AEET
ASOCIACIÓN ESPAÑOLA DE ECOLOGÍA TERRESTRE

Ecosistemas 23(2):37-47 [Mayo-Agosto 2014]
Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.06

Artículo publicado en Open Access bajo los términos de Creative Commons attribution Non Comercial License 3.0.

MONOGRÁFICO:
Ecología y gestión de las especies de *Quercus*

ecosistemas
REVISTA CIENTÍFICA DE ECOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

ISSN 1697-2473 / Open access disponible en www.revistaecosistemas.net

Influencia de la fragmentación y el clima en procesos clave para la regeneración del encinar

F. Valladares [1,2,*], D. Flores-Rentería[1], A. Forner[1], T. Morán-López[1], M. Díaz[1]

(1) Departamento de Biogeografía y Cambio Global, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Serrano 115 dpdo. 28006, Madrid, España.
(2) Área de Biodiversidad y Conservación. Universidad Rey Juan Carlos, c/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España

* Autor de correspondencia: F. Valladares [valladares@ccma.csic.es]

> Recibido el 7 de mayo de 2014, aceptado el 10 de julio de 2014.

Valladares, F., Flores-Rentería, D., Forner, A., Morán-López, T., Díaz, M. 2014. Influencia de la fragmentación y el clima en procesos clave para la regeneración del encinar. *Ecosistemas* 23(2):37-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.06
El presente trabajo revisa los resultados principales de tres líneas de investigación sobre los efectos del cambio global sobre los encinares rodeados de una matriz agrícola y su capacidad de regeneración. Se resumen y discuten resultados sobre encinares continuos y fragmentados en dos localidades de clima contrastado. Nuestros resultados sugieren que los procesos de fragmentación podrían atenuar algunos efectos negativos del cambio climático, en concreto la disminución de productividad de la encina asociada al creciente estrés hídrico. Esta atenuación se verificaría tanto por la liberación de competencia por el agua entre los árboles próximos al borde como por los cambios en las comunidades microbianas y en las propiedades funcionales de los suelos. Dado que el cambio climático opera directamente sobre otros procesos como la fenología de los árboles y de los dispersantes, podría llevar a desacoples entre los ritmos vitales de ambos grupos de organismos y afectar negativamente al mutualismo entre ambos. El desacoplamiento fenológico entre encinas y roedores observado en las poblaciones más xéricas tendería a aumentar la vulnerabilidad de los encinares frente al calentamiento global. La fragmentación tuvo en conjunto un efecto negativo sobre la calidad de dispersión de las bellotas debido a la falta de zonas de refugio para los dispersantes y a la disminución de la competencia intraespecífica. Cabe pensar que los efectos combinados del cambio climático y la fragmentación amenazan la regeneración del encinar a pesar de los contra-intuitivos efectos positivos de la fragmentación sobre la fisiología de las encinas y la producción de bellota.

Palabras clave: bellota; cambio climático; cambio global; dispersión; ecofisiología; *Quercus ilex*

Valladares, F., Flores-Rentería, D., Forner, A., Morán-López, T., Díaz, M. 2014. Influencia de la fragmentación y el clima en procesos clave para la regeneración del encinar. *Ecosistemas* 23(2):37-47. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.06
This paper reviews the main results of several lines of research on the effects of global change on Holm oak forests surrounded by an agricultural matrix and their regeneration capacity. We discuss our research on continuous and fragmented oak forests at two climatically contrasted locations. Our results suggest that fragmentation processes could mitigate some negative effects of climate change, namely the decreased productivity of Holm oak associated with an increased water stress. This attenuation would be verified by both the release of competition for water between trees near the edge and changes in microbial communities and functional properties of the soil. Because climate change operates directly on other processes such as phenology of trees and dispersants, it could lead to decoupling between the two groups of organisms and adversely affect their mutualism. The phenological decoupling between oaks and rodents observed in the more xeric populations might increase the vulnerability of oaks to global warming. Fragmentation had a negative effect on the quality of acorns dispersal due to the lack of safe places for dispersal agents and by decreasing intraspecific competition. It is conceivable that the combined effects of climate change and fragmentation threaten oak regeneration despite the counterintuitive positive effects of fragmentation on the physiology of oaks and on acorn production.

Key words: Acorn; Climate change; Global change; dispersal; ecophysiology; *Quercus ilex*

Introducción

Los encinares constituyen una de las formaciones más importantes y extensas de los ecosistemas mediterráneos. La encina (*Quercus ilex*) ha sido ampliamente estudiada por su interés económico y ecológico y su vulnerabilidad al cambio global ha sido objeto de intensa investigación en las últimas décadas. La tolerancia y la capacidad de respuesta de la propia encina (Valladares et al. 2008; Matesanz y Valladares 2014) y las amenazas generales que sufren los bosques mediterráneos (Valladares et al. 2014) han disparado un amplio número de estudios (e.g. Ogaya y Peñuelas 2003; Lloret et al. 2004; Puerta Piñero et al. 2010; Pulido et al. 2010; Díaz 2014; Vilagrosa et al. 2014). Los ecosistemas forestales mediterráneos están afectados por la combinación de dos factores principales: los cambios de uso del territorio, que implican alteraciones de la calidad de hábitat y fragmentación, y el incremento de aridez asociado al cambio climático (Matesanz y Valladares 2014; Valladares et al. 2014). La fragmentación es un motor de cambio global muy variable en el tiempo y en el espacio. No sólo existen zonas con un grado de fragmentación muy contrastado sino que la fragmentación del territorio fluctúa en el tiempo: mientras la fragmentación tendió a aumentar durante la mayor parte del siglo XX, a finales del mismo, el abandono rural fue llevando a una reconexión de fragmentos y a una desfragmentación en la práctica. En los últimos años se observa un nuevo cambio: la fragmentación comienza a incrementar otra vez en ciertas zonas en las que se están recuperando tierras para la agricultura que habían sido abandonadas.

© 2014 Los Autores. Editado por la AEET. [Ecosistemas no se hace responsable del uso indebido de material sujeto a derecho de autor]

Los estudios sobre los efectos del cambio global normalmente abordan sólo un motor de cambio, mayoritariamente el cambio climático, pero los estudios tanto de los efectos de varios motores de cambio como de sus interacciones son clave para comprender de forma más realista la vulnerabilidad de especies y ecosistemas a los rápidos cambios ambientales de origen antropogénico y ya comienzan a estar disponibles estudios de este tipo en ambiente mediterráneo (Matesanz et al. 2009; Pias et al. 2010; Lázaro-Nogal et al. 2012). De hecho, los ecosistemas mediterráneos se consideran por diversos motivos un auténtico laboratorio para estudiar los efectos del cambio global (Doblas-Miranda et al., en prensa a; b).

