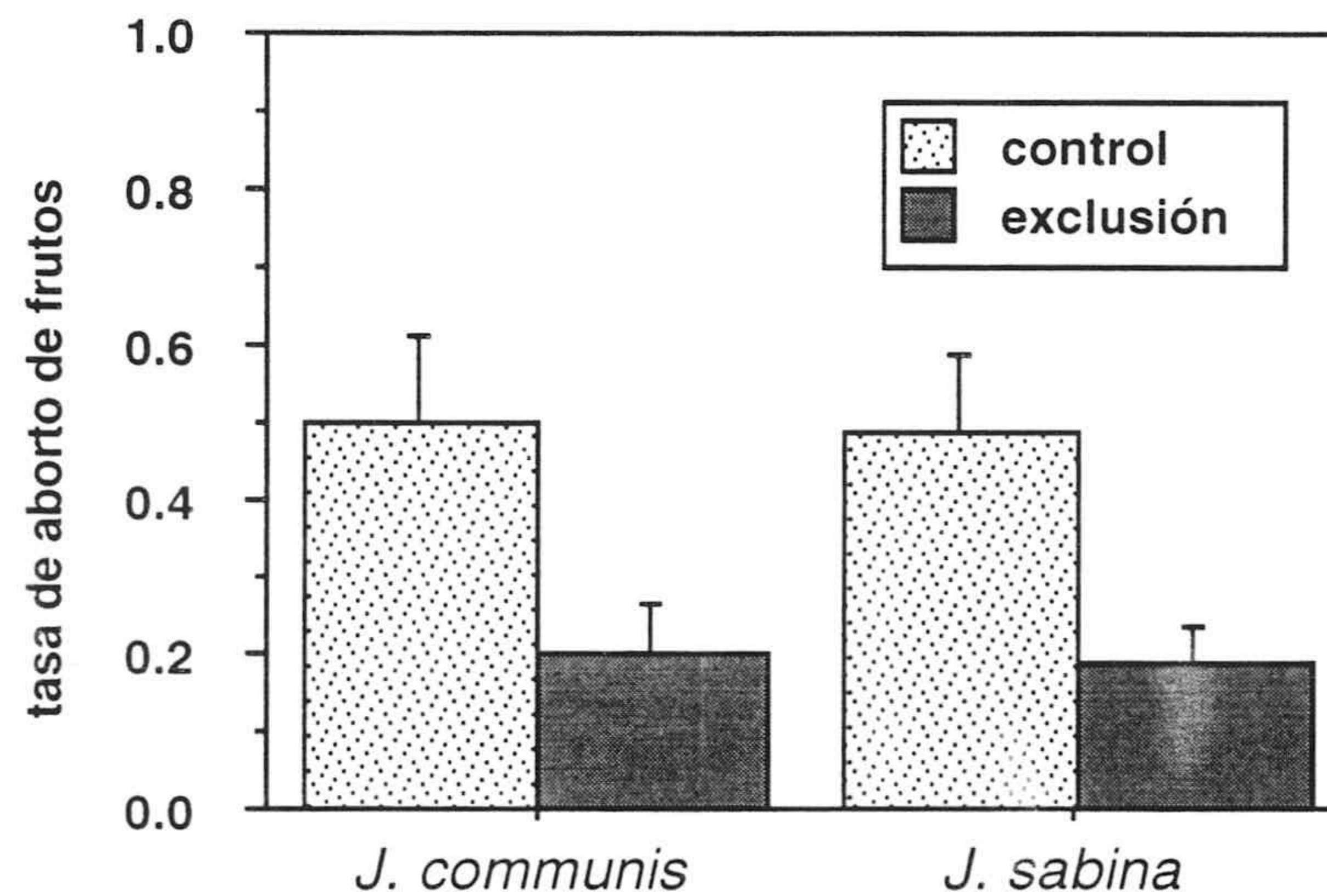
Tabla 3.8. Resultados de los test de Wilcoxon comparando entre parejas de tratamientos del experimento de polinización de *J. communis*. Se indica el valor de Z, el nivel de significación (*= p<0.05 tras Bonferroni) y el tamaño de muestra (N= número de plantas).

tratamientos	N	% sanas		% predadas		% abortos	
		Z	p	Z	p	Z	p
adición vs. control	17	-2.49	0.012	-0.69	0.493	-1.35	0.177
adición vs. exclusión	11	-1.34	0.179	-0.77	0.441	-0.87	0.386
exclusión vs. control	12	-2.93	0.003 *	-0.47	0.638	-1.41	0.158

Experimentos de exclusión de *Megastigmus*

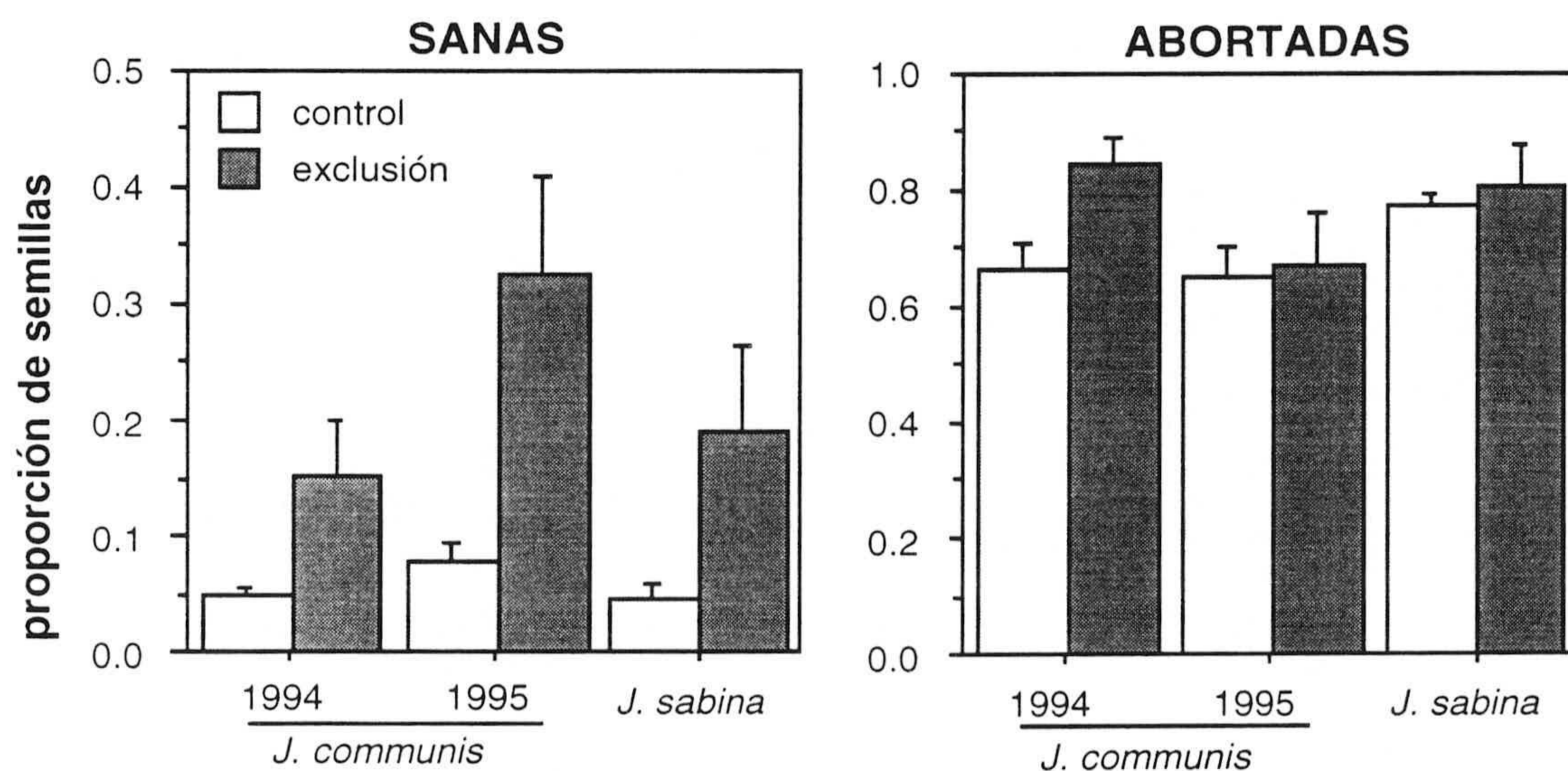
Las ramas excluidas del ataque de *Megastigmus* mostraron una fuerte disminución de la tasa de aborto de frutos, en comparación con las ramas control, tanto para *J. communis*, donde los frutos control abortaron en promedio un 30.6% más que los excluidos (Z=-2.1, p=0.035, n=8, test de Wilcoxon), como para *J. sabina*, donde la diferencia fue, en promedio, del 29.8% de los frutos (Z=-2.1, p=0.036, n=10, test de Wilcoxon, Fig. 3.8).

Figura 3.8. Tasa de aborto de frutos verdes (media+ES) en frutos excluidos del ataque de *Megastigmus* y en frutos control en el verano de 1995, tanto en *J. communis* como en *J. sabina*.



En los tres experimentos de exclusión de *Megastigmus*, el tratamiento control mostró siempre porcentajes de semillas sanas inferiores al 8%, mientras que este porcentaje fue siempre superior al 15% en el tratamiento de exclusión del predador (Fig. 3.9). La presencia de *Megastigmus* conllevó una disminución del 10.47, 24.94 y 14.43% de las semillas sanas, en los respectivos experimentos, siendo significativas las diferencias entre tratamientos en los dos experimentos de *J. communis* (1994: $Z=-2.04$, $p=0.04$, $n=14$; 1995: $Z=-2.24$, $p=0.025$, $n=8$, test de Wilcoxon), pero no en *J. sabina* ($Z=-1.83$, $p=0.066$, $n=10$, test de Wilcoxon). La proporción de semillas predadas en los frutos control en los respectivos experimentos fue $0.288\pm 0.038ES$, $0.271\pm 0.044ES$ y $0.182\pm 0.031ES$. En el experimento de *J. communis* en 1994, la proporción de semillas abortadas fue significativamente mayor en los frutos excluidos que en los frutos control ($Z=-2.41$, $p=0.01$, $n=14$, test de Wilcoxon, Fig. 3.9). En el resto de los experimentos los frutos excluidos mostraron una proporción de semillas abortadas similar a los frutos control (Enebro 1995: $Z=-0.56$, $p=0.57$, $gl=7$; Sabina 1995: $Z=-0.25$, $p=0.79$, $gl=9$, test de Wilcoxon, Fig. 3.9).

Figura 3.9. Proporciones (media+ES) de semillas sanas y abortadas en frutos excluidos del ataque de *Megastigmus* y frutos control, en distintos experimentos con *J. communis* (en 1994 y 1995) y *J. sabina* (1995).



Relaciones entre aborto de frutos y semillas, predación y eficacia biológica de la planta

El porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus* fue cercano al 30% en los tres años analizados en los Campos de Otero, pero fue siempre inferior al 10% en Dornajo y Boleta (Tabla 3.9). Las tasas de aborto fueron siempre altas en Campos de Otero y Dornajo (>40% para todos los años) y cercanas al 20% en Boleta (Tabla 3.9). Las plantas que abortaron muchos frutos verdes no vieron disminuído el ataque de *Megastigmus* ni aumentada su eficacia biológica, con respecto a las plantas que abortaron pocos frutos verdes, para todos los casos estudiados. Tanto la proporción de frutos atacados por *Megastigmus* como la eficacia biológica fueron estadísticamente independientes de la tasa de aborto de frutos verdes, durante todos los años y poblaciones estudiados (Tabla 3.10). Por otra parte, tampoco aparece ninguna relación significativa entre el ataque por *Megastigmus*, medido en proporción de frutos atacados, y la eficacia biológica (Tabla 3.10).

En todos los casos estudiados, la proporción de semillas abortadas osciló entre 0.68 y 0.90 (Tabla 3.11). La proporción de semillas predadas disminuyó conforme aumentó la proporción de semillas abortadas en todas las poblaciones y años estudiados, siendo significativa esta relación en todas las poblaciones excepto en Boleta (Tabla 3.12). Esta tendencia negativa aparece también en la relación entre tasa de aborto y eficacia biológica, siendo significativa en la población de Boleta en 1994. En ninguno de los casos estudiados existió relación significativa entre el porcentaje de semillas atacadas por *Megastigmus* y la eficacia biológica (Tabla 3.12).

Tabla 3.9. Valores promedio (\pm ES) del porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus* y de la tasa de aborto de frutos verdes en distintas poblaciones de *J. communis* y años (N= n° de plantas).

	N	% <i>Megastigmus</i>	tasa aborto
Campos de Otero 1994	75	27.52 \pm 2.13	0.419 \pm 0.029
Campos de Otero 1995	75	33.60 \pm 2.33	0.560 \pm 0.026
Campos de Otero 1996	40	29.64 \pm 2.90	0.776 \pm 0.044
Dornajo 1994	20	8.09 \pm 2.16	0.789 \pm 0.041
Dornajo 1995	20	7.46 \pm 2.08	0.534 \pm 0.053
Boleta 1994	20	3.04 \pm 1.16	0.187 \pm 0.037
Boleta 1995	20	3.80 \pm 2.16	0.200 \pm 0.039

Tabla 3.10 Valores y niveles de significación del coeficiente de correlación de Spearman relacionando la tasa de aborto de frutos verdes, el porcentaje de frutos atacados por *Megastigmus* y la eficacia biológica de las plantas (EB) en distintas poblaciones de *J. communis* y años (N= n° de plantas, todos los r_s fueron $p>0.05$ tras Bonferroni).

	N	tasa aborto vs % <i>Megastigmus</i>		tasa aborto vs EB		% <i>Megastigmus</i> vs EB	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p
Campos de Otero 1994	75	0.061	0.604	-0.121	0.301	-0.038	0.745
Campos de Otero 1995	19	0.075	0.647	0.382	0.106	-0.243	0.035
Campos de Otero 1996	19	-	-	-	-	0.123	0.617
Dornajo 1994	20	-0.110	0.630	0.263	0.264	0.403	0.079
Dornajo 1995	20	0.022	0.923	-	-	0.075	0.766
Boleta 1994	20	-0.101	0.661	0.287	0.211	0.334	0.145
Boleta 1995	20	-0.153	0.502	-	-	-0.031	0.893

Tabla 3.11. Valores promedio (\pm ES) de las proporciones de semillas abortadas y predadas en distintas poblaciones de *J. communis* y años (N= n° plantas).

	N	ABORTADAS	PREDADAS
Campos de Otero 1994	75	0.802 \pm 0.015	0.139 \pm 0.014
Campos de Otero 1995	75	0.729 \pm 0.015	0.205 \pm 0.014
Campos de Otero 1996	19	0.678 \pm 0.029	0.253 \pm 0.027
Dornajo 1994	20	0.906 \pm 0.016	0.048 \pm 0.012
Dornajo 1995	20	0.909 \pm 0.034	0.060 \pm 0.021
Boleta 1994	20	0.906 \pm 0.016	0.020 \pm 0.007
Boleta 1995	20	0.796 \pm 0.035	0.014 \pm 0.006

Tabla 3.12. Valores y niveles de significación del coeficiente de correlación de Spearman relacionando las proporciones de semillas abortadas (% abortos) y predadas por *Megastigmus* (% predadas) y la eficacia biológica de las plantas (EB) en distintas poblaciones de *J. communis* y años (N= n° de plantas, *= p<0.05 tras Bonferroni).

	N	% abortos vs. % predadas		% abortos vs. EB		% predadas vs. EB	
		r _s	p	r _s	p	r _s	p
Campos de Otero 1994	75	-0.849	<0.0001 *	-0.058	0.619	-0.125	0.286
Campos de Otero 1995	75	-0.858	<0.0001 *	-0.095	0.416	-0.165	0.157
Campos de Otero 1996	19	-0.775	<0.0001 *	-0.315	0.189	-0.096	0.697
Dornajo 1994	20	-0.730	0.002 *	-0.535	0.019	0.188	0.412
Dornajo 1995	20	-0.800	0.0007 *	-0.379	0.107	-0.017	0.941
Boleta 1994	20	-0.282	0.219	-0.769	0.0008 *	0.384	0.094
Boleta 1995	20	-0.231	0.314	-0.573	0.012	-0.007	0.975

DISCUSION

Coincidencia fenológica de aborto y ataque de *Megastigmus*

La fenología de desarrollo de *Megastigmus* en *J. communis* en Sierra Nevada es similar a la mostrada en otras localidades europeas y en otras especies del género *Juniperus* (Vikberg 1966, Roques 1983, Roques *et al.* 1984). La curva de abundancia de adultos siguió el patrón unimodal descrito para otras especies de

Megastigmus (Jarry *et al.* 1997), cuya fenología parece limitada por el proceso de lignificación de las paredes de las semillas, que impediría la introducción del oviscapto de las hembras (Roques *et al.* 1984).

El aborto de frutos verdes de *J. communis* comenzó inmediatamente después de la fase de ovoposición de *Megastigmus*. El aborto de semillas se produjo a lo largo de todo el desarrollo del fruto y tanto en *J. communis* como en *J. sabina* hubo un pequeño porcentaje de semillas (10-20%) abortadas al comienzo de la fase de crecimiento del fruto, incluso antes de iniciarse la ovoposición de *Megastigmus*. Coincidiendo con la aparición de *Megastigmus* en las semillas, el aborto de las semillas sufrió un fuerte incremento en las dos especies estudiadas. Dicho aborto continuó aumentando durante la fase de maduración del fruto en *J. communis*, pero en *J. sabina* se estabilizó. Por tanto, aborto de frutos y semillas se solaparon con el desarrollo del predador y su máxima incidencia se produjo tras el ataque del mismo.

En *J. communis* se detectó cierta mortalidad intrafruto del predador, coincidiendo con el aumento del aborto de semillas en la fase de maduración. Sin embargo, plantas inicialmente más atacadas no sufrieron un incremento del aborto y por otra parte, el cambio de la tasa de aborto de las semillas de un año para otro fue independiente de la mortalidad de *Megastigmus*. Esto sugiere que, si bien hay un pequeño porcentaje de larvas que mueren al abortar su semilla, el aborto de las semillas no parece ser una respuesta a la presencia de la larva.

Características del fruto, tamaño de la semilla y selección por *Megastigmus*

Los frutos maduros de *J. communis* mostraron diferencias en el tamaño y el número de semillas por fruto respecto al ataque de *Megastigmus*, resultados que podrían interpretarse como selección positiva del predador hacia los frutos más grandes y con más semillas (Herrera 1984b, Knight 1987, Gómez y Zamora 1994, Gómez y García 1997). Sin embargo, varios factores condicionan esta conclusión. Primero, los frutos verdes, que representan una fase más cercana a la ovoposición y, por

tanto, más adecuada para informar sobre los criterios de selección del predador (Turgeon *et al.* 1994), no mostraron dichas relaciones. Segundo, la relación entre diámetro y predación pudo ser debida a que los frutos mayores contienen más semillas. Tercero, la mayor probabilidad de predación en los frutos con más de una semilla coincidió con una menor probabilidad de aborto en las semillas durante la maduración de dichos frutos, (la proporción de abortos fue similar entre frutos con distinto número de semillas en el fruto verde). Finalmente, los frutos predados contenían menos semillas abortadas (en número y proporción). Por lo tanto, el patrón de predación de *Megastigmus* también podría explicarse porque en los frutos con mayor número de semillas (y, por consiguiente mayor, diámetro) se consigue el mantenimiento de la larva y su emergencia como adulto gracias a que 1) ofrecen mayor probabilidad de encontrar alimento, y 2) hay menor probabilidad de muerte de la larva por aborto de la semilla. Este patrón surgiría por tanto a partir de un rastreo no selectivo del recurso de las semillas y a través del filtro que el aborto de las semillas supone para la emergencia del predador (Rappaport y Roques 1991).

El análisis del tamaño de las semillas dispersadas muestra que los predadores emergieron de las semillas más grandes. Estas diferencias podrían considerarse como un indicio de selección de ovoposición por parte de la hembra, como sugieren Nalepa y Grissell (1993) con *Megastigmus aculeatus* y *Rosa multiflora*. Sin embargo, la diferencia de tamaño de las semillas puede explicarse mediante hipótesis alternativas. En primer lugar, la diferencia de tamaño puede deberse a que las semillas más grandes sean más fácilmente alcanzables por el oviscapto de la hembra de *Megastigmus*, al estar rodeadas por una capa más fina de pulpa en el fruto, en comparación con las semillas pequeñas (ver también Knight 1987, Rappaport y Roques 1991). En segundo lugar, la presencia del predador puede provocar una inducción de crecimiento en la semilla en *J. communis*, como ocurre frente al ataque de *Trisetacus quadisetus* (Roques 1983, ver también Ellison y Thompson 1987, Ernst *et al.* 1989 para otros casos de inducción de crecimiento por predadores de semillas).

Polinización y predación de semillas

Los resultados del experimento de polinización demuestran que el aborto de estructuras reproductivas en *J. communis* (flores, frutos y semillas) es independiente de la cantidad de polen recibida por el cono (ver Lalonde y Roitberg 1989, Young y Young 1992, Obeso 1996, para resultados similares). La presencia de frutos maduros en las ramas excluidas muestra que *J. communis* es capaz de producir frutos partenocárpicos (Obeso 1996). Sin embargo, la presencia de polen es un requisito indispensable para el cuajado de las semillas sanas, puesto que no aparecieron semillas de este tipo en el tratamiento de exclusión.

La proporción de semillas predadas fue similar en los distintos tratamientos de polinización, indicando que las larvas de *Megastigmus* son capaces de completar su desarrollo a partir de semillas no fecundadas, que presumiblemente abortarían. Estos resultados son similares a los mostrados por Rappaport y colaboradores (1993) para *Megastigmus spermotrophus* y *Pseudotsuga meziensii*, donde el predador fue capaz de desarrollarse a partir del gametofito femenino no fecundado, que normalmente sería reabsorbido y abortaría en ausencia de polinización (Owens *et al.* 1991). El desarrollo de *Megastigmus* en las semillas no fecundadas se realizaría a costa de la nucela, una capa nutritiva de la semilla, de origen materno. El desarrollo continuado del gametofito femenino en las semillas no polinizadas estaría estimulado fisiológicamente por efecto de la ovoposición o algún factor asociado a la larva en crecimiento (Rappaport *et al.* 1993).

Experimentos de exclusión de *Megastigmus*

La presencia de *Megastigmus* duplicó la tasa de aborto de frutos en las ramas control, lo que sugiere que el aborto está parcialmente inducido por el ataque del predador. Tanto *J. communis* como *J. sabina* abortaron selectivamente los frutos atacados por el predador (ver Fernandes y Whitham 1989 para resultados similares en *J. monosperma*). Desde este punto de vista, el aborto de los frutos puede considerarse, parcialmente, como una repuesta funcional a la predación predispersiva, aunque la

predación no es la única causa de aborto, puesto que en ambas especies de planta abortaron frutos excluidos. Aunque los frutos abortados permanecen en la planta largo tiempo, el aborto del fruto supone la muerte de las larvas, como evidencia el hecho de que ninguno de los frutos abortados estudiados mostró agujero de emergencia (más de 15000 frutos revisados, en distintos años y poblaciones).

El experimento con *J. communis* en 1994 demostró también que el predador puede desarrollarse en semillas que de otro modo aparecerían abortadas, bien gracias a la inducción del desarrollo de la semilla sugerida anteriormente, o bien porque la larva es capaz de encontrar alimento suficiente en la semilla abortada (Traveset 1993a y b). La exclusión de *Megastigmus* ofreció una estima cuantitativa más fiable que la del experimento de polinización de la emergencia a partir de semillas inviables en condiciones naturales.

La semejanza entre tratamientos en el aborto de las semillas en los experimentos con *J. communis* en 1995 y con *J. sabina* verifica los resultados observacionales mostrando el aborto de semillas fue independiente de la presencia del predador. Al contrario de lo sugerido por Andersen (1988), la presencia del predador en determinadas semillas no provocó indirectamente el aborto de las semillas no predadas, ya que la proporción de semillas abortadas nunca fue superior en el tratamiento control que en el tratamiento de exclusión. En ambos experimentos, la suma de las proporciones de semillas sanas y predadas fue equiparable a la proporción de semillas viables potenciales (producidas por la planta en ausencia del predador) lo que indica que, si bien existe cierta capacidad de desarrollo a partir de semillas inviables, el predador emergió, en la mayoría de los casos, a partir de semillas viables.

Los resultados experimentales coinciden con el estudio observacional de las características de frutos y semillas ya que apoyan la idea de interacción fisiológica entre el predador y el desarrollo de la semilla. Por otra parte, sugieren que la supervivencia del predador responde a la disponibilidad de recurso (semillas que permiten la emergencia), a través del filtrado del aborto de las semillas. La

diferencia de resultados entre años en los experimentos indica que la capacidad de desarrollo a partir de las semillas inviábiles ha de estar determinada por cierto umbral mínimo de desarrollo de los tejidos de la semilla, que separaría la muerte del huevo de la inducción al desarrollo de la semilla abortada ante la presencia de la larva.

Finalmente, la exclusión experimental del predador supuso un aumento de la producción de semillas sanas en *J. communis* y *J. sabina*, por lo que *Megastigmus* ha de ser considerado como un factor de mortalidad predispersivo que afecta significativamente a la capacidad reproductiva de ambas plantas. Aunque estos resultados no permiten estimar directamente el efecto de *Megastigmus* sobre la capacidad de reclutamiento del enebro y la sabina, al menos si sugieren indirectamente que el predador juega un papel adicional importante, considerando el bajo porcentaje de cuajado de las semillas en Sierra Nevada.

Predación, aborto y eficacia biológica de la planta

El aborto de frutos y semillas en *J. communis* y *J. sabina* cumple algunas condiciones necesarias para servir como mecanismo de defensa de las plantas: 1) es un proceso que coincide fenológicamente con el ataque del predador y 2) el aborto de frutos y, al menos en parte, el aborto de semillas suponen la muerte del predador, por lo que la planta puede afectar a la supervivencia de *Megastigmus*. Sin embargo, aunque el aborto de los frutos disminuye el tamaño poblacional del insecto, no parece disminuir su presión predatoria, ni supone una ventaja reproductiva para las plantas en términos de eficacia biológica.

Nuestros resultados mostraron una relación negativa entre proporción de semillas atacadas y proporción de semillas abortadas, en la mayoría de los casos. Aunque esta relación puede sugerir que las plantas obtienen un beneficio reproductivo al disminuir el ataque del predador a través del aborto de las semillas (Traveset 1993b), no puede interpretarse así en el caso de *Juniperus* y *Megastigmus*, porque la eficacia biológica de las plantas fue independiente de la

magnitud de la predación. Además, caso de existir una relación entre aborto de las semillas y eficacia biológica esta fue de signo negativo. Alternativamente, esta relación negativa es un indicio más de que *Megastigmus* utiliza el recurso semillas en función de su disponibilidad, y de que los predadores emergen en función de las posibilidades de desarrollo que les otorgan la semilla, ya que plantas con muchas semillas abortadas ofrecen pocas posibilidades de desarrollo a los predadores (Lalonde y Roitberg 1992b).

El sistema *Juniperus* ssp.-*Megastigmus* aquí estudiado no confirma la hipótesis de Stephenson (1981), ya que el aborto no parece una estrategia adaptativa frente a la predación. Aunque el aborto de frutos y de semillas interactúa directamente con el predador predispersivo, no parece suponer un beneficio reproductivo para la planta hospedadora. Adicionalmente, no se da la relación positiva entre el aborto, como rasgo de la planta, y el fitness de la planta, que situaría a dicho aborto como un rasgo adaptativo seleccionado o mantenido por los predadores. A pesar de la coincidencia fenológica entre el aborto de frutos y semillas y la predación, existe un desacoplamiento entre estos procesos, que puede estar causado por diversos factores: 1) el aborto de las semillas no siempre supone la muerte de *Megastigmus*, capaz de desarrollarse sobre las semillas abortadas; 2) las hembras de *Megastigmus* podrían compensar el descenso poblacional provocado por el aborto de los frutos, gracias a un aumento de la movilidad o de una respuesta funcional en forma de tasa de ovoposición (Fernandes y Whitham 1989, Candau *et al.* 1994, Turgeon *et al.* 1994, Jarry *et al.* 1997); 3) la variedad de hospedadores (*J. communis* y *J. sabina* en el caso aquí presentado) actúa como mecanismo para asegurar la supervivencia del predador de semillas, amortiguando, entre especies de hospedador, las pérdidas debidas al aborto de frutos y semillas (Turgeon *et al.* 1994), y 4) la eficacia biológica puede ser más dependiente de factores como el tamaño de la planta o la mortalidad de las semillas debida al aborto, que del efecto de los predadores (Evans *et al.* 1989, De Steven 1982, Lalonde y Roitberg 1992b, Traveset 1995, Gómez y García 1997).

CAPITULO 4:
VARIACION GEOGRAFICA EN LA VIABILIDAD DE LAS
SEMILLAS EN *Juniperus communis*.

INTRODUCCION

La producción de semillas viables en plantas superiores está determinada por factores que actúan a nivel predispersivo, como la cantidad y calidad de polen, la disponibilidad de recursos y la predación predispersiva (Fenner 1985). La combinación de estos factores en el espacio y en el tiempo provoca que la producción de semillas varíe entre individuos, poblaciones, estaciones y años (e.g. Stephenson 1981, Casper y Wiens 1981, Casper 1984, Ågren 1988, Allison 1990, Ågren y Willson 1992, Rathcke y Real 1993, Houle y Filion 1993, Traveset 1995, Wilson *et al.* 1996). En relación con la variación espacial, la mayoría de los citados estudios se centran en las diferencias entre distintas poblaciones de una misma región y raramente se abarcan niveles espaciales a escala geográfica amplia (e.g. Houle y Babeaux 1992, Kärkkäinen *et al.* 1996).

A la hora de estudiar la influencia de los gradientes ecológicos en la biología reproductiva de las plantas, es necesario contar con especies cuya área de distribución cubra un amplio rango de variación geográfica. En este tipo de especies, es de esperar que su capacidad reproductiva se vea afectada por los cambios climáticos asociados a la variación latitudinal, tal y como ocurre con la fenología (Lacey 1988, Fuentes 1992), el crecimiento (Chapin 1981, Chapin y Chapin 1981) o el tamaño (Li *et al.* 1998) de las plantas. Por otra parte, la estructura del área de distribución puede influir también en la variación a nivel reproductivo, bien a través de procesos de fragmentación y aislamiento genético entre poblaciones (Ellstrand y Elam 1993) o bien porque las poblaciones situadas en los bordes del área de distribución están expuestas a mayor estrés ambiental (Silvertown y Lovett-Doust 1993, Eriksson 1996). El estudio de las poblaciones en el límite del área de distribución puede mostrar el efecto de un clima más severo que, a través de la limitación en la adquisición de recursos y la duración de la estación de crecimiento, se refleja en reducciones de la producción de semillas viables (Pigott y Huntley 1981). En este sentido, el área de distribución de una planta puede mostrar un límite de distribución geográfico, hasta donde aparecen individuos de la planta más o menos

aislados, y un límite operacional reproductivo, hasta donde los valores de cuajado de las semillas permiten una regeneración poblacional activa (Pigott 1989, 1992, Pigott y Huntley 1981, Woodward 1990, 1997).

J. communis es una de las gimnospermas de distribución más amplia en el Holártico, apareciendo desde las montañas circunmediterráneas hasta la tundra ártica (Polunin y Walters 1985). El enebro muestra una distribución continua en el norte y centro del continente eurasiático, pero progresivamente fragmentada hacia la región mediterránea, donde las poblaciones se localizan exclusivamente en zonas de alta montaña. Las poblaciones mediterráneas muestran una dinámica poblacional de tipo remanente, en comparación con las poblaciones septentrionales, que sugiere una baja capacidad de regeneración poblacional (Cap. 1). Considerando estas diferencias geográficas en regeneración natural, es posible esperar una diferencia en capacidad reproductiva, definida como producción de semillas viables, a lo largo del eje norte-sur. En este capítulo se estudia la variación espacial en la viabilidad de las semillas de *J. communis* abarcando prácticamente todo el gradiente latitudinal de la especie y, considerando tanto poblaciones centrales en el área de distribución como poblaciones marginales. Por otra parte, se consideran simultáneamente dos niveles jerárquicos de escala espacial: la variación entre regiones dentro del continente europeo y la variación entre poblaciones dentro de dichas regiones. Considerando el número de semillas por fruto, la predación predispersiva y el aborto de las semillas como variables limitantes de la producción de semillas viables, se plantean las siguientes cuestiones:

- 1- ¿Cuáles son los niveles espaciales de variación en la producción de semillas predadas, abortadas y sanas?
- 2- ¿Existe relación entre la latitud y la producción de los distintos tipos de semillas?
- 3- ¿Cómo se interpretan los posibles gradientes de viabilidad de semillas en el marco de la distribución y la capacidad de regeneración de la especie?

METODOS

La variación geográfica en los patrones de viabilidad y predación de semillas de *J. communis* se analiza considerando poblaciones de esta especie situadas en distintas regiones del paleártico, a lo largo de un gradiente geográfico amplio (Fig. 4.1). Entre 1994 y 1996, se recolectaron, de Agosto a Noviembre, 21586 frutos maduros de 572 plantas en 31 poblaciones, localizadas en España, Suiza, Reino Unido, Rusia y Suecia (Tablas 4.1 y 4.2). Como regiones se han considerado las siguientes categorías: Andalucía, Centro de España, Norte de España, Alpes, Gran Bretaña, Siberia Central y Suecia.

Figura 4.1. Localización de las poblaciones de *J. communis* estudiadas. Se señala el número de poblaciones estudiadas en las distintas áreas o localidades.

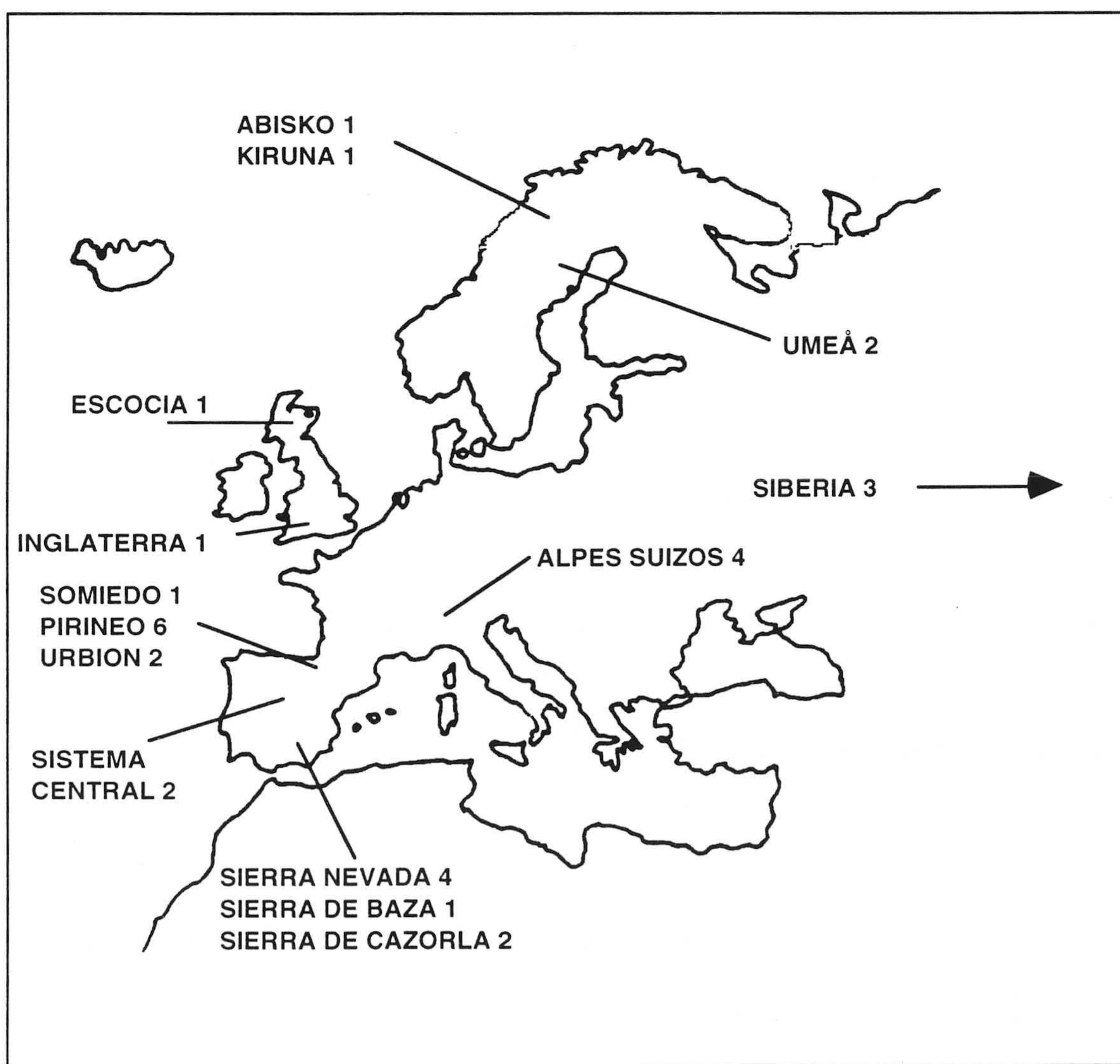


Tabla 4.1. Poblaciones de *J. communis* muestreadas en el estudio de la variación geográfica en la viabilidad de las semillas. Se indica el nombre de cada población, el código utilizado para designarlas, su localización geográfica, sus coordenadas de latitud (°N) y longitud (°) y su altitud (m s.n.m.). Se indica la categoría regional donde se clasificó cada población.

Población	código	Area geográfica	Provincia - País	latitud	longitud	altitud	Región
Campos de Otero	AN1	Sierra Nevada	Granada - España	37.10	3.35 W	2200	Andalucía
Dornajo	AN2	Sierra Nevada	Granada - España	37.10	3.35 W	1900	Andalucía
Trevenque	AN3	Sierra Nevada	Granada - España	37.10	3.35 W	1600	Andalucía
Maitena	AN4	Sierra Nevada	Granada - España	37.10	3.35 W	2100	Andalucía
Boleta	AN5	Sierra de Baza	Granada - España	37.30	2.45 W	2000	Andalucía
Collado Cabañas	AN6	Sierra de Cazorla	Jaén - España	37.60	3.05 W	2000	Andalucía
Navas de la Correhuela	AN7	Sierra de Cazorla	Jaén - España	37.70	3.10 W	1700	Andalucía
Puerto Navacerrada	CE1	Sierra de Guadarrama	Madrid - España	40.49	3.55 W	2200	Centro España
Valdesquí	CE2	Sierra de Guadarrama	Madrid - España	40.48	4.10 W	1900	Centro España
Puerto Sta. Inés	NE1	Sierra Cebollera	Soria - España	42.04	2.35 W	1650	Norte España
Puerto Piqueras	NE2	Sierra de Urbión	Soria - España	42.04	2.30 W	1450	Norte España
Lakora N	NE3	Pirineo occidental	Navarra - España	42.57	0.55 W	1500	Norte España
Lakora S	NE4	Pirineo occidental	Navarra - España	42.57	0.55 W	1500	Norte España
Belagoa	NE5	Pirineo occidental	Navarra - España	42.56	0.55 W	1000	Norte España
Piedra S. Martín	NE6	Pirineo occidental	Navarra - España	42.55	0.53 W	1750	Norte España
Orhy	NE7	Pirineo occidental	Navarra - España	42.58	1.02 W	1450	Norte España
Hecho	NE8	Pirineo central	Huesca - España	42.40	0.42 W	1700	Norte España
Somiedo	NE9	Cordillera Cantábrica	Asturias - España	43.09	6.15 W	1000	Norte España
Andermatt	AL1	Alpes suizos	Uri - Suiza	46.38	8.36 E	1750	Alpes
Oberalppass	AL2	Alpes suizos	Uri - Suiza	46.39	8.02 E	1900	Alpes
Eigergletscher	AL3	Alpes suizos	Oberland - Suiza	46.34	8.18 E	2100	Alpes
Grimselee	AL4	Alpes suizos	Oberland - Suiza	46.34	8.34 E	2200	Alpes
Noar Hill	GB1	Hampshire	Sussex - Reino Unido	51.05	0.56 W	200	Gran Bretaña
Glen Gairn	GB2	Montes Grampian	Escocia - Reino Unido	57.05	3.10 W	410	Gran Bretaña
Arshan 1	SI1	Montes Sayan	Buriatia - Rusia	51.55	99.53 E	800	Siberia central
Arshan 2	SI2	Montes Sayan	Buriatia - Rusia	51.55	99.53 E	800	Siberia central
Arshan 3	SI3	Montes Sayan	Buriatia - Rusia	51.55	99.53 E	800	Siberia central
Nydala 1	SU1	Umeå Kommun	Västerbottens - Suecia	63.50	20.15 E	100	Suecia
Nydala 2	SU2	Umeå Kommun	Västerbotten - Suecia	63.50	20.15 E	100	Suecia
Kiruna	SU3	Kiruna Kommun	Norrbottnens - Suecia	67.53	20.15 E	400	Suecia
Abisko	SU4	Kiruna Kommun	Lapland - Suecia	68.21	18.50 E	600	Suecia

Todos los frutos se diseccionaron, contándose el número de semillas predadas, abortadas y sanas según los criterios explicados en el Capítulo 2. El patrón de viabilidad de las semillas se ha estudiado considerando: 1- el número de semillas (predadas, abortadas y sanas) que aparecían por fruto, en promedio para cada planta; y 2- el porcentaje de semillas predadas, abortadas y sanas, respecto al total de semillas analizadas por planta.

Tabla 4.2. Resumen de tamaños de muestreo en número de plantas, total de frutos, mínimo y máximo de frutos analizados por planta, total de semillas, mínimo y máximo de semillas analizados por planta, para cada población de *J. communis*.

Población	N plantas	N frutos	rango frutos	N semillas	rango semillas
Campos de Otero	75	2551	10 - 70	6240	24 - 176
Dornajo	19	360	3 - 45	584	3 - 93
Trevenque	20	608	13 - 36	1396	28 - 96
Maitena	20	785	5 - 82	1868	10 - 221
Boleta	20	654	29 - 36	1674	62 - 100
Collado Cabañas	20	655	25 - 34	1427	42 - 98
Navas de la Correhuela	12	182	8 - 31	451	21 - 79
Puerto Navacerrada	20	787	31 - 40	2085	80 - 119
Valdesquí	20	646	9 - 40	1700	25 - 111
Puerto Sta. Inés	20	776	16 - 40	2161	46 - 116
Puerto Piqueras	20	730	16 - 40	1956	44 - 118
Lakora N	12	646	45 - 78	1505	89 - 205
Lakora S	9	454	45 - 60	954	85 - 150
Belagoa	11	582	25 - 80	1191	37 - 165
Piedra S. Martín	19	739	34 - 47	1896	79 - 126
Orhy	18	674	33 - 40	1864	75 - 119
Hecho	20	780	34 - 40	2202	92 - 121
Somiedo	10	323	9 - 40	607	22 - 100
Andermatt	5	510	21 - 177	1016	25 - 400
Eigergletscher	6	212	13 - 50	394	21 - 94
Grimselsee	8	370	18 - 80	700	37 - 140
Oberalppass	13	1166	67 - 120	2842	104 - 346
Noar Hill	22	790	27 - 40	1556	42 - 101
Glen Gairn	6	129	14 - 24	260	31 - 59
Arshan 1	13	912	10 - 120	1623	10 - 342
Arshan 2	24	1008	7 - 107	1389	8 - 232
Arshan 3	4	115	4 - 85	214	4 - 174
Nydala 1	25	728	12 - 40	1689	28 - 103
Nydala 2	20	1078	5 - 122	2189	11 - 208
Kiruna	23	519	5 - 40	844	6 - 82
Abisko	38	1195	8 - 90	1881	8 - 191

Análisis estadísticos

La variación geográfica en la viabilidad de las semillas se ha analizado considerando dos escalas espaciales jerárquicas: variación entre regiones y variación entre poblaciones dentro de dichas regiones. Para ello se ha utilizado un Anova-2 vías considerando como factores *región* y *población*, este último como factor aleatorio encajado dentro del factor región. Como variables dependientes se consideraron, separadamente, el número de semillas por fruto (diferenciando totales, predadas, sanas y abortadas) y las proporciones de semillas sanas, predadas y abortadas por planta. El cociente F del factor región se calculó según el procedimiento GLM proporcionado por el programa JMP para Macintosh, que utiliza el algoritmo “ $0.82 \times MC \text{ población} + 0.18 \times MC \text{ error}$ ” como denominador (ver también Ayres y Thomas 1990). En el caso de las proporciones de los tres tipos de semillas, y para determinar el grado de diferencia de la región Andalucía respecto a cada una de las restantes regiones se han calculado los contrastes a posteriori proporcionados por el Anova-2 vías encajado. Estos contrastes miden la diferencia en las medias de mínimos cuadrados en comparaciones apareadas entre regiones, expresada por medio del signo, valor y grado de significación del estadístico t. Un signo positivo y significativo en el estadístico t se interpreta como una diferencia positiva y significativa entre Andalucía y la región considerada.

Para estudiar la posible relación entre la estructura espacial de las poblaciones y sus diferencias en la viabilidad de las semillas se utiliza un test de Mantel (Legendre 1993), basado en la comparación entre matrices de distancias. Este test proporciona un coeficiente de correlación entre matrices (r_{AB}) que mide cómo la variación en las distancias en la matriz A se corresponde con la variación de las distancias en la matriz B y su valor es equivalente a un coeficiente de correlación de Pearson con grados de libertad = n^2 de distancias - 1. En este caso, se ha comparado la matriz de orden 31 generada por las distancias geográficas (calculadas en km) entre cada dos poblaciones, de las 31 poblaciones estudiadas, con la matriz de las distancias en la proporción de aborto (valor absoluto de la diferencia entre la proporción de

aborto entre cada dos poblaciones). De esta forma se estudia si las diferencias entre poblaciones en el patrón de aborto de semillas se corresponden con la distancia geográfica entre poblaciones: un valor significativo y positivo de dicho coeficiente indicaría que cuanto más lejanas son las poblaciones mayor es su diferencia en cuanto a la proporción de aborto. Para la ejecución de dicho test se ha utilizado el programa Mantel² para Macintosh elaborado por Pedro Jordano, utilizando 10000 aleatorizaciones y el valor 1 como valor generador aleatorio.

Por último, se ha estudiado la relación entre la latitud y viabilidad, utilizando un ajuste de regresión que considera la latitud como variable independiente y el número de semillas y las proporciones de viabilidad como variables dependientes. Se utilizaron análisis de regresión simple y polinomial de orden 2, eligiéndose el segundo cuando el modelo explicaba un mayor porcentaje de variación y mostraba un nivel de significación mayor. La latitud se ha expresado en grados enteros, utilizándose, en las variables dependientes, la media de las poblaciones que compartían el mismo valor de latitud como un único punto en la regresión, para evitar pseudorreplicación (Hulbert 1984). Dentro de este análisis se han considerado los valores de las proporciones de semillas sanas, predadas y abortos ofrecidos por Ward (1982) para las poblaciones del sur de Inglaterra (Breck, Roche Court 1, Roche Court 2 y Blakes Firs, todas ellas con latitud 51°).

En caso necesario, las variables fueron transformadas logarítmica o arcosenicamente para ajustarse a los requisitos de normalidad y homocedasticidad de las pruebas paramétricas (Zar 1996).

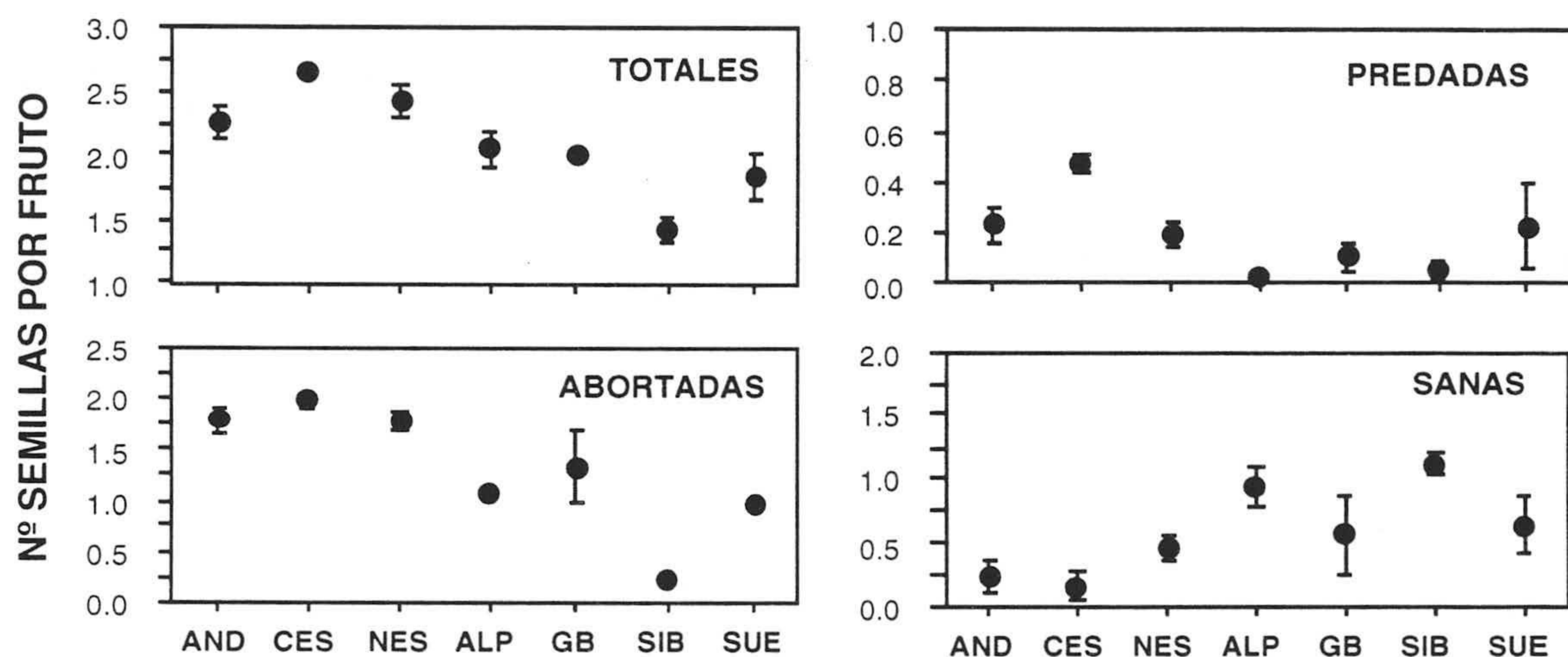
RESULTADOS

Número de semillas por fruto

El número de semillas por fruto en *J. communis* varió considerablemente entre regiones. Las regiones de la Península Ibérica mostraron el número máximo de semillas por fruto, apareciendo el valor mínimo en las poblaciones de Siberia (Fig.

4.2). Este patrón de variación entre regiones apareció también en el número de semillas abortadas por fruto, de forma que ambas variables aparecen significativamente correlacionadas ($r_s = 0.928$, $p=0.002$, $n=7$ regiones, correlación de Spearman). Las regiones ibéricas consideradas también mostraron más semillas predadas por fruto que el resto (Fig. 3.2). El número de semillas sanas fue mínimo en las regiones ibéricas, siguiendo un patrón contrario al del número total de semillas por fruto ($r_s = -0.857$, $p=0.014$, $n=7$ regiones, correlación de Spearman).

Figura 4.2. Representación de los valores promedio (\pm ES) del número de semillas totales, sanas, predadas y abortadas por fruto en *J. communis*, en distintas regiones. Las medias se obtienen a partir de los valores de las poblaciones de cada región (AND= Andalucía, CES= Centro España, NES= Norte España, ALP= Alpes, GB= Gran Bretaña, SIB= Siberia, SUE= Suecia).



El número total de semillas por fruto varió significativamente a nivel regional y poblacional, con un reparto equitativo de la variación para ambos factores (Anova, Tabla 4.3). El número de semillas predadas por fruto varió significativamente a nivel poblacional, pero no regionalmente. Por el contrario, la variación del número de abortadas por fruto dependió más de la escala regional que de las diferencias poblacionales. Región y, mayormente, población fueron factores significativos en el Anova respecto al número de semillas sanas por fruto (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Resumen de Anovas considerando como factores la región y la población (encajado dentro de región), respecto al número de semillas totales, predadas, abortadas y sanas por fruto. Se indican los valores de: suma de cuadrados (SC), cociente F, nivel de significación (*: $p < 0.05$ tras ajuste de Bonferroni), R^2 ajustada (entre paréntesis) y el porcentaje de variación explicado por cada factor (grados de libertad: Región=6, Población=24, Error=541).

		SC	F	p	% Var.
Nº TOTAL	Modelo (0.594)	2.63	28.81	<0.0001 *	
	Región	1.03	5.14	0.0015 *	29.96
	Población [R]	0.96	13.40	<0.0001 *	28.72
	Error	4.28			
Nº PREDADAS	Modelo (0.440)	2.54	15.96	<0.0001 *	
	Región	0.50	1.34	0.278	3.48
	Población [R]	1.78	14.01	<0.0001 *	41.21
	Error	2.87			
Nº ABORTADAS	Modelo (0.608)	7.26	30.59	<0.0001 *	
	Región	4.55	27.19	<0.0001 *	55.66
	Población [R]	0.77	4.08	<0.0001 *	6.65
	Error	4.27			
Nº SANAS	Modelo (0.523)	6.19	21.95	<0.0001 *	
	Región	2.18	3.72	0.0089 *	21.44
	Población [R]	2.81	12.44	<0.0001 *	31.09
	Error	5.08			

Porcentajes de semillas predadas, abortadas y sanas

Los porcentajes de semillas predadas, abortadas y sanas variaron considerablemente entre poblaciones, en cada una de las regiones consideradas (Tabla 4.4, Figuras 4.3 a 4.5). Las poblaciones de la Península Ibérica mostraron un mayor ataque de *Megastigmus*, con valores del porcentaje de semillas predadas superiores, en promedio, al resto de las poblaciones (Tabla 4.4, Fig. 4.3). Valores mínimos de dicha variable aparecieron en Alpes, Siberia y Gran Bretaña. Una de las poblaciones suecas (Umeå) aparece fuertemente predada y sin embargo, no hubo indicios del predador en las poblaciones de Laponia (Kiruna y Abisko). La mayoría de las poblaciones muestran, en general, distribuciones del porcentaje de predación por *Megastigmus* dominadas por los valores bajos (Fig. 4.3). El porcentaje de aborto fue mayor en las

poblaciones peninsulares que en el resto, con valores máximos en Andalucía (Tabla 4.4, Fig. 4.4). Las menores tasas de aborto de semillas aparecieron en las poblaciones siberianas. El porcentaje de semillas sanas fue muy bajo en las poblaciones españolas, especialmente en Andalucía y Centro de España (Tabla 4.4, Fig. 4.5). Las poblaciones de Boleta y Navas de la Correhuela, en Andalucía, mostraron valores mayores, pero que en promedio fueron menores al 35%. Valores intermedios de esta variable aparecieron en las poblaciones de Alpes, Gran Bretaña y Suecia. Las poblaciones con mayor proporción de semillas sanas fueron las siberianas (Fig. 4.5).

Tabla 4.4. Valores (media±ES) de los porcentajes de semillas predadas, abortadas y sanas de *J. communis*, en distintas regiones, a partir de los valores de las poblaciones de cada región (en Gran Bretaña se incluyen las poblaciones descritas por Ward 1982).

	% predadas	% abortadas	% sanas
Andalucía	10.21±2.87	79.86±6.24	9.91±4.72
Centro de España	18.16±1.41	75.15±2.91	6.72±4.36
Norte de España	15.23±2.96	73.77±4.24	10.99±3.40
Alpes Suizos	0.98±0.62	54.56±4.42	44.44±4.58
Gran Bretaña	7.85±3.85	50.62±12.59	41.82±14.57
Siberia central	3.87±2.01	16.41±0.33	79.72±1.75
Suecia	11.36±8.96	54.03±4.95	34.58±9.83

Figura 4.3. Representación de la distribución del porcentaje de semillas predadas en distintas poblaciones de *J. communis* y en distintas regiones. La figura indica la distribución de valores con el valor de la mediana, los percentiles 50 y 75 y los valores marginales. Los códigos de cada población y sus tamaños de muestreo (n° de plantas analizadas) se especifican en las Tablas 4.1 y 4.2, respectivamente.

