

Ecología de la regeneración de *Quercus ilex* a escala de paisaje: importancia de los dispersores y depredadores de semillas para el reclutamiento

C. Puerta¹

(1) Departamento de Ecología, Universidad de Granada, 18071 Granada. España.

➤ Recibido el 30 de julio de 2008, aceptado el 5 de agosto de 2008.

Puerta, C. (2008). Ecología de la regeneración de *Quercus ilex* a escala de paisaje: importancia de los dispersores y depredadores de semillas para el reclutamiento. *Ecosistemas* 17(3):155-160.

Regeneración natural en paisajes heterogéneos

Como consecuencia de diferentes perturbaciones, pérdidas en diversidad e incrementos en la fragmentación del hábitat son hoy en día la norma en los sistemas naturales (IPCC 2007; obsérvese la zona de estudio en la **Figura 1**). Consecuentemente, las especies vegetales son susceptibles de verse afectadas por la fragmentación debido a cambios estructurales y funcionales en la conectividad del ecosistema. Muchos de los mecanismos que mantienen la diversidad y funcionamiento de las comunidades vegetales operan durante la fase de reclutamiento (Nathan y Muller-Landau 2000), por lo que presumiblemente estos procesos sean relevantes para la dinámica de poblaciones y comunidades naturales (Nathan y Muller-Landau 2000). Mientras que especies de dispersión abiótica pueden verse mayormente influidas por la *conectividad estructural* de su entorno, las especies con dispersión biótica además se verán altamente afectadas por características funcionales de su entorno.

Por tanto, sobre una heterogeneidad estructural del paisaje, resultado de la existencia de un mosaico de hábitats (**Fig. 1**), se superpone una capa de *heterogeneidad funcional* mediada por las interacciones con diferentes agentes mutualistas y antagonistas de cada sistema. Así que hasta qué punto afectará la fragmentación al reclutamiento, dependerá de la percepción del ambiente que tenga cada uno de los organismos interactuantes.

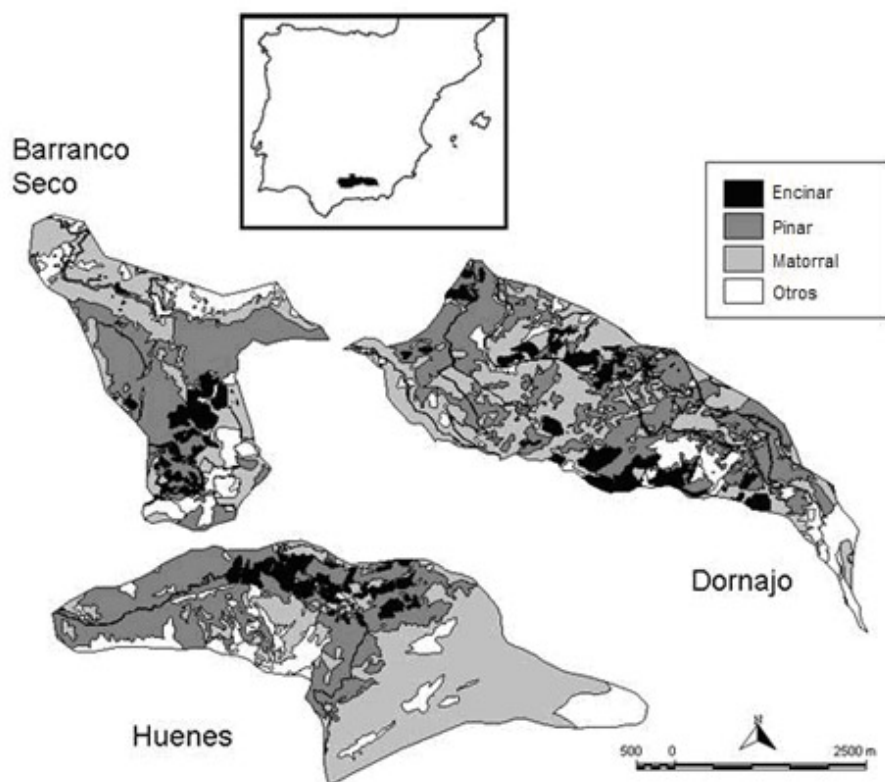


Figura 1. Estructura del paisaje y posición geográfica de las zonas de estudio. Los rodales en negro pertenecen a rodales de encinar, en gris oscuro a rodales de pinar de repoblación y gris claro a matorrales. Las zonas en blanco corresponden a otras unidades de paisaje minoritarias en la zona.

Interacciones de la encina con dispersores y depredadores de bellotas

Los resultados encontrados en esta tesis subrayan una importancia clave de las interacciones planta-animal para el reclutamiento de la encina, *Quercus ilex*. Además, diferentes actores parecen tener una actividad diferente a lo ancho del paisaje.