Los efectos del cambio global son en general múltiples y operan a escalas espaciales y temporales así como a niveles de organización ecosistémica muy diferentes. Ello confiere gran dificultad al abordaje de estudios integrados de estos efectos. En el caso de los encinares, y centrándose en el proceso de la regeneración natural, los cambios en el clima y la alteraciones directas del bosque, que se traducen con frecuencia en distintos niveles de fragmentación y alteración de la calidad del hábitat, tienen efectos interactivos y complejos en un abanico de procesos que operan desde la fisiología y el comportamiento de las principales especies implicadas (fundamentalmente la propia encina y los organismos dispersantes) hasta las propiedades funcionales del subsistema edáfico (**Fig. 1**).

El presente trabajo revisa los principales resultados de varias líneas de investigación que se han planteado en encinares continuos y fragmentados en dos localidades climáticamente representativas de las zonas bioclimáticas supra y mesomediterránea (Rivas-Martínez 1981) (**Apéndice 1**): la localidad que denominamos *mésica* en la submeseta Norte (cercanías de Lerma, Burgos) caracterizada por una media anual de precipitación de 554 mm y 11 ºC de temperatura media anual (Ninyerola et al. 2005), y la localidad que denominamos *xérica* en la submeseta Sur (cercanías de Quintanar de la Orden, Toledo) caracterizada por una precipitación media anual de 434 mm y 14 ºC de temperatura media anual (Ninyerola et al. 2005) (**Fig. 2**). En concreto se analiza el efecto de la fragmentación y su interacción con el clima en estas dos zonas centrándonos en tres aspectos clave para la regeneración que están íntimamente interrelacionados: las comunidades de microrganismos y las propiedades del suelo del encinar, la fisiología de la encina tanto adultas como juveniles que se ve influida por las características del suelo y la disponibilidad de agua, y la distribución y comportamiento de los dispersantes de la encina, que dependen de la producción de bellota y de las características de la vegetación (**Fig. 1**).

Efecto de la fragmentación y el clima en las comunidades de microorganismos y en las propiedades funcionales de los suelos

Se sabe que los microorganismos son responsables de numerosas funciones dentro de los sistemas terrestres, como la fijación de nitrógeno, la degradación de contaminantes ambientales (Lamar y Dietrich 1990; Aelion y Bradley 1991), la mineralización de nutrientes (Chen et al. 2003) o la estabilización a largo plazo de la materia orgánica en suelos (Cotrufo et al. 2013). Además, son responsables de degradar la materia orgánica del sistema, siendo responsables, por tanto, de una gran parte del CO_2 emitido por los sistemas terrestres a la atmósfera (Raich y Potter 1995; Bond-Lamberty et al. 2004). La fragmentación del hábitat afecta a los microorganismos del suelo principalmente de manera indirecta, al tratarse de una alteración a una escala mayor de la que perciben éstos directamente (Rantalainen et al. 2008). El efecto tiene lugar a través de factores como los cambios en las poblaciones de macroorganismos, especialmente plantas (Grayston et al. 1998; Stephan et al. 2000), cambios en las propiedades físico-químicas del suelo (Hamman et al. 2007), la historia del uso del suelo (Buckley and Schmidt 2001), e incluso cambios en la comunidad de la red trófica del suelo (Wardle et al. 2004).

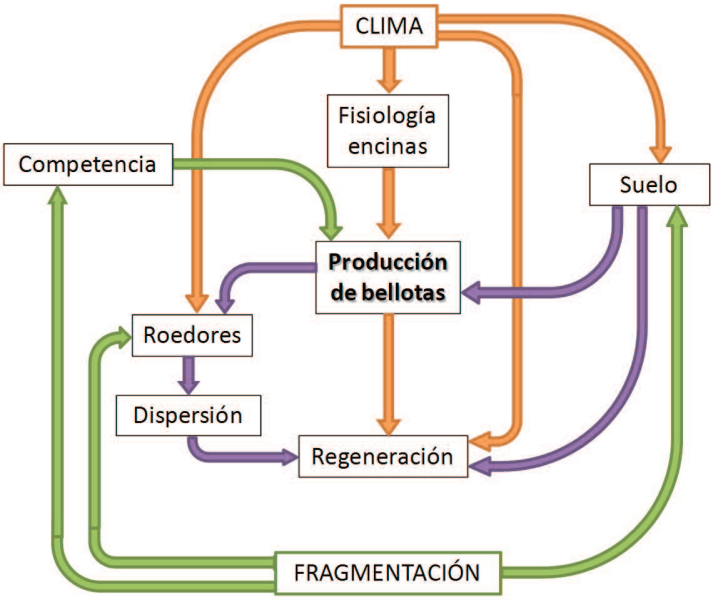

Figura 1. *La producción de bellota (cosecha) de un encinar es clave para que la producción de plántulas pueda dar lugar a la eventual regeneración del bosque. Tanto la cosecha como el éxito de la germinación y el establecimiento de plántulas se ven afectados por un número de factores y procesos sobre los cuales el clima (naranja), la fragmentación (verde) o su conjunto (morado) ejercen una gran influencia. Entre ellos destacan los procesos mediados por las características del suelo y los que afectan al comportamiento de los roedores como depredadores y/o dispersantes de las bellotas.*

Figure 1. *Acorn production (acorn crop) is key for an oak seedling production that can lead to the eventual regeneration of the forest. Both acorn production and success of germination and seedling establishment are affected by a number of factors and processes on which climate (orange), fragmentation (green) or both (purple) exert a big influence. These include the processes mediated by soil characteristics and those influencing the behavior of rodents as dispersants or predators of acorns.*