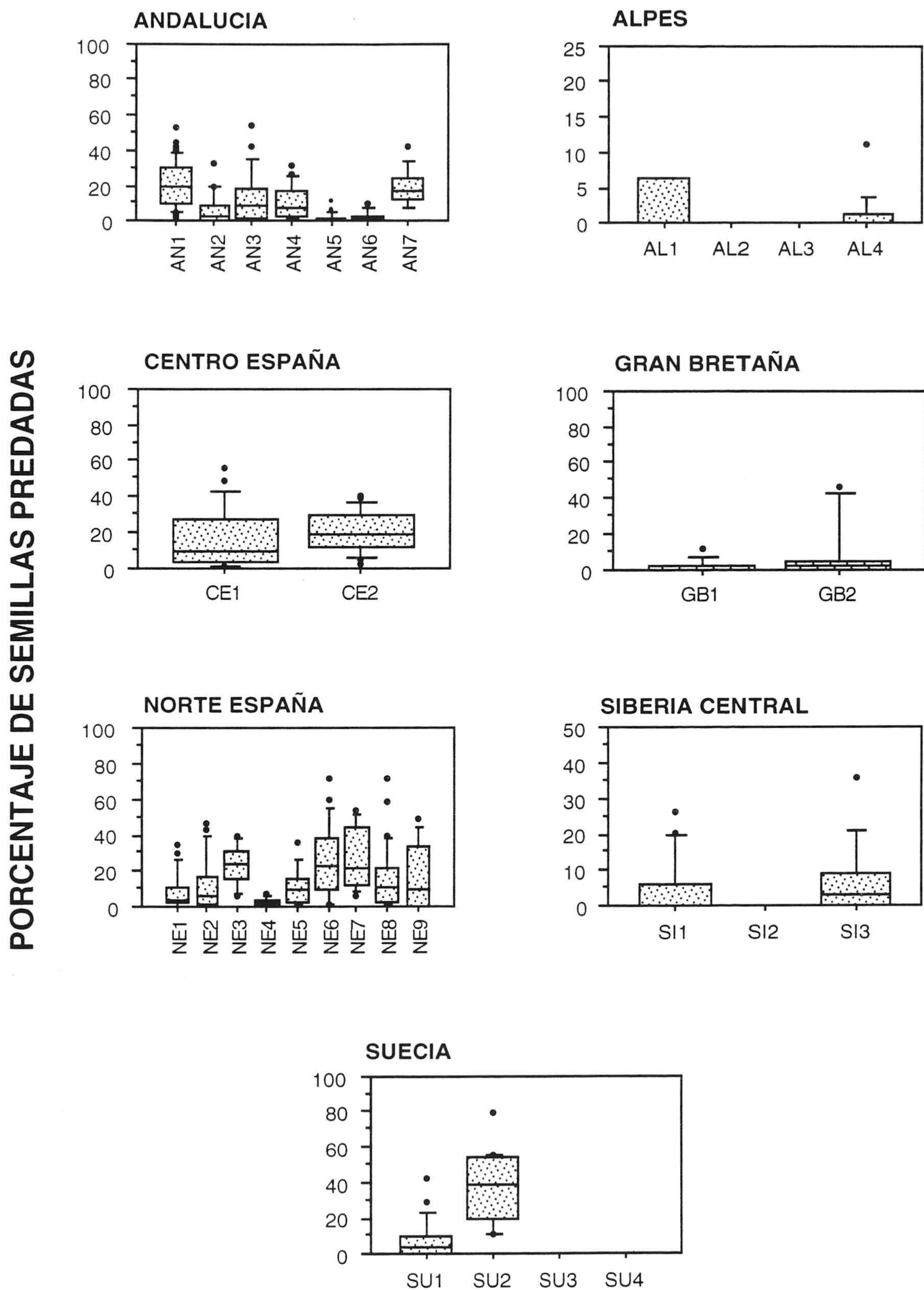


Figura 4.4. Representación de la distribución del porcentaje de semillas abortadas en distintas poblaciones de *J. communis* y en distintas regiones. La figura indica la distribución de valores con el valor de la mediana, los percentiles 50 y 75 y los valores marginales. Los códigos de cada población y sus tamaños de muestreo (n° de plantas analizadas) se especifican en las Tablas 4.1 y 4.2, respectivamente.

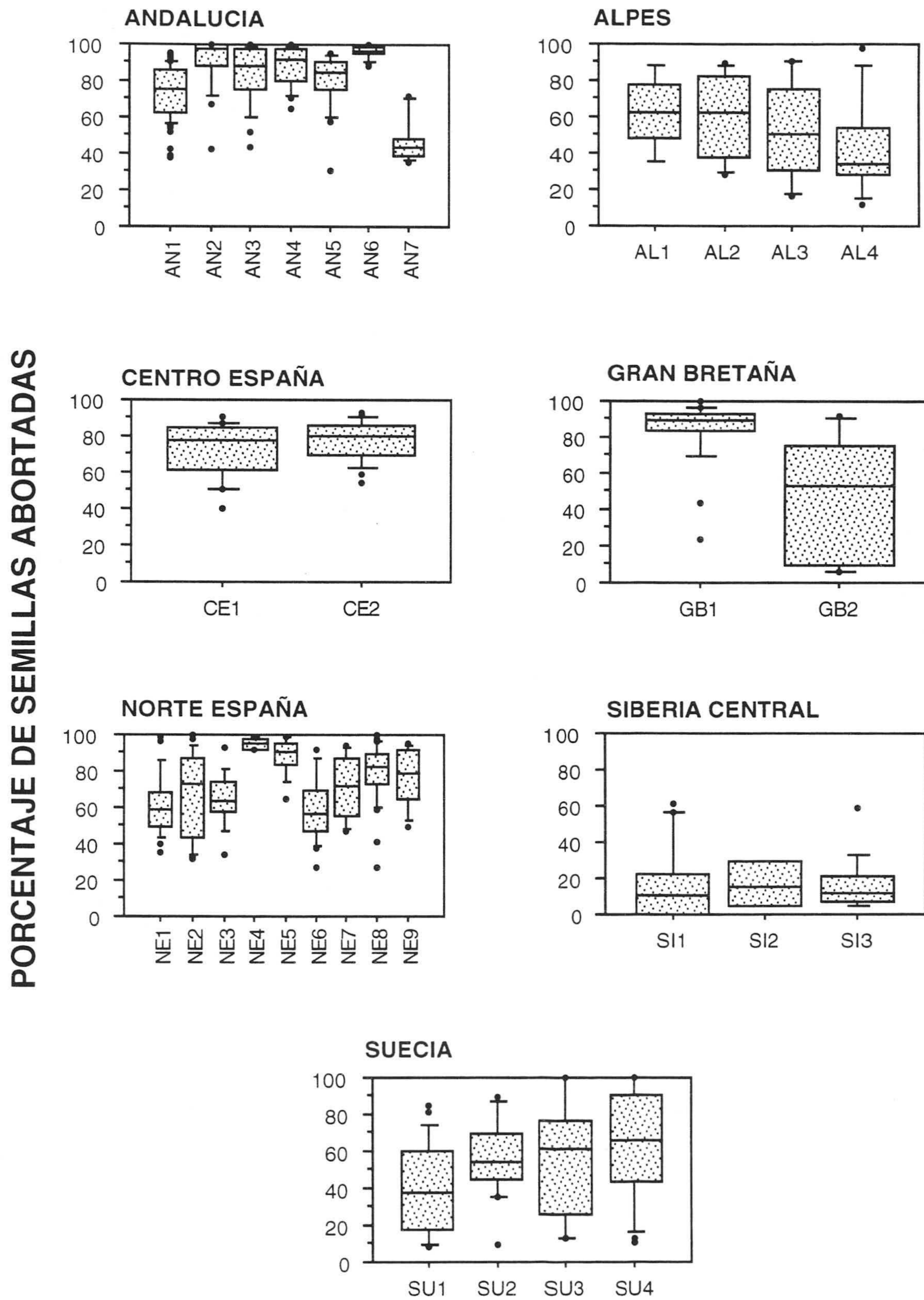
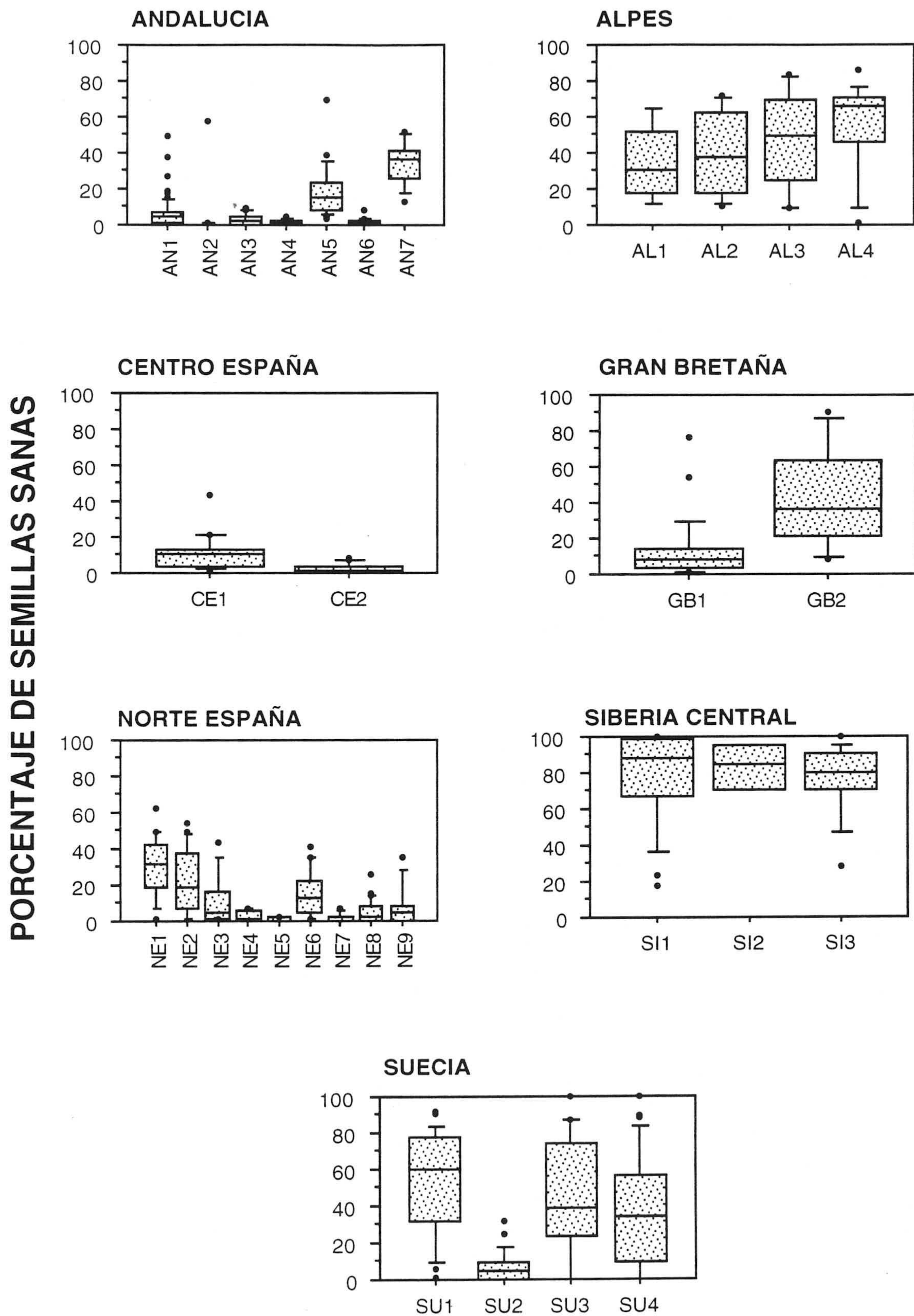


Figura 4.5. Representación de la distribución del porcentaje de semillas sanas en distintas poblaciones de *J. communis* y en distintas regiones. La figura indica la distribución de valores con el valor de la mediana, los percentiles 50 y 75 y los valores marginales. Los códigos de cada población y sus tamaños de muestreo (n° de plantas analizadas) se especifican en las Tablas 4.1 y 4.2.



El porcentaje de semillas predadas varió significativamente entre poblaciones, pero no entre regiones (Anova, Tabla 4.5). Las poblaciones andaluzas sufrieron un porcentaje de predación significativamente menor que las otras poblaciones ibéricas, pero mayor que el resto de poblaciones estudiadas. El aborto de las semillas varió significativamente respecto a los dos factores considerados en el Anova, mostrando el factor región un porcentaje de varianza explicada mayor que la población (Tabla 4.6). El porcentaje de semillas abortadas de las poblaciones andaluzas fue significativamente menor que el del resto de regiones. De forma parecida, el porcentaje de semillas sanas varió significativamente tanto entre regiones como entre poblaciones, con un mayor porcentaje de variación explicado por la región (Anova, Tabla 4.7). El porcentaje de semillas sanas de las poblaciones de Andalucía fue similar al de las otras regiones peninsulares, pero significativamente menor que el del resto de regiones europeas.

Tabla 4.5. Resumen de Anova considerando como factores la región y la población respecto al porcentaje de semillas predadas (ver Tabla 4.3 para abreviaturas, grados de libertad: Modelo=30, Región=6, Población=24, Error=541).

Fuente	%	SC	F	p	gl
REGION	5.86	4.06	1.52	0.2128	6
POBLACION [R]	45.76	12.86	17.52	<0.0001 *	24
Error		16.55			541
MODELO		18.71	20.39	<0.0001 *	30
$R^2_{ajust.}=0.505$					
Contrastes vs. Andalucía			t	p	gl
CENTRO ESPAÑA			-4.82	0.0001 *	1
NORTE ESPAÑA			-4.14	0.0001 *	1
ALPES			5.88	<0.0001 *	1
GRAN BRETAÑA			2.43	0.015	1
SIBERIA CENTRAL			3.81	0.0002 *	1
SUECIA			1.74	<0.082	1

Tabla 4.6. Resumen de Anova considerando como factores la región y la población respecto al porcentaje de semillas abortadas (ver Tabla 4.3 para abreviaturas, grados de libertad: Modelo=30, Región=6, Población=24, Error=541).

Fuente	%	SC	F	p	gl
REGION	33.87	17.74	7.86	<0.0001 *	6
POBLACION [R]	18.20	10.69	7.63	<0.0001 *	24
Error		31.58			541
MODELO		35.71	20.39	<0.0001 *	30
R ² ajust.= 0.504					

Contrastes vs. Andalucía	t	p	gl
CENTRO ESPAÑA	2.37	0.0181 *	1
NORTE ESPAÑA	3.26	0.0012 *	1
ALPES	6.45	<0.0001 *	1
GRAN BRETAÑA	3.13	0.0018 *	1
SIBERIA CENTRAL	15.23	<0.0001 *	1
SUECIA	10.13	<0.0001 *	1

Tabla 4.7. Resumen de Anova considerando como factores región y población respecto al porcentaje de semillas sanas (ver Tabla 4.3 para abreviaturas, grados de libertad: Modelo=30, Región=6, Población=24, Error=541).

Fuente	%	SC	F	p	gl
REGION	44.35	27.88	9.74	<0.0001 *	6
POBLACION [R]	19.65	13.67	10.54	<0.0001 *	24
Error		29.25			541
MODELO		54.11	33.36	<0.0001 *	30
R ² ajust.=0.629					

Contrastes vs. Andalucía	t	p	gl
CENTRO ESPAÑA	0.38	0.701	1
NORTE ESPAÑA	-0.84	0.401	1
ALPES	-10.01	<0.0001 *	1
GRAN BRETAÑA	-4.90	0.0001 *	1
SIBERIA CENTRAL	-18.19	<0.0001 *	1
SUECIA	-11.12	<0.0001 *	1

Las regiones con un mayor número de semillas por fruto mostraron una proporción mayor de semillas abortadas ($r_s=0.857$, $p=0.013$, $n=7$ regiones, correlación de Spearman) y menor de semillas sanas ($r_s=-0.821$, $p=0.023$, $n=7$ regiones, correlación de Spearman) que las regiones con frutos con pocas semillas. Sin embargo, el porcentaje de semillas predadas en distintas regiones fue independiente del número de semillas por fruto de dichas regiones ($r_s=0.643$, $p=0.119$, $n=7$ regiones, correlación de Spearman).

Correlación espacial en la viabilidad de las semillas

El test de Mantel proporcionó un coeficiente de correlación positivo y significativo entre la matriz de distancias geográficas y la matriz de diferencias en la tasa de aborto ($r_{AB}=0.673$, $p<0.0001$, $gl=30$). Esto indica que las diferencias en la tasa de aborto aumentan conforme las poblaciones se hacen más alejadas unas de otras, y que poblaciones más cercanas geográficamente comparten niveles de aborto similares.

Latitud y viabilidad de las semillas

Tanto el número total de semillas por fruto como el número de semillas abortadas por fruto tendieron a disminuir conforme aumentó la latitud de las poblaciones consideradas (Fig. 4.6). En el caso de las semillas abortadas, esta tendencia se ajustó significativamente a un modelo de regresión polinomial de orden 2 (Tabla 4.8), de forma que el número mínimo de semillas abortadas por fruto apareció en latitudes intermedias, aumentando en los valores extremos hacia el norte y, especialmente, hacia el sur. El número de semillas sanas por fruto mostró una tendencia contraria, con valores máximos en latitudes intermedias y mínimos en los extremos del gradiente.

Figura 4.6. Representación de los valores del número de semillas totales, abortadas y sanas por fruto en función de la latitud, en grados. Cada punto representa el valor promedio de las poblaciones en cada grado de latitud (el correspondiente a Andalucía se representa en negro).

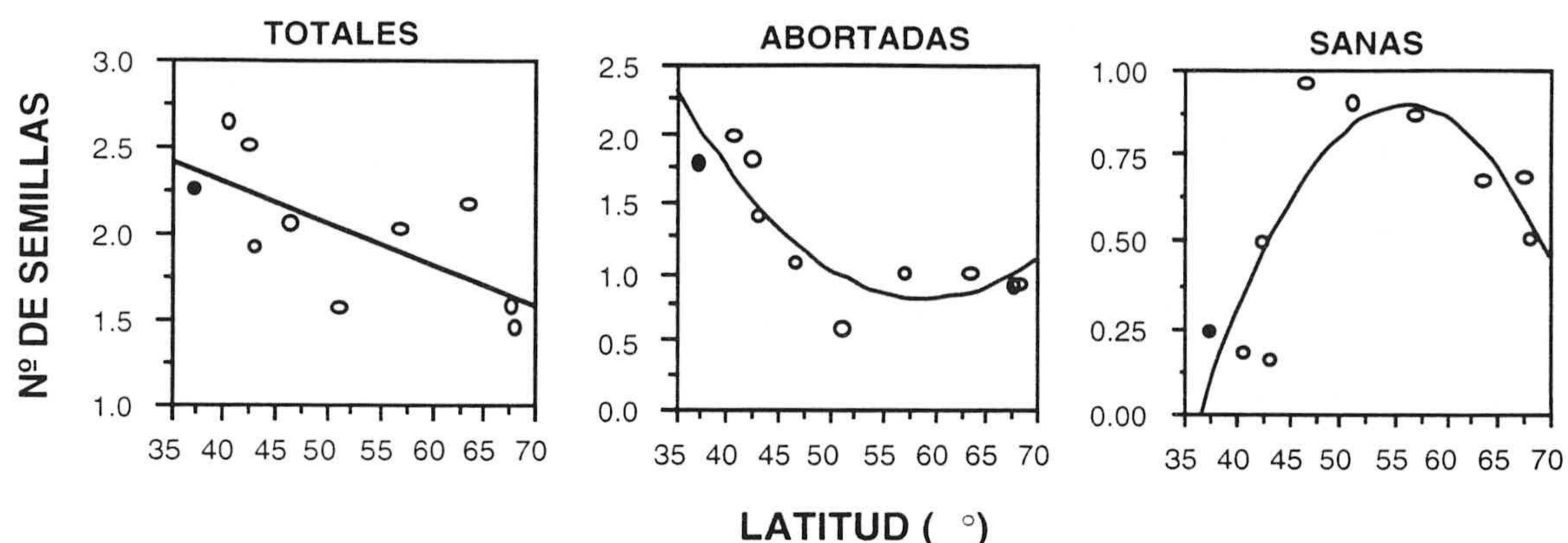


Tabla 4.8. Resumen de Análisis de Regresión, simple y polinomial de orden 2, considerando la latitud como variable independiente y el número de semillas por fruto (totales, sanas, predadas y abortadas) como variables dependientes, respectivamente. Para cada análisis se indica la ecuación de regresión, los valores de R^2 ajustado, la prueba de F y el nivel de significación (*: $p < 0.05$ tras ajuste de Bonferroni).

Variable (Y)	Ecuación de regresión	R^2 ajust.	F	p
Nº TOTAL	$y = 1.37 - 0.63x$	0.476	7.26	0.027
Nº PREDADAS	$y = 0.55 - 0.28x$	0.180	1.75	0.222
Nº ABORTADAS	$y = -23.02 + 26.71x - 7.66x^2$	0.667	9.99	0.008 *
Nº SANAS	$y = 18.11 - 20.13x + 5.68x^2$	0.534	6.15	0.028

El porcentaje de semillas predadas por *Megastigmus* fue independiente de la latitud de las poblaciones (Tabla 4.9). Por el contrario, el porcentaje de semillas abortadas, con un valor máximo en Andalucía, disminuyó conforme aumentaba la latitud hasta valores intermedios, volviendo a aumentar en los valores extremos de las poblaciones al norte de Suecia (Fig. 4.7). El porcentaje de semillas sanas mostró un patrón de variación con respecto a la latitud contrario al del porcentaje de semillas abortadas. Tanto el porcentaje de abortos como el porcentaje de semillas sanas aparecieron relacionados con la latitud, ajustándose significativamente a un modelo de regresión polinomial de orden 2 respecto a esta variable (Tabla 4.9).

Figura 4.7. Representación de los valores del porcentaje de semillas sanas y abortadas en función de la latitud, en grados. Cada punto representa el valor promedio de las poblaciones en cada grado de latitud (el correspondiente a Andalucía se representa en negro).

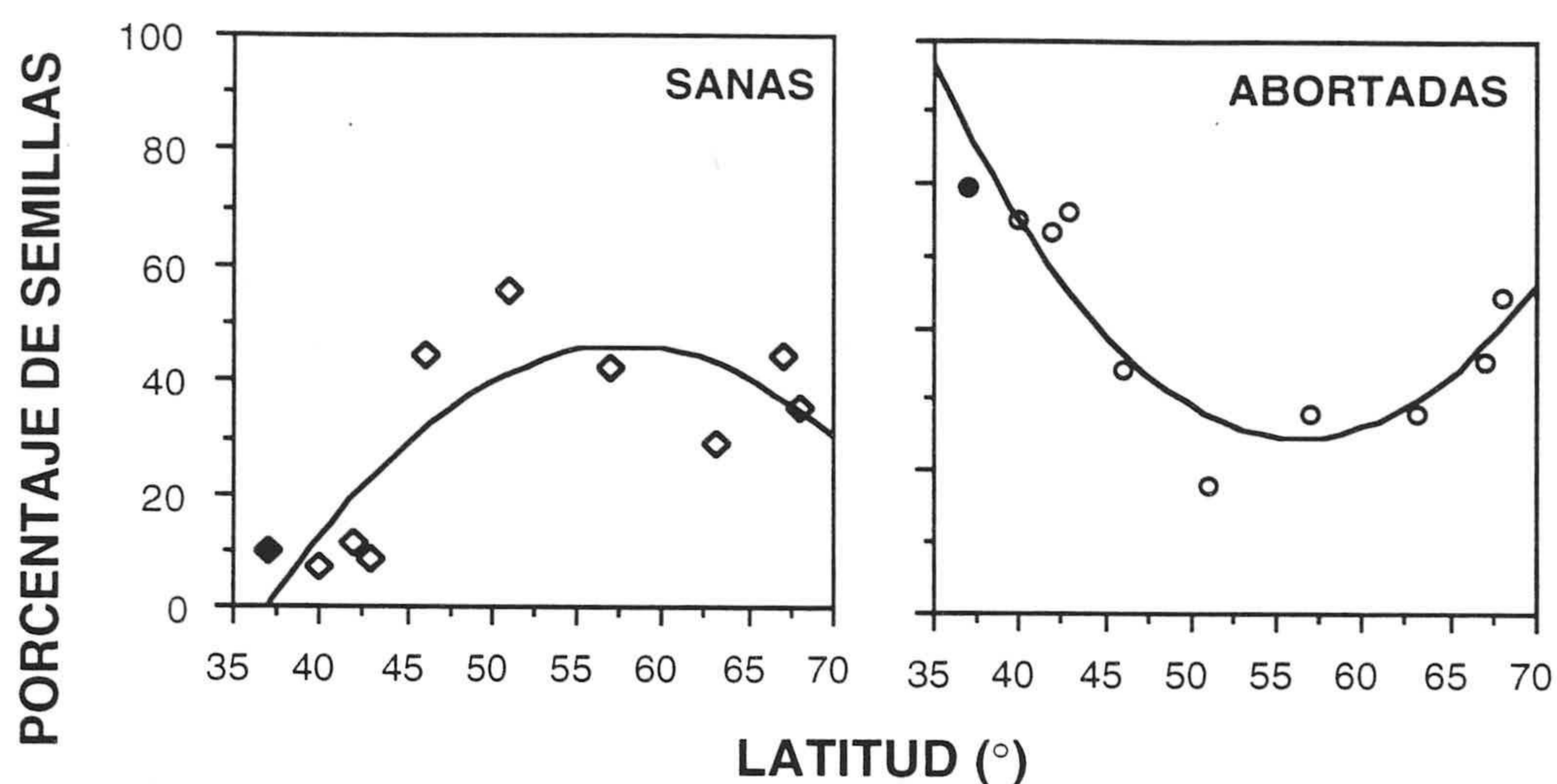


Tabla 4.9. Resumen de Análisis de Regresión, simple y polinomial de orden 2, considerando la latitud como variable independiente y los porcentajes de semillas sanas, predadas y abortos como variables dependientes (ver Tabla 4.8 para abreviaturas).

Variable (Y)	Ecuación de regresión	R ² ajust.	F	p
% PREDADAS	$y=1.91-0.96x$	0.17	2.90	0.126
% ABORTADAS	$y=43.46-49.09x+14.08x^2$	0.70	11.74	0.005 *
% SANAS	$y=-44.02+50.78x-14.41x^2$	0.56	6.71	0.023 *

DISCUSION

Variación espacial y predación por *Megastigmus*

La interacción entre *J. communis* y el predador de semillas *Megastigmus* varía fuertemente a nivel espacial, en el sentido de que distintas poblaciones representan distintos grados de interacción entre el predador y la planta. Esta fuerte variación entre poblaciones ha sido resaltada ya en los diversos estudios sobre este sistema (Vikberg 1966, Ward 1982, Roques 1983, Roques *et al.* 1984). En el caso aquí descrito, la variación espacial no se translada a una escala superior, ya que las

diferencias se diluyen cuando se considera la predación en distintas regiones y latitudes. Por lo tanto, no parece que la incidencia de *Megastigmus* esté controlada, dentro del área de distribución, por factores climáticos operando a nivel geográfico. Sin embargo, sí es posible que la avispa tenga un límite de expansión boreal, marcado por la entrada en condiciones de tundra, ya que no aparecieron indicios de predación en las poblaciones de Kiruna y Abisko.

La importancia del predador en la pérdida de semillas parece estar más determinada por factores a nivel local que a nivel geográfico amplio. En este sentido, diversos estudios muestran que la variación entre poblaciones en la predación predispersiva está influenciada por variaciones topográficas y altitudinales, que determinan diferencias climáticas a nivel local (Jordan 1962, Janzen 1975, Randall 1982, Nalepa 1989, Kelly *et al.* 1992). También diferencias locales en las causas de mortalidad de los predadores, como factores meteorológicos o enemigos naturales (Jordan 1962, Traveset 1991, 1992) pueden generar diferencias en el ataque a las semillas. Por último, teniendo en cuenta que la incidencia de *Megastigmus* está fuertemente determinada por la abundancia de semillas a nivel poblacional (Cap. 2, Roques *et al.* 1988, Turgeon *et al.* 1994, Jarry *et al.* 1997), las diferencias entre poblaciones pueden ser debidas a diferencias en disponibilidad de frutos. Considerando la variación interanual de la cosecha de frutos de *J. communis* (Cap. 2, Jordano 1993) y que los ciclos temporales de producción de frutos no coinciden entre poblaciones, incluso a nivel local (Cap. 5, Jordano 1993), los valores de ataque del predador en distintas poblaciones pueden representar distintos momentos puntuales dentro del ajuste temporal entre disponibilidad de frutos y población del predador.

Aborto de semillas y variación geográfica

Las pérdidas reproductivas debidas al aborto de semillas en *J. communis* muestran un claro patrón de variación espacial con estructura jerárquica. Por una parte, se observa que, aunque las poblaciones difieren fuertemente entre sí, la mayor parte de la variación en el aborto se produce a escala regional y que las diferencias son

mayores cuanto más separadas están las poblaciones. En esta especie, el distanciamiento entre poblaciones coincide con un aumento de la fragmentación de su área de distribución, especialmente en dirección sur (Polunin y Walters 1983). Distancia y fragmentación entre poblaciones sugieren la importancia de factores genéticos en el cuajado de las semillas en *J. communis*. En este sentido, el aislamiento genético entre poblaciones, debido a una restricción de la dispersión genética vía polen o semillas, puede conllevar un aumento de la endogamia y la deriva génica conforme se disgrega el área de distribución (Ellstrand y Elam 1993). La endogamia y la autofecundación son una causa frecuente del aborto de semillas en numerosas especies de plantas, resultado de alelos deletéreos y letales recesivos que afectan al embrión o al endospermo (Owens *et al.* 1981, 1982, 1991, Levin 1984, Wiens 1984, Lee 1988, Rathke y Real 1993). Por otra parte, la depresión por endogamia en poblaciones que han estado aisladas por un número alto de generaciones puede representar el efecto de acumulación de mutaciones perjudiciales (Lande 1994, 1995).

La relación entre variación latitudinal y cuajado de semillas sugiere también un efecto de los factores climáticos en la capacidad reproductiva de *J. communis*. Nuestros resultados corroboran firmemente el efecto latitudinal sobre la reproducción del enebro sugerido por Houle y Babeaux (1992), a partir de un pequeño gradiente latitudinal en el norte de Québec. Por otra parte, los niveles bajos de cuajado de semillas parecen ser una característica común de las coníferas de la parte norte del bosque boreal en comparación con otras poblaciones más sureñas (Hofgaard 1993, Despland y Houle 1997 y referencias allí). De forma similar, la distribución de *Tilia cordata* en Gran Bretaña aparece limitada por la falta de viabilidad de las semillas, causada por un efecto climático, lo que origina que las poblaciones norteñas estén compuestas por individuos senescentes con escasa capacidad reproductiva (Pigott 1992, Pigott y Huntley 1981). En el caso de *J. communis*, el aumento del aborto se produce tanto en el límite meridional como en el septentrional del área europea, coincidiendo con el mayor estrés climático a que se ve

sometida la planta en ambos extremos del área de distribución. Tanto la alta montaña mediterránea, en el sur, como la tundra subártica, en el norte, se caracterizan por bajas temperaturas invernales, estrés hídrico y un corto período disponible para el crecimiento vegetal, factores que influyen fuertemente en el desarrollo de las semillas en gimnospermas (Owens *et al.* 1991, Hofgaard 1993, Houle y Filion 1993, Despland y Houle 1997).

Gradientes geográficos y balances reproductivos

La variación regional y latitudinal del porcentaje de semillas abortadas es paralela a la del número de semillas por fruto. Este patrón podría considerarse como un balance de recursos entre número y calidad de las semillas (Stephenson 1981, Lee 1988), ya que al producir menos semillas por fruto se aumentaría la probabilidad de cuajado de las restantes semillas, pero expresado a nivel suprapoblacional. Sin embargo, el aumento del número de semillas no sólo se corresponde con el aumento del número y la proporción de semillas abortadas, sino también con una disminución significativa del número y la proporción de semillas viables. Por lo tanto, ante una situación de igualdad entre poblaciones en el número de frutos producidos, las poblaciones meridionales muestran una desventaja reproductiva con respecto a las septentrionales puesto que producen menos semillas sanas.

Los gradientes de variación geográfica sugieren que los patrones de producción y viabilidad de las semillas de *J. communis* están más supeditados a factores genéticos y/o ambientales a nivel suprapoblacional que a balances reproductivos intrapoblacionales. Independientemente de que la alta tasa de aborto de las semillas esté impuesta por factores de aislamiento genético, estrés climático o la interacción de ambos, dicha tasa de aborto ha de suponer un fuerte lastre para que puedan existir balances entre los distintos componentes de su fecundidad, a nivel de individuo y/o población (Despland y Houle 1997). Desde este punto de vista, las condiciones de las poblaciones en la alta montaña mediterránea pueden ser un factor clave para explicar

la independencia entre producción de frutos y aborto de semillas en *J. communis* (Cap. 2).

Capacidad reproductiva de *J. communis* y límites geográficos

El análisis espacial de la viabilidad de las semillas en *J. communis* aquí mostrado muestra una clara relación entre distancia y fragmentación poblacional, aumento del estrés ambiental climático y tasa de aborto. La disminución de viabilidad de las semillas hacia las condiciones de la alta montaña mediterránea se corresponde con las diferencias geográficas en la capacidad de regeneración, mostradas por la estructura demográfica de las poblaciones (García *et al.* 1998). Aunque no puede concluirse que la baja viabilidad de las semillas sea el factor responsable de las dinámicas remanentes del enebro en las montañas mediterráneas, queda claro que ha de ser un factor que condiciona fuertemente la capacidad de regeneración. Considerando el límite operacional reproductivo como aquel por encima del cual la capacidad de producción de semillas es insuficiente para la regeneración (Pigott 1989, 1992, Pigott y Huntley 1981, Woodward 1990, 1997), las condiciones ecológicas y biogeográficas actuales de la alta montaña mediterránea hacen que *J. communis* sobrepase dicho límite, aunque se mantiene el límite de distribución geográfica de la especie gracias a la gran longevidad de los individuos.

CAPITULO 5:
VARIACION ESPACIO-TEMPORAL EN LAS INTERACCIONES DE
***Juniperus communis* CON AVES DISPERSANTES Y**
PREDADORES DE SEMILLAS.

INTRODUCCION

Los sistemas de interacción entre plantas productoras de frutos y vertebrados frugívoros han sido ampliamente estudiados considerando los dos tipos de efecto que los frugívoros son capaces de producir sobre las plantas. En primer lugar, los vertebrados pueden ejercer sobre las plantas un efecto demográfico evaluable en términos ecológicos, a través de interacciones de dispersión y predación de semillas (Janzen 1971a, Hulme 1993, Willson 1992). En segundo lugar, los frugívoros son capaces de actuar a nivel evolutivo, ejerciendo presiones selectivas hacia determinados rasgos de las plantas relacionados con el fitness (Janzen 1971a, Howe y Smallwood 1982, Herrera 1985a, 1986, Thompson 1994).

El estudio de la variación espacio-temporal en el sistema planta-frugívoro es indispensable para comprender los efectos demográficos (Herrera *et al.* 1994, Schupp y Fuentes 1995) y evolutivos (Willson y Whelan 1993, Fuentes 1995, Jordano 1995a y b) de dicha interacción. En este sentido, es sabido que la intensidad de interacción y la composición del conjunto de frugívoros puede variar entre especies dentro de localidad (Herrera 1984c, Fuentes 1994, 1995), entre localidades dentro de especie (Herrera 1984c, Fuentes 1990, Guitián *et al.* 1992, Jordano 1993, 1995a, Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994) e interanualmente (Burger 1987, Herrera 1988a, Foster 1990, Jordano 1993, 1995a, Willson y Whelan 1993).

La intensidad de interacción entre las plantas y los frugívoros puede estar influenciada por rasgos fenotípicos de la planta como el tamaño del fruto (Jordano 1987b, Sallabanks 1993), la accesibilidad de los frutos (Denslow y Moermod 1982, Levey *et al.* 1984) y, especialmente, el tamaño de cosecha de las plantas individuales (Courtney y Manzur 1985, Davidar y Morton 1986, Jordano 1989, Foster 1990, Sallabanks 1992, Laska y Stiles 1994). La actividad de los frugívoros también puede verse afectada por las características del medio circundante, ajenas al control

genético de la planta. Las características abióticas del hábitat (Herrera 1985b, Levey 1988, Katusic-Malmborg y Willson 1988, Guitián *et al.* 1992), la estructura de la vegetación (Thébaud y Debussche 1992), la presencia de posaderos para las aves (McPherson 1987), la abundancia y proximidad de conoespecíficos de la planta (Katusic-Malmborg y Willson 1988, Sargent 1990, Laska y Stiles 1994, Gryj y Domínguez 1996, Larson 1996) y la presencia de otras especies productoras de frutos carnosos (Herrera 1984a, Englund 1993) son los principales factores externos en la interacción entre una planta y sus dispersantes.

Al ser los frutos el recurso simultáneo de dispersantes mutualistas y de predadores antagonistas, el resultado de la interacción planta-frugívoro ha de determinarse considerando el balance de efectos de ambos tipos de frugívoros en el éxito reproductivo de la planta. En este sentido, diversos estudios evalúan el papel de las aves dispersantes junto con el de los frugívoros no dispersantes, tanto otras aves (Herrera 1984c, Herrera 1985b, Herrera *et al.* 1994, Jordano 1989, 1995a, Foster 1990, Debussche e Isenmann 1992, Guitián *et al.* 1992, Willson y Whelan 1993, Traveset 1994, Fuentes 1995, Verdú y García-Fayos 1995, Alcántara *et al.* 1997), como roedores predadores (Herrera 1984a, Wästljung 1989, Englund 1993, Herrera *et al.* 1994, Santos y Tellería 1994, Gryj y Domínguez 1996).

A pesar de que los anteriores aspectos relacionados con el funcionamiento del sistema planta-frugívoro (variabilidad espacio-temporal, relación rasgos de la planta-interacción y balance entre tipos de frugívoros) han sido ampliamente estudiados por separado, son escasos los trabajos que contemplan los tres aspectos (pero ver Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994). A la hora de establecer patrones generalizables sobre los factores que influyen en las interacciones entre una especie de planta y sus frugívoros se hace necesaria una visión global, comprendiendo el mayor número de poblaciones dentro de una región, estudiadas simultáneamente durante varios años. Por otra parte, la integración de distintos niveles espaciales

jerárquicos (plantas dentro de poblaciones y poblaciones dentro de regiones) permite determinar qué escala espacial es la más relevante sobre los patrones de interacción y hasta qué punto las presiones selectivas que los frugívoros pueden ejercer sobre las plantas productoras de frutos son generalizables (Wästljung 1989, Christesen & Whitham 1991, Jordano 1993, Thompson 1988, 1994, Larson 1996).

Las poblaciones de *Juniperus communis* en las zonas de montaña del sur de la Península Ibérica interactúan con un conjunto de vertebrados frugívoros compuesto por aves dispersantes del género *Turdus* y un predador de semillas, el ratón de campo *Apodemus sylvaticus*. Considerando que la habitual complejidad de los sistemas planta-frugívoro dificulta considerablemente la detección de patrones generalizables (Sallabanks 1992), *J. communis* ofrece un adecuado sistema de estudio, por su sencillez estructural, para evaluar la variabilidad espacio-temporal en la interacción planta-frugívoro. Además, el carácter insular de las poblaciones de enebro en las montañas mediterráneas son condiciones que pueden favorecer una mayor intensidad en la interacción planta-frugívoro (Gutián *et al.* 1994). Como objetivos concretos de este Capítulo se plantean las siguientes preguntas:

- 1- ¿Hay variación entre poblaciones, entre hábitats dentro de población y entre años en las interacciones de *J. communis* con aves dispersantes y roedores predadores?
- 2- ¿Existe relación entre las características intrínsecas y extrínsecas de las plantas y la intensidad de interacción con los frugívoros y se mantienen dichas relaciones en el tiempo y en el espacio?
- 3- ¿Existe paralelismo entre los patrones de interacción que ocurren a nivel intrapoblacional y dichos patrones considerados a una escala espacial suprapoblacional?
- 4- ¿Cual es el grado de constancia interanual en las interacciones a nivel intrapoblacional y el grado coincidencia entre dispersantes y predadores en su interacción con la planta?

METODOS

Poblaciones estudiadas

Este estudio se realizó en las poblaciones de *J. communis* de Campos de Otero, Dornajo, Trevenque, Maitena, Boleta y Collado Cabañas, situadas en áreas de alta montaña de Andalucía oriental (ver también Figuras 4.1 y 8.1, Tablas 4.1 y 8.1). Dornajo, Trevenque, Boleta y Collado Cabañas se sitúan en el límite superior de pinares abiertos sobre suelo calizo. Campos de Otero y Maitena son enebrales-piornales sobre sustrato silíceo.

Características de las plantas y de las poblaciones

En cada una de las poblaciones se estudiaron 20 plantas hembra elegidas al azar en zonas homogéneas de ladera seca, excepto en los Campos de Otero, donde se consideraron 40 plantas. Las poblaciones de Campos de Otero, Boleta y Dornajo se muestrearon repetidamente en 1994, 1995 y 1996 y el resto sólo en 1995. Para establecer una comparación entre hábitats, en Campos de Otero se estudiaron 23 plantas de borreguil y 53 de ladera seca en 1994 y 1995 (ver Capítulo 1 para diferencias entre hábitats).

Para cada planta se midió una serie de variables consideradas como posibles factores influyentes en las interacciones con dispersantes y predadores. Como rasgos individuales de la planta se consideraron: tamaño de la planta, densidad de frutos maduros, tamaño de cosecha y diámetro del fruto, todos estimados según los métodos explicados en el Capítulo 2. Se incluyen así mismo los datos de densidad de frutos maduros estimados en la población de Campos de Otero en 1992 y 1993 (Capítulo 2).

Como características del entorno inmediato de la planta se consideraron: distancia al conoespecífico hembra más cercano, número de posaderos potenciales para las aves alrededor de la planta (rocas mayores de 1 m, arbustos y árboles en un

radio de 25 m) y abundancia de frutos de otras especies leñosas en un radio de 25 m alrededor de la planta. La última variable se estimó como la suma de los valores de abundancia de frutos de cada pie fructificante, estimada semicuantitativamente con valores de 1=abundancia baja (25-50 frutos por m²), 2=abundancia intermedia (50-100 frutos por m²) y 3=abundancia alta (>100 frutos por m², ver Levey 1988 para un procedimiento similar).

En cada población se determinaron los porcentajes de cobertura de *J. communis*, de plantas leñosas productoras de frutos carnosos y del total de plantas leñosas, a partir de 10 transectos lineales de 50x2 m. En cada metro del transecto se colocaba una vara, horizontal y perpendicular a la dirección del mismo, determinándose la presencia/ausencia de vegetación en el centro y los extremos de la vara (1500 puntos en total, excepto en Campos de Otero, donde se realizaron 20 transectos de 100 m, 6000 puntos). Para cada población se ha calculado la densidad de frutos de *J. communis* por Ha, en función de la densidad de frutos por planta y el porcentaje de cobertura de las plantas hembra.

Intensidad de interacción con las aves dispersantes

Abundancia de aves dispersantes

La abundancia de aves frugívoras (especies del género *Turdus*) se cuantificó mediante censos realizados en itinerarios atravesando los enebrales de las poblaciones estudiadas, con longitudes entre 1 y 5 km. Los censos se realizaron mediante transectos con anchura de banda variable, recorriendo los itinerarios a primeras horas de la mañana, en ausencia de viento y en condiciones meteorológicas favorables (Tellería 1986). En los transectos se apuntaba la identidad de las especies vistas, el número de individuos y su distancia perpendicular al transecto. Se realizaron un total de 43 censos entre los meses de octubre y noviembre de los años 1992 a 1996. La

abundancia de aves se ha expresado como el número de aves contactadas por km de censo.

Intensidad de frugivoría por aves dispersantes

La intensidad de interacción de cada planta con las aves dispersantes se midió en función del número promedio de excrementos de frugívoro encontrados en 20 cuadrados de 0.04 m² colocados arbitrariamente, 10 sobre la planta y 10 en su inmediata periferia. Este método se considera como una estima indirecta de la intensidad de remoción de frutos por los frugívoros en cada planta, puesto que a mayor tiempo de permanencia en la planta por las aves mayor cantidad de semillas son alejadas de la planta (Gutián 1987, véanse Herrera 1984a y Santos y Tellería 1994, para procedimientos similares). La medida utilizada (nº promedio de excrementos/0.04 m²), ha de considerarse una medida relativa, independiente del tamaño de la planta, que podría equipararse a otras medidas relativas del éxito de dispersión, como el porcentaje de frutos movilizados o el porcentaje de semillas dispersadas.

Intensidad de predación por roedores

La predación por roedores se determinó buscando los restos de frutos y/o semillas predadas por ratones al pie de las plantas madre, en 10 superficies de muestreo de 0.04 m² colocadas al azar. Como estima de predación se utiliza la *proporción de muestras que contenían restos de predación*, respecto al total de 10 muestras por planta. Esta variable oscila entre 0 y 1 y es también una medida relativa, independiente del tamaño de la planta.

Análisis estadísticos

La comparación entre poblaciones y años de las características de las plantas, las características de las poblaciones y la intensidad de interacción con dispersantes y predadores se ha analizado mediante métodos no paramétricos (tests de Mann-Whitney, Kruskal-Wallis, Friedman para muestras apareadas en el caso de la variación temporal y χ^2). La predación por roedores se ha considerado bien como una variable cuantitativa, cuando se analizaba utilizando el valor promedio de cada población, o bien como una variables categórica, cuando se analizaba la variación dentro de población. La variable se consideró entonces en función de 4 categorías: nulo (0), bajo ($>0-0.33$), medio ($<0.33-0.66$) y alto (>0.66). La variación espacial de la predación se ha analizado mediante una tabla de contingencia multivariante (modelo nominal logístico).

La comparación entre hábitats de las intensidades de interacción con dispersantes y predadores se realizó con análisis de medidas repetidas, con el hábitat y el año como efectos principales y con la variable densidad de frutos como covariante, ya que la densidad de frutos es significativamente mayor en el hábitat de borreguil (Cap. 2).

Las relaciones entre las características de las plantas y la intensidad de las interacciones se han analizado, en primer lugar, dentro de cada población, utilizando la planta como unidad de muestreo. Se utilizaron correlaciones de Spearman respecto a la intensidad de interacción con aves dispersantes, y regresiones logísticas respecto a la predación por ratones. En segundo lugar se comprobó, mediante correlaciones de Spearman, la correspondencia entre intensidad de interacción y las características de las plantas, a escala regional, considerando cada población y año como una unidad de muestreo, y utilizando los valores promedio de las características de las plantas para cada población.

Para estudiar el grado de coincidencia interanual durante el período 1994-1996 en las interacciones dentro de cada población se utilizó el coeficiente de concordancia de Kendall W , calculado en función de la media de todos los posibles coeficientes de correlación de Spearman entre combinaciones de años (Zar 1996). El nivel de significación de dicho coeficiente se obtiene a partir de un estadístico χ^2 asociado con $n-1$ grados de libertad. El grado de coincidencia entre dispersantes y predadores a nivel intrapoblacional se analizó mediante regresiones logísticas entre estas variables, en cada población.

RESULTADOS

Variación entre poblaciones y años en las características de las plantas

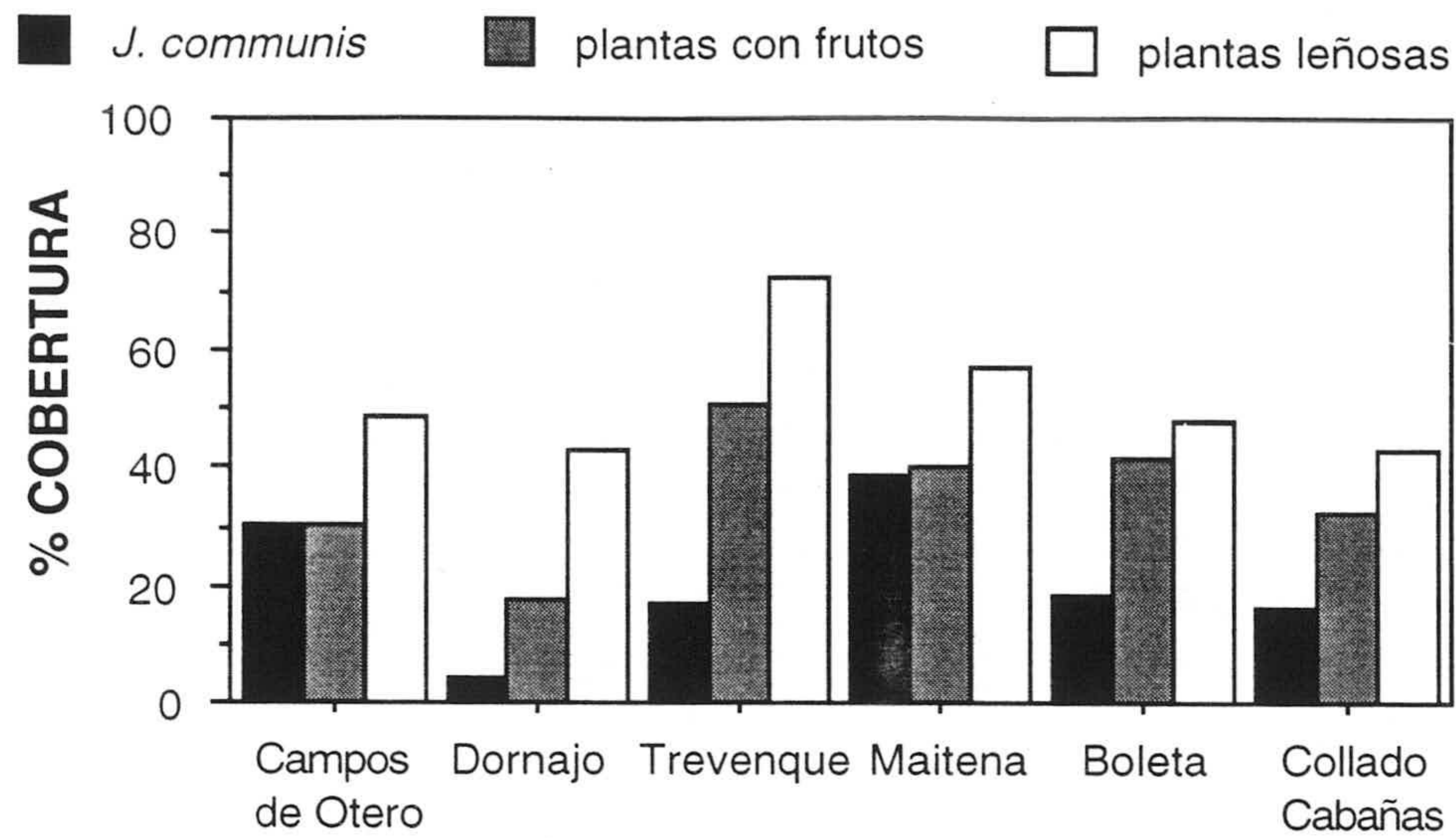
Las características de las plantas mostraron una gran variabilidad entre poblaciones, tanto las variables relacionadas con características intrínsecas de las plantas como las descriptoras del entorno de las plantas ($H > 12.50$, $gl=5$, $p < 0.05$ tras Bonferroni, para todas las variables en 1995, tests de Kruskal-Wallis, Tabla 5.1). Las coberturas de *J. communis*, de plantas productoras de fruto carnoso y la cobertura total de leñosas variaron significativamente entre poblaciones ($\chi^2 > 403$, $p < 0.0001$, $gl=5$, $p < 0.05$ tras Bonferroni, para las tres variables, Fig. 5.1).

Las poblaciones de Campos de Otero, Dornajo y Boleta mostraron una variación interanual significativa en la densidad de frutos y en el tamaño de cosecha ($\chi^2 > 22.50$, $p < 0.05$ tras Bonferroni, para todas las poblaciones, $gl=39$ en Campos de Otero y 19 en el resto, tests de Friedman). El tamaño del fruto no mostró variación significativa entre años en Campos de Otero ($\chi^2 = 3.26$, $p = 0.19$, $gl=39$, test de Friedman) ni en Boleta ($Z = -1.68$, $p = 0.09$, $gl=19$, test de Wilcoxon), pero sí en Dornajo ($Z = -2.65$, $p = 0.008$, $gl=19$, test de Wilcoxon).

Tabla 5.1. Características de las plantas relacionadas con la producción y el tamaño de los frutos, tamaño de las plantas y características de su entorno inmediato, en distintas poblaciones y años estudiados. Se indica, para cada variable, el valor promedio (\pm ES) y los valores mínimo y máximo entre corchetes. N=75 plantas en Campos de Otero 1994 y 1995, 40 en Campos de Otero en 1996 y 20 en el resto (densidad de frutos expresada en n° de frutos por 0.04 m², diámetro en mm, área de la planta en m², distancia a hembra más próxima en m).

	Densidad de fruto	Tamaño de cosecha	Diámetro de fruto	Area planta	Dist. hembra más próxima	n° perchas frutos	otras especies
Campos de Otero 94	12.3 \pm 1.4 [0.5-79.5]	4999 \pm 861 [36-37221]	7.13 \pm 0.07 [5.73-8.96]	-	-	-	-
Campos de Otero 95	21.1 \pm 1.9 [1.9-82.2]	8919 \pm 1479 [35-59935]	7.03 \pm 0.06 [5.73-8.61]	20.25 \pm 3.11 [0.71-117.52]	1.62 \pm 0.32 [0-17.50]	13.57 \pm 1.61 [1-48]	0
Campos de Otero 96	9.2 \pm 10.9 [1.3-30.6]	3768 \pm 655 [150-16069]	7.17 \pm 0.18 [6.13-8.94]	-	-	-	-
Dornajo 94	13.2 \pm 2.34 [1.7-37.3]	3445 \pm 707 [508-11791]	6.79 \pm 0.14 [5.94-8.20]	-	-	-	-
Dornajo 95	2.0 \pm 0.5 [0.1-8.6]	670 \pm 247 [28-4543]	6.20 \pm 0.14 [5.36-7.66]	12.22 \pm 2.41 [2.83-53.45]	6.05 \pm 2.03 [0-30.00]	37.10 \pm 3.58 [15-63]	0.45 \pm 0.21 [0-3]
Dornajo 96	4.9 \pm 2.2 [0.2-45.1]	1326 \pm 540 [55-10414]	-	-	-	-	-
Trevenque	9.4 \pm 2.5 [0.7-39.0]	2409 \pm 998 [60-19136]	6.67 \pm 0.12 [5.60-7.69]	8.24 \pm 1.42 [1.76-21.59]	3.11 \pm 0.80 [0.00-12.50]	14.05 \pm 0.55 [9-19]	6.70 \pm 0.55 [2-13]
Maitena	2.5 \pm 0.3 [0.2-6.0]	488 \pm 97 [46-1341]	7.11 \pm 0.17 [6.10-8.59]	9.93 \pm 2.12 [1.25-45.35]	1.26 \pm 0.41 [0-7.00]	19.25 \pm 1.34 [10-29]	0
Boleta 94	11.3 \pm 2.5 [0.1-36.0]	2544 \pm 698 [30-11594]	7.24 \pm 0.14 [6.41-8.50]	-	-	-	-
Boleta 95	30.0 \pm 4.4 [4.5-68.8]	6406 \pm 1296 [1008-20782]	7.04 \pm 0.12 [6.16-7.82]	9.76 \pm 1.39 [1.65-24.19]	1.82 \pm 0.51 [0-9.10]	18.05 \pm 0.88 [12-25]	3.30 \pm 0.74 [0-9]
Boleta 96	52.1 \pm 7.1 [6.6-139.1]	12387 \pm 2379 [246-43555]	-	-	-	-	-
Collado Cabañas	15.1 \pm 2.6 [2.0-52.2]	6117 \pm 1069 [1051-21154]	6.51 \pm 0.13 [5.75-8.22]	18.92 \pm 2.22 [2.49-46.84]	2.82 \pm 0.56 [0-10.00]	56.40 \pm 3.47 [37-78]	1.00 \pm 0.26 [0-3]

Figura 5.1. Porcentajes de cobertura de enebro, de plantas productoras de fruto carnosos y de plantas leñosas en cada una de las poblaciones estudiadas.



Variación entre poblaciones y años en las interacciones

Abundancia de aves frugívoras

Las aves dispersantes aparecieron en todas las poblaciones y durante todos los años estudiados. Los mirlos y zorzales fueron las únicas especies de aves observadas consumiendo frutos de enebro y no se detectó consumo de pulpa o semillas por parte de otras especies. La población de Boleta en Sierra de Baza fue la que mostró, en general, una mayor abundancia de *Turdus* spp. en el período de estudio, seguida por Collado Cabañas en Sierra de Cazorla y Campos de Otero en Sierra Nevada. Las otras tres poblaciones de Sierra Nevada (Dornajo, Trevenque y Maitena) mostraron bajas abundancias de dispersantes (Tabla 5.2). *T. torquatus* y *T. viscivorus* fueron las especies más frecuentes y abundantes. Ocasionalmente se observaron fuertes concentraciones de *T. iliacus* y *T. pilaris* en Boleta y Collado Cabañas. *T. merula* apareció escasamente en Dornajo y Trevenque. La abundancia de *Turdus* spp. varió significativamente entre poblaciones ($H=12.83$, $p=0.025$, $gl=5$, test de Kruskal-Wallis, considerando los datos de todos los años para todas las poblaciones) y entre

años ($H=10.74$, $p=0.029$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis, considerando todas las poblaciones).

Tabla 5.2. Abundancia de aves en distintas poblaciones de *J. communis* y años de estudio. Se expresa en número de aves por km (media±ES) de *T. torquatus*, *T. viscivorus* y el conjunto global de *Turdus* spp. N indica el número de censos.