Así, los arrendajos parecen afectar al reclutamiento de la encina de manera muy positiva y eficiente. Depositán las bellotas en lugares lejanos, diferentes a los de origen (fuera del encinar generalmente) así como en hábitats y microhábitats favorables para el establecimiento de plántulas y juveniles. Su actividad se centra en determinadas unidades de paisaje, siendo los rodales de encinar fuentes de bellotas y con frecuencia los pinares sumideros de deposición de éstas (Gómez 2003). Por tanto los arrendajos podrían actuar como dispersores efectivos de bellotas de encina, por un lado como agentes de potencial colonización de nuevas áreas por parte de la encina, y por otro facilitando el establecimiento de plántulas y juveniles mediante una dispersión dirigida a hábitats y microhábitats beneficiosas para el reclutamiento y, por tanto, regeneración natural de la encina a lo largo del paisaje.

La dispersión de semillas a escala local interviene también, a través del reclutamiento, en la dinámica poblacional. Los roedores parecen actuar principalmente como depredadores de bellotas con un papel como dispersores limitado a corto plazo (Muñoz y Bonal 2007; Gómez et al. 2008). Además, parecen utilizar determinados microhábitats con preferencia sobre otros (Muñoz y Bonal 2007; Gómez et al. 2008). Esto podría conllevar a una reestructuración de la distribución espacial de la encina de medio a largo plazo. Todo esto haría pensar que la consecuencia de su actividad podría ser un incremento, a muy largo plazo, de las poblaciones preexistentes de encinar. Además, los roedores modifican el grado de agregación de la dispersión siguiendo fluctuaciones en la cosecha anual de bellotas, compensando así la efectividad de dispersión entre años. Cabe destacar por último que los roedores dispersan más efectivamente las bellotas de mayor peso y aquellas que van a ser guardadas para la estación invernal, y por tanto susceptibles de germinar y emerger en primavera. Podrían por tanto promover la regeneración de la encina a escala local.

Las interacciones antagónicas pueden alterar considerablemente el patrón espacial de la lluvia de semillas. En esta tesis encontramos que los grandes ungulados presentan una importante capacidad de remodelación post-dispersiva del reclutamiento también a lo largo del paisaje (Fig. 2, Fig. 3). Si bien vemos que la depredación postdispersiva de semillas por

parte de roedores y ungulados (principalmente jabalíes) no parece variar entre diferentes microhábitats o unidades de paisaje; se dejan patentes grandes diferencias en depredación entre rodales (parches de vegetación) (**Fig. 3**). Consecuentemente, existen rodales buenos para el reclutamiento (con baja depredación pre- y post-dispersiva de bellotas) entremezclados con otros rodales en los que la depredación de bellotas puede actuar como un cuello de botella para la regeneración (rodales con alta depredación) (**Fig. 3**). De esta manera su papel, ya sea como depredadores de bellotas en el caso de los jabalíes o como ramoneadores de tejido vegetativo en el caso de la cabra montés o doméstica (**Fig. 4**), es perjudicial para la regeneración de los encinares, tanto por la *disminución de la densidad de reclutas* como por el *debilitamiento de los juveniles* ya establecidos (**Fig. 4**).



Figura 2. La autora enterrando bellotas simulando dispersión por arrendajos y/o roedores para estimar la depredación post-dispersiva a lo largo del paisaje. Foto: G. P. Bornemann