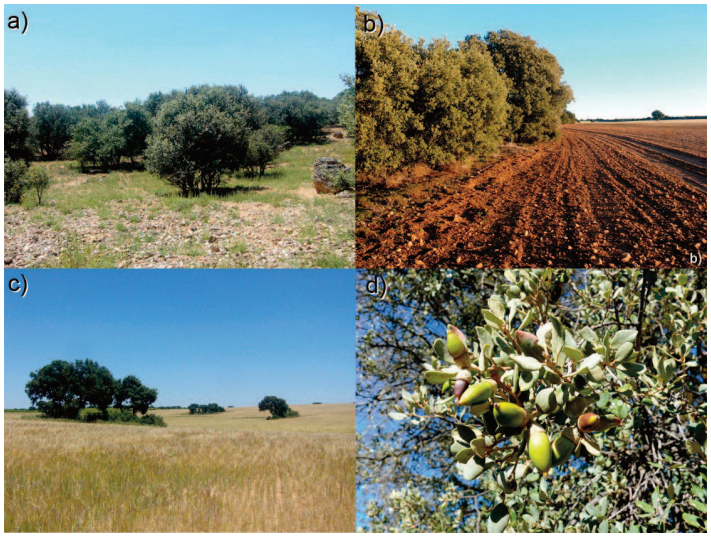

Figura 2. *Encinares mediterráneos fragmentados en Quintanar de la Orden, España. a) Interior de un fragmento grande (> 10 ha); b) borde de un fragmento grande (> 10 ha); c) fragmentos pequeños (< 0.5 ha); d) producción de bellota (cosecha) del año 2012 (Quercus ilex ssp. ballota). Las fotos a y c se tomaron en junio de 2011, b y d en noviembre de 2012 (fotos: Mario Díaz).*

Figure 2. *Mediterranean holm oak (Quercus ilex ssp. ballota) fragmented forests in Quintanar de la Orden, Spain. a) Interior of a large fragment (> 10 ha); b) edge of a large fragment (> 10 ha); c) small fragments (<0.5 ha); d) acorn production (harvest) of 2012. Photographs a and c were taken in June 2011, b and d in November 2012 (Photographs: Mario Díaz).*

Ante una alteración en las propiedades bioquímicas del suelo, producto de la fragmentación, observada en las localidades estudiadas, con un aumento de nutrientes y materia orgánica en los fragmentos pequeños (**Tabla 1A**), cabría esperar una alteración de la estructura de las comunidades microbianas (Hamman et al. 2007). Sin embargo, las comunidades tanto bacterianas como fúngicas mostraron una riqueza y diversidad muy parecida a lo largo de las áreas fragmentadas y en el caso de las bacterias también entre localidades (Flores-Rentería et al., datos sin publicar) (**Fig. 3**). La riqueza y diversidad de estas comunidades microbianas tampoco se vieron afectadas por la fragmentación del hábitat (**Fig. 3**).

Los cambios en los patrones de precipitación, aunado al aumento de la temperatura, provocados por el cambio climático en los ecosistemas mediterráneos (IPCC 2007), pueden afectar a la retención de nutrientes del suelo (Sardans y Peñuelas 2004; Sardans y Peñuelas 2007; Matías et al. 2011) y al ciclo del carbono (Reichstein et al. 2002), a través de cambios en los patrones de actividad de las comunidades microbianas (Barnard et al. 2013). La comunidad fúngica, en general, es más resistente a la desecación en comparación con la mayoría de las bacterias, debido a la capacidad de formar estructuras de resistencia (Harris 1981; Curiel Yuste et al. 2007; Barnard et al. 2013). En un escenario de cambio global, nuestros resultados sugieren que la sequía acentuada podría provocar cambios en la composición de la comunidad microbiana favoreciendo a especies fúngicas en detrimento de las bacterianas (**Fig. 3**) (Flores-Rentería et al. datos sin publicar). Estos cambios supondrían una alteración en la funcionalidad del suelo, pues implican la pérdida de organismos responsables de funciones especializadas, como la nitrificación y oxidación de sulfuros y metanos (Gram negativas), más sensibles a la sequía (Schimel 1995; Schimel et al. 2007), y la supervivencia y proliferación de organismos desnitrificantes (Gram positivas) y descomponedores (hongos) (Schimel et al. 2007). Al mismo tiempo, suelos dominados por hongos han sido asociados con una reducida productividad vegetal, mientras que los suelos dominados por bacterias se han asociado con altas tasas metabólicas y alta productividad vegetal (Grigulis et al. 2013).

La rehidratación del suelo con las primeras lluvias de otoño después del verano, representa también un estrés significativo para los microorganismos del suelo (Fierer et al. 2003; Placella et al. 2012), causando un choque osmótico e induciendo posiblemente a la ruptura celular (Kieft et al. 1987; Magid et al. 1999). La fragmentación del hábitat no influye en la resurrección de la comunidad bacteriana con la rehidratación, pues las bacterias de suelos de encinar y de fragmentos pequeños se recuperaron en igual manera (Flores-Rentería et al. datos sin publicar). Sin embargo, las bacterias de la localidad mésica fueron más diversas y estructuralmente diferentes con respecto a las de la localidad xérica. Con la recuperación de los niveles de hidratación del suelo la comunidad fúngica regresó a la riqueza y diversidad presentes antes de la sequía (Flores-Rentería et al. datos sin publicar).

La funcionalidad del suelo, caracterizada a través de actividades enzimáticas y respiración del mismo, fue mayor en los fragmentos pequeños del encinar, y también mayor en la localidad mésica con respecto a la xérica (**Fig. 3**). Con un promedio de respiración de 4.47 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} en fragmentos grandes y 6.87 en fragmentos pequeños. Mientras que la localidad mésica presentó 6.04 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} y 5.30 la localidad xérica (Flores-Rentería et al. datos sin publicar). Con la aplicación de una sequía crónica a dichos suelos, se observó una disminución de la actividad metabólica (**Fig. 3**) la cual ha sido ampliamente comprobada (Orchard y Cook 1983; Schimel et al. 1999; Curiel Yuste et al. 2003; Curiel Yuste et al. 2007; Manzoni et al. 2011). Sin embargo, en ambas localidades esta disminución fue más pronunciada en fragmentos grandes con respecto a los fragmentos pequeños. Fragmentos grandes presentaron 0.8 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} frente a 2.39 en los pequeños. La localidad también influyó en la respuesta de la respiración del suelo a la sequía (mésica= 2.57 micromol CO_2 m^{-2} sec^{1}; xérica = 0.62 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1}) (Flores-Rentería et al. datos sin publicar)