Población-año	N	<i>T. torquatus</i>	<i>T. viscivorus</i>	<i>Turdus</i> sp.
Campos de Otero 1992	7	16.30 ± 6.32	0.12 ± 0.12	17.01 ± 6.11
Campos de Otero 1993	4	2.91 ± 1.58	0	2.91 ± 1.58
Campos de Otero 1994	6	9.44 ± 1.27	0	12.91 ± 3.79
Campos de Otero 1995	5	5.95 ± 1.36	0.06 ± 0.06	6.24 ± 1.44
Campos de Otero 1996	6	5.31 ± 1.33	0	5.31 ± 1.33
Dornajo 1995	4	1.25 ± 1.25	0.75 ± 0.25	4.87 ± 1.23
Dornajo 1996	3	0.50 ± 0.50	0.33 ± 0.17	1.00 ± 0.76
Trevenque 1995	2	0	0.45 ± 0.45	1.86 ± 0.86
Maitena 1995	2	1.87 ± 0.13	0	1.87 ± 0.86
Boleta 1995	1	5.71	17.14	60.81
Boleta 1996	1	15.10	3.26	23.67
Collado Cabañas 1995	2	0.50 ± 0.25	2.12 ± 0.87	15.50 ± 13.75

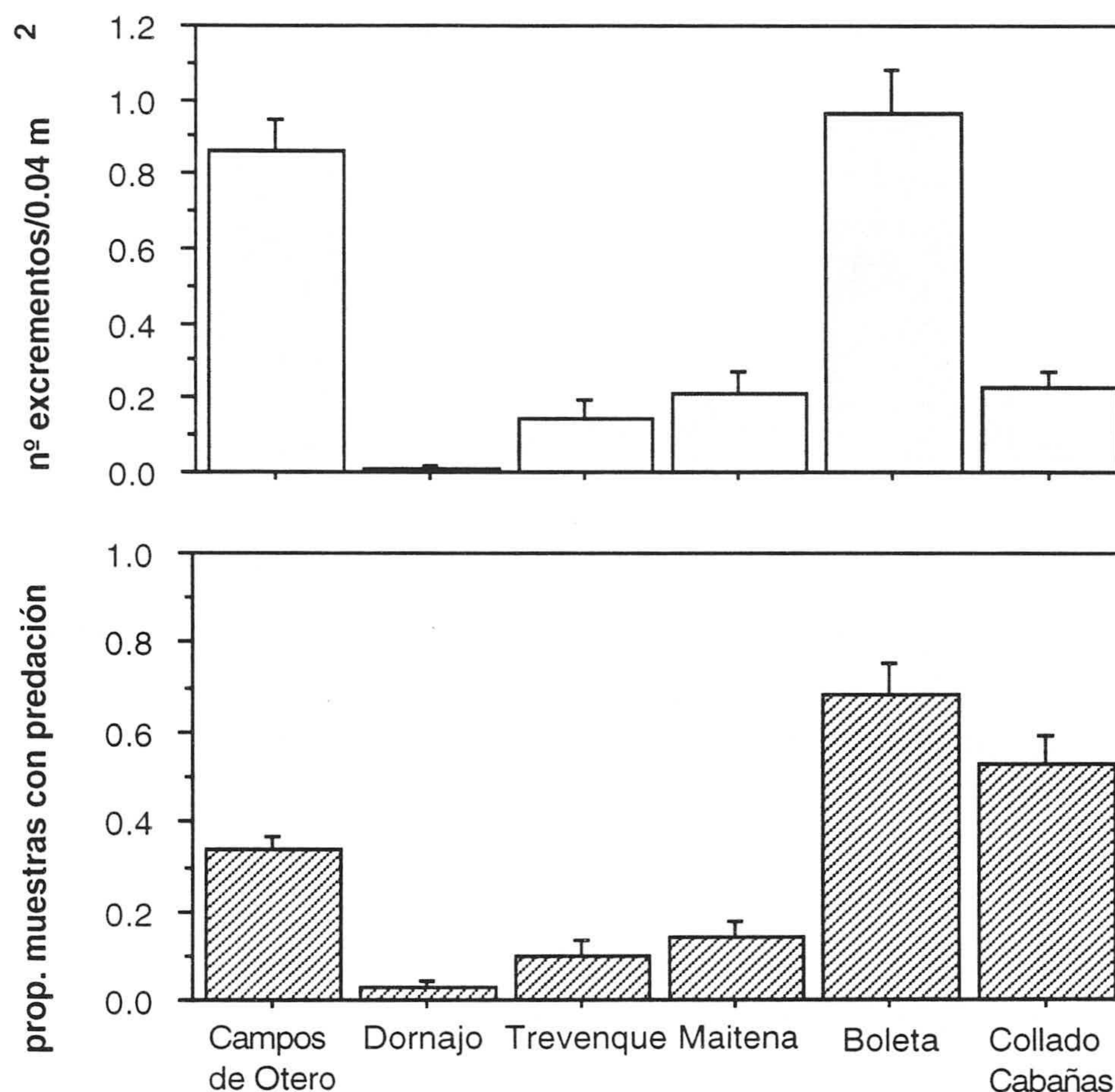
Intensidad de frugivoría por aves dispersantes

La intensidad de interacción con los frugívoros dispersantes fue alta en las poblaciones de Campos de Otero y Boleta, mientras que el resto de poblaciones mostraron valores bajos en dicha interacción (Fig. 5.2), apareciendo diferencias significativas entre las poblaciones ($H=94.53$, $p<0.0001$, $gl=5$, test de Kruskal-Wallis). La intensidad de dispersión se relacionó positiva y significativamente con la abundancia de aves frugívoras ($r_s=0.745$, $p=0.025$, $n=10$, considerando todas las poblaciones y años).

La interacción con las aves dispersantes fue mayor en 1995 que en 1994 y 1996, tanto en Campos de Otero como el Boleta. En Dornajo aparecieron valores bajos en dicha interacción en todos los años de estudio, aunque fueron mayores en

1994 (Fig. 5.3). En las tres poblaciones apareció una variación temporal significativa en la dispersión (Tabla 5.3).

Figura 5.2. Valores promedio (+ES) de la intensidad de interacción con los frugívoros dispersantes y los predadores de semillas en distintas poblaciones en 1995.



Intensidad de predación por roedores

La interacción con los roedores predadores mostró un patrón interpoblacional similar a la dispersión, aunque la población de Collado Cabañas también mostró valores altos de predación en 1995 ($\chi^2=97.49$, $p<0.0001$, $gl=15$, Fig. 5.2).

La predación por ratones fue siempre alta en la población de Boleta, y aunque mostró cierta tendencia de aumentó entre 1994 y 1996 no existieron diferencias temporales significativas en esta interacción (Fig. 5.3, Tabla 5.3). Por el contrario,

la predación varió significativamente entre años en Campos de Otero y Dornajo, disminuyendo progresivamente en ambas localidades a lo largo del período de estudio (Fig. 5.3, Tabla 5.3).

Figura 5.3. Valores promedio (+ES) de la intensidad de interacción con los frugívoros dispersantes y los predadores de semillas en distintos años y poblaciones.

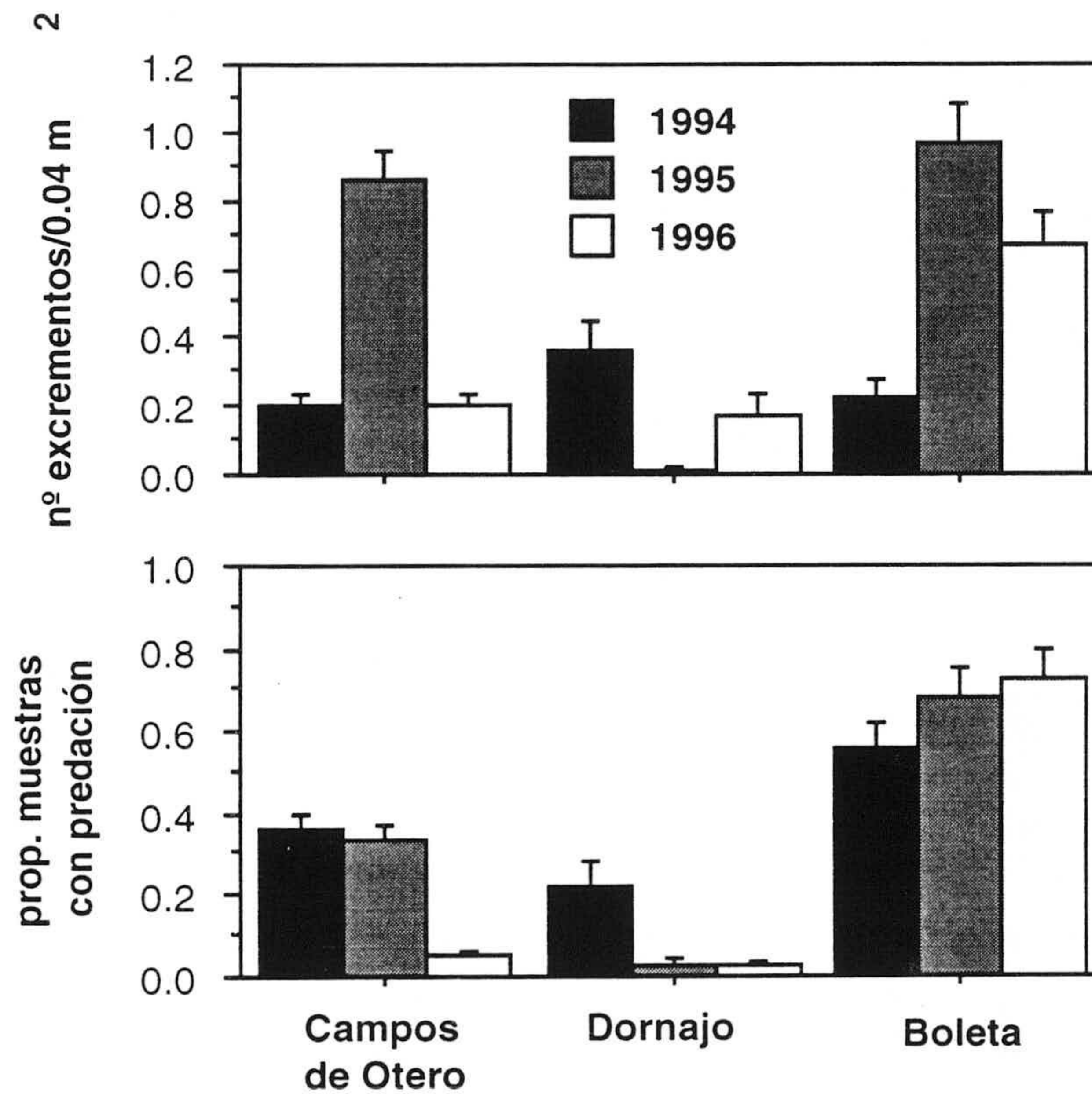


Tabla 5.3. Resultados del análisis de variación interanual de la intensidad de dispersión y de predación en distintas poblaciones. Se indica el valor del estadístico χ^2 asociado al test de Friedman y su nivel de significación (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni, N=40 plantas Campos de Otero, 20 Boleta y 20 Dornajo).

	Campos de Otero		Dornajo		Boleta	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
dispersión	54.87	<0.0001 *	18.90	<0.0001 *	24.33	<0.0001 *
predación	46.25	<0.0001 *	15.83	0.0004 *	1.56	0.455

Variación en las interacciones entre hábitats dentro de población

Las plantas de borreguil mostraron siempre una mayor interacción con los dispersantes que las plantas de ladera seca (Fig. 5.4), con diferencias significativas entre hábitats en ambos años de estudio (1994: $Z=-3.75$, $p<0.0001$; 1995: $Z=-4.28$, $p<0.0001$; test de Mann-Whitney). El análisis de medidas repetidas muestra un efecto significativo del hábitat y el año, así como la interacción entre ambos factores, en la variación en la intensidad de dispersión. Existe también un efecto significativo de la covariable densidad de frutos (Tabla 5.4). El efecto del hábitat en la interacción con las aves frugívoras es independiente de las diferencias de abundancia de frutos entre hábitats.

La predación por ratones fue significativamente mayor en las plantas de ladera seca, aunque sólo en 1995 (1994: $\chi^2=2.94$, $p=0.401$, $gl=3$; 1995: $\chi^2=14.80$, $p=0.002$, $gl=3$; Fig. 5.4).

Figura 5.4. Valores promedio (+ES) de la intensidad de interacción con los frugívoros dispersantes y los predadores de semillas en distintos hábitats de la población de Campos de Otero en 1994 y 1995.

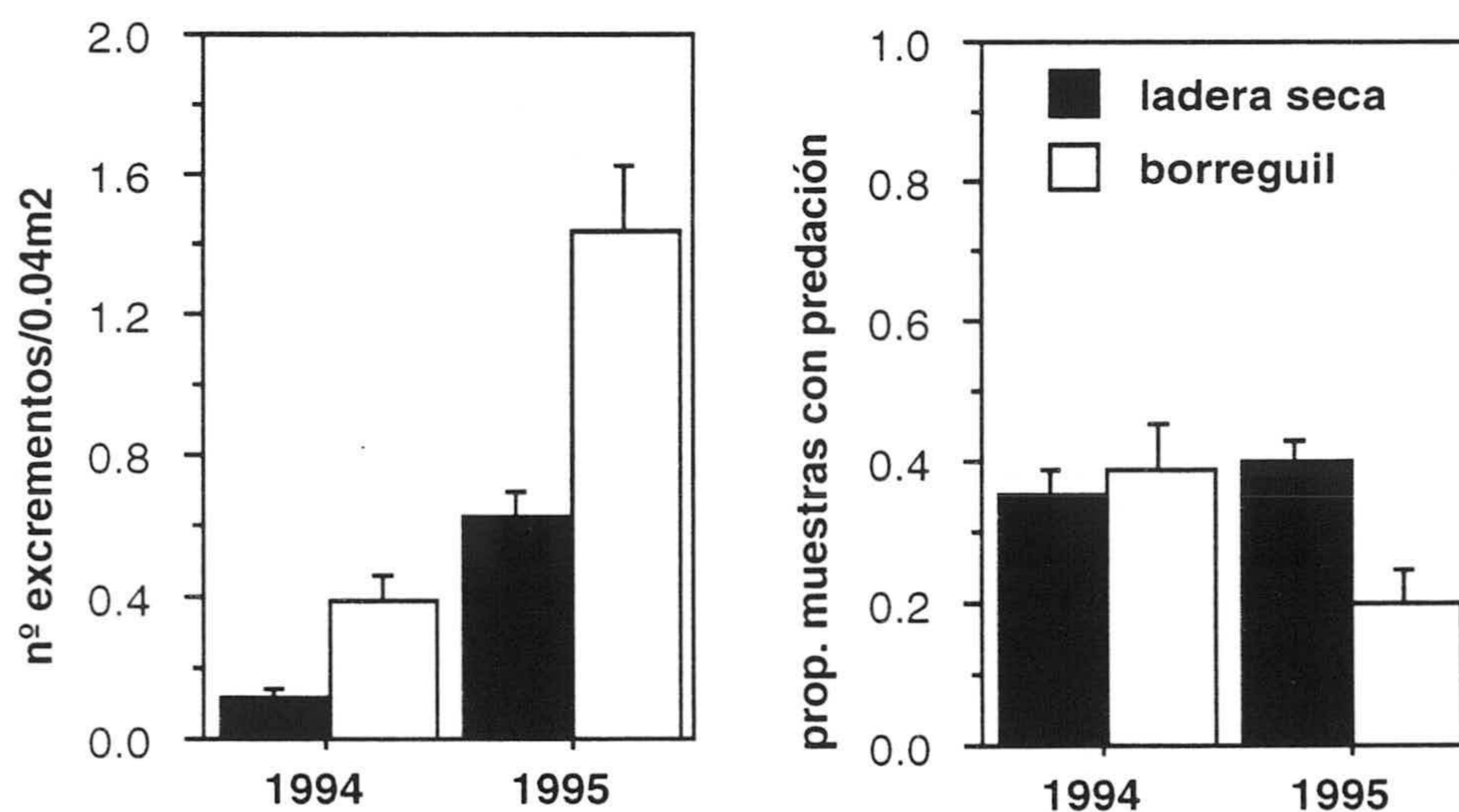


Tabla 5.4. Análisis de medidas repetidas con el hábitat y el año como efectos principales y la densidad de frutos como covariable, respecto a la intensidad de dispersión (n° excrementos/0.04 m²) como variable dependiente. Se indica el valor de R² ajustado, la suma de cuadrados (SC), el valor del cociente F, el nivel de significación (*: $p < 0.05$ tras ajuste de Bonferroni) y los grados de libertad, la interacción hábitat x densidad de frutos fue $p > 0.05$).

	SC	gl	F	p
Modelo (R ² ajust.=0.636)	2.77	77	4.39	<0.0001 *
Hábitat	0.22	1	18.13	<0.0001 *
Año	0.61	1	73.86	<0.0001 *
Hábitat x Año	0.07	1	8.83	0.004 *
Planta [Hábitat]	1.02	73		
Densidad de frutos	0.04	1	4.98	0.024 *
Error	0.59	72		

Correlatos entre características de las plantas e intensidad de las interacciones

Nivel intrapoblacional

La interacción con las aves dispersantes fue, en general, independiente de las características de las plantas (Tabla 5.5). Tan sólo aparecen relaciones positivas significativas entre la dispersión y la densidad de frutos por planta en 2 de los 13 casos estudiados (Boleta 1994 y Dornajo 1994), aunque en otros 3 casos aparecen tendencias positivas. En el caso de Boleta 94 la relación significativa se observa también respecto al tamaño de cosecha. Por otra parte, la dispersión aumentó significativamente con el número de perchas que rodeaban a la planta en el hábitat de ladera de Campos de Otero en 1995, apareciendo una tendencia similar, pero no significativa, en los otros dos años estudiados.

Tabla 5.5. Valores y nivel de significación del coeficiente de correlación de Spearman entre la intensidad de frugivoría y las características de las plantas muestreadas y su entorno, en distintas poblaciones de *J. communis* y años. Se consideran por separado los hábitats borreguil y ladera seca de Campos de Otero (B. y L. respectivamente). La población Dornajo en 1995 se excluyó del análisis por mostrar un valor promedio de interacción extremadamente bajo y con escasa variación (N=20 plantas por población, excepto C. Otero B.=22 plantas, C. Otero L.=53 plantas y C. Otero 1996=40 plantas; en negrita $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	Tamaño de planta		Densidad de frutos		Tamaño de cosecha		Diámetro de fruto		Dist. hembra más próxima		Número de perchas		Abund. frutos otras especies	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
C. Otero 94 B.	0.037	0.896	0.195	0.383	0.264	.0236	0.022	0.904	0.287	0.196	-0.166	0.462	—	—
C. Otero 94 L.	0.042	0.767	0.283	0.039	0.163	0.243	0.175	0.218	0.025	0.859	0.409	0.002	—	—
C. Otero 95 B.	0.381	0.080	0.246	0.269	0.370	0.089	0.228	0.308	-0.427	0.047	-0.212	0.343	—	—
C. Otero 95 L.	-0.054	0.701	0.133	0.342	-0.052	0.512	0.178	0.202	-0.074	0.598	0.623	<0.0001	—	—
C. Otero 96	-0.071	0.846	0.008	0.952	-0.135	0.407	0.133	0.587	-0.069	0.871	0.413	0.008	—	—
Dornajo 94	-0.062	0.794	0.738	0.0002	0.559	0.011	0.364	0.114	-0.238	0.387	0.171	0.472	—	—
Dornajo 96	-0.122	0.609	0.617	0.003	0.529	0.016	—	—	0.027	0.913	-0.128	0.591	—	—
Trevenque 95	0.054	0.822	0.044	0.853	-0.053	0.823	0.095	0.691	0.056	0.816	-0.391	0.088	0.132	0.580
Maitena 95	-0.352	0.028	0.464	0.003	0.196	0.231	0.502	0.028	-0.194	0.244	-0.472	0.003	-0.179	0.221
Boleta 94	-0.098	0.678	0.796	<0.0001	0.717	0.0004	-0.130	0.584	-0.083	0.726	-0.140	0.555	—	—
Boleta 95	-0.128	0.591	0.332	0.153	0.220	0.341	-0.286	0.221	-0.163	0.493	-0.183	0.441	-0.331	0.154
Boleta 96	0.127	0.594	0.329	0.157	0.399	0.081	—	—	-0.029	0.902	-0.028	0.908	—	—
C. Cabañas 95	-0.069	0.771	0.169	0.475	0.318	0.172	0.381	0.097	0.126	0.596	-0.218	0.356	0.571	0.008

Tabla 5.6. Valores y nivel de significación del estadístico χ^2 resultante de las regresiones logísticas entre las características de las plantas y su entorno y la intensidad de predación postdispersiva, en distintas poblaciones de *J. communis* y años. Se consideran por separado los hábitats borreguil y ladera seca de Campos de Otero en 1995 (C. Otero B. y L. respectivamente). La población Dornajo en 1995 y 1996 se excluyó del análisis por mostrar un valor promedio de interacción extremadamente bajo y con escasa variación (N=20 plantas por población, excepto C. Otero 94=75 plantas, C. Otero B.=22 plantas, C. Otero L.=53 plantas y C. Otero 1996=40 plantas; todos los niveles de significación son $p>0.05$ tras Bonferroni).

	Tamaño de planta		Densidad de frutos		Tamaño de cosecha		Diámetro de fruto		Dist. hembra más próxima		Abund. frutos otras especies	
	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p	χ^2	p
C. Otero 94 B.	0.53	0.913	2.58	0.462	0.63	0.891	2.22	0.527	1.65	0.648	—	—
C. Otero 94 L.	0.62	0.892	13.43	0.004	3.20	0.361	3.26	0.353	1.03	0.794	—	—
C. Otero 95 B.	3.55	0.314	1.15	0.766	1.99	0.575	3.84	0.279	2.08	0.555	—	—
C. Otero 95 L.	3.74	0.294	12.93	0.004	0.42	0.936	2.28	0.517	0.52	0.912	—	—
C. Otero 96	1.48	0.478	4.02	0.134	3.28	0.194	0.225	0.894	1.66	0.436	—	—
Dornajo 94	3.45	0.327	9.34	0.025	11.56	0.009	6.26	0.099	9.19	0.026	—	—
Trevenque 95	1.06	0.788	4.35	0.226	1.70	0.637	7.26	0.064	1.81	0.612	0.823	0.844
Maitena 95	4.54	0.103	0.04	0.981	5.54	0.063	0.181	0.914	0.25	0.883	—	—
Boleta 94	8.54	0.036	7.79	0.050	9.87	0.019	1.73	0.628	2.53	0.469	—	—
Boleta 95	0.99	0.612	2.15	0.342	0.03	0.987	3.19	0.202	1.59	0.451	6.83	0.033
Boleta 96	0.27	0.874	1.50	0.472	1.88	0.389	—	—	4.74	0.093	—	—
C. Cabañas 95	2.58	0.460	9.41	0.024	5.29	0.151	4.84	0.184	4.09	0.252	1.98	0.576

La intensidad de interacción con los roedores predadores no se relacionó significativamente con ninguna de las características de las plantas en ninguna de las poblaciones consideradas (Tabla 5.6). Sin embargo, aunque los valores de resultantes de las regresiones logísticas pierden su significación $p < 0.05$ tras el ajuste de Bonferroni, se observa cierta tendencia a que la predación aumente de forma paralela a la densidad de frutos por planta en 5 de los 11 casos estudiados, especialmente en la ladera de Campos de Otero.

Nivel regional

La densidad de frutos por Ha de cada población y año se correlacionó significativamente con la abundancia de aves dispersantes ($r_s = 0.734$, $p = 0.015$, $n = 12$, correlación de Spearman, Fig. 5.5).

Las intensidades de interacción con aves dispersantes y con ratones predadores de cada población y año se relacionaron positiva y significativamente con la densidad de frutos por planta y con el tamaño de cosecha (Fig. 5.5, Tabla 5.7). Por el contrario, tanto dispersión como predación fueron independientes de tamaño de la planta, diámetro del fruto, distancia al conoespecífico hembra más cercano, abundancia de perchas y de frutos carnosos de otras especies y coberturas de *J. communis* y de otras leñosas productoras de frutos (Tabla 5.7).

Figura 5.5. Representación de la abundancia de aves frugívoras (n° aves/km) respecto al n° de frutos de *J. communis* por Ha (sup. izda.), y de la interacción con aves dispersantes (inf. izda.) y con los roedores predadores (inf. dcha.) respecto a la densidad de frutos de *J. communis* por planta. Cada punto es el promedio de las plantas de una población y un año.

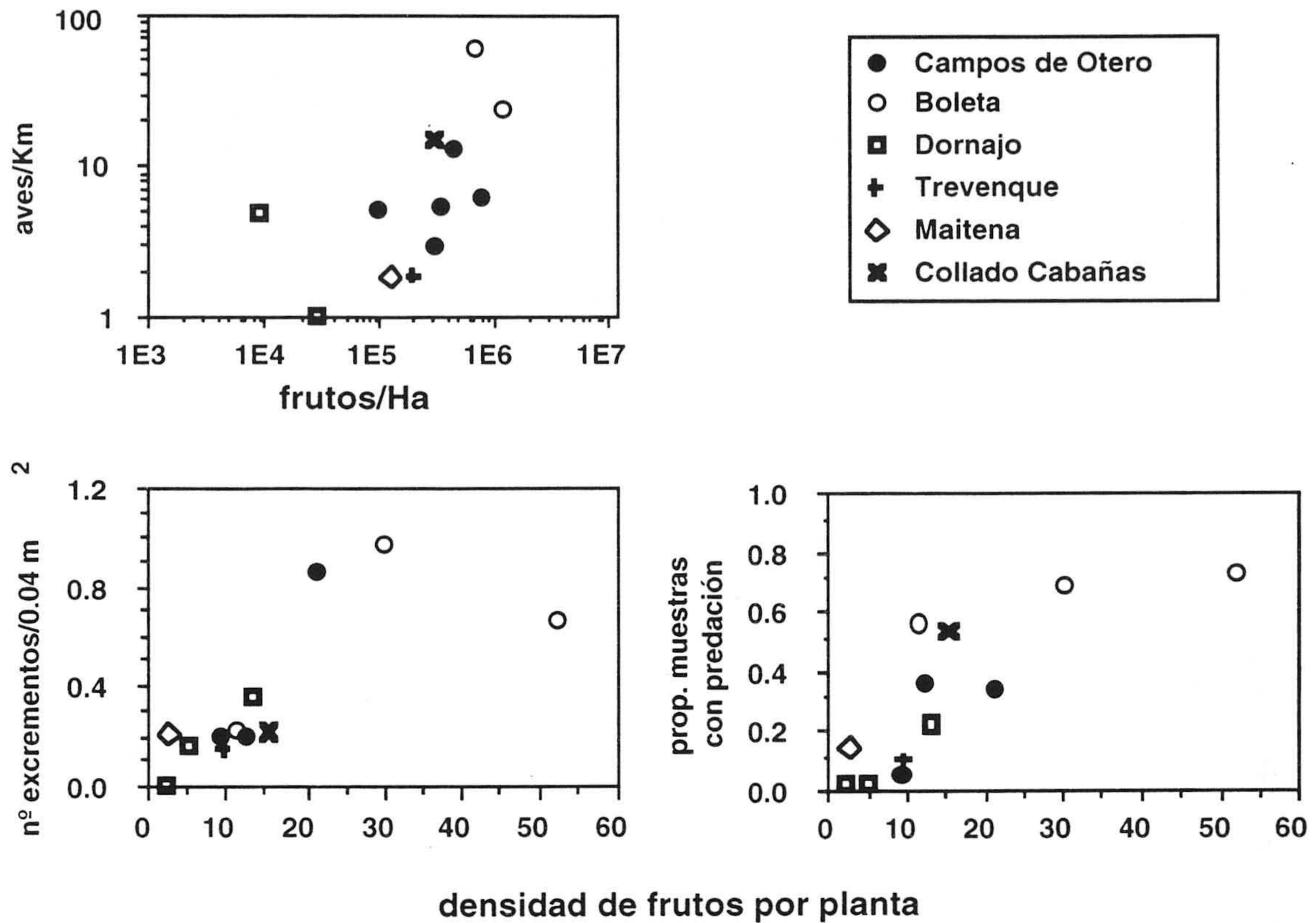


Tabla 5.7. Valores y nivel de significación del coeficiente de correlación de Spearman entre la intensidad de dispersión (n° excrementos/0.04 m²) y la intensidad de predación (prop. muestras con predación) en distintas poblaciones de *J. communis* y años y las características de las plantas y su entorno. Se utilizan los valores promedio de las interacciones y las características de las plantas por población y año (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	dispersión		predación		N
	r_s	p	r_s	p	
tamaño planta	0.200	0.704	0.143	0.787	6
densidad frutos	0.846	0.0005 *	0.848	0.0005 *	12
tamaño cosecha	0.748	0.005 *	0.732	0.007 *	12
diámetro fruto	0.273	0.446	0.418	0.229	10
dist. hembra próxima	-0.600	0.208	-0.485	0.329	6
n° perchas	-0.314	0.544	-	-	6
frutos otras especies	-0.029	0.956	0.116	0.827	6
cobertura enebro	0.486	0.329	0.314	0.544	6
cob. plantas con frutos	0.203	0.699	0.348	0.499	6

Coincidencia espacio-temporal en las interacciones entre dispersantes y predadores

En las poblaciones de Boleta y Dornajo se observó una escasa concordancia a lo largo del período 1994-1996 tanto para la dispersión como para la predación (Tabla 5.8). Sin embargo, los coeficientes de Kendall son significativos para ambas interacciones en las plantas de ladera seca de Campos de Otero. Esto indica que aquellas plantas con valores altos de interacción con aves dispersantes y ratones predadores para 1994, mostraron también valores altos durante el resto del período de estudio, manteniendo sus rangos relativos de interacción (Tabla 5.8)

La coincidencia intrapoblacional de dispersantes y predadores en las mismas plantas fue significativa en alguno de los casos estudiados (borreguil de Campos de Otero en 1995 y Dornajo 1994) pero en general, dispersión y predación ocurrieron de forma independientes (Tabla 5.9). Sin embargo, existió una relación significativa entre las intensidades promedio de dispersión y predación, considerando distintas poblaciones y años ($r_s=0.764$, $p=0.004$, $n=12$, correlación de Spearman).

Tabla 5.8. Valores del coeficiente de concordancia de Kendall (W) para la intensidad de dispersión y predación durante los años 1994, 1995 y 1996. Se indica el número de plantas muestreadas por año, así como el valor y el nivel de significación del estadístico χ^2 asociado a dicho coeficiente (*= $p<0.05$ tras Bonferroni).

	dispersión				predación		
	N	W	χ^2	p	W	χ^2	p
Campos de Otero	40	0.636	74.41	<0.001 *	0.553	64.70	0.007 *
Dornajo	20	0.534	30.43	0.040	0.329	18.75	0.510
Boleta	20	0.287	16.39	0.621	0.277	15.83	0.683

Tabla 5.9. Valores y nivel de significación del estadístico χ^2 resultante de la regresiones logística entre la intensidad de interacción con aves dispersantes y la intensidad de predación por roedores, en distintas poblaciones y años.

	χ^2	p	N
C. de Otero borreguil 94	9.24	0.026	22
C. de Otero ladera 94	8.14	0.043	53
C. de Otero borreguil 95	13.28	0.004 *	22
C. de Otero ladera 95	7.96	0.046	53
Campos de Otero 96	3.33	0.189	40
Boleta 94	6.09	0.095	20
Boleta 95	0.66	0.718	20
Boleta 96	2.59	0.273	20
Dornajo 94	15.56	0.001 *	20
Collado Cabañas	5.94	0.114	20
Maitena	0.57	0.751	20
Trevenque	3.37	0.348	20

DISCUSION

Variación en el sistema de interacciones de *J. communis* con dispersantes y predadores

La mayoría de los rasgos fenotípicos de *J. communis* variaron considerablemente entre poblaciones y entre años dentro de población. De modo similar, las características del entorno de las plantas fueron muy diferentes entre poblaciones. Por tanto, aves dispersantes y predadores de semillas se enfrentan a un mosaico espacio-temporal heterogéneo en las condiciones de la interacción con *J. communis* (en este sentido, ver ejemplos de otros sistemas en Herrera 1984c, 1988b, Katusic-Malmborg y Willson 1988, Levey 1988, Guitián *et al.* 1992, Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994, Jordano 1995a).

La interacción de *J. communis* con las aves dispersantes, reflejada a través de la abundancia de aves y de los indicios de consumo de frutos, mostró una fuerte variación entre poblaciones y entre años. Estos resultados coinciden con numerosos estudios que muestran las diferencias interpoblacionales y temporales en la relación con las aves dispersantes, para una misma especie de planta (Moore y Willson 1982, Herrera 1984c, 1985b, Burger 1987, Katusic-Malmborg y Willson 1988, Fuentes 1990, 1995, Guitián *et al.* 1992, Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994, Jordano 1993,1995a). Los escasos ejemplos donde la interacción entre plantas y aves dispersantes mantiene valores parecidos entre años (Holthuijzen y Sharik 1985a para *Juniperus virginiana*, Jordano 1989, para *Pistacia lentiscus* y Alcántara *et al.* 1997, para *Olea europaea* var. *sylvestris*) son sistemas donde las tasas de remoción de frutos son valores extremos (muy altos en Holthuijzen y Sharik 1985a y Jordano 1989 y muy bajos en Alcántara *et al.* 1997) y donde sólo se comparan dos estaciones reproductivas.

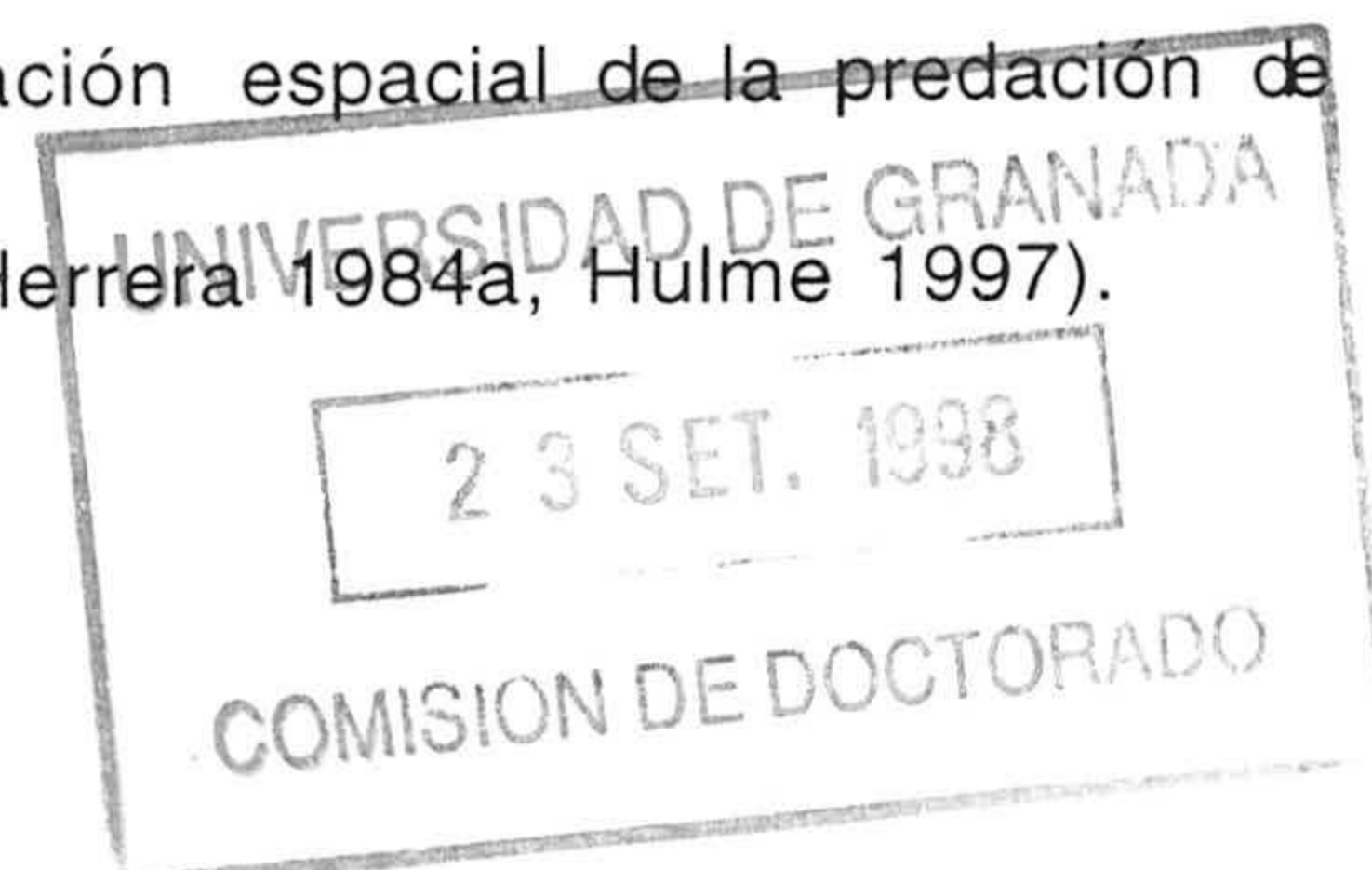
A pesar de las grandes variaciones en la intensidad de interacción con los dispersantes, *J. communis* estuvo dispersado en todas las localidades montañas de Andalucía, y durante todos los años de estudio, por aves del género *Turdus*. Entre ellas, *T. torquatus* y *T. viscivorus*, fueron los dispersantes principales. Por tanto, el sistema formado por *J. communis* y sus dispersantes muestra un alto nivel de predecibilidad cualitativa. Estos resultados corroboran y amplían espacio-temporalmente los mostrados por Jordano (1993) para el sistema *J. communis* - *Turdus* spp. en el sur de la Península Ibérica. Al contrario que la mayoría de plantas productoras de frutos carnosos estudiadas (Herrera 1984c, Jordano 1987a, Bronstein y Hoffmann 1987, Foster 1990, Debussche e Isenmann 1992, Guitián *et al.* 1992, Traveset 1993a, Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994, Jordano 1995, Verdú y García-Fayos 1995), *J. communis* es uno de los pocos ejemplos de constancia espacio-temporal en la composición del conjunto de dispersantes (pero

ver Jordano 1989, para *Pistacia lentiscus* y Sallabanks 1992, para *Crataegus monogyna*).

A. sylvaticus mostró también una interacción con *J. communis* altamente variable en el espacio y en el tiempo, coincidiendo con el patrón general mostrado por dicho roedor en otros ejemplos mediterráneos (Tellería *et al.* 1991, Díaz *et al.* 1992, Santos y Tellería 1994, Hulme 1997). Sin embargo, las plantas de Boleta mantuvieron niveles altos y similares de predación durante todo el período, lo que sugiere que el patrón de predación se hace relativamente constante cuando la disponibilidad de frutos es alta (ver Englund 1993, para *Viburnum opulus*).

Efecto del hábitat en las interacciones

La dicotomía de hábitats de la alta montaña mediterránea, ladera seca vs. borreguil, mostró un efecto en la interacción de *J. communis* con los dispersantes de semillas y las plantas de los borreguiles fueron más visitadas por las aves frugívoras que las de las laderas secas. Esta diferencia se mantuvo entre años y fue independiente de la producción de frutos, por tanto la mayor visita de las aves a las plantas de los borreguiles fue debida a las características estructurales de dicho hábitat. La presencia de cursos de agua, que sirven de bebederos habituales para las aves dispersantes, puede determinar que este hábitat sea más utilizado por estas aves (García *et al.* 1996, ver también Holthuijzen y Sharik 1985, Spatanian 1982). Por el contrario, en 1995 *Apodemus* atacó con mayor intensidad a las plantas de ladera que a las de borreguil. La menor predación en los borreguiles pudo estar influida porque estas zonas ofrecen, en general, menor cobertura arbustiva y menor heterogeneidad estructural dentro del hábitat que las áreas de ladera, factores que suponen un efecto de protección para los ratones frente a sus predadores (Wolton y Flowerdew 1985) y que influyen en la estructuración espacial de la predación de semillas en las zonas de montaña mediterránea (Herrera 1984a, Hulme 1997).



Considerando el balance de las dos interacciones, las plantas de borreguil muestran una ventaja reproductiva sobre las de ladera puesto que muestran mayor interacción con los dispersantes y, al menos ciertos años, menor ataque de los ratones predadores. La segregación espacial de las interacciones dentro población puede considerarse derivada de la propia estructura del hábitat, más que debida a las características de las plantas que viven en dichos hábitats. Por otra parte, puede interpretarse como una peculiaridad del sistema de la alta montaña mediterránea, debido a la escasez y fuerte heterogeneidad espacial de los puntos con una mayor disponibilidad de agua en dicho sistema.

Características de las plantas y efecto en las interacciones

Nivel intrapoblacional

Los dispersantes de semillas mostraron escasas relaciones con las características de *J. communis* a nivel intrapoblacional. Entre los rasgos fenotípicos, sólo la producción de frutos parece influir en la interacción que puede mostrar una planta con los dispersantes. En este sentido, el tamaño de cosecha es uno de los pocos factores que muestran un efecto generalizado sobre la dispersión por aves en multitud de estudios, bien midiendo la interacción en porcentaje de frutos movilizados desde la planta madre (Herrera 1988b, Christensen & Whitham 1991, Sallabanks 1992, 1993) o en número de semillas dispersadas (Davidar y Morton 1986, Willson y Whelan 1993, Laska y Stiles 1994, pero ver Herrera 1984c, Burger 1987, Traveset 1994, Guitián *et al.* 1994). La importancia del tamaño de cosecha se supone debida a que plantas con grandes cosechas atraen desproporcionadamente a más dispersantes que plantas con cosechas pequeñas, ya que son más conspicuas y resultan más rentables desde el punto de vista de la eficacia de forrajeo de los frugívoros (Snow 1971, Howe y Estabrook 1977). Por otra parte, el efecto de la abundancia de frutos

de *J. communis* sobre los dispersantes fue inestable tanto espacial como temporalmente (ver también Willson y Whelan 1993, Herrera *et al.* 1994, Christensen y Whitham 1991). Los escasos trabajos que muestran una constancia interanual en las relaciones entre rasgos de la planta y la dispersión (Sallabanks 1992, 1993, Alcántara *et al.* 1997) basan sus resultados en una localidad muestreada durante sólo dos años, lo que limita fuertemente la generalización de este tipo de patrones.

La intensidad de dispersión que soporta un individuo de *J. communis* tampoco parece estar determinada por las características de su entorno. Tan solo en la población de ladera de Campos de Otero, las plantas con más posaderos en sus alrededores obtuvieron una ventaja en términos de intensidad de dispersión. Este papel facilitador de las perchas (McPherson 1987), parece debido a rasgos particulares de esta población, ya que muestra un bosque cercano de pinos de repoblación y numerosos bloques de roca distribuidos entre las plantas. Dichos bloques de roca son posaderos frecuentemente utilizados por *T. torquatus* (Zamora 1987, García *et al.* 1996).

La predación por *A. sylvaticus* muestra un patrón general de independencia respecto a las características de las plantas en los distintos años y poblaciones. Sólo se observa cierta tendencia positiva en la relación, entre predación y producción de frutos en algunas de las poblaciones muestreadas, que concuerda con diversos trabajos que señalan una clara respuesta positiva de los predadores de semillas respecto a la abundancia de frutos a nivel de planta individual (Foster 1990, Verdú y García-Fayos 1995, para aves; Nilsson y Wästljung 1987 para roedores; pero ver Traveset 1994, Wästljung 1989).

Nivel regional

A pesar de las escasas relaciones encontradas a nivel intrapoblacional, el efecto de la abundancia de frutos en la intensidad de las interacciones con dispersantes y predadores se hace patente al considerar las poblaciones como unidades de muestreo. Así, en años y poblaciones con alta producción de frutos aumenta la abundancia de aves frugívoras y los procesos de dispersión y predación a nivel poblacional (ver también Jordano 1993). Por tanto, la respuesta de los vertebrados frugívoros a los cambios espacio-temporales de abundancia de frutos en *J. communis* se producen a una escala espacial regional, y no dentro de población. Esta falta de concordancia entre niveles espaciales en los patrones de interacción con los frugívoros ha sido demostrada por diversos estudios (e.g. Nilsson y Wästljung 1987, Levey 1988, Wästljung 1989, Sargent 1990, Christensen y Whitham 1991, Guitián *et al.* 1992, Santos y Tellería 1994). La principal consecuencia de que las poblaciones se comporten como “macroindividuos” respecto a los frugívoros es que se produce un efecto de vecindad, de forma que el resultado de las interacciones a nivel de planta individual es más dependiente del entorno poblacional global que de sus propias características (Wästljung 1989, Sargent 1990, Christensen y Whitham 1991).

Las características específicas de los frugívoros de *J. communis* pueden ser la causa de la discordancia entre niveles espaciales. Las aves del género *Turdus* son, en su mayoría, especies migradoras altitudinales o estacionales, con comportamiento en bando y capaces de desplazarse entre distintas poblaciones de *Juniperus*. Esta capacidad de movimiento supone que las aves pueden rastrear con facilidad los puntos de máxima disponibilidad de frutos, incluso en regiones geográficas amplias (Santos *et al.* 1983, Jordano 1993, Santos y Tellería 1994, Guitián *et al.* 1994, Chávez-Ramírez y Slack 1997). Por otra parte, *A. sylvaticus* es una especie fuertemente generalista, capaz de utilizar los recursos tróficos en función de su disponibilidad en el medio (Hansson 1985, Hulme 1993), por lo que en años y poblaciones de baja

disponibilidad de frutos el ratón puede desplazar sus hábitos alimenticios hacia semillas de otras especies, coexistentes con el enebro en el matorral de alta montaña (e.g. Herrera 1984a, Schupp 1995, Hulme 1997, Capítulo 6). Por tanto, la plasticidad de los frugívoros de este sistema se traduce en una respuesta funcional de rastreo de los recursos en función de su abundancia.

Constancia interanual y coincidencia de las interacciones

J. communis puede mostrar cierta constancia interanual en el ranking de interacciones de distintas plantas dentro de la población y las plantas de las laderas de Campos de Otero mantuvieron sus diferencias intrapoblacionales en la interacción con dispersantes y predadores. En el caso de las aves, el efecto de las perchas en las inmediaciones de las plantas tiende a ser similar todos los años (la correlación fue originalmente $p < 0.002$, todos los años). La acumulación de la dispersión en las mismas plantas todos los años puede dar lugar a procesos de competencia entre plantas por los frugívoros (Sallabanks 1992, Alcántara *et al.* 1997). Sin embargo, esta posibilidad es rara en *J. communis* y en cualquier caso, no parece mediada por rasgos fenotípicos de las plantas. En el caso de la predación, la constancia en el ranking de ataque por *A. sylvaticus* en la ladera de Campos de Otero parece debida al mantenimiento del efecto de la producción de frutos. En los dos casos en los que apareció constancia interanual en el sistema aquí descrito, hubo relación significativa de las interacciones con alguna característica de las plantas que se mantuvo estable entre años (el número de posaderos fue constante y la densidad de frutos mantuvo su ranking intrapoblacional entre 1994 y 1995: $r_s = 0.385$, $p = 0.004$, $n = 53$ plantas).

Aunque dispersantes y predadores responden positivamente a la abundancia de frutos a nivel poblacional, la coincidencia es escasa a nivel de planta individual y, dentro de la mayoría de las poblaciones, dispersión y predación son independientes.

Tan sólo en dos poblaciones ocurrió que plantas más visitadas por los dispersantes fueran más atacadas por predadores: Dornajo-1994, donde ambas interacciones respondieron positivamente a la abundancia individual de frutos, y en el borreguil de Campos de Otero, donde la coincidencia no es explicable en función de ninguna de las características aquí consideradas.

En general, la constancia interanual (que distintas plantas mantengan entre años sus rangos de intensidad de interacción dentro de la población) y la coincidencia en las interacciones (que plantas con alta intensidad de dispersión muestren alta intensidad de predación) fueron raras en el sistema de *J. communis*, y parecieron depender de que tanto aves dispersantes como ratones predadores respondan significativamente a las características de las plantas.

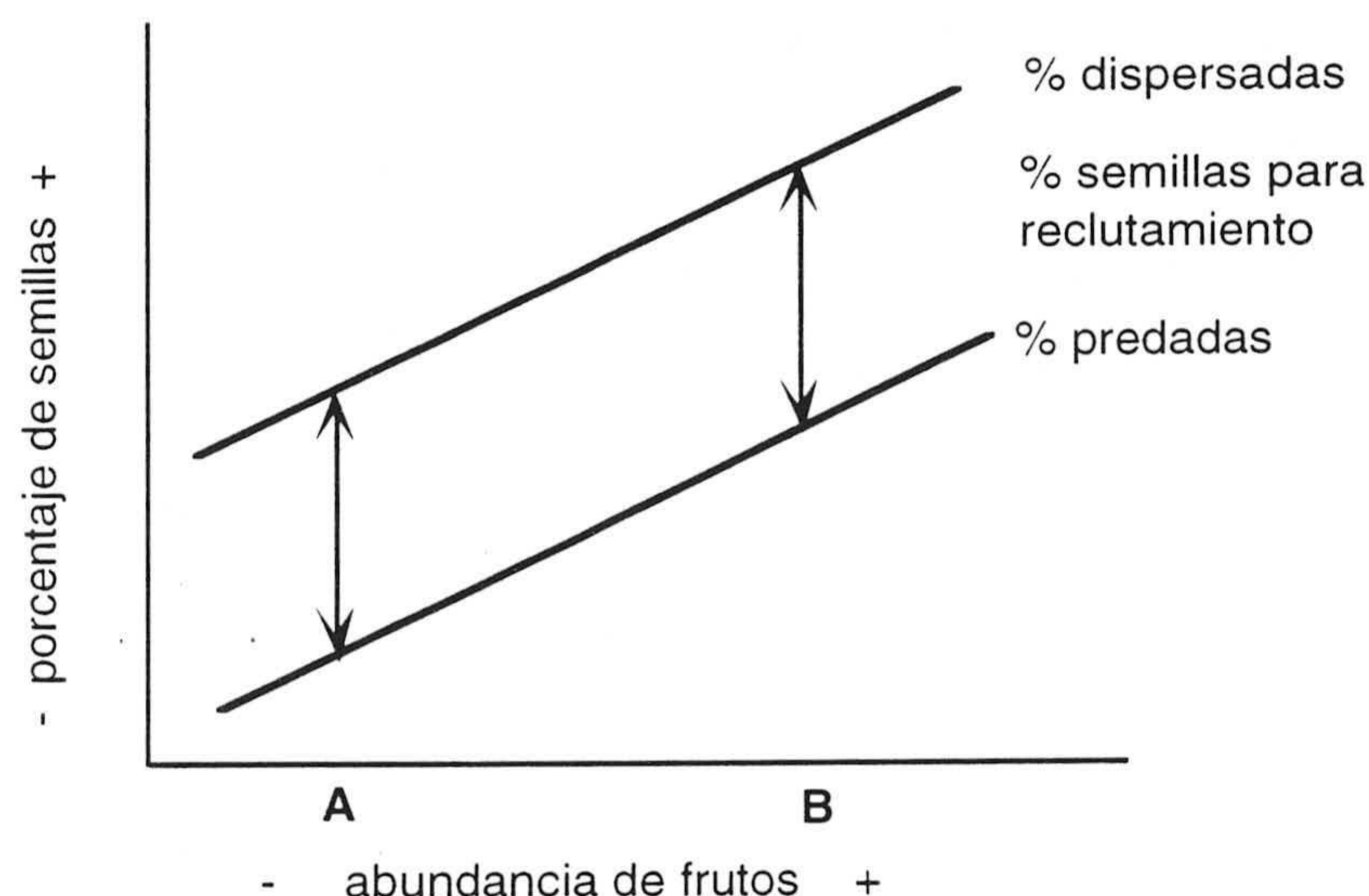
Consecuencias evolutivas y demográficas del patrón de interacciones

El sistema de interacciones formado por *J. communis* y sus vertebrados frugívoros podría generar ajustes coevolutivos entre la planta y los dispersantes y predadores, ya que, por su alta predecibilidad taxonómica, cumple uno de los requisitos necesarios para este tipo de ajustes (Howe 1984, Herrera 1985a, 1986, 1995, Thompson 1994, Jordano 1995b). Sin embargo, para que una interacción actúe como presión selectiva sobre algún rasgo de la planta, es necesaria una correlación entre la interacción y el fitness, así como entre la interacción y el rasgo. Esta última condición no se da en el sistema aquí descrito, donde las intensidades de dispersión y predación fueron, en general, independientes de los rasgos fenotípicos de *J. communis* dentro de población. Este hecho, unido a la gran variabilidad espacio-temporal en el resultado de las interacciones, determina que las presiones selectivas de los frugívoros sean inconsistentes y/o contradictorias (Howe 1984, Herrera 1985a, Willson y Whelan 1993) y que el éxito reproductivo de las plantas individuales tenga un fuerte componente estocástico (Traveset 1993a, Jordano 1995a). Por otra parte,

algunos de los escasos factores encontrados determinando la intensidad de interacción, como la abundancia de posaderos para los dispersantes, están fuera del control de la planta. Este tipo de factores extrínsecos actúan como “ruido ecológico” que disipa las presiones selectivas de los frugívoros sobre las plantas (Herrera 1986, Sargent 1990, Guitián *et al.* 1992, Jordano 1995a).

Evaluar los efectos demográficos del patrón de interacciones de *J. communis* aquí mostrado es difícil, puesto que no se cuantifica directamente el número y la proporción de semillas que sobreviven tras el balance de efectos de dispersión y predación. Si las tasas de dispersión y predación aumentan paralelamente al tamaño de cosecha poblacional, es de espera que el balance de las interacciones (en este caso, la proporción de semillas que quedan para el reclutamiento) se mantenga similar ante distintos tamaños de cosecha. Por lo tanto, el número final de semillas que pasan al reclutamiento en las poblaciones de enebro sería directamente proporcional al tamaño de cosecha.

Figura 5.6. Representación del balance entre las interacciones de dispersión y predación, en términos de semillas disponibles para el reclutamiento, en función de la abundancia de frutos. Tanto la proporción de semillas dispersadas como la proporción de semillas predadas se correlacionan positivamente con la abundancia de frutos. El balance entre las interacciones, en términos de porcentaje de semillas, es constante para distintos tamaños de cosecha, por tanto, en términos absolutos, el número de semillas para el reclutamiento es mayor cuanto mayor es la producción de frutos (situación B respecto a A).



En La Figura 5.6 se representa esta situación, partiendo de que tanto dispersión como predación, ambos expresados en porcentaje de semillas, aumentan proporcionalmente a la producción de frutos a nivel poblacional. En el evento reproductivo B se dispersan y son predadas mayores proporciones de semillas que en el A, pero, al ser igual el balance entre ambas proporciones, es decir la proporción de semillas que pasan al reclutamiento, la cantidad final de semillas para el reclutamiento es mucho mayor en B que en A. En conclusión, el aporte de semillas para el reclutamiento de *J. communis* en las montañas mediterráneas mostraría un patrón de variación espacio-temporal paralelo al de la producción de frutos a nivel poblacional. Sus consecuencias demográficas dependerán de que el reclutamiento de las plántulas esté más o menos limitado por el número de semillas o por la disponibilidad de micrositios para el establecimiento (Eriksson y Ehrlén 1992).

Las posibilidades de ajuste evolutivo entre *J. communis* y sus vertebrados frugívoros son escasas, debido a tres factores principales: 1) la gran variabilidad espacio-temporal en el resultado de las interacciones, 2) la escasez de relaciones entre los rasgos de la planta y la intensidad de las interacciones a nivel intrapoblacional y 3) la influencia de factores extrínsecos, determinados por la estructura del hábitat en la distribución intrapoblacional de las interacciones. Sin embargo, la constancia en la composición del sistema permite un elevado nivel de ajuste ecológico (Janzen 1985, Herrera 1995), con posibles consecuencias demográficas. Este ajuste ecológico se produce más a nivel de población, como conjunto de individuos, que a nivel de planta individual y está determinado bien por componentes cuantitativos, relacionados con la producción de frutos, o bien cualitativos, relacionados con la estructura del hábitat dentro de la población (borreguil vs. ladera).

CAPITULO 6:
SELECCION DE FRUTOS Y SEMILLAS DE *Juniperus communis*
POR *Apodemus sylvaticus*.

INTRODUCCION

Los roedores son activos consumidores de frutos y semillas de las plantas antes y después de su dispersión. Aunque algunos roedores actúan como dispersantes efectivos, a través de comportamientos de almacenamiento de semillas (Vander Wall y Smith 1987, Vander Wall 1993, 1994a y b), la mayoría de los estudios muestran el papel negativo de estos herbívoros en el éxito reproductivo de las plantas (revisiones en Louda 1989, Hulme 1993). Actuando como predadores pre- y postdispersivos, los roedores son una causa principal de mortalidad de las semillas (Crawley 1992, Hulme 1993). Por otra parte, consumiendo la pulpa de los frutos y las semillas antes de su dispersión, disminuyen la cantidad y/o la calidad de los frutos disponibles para los frugívoros dispersantes (Janzen 1971a, Courtney y Manzur 1985, Borowicz 1988, Englund 1993, Santos y Tellería 1994) y pueden interactuar de forma compleja con los insectos parásitos de los frutos y las semillas (Herrera 1989, Sallabanks y Courtney 1992). A través de estos efectos, los roedores pueden afectar a la dinámica poblacional de las plantas y, a través del reclutamiento diferencial de las especies de plantas, a la estructura de las comunidades vegetales (Louda 1989, Harper 1994, Ostfeld *et al.* 1997).

Además de mostrar un efecto ecológico sobre las plantas, los roedores pueden actuar como presiones selectivas sobre rasgos de las plantas y en este sentido, diversas características como la presencia de compuestos secundarios en el fruto y en la semilla, el endurecimiento de la cáscara de la semilla o la disminución en el tamaño de la semilla serían mecanismos de defensa que favorecerían el escape de las semillas frente a los predadores (Hulme 1993). La presencia de pirenos, semillas sin contenido interno, y de semillas abortadas ha sido considerada como un mecanismo de defensa de las plantas frente a los roedores ya que, al atacar también a estas semillas los predadores sufrirían efectos de saciamiento y dilución, aumentando así la probabilidad de supervivencia de las semillas sanas (Stephenson 1981, Casper 1988, Crawley 1992, Obeso 1996). Aunque la hipótesis del aborto de frutos y semillas como defensa frente a la predación ha sido explorada con los predadores

predispersivos especialistas (Janzen 1971a, Fernandes y Whitham 1989, Zangler *et al.* 1991, Traveset 1993b), apenas existe información sobre la respuesta de los vertebrados predadores (pero ver Casper 1988, Fuentes y Schupp 1998).

En este capítulo se analiza el comportamiento del ratón de campo *Apodemus sylvaticus* (*Apodemus* en adelante) frente a los frutos de *J. communis* en las zonas de montaña mediterránea. Mediante muestreos observacionales y experimentos de campo y laboratorio se pretende resolver las siguientes cuestiones:

- 1- ¿Muestra *Apodemus* preferencia por las semillas dispersadas de *J. communis* en comparación con: a) las semillas de otras especies leñosas de la alta montaña mediterránea y b) los frutos maduros de *J. communis* no dispersados?
- 2- ¿Cual es el grado de selección del ratón con respecto a las distintas partes del fruto (pulpa vs. semillas) de *J. communis*?
- 3- ¿Cual es el potencial de interacción, a través del consumo de frutos verdes y maduros de *J. communis*, entre *Apodemus* y los insectos predadores de semillas y succionadores de pulpa?
- 4- ¿Distingue el ratón de campo las semillas sanas de *J. communis* de las semillas abortadas?
- 5- ¿Influyen la densidad de semillas de *J. communis* y la proporción de semillas abortadas respecto a las sanas en la probabilidad de supervivencia de las semillas sanas?
- 6- ¿Disminuye el efecto de la predación por *Apodemus*, a nivel de planta individual, al aumentar la tasa de aborto de frutos y/o de semillas?