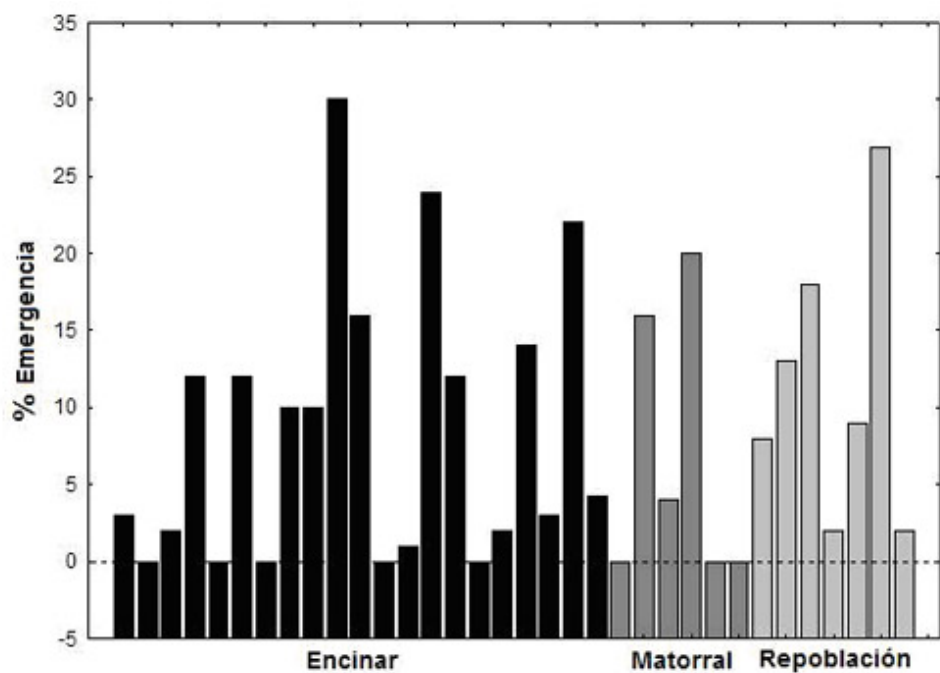


Figura 3. Porcentaje de emergencia post-dispersiva por rodal. Nótese que la línea punteada indica el valor de 0 emergencia, por lo que valores por debajo no tienen significado biológico. Las columnas corresponden a rodales pertenecientes a las Unidades de Paisaje: encinar, matorral o pinar de repoblación.

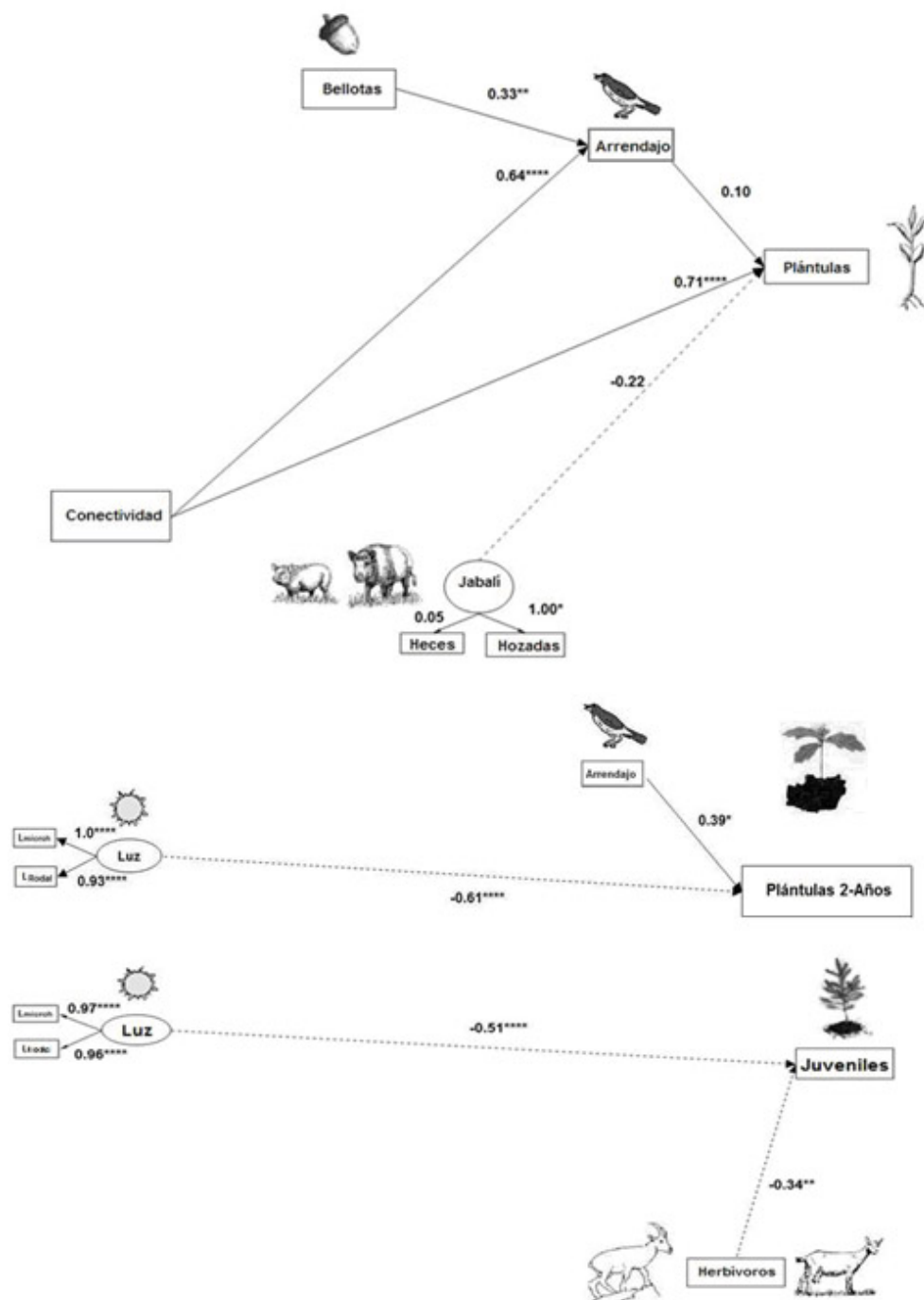


Figura 4. Diagramas de vías mostrando los mejores modelos para densidad de plántulas de uno y dos años y juveniles a lo largo del paisaje. Las variables latentes se muestran como elipses y las variables manifiestas como cuadrados. Los efectos negativos aparecen como líneas discontinuas y los positivos como líneas sólidas. * $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, **** $p < 0.0001$.