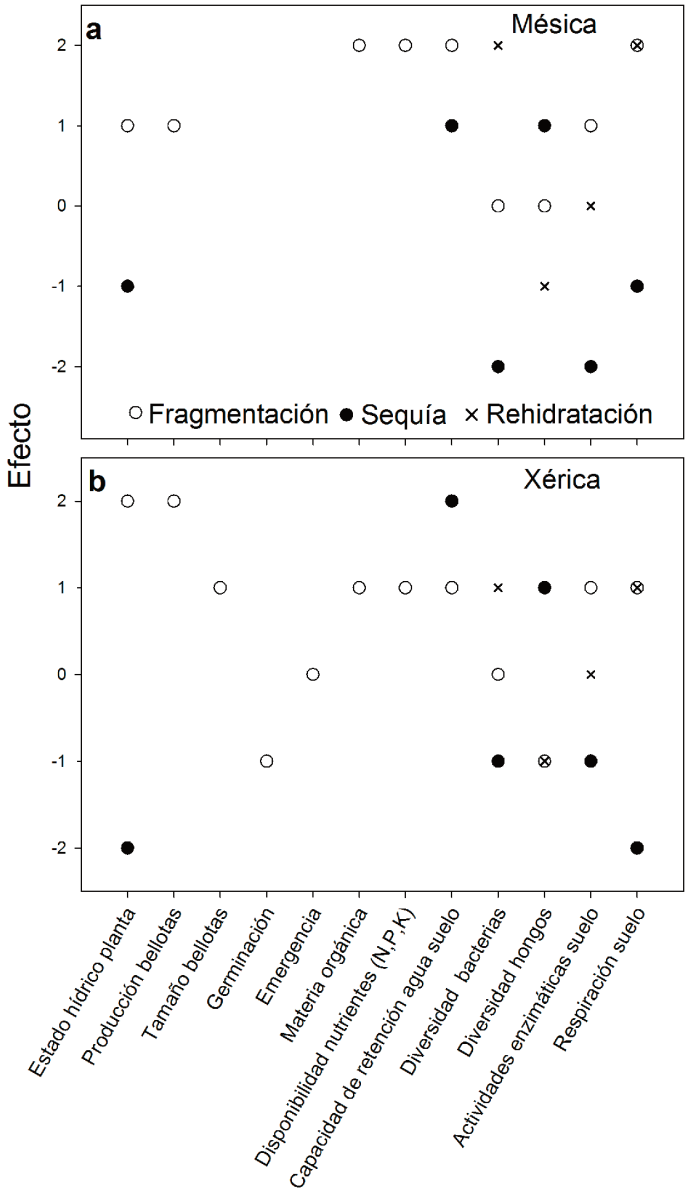

Figura 3. *Efectos significativos (positivo, negativo y neutro) de la fragmentación y la sequía sobre varias variables edáficas y ecofisiológicas estudiadas en los encinares de ambas localidades, mésica (a) y xérica (b).*

Figure 3. *Significant effects (positive, negative and neutral) produced in several soil and ecophysiological variables by fragmentation and drought in the Holm oak forest of the two locations, mesic (a) and xeric (b).*

En los ecosistemas mediterráneos el pulso de CO_2 derivado de las primeras lluvias de otoño después del verano seco puede llegar a constituir una proporción significativa del total anual de producción de CO_2 proveniente de la superficie del suelo. Estos pulsos de CO_2 pueden tener diferentes orígenes como el desplazamiento de CO_2 por la entrada de agua en los poros del suelo seco (Huxman et al. 2004), la biomasa microbiana muerta (Kieft et al. 1987), los osmolitos microbianos intracelulares (Fierer y Schimel 2003; Schimel et al. 2007), o la disponibilidad de carbono del suelo para su mineralización (Navarro-García et al. 2012).

El pulso de CO_2 (en nuestro sistema de estudio) fue mayor en la localidad mésica, donde no se vio afectado por el tamaño del fragmento (**Fig. 3**): 4.78 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} en fragmentos grandes y 5.34 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} en fragmentos pequeños. Sin embargo, en la localidad xérica el pulso de carbono fue menor, especialmente en las áreas no fragmentadas (4.18 micromol CO_2 m^{-2} sec^{-1} frente a 5.94 en la localidad mésica) (Flores-Rentería et al. datos sin publicar) (**Fig. 3**). De manera contraria, la actividad enzimática del suelo no se recuperó con la rehidratación, siendo posiblemente necesario más tiempo para su recuperación (Hueso et al. 2011).

Tabla 1. *Estadísticos descriptivos (media ± error estándar) de las variables de estructura del hábitat, cosecha de bellotas, abundancia de roedores y características de la dispersión según los niveles de fragmentación y localidad. Las coberturas se midieron en porcentajes con respecto al total en transectos de 20 m alrededor de 45 árboles focales en cada localidad. La densidad de troncos se expresa en número de troncos por hectárea. El tamaño de la cosecha se estimó visualmente de manera semicuantitativa teniendo en cuenta la proporción de la copa cubierta de bellotas (0-4) y su tamaño medio (0-6) según categorías de 0-24, respectivamente (301 y 414 árboles medidos en la localidad mésica y xérica respectivamente). La fluctuación de la abundancia de roedores fue calculado como la diferencia log-transformada de las abundancias entre marzo y noviembre. Dicha fluctuación se usa como subrogado del acoplamiento fenológico entre la actividad reproductora de los roedores y la caída de las bellotas (ver Apéndice 1). Porcentaje de semillas de las ofertadas que fueron movilizadas durante las tres primeras noches. Movilización de semillas a más de 20 m (en ambos casos N=15 árboles por cada localidad y nivel de fragmentación).*

Table 1. *Descriptive statistics (mean ± standard error) of the variables of habitat structure, acorn production, abundance of rodents at different fragmentation levels and localities. Cover was measured as a percentage with respect to total cover in transects of 20 m around 45 focal trees at each site. Tree density is expressed in number of stems per hectare. Crop size was visually estimated as a semiquantitative variable taking into account the proportion of the canopy covered by acorns (0-4) and their average size (0-6) by categories of 0-24 (301 and 414 trees were measured in the mesic and xeric site, respectively). The fluctuation of the abundance of rodents was calculated as the difference in log-transformed abundances between March and November. Such fluctuation is used as a surrogate of the phonological coupling between mice reproductive activity and acorn fall (see Appendix 1). Percentage of offered acorns mobilized during the first three nights. Mobilized seeds beyond 20 m (in both cases N= 15 trees per locality and fragmentation level).*