METODOS

Relación observacional entre aborto de frutos y semillas y predación

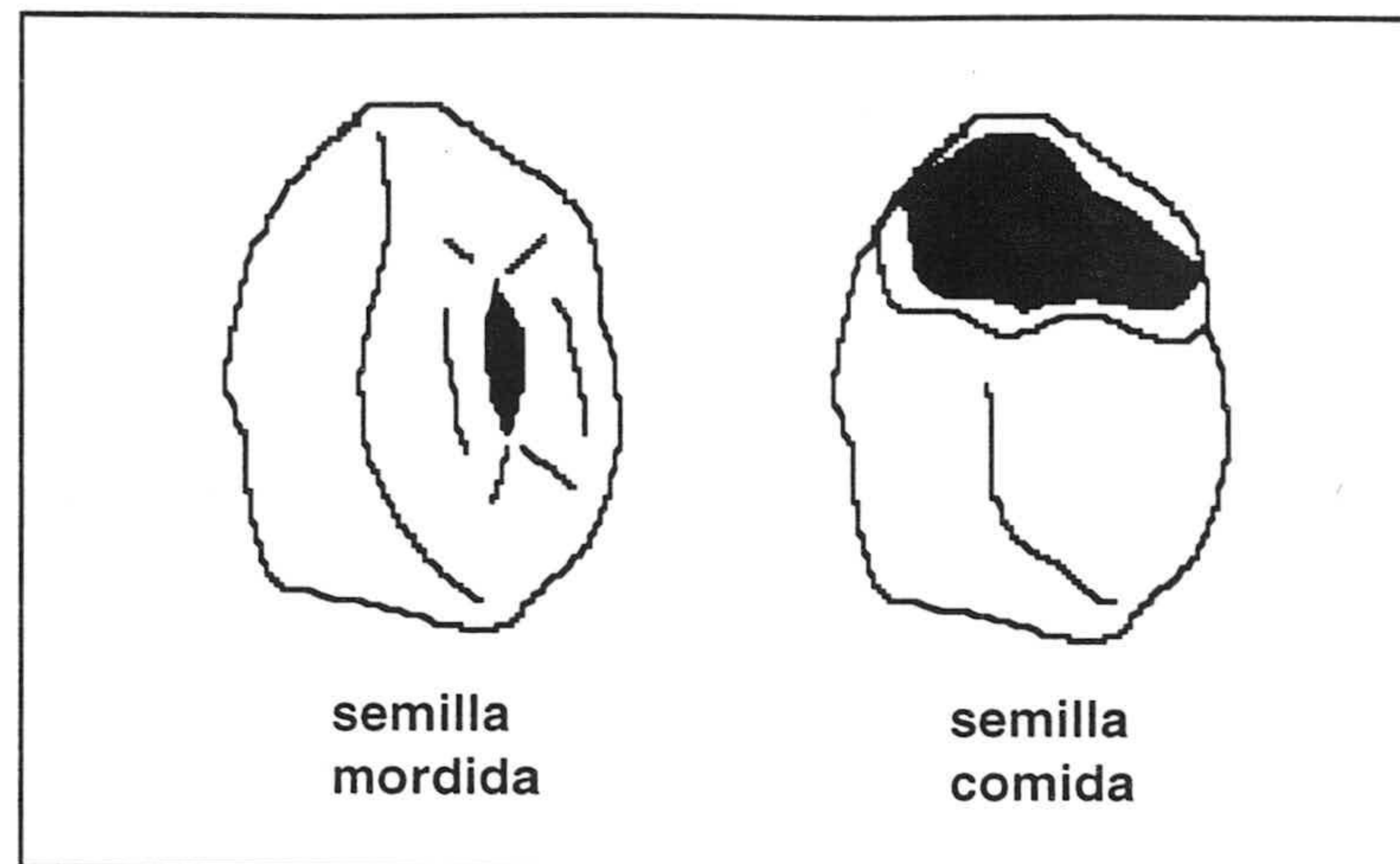
Variación de aborto y predación entre plantas

En este apartado se comprueba la relación entre la intensidad de predación por *Apodemus* en plantas de distintas poblaciones respecto a las tasas de aborto de frutos y semillas de dichas plantas. Estas variables se estudiaron en 75 plantas en la población de Campos de Otero y en 20 plantas en las poblaciones de Boleta, Dornajo, Trevenque, Maitena y Collado Cabañas. En los Capítulos 1, 4 y 5 se describen las características de estas poblaciones. La intensidad de predación por *Apodemus* en cada planta se estimó de forma semicuantitativa, como se describe en el Capítulo 5.

Aborto y predación en semillas dispersadas

Entre 1994 y 1996 se estudió la presencia de semillas predadas por *Apodemus* en la lluvia de semillas de *J. communis* producida por las aves dispersantes en los Campos de Otero. Se identificaron 1450 semillas predadas por *Apodemus*, en base a la presencia de marcas de mordeduras de ratón en la cáscara de la semilla. Los indicios de predación de las semillas por parte del ratón se clasificaron en función de la intensidad de manejo. Así, como semillas *mordidas* se consideraron aquellas que mostraban únicamente marcas de mordedura en la cáscara de la semilla, pero sin indicios de consumo del contenido interior de la semilla, y como semillas *comidas* se consideraron aquellas que habían sido roídas con mayor intensidad, de forma que el ratón había accedido al contenido interno de la semilla, consumiéndolo (Fig. 6.1). Todas las semillas mordidas fueron posteriormente abiertas en el laboratorio, clasificándolas como sanas o abortadas, en función del grado de desarrollo del endospermo y del embrión.

Figura 6.1. Representación de los tipos de manejo considerados para clasificar las semillas de *J. communis* predadas por *Apodemus*.



Experimentos de campo

Se realizaron tres experimentos en condiciones de campo para estudiar la selección de semillas por parte de *Apodemus*. Los experimentos consistieron en ofrecer a los ratones distintos tipos de semillas y/o frutos, colocados en placas de Petri de 9 cm \varnothing . Las placas se colocaban clavadas al suelo, recubiertas de tierra de la zona, en la periferia de enebros adultos y separadas entre sí 5-10 m. A los 7 días después de la instalación se examinaba su contenido directamente en el campo o bien se recogía, para su examen en el laboratorio. En la revisión se clasificaban las semillas como *intactas*, sin indicios de manipulación por los ratones, *mordidas* o *comidas*, siguiendo los criterios del apartado anterior, o *desaparecidas*, cuando no se encontró ningún tipo de resto de la semilla. Las semillas de *J. communis* utilizadas en los experimentos procedían de excrementos de *T. viscivorus* y *T. torquatus* recogidos en Septiembre y Octubre de 1997 en las zonas de estudio. Las semillas estaban libres de restos de pulpa y no mostraban orificio de emergencia de *Megastigmus*. En todos los experimentos se colocó un número variable de placas con semillas excluidas de los ratones mediante una caja de malla metálica de 1.3 cm de malla, con el fin de comprobar el efecto de los factores abióticos como viento y lluvia sobre la desaparición de las semillas de las placas. En todas las placas se añadió insecticida

microgranulado, Clorpirifos al 5% (CHAS® 5G, Agrodan), para evitar la posible predación de semillas por parte de insectos. La eficacia del insecticida quedó verificada, tras encontrar cadáveres de insectos dentro de las placas. En total se llevaron a cabo los siguientes experimentos:

Experimento 1. Selección entre semillas de distintas especies de planta. Se comparó el consumo de semillas de las tres especies leñosas más importantes del matorral de alta montaña: *J. communis*, *Genista versicolor* (*Genista* en adelante) y *Hormathophylla spinosa* (*Hormathophylla* en adelante). El experimento se llevó a cabo en la localidad de Campos de Otero de Sierra Nevada, en Octubre de 1997. Constó de 25 placas libres y 10 placas excluidas, con 5 semillas de cada especie por placa. Las semillas de *Genista* y *Hormatophylla* procedían de frutos maduros recogidos en la zona de estudio a final de verano de 1997. Las semillas de *J. communis*, *Genista* y *Hormathophylla* miden, respectivamente 4-5, 2-3 y 1.5-2.5 mm de diámetro.

Experimento 2. Selección entre frutos y semillas de J. communis. Se comparó el consumo de semillas respecto al consumo de frutos maduros enteros. Los frutos atacados por el ratón se consideraron como *mordido*, *comido-pulpa*, cuando había sido consumida la pulpa en su mayor parte o en su totalidad, dejando intactas las semillas, o *comido-pulpa y semillas*, cuando además de pulpa aparecían semillas atacadas (ver Borowicz 1988 para un procedimiento similar). El experimento se llevó a cabo en la localidad de Boleta de Sierra de Baza, en Octubre de 1997, realizándose 2 repeticiones (triales) del mismo. Se utilizaron 25 placas libres y 10 placas excluidas, cada una de las cuales contenía 5 frutos maduros y 10 semillas de *J. communis*. Los frutos maduros se recogieron de las plantas de la zona inmediatamente antes de su colocación, excluyéndose del experimento aquellos atacados por *Megastigmus* o fuertemente infestados por *Carulaspis*.

Experimento 3. Efecto de la densidad de semillas y de la proporción de semillas llenas respecto a las semillas abortadas. Mediante este experimento se estudió el efecto de la densidad de semillas y de la proporción de semillas sanas respecto a las semillas abortadas en la tasa de supervivencia de las semillas. Para ello se utilizaron tratamientos que representaron distintas combinaciones de semillas sanas y abortadas, variando tanto la proporción como la densidad. La densidad natural de semillas en zonas bajo planta madre es de 266.9 ± 35.5 ES semillas/m², lo que correspondería a 1.6 semillas en una superficie equivalente a una placa de Petri, mientras que la proporción de semillas sanas respecto a las abortadas oscilaría entre 1/8 y 2/7 (García *et al.* 1992). Para identificar las semillas sanas de las abortadas se utilizó un método de flotación, consistente en depositar las semillas en cubetas con agua durante 1 hora. Un 99% de las semillas que se mantuvieron a flote tras ese tiempo fueron semillas abortadas (N=1508 semillas flotantes), mientras que las semillas hundidas fueron semillas sanas, con una probabilidad del 90% (N=389 semillas hundidas). Se consideraron los siguientes tratamientos, con su correspondiente denominación:

1. Tratamiento 1/4: Se compuso de 1 semilla sana y 4 semillas abortadas
2. Tratamiento 2/8: 2 semillas sanas y 8 abortadas.
3. Tratamiento 4/16: 4 semillas sanas y 16 abortadas.
4. Tratamiento 1/9: 1 semilla sana y 9 abortadas.
5. Tratamiento 5/5: 5 semillas sanas y 5 abortadas.

El experimento se llevó a cabo en la localidad de Boleta de Sierra de Baza, en Octubre de 1997, realizándose 2 repeticiones (triales) del mismo. En cada trial se utilizaron 15 placas para cada tratamiento (75 placas en total) y 50 placas excluidas de los ratones mediante malla metálica. Las placas excluidas contenían 10 semillas elegidas al azar del banco original de semillas, que mostraba un 22% de

semillas sanas. Las semillas se recolectaron en cada revisión y se analizaron en el laboratorio.

Experimentos en cautividad

Durante el período Octubre-Diciembre de 1994 se realizaron experimentos de selección de alimento con ratones mantenidos en condiciones de laboratorio (ver Jennings 1976, Jensen 1993, para procedimientos similares con esta especie). En Septiembre de 1994 se capturaron 8 individuos adultos de *Apodemus* en la localidad de Campos de Otero, que se transportaron al laboratorio y se colocaron en jaulas individuales de 40x25x25 cm, de malla metálica y suelo de plástico. Los ratones se mantuvieron en aclimatación durante un mes, alimentados con una mezcla de cereales, frutos secos y zanahoria fresca *ad libitum* y con un régimen lumínico de 12 h-luz tenue/12 h-oscuridad. Los experimentos consistieron en "pruebas de cafetería", donde se ofrecía a cada individuo un conjunto de frutos y/o semillas contenidos en una placa de Petri de 9 cm \varnothing junto con un trozo de zanahoria fresca. El experimento se mantenía durante 12 horas, en fase de oscuridad, recogiendo después las placas de Petri y los restos de alimento del suelo de la jaula y analizándose el consumo de los distintos tipos de alimento. En total se realizaron 7 experimentos distintos, cada uno de los cuales comprendió simultánea y separadamente 6-7 individuos, repitiéndose 3 veces cada experimento (3 triales). Se mantuvo un mínimo de 12 horas entre un trial y otro y, tras cada 4-5 triales seguidos, se sometió a los animales a 48-72 h sin experimentación, con cereales y zanahoria *ad libitum*. No se produjo pérdida de peso significativa de los animales utilizados a lo largo del desarrollo de los experimentos ($Z=-1.78$, $p=0.075$, $n=6$, test de Wilcoxon comparando el peso de los individuos al inicio y al final de los experimentos). En total se llevaron a cabo los siguientes experimentos:

Experimento 1. Selección entre semillas de distintas especies. Se comparó el consumo de semillas de *Juniperus*, *Genista* y *Hormathophylla*. Las semillas de *Juniperus*

procedían de excrementos de aves frugívoras y las de *Genista* y *Hormatophylla* de frutos maduros, recogándose todas las semillas en Campos de Otero en Septiembre de 1994. En cada trial se ofrecieron simultáneamente 25 semillas de cada especie, considerando 6 individuos.

Experimento 2. Selección entre frutos maduros y semillas dispersadas de J. communis. En cada trial se ofrecieron simultáneamente 20 frutos maduros y 20 semillas dispersadas (procedentes de excrementos de aves frugívoras), para 6 individuos.

Experimento 3. Selección entre pulpa y semillas de frutos maduros de J. communis. Se ofreció simultáneamente a los ratones la pulpa de frutos maduros y las semillas de dichos frutos, ambas partes separadas. La pulpa del fruto de *J. communis* es de estructura fibrosa y está firmemente unida a la corteza del fruto, por lo que puede ser cuantificada como superficie de corteza. De este modo, en cada trial se ofreció una superficie de pulpa de 625 mm², medidos sobre un papel milimetrado (equivalente 25 unidades de 5x5 mm²), junto con 20 semillas extraídas de frutos maduros, para 7 individuos.

Experimento 4. Selección entre frutos maduros y verdes de J. communis. En cada trial se ofrecieron simultáneamente 20 frutos maduros y 20 frutos verdes al final de la fase de crecimiento, para 6 individuos.

Experimento 5. Selección entre frutos sanos y frutos atacados por Carulaspis. En cada trial se ofrecieron simultáneamente 20 frutos maduros sanos y 20 frutos maduros con un alto grado de infestación por *Carulaspis* (5 o más escamas por fruto, cubriendo >50% de la superficie), para 6 individuos.

Experimento 6. Selección entre frutos sanos y frutos atacados por Megastigmus. En cada trial se ofrecieron simultáneamente 20 frutos maduros sanos y 20 frutos maduros con agujero de emergencia de *Megastigmus*, para 6 individuos.

Experimento 7. Selección entre semillas sanas y abortadas. En cada trial se ofrecieron 10 semillas sanas y 20 semillas abortadas, todas ellas semillas dispersadas, intactas e identificadas utilizando el método explicado anteriormente. Se consideraron 7 individuos.

Para cada experimento se determinó la tasa de ataque de cada tipo de alimento (frutos, pulpa o semillas) como la proporción de unidades iniciales atacadas por el ratón. Las semillas atacadas por el ratón se clasificaron como *mordidas* o *comidas* y los frutos atacados como *mordidos* o *comidos* (distinguiendo *comido-pulpa* o *comido-pulpa y semillas*), siguiendo los criterios explicados anteriormente. En los frutos con la pulpa comida de los Experimentos 5 y 6 se estimó visualmente el porcentaje de pulpa consumida, expresándose, para cada individuo del experimento, el porcentaje medio de consumo de pulpa, a partir de dichos frutos.

Análisis estadísticos

Las relaciones entre la tasa de aborto y el porcentaje de semillas abortadas frente a la intensidad de predación por *Apodemus* en distintas plantas se ha estudiado mediante regresiones logísticas.

Experimentos de campo

Los resultados de todos los experimentos se han analizado mediante pruebas no paramétricas, debido a la falta de normalidad de las variables dependientes. Se utilizaron test apareados considerando la placa como unidad de muestreo, cuando la mayoría de los tratamientos o los casos comparados poseían 5 o más semillas por placa. En caso contrario, se utilizó un test de χ^2 , con la semilla como unidad de muestreo, al considerar que el número de semillas de cada categoría por placa es

demasiado reducido y el rango de valores de la tasa de pérdida por placa es demasiado pequeño para aproximarse a una función continua. Los porcentajes de semillas mordidas, comidas o desaparecidas, considerados como distintos tipos de manejo por el ratón, se comparan mediante el test de χ^2 . En todos los experimentos, el porcentaje de pérdida de semillas y/o frutos en las placas excluidas del acceso de los ratones mediante malla metálica fue siempre, en promedio, inferior al 10%, por lo que se considera que la posible pérdida de semillas y/o frutos de las placas no excluidas, debido a causas abióticas, es inocua para la interpretación de los resultados de los experimentos. Por esta razón los resultados procedentes de las placas excluidas no se han considerado en el análisis de los experimentos. A partir del Experimento 3 se pretende responder a las siguientes preguntas:

1. ¿Varía la tasa de ataque por *Apodemus* entre los distintos tratamientos del experimento? Dicha variación se analizó mediante un test de Kruskal-Wallis considerando todos los tratamientos, para cada trial.

2. ¿Cambia la probabilidad de predación de las semillas sanas al variar la densidad del acúmulo de semillas donde están situadas? Para esta cuestión se diferenciaron dos casos. En primer lugar se consideró una única semilla sana rodeada de densidades variables de semillas abortadas, comparándose, mediante χ^2 para cada trial, la probabilidad de ataque de las semillas sanas entre los tratamientos 1/4 y 1/9. En segundo lugar se consideró la variación en la densidad de semillas pero manteniendo una proporción de sanas/abortadas constante, comparándose la probabilidad de ataque de las semillas sanas entre los tratamientos 1/4, 2/8 y 4/16.

3. ¿Cambia la probabilidad de predación de las semillas sanas al variar la proporción sanas/abortadas en el acúmulo de semillas, manteniéndose la densidad de semillas? Se comparó, mediante χ^2 para cada trial, la probabilidad de ataque de las semillas sanas entre los tratamientos 1/9, 2/8 y 5/5.

4. ¿Es similar la predación de semillas sanas que la de semillas abortadas? Se comparó la tasa de ataque de las semillas sanas con la de las abortadas mediante χ^2 ,

para cada trial, considerando los resultados del tratamiento 5/5, donde aparece el mismo número de ambos tipos de semillas.

Experimentos en cautividad

La comparación de la tasa de ataque entre los distintos tipos de alimento en cada experimento se ha realizado mediante test apareados de Wilcoxon o Friedman, considerando cada individuo como réplica experimental y uniendo en el análisis los individuos de los tres triales. Los triales se han considerado como independientes ya que las distintas repeticiones de cada experimento pudieron no comprender a los mismos individuos, y además se alternaba de experimentos entre repeticiones sucesivas. Para cada experimento se ha comparado entre tipos de alimento, mediante χ^2 , la proporción de semillas y/o frutos mordidos y comidos. El mismo procedimiento se ha utilizado para comparar la proporción de frutos *comido- pulpa* y *comidos- pulpa y semillas*, entre distintos tipos de frutos.

RESULTADOS

Relación observacional entre aborto de frutos y semillas y predación

Variación de aborto y predación entre plantas

La intensidad de predación por *Apodemus* fue independiente tanto de la tasa de aborto de frutos verdes como de la proporción de semillas abortadas en las distintas plantas, en todas las poblaciones y años estudiados (Tabla 6.1).

Aborto y predación en semillas dispersadas

En el conjunto de semillas procedentes de la lluvia de semillas, el 41.37% de las semillas predadas por *Apodemus* mostraban su interior consumido por el ratón, mientras que un 57.93% de las semillas fueron tan sólo mordidas y abandonadas sin posterior consumo. Entre las semillas mordidas no apareció ninguna semilla sana, ya

que un 7.02% de las semillas eran semillas que habían sufrido predación predispersiva por *Megastigmus* y el resto (92.98%) eran semillas abortadas.

Tabla 6.1. Valores del estadístico χ^2 y de su nivel de significación, asociados a las Regresiones logísticas relacionando la tasa de aborto de frutos verdes y la proporción de semillas abortadas con la intensidad de predación por *Apodemus*, en distintas poblaciones y años (N= n° de plantas; datos no disponibles para Boleta y Dornajo 1996).

	N	Tasa aborto frutos		% semillas abortadas	
		χ^2	p	χ^2	p
Campos de Otero 1994	75	2.82	0.419	0.18	0.979
Campos de Otero 1995	75	3.72	0.293	3.61	0.306
Campos de Otero 1996	19	3.47	0.176	1.65	0.438
Dornajo 1994	20	3.87	0.276	2.69	0.441
Dornajo 1995	20	0.45	0.796	0.47	0.792
Dornajo 1996	20	0.03	0.869	-	-
Trevenque 1995	20	6.13	0.105	3.08	0.379
Maitena 1995	20	1.06	0.589	3.27	0.197
Boleta 1994	20	1.06	0.787	0.31	0.958
Boleta 1995	20	1.94	0.379	5.89	0.052
Boleta 1996	20	0.99	0.607	-	-
Collado Cabañas 1995	20	2.17	0.538	3.01	0.389

Experimentos de campo

Experimento 1. Selección entre semillas de distintas especies.

El ataque de *Apodemus* varió en intensidad dependiendo de la especie de semilla considerada. Las semillas de *Genista* fueron las más predadas, seguidas por las de *Juniperus* y finalmente, las de *Hormathophylla* (Fig. 6.2). La tasa de ataque fue significativamente diferente entre las tres especies de leñosas ($\chi^2=138.43$, $p<0.0001$, $gl=2$), apareciendo además diferencias significativas en todas las comparaciones apareadas entre especies ($\chi^2>13$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $gl=1$; para todas las comparaciones). Los ratones manejaron cada especie de semilla de forma distinta, ya que la mayoría de las semillas de *Genista* atacadas fueron comidas casi

completamente, mientras que la mayor parte de las de *Juniperus* fueron tan solo mordidas (Tabla 6.2). Además, no aparecieron restos de las semillas de *Hormathophylla* que fueron eliminadas de las placas, al ser consumidas completamente. La distribución de los distintos tipos de manejo de la semilla por el ratón varió significativamente entre especies ($\chi^2=190.38$, $p<0.0001$, $gl=4$).

Figura 6.2. Proporción (media+ES) de semillas de distintas especies de matorrales de alta montaña atacadas por *Apodemus* (N=25 placas).

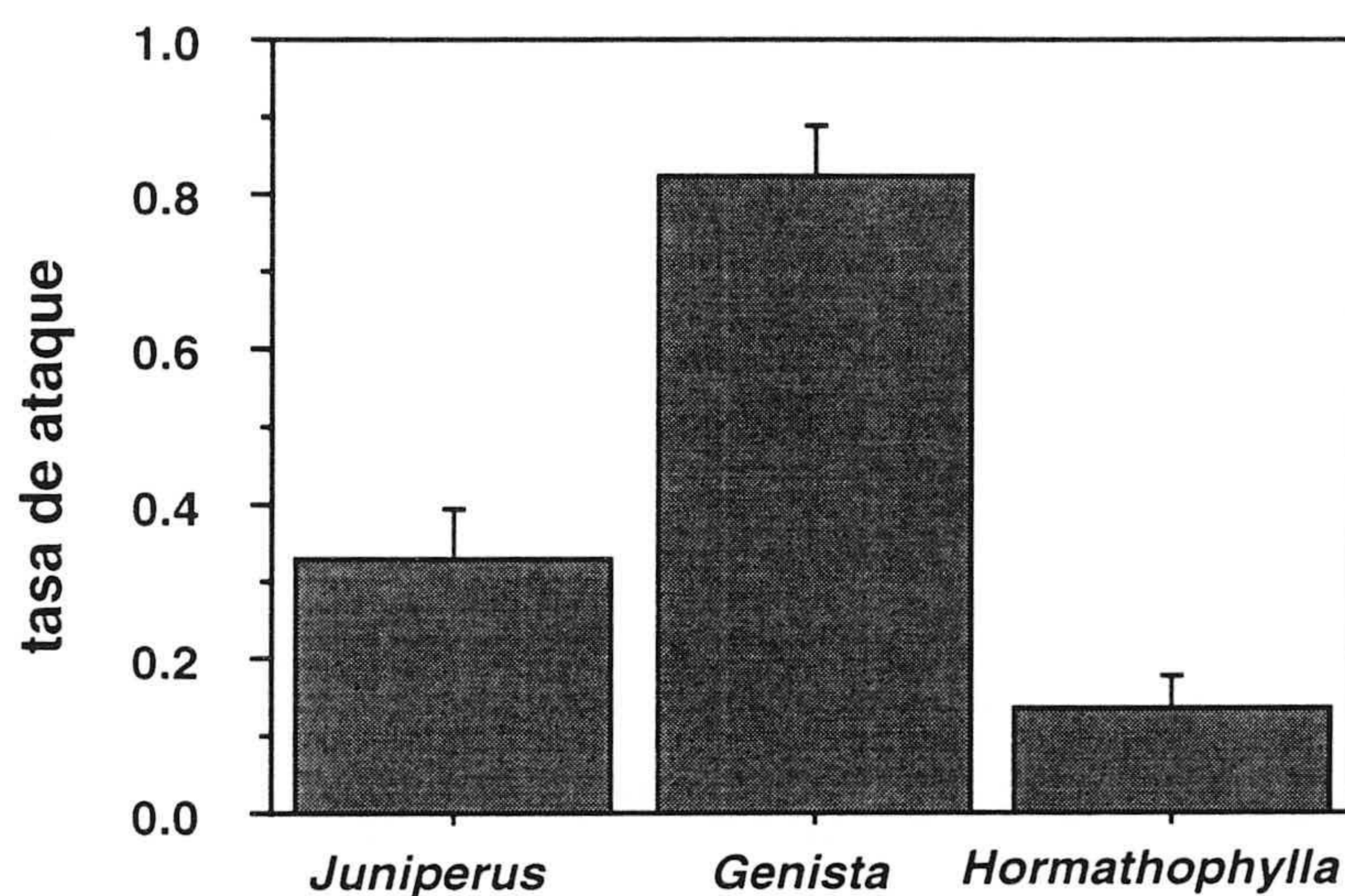


Tabla 6.2. Número y porcentaje de semillas de distintas especies, clasificadas dentro de distintos tipos de manejo por *Apodemus* (mordida, comida, desaparecida), en el Experimento 1.

	mordida		comida		desaparecida	
	N	%	N	%	N	%
<i>Juniperus</i>	31	75.61	2	4.88	8	19.51
<i>Genista</i>	1	0.97	96	93.20	6	5.83
<i>Hormathophylla</i>	0	0	0	0	17	100

Experimento 2. Selección entre frutos y semillas de J. communis.

Al ofrecer conjuntamente frutos maduros y semillas de *J. communis*, los ratones atacaron de forma similar ambos tipos de alimento, en los dos triales del experimento ($Z=-1.74$ y $Z=-0.72$, respectivamente, $p>0.05$, $gl=24$, test de Wilcoxon, Fig. 6.4).

Los frutos atacados aparecieron comidos en un porcentaje >33%, en ambos triales del experimento, mientras que la mayoría de las semillas aparecieron mordidas (Tabla 6.3). El tipo manejo por parte del ratón varió significativamente entre frutos y semillas, en ambos triales ($\chi^2 > 10.80$, $p < 0.005$, $gl = 2$ en ambos triales). Los ratones consumieron tanto pulpa como semillas en un 76.19% y un 63.63% de los frutos comidos, en los respectivos triales, no apareciendo diferencias significativas entre triales en dichos porcentajes ($\chi^2 = 3.81$, $p = 0.149$, $gl = 2$).

Figura 6.3. Proporción (media±ES) de frutos y semillas de *J. communis* atacados por *Apodemus*, en los distintos triales del Experimento 2 (N=25 placas).

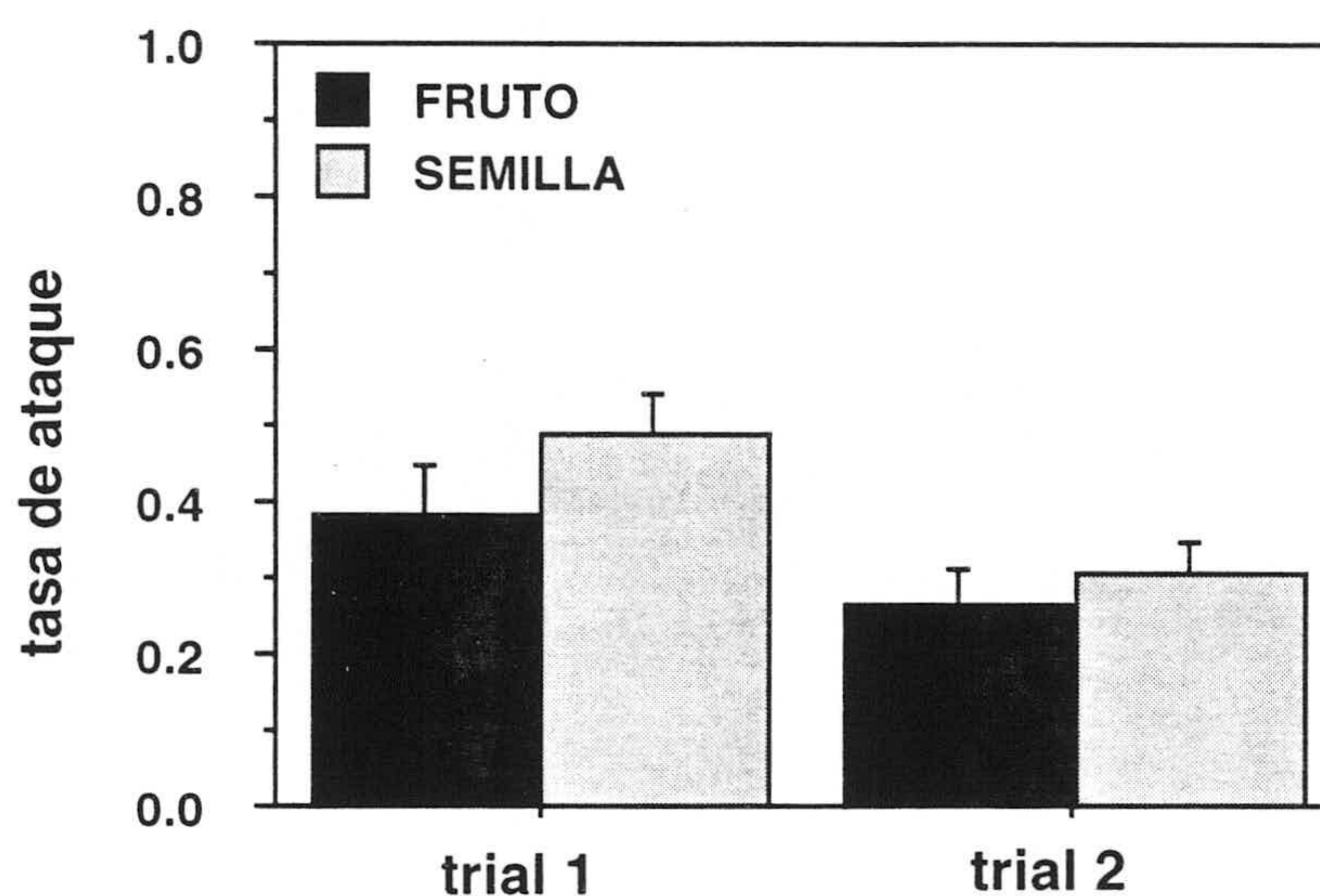


Tabla 6.3. Número y porcentaje de semillas y frutos, clasificados según distintos tipos de manejo por *Apodemus* (*mordido*, *comido*, *desaparecido*), considerando distintos triales del Experimento 2.

		mordido		comido		desaparecido	
		N	%	N	%	N	%
<i>trial 1</i>	FRUTO	20	41.66	21	43.75	7	14.59
	SEMILLA	99	81.15	16	13.11	7	5.74
<i>trial 2</i>	FRUTO	16	48.48	11	33.34	6	18.18
	SEMILLA	40	51.94	7	9.09	30	38.97

Experimento 3. Efecto de la densidad de semillas y de la proporción de semillas llenas respecto a las semillas abortadas.

La proporción de semillas de *J. communis* atacadas por *Apodemus* fue similar en los distintos tratamientos del Experimento 3, no existiendo diferencias significativas entre tratamientos en ninguno de los trials de dicho experimentos ($H < 6.50$, $p > 0.160$, $gl = 4$ en ambos trials, test de Kruskal-Wallis, Fig. 6.4).

La densidad de semillas por placa no afectó a la tasa de predación, apareciendo, en todos los tratamientos (1/4, 2/8 y 4/16) y en ambos trials, una proporción similar de semillas atacadas ($\chi^2 < 3.2$, $p > 0.200$, $gl = 2$ en ambos trials, Fig. 6.4). La probabilidad de ataque de las semillas sanas fue independiente de la variación en la densidad de semillas de la placa, cuando la semilla sana estaba sola en la placa (comparación de los tratamientos 1/4 y 1/9, Tabla 6.4) y cuando se varió la densidad de semillas sanas y abortadas simultáneamente (comparación de los tratamientos 1/4, 2/8 y 4/16, Tabla 6.4).

El aumento de la proporción de semillas sanas por placa, manteniendo la densidad de semillas por placa (tratamientos 1/9, 2/8 y 5/5), supuso, en el trial 1, un aumento significativo de la tasa de ataque en el conjunto de semillas de la placa ($\chi^2 = 20.62$, $p < 0.0001$, $gl = 2$, Fig. 6.4). Esta comparación no supuso diferencias significativas entre tratamientos cuando se consideró exclusivamente la tasa de ataque de las semillas sanas (Tabla 6.4). Este patrón no se repitió en el trial 2, ni considerando la predación de todas las semillas ($\chi^2 = 0.737$, $p = 0.692$, $gl = 2$), ni considerando únicamente las semillas sanas (Tabla 6.4).

Cuando las semillas sanas y abortadas fueron ofrecidas en igual densidad (tratamiento 5/5), los ratones atacaron las semillas sanas en una proporción significativamente mayor que las semillas abortadas, en ambos trials del experimento ($\chi^2 > 8.30$, $p < 0.004$, $gl = 1$, en ambos trials, Fig. 6.5). Más del 90% de las semillas sanas aparecieron comidas en ambos trials, mientras que la mayoría de las semillas abortadas fueron tan sólo mordidas (>93%, $\chi^2 > 91.24$, $p < 0.0001$, $gl = 1$, para ambos trials).

Figura 6.4. Proporción (media±ES) de semillas de *J. communis* atacadas por *Apodemus*, en los distintos tratamientos y triales del Experimento 3.

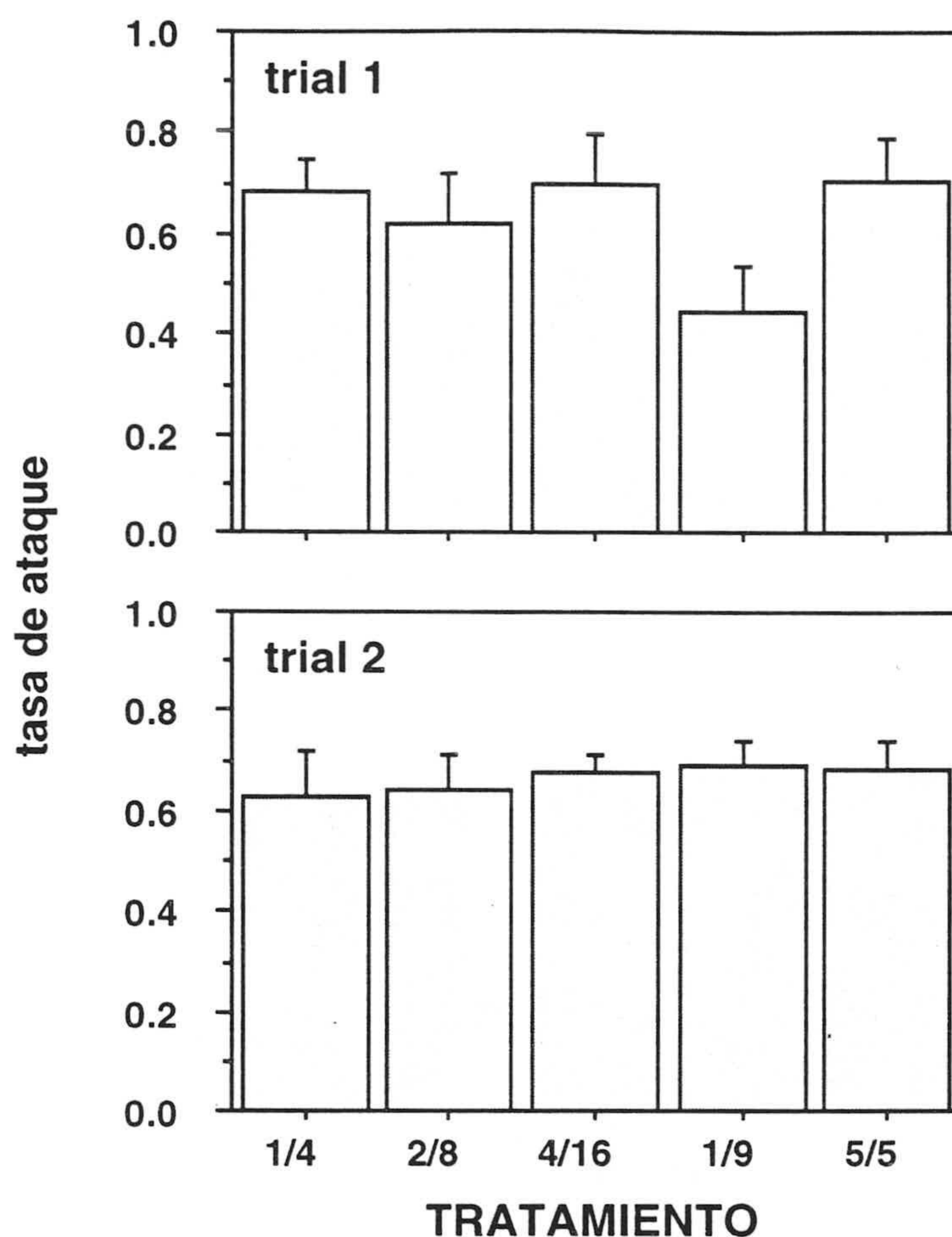
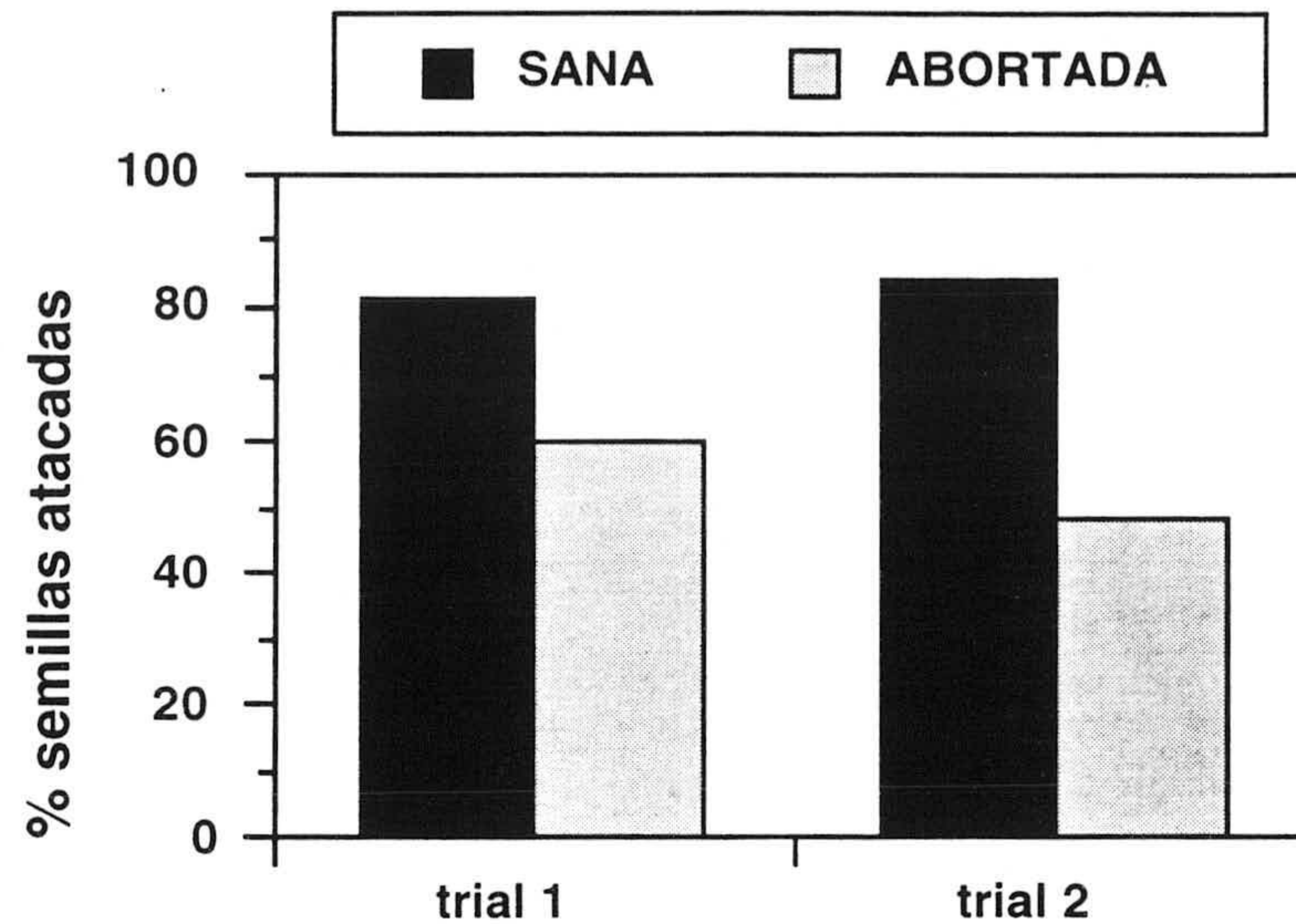


Tabla 6.4. A: Valores del porcentaje de semillas sanas de *J. communis* atacadas por *Apodemus* en los distintos tratamientos y triales del Experimento 3. **B:** Resultados del test de χ^2 comparando los porcentajes de semillas sanas atacadas, entre distintas combinaciones de tratamientos y en los dos triales del Experimento 3. Se indican además el nivel de significación estadística y los grados de libertad de cada comparación.

A)						
tratamiento	1 / 4	2 / 8	4 / 16	1 / 9	5 / 5	
trial 1	66.67	70.00	75.00	53.33	81.33	
trial 2	78.57	90.00	93.33	86.67	84.00	

B)						
comparación	trial 1			trial 2		
	χ^2	p	gl	χ^2	p	gl
1/4 - 1/9	0.56	0.455	1, 28	0.33	0.564	1, 27
1/4 - 2/8 - 4/16	0.53	0.767	2, 102	2.39	0.302	2, 101
1/9 - 2/8 - 5/5	5.38	0.068	2, 117	0.68	0.712	2, 117

Figura 6.5. Proporción de semillas de *J. communis* atacadas por *Apodemus*, respecto al total de semillas sanas y abortadas en los dos trials del Experimento 3, considerando los resultados del tratamiento 5/5.

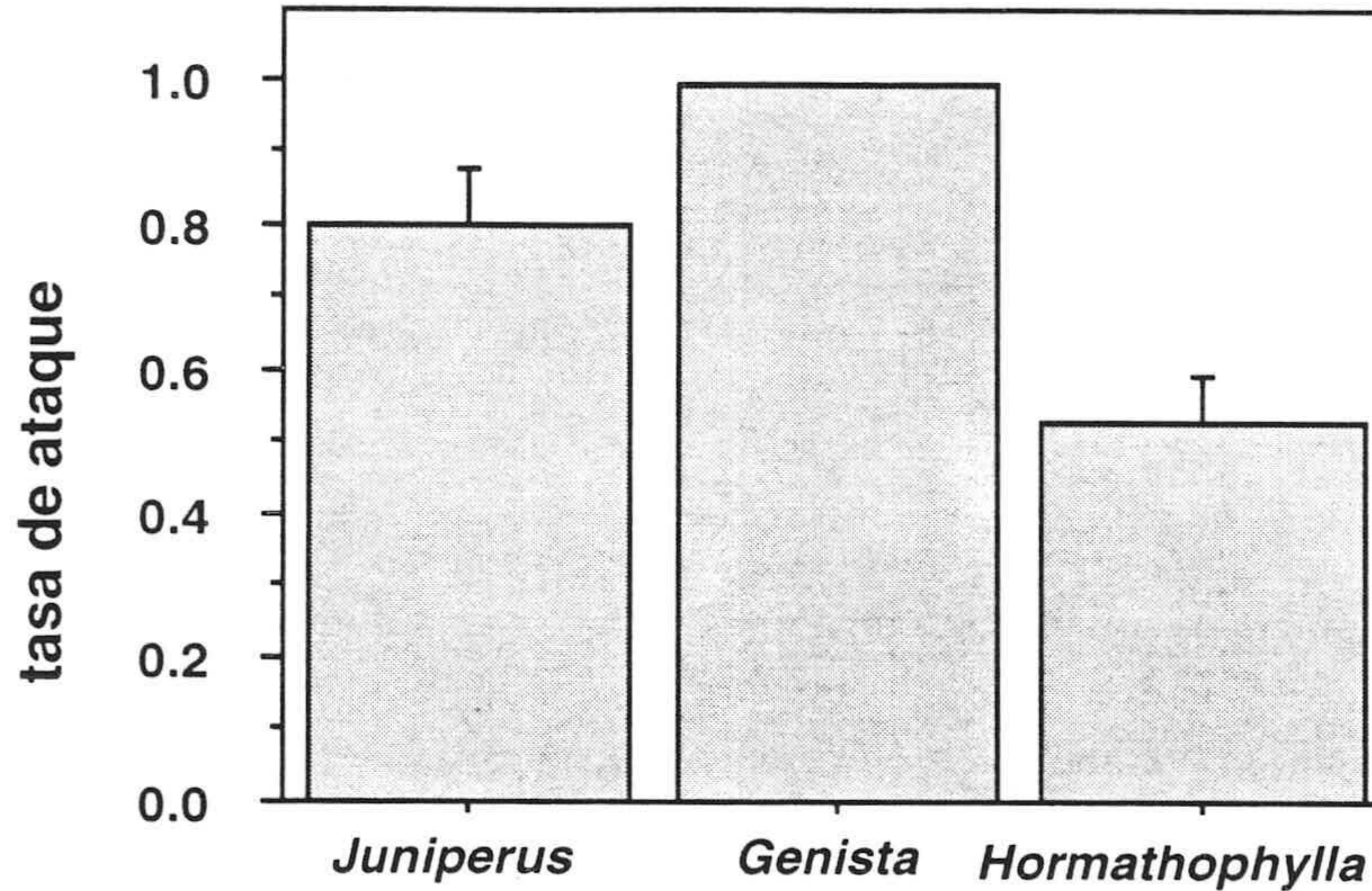


Experimentos en cautividad

Experimento 1. Selección entre semillas de distintas especies.

Los ratones mostraron un patrón de selección respecto a las distintas especies de semillas similar al mostrado por el experimento de campo, siendo las semillas de *Genista* las más consumidas, seguidas de las de *Juniperus* y, finalmente, las de *Hormathophylla* (Fig. 6.6). La tasa de ataque varió significativamente entre las tres especies de semillas ($\chi^2=24.03$, $p<0.0001$, $gl=2$, test de Friedman), apareciendo diferencias significativas en todas las comparaciones apareadas entre especies ($Z<-2.80$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $n=18$, para todas las comparaciones, test de Wilcoxon). Más de la mitad de las semillas de *Juniperus* aparecieron sólo mordidas por los ratones, mientras que todas las de *Genista* y la mayoría de las de *Hormathophylla* fueron casi completamente consumidas, existiendo diferencias significativas en el tipo de manejo de las semillas de las distintas especies (Tabla 6.5).

Figura 6.6. Proporción (media+ES) de semillas atacadas por *Apodemus*, en condiciones de cautividad, considerando distintas especies de matorrales de alta montaña en Sierra Nevada (N=18).



Experimento 2. Selección entre frutos maduros y semillas dispersadas de J. communis.

Los frutos maduros fueron atacados por *Apodemus* en una intensidad similar a las semillas dispersadas cuando ambos tipos de alimento fueron ofrecidos simultáneamente (Fig. 6.8), no existiendo diferencias significativas entre ambos tipos de alimento en cuanto a la tasa de ataque ($Z=-0.32$, $p=0.753$, $n=18$, test de Wilcoxon). Sin embargo, el tipo de manejo varió significativamente entre ambos tipos de alimento, ya que los frutos fueron comidos con mayor intensidad que las semillas (Tabla 6.5). La mayoría de los frutos comidos fueron atacados tanto en su pulpa como en sus semillas (77.87% de los frutos fueron *comido pulpa y semillas*).

Experimento 3. Selección entre pulpa y semillas de frutos maduros de J. communis.

Cuando la pulpa de los frutos fue ofrecida en forma aislada, simultáneamente a las semillas de los frutos, ambos tipos de alimento fueron atacados con similar intensidad por los ratones ($Z=-0.34$, $p=0.733$, $n=21$, test de Wilcoxon, Fig. 6.7).

Experimento 4. Selección entre frutos maduros y verdes de J. communis.

Los ratones tendieron a atacar los frutos verdes de *J. communis* en menor proporción que los frutos maduros (Fig. 6.7), pero la comparación entre los dos tipos de frutos no mostró diferencias significativas ($Z=-2.13$, $p=0.033$, $p>0.05$ tras Bonferroni, $n=18$). Sin embargo, la proporción de frutos que fueron tan sólo mordidos fue significativamente mayor entre los frutos verdes (Tabla 6.5). En la mayoría de los frutos verdes comidos, los ratones consumieron las semillas y muy poca pulpa, existiendo diferencias significativas entre ambos tipos de frutos (Tabla 6.6).

Experimento 5. Selección entre frutos sanos y frutos atacados por Carulaspis.

Los frutos infestados por el homóptero *Carulaspis* fueron significativamente menos atacados por los ratones que los frutos sanos ($Z=-3.64$, $p=0.0003$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $n=18$, test de Wilcoxon, Fig. 6.7). Por otra parte, considerando los frutos atacados, la proporción de frutos que fueron comidos fue significativamente menor en los frutos con *Carulaspis* que en los frutos sanos (Tabla 6.5). Si bien la proporción de frutos comidos donde sólo se consumió la pulpa fue similar entre ambos tipos de frutos (Tabla 6.6), el porcentaje medio de consumo de pulpa fue significativamente menor en los frutos con *Carulaspis* que en los frutos sanos ($26.43\pm 4.93\%$ vs. $64.07\pm 4.86\%$ respectivamente, $Z=-3.68$, $p=0.0002$, $n=18$, test de Wilcoxon).

Experimento 6. Selección entre frutos sanos y frutos atacados por Megastigmus.

Los frutos con agujero de emergencia de *Megastigmus* fueron también rechazados por los ratones, siendo significativamente menos atacados que los frutos sanos ($Z=-2.73$, $p=0.0061$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $n=18$, test de Wilcoxon, Fig. 6.7). Sin embargo, no aparecen diferencias significativas entre ambos tipos de frutos en cuanto al manejo por los ratones (Tablas 6.5 y 6.6) ni en el porcentaje medio de pulpa comida ($75.31\pm 4.71\%$ en frutos sanos y $60.74\pm 4.35\%$ en frutos con *Megastigmus*, $Z=-1.92$, $p=0.055$, $n=14$, test de Wilcoxon).

Figura 6.7. Proporción (media+ES) de frutos y/o semillas de *J. communis* atacados por *Apodemus* en distintos experimentos en cautividad. Se indica el número del experimento (Exp.) y los tipos de alimento comparados (N=18, excepto en Exp. 3 donde N=21).

proporción de frutos/semillas atacados

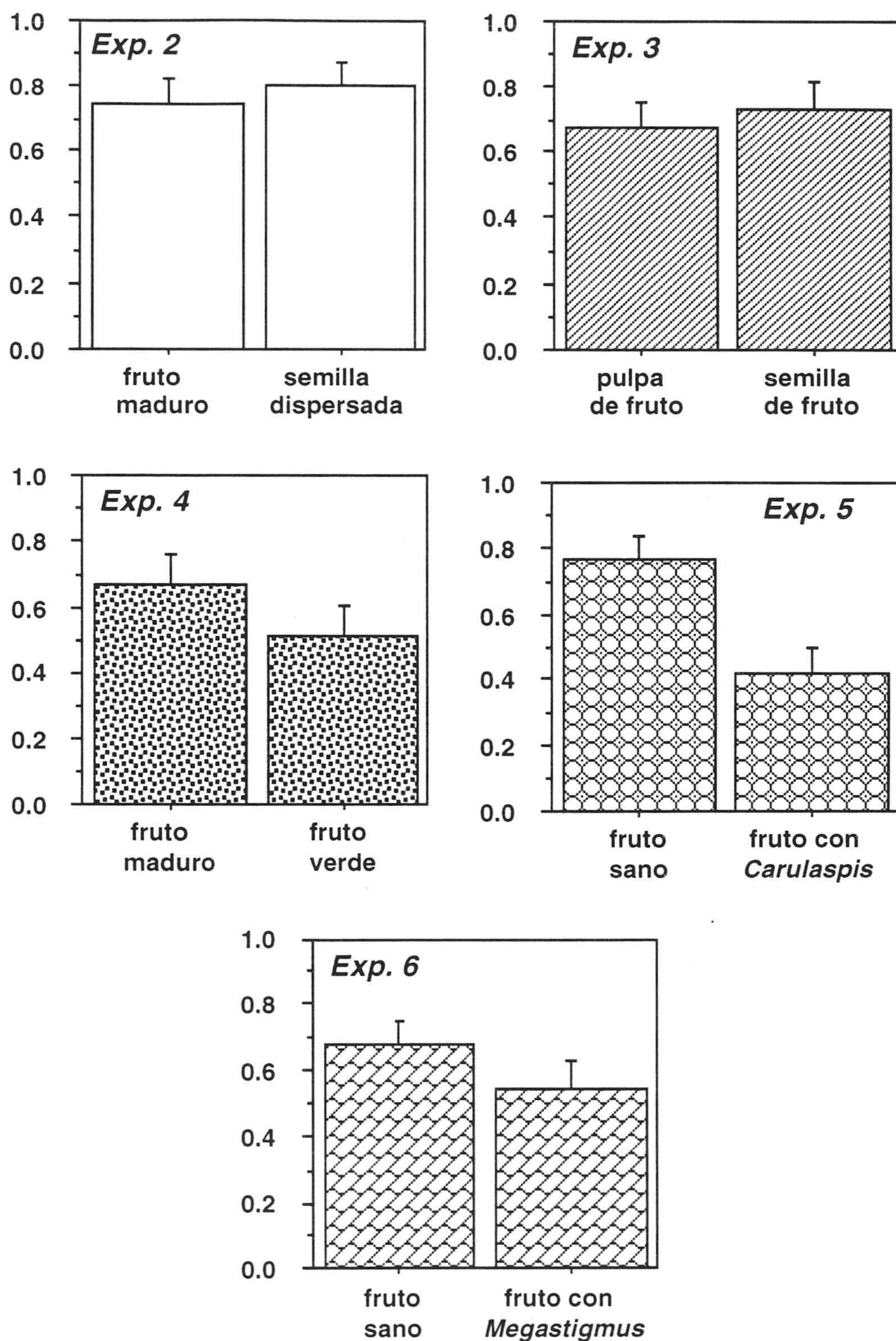


Tabla 6.5. Número y porcentaje de semillas y/o frutos, clasificados dentro de distintos tipos de manejo por *Apodemus* (*mordido* vs. *comido*), para distintos tipos de alimento y experimentos (Exp.). Se señalan los resultados del test de χ^2 comparando ambos tipos de manejo entre tipos de alimento, para cada experimento (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

Exp. tipo de alimento	<i>mordido</i>		<i>comido</i>		χ^2	p
	N	%	N	%		
1 semilla <i>Genista</i>	190	52.78	170	47.22		
semilla <i>Juniperus</i>	0	0	447	100.00		
semilla <i>Hormathophylla</i>	13	5.44	226	94.56	430.49	<0.0001 *
2 fruto maduro	27	10.31	235	89.69		
semilla dispersada	64	22.22	224	77.77	14.52	0.0001 *
4 fruto maduro	32	13.22	210	86.78		
fruto verde	54	29.03	132	70.97	16.29	<0.0001 *
5 fruto sano	27	9.78	249	90.22		
fruto con <i>Carulaspis</i>	50	32.89	102	67.11	34.03	<0.0001 *
6 fruto sano	51	20.90	193	79.10		
fruto con <i>Megastigmus</i>	53	27.18	141	72.82	2.35	0.125
7 semilla sana	0	0	171	100.00		
semilla abortada	232	70.30	98	29.70	290.33	<0.0001 *

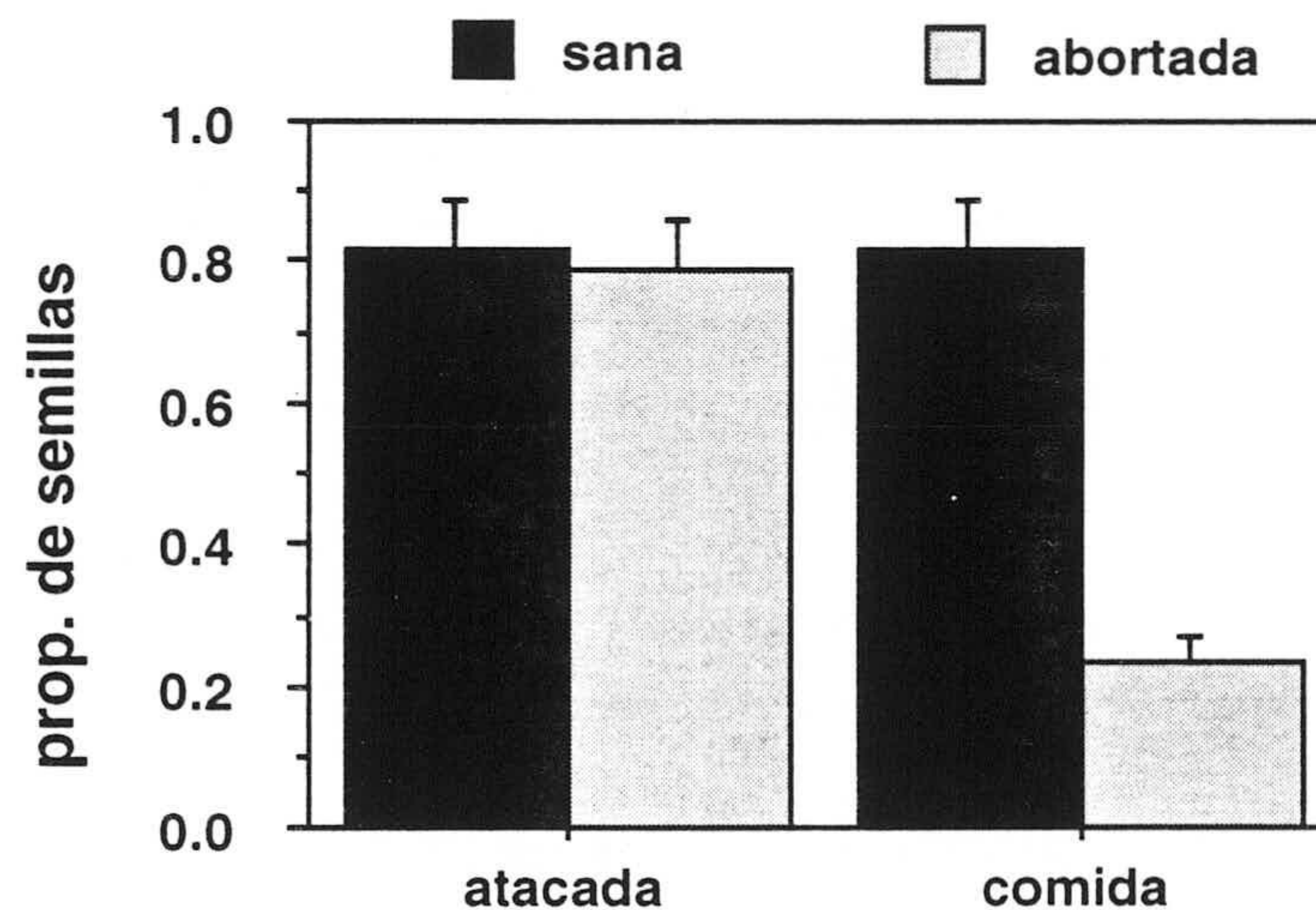
Tabla 6.6. Número y porcentaje de frutos, clasificados dentro de distintos tipos de manejo por *Apodemus* (*comido pulpa* vs. *comido pulpa y semillas*), para distintos tipos de frutos y experimentos (Exp.). Se señalan los resultados del test de χ^2 comparando ambos tipos de manejo entre tipos de frutos, para cada experimento (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

Exp. tipo de fruto	<i>comido pulpa</i>		<i>comido pulpa y semillas</i>		χ^2	p
	N	%	N	%		
4 fruto maduro	106	50.48	104	49.52		
fruto verde	14	10.61	118	89.39	62.84	<0.0001 *
5 fruto sano	153	61.45	96	38.55		
fruto con <i>Carulaspis</i>	69	67.65	33	32.35	1.21	0.271
6 fruto sano	130	67.36	63	32.64		
fruto con <i>Megastigmus</i>	98	69.50	43	30.50	0.17	0.677

Experimento 7. Selección entre semillas sanas y abortadas.