Todos en un paisaje común

Muy raros son los casos en los que las interacciones planta-animal ocurren de manera aislada como fenómenos exclusivos de una o unas pocas especies, sino que frecuentemente aparecen junto a un conjunto de interacciones bióticas y abióticas dentro de un mismo entorno. Los resultados obtenidos en la tesis sugieren que un amplio rango de factores influyen en la fuerza de las interacciones planta-animal, y que la importancia relativa de los diferentes factores depende del entorno (Ostergard y Ehrlén 2005). Tanto las interacciones bióticas como el ambiente abiótico afectan de manera desigual a los diversos estadios de la encina a escala de paisaje (**Fig. 4**). Así la densidad de plántulas de encina se ve afectada negativamente por la acción de los jabalíes, mientras que la actividad de los arrendajos favorece tanto la presencia de plántulas como su supervivencia (**Fig. 4**). A su vez, niveles altos de radiación afectan negativamente tanto a las plántulas como a los juveniles. El grado de conectividad de cada rodal influye intensamente en el reclutamiento de la encina a lo largo del paisaje, ya sea de manera directa o indirectamente a través de la acción de los arrendajos (**Fig. 4**). Por último, caben destacar dos resultados novedosos encontrados en esta tesis: 1) la herbivoría se pone de manifiesto a partir de la etapa juvenil, no afectando aparentemente a la densidad y supervivencia de las plántulas naturales (**Fig. 4**); 2) a pesar del fuerte efecto negativo de los jabalíes como depredadores pre y post dispersivos de bellotas (**Fig. 3**), su efecto global parece mermarse, afectando únicamente a la densidad de plántulas recién emergidas, aunque no a su supervivencia ni a la densidad de juveniles (**Fig. 4**).

Asimismo, una consecuencia derivada de los mecanismos citados anteriormente es la existencia de varias estrategias de regeneración por parte de la encina. Por un lado mediante una expansión poblacional a escala local sobre poblaciones preexistentes de encinar y por otro de colonización de nuevas áreas. Así mediante el concurso de los roedores se favorecería un *incremento poblacional* a largo plazo así como una *reestructuración del patrón espacial* dentro de las poblaciones (Muñoz y Bonal 2007). Por otro lado, gracias a la actividad de los arrendajos las encinas pueden diseminar sus propágulos hacia hábitats (o unidades de paisaje) diferentes de área fuente colonizando así zonas aledañas ya sean dentro o fuera del rango de la encina (Gómez 2003; Pons y Pausas 2007) a través del paisaje (*colonización paisajística y regional*).

El paisaje por tanto se constituiría como un *mosaico dinámico de regeneración* donde coexisten zonas con reclutamiento positivo y zonas en regresión poblacional mediatizada por la acción combinada de diferentes agentes actuando simultáneamente en un paisaje común.

Referencias

- IPCC, 2007. *Intergovernmental Panel on climate change. Fourth assessment report. Climate change 2007: Synthesis report.*
- Gómez, J.M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus ilex* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26:573–584.
- Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of an oak with a stratified dispersal system. *Oecologia* 155:529-37.
- Muñoz, A., Bonal, R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 44:157-164.
- Nathan, R., Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278-285.
- Ostergard, H., Ehrlén, J. 2005. Among population variation in specialist and generalist seed predation- the importance of host plant distribution, alternative hosts and environmental variation. *Oikos* 111:39-46.
- Pons, J., Pausas, J.G. 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153:1432-1939.

CAROLINA PUERTA PIÑERO

Ecología de la regeneración de *Quercus ilex* a escala de paisaje: importancia de los dispersores y depredadores de semillas para el reclutamiento

Tesis Doctoral
Departamento de Ecología de la Universidad de Granada.
Marzo 2008.

Dirección: José María Gómez Reyes y Mario Díaz Esteban

Publicaciones resultantes de la tesis:

Gómez, J.M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E.W. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155:529-537.

Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., Valladares, F. 2007. Irradiance and oak seedling survival and growth in a heterogeneous environment. *Forest Ecology and Management* 242:462-469.

Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., Zamora R. 2006. Species-specific effects on topsoil development affect Quercus ilex seedling performance. *Acta Oecologica* 29:65-71.

Gómez, J.M., Valladares, F., Puerta-Piñero, C. 2004. Differences between structural and functional environmental heterogeneity caused by seed dispersal. *Functional Ecology* 18:787-792.