	Localidad Mésica			**Localidad Xérica**		
	Interior	**Borde**	**Pequeño**	**Interior**	**Borde**	**Pequeño**
Cobertura de arbustos (%)	12.0 + 3.4	6.9 ± 1.7	4.1 ± 1.3	9.22 ± 2.16	7.1 ± 1.74	6.85 ± 3.12
Cobertura de claros (%)	26.8 ± 3.2	41.2 ± 1.2	58.7 ± 4.8	53.12 ± 3.45	53.47 ± 5.14	61.47 ± 3.97
Densidad de troncos	401.5 ± 28.7	--	--	177.5 ± 73.6	--	--
Cosecha (número y tamaño)	0.60 ± 0.24	1.96 ± 0.92	6.78 ± 1.59	0.22 ± 0.20	2.52 ± 1.06	12.81 ± 2.62
Fluctuación de la abundancia	0.06 ± 0.06	-0.06 ± 0.22	0.21 ± 0.19	0.43 ± 0.06	0.55 ± 0.11	0.76 ± 0.21
Semillas movilizadas (%)	98.03 ± 1.48	92.26 ± 3.17	95.52 ± 4.48	69.14 ± 11.44	65.19 ± 11.88	55.81 ± 11.86
Movilización > 20m (%)	12.83 ± 3.32	3.68 ± 1.64	0 ± 0	2.12 ± 1.01	2.83 ± 1.25	0 ± 0

Al hacer una comparación entre localidades, en la localidad mésica las comunidades bacterianas fueron más diversas y más resistentes al ciclo anual de sequía-rehidratación, produjeron una mayor descomposición de materia orgánica (mayor respiración) y movilizaron más nutrientes (mayor actividad enzimática) (Flores-Rentería et al. datos sin publicar). Podrían de esta forma estar promoviendo una retroalimentación positiva con el ciclo biogeoquímico de las plantas y la materia orgánica, mejorando la capacidad de retención de agua de los suelos. Esta retroalimentación positiva estaría acentuada en los fragmentos pequeños al estar rodeados de una matriz agrícola, que promueve el ingreso de nutrientes (e. g. mayor cantidad de nutrientes en fragmentos pequeños, (**Fig. 3**) y minimiza la competencia entre encinas, además de favorecer la recuperación de la funcionalidad del suelo ante un estrés hídrico, en comparación con la localidad xérica. Por el contrario, en la localidad xérica, con una comunidad fúngica más diversa en los fragmentos grandes podría sugerir, en concordancia con los patrones de estrés hídrico encontrados en las encinas, procesos de aridificación en estos fragmentos, ya que la sequía favorece la proliferación de nuevos linajes de hongos. La comunidad bacteriana responde de manera menos sensible al ciclo de sequía-rehidratación, y la funcionalidad del suelo, reflejada en una menor tasa de respiración, se vería comprometida especialmente en los fragmentos grandes (e. g. menor recuperación de la funcionalidad del suelo de fragmentos grandes (**Fig. 3**) reflejándose también en una productividad menor de las plantas sometidas a sequía en estos fragmentos. Lo anterior podría sugerir una retroalimentación negativa, un suelo menos funcional dejaría menos recursos disponibles para las plantas, que generarían menos nutrientes y menos materia a descomponer por microorganismos menos activos.

En conclusión, la fragmentación de los encinares tuvo un efecto positivo en las características fisicoquímicas del suelo (**Fig. 1**), influyendo positivamente en su funcionalidad, aunque no en la riqueza y diversidad de las comunidades microbianas. El efecto negativo de la sequía en la funcionalidad del suelo posiblemente pueda ser compensado por el efecto de la fragmentación, por el aumento de la capacidad de retención de agua de los suelos de fragmentos pequeños, debido a la mayor producción de materia orgánica de las encinas.

Efectos de la fragmentación y el clima en la fisiología de la encina

La fragmentación del hábitat tiene importantes implicaciones a largo plazo en la composición y dinámica de las comunidades vegetales, aunque están influidas por la naturaleza de la especie o especies implicadas (Aparicio et al. 2012; Matesanz y Valladares 2014). Las especies, según su historia de vida, requerimientos, tolerancias y estrategias desarrolladas para afrontar la limitación de recursos, presentan una determinada capacidad de adaptación a la reducción de la extensión de terreno continuo disponible y al aislamiento derivados de la fragmentación del hábitat. Sin embargo, en los estudios en los que se evalúa el efecto de la fragmentación en las plantas no solo deben tenerse en cuenta las características propias de la especie y del fragmento en cuestión, sino también sus interacciones con el ecosistema circundante y con el clima. Muchos estudios tienen en cuenta el denominado efecto borde, por el cual el contacto con la matriz circundante aumenta alterando los recursos disponibles para las especies que forman parte del fragmento (Ewers y Didham 2006). La matriz circundante tiene un papel importante en el efecto de los gradientes micro-climáticos en el propio fragmento (Ewers y Didham 2006).

El estudio de los efectos interactivos de la fragmentación y el cambio climático, dos de los motores de cambio global más importantes en la región mediterránea, es de gran importancia (Matesanz y Valladares 2014), ya que ambos ocurren en paralelo y no pueden ser considerados de forma independiente (Parmesan et al. 2013). Algunos estudios sugieren que la fragmentación podría incrementar la susceptibilidad al cambio climático por parte de las especies, reduciendo su capacidad para afrontar cambios sucesivos e incrementando las posibilidades de extinguirse (Travis 2003). Esto adquiere una mayor relevancia si se tiene en cuenta que las proyecciones climáticas para las próximas décadas en la región mediterránea estiman una disminución de las precipitaciones y un aumento de las temperaturas sobre todo en el verano (Giorgi y Lionello 2008), incrementando así el impacto de la sequía estival.

El estudio de los efectos interactivos entre la fragmentación del encinar y el clima sobre la encina lo abordamos a partir de medidas del estrés hídrico realizadas antes y durante la sequía estival en fragmentos grandes, bordes de éstos y fragmentos pequeños en ambas localidades, xérica y mésica, descritas anteriormente (**Apéndice 1**). El potencial hídrico relativo calculado a partir del cociente entre el potencial medido antes del amanecer (en las encinas de determinado fragmento) y el potencial hídrico medido más bajo (más negativo) en todo el periodo de estudio, muestra una disminución relativa del potencial durante la sequía en los tres tipos de fragmentos y en ambas localidades (**Fig. 4**). Un menor potencial hídrico indica un mayor estrés hídrico en las encinas, en este caso en fragmentos grandes, tanto antes como después de la sequía y en ambas localidades. El estrés fisiológico medido a partir de la eficiencia fotoquímica del fotosistema II siguió los mismos patrones, siendo menor en fragmentos pequeños, antes de la sequía y en la localidad mésica (datos no mostrados). El efecto de la sequía observado fue más pronunciado en la localidad xérica. La distinción entre encinas procedentes del centro y del borde en fragmentos grandes permitió detectar en éstas últimas unos niveles de estrés hídrico intermedios entre las del centro y las procedentes de fragmentos pequeños (**Fig. 4**). Aun así, la diferencia entre fragmentos pequeños y grandes fue significativamente mayor a la observada entre el centro y el borde de fragmentos grandes. En resumen, se observó que las encinas procedentes de fragmentos grandes experimentaban un mayor estrés fisiológico no solo antes de la sequía, sino también durante ésta y el estrés, a su vez, fue mayor en la localidad xérica. También se observó que el tamaño del fragmento tenía un mayor efecto en la fisiología de las plantas en combinación con la sequía que el efecto borde para ambas localidades.