Las semillas sanas fueron atacadas por los ratones en una proporción mayor que las semillas abortadas (Fig. 6.8), pero esta diferencia no alcanza un nivel estadísticamente significativo ($Z=-1.99$, $p=0.046$, $p>0.05$ tras Bonferroni, $n=21$, test de Wilcoxon). Sin embargo, la mayoría de las semillas sanas fueron comidas casi completamente, mientras que todas las semillas abortadas fueron abandonadas tras ser inicialmente mordidas por lo que las diferencias en el tipo de manejo son significativas (Tabla 6.5).

Figura 6.8. Proporción (media \pm ES) de semillas atacadas y comidas por *Apodemus*, para semillas sanas y abortadas de *J. communis* (N=21).



DISCUSION

Selección de frutos y semillas por *Apodemus*

El ratón de campo mostró un claro comportamiento de selección entre semillas de distintas especies del matorral de alta montaña de Sierra Nevada, siguiendo un orden, de mayor a menor preferencia, *Genista* > *Juniperus* > *Hormathophylla*. Este tipo de discriminación entre distintas especies de semillas es un comportamiento típico de *Apodemus* y de otros roedores (Jennings 1976, Mittelbach y Gross 1984, Jensen 1985, 1993, Kerley y Erasmus 1991, Hulme 1994a, Vander Wall 1994a). En el

caso aquí descrito, la selección entre especies no parece determinada por el tamaño de las semillas (Mittelbach y Gross 1984, Jensen 1985, Willson y Whelan 1990, Hulme 1994, Vander Wall 1994a, Boman y Casper 1995, Hoffmann *et al.* 1995) ni por sus características estructurales (Kerley y Erasmus 1991, Hulme 1993), puesto que las semillas de *Genista*, las más consumidas, son de tamaño intermedio y de paredes más duras que las de las otras dos especies. Esto sugiere que las diferencias de consumo entre especies son debidas a diferencias en el contenido de nutrientes (Hansson 1985, Jensen 1985, Kelrick *et al.* 1986, Kerley y Erasmus 1991) o de compuestos secundarios (Hansson 1985, Hulme 1993), como los glucosinolatos en las semillas de *Hormathophylla*.

La actividad frugívora de *Apodemus* sobre *J. communis* queda demostrada al estudiar el consumo de frutos maduros y de pulpa aislada, ya que ambos tipos de alimento son tan consumidos como las semillas dispersadas. Los frutos son proporcionalmente más manejados que las semillas (mayor porcentaje de frutos comidos respecto a las semillas, tanto en el campo como en el laboratorio) y, en la mayoría de los frutos, los ratones consumieron tanto pulpa como semillas. Por tanto, los frutos parecen un alimento más aprovechable que las semillas dispersadas, desde el punto de vista del ratón, al ofrecer combinadamente tanto pulpa como semillas (Hansson 1985, Osunkoya 1994, Santos y Tellería 1994). Aunque en el caso del enebro, los ratones consumen principalmente los frutos caídos a pie de planta tras la maduración, también son capaces de consumir frutos subiéndose a las plantas (ver Tellería *et al.* 1991, Santos y Tellería 1994 para resultados similares). Por tanto, *Apodemus* actúa reduciendo el potencial reproductivo de *J. communis* causando la mortalidad directa de las semillas antes y después de la dispersión, así como compitiendo por los frutos maduros con las aves frugívoras dispersantes.

Interacción entre *Apodemus* y los insectos que atacan los frutos

Como consumidores del mismo recurso, los ratones tienen el potencial de interactuar con los insectos que atacan los frutos y las semillas de *J. communis* antes de la

dispersión. Sin embargo, el sentido de la interacción parece depender de la fase de maduración del fruto. Por una parte, *Apodemus* consumió frutos verdes de *J. communis* en el experimento de laboratorio, un hecho que también ocurre en condiciones de campo (obs. pers.). No obstante, los frutos verdes fueron menos consumidos que los maduros, y dicho consumo se centró en sus semillas, lo que sugiere que la pulpa de los frutos verdes contiene compuestos secundarios que repelen al ratón (Hansson 1985). Al consumir las semillas de los frutos verdes, el ratón puede matar las larvas de *Megastigmus* desarrollándose en el interior de las mismas, así como los adultos de *Carulaspis* adheridos a la superficie del fruto. Aunque estos resultados no muestran una selección hacia los frutos verdes atacados por insectos, al menos si evidencian la capacidad de interacción entre el vertebrado y los insectos (Herrera 1989, Toy *et al.* 1992, Forget *et al.* 1994).

Apodemus rechazó activamente los frutos maduros que habían sido atacados tanto por *Megastigmus* como por *Carulaspis*, lo que coincide con el patrón de selección mostrado por las aves dispersantes, respecto a los frutos maduros de *J. communis* en Sierra Nevada (García *et al.* en prensa). El principal efecto del rechazo de los frutos maduros con restos de la actividad de los insectos consiste en que, para conseguir la misma cantidad de recurso, los ratones han de invertir un mayor esfuerzo en tiempo de búsqueda y de manejo (Manzur and Courtney 1984, Borowicz 1988, Bulchholz and Levey 1990).

Los frutos atacados por *Megastigmus* son probablemente rechazados al detectar los excrementos de la larva del *Megastigmus* que rellenan la cavidad de la semilla (Manzur y Courtney 1984, García *et al.* en prensa). En el caso de los frutos atacados por *Carulaspis*, el rechazo del ratón se produce en las distintas fases de manipulación del fruto: los frutos con homópteros son menos atacados, son más rechazados una vez atacados y su pulpa es menos consumida. Este rechazo puede deberse a que los frutos altamente atacados por *Carulaspis* son un alimento de peor calidad para los vertebrados, por su menor tamaño y la mayor proporción de agua de su pulpa (García 1997). Además, la presencia de *Carulaspis* puede suponer cambios en la

composición, la presencia de microorganismos y el sabor de la pulpa, tal y como ha sido mostrado para insectos plaga de otros frutos carnosos (Janzen 1977, Stiles 1980, Manzur and Courtney 1984, Courtney and Manzur 1985, Burger 1987, Jordano 1987a, Vander Wall y Smith 1987, Buchholz and Levey 1990, pero ver Borowicz 1988).

Aborto de semillas y predación por *Apodemus*

Los resultados de este estudio muestran que *Apodemus* es capaz de discriminar, en términos de manejo, entre las semillas sanas y las semillas abortadas de *J. communis*. Los experimentos de campo demostraron que los ratones distinguen, hasta cierto punto, las semillas sanas de las abortadas sin necesidad de morderlas, ya que la tasa de ataque fue inferior en las semillas abortadas. El peso de las semillas, significativamente mayor en las semillas sanas que en las abortadas (Cap. 1), pudo ser la característica que sirvió a los ratones para diferenciar las semillas llenas de las vacías sin necesidad de partirlas. Este tipo de discriminación entre semillas sanas y vacías en función del peso ha sido descrito en passeriformes granívoros (Vander Wall y Balda 1977, Senar 1983, Jordano 1990) y sugerido para *Apodemus flavicollis* y otros roedores (Jensen 1985). El olor de la semilla también puede ser un factor determinante en la selección de las semillas (Jennings 1976, Hansson 1985, Jensen 1985, Hulme 1993, Vander Wall 1998) ya que, en el caso de *J. communis*, el endospermo de la semilla sana es rica en compuestos oleosos, mientras que la semilla abortada apenas muestra contenido interno.

Aunque algunas semillas sanas puedan ser seleccionadas por su peso o su olor, el muestreo de lluvia de semillas y los experimentos mostraron que el ratón necesitaba morder la semilla para discriminar entre sanas y abortadas. La mayoría de las semillas abortadas fueron rechazadas tras un mordisco inicial, mientras que las semillas sanas fueron manipuladas para consumir su contenido interno. La necesidad de manipular inicialmente las semillas abortadas conlleva que el ratón ha de invertir más tiempo y energía para obtener el alimento de las semillas sanas (ver

Jordano 1990, Fuentes y Schupp 1998, para resultados similares). Por tanto, la presencia de las semillas abortadas ha de suponer una disminución de la eficacia de forrajeo del predador de semillas. Estos resultados coinciden con diversos estudios que muestran el rechazo de los roedores frente a semillas que suponen una disminución de la eficacia de forrajeo, bien por su excesivo tamaño, por la dureza de su cubierta o por la presencia de estructuras de dispersión que complican la manipulación (Kerley y Erasmus 1991, Hulme 1993, Osunkoya 1994).

La predación por *Apodemus* fue independiente de la densidad de semillas en los acúmulos, tanto considerando el número total de semillas como el número de semillas sanas. En este caso, no se produjeron efectos de predación densidad-dependiente, donde un aumento de densidad del acúmulo de semillas supondría un incremento de la tasa predación (Casper 1988, Podolsky y Price 1990, Willson y Whelan 1990, Hulme 1994a) ni de saciedad del predador, donde la tasa de predación se reduciría al aumentar la densidad (Janzen 1971, Jensen 1985, Nilsson y Wastljung 1987, Schupp 1990, Myster y Pickett 1993, Cardina *et al.* 1996). Esta falta de respuesta a la densidad sugiere que los ratones responden más a la presencia del acúmulo que a la semilla individual como unidad de predación (Mittelbach y Gross 1984, Webb y Willson 1985, Willson y Whelan 1990, Hoffmann *et al.* 1995, Hulme 1994a).

La predación de los ratones disminuyó en los acúmulos con mayor proporción de semillas abortadas, lo que pudo ser debido a que una mayor proporción de semillas sanas constituyera un mayor atrayente para los ratones hacia esos acúmulos. Sin embargo, el efecto anterior sólo se produjo en uno de los triales de los experimentos, por lo que no puede considerarse como un patrón estable. En cualquier caso, el aumento de la proporción de semillas abortadas respecto a la sanas no supuso un aumento de la supervivencia de las semillas sanas. Por tanto el patrón de mortalidad de las semillas sanas debido a la predación por *Apodemus* es independiente de los cambios en la densidad y la proporción de dichas semillas sanas.

Las plantas individuales, en todas las poblaciones y años estudiados, sufrieron el ataque de los ratones independientemente del nivel de cuajado de sus frutos y sus

semillas, lo que indica que *J. communis* no obtiene un efecto beneficioso del aborto respecto a los predadores, que sí ha sido sugerido para otros enebros (Fuentes y Schupp 1998, para *J. monosperma*). La escasa relación entre predación y aborto a nivel de planta individual concuerda, por otra parte, con la escasa respuesta de los ratones frente a distintas características de las plantas como tamaño de la planta o tamaño del fruto (Cap. 5).

Aunque las semillas abortadas de *J. communis* suponen una disminución de la eficacia de forrajeo de *Apodemus*, el efecto del aborto no parece suponer un beneficio reproductivo de las plantas individuales, ni influye en la probabilidad de supervivencia de las semillas sanas dispersadas. Por lo tanto, los resultados de este estudio rechazan la hipótesis de la producción de semillas abortadas como defensa frente a los predadores (Stephenson 1981). Tal y como sucedía respecto al predador predispersivo *Megastigmus* (Cap. 3), el aborto de semillas en *J. communis* muestra un escaso efecto respecto a la predación por *Apodemus*. El ratón de campo evita el posible efecto de las semillas abortadas mediante: 1) su amplio generalismo trófico en la alta montaña mediterránea, consumiendo distintas especies de semillas, frutos de enebro en distinto estado de maduración y distintas partes del fruto, 2) su capacidad para distinguir las semillas sanas de las abortadas y 3) su aparente capacidad de respuesta funcional para compensar, ante distintas combinaciones de densidad y proporciones de semillas, la disminución de eficacia de forrajeo que supone el manejo y rechazo de las semillas abortadas.

CAPITULO 7:
DISPERSION DE SEMILLAS Y RECLUTAMIENTO DE PLANTULAS
DE *Juniperus communis* EN SIERRA NEVADA.

INTRODUCCION

El reclutamiento en las poblaciones de plantas es el proceso que sucede desde que la semilla madura se separa de la planta madre hasta que la nueva plántula es autosuficiente, y su resultado es la incorporación de nuevos individuos a la población. En el caso de las plantas de dispersión zoócora, la movilización de las semillas por los animales es un proceso clave en la demografía de las plantas, ya que los dispersantes pueden modelar aspectos ecológicos y evolutivos de las especies vegetales e influir en las comunidades vegetales (Willson 1992, Harper 1994, Herrera 1995, Jordano 1995). La mayoría de los trabajos sobre el efecto de los dispersantes en la regeneración de plantas productoras de fruto carnoso se ha centrado en el proceso de consumo de los frutos y la distribución de las semillas generada por los frugívoros (ver revisiones en Fleming 1991, Jordano 1992, Schupp 1993, Herrera 1995). Sin embargo, a pesar de algunos trabajos pioneros (e.g. Livingston 1972), existe una creciente demanda de estudios que determinen el efecto neto de los dispersantes sobre la regeneración de las plantas, considerando enfoques integrados (Schupp 1990, Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). En este sentido, el reclutamiento se considera como un proceso multifásico, compuesto de un conjunto de etapas seriales en la vida de la planta: dispersión, supervivencia de la semilla dispersada, germinación, y supervivencia de la plántula. Las distintas etapas estarían conectadas entre sí por procesos de transición y cada una de ellas estaría influenciada por diversos factores bióticos y abióticos (Jordano y Herrera 1995, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995).

La dispersión, como primera etapa de la serie, es el puente entre el potencial reproductivo de la planta madre y la regeneración poblacional (Harper 1994, Herrera *et al.* 1994). Los frugívoros dispersantes determinan el número y la calidad de las semillas que inician la regeneración poblacional (Fleming 1991, Jordano 1992). Además, los dispersantes determinan el lugar donde se depositan inicialmente

las semillas y, por tanto, el ambiente biótico y abiótico al que ha de enfrentarse el nuevo individuo (Herrera *et al.* 1994, Schupp y Fuentes 1995). Tras la dispersión, las semillas pueden sufrir el efecto de los predadores, capaces de afectar a la capacidad de reclutamiento tanto cuantitativamente, reduciendo el número de propágulos que generan nuevos individuos (Louda 1989, Hulme 1996), como cualitativamente, seleccionando el tipo de semillas que sobreviven (Andersen 1989, Hulme 1993). Las semillas supervivientes condicionan su capacidad de germinación a factores como temperatura (Probert 1992), luz (Pons 1992), disponibilidad de agua (Fenner 1985) y ambiente químico (Karssen y Hilhorst 1992). Finalmente, en los primeros meses de vida de las plántulas se produce una fuerte mortalidad debida al efecto de los herbívoros (Gill y Marks 1991, Hulme 1994b, Ostfeld *et al.* 1997), la competencia (De Steven 1991, Milton 1995), la carencia de luz (Sipe y Bazzaz 1995, Kollmann y Reiner 1996), la sequía fisiológica (Barton 1993, Barton y Teeri 1993, Owens *et al.* 1995) y las perturbaciones naturales (Lonsdale *et al.* 1989, Chambers *et al.* 1990).

Tanto la lluvia de semillas como los distintos factores de pérdida de potencial de reclutamiento suelen mostrar una fuerte variación espacial y temporal (Schupp 1990, Houle 1994, 1998, Shibata y Nakashizuka 1995), que puede venir impuesta por la propia heterogeneidad estructural del medio (Herrera *et al.* 1994, Russell y Schupp 1998). Sin embargo, aunque la variación espacio-temporal del reclutamiento ha sido frecuentemente documentada, rara vez se ha integrado la variación de los distintos factores (Jordano y Herrera 1995). En este sentido, cada vez que uno de los factores de pérdida varía, puede modificar la distribución de los propágulos que han sobrevivido desde la fase anterior. Como resultado, la conexión entre la semilla y el 'sitio seguro' para el establecimiento dependerá finalmente del grado de concordancia de los sucesivos filtros ambientales que modifican la probabilidad de reclutamiento (Herrera *et al.* 1994, Houle 1992, 1994, 1995,

1998, Schupp 1995). En otras palabras, para que se produzca el reclutamiento, la semilla necesita llegar a un sitio donde coincida 1- que no se la coman, 2- que germine y 3- que no se muera la plántula. Esto no siempre se cumple y un lugar bueno para la semilla puede ser, al mismo tiempo, nefasto para la plántula, lo que origina un conflicto entre los respectivos requerimientos de semilla y plántula (Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). En conclusión, el efecto de los dispersantes sobre la demografía de las plantas no puede entenderse sin valorar el grado de acoplamiento de la lluvia de semillas con la heterogeneidad espacial en las siguientes fases y los conflictos de supervivencia entre dichas fases (Herrera *et al.* 1994, Schupp 1995, Alcántara 1998).

En este capítulo se analiza el efecto de los dispersantes en la capacidad de reclutamiento del enebro *J. communis*, en la localidad de Campos de Otero y considerando un período de 4 años. El objetivo principal es estudiar el grado de conexión entre el patrón espacial de la lluvia de semillas generada por los frugívoros y la heterogeneidad ambiental en la supervivencia de las semillas, la germinación, y el establecimiento y supervivencia de plántulas de primer año. Como objetivos concretos se plantean los siguientes:

- 1- Identificar los gradientes de condiciones abióticas, derivados de la heterogeneidad estructural de los enebrales de alta montaña, que pueden influir en el reclutamiento del enebro.
- 2- Estudiar el efecto directo de los frugívoros dispersantes sobre la cantidad de semillas dispersadas y sobre el patrón espacial de la lluvia de semillas.
- 3- Determinar la importancia cuantitativa y el grado de heterogeneidad espaciotemporal de las fases postdispersivas (supervivencia y viabilidad de las semillas, germinación, supervivencia de las plántulas).
- 4- Evaluar los niveles de concordancia espacial entre las distintas fases del reclutamiento y los posibles conflictos semilla-plántula.

METODOS

Caracterización del hábitat, humedad del sustrato, radiación y temperatura

Para caracterizar el hábitat de la zona de estudio se realizaron 20 transectos lineales de 100 m, situados de forma arbitraria para cubrir una porción mayoritaria del área. En cada metro del transecto se consideraban tres puntos, el centro y los dos extremos, de una vara de 2 m colocada perpendicular al transecto. En cada punto (N=6000) se apuntaba la presencia de: *J. communis*, macho o hembra; *Genista versicolor*; *Hormathophylla spinosa*; *roca*: zonas en la superficie de rocas grandes (>1 m diámetro) con suelo escasamente desarrollado; *bajo roca*: zonas en la parte basal de las rocas y con suelo bien desarrollado; *suelo abierto*: suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal (herbáceas y plántulas de leñosas); y *borreguil*: pastizales adyacentes a arroyos y/o charcas permanentes. A partir de esta clasificación se seleccionaron los siguientes microhábitats para el estudio del reclutamiento: *bajo planta* (zonas localizadas bajo plantas productoras de frutos y en su inmediata periferia), *roca*, *bajo roca*, *suelo abierto* y *borreguil*. Esta selección se realizó en base a observaciones preliminares sobre el patrón de forrajeo de las aves frugívoras (Zamora 1987, obs. pers., ver Izhaki *et al.* 1991 para procedimiento similar), raramente observadas sobre arbustos grandes de *Genista* y/u *Hormathophylla*.

La humedad del sustrato se estudió mediante muestras de suelo recogidas en 8 rodales de cada uno de los 5 microhábitats, que se extraían mediante un cilindro de perforación de 5 cm \varnothing y 5 cm de profundidad. El muestreo se realizó una vez al mes, durante 1996 y 1997, fuera del período de innivación. Cada mes se muestreaba en los mismos rodales, pero en puntos separados entre sí 20-30 cm. El contenido del cilindro era transportado al laboratorio, donde era pesado en fresco y tras 24 h a

100°C. El porcentaje de humedad de cada muestra se calculó en función de la diferencia entre peso seco y peso húmedo.

La radiación total (W), la humedad relativa del aire y la temperatura del aire se estudiaron en los microhábitats *bajo roca*, *roca* y *bajo planta*. Las tres variables se midieron simultáneamente, en 30 puntos por microhábitat, entre 10.30 y 12.00, hora solar, del 31/8/1997, mediante un sensor Li-Cor Quantum conectado a un data-logger Li-1000 (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, USA).

Dispersión de las semillas

La dispersión de semillas por parte de las aves frugívoras se ha evaluado analizando: 1) la dieta de las aves frugívoras y 2) la densidad y la distribución espacial de las semillas una vez dispersadas.

En Septiembre de 1992 se recolectaron 100 excrementos de *Turdus viscivorus* en rocas que las aves utilizaron como posaderos. Las rocas se limpiaron de restos de excrementos a final de Septiembre, coincidiendo con la desaparición de esta especie de los enebrales. De esta forma se aseguró que los excrementos que se recogieron en la misma zona en Noviembre (N=140) procedían de *T. torquatus*. Para cada excremento se determinó el número de semillas de enebro y de otras especies, el porcentaje de volumen ocupado por restos de frutos y semillas de enebro y de otras especies, el porcentaje de volumen ocupado por restos de presas animales y su identidad taxonómica. Los porcentajes de volumen se estimaron visualmente, con ayuda de papel milimetrado y con una aproximación del 5%.

La distribución de las semillas dispersadas se estudió recolectando las semillas procedentes de las excretas de aves frugívoros (lluvia de semillas) en la zona de estudio. En cada microhábitat se marcaron 40 cuadrados permanentes de 50x50 cm, recogándose todas las semillas depositadas en estas áreas y obteniéndose el valor de la densidad de semillas por m² y por microhábitat. Los muestreos de

semillas se realizaron sucesivamente, considerando 1) dos años de dispersión, correspondientes a dos años distintos de producción de frutos (la producción de 1994 fue dispersada de verano de 1994 a primavera de 1995 y la de 1995 de verano de 1995 a primavera de 1996) y 2) tres épocas de dispersión: verano (muestreo de Septiembre), otoño (Noviembre) e invierno-primavera (Abril). Para cada año se calculó la densidad de semillas acumulada durante todo el período, sumándose los valores de las tres épocas para cada unidad de muestreo, y la lluvia de semillas para cada época. La lluvia de semillas de verano se asignó a *T. viscivorus* y la de otoño e invierno-primavera a *T. torquatus*.

Para cada especie de dispersante, y para el conjunto global de semillas dispersadas, se calculó la proporción de semillas distribuidas en cada microhábitat, cada año. Esta distribución inicial de semillas, estimada directamente a partir del conjunto de cuadrados, se considera como una estima del uso del hábitat por parte de las aves frugívoras (Kollmann y Schneider 1997). La distribución final de semillas que aparecen en cada microhábitat del área de estudio se calculó a partir del número de semillas y del porcentaje de cobertura de cada microhábitat. Dicha distribución final establece la probabilidad de encontrar una semilla para cada microhábitat (Russell y Schupp 1998). A partir de los valores de producción de semillas por Ha en Campos de Otero en 1994 y 1995 (Cap. 2), de la lluvia de semillas y de la cobertura de los microhábitats, se calculó el porcentaje de semillas dispersadas respecto a la cosecha inicial, para cada dispersante y año.

Predación postdispersiva

La predación postdispersiva por roedores se estudió observacionalmente contando el número de semillas predadas por *Apodemus sylvaticus* en los cuadrados de muestreo descritos en el apartado anterior. Como semillas predadas se consideraron aquellas con indicios de manejo (Cap. 6).

En Junio de 1994 se realizó un experimento para estudiar la predación de semillas en distintos microhábitats. El experimento consistió en ofrecer a los ratones semillas colocadas en placas de Petri de 9 cm \varnothing , clavadas al suelo y recubiertas de tierra de la zona. En cada microhábitat se colocaron 20 placas de aporte de semillas y 20 placas control, excluidas de los ratones mediante una caja de malla metálica de 0.5 cm \varnothing , con el fin de controlar el efecto de los factores abióticos (viento, lluvia) sobre la desaparición de las semillas de las placas. Las placas se separaron entre sí un mínimo de 5 m. Se consideraron los microhábitats *bajo roca*, *bajo planta*, *borreguil* y *suelo abierto*, excluyéndose el microhábitat *roca*, por las dificultades de montaje de las placas en esos puntos. En cada placa se colocaron 10 semillas de *J. communis*, procedentes de excrementos de aves frugívoras recogidos en otoño de 1993. El contenido de las placas se examinó a los 20 días después de la instalación, contándose el número de semillas intactas y comidas por los ratones.

Durante los muestreos observacionales y el experimento no se observó la presencia de aves o insectos granívoros, ni indicios de consumo de semillas de *J. communis* por parte de estos; por tanto se considera que la predación postdispersiva es debida exclusivamente al ratón de campo.

Para ambos años de dispersión se analizó la viabilidad de las semillas dispersadas que sobrevivieron a la predación, a partir de una muestra de semillas de los cuadrados de muestreo, correspondientes a *T. torquatus* (N=3505 semillas en 1994-1995; 5282 semillas en 1995-1996). La viabilidad se analizó según los criterios explicados en el Capítulo 2.

Germinación de semillas

La germinación se estudió sembrando semillas en condiciones naturales. En otoño de 1995 se recolectó una muestra de semillas dispersadas por aves a partir de la cual se seleccionaron 1200 semillas sanas, mediante flotación (Cap. 6). A final de otoño

de 1995, y en cada uno de los 5 microhábitats, se establecieron 8 rodales de siembra de 15x15 cm de superficie, sembrando 30 semillas en rodal. Las semillas se sembraron a 1 cm de profundidad, homogéneamente distribuidas. Cada punto fue protegido mediante una caja de malla metálica de 10x30x30 de 1 cm de \varnothing . Se eliminaron todas las posibles semillas ajenas a los lotes de siembra, tanto las que existían previamente como las que pudieron llegar a los puntos a lo largo del estudio. Los puntos se revisaron periódicamente fuera del período de innivación (abril-noviembre) de 1996, 1997 y 1998. Durante 1997 la revisión se hizo cada 15 días, con el fin de determinar la fenología de germinación de forma más aproximada. En cada revisión se contaban y marcaban individualmente las semillas en proceso de germinación, considerando como tales aquellas con la radícula saliendo de las valvas de la testa, o bien en una fase más avanzada del establecimiento de la plántula.

Como variables definitorias de la tasa de germinación se han calculado el *porcentaje de germinación acumulada*, o porcentaje de semillas germinadas respecto al número inicial de semillas sembradas, y el *porcentaje de germinación actual*, o porcentaje de semillas germinadas respecto al número de semillas que quedaban sin germinar en la fecha inmediatamente anterior. Ambas medidas se calcularon para cada revisión y para cada año.

Establecimiento y supervivencia de plántulas

En este apartado se consideran los patrones espacio-temporales de establecimiento y supervivencia de las plántulas durante el primer año de vida, considerando como tal desde la germinación de la semilla a la primavera del año siguiente. Para ello se estudiaron plántulas establecidas de forma natural en la zona de estudio y las plántulas establecidas a partir de los puntos de siembra.

En Junio de 1996 se recorrieron superficies de muestreo de tamaño variable en cada uno de los 5 microhábitats, contabilizándose y marcándose todas las

plántulas. En la Tabla 7.1 se especifican el número de superficies de muestreo, su tamaño y la superficie total muestreada. Las plántulas marcadas fueron revisadas en Agosto y Octubre de 1996 y a principios de Junio de 1997, anotándose su supervivencia y, cuando pudo identificarse, la causa de mortalidad. Como causas de mortalidad se identificaron sequía fisiológica, pisoteo por ungulado y consumo por herbívoro.

Tabla 7.1. Número, tamaño promedio (\pm ES) en m² y suma total en m² de las superficies muestreadas para el estudio de la densidad de plántulas de *J. communis*, en distintos microhábitats.

<i>microhábitat</i>	N	media\pmES	Σ area
bajo roca	45	9.4 \pm 0.9	422.4
roca	6	44.3 \pm 17.5	266.0
bajo planta	10	31.9 \pm 5.0	319.2
borreguil	10	17.8 \pm 7.8	177.5
suelo abierto	30	3.8 \pm 0.02	115.0

Las plántulas establecidas en los puntos de siembra fueron marcadas en el momento de germinación, revisándose quincenalmente en 1997 y mensualmente en 1998. En estas plántulas se identificaron las siguientes causas de mortalidad: sequía, granizo/helada, encharcamiento, herbivoría por invertebrado y ataque de hongos. La muerte por encharcamiento se atribuyó a aquellas plántulas de borreguil con síntomas de muerte que aparecían sumergidas en zonas encharcadas y de alta densidad de musgo.

Análisis estadísticos

Variables ambientales

La variación entre microhábitats del porcentaje de humedad del sustrato se analiza mediante Anova de medidas repetidas, considerando las medidas repetidas entre años, y utilizando los valores promedio mensuales de los 8 rodales como unidades de muestreo. La variable dependiente fue transformada arcosenicamente para ajustarla a los requisitos de normalidad y homocedasticidad. La comparación a posteriori entre microhábitats se realiza mediante el test de Bonferroni-Dunn. La radiación total, el porcentaje de humedad relativa del aire y la temperatura del aire se compararon entre microhábitats mediante el test de Kruskal-Wallis.

Dispersión de semillas

Las variables estudiadas a partir de la dieta de las aves frugívoras se comparan, entre especies de frugívoros, mediante pruebas de Mann-Whitney y χ^2 . La variación entre años en la lluvia de semillas acumulada se estudió mediante tests de Wilcoxon, apareando las muestras por cuadrados, para el total de cuadrados y para cada microhábitat. La comparación entre microhábitats se realizó, para cada año, mediante el test de Kruskal-Wallis, con comparaciones a posteriori según el test de Nemenyi (Zar 1996). La distribución de las semillas entre microhábitats se compara entre dispersantes y años mediante χ^2 . Para comprobar si existía coincidencia espacial interanual en la dispersión de las semillas se correlacionaron los valores de densidad de semillas entre años, para el total de cuadrados y para cada microhábitat, mediante correlaciones de Spearman. El efecto conjunto de año, época, microhábitat y de sus interacciones sobre el número de semillas por cuadrado se analizó mediante un modelo de contingencia multivariante, debido a la falta de normalidad de la variable dependiente. Para este modelo, la variable dependiente se

utilizó de forma categórica, con las siguientes categorías: 0, 1-5, 6-20 y >20 semillas, establecidas en función de los valores de los percentiles 25, 50 y 75 de la distribución de la variable.

Predación postdispersiva

En el muestreo observacional se distinguieron dos variables definitorias de la predación (Hulme 1994a): 1) la probabilidad de encuentro, calculada como la proporción de cuadrados que muestran semillas predadas, y 2) la intensidad de predación, calculada como la proporción de semillas predadas respecto al total de semillas. Ambas variables se utilizaron como variables dependientes categóricas dentro de modelos de contingencia multivariantes respecto a los factores microhábitat, año, época y número de semillas por cuadrado, así como respecto a las respectivas interacciones de orden 2. La probabilidad de encuentro se categorizó como presencia/ausencia y la intensidad de predación como *nulo*: proporción=0, *bajo*: >0-0.33, *medio*: >0.33-0.66 y *alto*: >0.66. La coincidencia espacial interanual en la predación postdispersiva se comprobó correlacionando, entre años, los valores reales de intensidad de predación de semillas, para el total de cuadrados y para cada microhábitat, mediante correlaciones de Spearman.

Germinación de las semillas

La variación en los porcentajes de germinación actual y acumulada se analizó mediante pruebas no paramétricas (Kruskall-Wallis para comparación entre microhábitats y Wilcoxon para comparación entre años). Para comprobar el efecto del microhábitat en la fecha de germinación se utilizó un test de χ^2 con la fecha como variable respuesta y el microhábitat como variable independiente. En este último análisis se consideraron aquellas fechas dentro del período de 1997 en el que hubo siempre alguna semilla germinando.

Establecimiento y supervivencia de plántulas

La densidad de plántulas establecidas de forma natural se comparó entre microhábitats mediante el test de Kruskal-Wallis. La comparación apareada entre microhábitats de esta variable se realizó mediante el test de Mann-Whitney, debido a que el muestreo fue muy poco balanceado. La mortalidad de las plántulas se comparó entre microhábitats mediante χ^2 , en Otoño de 1996 y en Primavera de 1997. Este mismo test se utilizó para comparar entre microhábitats la distribución de causas de mortalidad. En el caso de las plántulas de los puntos de siembra, se utilizaron métodos no paramétricos similares para comparar entre microhábitats la abundancia, porcentajes de mortalidad acumulada en distintas revisiones y causas de mortalidad. Se utilizó χ^2 para estudiar la variación en la probabilidad de muerte de las plántulas en función de su fecha de establecimiento, determinada como fecha de germinación de la semilla y considerada de forma categórica.

RESULTADOS

Caracterización del hábitat, humedad del sustrato, radiación, temperatura

Los microhábitats representaron un 62.5% de la superficie del área de estudio, siendo el suelo abierto el microhábitat dominante. Las plantas hembra de enebro fueron el segundo microhábitat en orden de importancia mientras que roca, bajo roca y borreguil mostraron coberturas menores al 10% (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Número de puntos de contacto (N) y porcentaje de cobertura (%) de distintas especies de leñosas y de los microhábitats seleccionados en la zona de estudio.

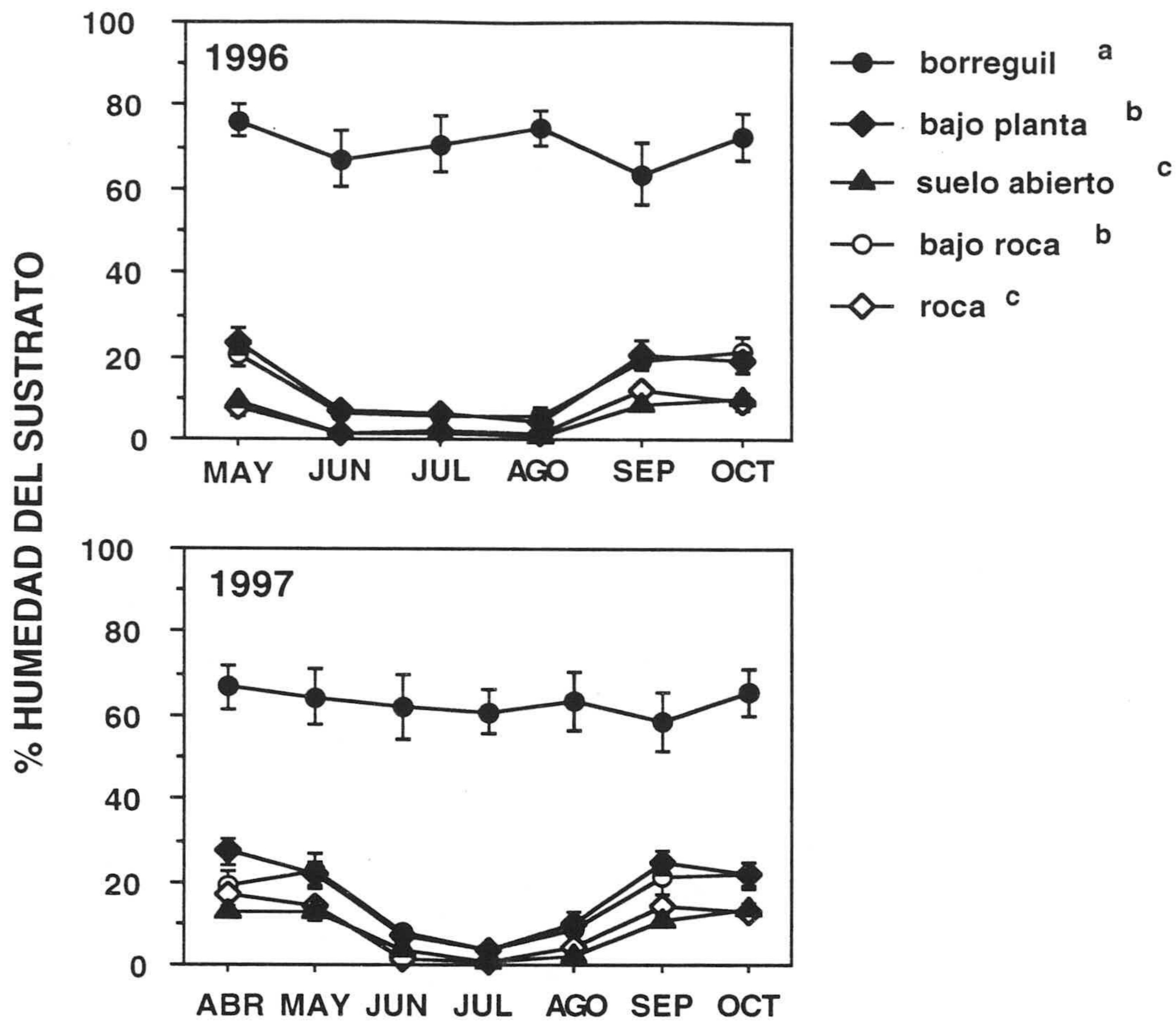
cobertura	N	%
<i>Juniperus</i> macho	987	16.45
<i>Juniperus</i> hembra	849	14.15
<i>Genista</i>	840	14.00
<i>Hormathophylla</i>	243	4.05
SUELO ABIERTO	2055	34.25
ROCA	340	5.66
BAJO ROCA	244	4.07
BORREGUIL	442	7.37

La humedad del sustrato mostró un claro patrón de diferencias entre microhábitats, teniendo siempre los borreguiles un alto porcentaje de humedad (Fig. 7.1). Por el contrario, el resto de microhábitats mostraron siempre bajos porcentajes de humedad, que disminuyeron por debajo del 10% en los meses de verano. Las diferencias entre microhábitats se mantuvieron entre años (Fig. 7.1) aunque el término de interacción significativo entre microhábitat y año indicó que, dentro microhábitat, existieron diferencias interanuales de humedad (Tabla 7.3).

Tabla 7.3. Resultados de ANOVA de medidas repetidas con el microhábitat como efecto principal, el año como medida repetida y el porcentaje de humedad del sustrato como variable dependiente. (SC: suma de cuadrados, F: valor del cociente F, p: nivel de significación, gl= grados de libertad, R²: proporción de varianza explicada, *=p<0.05 tras Bonferroni).

1996				
fuerce	SC	F	p	gl
Modelo (R ² =0.945)	5.19	147.03	<0.0001 *	34
microhábitat	4.53	45.86	<0.0001 *	4
año	0.00	0.22	0.644	1
mes (microhábitat)	0.69			
microhábitat x año	0.04	9.13	<0.0001 *	4
Error	0.03			25

Figura 7.1. Porcentaje promedio (\pm ES) de humedad del suelo en distintos meses, microhábitats y años. Los microhábitats con distintas letras de superíndice mostraron valores de humedad significativamente diferentes ($p < 0.05$, test de Bonferroni-Dunn).

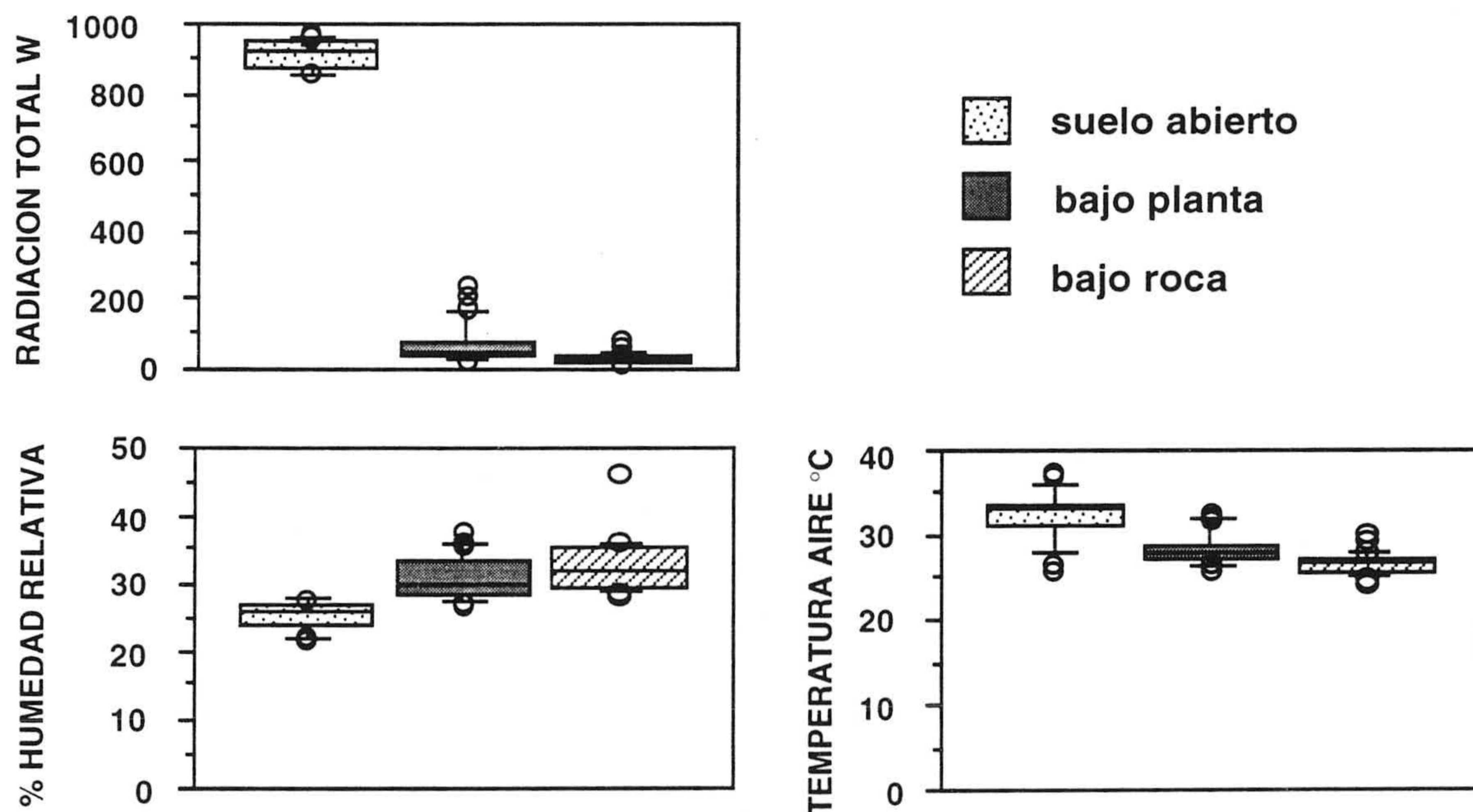


El microhábitat de suelo abierto mostró valores máximos de radiación total, mientras que la sombra producida bajo las plantas madre y en la zona basal de las rocas redujo la radiación cerca de un orden de magnitud (Fig. 7.2). Como resultado, el microhábitat suelo tuvo una mayor temperatura del aire y un menor porcentaje de humedad relativa (Fig. 7.2). Las tres variables fueron significativamente diferentes entre microhábitats ($H > 47$, $p < 0.0001$, $gl = 2$, para las tres variables; test de Kruskal-Wallis).

Combinando la variación de humedad edáfica y radiación se observa la combinación de dos gradientes ambientales: un gradiente de humedad edáfica con el borreguil en un extremo, las zonas de suelo abierto y superficie de roca en el otro, y

las zonas bajo planta y bajo roca en valores intermedio-bajos. La radiación ofrece un gradiente parcialmente contrario al de la humedad edáfica, ya que se mueve entre el máximo del suelo abierto y los mínimos de los microhábitats sombreados (bajo planta y bajo roca). Aunque no se tomaron medidas de radiación en todos los microhábitats, es de esperar valores altos de radiación incidente en los borreguiles y especialmente en la superficie de las rocas.

Figura 7.2. Representación de las distribuciones de radiación total (W), % humedad relativa del aire y temperatura del aire (°C) en tres microhábitats distintos en Campos de Otero, entre 10.30 y 12.00 h solar del 31-8-1997. Los diagramas de caja representan el valor de la mediana, los percentiles 25 y 75 y los valores marginales de cada distribución.



Dispersión de las semillas

Dieta de las aves frugívoras

Los excrementos de *T. torquatus* y *T. viscivorus* contenían restos de frutos y semillas intactas de enebro en más de un 90% de su volumen. El resto del contenido de los excrementos se compuso de presas animales, consumiendo *T. viscivorus* una mayor

proporción de estas que *T. torquatus* (Tabla 7.4). Las presas animales fueron principalmente coleópteros (frecuencia de aparición=35.59%), ortópteros (20.34%), formícidos (11.86%) y diplópodos (8.48%). Ambas especies dispersaron un número similar de semillas por excremento, apareciendo semillas en casi todos los excrementos (Tabla 7.4). No se encontraron semillas ni restos de pulpa de otras especies de planta en ninguno de los excrementos estudiados.

Tabla 7.4. Variables analizadas en los excrementos de *T. torquatus* (N=140) y *T. viscivorus* (N=100): % de volumen ocupado por restos de *J. communis* y por presas animales, nº de semillas de *J. communis* por excremento y % de excrementos con alguna semilla. Se indican los valores promedio (\pm ES), mínimo-máximo entre corchetes, y las comparaciones entre especies, mediante los test de Mann-Whitney y χ^2 (*= p<0.05 tras Bonferroni)

	<i>T. viscivorus</i>	<i>T. torquatus</i>	
% volumen enebro	91.49 \pm 2.10 [0 - 100]	96.43 \pm 1.36 [0 - 100]	Z=-3.51, p=0.001 *
% volumen animales	3.57 \pm 1.36 [0 - 100]	8.57 \pm 2.10 [0 - 100]	Z=-3.51, p=0.001 *
Nº semillas	6.96 \pm 0.30 [0 - 17]	6.47 \pm 0.36 [0 - 19]	Z=-1.17, p=0.241
frecuencia semillas	98.57	97.00	$\chi^2=0.15$, p=0.703

Lluvia de semillas

Los cuadrados de recuento de semillas proporcionaron un total de 9719 semillas de *J. communis* en el período 1994-1995 y 8929 semillas en 1995-1996. La densidad de semillas, considerando la lluvia acumulada a lo largo del año de dispersión, osciló entre 0 y 2000 semillas/m² (Fig. 7.3), apareciendo las mayores densidades en las zonas bajo roca. Roca, bajo planta y borreguil mostraron valores intermedios, para ambos años de dispersión, mientras que las zonas de suelo abierto apenas recibieron semillas (Fig. 7.3). La densidad acumulada de semillas varió significativamente entre microhábitats (H>88.00, p<0.0001, gl=4, test de Kruskal-Wallis para ambos períodos de dispersión), diferenciándose significativamente bajo roca y suelo abierto del resto de microhábitats (Tabla 7.5).

No existieron diferencias entre años en la lluvia de semillas, ni considerando la lluvia de semillas global ($Z=-0.97$, $p=0.335$, $n=200$, test de Wilcoxon), ni dentro de cada microhábitat (*bajo roca*: $Z=-0.54$, $p=0.59$; *roca*: $Z=-2.16$, $p=0.03$, $p>0.05$ tras Bonferroni; *borreguil*: $Z=-0.54$, $p=0.59$; suelo abierto: $Z=-0.98$, $p=0.33$; $n=40$ en todos los casos, test de Wilcoxon), excepto en las zonas bajo planta ($Z=-3.55$, $p=0.0004$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $n=40$, test de Wilcoxon).

Figura 7.3. Representación de las distribuciones de la densidad acumulada de semillas en distintos microhábitats y años de dispersión. Los diagramas de caja representan el valor de la mediana, los percentiles 25 y 75 y los valores marginales de cada distribución.

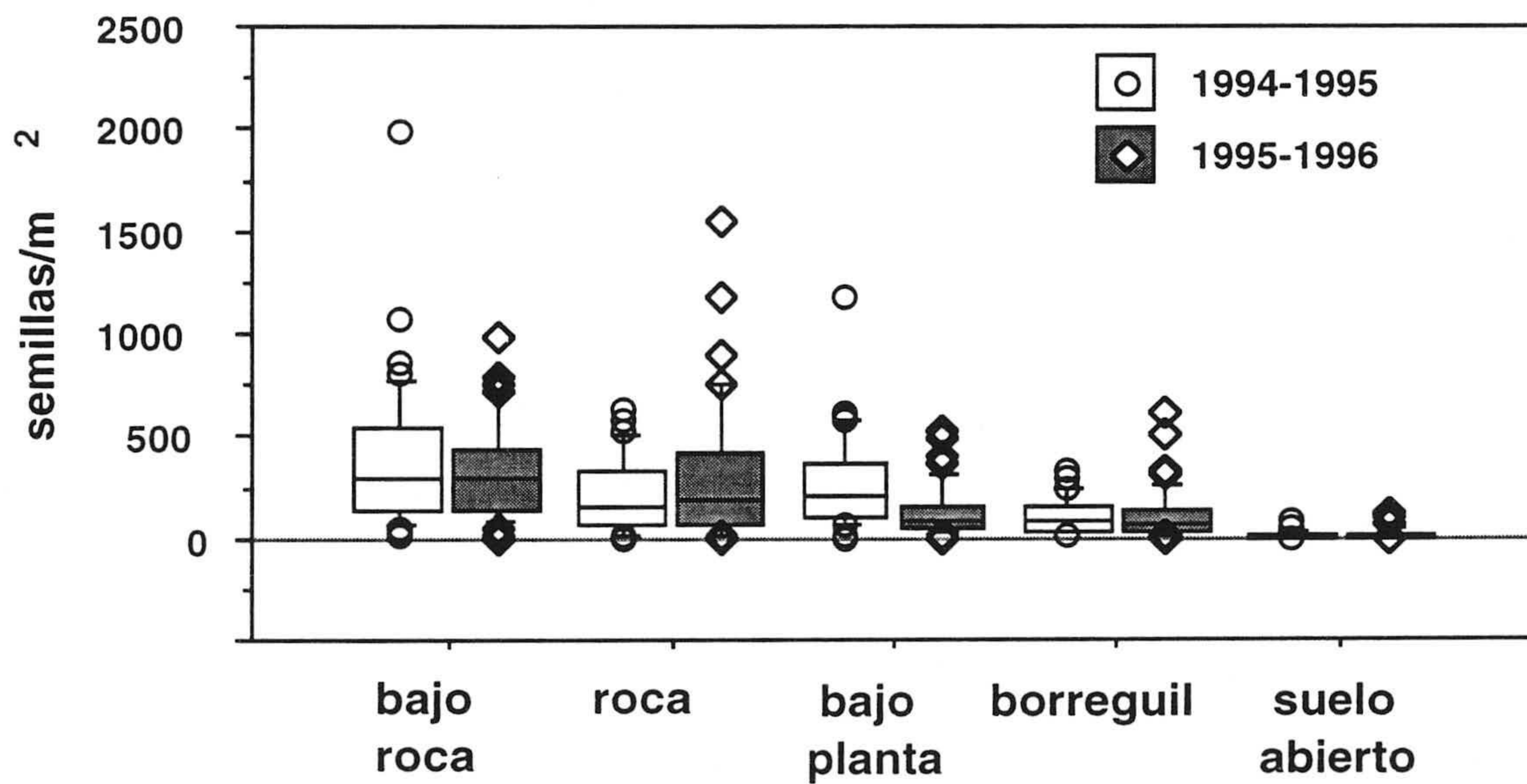


Tabla 7.5. Valores del estadístico Q resultante de las comparaciones a posteriori entre microhábitats, según el test de Nemenyi, respecto al número de semillas por cuadrado, para distintos años (ES=366.06, n.s.: $p > 0.05$, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$).

	1994-1995		1995-1996	
	Q	p	Q	p
bajo roca vs. roca	3.16	*	2.15	*
bajo roca vs. bajo planta	1.37	n.s.	4.90	***
bajo roca vs. borreguil	5.65	***	6.02	***
bajo roca vs. suelo abierto	12.57	***	12.34	***
roca vs. bajo planta	1.78	n.s.	2.75	*
roca vs. borreguil	2.49	n.s.	3.87	**
roca vs. suelo abierto	9.41	***	10.19	***
bajo planta vs. borreguil	4.28	***	1.11	n.s.
bajo planta vs. suelo abierto	11.20	***	7.44	***
borreguil vs. suelo abierto	6.92	***	6.32	***

Aquellos cuadrados que recibieron muchas semillas en un año de dispersión lo hicieron también al año siguiente, apareciendo una fuerte congruencia espacial entre años en la lluvia de semillas ($r_s=0.726$, $p < 0.0001$, $n=200$, correlación de Spearman entre el número de semillas por cuadrado en 1994-1995 y dicho número en 1995-1996). Esta relación positiva significativa entre años se asocia a que en todos los microhábitats existió tendencia a la congruencia espacial, alcanzando un alto grado de significación en los microhábitats *bajo roca* y *roca* (Fig. 7.4).

La lluvia de semillas, en conjunto, tuvo un máximo de aporte de semillas en otoño y un mínimo en el período entre invierno y primavera, para ambos años (Fig. 7.5). Todos los microhábitats recibieron más semillas en otoño en el período 1995-1996, pero en 1994-1995 el patrón varió entre microhábitats. El modelo de contingencia multivariante considerando los efectos de microhábitat, año y época de dispersión respecto a la abundancia de semillas por cuadrado muestra que el microhábitat es el único factor con un efecto significativo sobre la variación de la lluvia de semillas (Tabla 7.6). Apareció un término de interacción significativo

entre microhábitat y época, indicando que la diferencia relativa entre microhábitats depende de la época del año.

Figura 7.4. Número de semillas en distintos cuadrados de muestreo en el año 1994-1995 en función de dichos valores en el año 1995-1996, para distintos microhábitats (N=40 cuadrados/microhábitat). Se indica el valor y el grado de significación del coeficiente de correlación de Spearman entre las dos variables (*= $p < 0.05$ y n.s.= $p > 0.05$ tras Bonferroni).

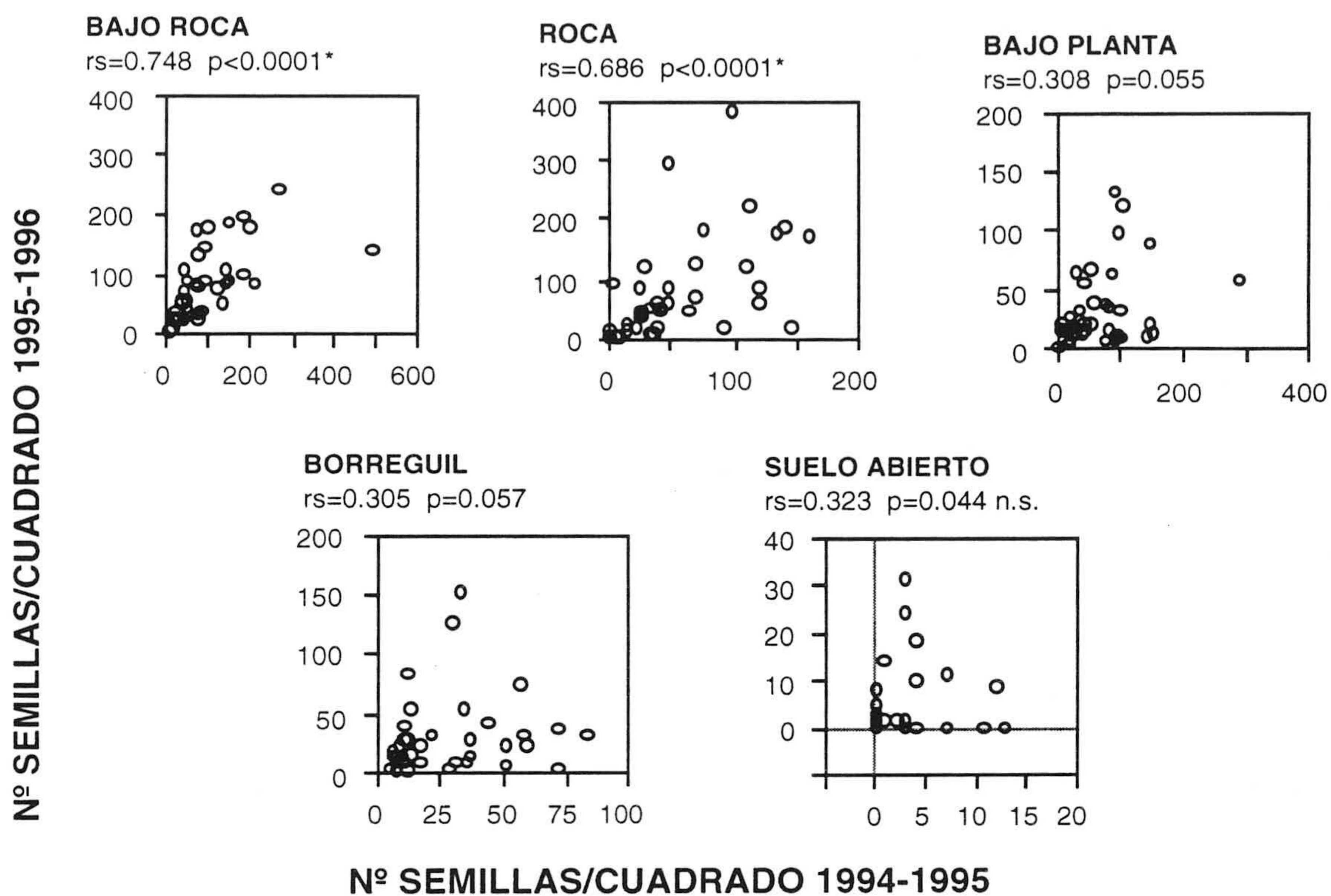


Figura 7.5. Valores promedio (\pm ES) de la densidad de semillas de *J. communis* en distintos microhábitats, años y épocas de dispersión.