Los resultados de nuestro estudio están en concordancia con trabajos en otros sistemas forestales como el de Repetto-Giavelli et al. (2007), donde encontraron una conductancia estomática 1.5 veces superior en los fragmentos de *Aristotelia chilensis* en comparación con el bosque continuo. Estudios llevados a cabo tanto en la encina como en otras especies mediterráneas, también han descrito un aumento del estrés hídrico a partir de la disminución del potencial hídrico, de la ganancia de carbono o de la productividad primaria durante las sequías en bosques o formaciones continuas (Ogaya y Peñuelas 2003; Cias et al. 2005; Breda et al. 2006; Vilagrosa et al. 2014). La sequía no solo produce desacoplamientos fisiológicos a corto plazo en las plantas, sino que también, de forma continuada a lo largo de los años y con una cierta severidad, puede conllevar a una disminución de la capacidad de recuperación de las plantas, promoviendo su decaimiento y posterior muerte (Lloret et al. 2004; Breda et al. 2006). A lo largo del verano en el que se llevaron a cabo las medidas de estrés hídrico de las encinas se observó desecación del follaje de la copa y mortalidad en individuos adultos de poca envergadura, localizados en la zona de estudio xérica (observación personal).

Respecto al efecto de la fragmentación en las encinas no solo hemos observado efectos a nivel de estrés fisiológico de las plantas, sino que también en la producción de bellotas y en su tamaño (**Fig. 4**). En general, nuestros resultados apuntan a un efecto positivo de la fragmentación sobre la producción de bellotas en paralelo con el menor nivel de estrés. Asimismo, en ambas localidades el tamaño de la cosecha fue significativamente mayor en fragmentos forestales (**Tabla 1**). Si bien estudios previos han apuntado a un efecto positivo del aislamiento sobre el tamaño de las cosechas (Bonal et al. 2012), otros estudios realizados a escalas temporales más amplias y con tamaños muestrales mayores no han encontrado un efecto significativo de la fragmentación en el tamaño de la cosecha ni en el de las bellotas (Díaz 2014). En nuestro caso, la mayor producción de frutos en áreas fragmentadas parece relacionada con una mayor disponibilidad hídrica del suelo y mayor asimilación de CO_2 en masas vegetales con bajas densidades (Moreno y Cubera 2008) tal y como sugieren las medidas de estrés hídrico (datos sin publicar). Sin embargo, en relación al tamaño del fruto los efectos netos de la fragmentación pudieron ser debidos a la retención de árboles productores de bellotas de mayor tamaño

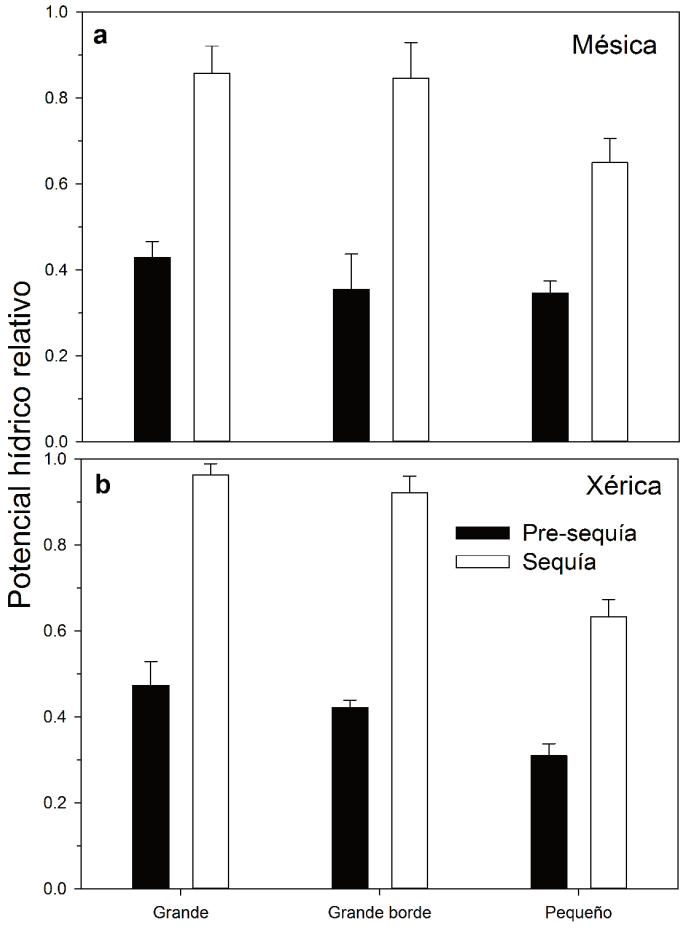

Figura 4. *Efecto interactivo de la fragmentación del encinar y la sequía estival sobre el nivel de estrés hídrico de la encina, medido a partir del potencial hídrico relativo. El potencial hídrico relativo es el cociente entre el potencial medido antes del amanecer antes del comienzo de la sequía y el potencial hídrico menor medido (más negativo) en todo el periodo de estudio. Se han considerado dos localidades, la mésica (a) y la xérica (b). El efecto de la fragmentación se ha desglosado en fragmentos grandes, borde de estos fragmentos grandes y fragmentos pequeños. Se han considerados dos escenarios temporales, uno antes de la sequía (pre-sequía, en negro) y otro durante la sequía (sequía, en blanco).*

Figure 4. *Interactive effect of the fragmentation of Holm oak forests and summer drought on the level of water stress of adult oak trees, measured through the relative water potential. Relative water potential is the ratio between the predawn water potential before the onset of drought and the lowest measured water potential (more negative) over the period studied. We have considered two sites, the mesic one (a) and the xeric one (b). The effect of fragmentation is indicated separately for large fragments, the edge of large fragments and small fragments. We have considered two temporal scenarios, one before the drought ("pre-sequía", in black) and another one during the drought ("sequía", in white).*

más que al efecto del aislamiento sobre los árboles, ya que se observó una importante señal materna en este rasgo (Morán-López et al. datos sin publicar). Finalmente, cabe destacar que la germinación de las bellotas en el invernadero durante el invierno y primavera anteriores a las campañas de campo llevadas a cabo en verano fue mayor para aquellas procedentes de fragmentos grandes, mientras que el tiempo transcurrido hasta emerger no fue significativamente diferente entre tamaños de fragmento (**Fig. 3**).

En conclusión, la fragmentación de los encinares tuvo un efecto positivo en el estado hídrico de las encinas, disminuyendo sus niveles de estrés y aumentando su actividad fotosintética. El efecto negativo de la sequía sobre el estrés fisiológico de los encinares no pudo ser compensado por el efecto de la fragmentación, mostrando un aumento del estrés hídrico de las encinas tanto en fragmentos grandes como pequeños. Sin embargo, la sequía incrementó notablemente la diferencia existente, en términos de estrés hídrico, entre encinas creciendo en fragmentos grandes y pequeños. Los efectos

positivos de la fragmentación encontrados en otras variables como el tamaño de la cosecha y de las bellotas contrastaron con los efectos negativos sobre la germinación y el efecto neutro sobre la emergencia (**Fig. 3**). Estos resultados muestran la importancia de considerar los efectos interactivos entre la fragmentación y el clima en los estudios donde se analice la evolución y desempeño de los encinares frente al cambio global. Dada la escasez de estudios donde se consideren estos efectos interactivos, es necesario el desarrollo de investigaciones donde se identifiquen los factores implicados en cada uno de ellos, con el fin de conocer el funcionamiento del conjunto del ecosistema y de determinar sus futuras implicaciones en su conservación. Entre los factores a tener en cuenta en los efectos de la fragmentación sobre las encinas destaca la competencia intraespecífica, el suelo, y el efecto de la matriz circundante entre otros (**Fig. 1**). Y respecto al clima, hay que considerar no solo la variabilidad estacional de las precipitaciones y la temperatura futuras, sino también la intensificación y mayor frecuencia de eventos extremos como la sequía estival que están ocurriendo en ecosistemas mediterráneos, así como el posible papel del microclima como agente modulador de efectos derivados en un contexto de cambio climático (Forner et al. 2014).

Efectos de la fragmentación y el clima sobre la dispersión de las bellotas

La producción de bellota es un paso importante en el ciclo vital de la encina, pero sin la concurrencia de los dispersantes este paso carece de repercusiones importantes sobre la regeneración. Las bellotas son dispersadas lejos de la planta madre, donde el reclutamiento es prácticamente imposible, por dos grupos de animales, los roedores y los arrendajos (Díaz 2014). Los arrendajos son considerados clave para la regeneración de los encinares a escala tanto local como regional (Gómez 2003; Pons y Pausas 2008), debido a su alta efectividad en la dispersión en términos de calidad y cantidad (*sensu* Schupp et al. 2010), pero son muy sensibles a la fragmentación del paisaje, de manera que desaparecen de los fragmentos pequeños, medianos, e incluso de los mayores en las zonas más meridionales (Santos et al. 2002; Alonso 2006). Por tanto, en áreas fragmentadas la regeneración de los encinares depende casi exclusivamente de la actividad de los roedores. No obstante, la relación entre roedores y encinas es de mutualismo condicional, esto es, puede ser antagonista o mutualista en función de factores externos a la interacción (Bronstein 1994).

Los factores que condicionan el resultado de la interacción encinas-roedores son aquéllos que afectan al balance neto de los costes y beneficios de la actividad de almacenaje de semillas por parte de los roedores. Los factores clave de dicho balance son: (1) la disponibilidad de bellotas, relacionada con el balance neto entre la depredación in situ vs. el almacenamiento de las semillas (Vander Wall 2010), (2) la competencia intraespecífica que está relacionada con la probabilidad de robo de los almacenes (Vander Wall 2010; Sunyer et al. 2013) y (3) la presencia de zonas de refugio que disminuyan el riesgo de depredación percibido por los roedores mientras movilizan las semillas (Perea et al. 2011; Morán-López et al. datos sin publicar). Todos ellos dependen a su vez tanto de la fragmentación de los encinares como del clima. Por ello se esperan variaciones espaciales en la efectividad en la dispersión de las bellotas por los roedores, mediadas por interacciones complejas entre la planta, el dispersante y la estructura del paisaje (**Fig. 5**).

Tanto *Apodemus sylvaticus* (ratón de campo) como *Mus spretus* (ratón moruno), los principales roedores dispersores de las encinas en zonas fragmentadas, son especies "ecotónicas", capaces de explotar recursos tanto de zonas de bosque continuo como de áreas adyacentes sujetas a distintos tipos de manejo (Fitzgibbon 1997; Díaz y Alonso 2003). Por esta razón, la densidad de ratones en fragmentos forestales es generalmente mucho mayor que en áreas de bosque continuo (García et al. 1998; Díaz et al. 1999). Además, una vez que se produce la siega a finales de verano, la falta de zonas de refugio en los campos de cultivo hace que durante el otoño-invierno los roedores se acantonen en los fragmentos forestales rodeados de matriz agrícola (e.g. Zang y Usher 1991; Tew y Macdonald 1993). Independientemente de la fragmentación, en áreas mediterráneas la sequía estival limita la reproducción de los roedores, que es fundamentalmente invernal (Moreno y Kufner 1988; Rosario y Mathias 2004; Díaz et al. 2010). Por ello, esperamos encontrar un efecto positivo de la fragmentación sobre la abundancia de los roedores en ambas localidades así como un retraso en su actividad reproductiva en nuestra localidad más xérica.