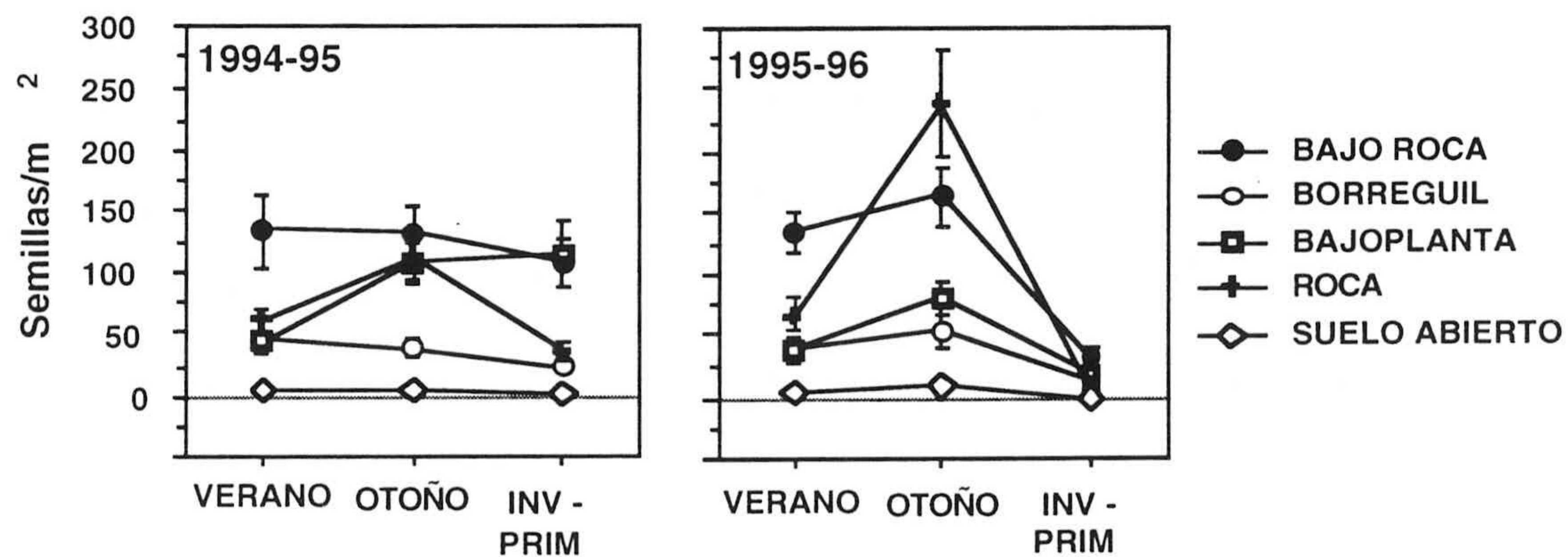


Tabla 7.6. Resultados del modelo de contingencia multivariante respecto a cantidad de semillas por cuadrado, considerando el microhábitat, el año y la época de dispersión como efectos principales.

fuelle	Wald χ^2	p	gl
Modelo ($R^2=0.222$)	715.59	<0.0001	87
microhabitat	118.66	<0.0001	12
año	0.02	0.999	3
época	10.81	0.094	6
microhábitat x año	7.07	0.853	12
microhábitat x época	38.78	0.029	24
año x época	3.88	0.693	6
microhábitat x año x época	15.56	0.903	24

Ambas especies de frugívoro depositaron un bajo porcentaje de semillas en las zonas de suelo abierto mientras que, al menos en 1994-1995, llevaron la mayoría de las semillas a las zonas bajo roca (Fig. 7.6). Sin embargo, la distribución de semillas varió entre especies en ambos años de estudio (1994-1995: $\chi^2=405.78$, $p<0.0001$, $gl=4$; 1995-1996: $\chi^2=296.61$, $p<0.0001$, $gl=4$) debido a que *T. torquatus* dispersó mayores proporciones de semillas a zonas bajo planta y rocas que *T. viscivorus*, que por otra parte utilizó los borreguiles en mayor proporción. El porcentaje global de semillas dispersadas fue similar entre años en los microhábitats bajo roca, borreguil y suelo abierto, pero los microhábitats roca y bajo planta variaron su proporción entre años (Fig. 7.6), lo que originó una variación interanual significativa ($\chi^2=607.49$, $p<0.0001$, $gl=4$).

La distribución final de las semillas en el área de estudio muestra más del 80% de las semillas entre los microhábitats bajo planta, bajo roca y roca (Tabla 7.7). Las zonas bajo planta madre son siempre las áreas con mayor probabilidad de encontrar semillas. Cerca de un 10% de las semillas quedan en zonas de borreguil mientras que las áreas de suelo abierto contienen siempre menos del 8% de las semillas dispersadas.

Figura 7.6. Porcentaje de semillas de *J. communis* dispersadas en distintos microhábitats por *T. torquatus* y *T. viscivorus*, para distintos períodos. Se señala además la distribución de semillas considerando el efecto global de ambas especies.

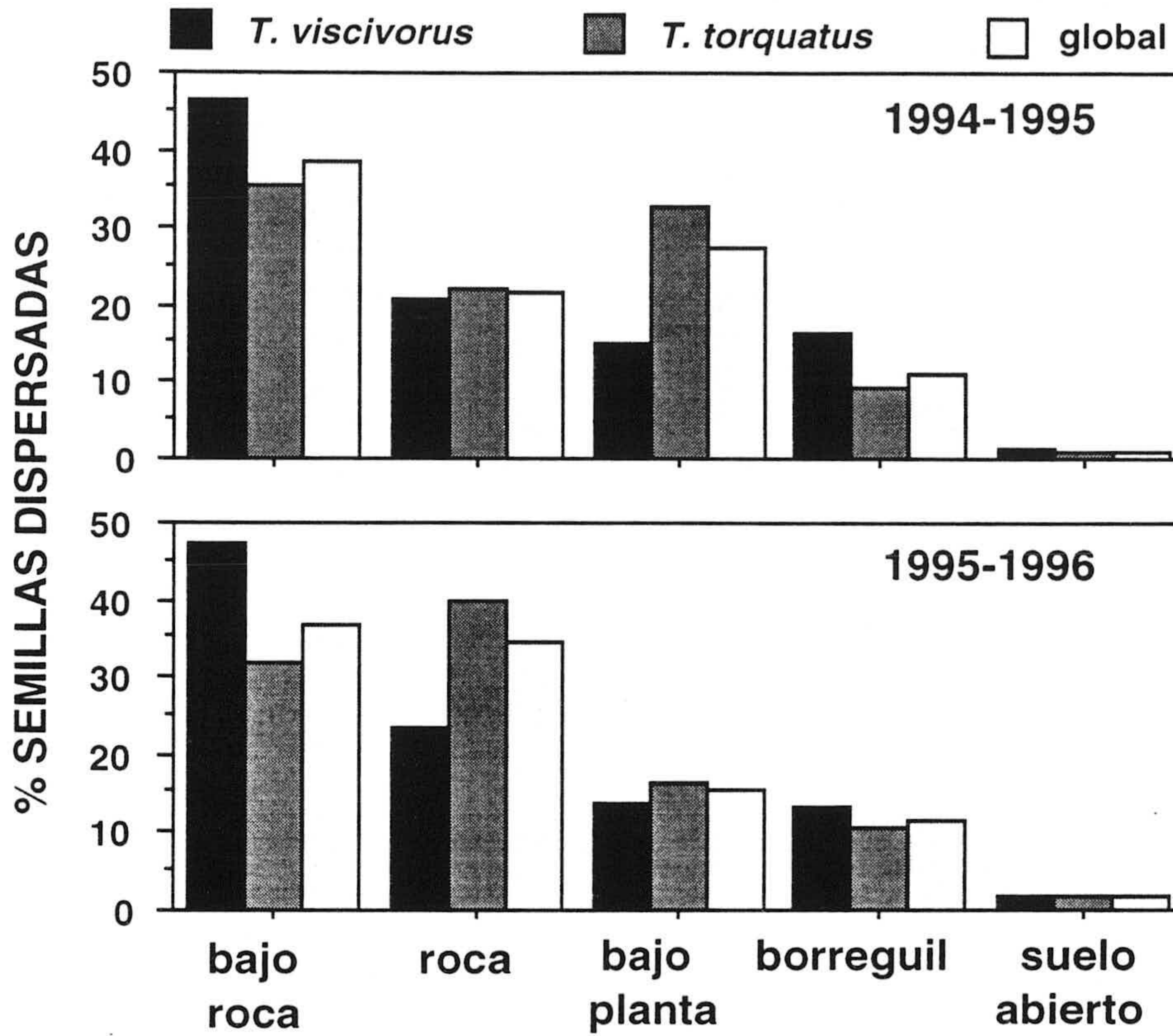


Tabla 7.7. Distribución final de las semillas en el área de estudio, considerando la proporción de semillas que aparecen en cada microhábitat, para distintos años.

<i>microhábitat</i>	1994-1995	1995-1996
BAJO ROCA	19.99	21.24
ROCA	15.62	27.73
BAJO PLANTA	49.45	31.12
BORREGUIL	10.54	12.02
SUELO ABIERTO	4.40	7.89

Remoción de semillas

Las aves dispersaron un 89.43% (127.31 semillas/m²) y un 53.39% (116.97 semillas/m²) de la cosecha inicial de semillas (142.33 semillas/m² en 1994 y 219.09 en 1995). Del total de semillas dispersadas en el período 1994-1995, el 70.30% correspondió a *T. torquatus* y el 29.70 a *T. viscivorus*. Estos porcentajes fueron 68.40 y 31.60, para las respectivas especies, en el período 1995-1996.

Predación postdispersiva

Muestreos observacionales

Los ratones consumieron una baja proporción de las semillas dispersadas (9.38% en 1994-1995 y 7.03% en 1995-1996), pero más de la tercera parte de los cuadrados estudiados mostraron semillas predadas (probabilidad de encuentro=36.36% en 1994-1995 y 40.43% en 1995-1996). La probabilidad de encuentro fue mayor en los microhábitats bajo roca y bajo planta (Fig. 7.7). El modelo de contingencia multivariante mostró que la probabilidad de encuentro fue independiente del año, de la época, y densidad de semillas en los cuadrados. Por el contrario el microhábitat influyó significativamente en la probabilidad de encuentro. En el modelo apareció además una interacción significativa entre número de semillas y microhábitat (Tabla 7.8).

La intensidad de predación mostró un patrón similar a la probabilidad de encuentro, con mayores valores en las áreas bajo roca y bajo planta y escasa predación en las zonas abiertas (Fig. 7.8). Este patrón sufrió escasa variación temporal, repitiéndose en ambos años y en las distintas épocas. El microhábitat y el número de semillas son los únicos efectos significativos en el modelo de contingencia multivariante respecto a la proporción de semillas predadas, así como la interacción entre ambos factores (Tabla 7.8).

Fig. 7.7. Representación de la probabilidad de encuentro (proporción de cuadrados de muestreo con predación postdispersiva) diferenciando microhábitats, años y épocas.

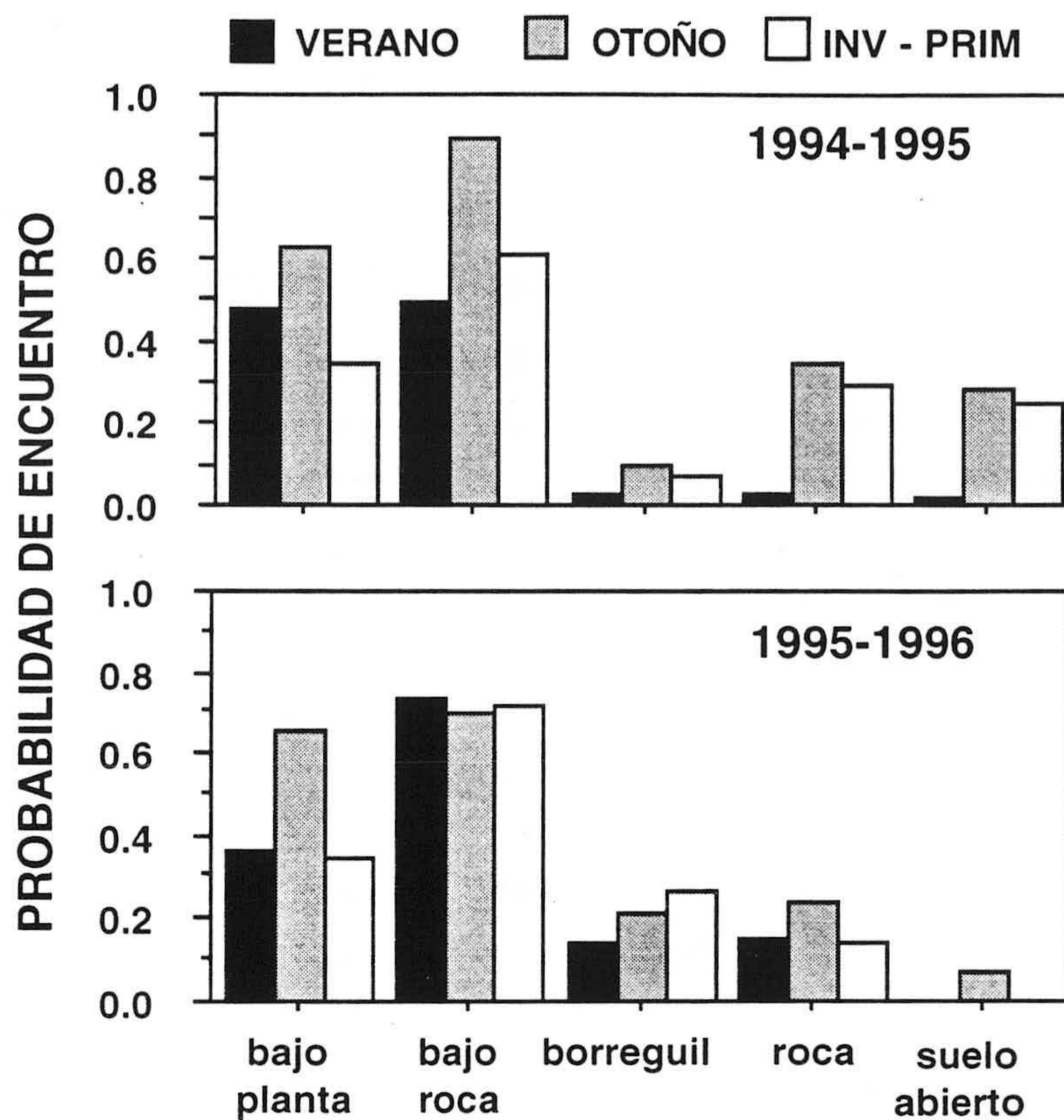
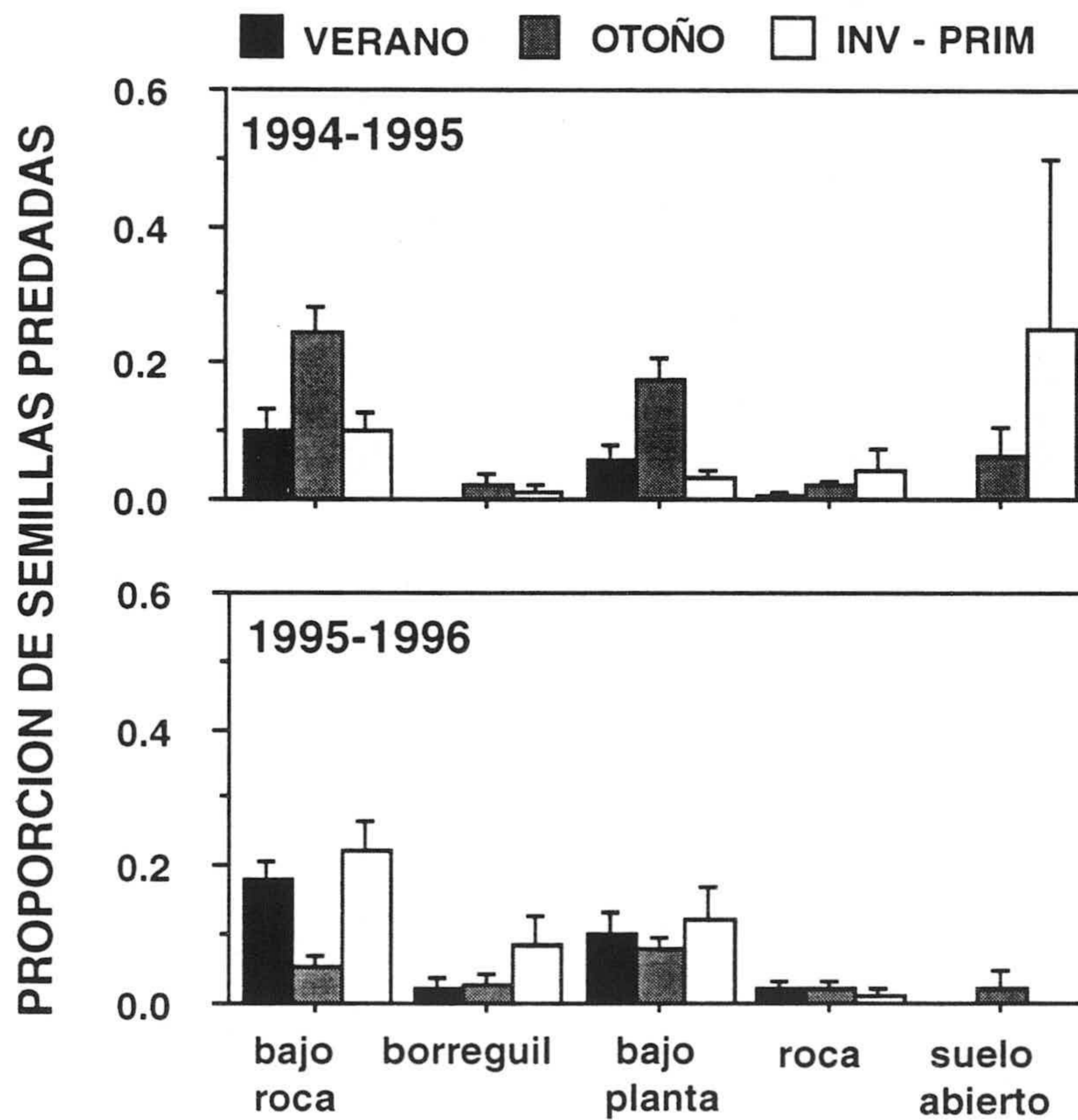


Tabla 7.8. Resultados de los modelos de contingencia multivariante respecto a la probabilidad de encuentro por los predadores y a la proporción de semillas predadas. Los efectos principales de ambos modelos fueron microhábitat, año, época y número de semillas en el cuadrado (significación global de los modelos, respectivamente: $\chi^2=306.61$, $p<0.0001$, $R^2=0.300$; $\chi^2=399.19$, $p<0.0001$, $R^2=0.303$, en negrita se indica $p<0.05$ tras Bonferroni).

fuente	PROBABILIDAD DE ENCUENTRO			PROPORCION DE SEMILLAS PREDADAS		
	gl	Wald χ^2	p	gl	Wald χ^2	p
microhábitat (m)	12	36.47	0.0003	4	43.68	<0.0001
año (a)	3	0.83	0.842	1	1.21	0.272
época (e)	6	0.02	0.999	2	0.35	0.839
número de semillas (n)	3	5.59	0.133	1	4.49	0.034
m x a	12	5.42	0.942	4	6.23	0.183
m x e	24	10.59	0.992	8	12.11	0.147
m x n	12	25.31	0.013	4	18.37	0.001
a x e	6	3.76	0.708	2	4.82	0.089
a x n	3	5.36	0.147	1	2.74	0.098
e x n	6	9.09	0.168	2	3.69	0.158

La congruencia espacial interanual en la intensidad de predación fue significativa, cuando se consideró el conjunto global de cuadrados de muestreo ($r_s=0.319$, $p<0.0001$, $p<0.05$ tras Bonferroni, $N=161$, correlación de Spearman entre la intensidad de predación en 1994-1995 y dicha variable en 1995-1996). Sin embargo, en ninguno de los microhábitats, considerados separadamente, apareció dicha congruencia ($p>0.05$ en todas las correlaciones de Spearman).

Figura 7.8. Intensidad de predación postdispersiva (media±ES, proporción de semillas predadas) diferenciando microhábitats, años y épocas.



Experimento de predación post-dispersiva

En el experimento de predación entre microhábitats, fueron eliminadas el 17.50% de las semillas de las placas de aporte y el 8.75% de las semillas de las placas excluidas.

El balance entre ambas pérdidas indica que un 8.75% de las semillas fueron predadas por los ratones. El porcentaje de predación varió significativamente entre microhábitats ($\chi^2=33.99$, $p<0.0001$, $gl=3$), concentrando la actividad de los ratones en los microhábitats bajo roca (13.89%) y bajo planta (13.47%), y siendo escasa en las zonas de borreguil (3.25%) y suelo abierto (1.73%).

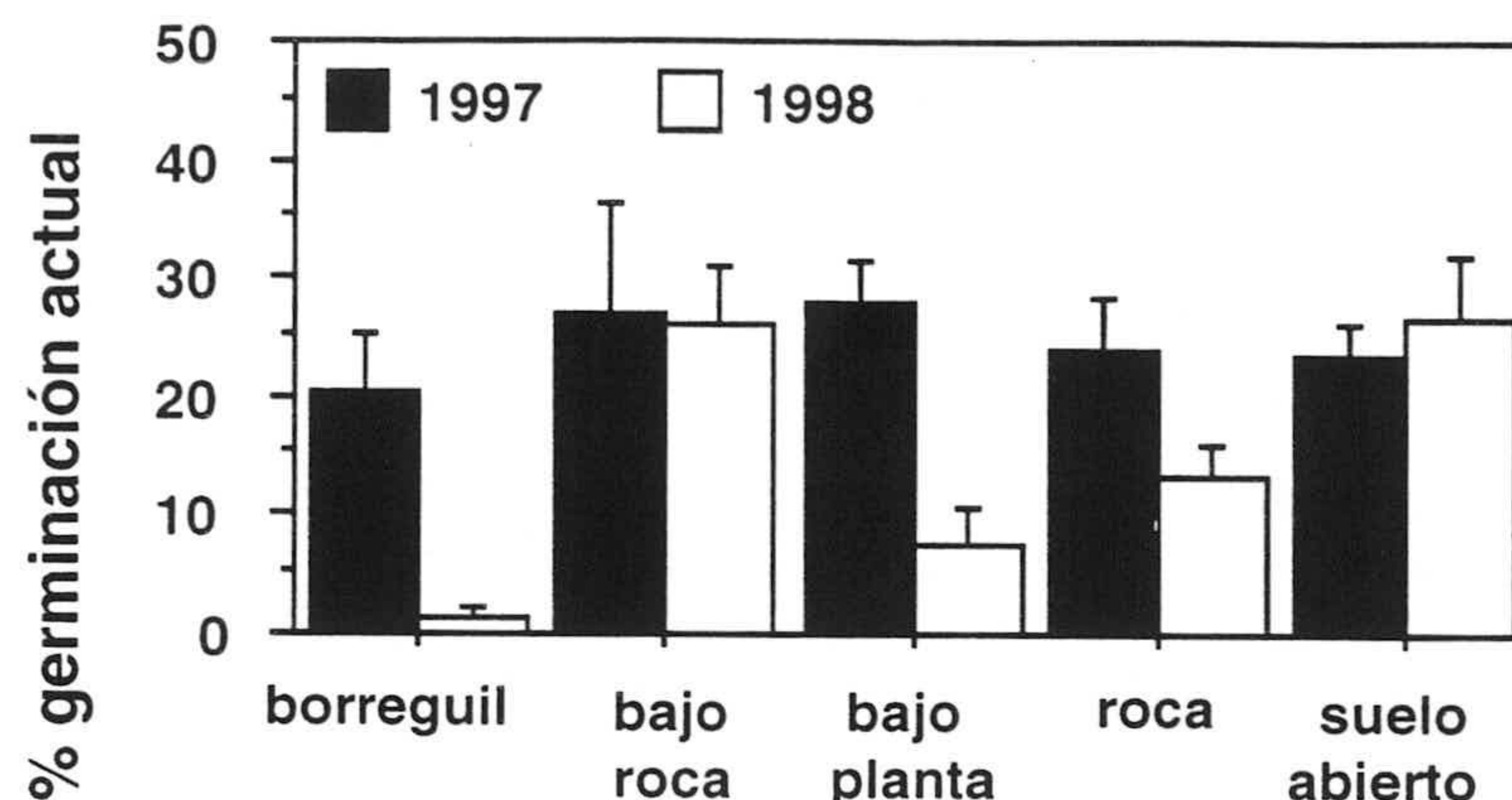
Viabilidad de las semillas dispersadas

La viabilidad de las semillas que sobrevivieron a la predación por los ratones fue muy baja en ambos años de estudio (3.62% de semillas sanas en 1994-1995 y 5.55% en 1995-1996). El resto de semillas aparecieron abortadas (81.43% y 78.99% en los respectivos años) o predadas por *Megastigmus* (14.95% y 15.47% en los respectivos años).

Germinación de las semillas

Las semillas de *J. communis* sufrieron un período de dormición mínimo de 18 meses, ya que comenzaron a germinar en la segunda primavera después de su dispersión (Abril de 1997). La germinación continuó durante 1998, de forma que para esta fecha habían germinado el 35.91% de las semillas sembradas. El porcentaje de germinación actual en 1997 fue del 24.50% ($\pm 2.38ES$), siendo similar entre microhábitats ($H=1.67$, $p=0.795$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis). Dicho porcentaje se redujo significativamente en 1998 ($14.88\pm 2.12ES$, $Z=-2.77$, $p=0.005$, $p<0.05$ tras Bonferroni, test de Wilcoxon, $n=40$), disminuyendo especialmente en los borreguiles y en las zonas bajo planta y apareciendo diferencias significativas entre microhábitats ($H=20.95$, $p=0.0003$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis, Fig. 7.9).

Figura 7.9. Porcentaje promedio (+ES) de germinación actual de las semillas de *J. communis* en distintos microhábitats y años.



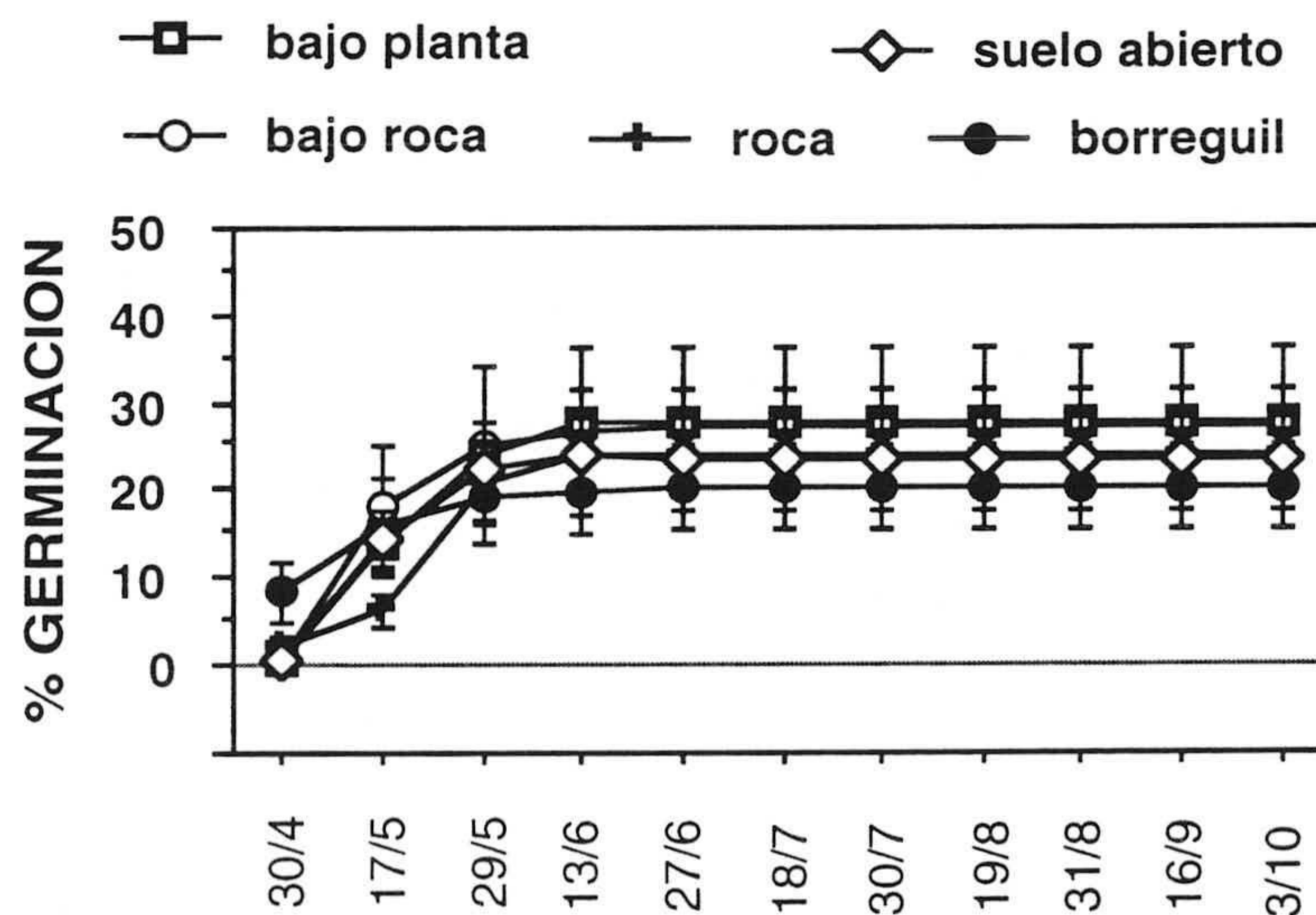
La germinación acumulada de 1997 y 1998 fue significativamente diferente entre microhábitats ($H=12.32$, $p=0.015$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis), siendo el borreguil el que mostró menores porcentajes de germinación ($21.25 \pm 5.12ES$). Bajo planta y roca tuvieron germinaciones intermedias ($32.92 \pm 4.73ES$ y $33.75 \pm 4.65ES$, respectivamente), mientras que los valores máximos aparecieron en suelo desnudo y bajo roca ($43.75 \pm 4.10ES$ y $47.92 \pm 6.29ES$, respectivamente). Las comparaciones apareadas entre microhábitats sólo mostraron diferencias entre el borreguil y las zonas de suelo abierto y bajo roca (Tabla 7.9).

En 1997, todas las semillas germinaron entre final de Abril y final de Junio, no registrándose germinaciones a partir de esa fecha (Fig. 7.10). Las semillas de borreguil fueron las más tempranas, con un máximo de germinación en Abril y una disminución progresiva a lo largo del período. En el resto de microhábitats la mayor parte de las semillas germinaron más tarde, a mediados de mayo (bajo roca, bajo planta y suelo abierto) o a finales de mayo (roca). La distribución de fechas de germinación fue significativamente diferente entre microhábitats ($\chi^2=95.72$, $p<0.0001$, $gl=16$).

Tabla 7.9. Resultados del test de Nemenyi, a posteriori del test de Kruskal-Wallis, comparando, entre microhábitats, el porcentaje de germinación acumulada para 1997-1998. Para cada pareja se indica la diferencia de suma de rangos, el valor del estadístico Q y el nivel de significación (*= $p < 0.05$, n.s.= $p > 0.05$, ES=33.06).

	ΔSR	Q	
borreguil vs. roca	70.0	2.12	n.s.
borreguil vs. suelo abierto	123.0	3.72	*
borreguil vs. bajo planta	58.5	1.77	n.s.
borreguil vs. bajo roca	147.5	4.45	*
bajo roca vs. bajo planta	89.0	2.69	n.s.
bajo roca vs. suelo abierto	24.5	0.74	n.s.
bajo roca vs. roca	76.5	2.31	n.s.
bajo planta vs. suelo abierto	64.5	1.95	n.s.
bajo planta vs. roca	12.5	0.38	n.s.
suelo abierto vs. roca	52.0	1.57	n.s.

Figura 7.10. Porcentaje (media \pm ES) de germinación acumulada de semillas de *J. communis* en distintos microhábitats, a lo largo de 1997.



Establecimiento y supervivencia de plántulas

Plántulas establecidas de forma natural

El recuento de plántulas recién establecidas en Junio de 1996 en la zona de estudio proporcionó un total de 255 plántulas (0.23 ± 0.05 ES plántulas/m², N=101 superficies de muestreo). La densidad de plántulas varió significativamente entre microhábitats, apareciendo valores máximos en los borreguiles, intermedios en las zonas bajo planta, bajo roca y roca y mínimos en las áreas de suelo abierto ($H=35.96$, $p<0.0001$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis, Fig. 7.11). El borreguil se diferenció significativamente del resto de microhábitats, así como las zonas bajo planta o bajo roca respecto al suelo abierto (Tabla 7.10). A partir del número de plántulas encontradas en cada microhábitat y del porcentaje de cobertura de cada microhábitat se obtiene que más de la mitad de las plántulas existentes en la zona de estudio aparecerían en los borreguiles y las zonas bajo planta, con porcentajes de aparición superiores al 30% en ambos hábitats. Bajo roca y roca albergarían entre ambos un 15% de las plántulas y el 16% restante correspondería al suelo abierto (Fig. 7.11).

Figura 7.11. Densidad promedio (+ES) de plántulas de *J. communis* en distintos microhábitats de la zona de estudio en Junio de 1996. Se indica, sobre cada barra, el porcentaje de plántulas que se distribuiría en cada microhábitat de la zona de estudio, considerando la cobertura de cada microhábitat.

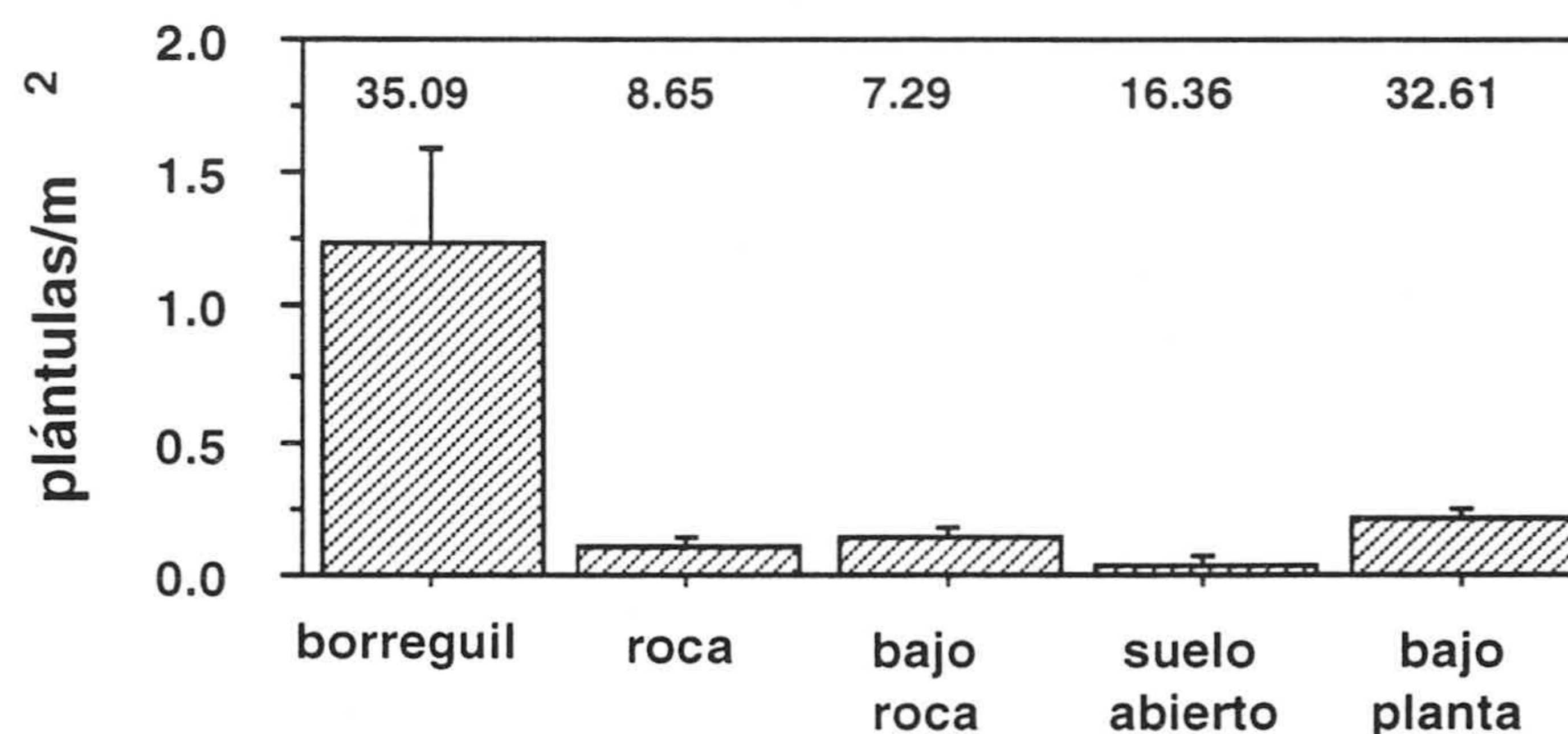


Tabla 7.10. Resultados del test de Mann-Whitney comparando la densidad de plántulas recién establecidas, en Junio de 1996, en distintas combinaciones apareadas de microhábitats (*= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	U	p
borreguil vs. suelo abierto	13.5	<0.0001 *
borreguil vs. bajo roca	48.0	0.0001 *
borreguil vs. roca	2.5	0.0029 *
borreguil vs. bajo planta	13.5	0.0057 *
bajo roca vs. suelo abierto	468.5	0.0072 *
bajo roca vs. roca	126.5	0.788
bajo roca vs. bajo planta	128.0	0.026
bajo planta vs. suelo	34.0	<0.0001 *
bajo planta vs. roca	14.0	0.082
suelo abierto vs. roca	49.5	0.018

El 25.89% de las plántulas marcadas sobrevivieron tras el Verano de 1996, porcentaje que se redujo al 19.86% en la Primavera de 1997. En Otoño de 1996, habían muerto todas las plántulas de suelo abierto, cerca del 70% de las plántulas en los microhábitats bajo roca, roca y bajo planta y la mitad de las plántulas de borreguil (Tabla 7.11). En Primavera de 1997, la mortalidad acumulada alcanzó valores cercanos al 90% en las zonas bajo roca, roca y bajo planta. Sin embargo, el borreguil siguió siendo la zona donde más sobrevivieron de las plántulas (Tabla 7.11). La mortalidad de plántulas varió significativamente entre microhábitats en ambas fechas (Otoño 1996: $\chi^2=38.19$, $p < 0.0001$, $gl=4$; Primavera 1997: $\chi^2=38.02$, $p < 0.0001$, $gl=4$).

La sequía estival fue la principal causa de mortalidad identificada, afectando a un 62.26% de las plántulas. El resto de plántulas murieron por efecto de los herbívoros. La distribución de causas de mortalidad fue significativamente diferente entre microhábitats ($\chi^2=35.66$, $p < 0.0001$, $gl=8$), ya que, si bien la sequía afectó en zonas de bajo roca, roca y bajo planta, la mayoría de las plántulas de borreguil

fueron consumidas o pisoteadas por ungulados domésticos (Tabla 7.11). Las escasas plántulas de suelo abierto murieron pisoteadas.

Tabla 7.11. Porcentaje y número de plántulas de *J. communis* muertas en las revisiones de Octubre-1996 y Junio-1997, respecto al número inicial de plántulas marcadas, en distintos microhábitats (Nº inicial de plántulas = 69 bajo roca; 38 roca; 94 bajo planta; 76 borreguil; 5 suelo abierto) así como los porcentajes de aparición de distintas causas de mortalidad identificadas en dichas plántulas (Nº plántulas con causa de muerte identificada = 106).

<i>microhábitat</i>	MORTALIDAD				CAUSAS DE MORTALIDAD					
	OCT-1996		JUN-1997		SEQUIA		PISOTEO		CONSUMO	
	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N
BAJO ROCA	89.86	62	92.75	64	66.67	18	25.93	7	7.41	2
ROCA	68.42	26	84.21	32	83.33	18	12.50	7	4.17	2
BAJO PLANTA	82.98	78	87.23	82	80.00	20	20.00	5	0.00	0
BORREGUIL	50.00	38	56.58	43	26.92	7	34.62	9	38.46	10
SUELO ABIERTO	100.00	5	100.00	5	25.00	1	75.00	3	0.00	0

Plántulas establecidas experimentalmente

Los puntos de siembra proporcionaron 296 plántulas durante 1997. La máxima abundancia de plántulas se observó a mediados de Junio (6.85 ± 0.71 ES plántulas/punto), disminuyendo a lo largo del verano (2.24 ± 0.53 ES). En Octubre, la abundancia de plántulas fue máxima en los borreguiles (4.57 ± 1.49 ES), intermedia en las zonas bajo roca (3.12 ± 1.71 ES) y bajo planta (2.88 ± 0.95 ES) y mínima en suelo abierto (0.88 ± 0.48 ES) y roca (0.13 ± 0.13 ES, $H=14.31$, $p=0.006$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis).

Las plántulas comenzaron a morir a mediados de Junio, especialmente en las rocas. La mortalidad aumentó fuertemente a lo largo del verano en todos los microhábitats excepto en los borreguiles, donde la supervivencia sufrió pocas variaciones (Fig. 7.12). En conjunto, el 30.64% de las plántulas establecidas en la Primavera de 1997 sobrevivieron hasta el Otoño de dicho año y el 26.35% lo hicieron hasta la Primavera de 1998. La mortalidad acumulada varió entre

microhábitats, en Otoño de 1997 y en Primavera de 1998 ($H=21.15$, $p=0.0003$; $H=27.74$, $p<0.0001$, $gl=4$, test de Kruskal-Wallis, respectivamente, Fig. 7.13), permitiendo el borreguil una mayor supervivencia en las dos fechas.

Figura 7.12. Porcentaje de supervivencia (media \pm ES) de plántulas establecidas en los puntos de siembra de semillas a lo largo de 1997, en distintos microhábitats.

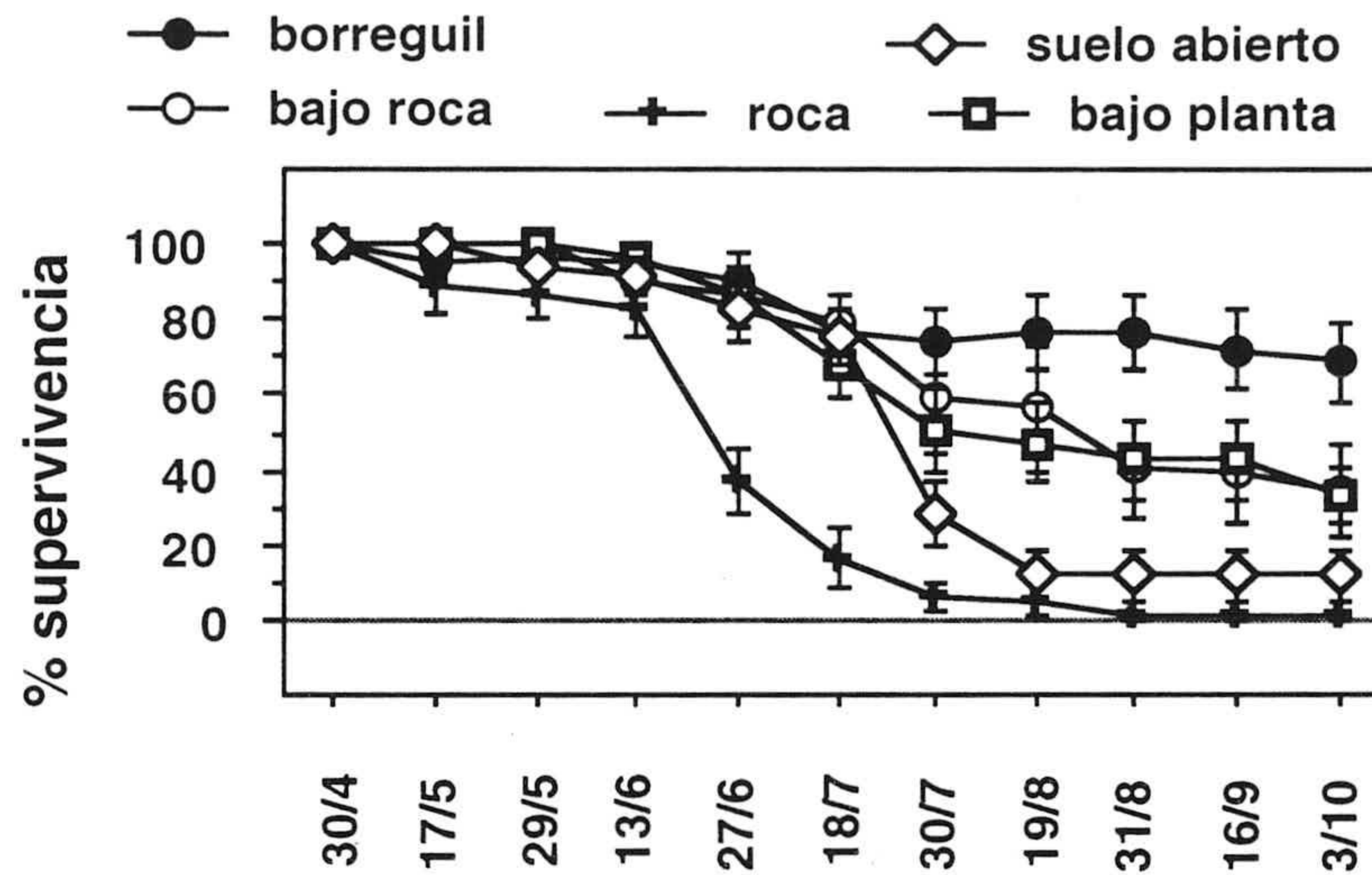
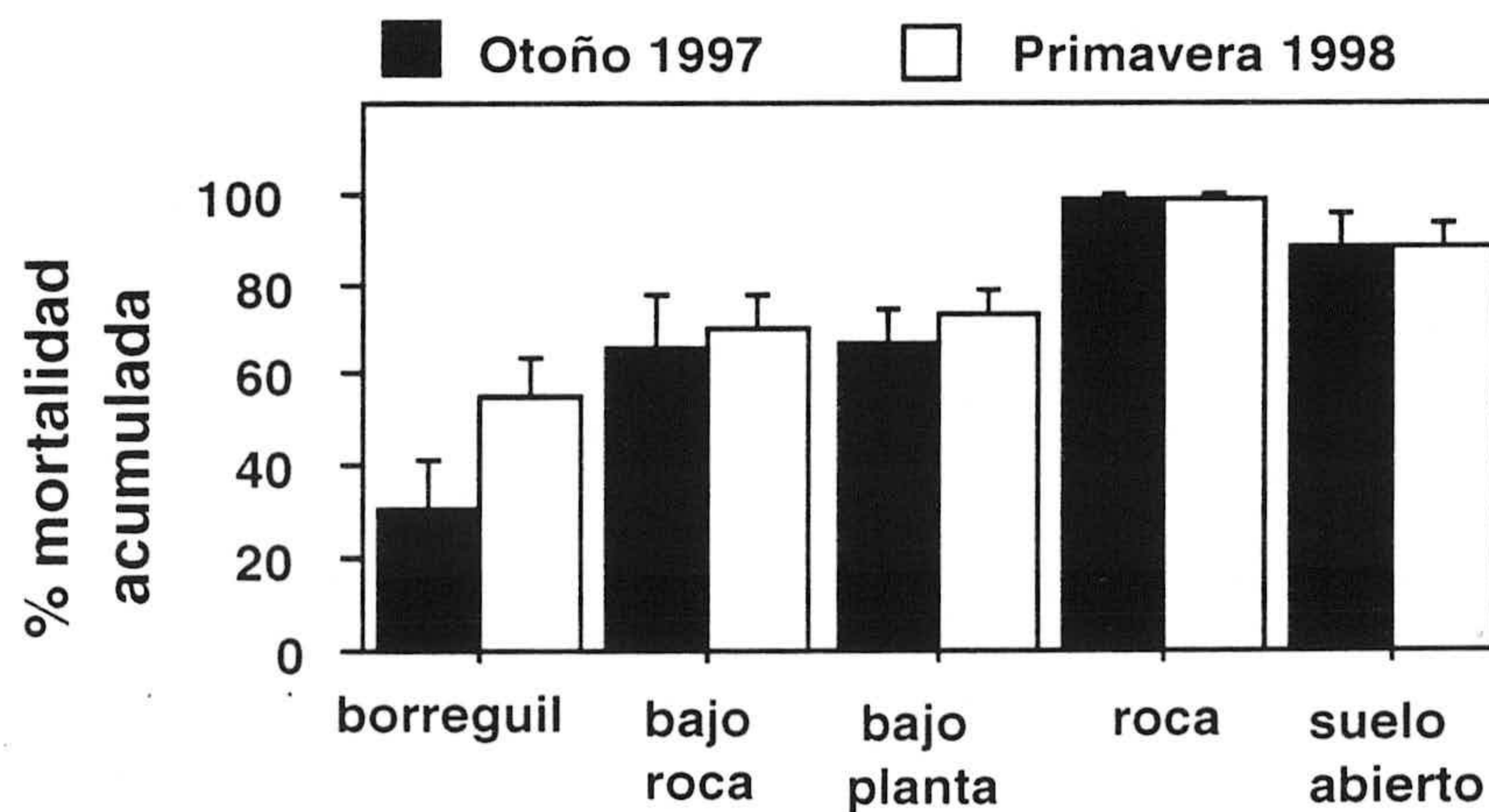


Figura 7.13. Porcentaje promedio (+ES) de mortalidad acumulada de plántulas en los puntos de germinación, en Otoño de 1997 y Primavera de 1998, en distintos microhábitats.



El borreguil se diferenci6 significativamente de los dem6s microh6bitats en la mortalidad de las pl6ntulas, en ambas fechas (Tabla 7.12). El resto de microh6bitats se diferenciaron tambi6n significativamente entre s6, excepto las parejas bajo roca-bajo planta y suelo abierto-roca en Oto6o de 1997.

Tabla 7.12. Resultados del test de Nemenyi, a posteriori del test de Kruskal-Wallis, comparando el porcentaje de mortalidad acumulada entre microh6bitats, para distintas fechas. Para cada pareja se indica la diferencia de suma de rangos (Δ SR), el valor del estad6stico Q y el nivel de significaci6n (*= $p < 0.05$, n.s.= $p > 0.05$, ES=21.56).

	Oto6o 1997		Primavera 1998	
	Δ SR	Q	Δ SR	Q
borreguil vs. roca	197	9.14 *	612	28.38 *
borreguil vs. suelo abierto	152	7.05 *	411	19.06 *
borreguil vs. bajo planta	76	3.52 *	148	6.84 *
borreguil vs. bajo roca	61	2.82 *	70	3.24 *
bajo roca vs. bajo planta	15	0.71 n.s.	78	3.59 *
bajo roca vs. suelo abierto	91	4.22 *	341	15.82 *
bajo roca vs. roca	136	6.31 *	542	25.14 *
bajo planta vs. suelo abierto	76	3.52 *	264	12.22 *
bajo planta vs. roca	121	5.61 *	465	21.54 *
suelo abierto vs. roca	45	2.08 n.s.	201	9.32 *

La mayor parte de las pl6ntulas de los puntos de siembra murieron por causas abi6ticas (79.82% por sequ6a, 4.13% por granizo/helada y 2.75% por encharcamiento). Los herb6voros invertebrados causaron el 5.51% de las muertes y un 1.85% de las pl6ntulas perecieron por efecto de los hongos. La distribuci6n de causas de mortalidad difiri6 considerablemente entre microh6bitats ($\chi^2 = 169.58$, $p < 0.0001$, $gl = 20$), ya que, aunque en la mayor6a de los h6bitats m6s del 85% de las pl6ntulas mor6an por efecto de la sequ6a, en el borreguil gran parte de las pl6ntulas lo hicieron por efecto de los herb6voros invertebrados, el encharcamiento y otras

causas (desprendimientos de de ladera tras el deshielo). El granizo y la helada fueron más patentes en las zonas de roca y bajo roca. El ataque de hongos sólo se identificó en áreas bajo la planta madre (Tabla 7.13).

Tabla 7.13. Proporción de plántulas muertas debido a distintas causas de mortalidad, en distintos microhábitats, a partir del conjunto de plántulas establecidas en los puntos de siembra, en el período Primavera 1997-Primavera 1998 (N= 41 bajo roca, 55 roca, 46 bajo planta, 27 borreguil, 49 suelo abierto).

	BAJO ROCA	ROCA	BAJO PLANTA	BORREGUIL	SUELO ABIERTO
ENCHARCAMIENTO	0	0	0	22.22	0
GRANIZO/HELADA	9.70	7.27	0	0	2.04
HONGOS	0	0	8.69	0	0
HERBIVORÍA	4.88	0	0	33.33	2.04
SEQUÍA	85.37	90.91	91.31	0	95.92
OTRAS CAUSAS	0	1.82	0	44.45	0

Las plántulas cuyas semillas germinaron al principio de la Primavera de 1997 sobrevivieron más que plántulas emergidas a final de dicha Primavera, tanto hasta Otoño de 1997 como hasta Primavera de 1998. El porcentaje de mortalidad de las plántulas varió significativamente en función de la fecha de germinación de la semilla, para ambas fechas (Otoño 1997: $\chi^2=14.45$, $p=0.0023$, $gl=3,292$; Primavera 1998: $\chi^2=10.58$, $p=0.014$, $gl=3,292$). Sin embargo, considerando las plántulas por microhábitats, en ninguno de los microhábitats se observó dicha relación significativa entre fecha de germinación y porcentaje de mortalidad ($p>0.05$ para todos los test de χ^2 , para las dos fechas).

DISCUSION

Movilización y lluvia de semillas

El efecto de los frugívoros sobre la dispersión de las plantas puede evaluarse tanto cuantitativamente, en función del porcentaje de semillas que son movilizadas desde las plantas madre, como cualitativamente, en función de la distribución espacial de las semillas dispersadas (Schupp 1993). Tanto *T. torquatus* como *T. viscivorus* llevaron una dieta basada casi exclusivamente en los frutos de *J. communis*, dispersando las semillas en casi todos sus excrementos. En consecuencia, los valores del porcentaje de remoción de semillas en la interacción *J. communis* - *Turdus* sp. fueron altos, en comparación con otros estudios (e.g. Howe y Smallwood 1982, Holthuijzen *et al.* 1987, Izhaki *et al.* 1991, Debussche e Isenmann 1994, Herrera *et al.* 1994, Masaki *et al.* 1994, Kollmann 1995). Por lo tanto, zorzales y mirlos son dispersantes cuantitativamente eficaces de *J. communis*, puesto que movilizan gran parte de la cosecha anual de semillas producida por las plantas.

El patrón espacial de lluvia de semilla destaca por su fuerte heterogeneidad espacial, con algunos microhábitats (rocas y su entorno inmediato y plantas madre) recibiendo muchas semillas y otros (zonas abiertas) muy pocas. Esta fuerte heterogeneidad es característica de los patrones de dispersión generados por aves frugívoras, resultado del patrón de movimiento y la selección de parche por las aves tras la alimentación (Schupp 1995 y referencias allí). La dispersión de semillas por *T. torquatus* y *T. viscivorus* viene claramente determinada, en primer lugar, por la disponibilidad de rocas, utilizadas como posaderos para refugio y vigilancia. Similar importancia de las perchas ha sido señalada por diversos estudios (Livingston 1972, Holthuijzen y Sharik 1985c, Debussche e Isenmann 1994, Kollmann 1995). Las mismas perchas son utilizadas reiteradamente año tras año, lo que genera una importante constancia interanual en la lluvia de semillas dentro en estos puntos. Las

plantas madre reciben también gran cantidad de semillas, un hecho característico de los sistemas simples planta-frugívoro, donde la planta en cuestión es la única especie recurso para los dispersantes (Salomonson 1978, Holthuijzen y Sharik 1985a y b, Holthuijzen *et al.* 1987, Sallabanks 1992, 1993, Fernández-Calvo 1997). Por otra parte, el efecto de los bebederos (Holthuijzen y Sharik 1985a), es también patente en la movilización de semillas de enebro hacia los borreguiles. Finalmente, las aves raramente depositan semillas en las zonas de suelo abierto, el hábitat predominante en el enebro, lo que coincide con los patrones de dispersión por aves en otros medios, tanto en el área mediterránea (Izhaki *et al.* 1991, Debussche e Isenmann 1994, Herrera *et al.* 1994, Alcántara 1998) como en zonas templadas (Kollmann 1995, Kollmann y Pirl 1995, Fernández-Calvo 1997) y tropicales (Schupp *et al.* 1989).

El patrón espacial de lluvia de semillas de *J. communis* es estable a escala interanual, y la persistencia de los frutos en las plantas asegura un largo período de lluvia de semillas, durante todo el otoño y parte del invierno y la primavera. Esta larga época de dispersión patrón es típica del género *Juniperus* (e.g. Holthuijzen y Sharik 1985a, 1987, Jordano 1993, Santos y Tellería 1994, Chávez-Ramírez y Slack 1996). Las diferencias entre microhábitats en la lluvia de semillas mostraron, sin embargo, cierta variación estacional, probablemente debido a ligeras diferencias entre *T. torquatus* y *T. viscivorus* en el uso del espacio.

Predación postdispersiva

Las pérdidas de semillas de *J. communis* debidas a la predación por *Apodemus* son, en conjunto, relativamente bajas. En este apartado no se ha considerado la predación diferencial en función de la viabilidad de la semilla, efecto que, como se demostró en el Capítulo 6, elevaría en cierta medida el porcentaje de predación de las semillas sanas respecto a las vacías. En cualquier caso, no parece posible que dichos valores de predación puedan suponer un efecto cuantitativo importante en el proceso de

reclutamiento del enebro. Sin embargo, los ratones pueden ejercer un efecto cualitativo, puesto que su predación se distribuyó heterogéneamente entre microhábitats. El patrón espacial de predación, tanto observacional como experimental mostró una mayor actividad de los ratones en las zonas bajo planta y bajo roca, evitando las zonas abiertas. Resultados similares aparecen en otros estudios en sistemas mediterráneos, donde la predación es mayor en zonas bajo matorral (revisión en Hulme 1993, Herrera *et al.* 1994, Schupp 1995, Hulme 1997), debido al efecto de protección frente a los predadores que suponen para los roedores los hábitats cerrados (Simonetti 1989, Hulme 1993, 1994a).

La predación muestra un patrón temporal estable, manteniéndose las diferencias entre microhábitats en distintos años y estaciones. Sin embargo, el efecto del microhábitat sobre la predación se vió influído por el número de semillas del acúmulo. Dicha interacción parece venir dada por el hecho de que los microhábitats más atacados por los predadores son aquellos que además reciben una mayor cantidad de semillas. Sin embargo, y aunque en el Capítulo 6 se demostró experimentalmente la ausencia de relación entre abundancia de semillas y predación por *Apodemus*, no puede excluirse la posibilidad que en determinadas épocas y/o microhábitats exista cierta predación densidad-dependiente (Houle 1994, 1995).

Independientemente de que la predación estuviera influída por la estructura física del hábitat y/o por la abundancia de semillas y aunque mostrara niveles generales bajos, los roedores ejercieron un efecto sobre el reclutamiento de *J. communis*, en cuanto que generaron una redistribución espacial de la lluvia de semillas inicial (ver también Russell y Schupp 1998).

Germinación

La germinación de las semillas de *J. communis* comenzó, en las condiciones de la alta montaña mediterránea, tras un período de dormición mínimo de 18 meses. Este tipo

de período de latencia largo es característico del género *Juniperus*, y parece debido a que el embrión finaliza su desarrollo completo mucho después de la maduración del fruto (Meagher 1943, Johsen 1969, Holthuijzen y Sharik 1984). A la vista de los resultados de este trabajo, es probable que la germinación se concentre principalmente durante los dos años posteriores a la dispersión primaria. En este sentido, otras especies de enebro muestran una fuerte pérdida de viabilidad de las semillas en condiciones naturales, tras la fase inicial de germinación (Holthuijzen y Sharik 1984, Owens y Schliesing 1995).

El gradiente de variación espacio-temporal en la germinación va desde los borreguiles, donde las semillas germinaron en menor proporción, pero de forma más temprana (tanto estacional como interanualmente), hasta las zonas bajo roca y suelo abierto, donde germinaron más semillas en ambos años de estudio. Aunque cualquier razonamiento causal es especulativo, la fenología temprana del borreguil podría explicarse porque dicho hábitat permite una imbibición de la cubierta de la semilla más rápida, que activaría antes la germinación, (en este sentido, ver Meagher 1943, para *J. monosperma*). Por otra parte, la baja tasa de germinación puede ser debida al efecto de sombreado de la capa herbácea (Livingston 1972), por alelopatía química causada por dichas herbáceas o por musgos (Karssen y Hilhorst 1992, Nilsson y Zackrisson 1992, Steijlen *et al.* 1994), o, al ser el microhábitat que mantiene un nivel alto y constante de humedad durante todo el año, por una mayor susceptibilidad de las semillas al ataque por hongos patógenos (Fenner 1985).

El hecho de que en ambos años la germinación se concentrara en un período de aproximadamente un mes, entre final de primavera y principios de verano, sugiere que las semillas activan su germinación con la combinación de mayor disponibilidad de luz y agua, condiciones que se dan en esta época en todos los microhábitats. La entrada del verano supuso una fuerte disminución de la humedad de suelo en todos los hábitats menos en el borreguil, y en este último coincidió con un aumento de la

densidad de la capa de herbáceas, con el consiguiente efecto de sombreado en la capa superficial del suelo.

Establecimiento y supervivencia de plántulas

La abundancia inicial de plántulas de enebro mostró un fuerte sesgo hacia las áreas de borreguil, respecto al resto de los microhábitats. Esta diferencia en establecimiento inicial es incluso más fuerte que la que podría calcularse a partir de los valores combinados de lluvia de semillas, viabilidad, predación postdispersiva y germinación. Considerando la lluvia de semillas del período 1994-1995 y la tasa de germinación (en la segunda primavera tras la dispersión) se obtendría una densidad de plántulas esperada mayor a la observada en condiciones naturales (Fig. 7.12), en todos los microhábitats menos en el borreguil (borreguil=1.31 plántulas/m², roca=2.97, bajo roca=5.17, suelo abierto=0.13, bajo planta=0.22). Esto indica que existió una mortalidad de propágulos, entre la germinación y el establecimiento inicial de la plántula, que no ha sido controlada por el diseño experimental y que es mucho menor en el borreguil que en el resto de microhábitats. La relación entre densidad de plántulas observadas en primavera y de plántulas esperadas puede utilizarse como estima de dicha probabilidad de supervivencia durante la fase de "emergencia" (borreguil=0.939, roca=0.034, bajo roca=0.027, suelo abierto=0.308, bajo planta=0.054).

El papel de los borreguiles en el establecimiento se acentúa al considerar la mortalidad de las plántulas durante su primer año de vida. Tanto las plántulas establecidas de forma natural como las plántulas en los puntos de siembra mostraron una mortalidad masiva en todos los microhábitats, excepto en los borreguiles. La mayoría de las plántulas murieron el primer verano de vida. Sin embargo, gracias al mantenimiento de un nivel casi constante de humedad durante todo el verano (Fig. 7.1), los borreguiles permitieron a casi la mitad de las plántulas escapar de la

sequía. El efecto de germinación temprana, beneficioso para desarrollar antes un sistema radicular que permita superar las condiciones de sequía (Fenner 1985), se añade en los borreguiles a la de disponibilidad hídrica del medio. Si bien la sequía fisiológica ha sido descrita como causa de mortalidad de plántulas en diversos medios tropicales y templados (Schupp 1990, Kollmann y Schill 1996, Rosén 1995 para *J. communis*) su efecto es especialmente patente en los sistemas mediterráneos (Koechlin *et al.* 1986, Debussche e Isenmann 1994, Arista 1993, 1994, Herrera *et al.* 1994, Bustamante *et al.* 1996, Alcántara 1998, Hódar *et al.* 1998).

La mortalidad causada por el ganado doméstico es un factor numéricamente menos importante que la sequía, aunque en algunos hábitats como bajo roca o bajo planta puede suponer un aumento de mortalidad del 20%. Su papel puede ser especialmente importante en los borreguiles, donde es la causa más importante de mortalidad, e incluso en las zonas de suelo desnudo, donde las pocas plántulas que escaparon al efecto de la sequía murieron por efecto de los herbívoros. En latitudes más septentrionales (Ward 1973, 1981, Gilbert 1980; Clifton *et al.* 1997), los herbívoros juegan un papel decisivo en la capacidad de regeneración natural de *J. communis*. En el caso aquí descrito, los herbívoros pueden limitar la capacidad de reclutamiento del enebro en cuanto que, aunque cuantitativamente poco importante, su efecto es aditivo y complementario al de la sequía.

Las plántulas en los puntos de siembra también ofrecieron información sobre otras causas de mortalidad como heladas, granizo y encharcamiento, lo que se une al efecto de la sequía resaltando la importancia de los factores abióticos. Los resultados de este estudio coinciden con los mostrados para distintos enebros americanos, que muestran el efecto limitador de los factores abióticos en la regeneración (Meagher 1943, Johnsen 1962, McPherson y Wright 1990, Miller y Rose 1995). Finalmente, las plántulas que se establecieron bajo las plantas madre fueron más susceptibles a morir debido al ataque de hongos patógenos, presumiblemente debido al

balance negativo de carbono impuesto por el sombreado de dicho microhábitat (Kollmann 1995).

En resumen, el patrón de mortalidad de plántulas de *J. communis* en la alta montaña de Sierra Nevada está dominado por la sequía y otros factores abióticos, es variable entre microhábitats y muestra un efecto adicional de los herbívoros y los hongos bajo la planta madre. Este patrón coincide con el mostrado por los escasos estudios de demografía de plantas leñosas en sistemas mediterráneos (Arista 1994, Herrera *et al.* 1994, Bustamante *et al.* 1996, Alcántara 1998, Hódar *et al.* 1998).

Balance final del reclutamiento en *J. communis*

En este Capítulo se han cuantificado las pérdidas que sufre la regeneración poblacional de *J. communis* a lo largo de sus distintas fases. Para evaluar el resultado final del reclutamiento es necesario considerar dicho proceso como una serie de eventos concatenados por probabilidades de transición, entendiendo como tal la probabilidad del propágulo de pasar de una etapa a la siguiente (Jordano y Herrera 1995). La influencia de cada etapa en el proceso global vendrá determinada por: 1) el número absoluto de propágulos que entran en cada etapa, 2) la probabilidad de reclutamiento específica para cada etapa y 3) la probabilidad de reclutamiento acumulada, obtenida como producto de las probabilidades de todas las fases inmediatamente anteriores.

El reclutamiento del enebro puede dividirse en 6 etapas, descritas en la Tabla 7.14, cada una de las cuales es susceptible de ocasionar una pérdida de propágulos, expresada en forma de *probabilidad específica*. Además, en cada fase se resume el balance de reclutamiento de todas las fases anteriores en una *probabilidad acumulada*. La probabilidad acumulada final (producto de las probabilidades específicas de todas las etapas) indica que tan sólo el 0.05% de las semillas producidas por *J. communis* son capaces de reclutar una plántula de 1 año de edad. Esta proporción es

considerablemente menor que los valores obtenidos para otras plantas leñosas dispersadas por aves en la montaña mediterránea (entre 0.12 y 0.21% para *Phillyrea latifolia*, Herrera *et al.* 1994, Jordano y Herrera 1995; entre 0.37 y 0.65% para *Olea europaea* var. *sylvestris*, Alcántara 1998).

Tabla 7.14. Valores de probabilidad específica y probabilidad acumulada de las distintas fases consideradas en el reclutamiento de *J. communis* en Sierra Nevada.

<i>fase</i>	probabilidad específica	probabilidad acumulada
Movilización de semillas	0.8943	0.8943
Supervivencia postdispersiva	0.9062	0.8104
Viabilidad de semillas dispersadas	0.0362	0.0293
Germinación	0.3591	0.0105
Emergencia	0.2724	2.86E-3
Supervivencia plántula 1^{er} año	0.1986	5.68E-4

Al considerar el reclutamiento como el producto de probabilidades, aquellos operandos que más aproximen a cero el resultado final servirán como indicadores de las fases que suponen una mayor criba para el proceso de reclutamiento (Jordano y Herrera 1995, Alcántara 1998). Según este planteamiento, los factores más decisivos en la dinámica poblacional del enebro en Sierra Nevada son aquellos de menor probabilidad específica, es decir, la baja viabilidad de sus semillas dispersadas y la alta mortalidad de las plántulas debido a la sequía estival (Tabla 7.14).

Concordancia espacial y conflictos semilla-plántula: el efecto de los dispersantes sobre el reclutamiento

Todas las fases del reclutamiento de *J. communis*, desde la lluvia de semillas y hasta el establecimiento de plántulas, muestran una fuerte variación espacial. Por lo tanto, la interpretación del reclutamiento como proceso multifásico ha de ser realizada

desglosando las distintas combinaciones de probabilidades de transición en función de los distintos microhábitats considerados (Tabla 7.15). Aunque el diseño de este trabajo no permite analizar las probabilidades de transición de cada etapa en los mismos puntos de muestreo ni elaborar modelos causales (ver Jordano y Herrera 1995) sí permite analizar el nivel de concordancia-discordancia espacial entre distintas fases de reclutamiento. Considerando las probabilidades específicas analizadas en los distintos microhábitats y partiendo de una misma cantidad de semillas sanas, las zonas de borreguil aparecen como las áreas con un mayor valor de probabilidad acumulada final. Los borreguiles son el microhábitat donde es más propicio el reclutamiento (más probabilidad tiene una semilla para reclutar una plántula), gracias a su mayor protección frente a la sequía durante el establecimiento y el primer año de vida de la plántula (Tabla 7.15). Este efecto de reclutamiento preferencial se mantiene incluso a pesar de las diferencias en lluvia de semillas y cobertura del borreguil respecto a los otros hábitats. Así, multiplicando la probabilidad acumulada de reclutamiento de cada microhábitat por la distribución de semillas dispersadas en el área de estudio (Tabla 7.15), el borreguil sigue siendo el hábitat con mayor probabilidad de albergar una plántula reclutada.

En la Figura 7.14 se representan los microhábitats considerados ordenados, dentro de cada fase de reclutamiento, en un gradiente de calidad para el reclutamiento de *J. communis* (en función de los valores de probabilidad específica para cada fase y la probabilidad acumulada para el reclutamiento final). El orden de los microhábitats en el gradiente de calidad varía en cada fase de reclutamiento, lo que indica que a lo largo del reclutamiento aparecen multitud de conflictos entre los requerimientos de la semilla y los de la plántula (*sensu* Schupp 1995). Aunque algunos microhábitats mantienen sus rangos en el gradiente de calidad entre fases sucesivas (indicado en la figura como una línea negra horizontal), la distribución de microhábitats generada por los frugívoros dispersantes muestra, en general, un escasísimo nivel de

concordancia con la distribución de microhábitats en los pasos sucesivos. Como resultado, las aves llevan la mayoría de las semillas a microhábitats subóptimos para el reclutamiento y muy pocas al borreguil, el hábitat idóneo. Sin embargo, el nivel de discordancia no es total, puesto que las aves llevan muy pocas semillas en las zonas abiertas, los puntos donde menos futuro tienen las plántulas (en la figura se indica en negrita los microhábitats coincidentes en dispersión y reclutamiento final).

Tabla 7.15. Proporción de semillas que se pierden o incorporan en las distintas fases del reclutamiento de *J. communis*, así como la probabilidad acumulada (en negrita), en distintos microhábitats de Sierra Nevada. La fila inferior indica, por microhábitats, los valores del producto entre la probabilidad acumulada de reclutamiento final y la proporción de semillas por microhábitat (lluvia de semillas x cobertura de cada microhábitat).

	BORREGUIL	BAJO PLANTA	ROCA	BAJO ROCA	SUELO ABIERTO
predación postdispersiva	0.014	0.095	0.011	0.151	0.029
	0.986	0.905	0.989	0.849	0.971
germinación	0.213	0.329	0.338	0.479	0.438
	0.209	0.298	0.331	0.407	0.425
establecimiento	0.939	0.054	0.034	0.027	0.308
	0.197	0.016	0.011	0.011	0.131
supervivencia 1^{er} año	0.434	0.128	0.158	0.073	0.000
	0.0854	0.0021	0.0018	0.0008	0.0000
prob. reclutamiento x distribución semillas	9.00E-3	1.04E-3	0.28E-3	0.16E-3	0.0000

Figura 7.14. Representación de los microhábitats en un gradiente de calidad para el reclutamiento de *J. communis* en Sierra Nevada, especificando sus distintas fases. La posición de cada microhábitat en el gradiente se establece en función de sus respectivas probabilidades de reclutamiento, en cada fase.



Una vez analizadas las distintas fases del reclutamiento en *J. communis* y su variación espacial, puede interpretarse globalmente el papel de los dispersantes en la demografía de esta especie. El patrón espacial de dispersión generado por los frugívoros apenas se translada al reclutamiento de las plántulas, puesto que factores abióticos, en este caso la sequía estival, producen un efecto de desacoplamiento espacial en la transición de la semilla a la plántula. Los dispersantes muestran una escasa capacidad para modelar cualitativamente el reclutamiento de *J. communis* en Sierra Nevada, pero su actividad es indispensable desde el punto de vista cuantitativo, ya que determinan la cantidad inicial de semillas disponible para el reclutamiento.

CAPITULO 8:
ESTRUCTURA DE EDADES DE *Juniperus communis* EN LA
PENINSULA IBERICA.

Discusión General de esta Memoria.

INTRODUCCION

Los anteriores capítulos de esta memoria se han centrado en los rasgos de regeneración (producción de semillas viables, supervivencia de semillas y reclutamiento de plántulas) de *J. communis*, de cara a identificar los factores bióticos y abióticos que determinan su regeneración natural. Todos los capítulos pueden considerarse como estudios a relativamente corto plazo, en el marco del longevo ciclo de vida de *J. communis*. Aunque en algunas especies de leñosas ha sido posible seguir el ciclo de vida completo (e.g. Whitmore 1989) esto sería imposible para *J. communis* en Sierra Nevada, donde probablemente muchas plantas sobrepasan las varias centenas de años (ver Kallio *et al.* 1971, para longevidad de más de 900 años en esta misma especie en la tundra finlandesa). Sin embargo, se puede reconstruir su dinámica de población en el pasado a través de la visión estática de la actual estructura de edades (ver Ogden 1985 para discusión en este aspecto).

Considerando la estructura de edades como un indicador de la viabilidad de las poblaciones (Hutchings 1986, Pigott 1989, Andrzejczyk y Brzezicki 1995, Primack 1995), en este capítulo se comprueba si el patrón demográfico de la población de Campos de Otero, caracterizado por una baja proporción de individuos juveniles, es generalizable y atribuible al marco ecológico de la alta montaña mediterránea. Para ello se evalúan, en primer lugar, las diferencias regionales entre las poblaciones mediterráneas y las poblaciones del norte de España. Segundo, se comparan hábitats con distinta disponibilidad de agua en el suelo, dentro de Sierra Nevada. Tanto las poblaciones del norte de España como las de los hábitats húmedos de Sierra Nevada son consideradas aquí como representativas de la dinámica de *J. communis* en la región eurosiberiana europea, y, por tanto, adecuadas para analizar de forma comparativa el status de las poblaciones en la alta montaña mediterránea.

AREA DE ESTUDIO

Durante 1995 y 1996 se visitaron 15 poblaciones de *J. communis*, localizadas en zonas de altitud media y alta, a lo largo de la Península Ibérica, y descritas en Figura

8.1 y la Tabla 8.1. Las poblaciones se clasificaron dentro de dos categorías biogeográficas: "Atlánticas", aquellas situadas en el norte, y "Mediterráneas", aquellas situadas bajo la influencia de la sequía estival mediterránea (ver cabecera de Figura 8.1, Font 1983, Polunin y Walters 1985, Greuter 1994). Todas las poblaciones se situaban en comunidades climáticas de matorral supraforestal, excepto la población de Belagoa, situada en un ecotono entre pastizales y bosque de montaña media. En dos de las poblaciones de Sierra Nevada (Campos de Otero y Valle de San Juan) se consideraron los hábitats de ladera seca y borreguil (ver Cap. 1 para descripción).

Tanto las poblaciones Atlánticas como las Mediterráneas aparecían en áreas no perturbadas, que durante el verano sirven de zonas de pastoreo extensivo de ganado bovino, ovino y caprino. No aparecieron evidencias de diferencias entre poblaciones en fuegos u otro tipo de manejo humano. Por otra parte, ambas regiones han experimentando un descenso general del uso de la tierra durante las últimas décadas, debido a la despoblación rural (Molero *et al.* 1992, Gómez-Sal *et al.* 1993).

METODOS

En todas las localidades se muestrearon todos los individuos de *J. communis* presentes en un área de aproximadamente 2-3 ha. Se determinó la estructura de edades asignando cada individuo a una de las siguientes clases de edad: plántula establecida, juvenil, adulto reproductivo y senescente (para procedimientos similares ver Ward 1973, 1981, Gatsuk *et al.* 1980, Hulme 1996, Clifton *et al.* 1997). Se consideró que cada categoría correspondía, respectivamente, a las clases de tamaño de <0.25 m, 0.25-1 m, 1-5 m y >5 m, ya que, en esta especie, el tamaño individual se correlaciona significativamente con la edad, manteniéndose la relación en distintas poblaciones a lo largo de gradientes ambientales (Marion y Houle 1996). En las zonas montañosas, *J. communis* muestra una morfología achaparrada, con múltiples ramificaciones en el tronco principal y habitualmente inaccesibles, debido al

imbricado sistema de ramificación. Por lo tanto la edad se estimó midiendo el diámetro máximo de la planta.

La correspondencia entre tamaño y edad puede verse afectada por dos factores: el microambiente donde se desarrolla la planta individual y la densidad de individuos en la población, de forma que menor disponibilidad de recursos o mayores densidades promoverían tamaños menores para una edad determinada (Hutchings 1986). Para controlar estos posibles factores, también se juzgó la edad de algunos individuos en función del diámetro basal de los troncos principales, de la presencia/ausencia de órganos reproductores y de la cantidad de madera muerta (e. g. un individuo de 0.90 m que mostrara estructuras reproductivas se consideraría como adulto reproductivo, un individuo de 4.80 m con una alta proporción de madera muerta se consideraría como senescente; ver también Clifton *et al.* 1997). En la mayoría de las poblaciones de cada región, se estimó la densidad de individuos mediante un número variable de transectos de 50x2 m colocados arbitrariamente en el área de estudio.

Análisis estadísticos

La densidad de individuos se comparó mediante el test de Mann-Whitney, tanto entre categorías biogeográficas (usando las medias poblacionales de cada región, para evitar pseudorreplicación, Hulbert 1984), como entre hábitats dentro de las poblaciones de Sierra Nevada. La estructura de edades se analizó mediante el test de χ^2 . Se utilizó un análisis de contingencia multivariante con interacción para estudiar el efecto del hábitat y de la población (Campos de Otero y Valle de San Juan) en la estructura de edades.

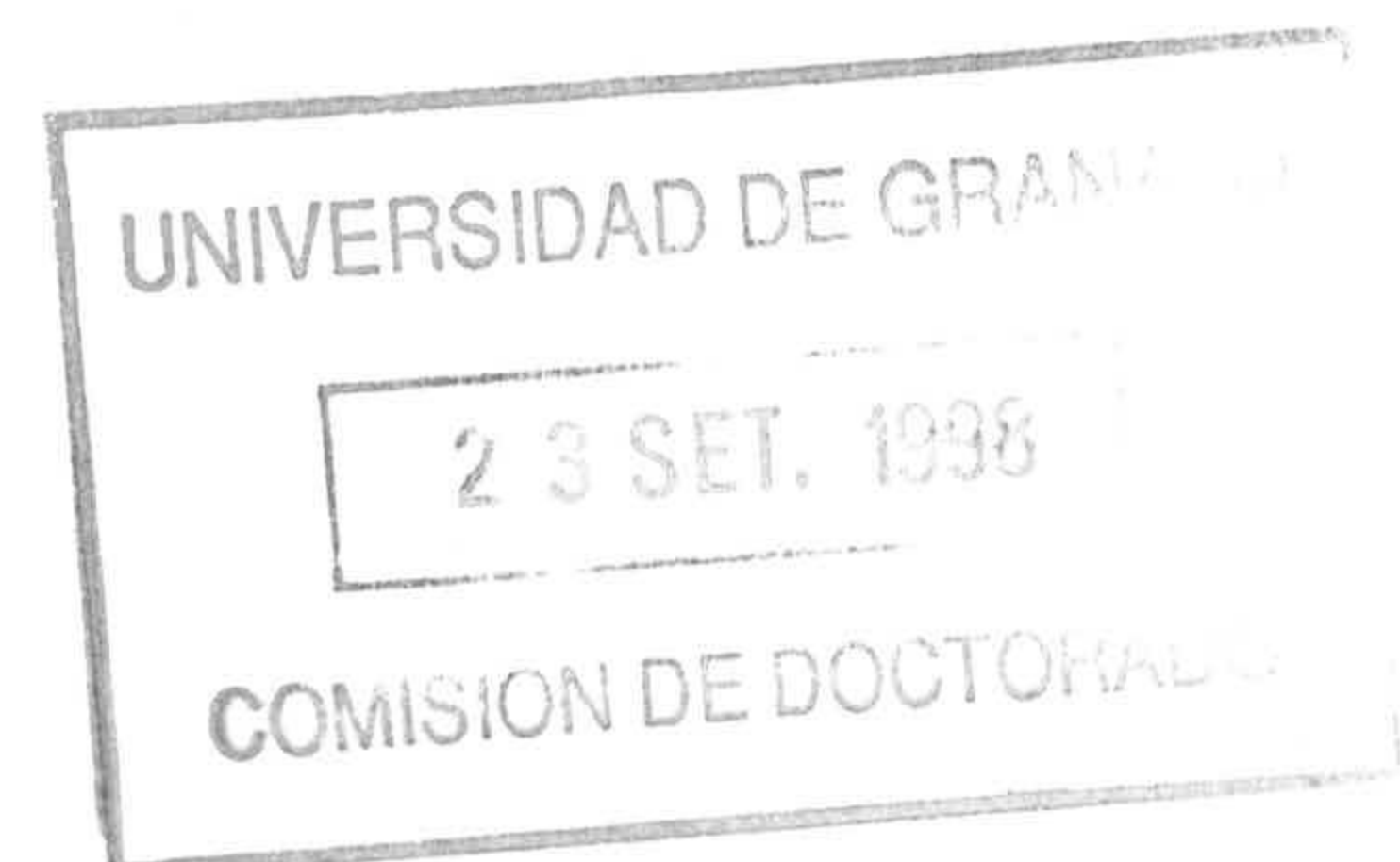


Figura 8.1. Localización de las poblaciones estudiadas en la Península Ibérica: 1-Orhy, 2-Lakora, 3-Belagoa, 4-Piedra de San Martín, 5-Hecho, 6-Puerto de Piqueras, 7-Puerto de Santa Inés, 8-Puerto de Navacerrada, 9-Collado Cabañas, 10-Boleta, 11-Maitena, 12-Dornajo, 13-Prados del Aire, 14-Campos de Otero, 15-Valle de San Juan. Las líneas representan las isoyetas de los valores de precipitación 80, 40 y 20 mm, respectivamente, calculadas como la suma de precipitaciones de Julio y Agosto (Font 1983). La presencia de la sequía estival se determinó según el criterio $2 \times (\text{temperatura media de Julio} + \text{temperatura media de Agosto}) < (\text{precipitación de Julio} + \text{precipitación de Agosto})$, utilizando los valores de temperatura y precipitación de los diagramas climáticos. Según este criterio, el área de sequía estival corresponde aproximadamente al área por debajo de la isoyeta de 80 mm en la Figura.

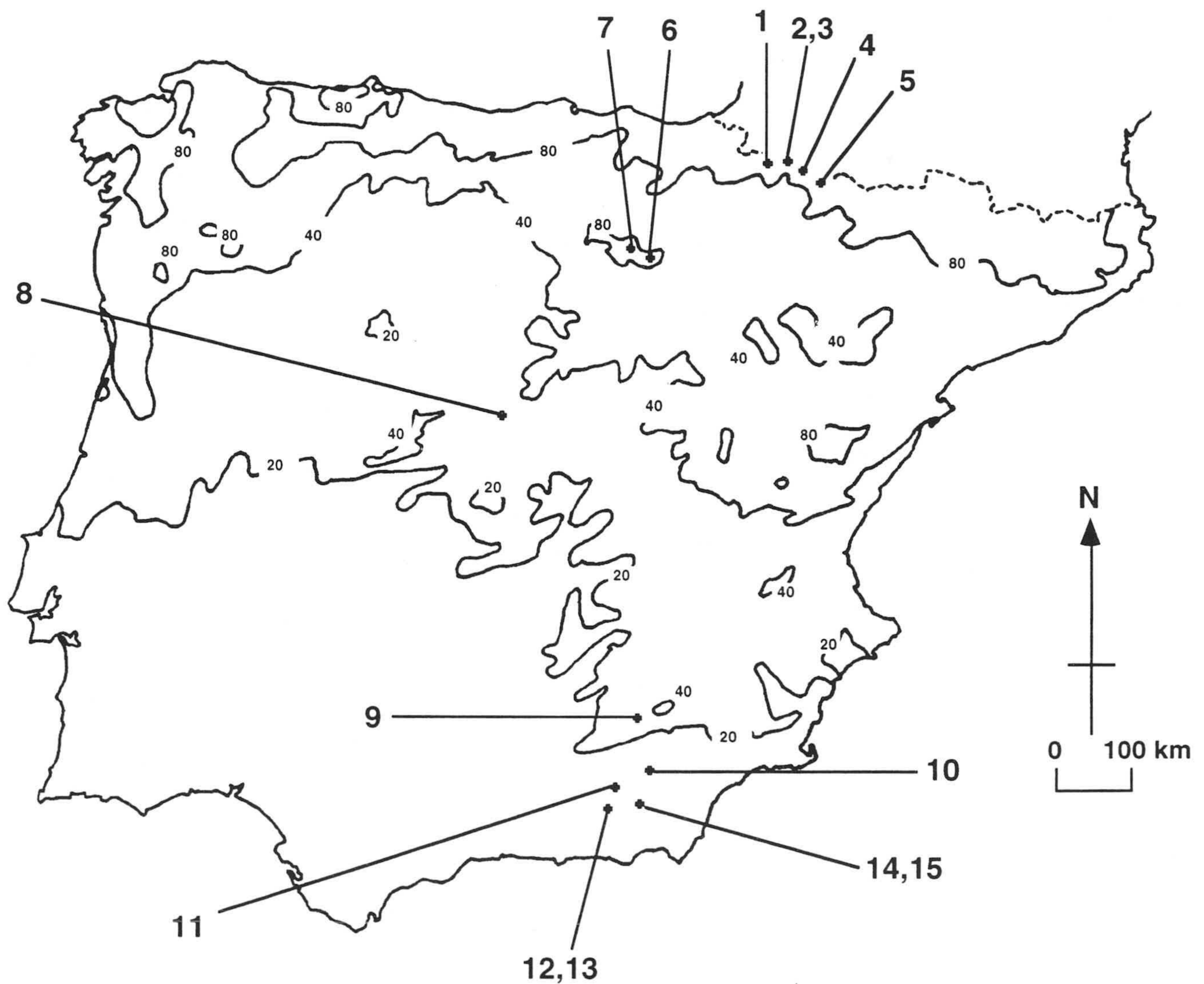


Tabla 8.1. Características de las 15 poblaciones de *J. communis* estudiadas en la Península Ibérica: localización geográfica, densidad media de individuos (nº de transectos entre paréntesis), número total de individuos muestrados en la población (N) y proporción de individuos en cada clase de edad. En las poblaciones de Campos de Otero y Valle de San Juan se distinguieron los hábitats de ladera seca (LD) y borreguil (B). Ver también Figura 8.1 para localización.

Nº Mapa	Población	Cadena montañosa	altitud m s.n.m.	Densidad ind./100 m ²	N	Clases de edad (%)			
						plántula	juvenil	adulto	senescente
Atlánticas									
1	Orhy	Pirineo occidental	1450	23.8±4.5 (5)	188	4.79	30.32	61.70	3.19
2	Piedra de San Martín	Pirineo occidental	1750	7.5±1.0 (5)	178	16.29	44.94	38.20	0.56
3	Lakora	Pirineo occidental	1500	12.5±1.5 (10)	277	5.42	35.02	57.76	1.81
4	Belagoa	Pirineo occidental	1000	-	110	37.27	41.82	20.91	0
5	Hecho	Pirineo central	1700	5.4±0.8 (5)	140	8.57	40	50.71	0.72
6	Puerto de Piqueras	Sierra Cebollera	1450	-	98	7.14	45.92	46.94	0
7	Puerto de Santa Inés	Sierra de Urbión	1650	14.1±4.6 (5)	192	27.60	32.29	39.58	0.52
Mediterráneas									
8	Puerto Navacerrada	Sierra Guadarrama	1900	-	85	1.18	12.94	57.65	28.24
9	Collado Cabañas	Sierra de Cazorla	2000	5.9±0.5 (10)	118	1.70	8.47	39.83	50.00
10	Boleta	Sierra de Baza	2000	-	251	0	1.99	58.16	39.84
11	Maitena	Sierra Nevada	2100	14.2±1.2 (10)	142	0	0	61.97	38.03
12	Dornajo	Sierra Nevada	1900	1.9±0.9 (10)	50	0	6.52	86.96	6.52
13	Prados del Aire	Sierra Nevada	2100	-	60	1.67	3.33	80.00	15.00
14	Campos de Otero LD	Sierra Nevada	2200	9.3±0.7 (20)	372	0.81	2.69	64.25	32.26
	Campos de Otero B			11.0±1.4 (15)	331	34.44	23.87	41.69	0
15	Valle de San Juan LD	Sierra Nevada	2250	7.5±1.3 (10)	75	0	6.67	58.67	34.67
	Valle de San Juan B			7.6±3.6 (5)	77	40.26	22.08	33.77	3.90

RESULTADOS

Las poblaciones Atlánticas mostraron, en conjunto, una densidad similar a las Mediterráneas, no existiendo diferencias significativas entre categorías biogeográficas (media±ES: 12.66±3.20 vs 7.76±2.02 individuos/100 m², respectivamente, U=8.00, p=0.35, gl=9, test de Mann-Whitney, Tabla 8.1). De forma similar, las zonas de ladera seca mostraron densidades parecidas a las áreas de borreguil en Sierra Nevada, tanto en Campos de Otero (U=119.00, p=0.30, gl=34) como en Valle de San Juan (U=20.00, p=0.54, gl=14, Tabla 8.1). Al no existir diferencias en la densidad de plantas, se considera que el efecto de la densidad de individuos sobre la relación tamaño-edad fue similar entre poblaciones, por lo que se ignora este factor a la hora de comparar la estructura de edades entre regiones y hábitats.

Todas las poblaciones situadas en áreas de ladera seca en la región Mediterránea estuvieron dominadas por individuos adultos y senescentes, mostrando porcentajes de hasta el 50% para esta última clase de edad (Tabla 8.1). Por el contrario, todas las poblaciones Atlánticas mostraron porcentajes relativamente altos de plántulas y juveniles, oscilando entre el 35 y el 80% para el conjunto de ambas clases de edad. En consecuencia, la distribución de edades mostró diferencias significativas entre regiones biogeográficas ($\chi^2=1014.41$, p<0.0001, gl=3, Fig. 8.2).

Comparando la estructura de edades entre los distintos hábitats de Sierra Nevada, se observa que en los borreguiles, las plántulas y los juveniles constituyeron más del 50% de los individuos, tanto en Campos de Otero como en Valle de San Juan, con muy pocos individuos senescentes (Tabla 8.1, Fig. 8.3). Por el contrario, en ambas poblaciones las laderas secas mostraron muy baja proporción de individuos en fase juvenil. Las diferencias entre hábitats fueron significativas, independientemente de la población estudiada (Tabla 8.2).

Figura 8.2. Representación del porcentaje de individuos correspondiente a diferentes clases de edad de *J. communis*, en poblaciones de las regiones Atlántica y Mediterránea de la Península Ibérica (ver Tabla 8.1 para tamaños de muestreo).

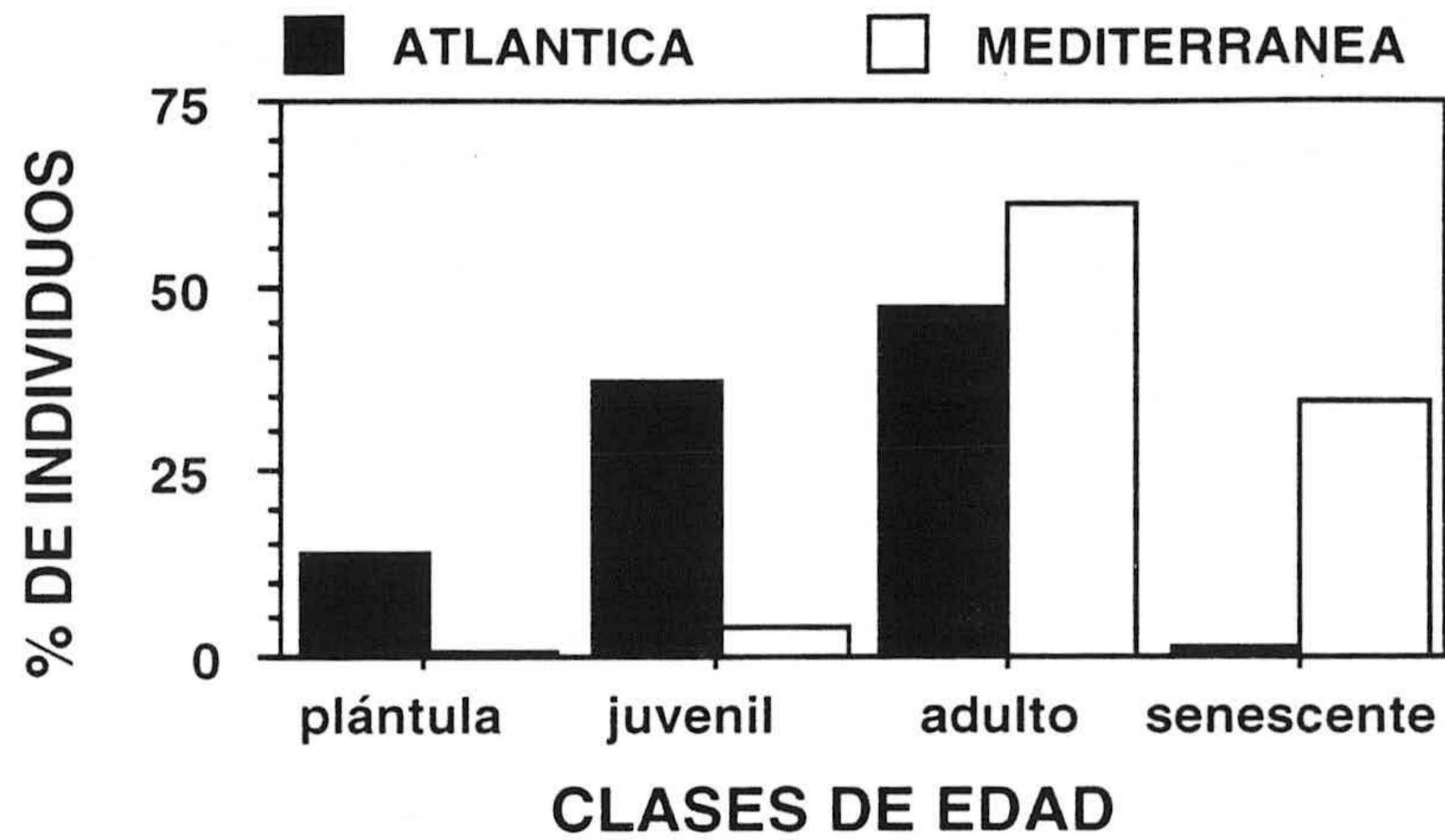


Figura 8.3. Representación del porcentaje de individuos de *J. communis* correspondiente a diferentes clases de edad, en distintos hábitats (borreguil y ladera seca) para las poblaciones de Campos de Otero y Valle de San Juan (ver Tabla 8.1 para tamaños de muestreo).

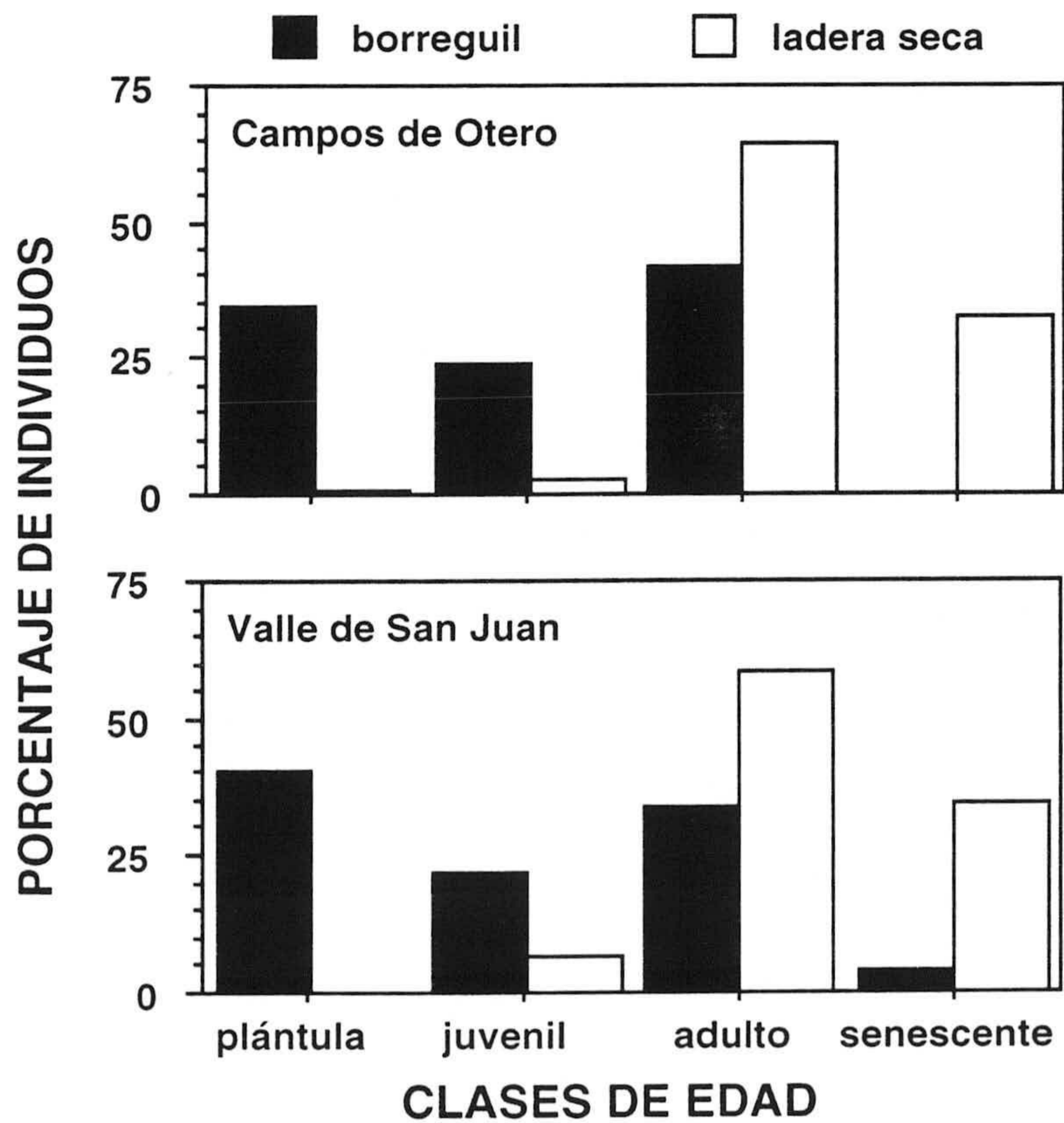


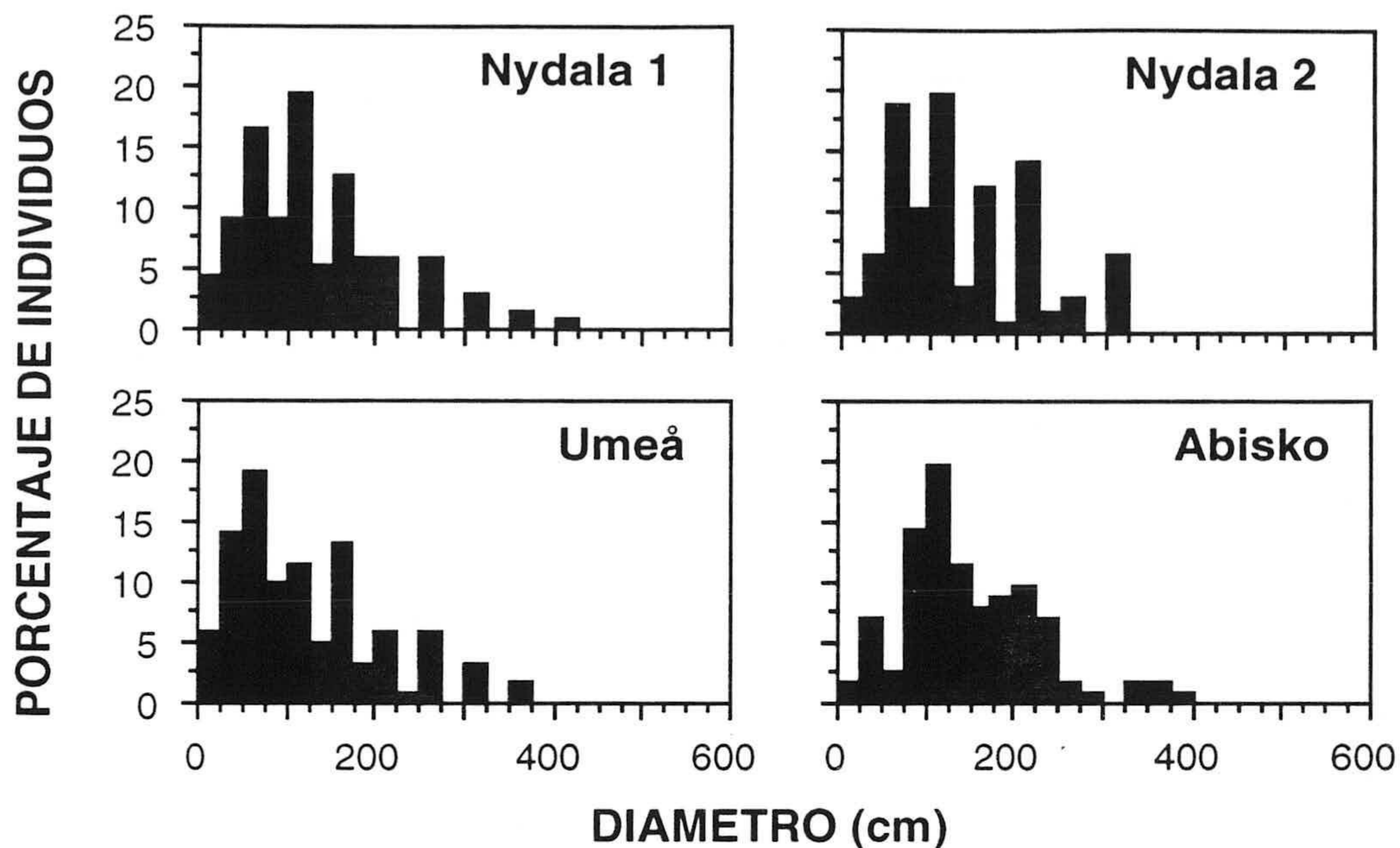
Tabla 8.2. Resultados del modelo nominal logístico considerando hábitat y población como variables independientes y la edad del individuo como variable dependiente. Se señalan los valores de la χ^2 de Wald para cada uno de los factores, la interacción y el modelo (gl= grados de libertad, *= $p < 0.05$ tras Bonferroni).

	gl	Wald χ^2	<i>p</i>
Modelo	9	464.91	<0.0001 *
hábitat	3	43.50	<0.0001 *
población	3	3.13	0.37 n. s.
hábitat x población	3	1.94	0.59 n. s.

DISCUSION

Los resultados de este estudio muestran dos estructuras de edades en las poblaciones de *J. communis*, en función de la categoría biogeográfica considerada. Las poblaciones Atlánticas aparecieron compuestas por una considerable proporción de individuos jóvenes. Por el contrario, las poblaciones Mediterráneas están fundamentalmente compuestas por individuos adultos y senescentes. Esto indica que las poblaciones Mediterráneas muestran una fuerte limitación en la regeneración natural y el reclutamiento de nuevos individuos. La fuerte variación geográfica en la estructura de edades de *J. communis* se asocia a las condiciones ecológicas específicas de la alta montaña mediterránea, cuya principal diferencia con las montañas atlánticas consiste en la existencia de una fuerte sequía estival (Fig. 8.1). Por tanto, el enebro en el área mediterránea sufre una fuerte limitación en la regeneración natural, en comparación con las condiciones eurosiberianas, ya que las poblaciones Atlánticas pueden considerarse como representativas de las condiciones de la especie en el centro y el norte de Europa. También en este sentido, poblaciones estudiadas en Suecia, en claros de bosque boreal (localidad de Umeå) y en la zona del límite de la Taiga (localidad de Abisko), mostraron también estructuras de edades con altos porcentajes de plántulas y juveniles (Fig. 8.4). Por otra parte, diversos estudios en el norte de Europa y en poblaciones boreales muestran patrones similares (Falinski 1980, Rosén 1988, Austad y Hauge 1990, Marion y Houle 1996).

Figura 8.4. Distribución de tamaños de *J. communis* en poblaciones de Suecia, muestreadas en 1996 (Nydala y Umeå) y 1997 (Abisko). Se representa el porcentaje de individuos en distintos intervalos de diámetro basal (cm). N° plantas: Nydala 1=133, Nydala 2=107, Umeå=121, Abisko=112. Véase Tabla 3.1 en el Capítulo 3 para descripción de localidades.



Las limitaciones de regeneración natural de *J. communis* ante las condiciones impuestas por la montaña mediterránea son corroboradas por las fuertes diferencias entre los borreguiles y las zonas de ladera seca. Considerando las diferencias entre ambos hábitats, los borreguiles son el equivalente ecológico a islas de clima Atlántico dentro de un mar de ambiente Mediterráneo, ya que son los únicos puntos dentro del mosaico de la alta montaña mediterránea que mantienen un grado relativamente alto de humedad freática en verano. En consecuencia, los borreguiles reproducen, a escala local, la estructura de edades de las poblaciones del norte de la Península Ibérica. El análisis de la estructura de edades coincide con el análisis demográfico del Capítulo 7, evidenciando el papel de los borreguiles en la supervivencia de plántulas y, en este caso, también de juveniles. La importancia de los borreguiles en la demografía de *J. communis* se pone de manifiesto a lo largo de todo el proceso reproductivo de la planta, ya que además de permitir un mayor establecimiento de plántulas, contienen plantas

que producen proporcionalmente más semillas (Cap. 2) e interactúan más con los dispersantes (Cap. 4). En el ambiente de la alta montaña mediterránea, los borreguiles suponen “ventanas de regeneración” (Gross 1980, Kollmann 1995) del enebro, al representar la combinación de condiciones ambientales especialmente favorables para el reclutamiento.

Las poblaciones de enebro en el sureste español representan poblaciones marginales o en el borde del área de distribución de la especie, un factor que generalmente se asocia a dinámicas de regresión debidas al estrés climático (Pigott 1989, 1992, Silvertown y Lovett-Doust 1993, Eriksson 1996). En este sentido, la situación de *J. communis* en las montañas mediterráneas es similar a la de otras especies de enebros en el borde sur de su área de distribución, donde el declive poblacional está asociado a la sequía (Fisher 1997, y referencias allí). El hábitat de *J. communis* en Sierra Nevada, como el de *J. excelsa* en las montañas de Omán (Fisher y Gardner 1995, Gardner y Fisher 1996), consta de unos pocos sitios con suelos más húmedos y mayor regeneración poblacional, rodeados de una matriz más amplia de laderas secas con escasa regeneración.

DISCUSION GENERAL

Conectando ecología reproductiva y reclutamiento poblacional

Los estudios demográficos a corto plazo asumen que los factores que afectan a la regeneración natural no sufren fuertes variaciones a lo largo del tiempo, de forma que su influencia no varía conforme se desarrolla la población y sus efectos se trasladan a la población de adultos. Sin embargo, en las especies de ciclo largo pueden existir episodios esporádicos de regeneración, por lo que los factores de mortalidad identificados en los estudios a corto plazo pueden jugar un escaso papel en las dinámicas poblacionales de los adultos. Debido a esto, los pocos estudios que han comparado regeneración actual y distribución de edades de adultos encuentran escasas correlaciones entre ambos aspectos (e.g. Houle 1992, 1994, Zackrisson *et al.* 1995,

Hulme 1996). Sin embargo, en el caso de *J. communis* sí coinciden los patrones demográficos a escala reduccionista con las visiones holistas a escala espacial y temporal amplia. A lo largo de esta memoria se demuestra que limitaciones en la fase de semilla o de plántula tienen consecuencias finales en el patrón de demográfico de las poblaciones.

Las pérdidas de semillas de *J. communis*, debidas al aborto y la predación, sugieren que el reclutamiento está inicialmente limitado por el número de semillas viables. El aborto de semillas en *J. communis* es independiente de la disponibilidad local de polen y de recursos, de la edad de las plantas, de los balances compensatorios entre distintos componentes de la reproducción y de la presión de los predadores pre- y postdispersivos. Sin embargo, las poblaciones mediterráneas de enebro sufren el lastre de una alta tasa de aborto, asociada a la posición biogeográfica de dichas poblaciones. La predación de semillas, tanto predispersiva por *Megastigmus*, como postdispersiva por *Apodemus*, supone también una reducción del número de semillas sanas para el reclutamiento. Aunque la tasa de pérdida de semillas debida a la predación es relativamente baja, en comparación con la debida al aborto, ha de suponer un efecto limitante aditivo.

La limitación en número de semillas viables impuesta por aborto y predación podría ser compensada gracias a la producción masiva de frutos algunos años y al seguimiento de dicha producción que realizan los dispersantes. Por otra parte, aunque en los 6 años estudiados en la población de Campos de Otero la tasa de aborto siempre se mantuvo muy alta, no puede excluirse que se produzcan aumentos esporádicos de la tasa de cuajado de las semillas a lo largo de períodos más amplios (Hoofgard 1993, Houle y Fillion 1993, Despland y Houle 1997). Sin embargo, si el evento de mayor cuajado de semillas coincide con un año de baja producción de frutos, y por consiguiente con un año de baja dispersión, el efecto beneficioso del mayor cuajado puede resultar inocuo, en términos de cantidad de semillas sanas dispersadas.

La sequía estival, característica de los sistemas mediterráneos, disminuye considerablemente el número de micrositios adecuados para el establecimiento. Aunque

algunos años se pueda compensar la limitación en el número de semillas viables, estos años tendrían que ser especialmente húmedos en verano para conseguir que sobrevivieran las plántulas y que el aumento del número de semillas tuviera un efecto demográfico (ver también Zackrisson *et al.* 1995). El papel de la sequía estival como factor limitante se pone de manifiesto al comparar la estructura de edades de las poblaciones del norte y del sur de la Península Ibérica. Aunque los valores de cuajado de semillas del norte de España son ligeramente superiores a los de Andalucía, el porcentaje de semillas viables en las poblaciones Atlánticas es también muy bajo. Esto sugiere que las diferencias en el reclutamiento entre norte y sur de la Península Ibérica son debidas a la fuerte diferencia climática, más que a la pequeña diferencia en la tasa de cuajado de las semillas.

El escenario ecológico del ambiente mediterráneo impone dos restricciones fundamentales a *J. communis*: 1) la baja viabilidad de las semillas y 2) la mortalidad de plántulas debido a la sequía estival. Por lo tanto, el reclutamiento del enebro en la alta montaña mediterránea aparece limitado tanto por el número de semillas viables producidas por las plantas como por el número de micrositios adecuados para el establecimiento de las plántulas (Eriksson y Ehrlén 1992). La combinación de ambos factores determinan una baja y lenta tasa de incorporación de nuevos individuos en la población, dando como resultado una estructura de población envejecida.

De acuerdo con sus características demográficas, las poblaciones de *J. communis* en las montañas mediterráneas son un claro ejemplo de poblaciones con dinámica remanente, es decir, poblaciones locales que sobreviven durante largos períodos bajo condiciones ecológicas desfavorables para el reclutamiento (Eriksson 1996). Las poblaciones mediterráneas de enebro sobreviven gracias a la gran longevidad de los individuos, un elemento de inercia que compensa las pérdidas debidas a las condiciones ambientales desfavorables y que retrasa el posible proceso de extinción, incluso en una población en declive. Esta inercia mantendría las poblaciones a través del período desfavorable de regresión, impuesto por el clima Mediterráneo actual con períodos persistentes de sequía, entre dos fases favorables con regeneración

y procesos expansivos, presumiblemente durante los períodos glaciales. En este sentido, se asume que la flora actualmente existente en el norte de Europa se localizaba en el sur durante los períodos glaciales, desplazándose hacia el norte en los períodos interglaciales desde los refugios meridionales (Cox y Moore 1993). Bennett y colaboradores (1991) sugieren que las poblaciones de muchas especies leñosas se extinguieron en áreas boreales durante las fases glaciales, ya que no hay evidencias palinológicas de movimientos del norte hacia el sur. Por lo tanto, la supervivencia de especies leñosas como *J. communis* en la Europa Cuaternaria puede depender de estas poblaciones remanentes en las áreas circunmediterráneas, donde sobreviven tanto en los períodos glaciales como interglaciales.

Regeneración natural y conservación de los enebrales de la alta montaña mediterránea

Aunque *J. communis* es todavía una especie abundante en montañas mediterráneas como Sierra Nevada, esta especie muestra una baja capacidad para recuperarse tras las perturbaciones de origen antrópico en estas áreas (Zamora *et al.* 1996). Después de un incendio, el enebro es incapaz de rebrotar y la mayoría de sus semillas mueren, de forma que la única forma de recolonizar espacios abiertos tras el fuego es mediante semillas de plantas de las áreas circundantes no quemadas (ver también Diotte y Bergeron 1989). Sin embargo, considerando la escasa lluvia de semillas en las zonas abiertas (Cap. 7), las posibilidades de recolonización son bajas. Las perturbaciones asociadas a pistas de esquí y carriles en Sierra Nevada generan la misma situación, ya que destruyen la capa superficial del suelo y eliminan el banco de semillas y la materia orgánica. Por otra parte, los desmontes quitan los bloques de piedra que sirven de posaderos a las aves dispersantes y que, gracias al alto número de semillas que reciben (Cap. 7), pueden ejercer de focos de nucleación donde se inicie la recolonización (Livingston 1972, Debussche e Isenmann 1994, Verdú y García-Fayos 1996). Por otra parte, las posibilidades de supervivencia de las plántulas en estas zonas abiertas son casi nulas (Cap. 7). En consecuencia, la regeneración natural de las

áreas perturbadas por incendio o desmonte es prácticamente inexistente y el suelo desnudo es el rasgo dominante de ambos tipos de perturbación (Zamora *et al.* 1996).

En resumen, dada la dinámica remanente de las poblaciones y la baja resiliencia de la especie frente a las perturbaciones, el área de distribución de *J. communis* en las montañas mediterráneas del sur de España decrece al ritmo impuesto por los incendios y los desmontes. Por otra parte, el estrés ambiental impuesto por la sequía estival al reclutamiento dificultaría cualquier intento de repoblación de las poblaciones de enebro. Por lo tanto, el mantenimiento de los enebrales de montaña es un requisito indispensable para la conservación de *J. communis* en el ambiente mediterráneo actual.

CONCLUSIONES

Sobre la ecología predispersiva de *J. communis* en Sierra Nevada:

1. La producción de frutos y semillas viables de *J. communis* en Sierra Nevada está influenciada por la disponibilidad de recursos del hábitat de las plantas madre, es independiente de la edad de las plantas y sufre fuertes cambios interanuales. El enebro en Sierra Nevada muestra escasos indicios de balances compensatorios entre componentes cuantitativos (producción de frutos y semillas) y componentes cualitativos (viabilidad de las semillas) de la fecundidad, tanto a nivel individual como a nivel temporal.

2. La viabilidad de las semillas de *J. communis* en Sierra Nevada es siempre muy baja e independiente del hábitat y de la edad de las plantas madre. A pesar de la baja calidad de las semillas, los cambios interanuales en producción de frutos podrían compensar cuantitativamente la limitación que impone el aborto de las semillas para la regeneración.

3. Los cambios interanuales en la cosecha parecen debidos a cierta regulación endógena y/o climática y no suponen ventajas en cuanto a eficacia de polinización o saciedad del predador predispersivo. El ataque del predador de semillas *Megastigmus* covaría con la producción de frutos a nivel intrapoblacional y, especialmente, cuando se considera la población en su conjunto a lo largo de eventos reproductivos sucesivos, por lo que parece existir una dependencia del predador respecto a sus recursos.

Sobre la interacción entre el aborto de frutos y semillas y la predación predispersiva:

4. El aborto de los frutos y de las semillas de *J. communis* se solapan temporalmente con el desarrollo del predador dentro de los frutos y su máxima incidencia aparece después del ataque de *Megastigmus*. El aborto de semillas se produce a lo largo de todo el desarrollo del fruto. Los frutos atacados por *Megastigmus* son más grandes y poseen más semillas que los frutos no atacados. Este hecho parece debido a que los frutos con más semillas ofrecen una mayor probabilidad de encontrar alimento y menor probabilidad de muerte por efecto del aborto de las semillas, más que un criterio de selección por parte de los predadores.

6. El aborto de los frutos es, en parte, una respuesta de *Juniperus communis* y *Juniperus sabina* al ataque del predador predispersivo y conlleva la muerte de dicho predador. Por el contrario, el aborto de semillas no muestra ninguna relación causal con el ataque de *Megastigmus*. Aunque el aborto de las semillas puede provocar la muerte del predador, *Megastigmus* es capaz de finalizar su desarrollo en semillas no fecundadas y semillas abortadas.

7. A pesar de la coincidencia fenológica entre aborto y predación y el efecto potencial del aborto sobre la mortalidad del predador de semillas, las plantas no obtienen un beneficio en términos reproductivos a través del aborto, por lo que el sistema formado por *Megastigmus* y *Juniperus* spp. no corrobora la hipótesis del aborto como estrategia adaptativa de las plantas frente a los predadores.

Sobre la variación geográfica en la viabilidad de las semillas en *J. communis*:

8. La viabilidad de las semillas de *J. communis* muestra una marcada variación espacial a la escala geográfica de su área de distribución paleártica. La predación perdispersiva está más influenciada por factores a nivel poblacional que a una escala espacial superior. La variación espacial del número de semillas por fruto y de la tasa de aborto está más explicada por las diferencias entre regiones que por las variaciones locales. Las diferencias en la tasa de aborto entre poblaciones son mayores cuanto más alejadas entre sí están las poblaciones. El aborto de las semillas muestra una clara variación latitudinal dentro de su área de distribución, con valores altos en latitudes extremas y bajos en latitudes intermedias.

9. Las poblaciones de enebro de Andalucía sufren una tasa de aborto superior al resto de poblaciones estudiadas, que no se ve compensada por la variación en el número de semillas por fruto. Esta alta tasa de aborto se explicaría en términos biogeográficos, al ser poblaciones donde coincide la situación de aislamiento geográfico, respecto al área de distribución paleártica, y un fuerte estrés ambiental climático, característico de las áreas de montaña mediterránea. El enebro mantiene en estas zonas su límite de distribución geográfica, gracias a la gran longevidad de los individuos, pero queda fuera del límite operacional reproductivo que mantendría una regeneración poblacional activa.

Sobre la variación en las interacciones de *J. communis* con aves dispersantes y predadores de semillas:

10. El sistema de interacciones formado por *J. communis*, las aves dispersantes y los roedores predadores, muestra una fuerte variabilidad espacio-temporal en el marco regional de la alta montaña mediterránea de Andalucía. Esta variación afecta a las características de las plantas que pueden influir en las interacciones así como a la intensidad de dichas interacciones.

11. Dentro de las poblaciones, existen escasas relaciones entre las características individuales de las plantas y la intensidad de interacción con dispersantes o predadores. Sin embargo, la estructura del hábitat sí afecta a la intensidad de interacción, de forma que las plantas de los borreguiles obtienen una ventaja reproductiva al ser más visitadas por los dispersantes y menos por los predadores. La relación entre la abundancia de frutos y las interacciones emerge al considerar las poblaciones como unidades, de forma que dispersión y predación son directamente proporcionales al tamaño de cosecha promedio de la población.

12. A pesar de la alta predecibilidad taxonómica del sistema formado por *J. communis*, sus dispersantes y sus predadores de semillas, las posibilidades de ajuste evolutivo se ven limitadas por la alta variabilidad espacio-temporal, la falta de relaciones entre rasgos de la planta e intensidad de interacción y la influencia de factores extrínsecos.

Sobre la interacción entre *J. communis* y *Apodemus sylvaticus*:

13. *Apodemus sylvaticus* muestra un amplio generalismo trófico, consumiendo semillas de varias especies del matorral de alta montaña mediterránea, las distintas partes del fruto de *J. communis* y frutos de enebro en distintas fases de maduración. El ratón de campo afecta al éxito reproductivo del enebro disminuyendo el número de frutos dispersables para las aves frugívoras y el número de semillas antes y después de la dispersión.

14. Las semillas abortadas suponen una disminución de la eficacia de forrajeo para *A. sylvaticus*, ya que el ratón necesita una manipulación previa al consumo para distinguir las semillas llenas de las vacías. Sin embargo, este efecto no supone un beneficio para la planta, puesto que la predación sobre plantas individuales es independiente de la tasa de aborto de frutos y semillas de dichas plantas. Asimismo, la supervivencia de las semillas sanas tras la dispersión es independiente de la densidad y de la proporción de semillas sanas respecto a las abortadas en el acúmulo.

Sobre la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas de *J. communis* en Sierra Nevada:

15. *Turdus torquatus* y *T. viscivorus* son dispersantes de *J. communis* cuantitativamente eficaces, movilizand o gran parte de la cosecha anual de semillas producidas por las plantas. El patrón espacial de lluvia de semillas generado por las aves destaca por su constancia temporal y su heterogeneidad espacial, apareciendo la mayoría de las semillas dispersadas en las rocas que las aves utilizan de posaderos y en las plantas madre donde las aves se alimentan, y muy pocas semillas en zonas de suelo abierto.

16. La predación postdispersiva por roedores sobre las semillas de enebro es espacialmente heterogénea, concentrándose en los hábitats que ofrecen mayor refugio a los roedores (bajo las rocas y las plantas madre) y siendo escasa en zonas abiertas. A pesar de que la intensidad de predación es baja, los roedores provocan una redistribución espacial de la lluvia de semillas inicial.

17. Las semillas de *J. communis* sufren en Sierra Nevada un período de dormición mínimo de 18 meses. La tasa de germinación acumulada a lo largo de dos años es diferente entre microhábitats, sugiriendo que las semillas ven activada su germinación cuando la disponibilidad combinada de luz y agua es mayor.

18. El patrón de mortalidad de las plántulas de *J. communis* en Sierra Nevada está dominado por los factores abióticos (especialmente la sequía estival), es fuertemente variable entre microhábitats y muestra el efecto adicional de los ungulados herbívoros. Los borreguiles permiten un mayor establecimiento y supervivencia de las plántulas gracias al mantenimiento de un nivel alto y constante de humedad freática a lo largo del verano.

19. El análisis global del reclutamiento indica que la baja viabilidad de las semillas dispersadas y la mortalidad de las plántulas son los factores que más reducen la probabilidad final de establecimiento de plántulas en Sierra Nevada. Evaluando las diferencias en la lluvia de semilla, la cobertura de los distintos microhábitats y el balance de las distintas limitaciones reproductivas tras la dispersión, los borreguiles aparecen como el microhábitat más propicio para el reclutamiento de *J. communis* en Sierra Nevada.

20. El patrón espacial de dispersión generado por los frugívoros apenas se translada al reclutamiento de las plántulas, puesto que los factores abióticos producen un efecto de desacoplamiento espacial en la transición de la semilla a la plántula. Los dispersantes muestran una escasa capacidad para modelar cualitativamente el reclutamiento de *J. communis* en Sierra Nevada, pero su actividad es indispensable desde el punto de vista cuantitativo.

Sobre la estructura de edades de *J. communis* en la Península Ibérica:

21. La estructura de edades de *J. communis* muestra fuertes diferencias regionales en la Península Ibérica, al estar las poblaciones mediterráneas fuertemente envejecidas en comparación con las poblaciones atlánticas, ricas en individuos juveniles. Una diferencia similar en la estructura de edades aparece entre hábitats con distinta disponibilidad de agua en Sierra Nevada. Estas diferencias evidencian el papel limitador de la sequía estival mediterránea en la regeneración del enebro, y corroboran las conclusiones obtenidas a partir del análisis de establecimiento de plántulas.

Conclusiones generales:

22. El escenario ecológico de la alta montaña mediterránea impone dos restricciones fundamentales al reclutamiento del enebro: una limitación en el número de semillas viables producidas por las plantas, debida al efecto del aborto y la predación de las semillas, y una limitación en el número de micrositios adecuados para el establecimiento de las plántulas, debido a los factores abióticos como la sequía estival. La combinación de ambos factores determinan una baja y lenta tasa de incorporación de nuevos individuos en la población, dando como resultado una

dinámica de tipo remanente, donde las poblaciones perduran gracias a la gran longevidad de los individuos.

23. La dinámica remanente de las poblaciones y la baja resiliencia del enebro frente a las perturbaciones de origen antrópico hacen que el mantenimiento de los enebrales de montaña sea un requisito indispensable para la conservación de *J. communis* en el ambiente mediterráneo actual.

BIBLIOGRAFIA

- Ågren, J. 1988. Between-year variation in flowering and fruit set in frost-prone and frost-sheltered populations of dioecious *Rubus chamaemorus*. *Oecologia* 76: 175-183.
- Ågren, J. y M.F. Willson 1992. Determinants of seed production in *Geranium maculatum*. *Oecologia* 92: 177-182.
- Alcántara, J.M. 1998. Dinámica de regeneración natural en el acebuche (*Olea europaea* var. *sylvestris*). Influencia de factores bióticos, abióticos y de fenotipo. Tesis Doctoral. Universidad de Jaén.
- Alcántara, J.M., P.J. Rey, F. Valera, A.M. Sánchez-Lafuente y J.E. Gutiérrez 1997. Habitat alteration and plant intra-specific competition for seed dispersers. An example with *Olea europaea* var. *sylvestris*. *Oikos* 79: 291-300.
- Allen, R.B. y K.H. Platt 1990. Annual seed fall variation in *Nothofagus solandri* (Fagaceae), Canterbury, New Zealand. *Oikos* 57: 199-206.
- Allison, T.D. 1990. Pollen production and plant density affect pollination and seed production in *Taxus canadensis*. *Ecology* 71: 516-522.
- Andersen, A.N. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52: 337-340.
- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310-315.
- Andrzejczyk, T. y B. Brzeziecki 1995. The structure and dynamics of old-growth *Pinus sylvestris* (L.) stands in the Wigry National Park, north-eastern Poland. *Vegetatio* 117: 81-94.
- Arista, M. 1993. Germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. *Acta Bot. Malacitana* 18: 173-177.
- Arista, M. 1994. Supervivencia de las plántulas de *Abies pinsapo* Boiss. en su hábitat natural. *Anales Jard. Bot. Madrid* 51: 193-198.
- Austad, I. y L. Hauge 1990. Juniper fields in Sogn, western Norway - a man-made vegetation type. *Nordic. J. Bot.* 9: 665-683.
- Ayres, M.P. y D.L. Thomas 1990. Alternative formulations of the mixed-model ANOVA applied to quantitative genetics. *Evolution* 44: 221-226.
- Barton, A.M. 1993. Factors controlling plant distributions: drought, competition and fire in montane pines in Arizona. *Ecol. Monogr.* 63: 367-397.
- Barton, A.M. y J.A. Teeri 1993. The ecology of elevational positions in plants: drought resistance in five montane pine species in southeastern Arizona. *Am. J. Bot.* 80: 15-25.
- Bennett, K.D., P.C. Tzedakis y K.J. Willis 1991. Quaternary refugia of north European trees. *J. Biogeogr.* 18: 103-115.
- Boe, A., B. McDaniel y K. Robbins 1988. Patterns of American licorice seed predation by *Acanthoscelides aureolus* Horn (Coleoptera: Bruchidae) in South Dakota. *J. Range Manage.* 41: 342-345.
- Boman, J.S. y B.B. Casper 1995. Differential postdispersal seed predation in disturbed and intact temperate forest. *Am. Midl. Nat.* 134: 107-116.

- Borowicz, V.A. 1988. Do vertebrates reject decaying fruit? An experimental test with *Cornus amomum* fruits. *Oikos* 53: 74-78.
- Brody, A.K. y N.M. Waser 1995. Oviposition patterns and larval success of a pre-dispersal seed predator attacking two confamilial host plants. *Oikos* 74: 447-452.
- Bronstein, J.L. y K. Hoffmann 1987. Spatial and temporal variation in frugivory at a Neotropical fig, *Ficus pertusa*. *Oikos* 49: 261-268.
- Bulchholz, R. y D.J. Levey 1990. The evolutionary triad of microbes, fruits, and seed dispersers: an experiment in fruit choice by cedar waxwings, *Bombycilla cedrorum*. *Oikos* 59: 200-204.
- Burd, M. 1994. Bateman's principle and plant reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.* 60: 83-139.
- Burger, A.E. 1987. Fruiting and frugivory of *Cornus canadensis* in boreal forest in Newfoundland. *Oikos* 49: 3-10.
- Bustamante, R.O., A. Walkowiak, C.A. Henríquez e I. Serey 1996. Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 357-363.
- Candau, J.N., G. Roux, M. Jarry y A. Roques 1994. Dynamics of invasion of Douglas-fir seed orchards by non-resident seed chalcids in western Europe. En: Hain, F.P., S.M. Salom, W.F. Ravlin, T.L. Payne y K.F. Raffa (eds.), Behavior, population dynamics and control of forest insects, Proceedings of a Joint IUFRO Working Party Conference, Maui, Hawaii, February 6-11, 1994.
- Cardina, J., H.M. Norquay, B.R. Stinner y D.A. McCartney 1996. Postdispersal predation of velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) seeds. *Weed Science* 44: 534-539.
- Casper, B.B. 1984. On the evolution of embryo abortion in the herbaceous perennial *Cryptantha flava*. *Evolution* 38: 1337-1349.
- Casper, B.B. 1988. Post-dispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. *Oikos* 52: 27-30.
- Casper, B.B. y D. Wiens 1981. Field rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* 62: 866-869.
- Casper, B.B. y R.A. Niesenbaum 1993. Pollen versus resource limitation of seed production: A reconsideration. *Current Science* 65: 210-214.
- Castro-Parga, I., J.C. Moreno-Sáinz, C.J. Humphries y P.H. Williams 1996. Strengthening the natural and national park system of Iberia to conserve vascular plants. *Bot. J. Linn. Soc.* 121: 189-206.
- Castroviejo, S., M. Laínz, G. López, P. Monserrat, F. Muñoz, J. Paiva y L. Villar 1986. Flora Iberica, Vol. I: Lycopodiaceae-Papaveraceae. Real Jardín Botánico, Servicio de Publicaciones del C.S.I.C., Madrid. 575 pp.
- Clifton, S.J., L.K. Ward y D.S. Ranner 1997. The status of juniper *Juniperus communis* L. in north-east England. *Biol. Conserv.* 79: 67-77.
- Courtney, S.P. y M.I. Manzur 1985. Fruiting and fitness in *Crataegus monogyna*: the effects of frugivores and seed predators. *Oikos* 44: 398-406.

- Cowling, R.M., P.W. Rundel, B.B. Lamont, M.K. Arroyo, y M. Arianoutsou 1996. Plant diversity in mediterranean-climate regions. *TREE* 11: 362-366.
- Cox, C.B. y P.D. Moore 1993. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. 5ª edición, Blackwell Scientific Publications, Londres. 326 pp.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, C.A.B. International, London, pp: 157-191.
- Crawley, M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. En Crawley, M.J.: *Plant Ecology*, 2ª edición. Blackwell Scientific Publ., Oxford, pp. 401-474.
- Chambers, J.C., J.A. MacMahon y R.W. Brown 1990. Alpine seedling establishment: the influence of disturbance type. *Ecology* 71: 1323-1341.
- Chapin, F.S. III 1981. Field measurements of growth and phosphate absorption in *Carex aquatilis* along a latitudinal gradient. *Arct. Alp. Res.* 13: 83-94.
- Chapin, F.S. III y Chapin, M.C. 1981. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. *Ecology* 62: 1000-1009.
- Charlesworth, D. 1989a. Why do plants produce so many more ovules than seeds? *Nature* 338: 21-22.
- Charlesworth, D. 1989b. Evolution of low female fertility in plants: Pollen limitation, resource allocation and genetic load. *TREE* 4: 289-292.
- Chávez-Ramírez, F. y R.D. Slack 1996. Winter phenology and frugivory of American robins and cedar waxwings on the Edwards Plateau of central Texas. *Texas J. Sci.* 48: 129-136.
- Christensen, K.M. y T.G. Whitham 1991. Indirect herbivore mediation of avian seed dispersal in pinyon pine. *Ecology* 72: 534-542.
- Davidar, P. y E.S. Morton 1986. The relationship between fruit crop sizes and fruit removal rates by birds. *Ecology* 67: 262-265.
- Debussche, M. y P. Isenmann 1992. A Mediterranean bird disperser assemblage: composition and phenology in relation to fruit availability. *Rev. Ecol.* 47: 411-432.
- Debussche, M. y P. Isenmann 1994. Bird-dispersed seed rain and seedling establishment in patchy Mediterranean vegetation. *Oikos* 69: 414-426.
- Despland, E. y G. Houle 1997. Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America. *Am. J. Bot.* 84: 928-937.
- Denslow, J.S. y T.C. Moermond 1982. The effect of fruit accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. *Oecologia* 54: 170-176.
- De Steven, D. 1981. Abundance and survival of a seed-infesting weevil, *Pseudanthonomus hamamelidis* (Coleoptera: Curculionidae), on its variable-fruiting host plant, witch-hazel. *Ecol. Entomol.* 6: 387-396.
- De Steven, D. 1982. Seed production and seed mortality in a temperate forest shrub (witch-hazel, *Hamamelis virginiana*). *J. Ecol.* 70: 437-443.

- De Steven, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72: 1076-1088.
- Díaz, M., E. González, R. Muñoz-Pulido y M.A. Naveso 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography* 15: 77-85.
- Diotte, M. e Y. Bergeron 1989. Fire and distribution of *Juniperus communis* L. in the boreal forest of Quebec, Canada. *J. Biogeogr.* 16: 91-96.
- Edwards, P.J. 1989. Insect herbivory and plant defence theory. En Grubb, P.J. y J.B. Whittaker (eds.): *Toward a more exact ecology*. Blackell Scientific Publ., Oxford, pp. 275-298.
- Ellison, R.L. y J.N. Thompson 1987. Variation in seed and seedling size: the effects of seed herbivores on *Lomatium grayi* (Umbelliferae). *Oikos* 49: 269-280.
- Ellstrand, N.C. y D.R. Elam 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 217-242.
- Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 336 pp.
- Englund, R. 1993. Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos* 67: 503-510.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Eriksson, O. 1995. Asynchronous flowering reduces seed predation in the perennial forest herb *Actaea spicata*. *Acta Oecologica* 16: 195-203.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- Eriksson, O. y J. Ehrlén 1992. Seed and microsite limitation in plant populations. *Oecologia* 91: 360-364.
- Ernst, W.H.O., D.J. Tolsma y J.E. Decelle 1989. Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos* 54: 294-300.
- Evans, E.W., C.C. Smith y P.P. Gendron 1989. Timing of reproduction in a prairie legume: seasonal impacts of insects consuming flowers and seeds. *Oecologia* 78: 220-230.
- Falinski, J.B. 1980. Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer dioecious woody species. *Vegetatio* 43: 23-38.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. London. 151 pp.
- Fernandes, G.W. y T.G. Whitham 1989. Selective fruit abscission by *Juniperus monosperma* as an induced defense against predators. *Am. Mid. Nat.* 121: 389-392.
- Fernández-Calvo, I.C. 1997. Dispersión de semillas y establecimiento de plántulas en *Ilex aquifolium*. Seminario de Investigación. Universidad de Oviedo.
- Fisher, M. 1997. Decline in the juniper woodlands of Raydah Reserve in southwestern Saudi Arabia: a response to climate changes?. *Glob. Ecol. Biogeogr. Let.* 6: 379-386.

- Fisher, M. y A.S. Gardner 1995. The status and ecology of *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* from the northern mountains of Oman. *Vegetatio* 119: 33-51.
- Fleming, T.H. 1991. Fruiting Plant-Frugivore Mutualism: The Evolutionary Theater and the Ecological Play. En Price, P.W., T.H. Lewinson, G.W. Fernandes y W.W. Benson (eds.): *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*, John Wiley & Sons Inc, New York, pp: 119-144.
- Font, I. 1983. Atlas climático de España. Instituto Nacional de Meteorología, Cartografía Española S.A., Madrid.
- Forget, P.-M., E. Munoz y E.G. Leigh, Jr. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26: 420-426.
- Foster, M.S. 1990. Factors influencing bird foraging preferences among conespecific fruit trees. *The Condor* 92: 844-854.
- Fuentes, M. 1990. Relación entre pájaros y frutos en un matorral del norte de España: variación estacional y diferencias con otras áreas geográficas. *Ardeola* 37: 53-66.
- Fuentes, M. 1992. Relaciones entre pájaros y frutos en espinales del noroeste de España. Tesis doctoral. Univ. de Santiago de Compostela, Santiago de Compostela.
- Fuentes, M. 1994. Diets of fruit-eating birds: what are the causes of interspecific differences? *Oecologia* 97: 134-142.
- Fuentes, M. 1995. How specialized are fruit-bird interactions? Overlap of frugivore assemblages within and between plant species. *Oikos* 74: 324-330.
- Fuentes, M y E.W. Schupp 1998. Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. *Evol. Ecol.* 12: 000-000.
- García, D. 1997. Efecto de las plagas del fruto en la interacción mutualista entre plantas y aves dispersantes: El caso del enebro *Juniperus communis* en Sierra Nevada. Tesis de Licenciatura, Univ. de Granada, Granada.
- García, D., J.M. Gómez, J.A. Hódar y R. Zamora 1996. Ecología reproductiva del enebro *Juniperus communis* L. en Sierra Nevada: factores que determinan la regeneración natural de las poblaciones. En Chacón, J. y J.L. Rosúa (eds.): 1ª Conf. Int. Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible, Univ. Granada, Granada, vol II: 441-453.
- García, D., R. Zamora, J.A. Hódar y J.M. Gómez 1998. Age structure of *Juniperus communis* L. in the Iberian peninsula: Conservation of remnant populations in Mediterranean mountains. *Biol. Cons.* 0: 000-000.
- García, D., R. Zamora, J.M. Gómez y J.A. Hódar en prensa. Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos*.
- Gardner, A.S. y M. Fisher 1996. The distribution and status of the montane juniper woodlands of Oman. *J. Biogeogr.* 23: 791-804.
- Gatsuk, E., O.V. Smirnova, L.I. Vorontzova, L.B. Zaugolnova y L.A. Zhukova 1980. Age-stages of plants of various growth forms: a review. *J. Ecol.* 68: 675-696.
- Gilbert, O.L. 1980. Juniper in upper Teesdale. *J. Ecol.* 68: 1013-1024.
- Gill, D.S. y P.L. Marks 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecol. Monogr.* 61: 183-205.

- Gómez, J.M. y R. Zamora 1994. Top-down effects in a tritrophic system; parasitoids enhance plant fitness. *Ecology* 75: 1023-1030.
- Gómez, J.M. y D. García 1997. Interactions between a high-mountain shrub, *Genista versicolor* (Fabaceae), and its seed predators. *Écoscience* 4: 48-56.
- Gómez-Sal, A., J. Alvarez, M.A. Muñoz-Yanguas, y S. Rebollo 1993. Patterns of change in the agrarian landscape in an area of the Cantabrian Mountains (Spain) assesments by transition probabilities. En Bunce, R.G.H, L. Ryzkowski y M.G. Paoletti (eds.): *Landscape ecology and agroecosistemas*. Lewis Publishers, Boca Ratón, pp. 141-152.
- Greuter, W. 1994. Extinctions in Mediterranean areas. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 334: 41-46.
- Gross, K.L. 1980. Colonization by *Verbascum thapsus* (mullein) of an old-field in Michigan: Experiments on the effects of vegetation. *J. Ecol.* 68: 919-927.
- Gryj, E.O. y C.A. Domínguez 1996. Fruit removal and postdispersal survivorship in the tropical dry forest shrub *Erythroxylum havanense*: ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 108: 368-374
- Gutián, J. 1987. *Hedera helix* y los pájaros dispersantes de sus semillas: tiempo de estancia en la planta y eficacia de movilización. *Ardeola* 34: 25-35.
- Gutián, J., M. Fuentes, T. Bermejo y B. López 1992. Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos* 63: 125-130.
- Gutián, J., I. Munilla, P. Gutián y B. López 1994. Frugivory and seed dispersal by redwings *Turdus iliacus* in southwest Iceland. *Ecography* 17: 314-320.
- Harper, J.L. 1994. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Harper, J.L. y H.L. Wallace 1987. Abortion and the costs of fecundity in *Epilobium montanum* L. *Oecologia* 74: 31-38.
- Hansson, L. 1985. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. *Symp. zool. Soc. Lond.* 55: 141-168.
- Heithaus, E.R., E. Stashko y P.K. Anderson 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by *Bauhinia unguolata*, a neotropical legume. *Ecology* 63: 1294-1302.
- Herrera, C.M. 1984a. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: Combined effects of hawthorn, birds, mice and browsing ungulates.
- Herrera, C.M. 1984b. Selective pressures on fruit seediness: differential predation of fly larvae on the fruits of *Berberis hispanica*. *Oikos* 42: 166-176.
- Herrera, C.M. 1984c. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54: 1-23.
- Herrera, C.M. 1985a. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos* 44: 203-210.
- Herrera, C.M. 1985b. Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. En Cody, M.L. (ed.): *habitat selection in birds*. pp: 341-365. Academic Press, New York.

- Herrera, C.M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why they don't behave the way they should. En Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.): Frugivores and seed dispersal. pp: 5-18. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Herrera, C.M. 1988a. Variaciones anuales en las poblaciones de pájaros frugívoros y su relación con la abundancia de frutos. *Ardeola* 35: 135-142.
- Herrera, C.M. 1988b. The fruiting ecology of *Osyris quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology* 69: 233-249.
- Herrera, C.M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Herrera, C.M. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140: 421-446.
- Herrera, C.M. 1995. Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 705-727.
- Herrera, C.M., P. Jordano, L. López-Soria y J.A. Amat 1994. Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecol. Monogr.* 64: 315-344.
- Hódar, J.A., J. Castro, J.M. Gómez, D. García y R. Zamora 1998 (en prensa). Effects of herbivory on growth and survival of seedlings and saplings of *Pinus sylvestris nevadensis* in SE Spain. Proceedings of the International Workshop on Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems, Thessaloniki, Greece.
- Hofgaard, A. 1993. Seed rain quantity and quality, 1984-1992, in a high altitude old-growth spruce forest, northern Sweden. *New Phytol.* 125: 635-640.
- Hoffmann, L.A., E.F. Redente y L.C. McEwen 1995. Effects of selective seed predation on shortgrass establishment. *Ecol. Appl.* 5: 200-208.
- Holthuijzen, A.M.A. y T.L. Sharik 1984. Seed longevity and mechanisms of regeneration of eastern red cedar (*Juniperus virginiana* L.). *Bull. Torrey Bot. Club* 111: 153-158.
- Holthuijzen, A.M.A. y T.L. Sharik 1985a. The avian seed dispersal system of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*). *Can. J. Bot.* 63: 1508-1515.
- Holthuijzen, A.M.A. y T.L. Sharik 1985b. Colonization of abandoned pastures by eastern red cedar (*Juniperus virginiana* L.). *Can. J. For. Res.* 15: 1065-1068.
- Holthuijzen, A.M.A. y T.L. Sharik 1985c. The red cedar (*Juniperus virginiana* L.) seed shadow along a fence line. *Am. Mid. Nat.* 113: 200-202.
- Holthuijzen, A.M.A., T.L. Sharik y J.D. Fraser 1987. Dispersal of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*) into pastures: an overview. *Can. J. Bot.* 65: 1092-1095.
- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *J. Ecol.* 80: 99-108.
- Houle, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species - *Acer rubrum*, *A. saccharum*, *Betula alleghanensis* and *Fagus grandifolia*. *J. Ecol.* 82: 39-53.

- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Houle, G. 1998. Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: spatial inconsistency in time. *Ecology* 79: 807-818.
- Houle, G. y P. Babeux 1994. Variation in rooting ability of cuttings and in seed characteristics of five populations of *Juniperus communis* var. *depressa* from subarctic Quebec. *Can. J. Bot.* 72: 493-498.
- Houle, G. y L. Fillion 1993. Interannual variations in the seed production of *Pinus banksiana* at the limit of the species distribution in northern Québec, Canada. *Am. J. Bot.* 80: 1242-1250.
- Howe, H.F. 1984. Constraints on the evolution of mutualisms. *Am. Nat.* 123: 764-777.
- Howe, H.F. y G.F. Estabrook 1977. On intraspecific competition for dispersers in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 817-832.
- Howe, H.F. y J. Smallwood 1982. Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228.
- Hulbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187-211.
- Hulme, P.E. 1993. Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symp. zool. Soc. Lond.* 65: 269-287.
- Hulme, P.E. 1994a. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *J. Ecol.* 82: 645-652.
- Hulme, P.E. 1994b. Seedling herbivory in grassland: relative impact of vertebrate and invertebrate herbivores. *J. Ecol.* 82: 873-880.
- Hulme, P.E. 1996. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *J. Ecol.* 84: 853-861.
- Hulme, P.E. 1997. Postdispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.
- Hutchings, M.J. 1986. The structure of plant populations. En Crawley, M.J.: *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publ., Oxford, pp. 97-136.
- Izhaki, I., P.B. Walton y U.N. Safriel 1991. Seed shadows generated by frugivorous bird in an eastern mediterranean scrub. *J. Ecol.* 79: 575-590.
- Janzen, D.H. 1971a. Seed predation by animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1971b. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predators in time and space. *Ecology* 52: 964-979.
- Janzen, D.H. 1975. Intra and interhabitat variations in *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae) seed predation by *Amblycerus cistelinus* (Bruchidae) in Costa Rica. *Ecology* 56: 1009-1013.
- Janzen, D.H. 1977. Why fruit rot, seeds mold, and meat spoils. *Am. Nat.* 111: 691-713
- Janzen, D.H. 1985. On ecological fitting. *Oikos* 45: 308-310.

- Jarry, M., J.-N. Candau, A. Roques y B. Ycart 1997. Impact of emigrating seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus* Wachtl (Hymenoptera: Torymidae), on seed production in a Douglas-fir seed orchard in France and modelling of orchard invasion. *Can. Entomol.* 129: 7-19.
- Jennings, T.J. 1976. Seed detection by the wood mouse *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 27: 174-177.
- Jensen, T.S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus sylvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. *Oikos* 44: 149-156.
- Jensen, S.P. 1993. Temporal changes in food preferences of wood mice (*Apodemus sylvaticus* L.). *Oecologia* 94: 76-82.
- Johnsen, T.N.Jr. 1962. One-seed juniper invasion of northern Arizona grasslands. *Ecol. Monogr.* 32: 187-207.
- Jordan, A.M. 1962. *Coleophora alticolella* Zell. (Lepidoptera) and its food-plant *Juncus squarrosus* L. in the northern Pennines. *J. Anim. Ecol.* 31: 293-304.
- Jordano, P. 1987a. Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Jordano, P. 1987b. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia* spp. *Ibis* 129: 175-189.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55: 375-386.
- Jordano, P. 1990. Utilización de los frutos de *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae) por el verderón común (*Carduelis chloris*). En Arias de Reina, L., P. Recuerda y T. Redondo (eds.): *Principios en Etología, Actas del I Congreso Nacional de Etología*, pp: 145-153. Publicaciones del Monte de Piedad y Caja de Ahorros de Córdoba.
- Jordano, P. 1992. Fruits and Frugivory. En Fenner, M. (ed.): *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. pp: 105-156. C.A.B. International, London.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. En Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. *Vegetatio* 107/108: 85-104.
- Jordano, P. 1995a. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71: 479-491.
- Jordano, P. 1995b. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* 145: 163-191.
- Jordano, P. y C.M. Herrera 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* 2: 230-237.
- Kallio, P., U. Laine e Y. Mäkinen 1971. Flora of Inari Lapland, 2. Rep. Kevo Subartic Res. Stat. 8: 92-100.
- Kärkkäinen, K., V. Koski y O. Savolainen 1996. Geographical variation in the inbreeding depression of Scots pine. *Evolution* 50: 111-119.

- Karssen, C.M. y H.W.M. Hilhorst 1992. Effect of chemical environment on seed germination. En Fenner, M. (ed.): Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. pp: 327-348. C.A.B. International, London.
- Katusic-Malmborg, P. y M.F. Willson 1988. Foraging ecology of avian frugivores and some consequences for seed dispersal in an Illinois woodlot. *The Condor* 90: 173-186.
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *TREE* 9: 465-470.
- Kelly, D., M.J. McKone, K.J. Batchelor y J.R. Spence 1992. Mast seeding of *Chionochloa* (Poaceae) and pre-dispersal seed predation by a specialist fly (*Diplotoxa*, Diptera: Chloropidae). *N. Z. J. Bot.* 30: 125-133.
- Kelly, D. y J.J. Sullivan 1997. Quantifying the benefits of mast seeding on predator satiation and wind pollination in *Chionochloa pallens* (Poaceae). *Oikos* 78: 143-150.
- Kelrick, M.I., J.A. MacMahon, R.R. Parmenter y D.V. Sisson 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- Kerley, G.I.H. y T. Erasmus 1991. What do mice select for in seeds? *Oecologia* 86: 261-267.
- Knight, R.S. 1987. Coping with seed parasitism: a possible response by *Protasparagus aethiopicus*. *Oikos* 48: 15-22.
- Koechlin, B., S. Rambal y M. Debussche 1986. Rôle des arbres pionniers sur la teneur en eau du sol en surface de friches de la région méditerranéenne. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 7: 177-190.
- Kollmann, J. 1995. Regeneration window for fleshy-fruited plants during scrub development on abandoned grassland. *Écoscience* 2: 213-222.
- Kollmann, J. y M. Pirl 1995. Spatial pattern of seed rain of fleshy-fruited plants in a scrubland-grassland transition. *Acta Oecologica* 16: 313-329.
- Kollmann, J. y S.A. Reiner 1996. Light demands of shrub seedlings and their establishment within scrublands. *Flora* 191: 191-200.
- Kollmann, J. y H.-P. Schill 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193-205.
- Kollmann, J. y B. Schneider 1997. Effects of landscape structure on seed dispersal of fleshy-fruited species along forest edges. *Bull. Geobot. Inst. ETH* 63: 77-86.
- Kosztarab, M. y F. Kozar 1989. Scale insects of central Europe. *Academiai Kiadó, Budapest*.
- Krüsi, B.O. y M. Debussche 1988. The fate of flowers and fruits of *Cornus sanguinea* L. in three contrasting Mediterranean habitats. *Oecologia* 74: 592-599.
- Lacey, E.P. 1988. Latitudinal variation in reproductive timing of a short-lived monocarpic species, *Dacus carota*. *J. Ecol.* 74: 73-86.
- Lalonde, R.G. y B.D. Roitberg 1989. Resource limitation and offspring size and number trade-offs in *Cirsium arvense* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 76: 1107-1113.

- Lalonde, R.G. y B.D. Roitberg 1992a. Host selection behaviour of a thistle-feeding fly: choices and consequences. *Oecologia* 90: 534-539.
- Lalonde, R.G. y B.D. Roitberg 1992b. Field studies of seed predation in an introduced weedy thistle. *Oikos* 65: 363-370.
- Lalonde, R.G. y B.D. Roitberg 1994. Pollen availability, seed production and seed predator clutch size in a tephritid-thistle system. *Evol. Ecol.* 8: 188-195.
- Lande, R. 1994. Risk of population extinction from fixation of new deleterious mutations. *Evolution* 48: 1460-1469.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Cons. Biol.* 9: 782-791.
- Larson, D.L. 1996. Seed dispersal by specialist versus generalist foragers: the plant's perspective. *Oikos* 76: 113-120.
- Laska, M.S. y E.W. Stiles 1994. Effects of fruit crop size on intensity of fruit removal in *Viburnum prunifolium* (Caprifoliaceae). *Oikos* 69: 199-202.
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. En: Lovett Doust, J. y L. Lovett Doust (eds.), *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford Univ. Press, New York, pp: 179-202.
- Lee, T.D. y F.A. Bazzaz 1986. Maternal regulation of fecundity: non random ovule abortion in *Cassia fasciculata*. *Oecologia* 68: 459-465.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- Levey, D.J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecol. Monogr.* 58: 251-269.
- Levey, D.J., T.C. Moermond y J.S. Denslow 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruits on preference patterns. *Ecology* 65: 844-850.
- Levin, D.A. 1984. Inbreeding depression and proximity-dependent crossing success in *Phlox drummondii*. *Evolution* 38: 116-127.
- Livingston, R.B. 1972. Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *J. virginiana* in New England pastures. *Ecology* 53: 1141-1147.
- Li, B., J.-I. Suzuki y T. Hara 1998. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia* 115: 293-301.
- Lonsdale, W.M. y D.G. Abrecht 1989. Seedling mortality in *Mimosa pigra*, an invasive tropical shrub. *J. Ecol.* 77: 371-385.
- Louda, S.M. 1982. Distribution ecology: variation in plant recruitment over a gradient in relation to insect seed predation. *Ecol. Monogr.* 52: 25-41.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. En Leck, M.A., V.T. Parker y R.L. Simpson (eds.): *Ecology of soil seed banks*. pp: 25-52. Academic Press, Inc., San Diego.
- Louda, S.M. y M.A. Potvin 1995. Effects of inflorescence-feeding insects on the demography and lifetime fitness of a native plant. *Ecology* 76: 229-245.

- Manzur, M.I. y S.P. Courtney 1984. Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. *Oikos* 43: 265-270.
- Marion, C. y G. Houle 1996. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* var. *depressa* (Cupressaceae). *Am. J. Bot.* 83: 480-488.
- Masaki, T., Y. Kominami y T. Nakashizuka 1994. Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest. *Ecology* 75: 1903-1910.
- Matthies, D. 1990. Plasticity of reproductive components at different stages of development in the annual plant *Thlaspi arvense* L. *Oecologia* 83: 105-116.
- McPherson, J.M. 1987. A field study of winter fruit preferences of cedar waxwings. *The Condor* 89: 293-306.
- McPherson, G.R. y H.A. Wright 1990. Establishment of *Juniperus pinchotii* in western Texas: environmental effects. *J. Arid. Environm.* 19: 283-287.
- Meagher, G.S. 1943. Reaction of pinon and juniper seedlings to artificial shade and supplementary watering. *J. Forestry* 41: 480-482.
- Miller, R.F. y J.A. Rose 1995. Historic expansion of *Juniperus occidentalis* (western juniper) in southeastern Oregon. *Great Basin Nat.* 55: 37-45.
- Milton, S.J. 1995. Spatial and temporal patterns in the emergence and survival of seedlings in arid Karoo shrubland. *J. Appl. Ecol.* 32: 145-156.
- Mittelbach, G.G. y K.L. Gross 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- Moegenburg, S.M. 1996. *Sabal palmetto* seed size: causes of variation, choices of predators, and consequences for seedlings. *Oecologia* 106: 539-543.
- Molero, J., F. Pérez y F. Valle 1992. Parque Natural de Sierra Nevada. Ed. Rueda, Madrid. 520 pp.
- Montgomery, W.I. y J. Gurnell 1985. The behaviour of *Apodemus*. *Symp. zool. Soc. Lond.* 55: 89-115.
- Moore, L.A. y M.F. Willson 1982. The effect of microhabitat, spatial distribution, and display size on dispersal of *Lindera* by avian frugivores. *Can. J. Bot.* 60: 557-560.
- Myster, R.W. y S.T.A. Pickett 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Nalepa, C.A. 1989. Distribution of the rose seed chalcid *Megastigmus aculeatus* var. *nigroflavus* Hoffmeyer (Hymenoptera: Torymidae) in North Carolina. *J. Entomol. Sci.* 24: 413-416.
- Nalepa, C.A. y E.E. Grissell 1993. Host seed size and adult size, emergence, and morphology of *Megastigmus aculeatus nigroflavus* (Hymenoptera: Torymidae). *Environ. Entomol.* 22: 1313-1317.
- Nilsson, S.G. 1985. Ecological and evolutionary interactions between reproduction of beech *Fagus sylvatica* and seed eating animals. *Oikos* 44: 157-164.

- Nilsson, S.G. y U. Wästljung 1987. Seed predation and cross-pollination in mast-seeding beech (*Fagus silvatica*) patches. *Ecology* 68: 260-265.
- Nilsson, M.-C. y O. Zackrisson 1992. Inhibition of Scots Pine seedling establishment by *Empetrum hermaphroditum*. *Journal of Chemical Ecology* 18: 1857-1870.
- Obeso, J.R. 1996. Producción de frutos y semillas en *Ilex aquifolium* L. (Aquifoliaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 54: 533-539.
- Ogden, J. 1985. Past, present and future: studies on the populations dynamics of some long-lived species. En White, J. (ed.): *Studies on Plant Demography. A Festschrift for John L. Harper*, pp: 3-16. Academic Press, New York
- Ostfeld, R.S., R.H. Manson y C.D. Canham 1997. Effects of rodents on tree invasion of old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Osunkoya, O.O. 1994. Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: Effects of forest, habitat and species. *Aust. J. Ecol.* 19: 52-64.
- Owens, J.N., S.J. Simpson y M. Molder 1981. Sexual reproduction of *Pinus contorta* I. Pollen development, the pollination mechanism, and early ovule development. *Can. J. Bot.* 59: 1828-1843.
- Owens, J.N., S.J. Simpson y M. Molder 1982. Sexual reproduction of *Pinus contorta* II. Postdormancy ovule, embryo, and seed development. *Can. J. Bot.* 60: 2071-2083.
- Owens, J.N., Colangeli, A.M. y S.J. Morris 1991. Factors affecting seed set in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can. J. Bot.* 69: 229-238.
- Owens, M.K. y T.G. Shliesing 1995. Invasive potential of ashe juniper after mechanical disturbance. *J. Range Manage.* 48: 503-507.
- Owens, M.K., R.B. Wallace y S.R. Archer 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos* 74: 493-502.
- Pigott, C.D. 1989. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* Mill at the northern limits of its geographical range. *New Phytol.* 112: 117-121.
- Pigott, C.D. 1992. Are the distributions of species determined by failure to set seed?. En Marshall, C. y Grace, J. (eds.): *Fruit and seed production. Aspects of development, environmental physiology and ecology.* pp:203-216. Cambridge University Press.
- Pigott, C.D. y J.P. Huntley 1981. Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. III. Nature and cause of seed sterility. *New Phytol.* 87: 817-839.
- Podolsky, R.H. y M.V. Price 1990. Patch use by *Dipodomys deserti* (Rodentia: Heteromyidae): profitability, preference, and depletion dynamics. *Oecologia* 60: 259-263.
- Polunin, O. y M. Walters 1985. *A guide to the vegetation of Britain and Europe.* Oxford University Press, Oxford. 236 pp.
- Pons, T.L. 1992. Seed responses to light. En Fenner, M. (ed.): *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.* pp: 259-283. C.A.B. International, London.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits, and seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 409-430.

- Primack, R.B. 1995. A primer of conservation biology. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 277 pp.
- Probert, R.J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. En Fenner, M. (ed.): Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. pp: 285-325. C.A.B. International, London.
- Randall, M.G.M. 1986. The predation of predispersed *Juncus squarrosus* seeds by *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) larvae over a range of altitudes in northern England. *Oecologia* 69: 460-465.
- Rappaport, N. y A. Roques 1991. Resource use and clonal differences in attack rate by the Douglas-fir seed chalcid, *Megastigmus spermotrophus* Wachtl (Hymenoptera: Torymidae), in France. *Can. Ent.* 123: 1219-1228.
- Rappaport, N., S. Mori y A. Roques 1993. Estimating effect of *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) on Douglas-fir seed production: the new paradigm. *J. Econ. Entomol.* 86: 845-849.
- Rathcke, B. y L. Real 1993. Autogamy and inbreeding depression in mountain laurel, *Kalmia latifolia* (Ericaceae). *Am. J. Bot.* 80: 143-146.
- Reid, N. 1989. Dispersal of mistletoes by honey eaters and flowerpeckers: components of seed dispersal quality. *Ecology* 70: 137-145.
- Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical test. *Evolution* 43: 223-225.
- Romstöck-Völkl, M. y C. Wissel 1989. Spatial and seasonal patterns in the egg distribution of *Tephritis conura* (Diptera: Tephritidae). *Oikos* 55: 165-174.
- Roques, A. 1983. Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France. INRA, Paris. 134 pp.
- Roques, A. 1989. New results and some thinkings about significance and induction of prolonged diapause in cone insects with particular references to the larch cone fly (*Lassioma melania*) and to the Douglas-fir seed chalcid (*Megastigmus spermotrophus*). En: Miller G. E. (ed.), Proceedings of the 3rd Cone and Seed Insects Working Party Conference (IUFRO S2.07-01), Victoria, 1988, Victoria: For. Can. Pacific For. Cent., 64-81.
- Roques, A., J.P. Raibault y F. Goussard 1984. La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences. *Ecologia Mediterranea* 10: 147-169.
- Rosén, E. 1988. Development and seedling establishment within a *Juniperus communis* stand on Öland, Sweden. *Acta Bot. Neerl.*, 37, 193-201.
- Rosén, E. 1995. Periodic droughts and long-term dynamics of alvar grassland vegetation on Öland, Sweden. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 131-140.
- Roux, G. y A. Roques 1996. Biochemical genetic differentiation among seed chalcid species of genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae). *Experientia* 52: 522-530.
- Russell, S.K. y E.W. Schupp 1988. Effects of microhabitat patchiness on pattern of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- Sallabanks, R. 1992. Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia* 91: 296-304.

- Sallabanks, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* 74: 1326-1336.
- Sallabanks, R. y S.P. Courtney 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annu. Rev. Entomol.* 37: 377-400.
- Salomonson, M.G. 1978. Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper seeds. *Oecologia* 32: 333-339.
- Santos, T. y J.L. Tellería 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biol. Cons.* 70: 129-134.
- Santos, T., F. Suárez y J.L. Tellería 1983. The bird communities of Iberian juniper woodlands (*Juniperus thurifera* L.). En Purroy, F.J. (ed.): *Proc. VII Int. Conf. Bird Census Work.* pp: 79-88. Univ. León, León.
- Sargent, S. 1990. Neighborhood effects on fruit removal by birds: a field experiment with *Viburnum dentatum* (Caprifoliaceae). *Ecology* 71: 1289-1298.
- Schupp, E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. En Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects.* *Vegetatio* 107/108: 15-29.
- Schupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82: 399-409.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger y D.J. Levey 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Schupp, E.W. y M. Fuentes 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* 2: 267-275.
- Selås, V. 1997. Cyclic population fluctuations of herbivores as an effect of cyclic seed cropping of plants: the mast depression hypothesis. *Oikos* 80: 257-268.
- Senar, J. 1983. On the Siskin's ability to discriminate between edible and aborted pine seeds. *Misc. Zool.* 7: 224-226.
- Shibata, M. y T. Nakashizuka 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology* 76: 1099-1108.
- Shibata, M., Hiroshi, T. y T. Nakashizuka 1998. Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology* 79: 54-64.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linn. Soc.* 14: 235-250.
- Silvertown, J.W. y J. Lovett-Doust 1993. *Introduction to plant population biology.* Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Simonetti, J.A. 1989. Microhabitat use by small mammals in central Chile. *Oikos* 56: 309-318.

- Smith, C.C., J.L. Hamrick y C.L. Kramer 1990. The advantage of mast years for wind pollination. *Am. Nat.* 136: 154-166.
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Soc. Esp. Ornitología 1985. Estudio sobre la biología migratoria de la tribu Turdini (Aves) en España. ICONA, Monogr. nº 39, Publ. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid. 127 pp.
- Sork, V.L. 1993. Evolutionary ecology of mast-seeding in temperate and tropical oaks (*Quercus* spp.). En Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. *Vegetatio* 107/108: 133-147.
- Sork, V.L., Bramble, J. y O. Sexton 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of North American deciduous oaks. *Ecology* 59: 884-896.
- Spatanian, M.A. 1982. Evolution of fruiting strategies among fleshy-fruited plant species of Eastern Kansas. *Ecology* 63: 1422-1431.
- Sperens, U. 1997. Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia* 110: 368-373.
- Steijlen, Y., M.-C. Nilsson y O. Zackrisson 1994. Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. *Can. J. For. Res.* 25: 713-723.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stephenson, A.G. 1984. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). *Ecology* 65: 113-121.
- Stiles, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed-dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *Am. Nat.* 116: 670-688.
- Stipe, T.W. y F.A. Bazzaz 1995. Gap partitioning among maples (*Acer*) in central New England: survival and growth. *Ecology* 76: 1587-1602.
- Stöcklin, J. 1997. Competition and compensatory regulation of fruit and seed set in the perennial herb *Epilobium dodonaei* (Onagraceae). *Am. J. Bot.* 84: 763-768.
- Tellería, J.L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Ed. Raíces, Madrid.
- Tellería, J.L., T. Santos y M. Alcántara 1991. Abundance and food-searching intensity of wood mice *Apodemus sylvaticus* in fragmented forests. *J. Mammal.* 72: 183-187.
- Thébaud, C. y M. Debussche 1992. A field test of the effects of infructescence size on fruit removal by birds in *Viburnum tinus*. *Oikos* 65: 391-394.
- Thompson, J.N. 1988. Variation in interspecific interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 65-87.
- Thompson, J.N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Univ. Chicago Press, Chicago. 376 pp.
- Toy, R.J., A.G. Marshall y T.Y. Pong 1992. Fruiting phenology and the survival of insect fruit predators: a case study from the south-east Asian Dipterocarpaceae. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 335: 417-423.

- Traveset, A. 1991. Pre-dispersal seed predation in Central American *Acacia farnesiana*: factors affecting the abundance of co-occurring bruchid beetles. *Oecologia* 87: 570-576.
- Traveset, A. 1992. Effect of vertebrate frugivores on bruchid beetles that prey on *Acacia farnesiana* seeds. *Oikos* 63: 200-206.
- Traveset, A. 1993a. Weak interactions between avian and insect frugivores: the case of *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). En Fleming, T.H. y A. Estrada (eds.) *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. *Vegetatio* 107/108: 1191-203.
- Traveset, A. 1993b. Deceptive fruits reduce seed predation by insects in *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Evol. Ecol.* 7: 357-361.
- Traveset, A. 1994a. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71: 152-162.
- Traveset, A. 1994b. Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. *Evol. Ecol.* 8: 618-627.
- Traveset, A. 1995. Spatio-temporal variation in pre-dispersal reproductive losses of a Mediterranean shrub, *Euphorbia dendroides* L. *Oecologia* 103: 118-126.
- Turgeon, J.J., A. Roques y P. De Groot 1994. Insect fauna of coniferous seed cones: diversity, host plant interactions and management. *Annu. Rev. Entomol.* 39: 179-212.
- Uma Shaanker, R.U., K.N. Ganeshia y K.S. Bawa 1988. Parent-offspring conflict, sibling rivalry, and brood-size patterns in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 177-205.
- Vander Wall, S.B. y R.P. Balda 1977. Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the Piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.* 47: 89-111.
- Vander Wall, S.B. y K.G. Smith 1987. Cache-protecting behavior of food-hoarding animals. En Kamil, A.C., J.R. Krebs y H.R. Pulliam (eds.): *Foraging behaviour*, pp: 611-644. Plenum Publishing Corporation.
- Vander Wall, S.B. 1993. Cache site selection by chipmunks (*Tamias* spp.) and its influence on the effectiveness of seed dispersal in Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*). *Oecologia* 96: 246-252.
- Vander Wall, S.B. 1994a. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69: 125-132.
- Vander Wall, S.B. 1994b. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology* 75: 1911-1926.
- Vander Wall, S.B. 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology* 79: 233-241.
- Vaughton, G. y S.M. Carthew 1993. Evidence for selective fruit abortion in *Banksia spinulosa* (Proteaceae). *Biol. J. Lin. Soc.* 50: 35-46.
- Verdú, M. y P. García-Fayos 1995. Dispersión y predación predispersiva de semillas en *Pistacia lentiscus*. *Studia Oecologica* 12: 213-222.
- Verdú, M. y P. García-Fayos 1996. Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Funct. Ecol.* 10: 275-280.

- Vigo, J. & J.M. Ninot 1987. La vegetación de España. Universidad de Alcalá, Madrid. 544 pp.
- Vikberg, V. 1966. Observations on some Finnish species of *Megastigmus* Dalman (Hym., Torymidae), including the biology of *Megastigmus bipunctatus* (Swederus). Annu. Ent. Fenn. 32: 309-315.
- Ward, L.K. 1973. The conservation of juniper: present status of juniper in southern England. J. Appl. Ecol. 14: 163-178.
- Ward, L.K. 1981. The demography, fauna and conservation of *Juniperus communis* in Britain. En H. Synge (ed): The biological aspect of rare plant conservation. John Wiley & Sons Ltd., London, pp: 319-329.
- Ward, L.K. 1982. The conservation of juniper: longevity and old age. J. Appl. Ecol. 19: 917-928.
- Wästljung, U. 1989. Effects of crop size and stand size on seed removal by vertebrates in hazel *Corylus avellana*. Oikos 54: 178-184.
- Watson, M.A. 1986. Integrated physiological units in plants. TREE 1: 119-123.
- Webb, S.L. y M.F. Willson 1985. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. Oecologia 67: 150-153.
- Webb, C.J. y D. Kelly 1993. The reproductive biology of the New Zealand flora. TREE 8: 442-447.
- Whitmore, T.C. 1989. Changes over 21 years in the Kolombangara rain forests. J. Ecol. 77: 469-483.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history and reproductive success in plants. Oecologia
- Wiens, D., C.L. Calvin, C.A. Wilson, C.I. Davern, D. Frank y S.R. Seavey 1987. Reproductive success, spontaneous embryo abortion and genetic load in flowering plants. Oecologia 71: 501-509.
- Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M. (ed.), Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, C.A.B. International, London, pp: 61-86.
- Willson, M.F. y C.J. Whelan 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. Oikos 57: 191-198.
- Willson, M.F. y C.J. Whelan 1993. Variation of dispersal phenology in a bird-dispersed shrub, *Cornus drummondii*. Ecol. Monogr. 63: 151-172.
- Wilson, P., Buonopane, M. y T.D. Allison 1996. Reproductive biology of the monoecious clonal shrub *Taxus canadensis*. Bull. Torrey Bot. Club 123: 7-15.
- Wolton, R.J. y J.R. Flowerdew 1985. Spatial distribution and movements of wood mice, yellow-necked mice and bank voles. Symp. zool. Soc. Lond. 55: 249-275.
- Woodward, F.I. 1990. The impact of low temperatures in controlling the geographical distribution of plants. Phil. Trans. R. Soc. Lon., Series B 326: 585-593.

- Woodward, F.I. 1997. Life at the edge: a 14-year study of *Verbena officinalis* population's interaction with climate. *J. Ecol.* 85: 899-906
- Young, H.J. y T.P. Young 1992. Alternative outcomes of natural and experimental high pollen loads. *Ecology* 73: 639-647.
- Zackrisson, O., M.-C. Nilsson, I. Steijlen y G. Hörnberg 1995. Regeneration pulses and climatic-vegetation interactions in nonpyrogenic boreal Scots pine stands. *J. Ecol.* 83: 469-483.
- Zamora, R. 1987. Dinámica temporal y selección de hábitat de los Passeriformes de la alta montaña de Sierra Nevada. Tesis doctoral, Univ. Granada, Granada.
- Zamora, R. 1990a. The fruit diet of ring-ouzel (*Turdus torquatus*) wintering in Sierra Nevada (South-East Spain). *Alauda* 58: 67-70.
- Zamora, R. 1990b. Seasonal variations of a passerine community in a Mediterranean high-mountain. *Ardeola* 37: 219-228.
- Zamora, R. e I. Camacho 1984. Evolución estacional de la comunidad de aves en un robledal de Sierra Nevada. *Doñana, Acta Vertebrata* 11: 129-150.
- Zamora, R., J.M. Gómez, D. García, y J.A. Hódar 1996. Ecología reproductiva y regeneración del matorral de la alta montaña de Sierra Nevada: capacidad de respuesta a las perturbaciones. En Chacón, J. y J.L. Rosúa (eds.): *Sierra Nevada: Conservación y Desarrollo Sostenible*, vol II, pp. 407-422, Univ. Granada, Granada,
- Zangerl, A.R., M.R. Berenbaum y J.K. Nitao 1991. Parthenocarpic fruits in wild parsnip: decoy defence against a specialist herbivore. *Evol. Ecol.* 5: 136-145.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice Hall. New Jersey. 662 pp.



Biblioteca Universitaria de Granada



01052854