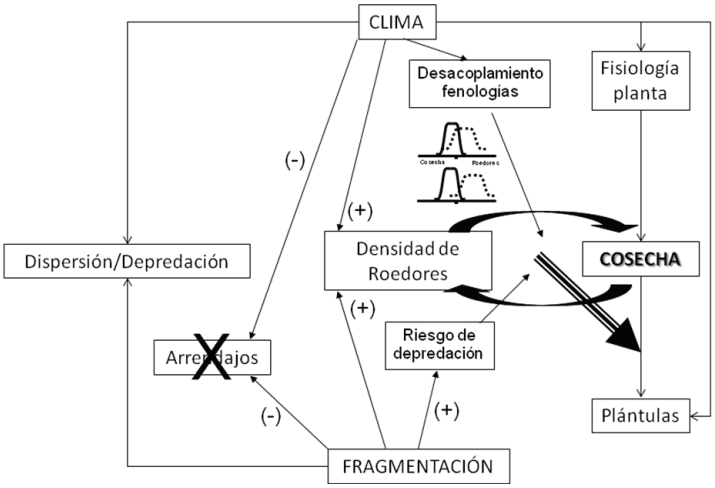

Figura 5. *Esquema conceptual de los efectos de dos motores del cambio global, los cambios en el clima y la fragmentación forestal, sobre el balance dispersión/depredación (mutualismo condicional) entre las encinas y sus principales dispersores, los roedores y los arrendajos (Díaz 2014). Los efectos del clima y la fragmentación sobre un componente clave de este balance, las cosechas de bellotas (parte derecha de la figura), conectan los efectos del cambio global sobre este balance con los efectos directos sobre las encina a través de las respuestas fisiológicas de árboles adultos y plántulas a estos motores (**Fig. 1**). Destacan los efectos interactivos de ambos motores sobre la conexión entre tamaño de la cosecha de bellotas y la densidad de roedores.*

Figure 5. *Conceptual scheme of the effects of two drivers of global change, changes in climate and forest fragmentation, on the balance dispersal / predation (conditional mutualism) among the oaks and their main dispersers, rodents and jays (Díaz 2014). The effects of fragmentation and climate on a key component of this balance, acorn production (right of the figure), connect the effects of global change on the balance with direct effects on oak through physiological responses of adult trees and seedlings to these drivers (**Fig. 1**). It is noteworthy the interactive effect of both drivers on the connection between acorn production and rodent density.*

Los efectos positivos de la fragmentación sobre la densidad de ratones implican un aumento de la competencia intraespecífica por los recursos disponibles. En los roedores, este aumento no sólo tiene efectos en relación con la disponibilidad de recursos por individuo, sino también en la probabilidad de robo de los almacenes de semillas (Vander Wall 2010). La percepción de la probabilidad de robo conlleva cambios en la toma de decisiones por parte de los potenciales dispersantes, ya que cuanto mayor es esta probabilidad, mayor es la necesidad de esconder los almacenes en áreas donde la densidad de competidores sea menor, promoviendo distancias de dispersión mayores (Hirsch et al. 2012; Sunyer et al. 2013). Sin embargo, densidades de ratones demasiado altas pueden conllevar un aumento de las tasas de depredación post-dispersivas, y por tanto una menor probabilidad de supervivencia de las semillas. Así pues, si bien la mayor competencia intraespecífica en áreas fragmentadas favorecería una dispersión más efectiva por parte de los roedores, la probabilidad de reclutamiento de las encinas podría verse comprometida si la presión de depredación post-dispersiva resulta demasiado alta.

No obstante, el valor relativo de un determinado recurso (en este caso bellotas), no depende única y exclusivamente de la cantidad de competidores potenciales, sino también de su disponibilidad. Es decir, el valor relativo de las bellotas para los ratones dependerá del balance neto entre el tamaño de las cosechas de

las encinas y la abundancia de roedores a escala local. Es en este punto donde el efecto de la fragmentación sobre el tamaño de las cosechas de las encinas juega un papel fundamental. En general, en áreas fragmentadas el tamaño de las cosechas aumenta debido a que la fragmentación libera recursos en los árboles que crecen en fragmentos y zonas de borde (**Tabla 1**, **Figs. 2** y **5**). El aumento de producción de bellotas en áreas fragmentadas tendrá efectos netos sobre la calidad de la dispersión. En general, si el tiempo necesario para consumir el fruto in situ no compensa la cantidad de frutos que se pueden almacenar durante ese mismo tiempo, el roedor tenderá a una estrategia de almacenamiento asegurándose así un mayor número de semillas (*handling-time hypothesis*; Jacobs 1992). Así pues, cuando la cantidad de frutos es muy alta, el almacenamiento es una estrategia beneficiosa, ya que durante un lapso de tiempo similar al que el roedor tarda en consumir un único fruto puede almacenarlos en cantidad y consumirlos durante el invierno. Asimismo, si la cantidad de almacenes es elevada, la probabilidad de que escapen a la depredación post-dispersiva disminuye ya que el valor neto de esos frutos para el dispersante es menor (*seed-dispersal hypothesis*; ver Vander Wall 2010 y referencias allí citadas). Por tanto, cosechas más altas suelen conllevar una mayor probabilidad de almacenamiento y supervivencia de la semilla. No obstante, la disminución del valor de los almacenes también conlleva efectos negativos como son distancias máximas de movilización menores e incluso mayor agregación espacial de estos almacenes en años de cosecha alta (Puerta-Piñero et al. 2010). Tal como apunta Puerta-Piñero en su estudio, una mayor agregación de los almacenes podría conllevar en etapas post-dispersivas mayor competencia intraespecífica, mayor presión de herbívoros o mayor probabilidad de ataques de patógenos. Por otro lado, menores distancias de dispersión promovidas por una alta disponibilidad de alimento conllevarían menor potencial de colonización de nuevos hábitats así como mayores tasas de depredación post-dispersiva si los almacenes acaban bajo copas (Gómez 2004; Smit et al. 2008). Por tanto, esperamos encontrar un efecto positivo de la fragmentación sobre la actividad de almacenaje de semillas por parte de los roedores, pero dichos almacenes serán potencialmente de menor calidad.

Además de los efectos de la fragmentación sobre la cosecha de bellotas y la abundancia de ratones, la competencia intraespecífica dependerá del acoplamiento fenológico entre roedor y encina ya que la cosecha de bellotas es un recurso muy abundante pero a la vez efímero (Pulido y Díaz 2005; Pulido et al. 2010). Hacia el sur, las sequías estivales más duraderas y agudas podrían conllevar un retraso en la reproducción de los ratones y por tanto menores densidades a comienzos del invierno cuando las bellotas están disponibles (**Fig. 6**). Dicho desacoplamiento fenológico daría lugar a una menor competencia intraespecífica en las poblaciones de ratones de zonas más áridas y en consecuencia una menor eficacia en la dispersión. Por tanto, los efectos de la fragmentación pueden variar en función del acoplamiento temporal entre los picos de reproducción del dispersante y la planta, dando lugar a gradientes complejos en función de factores climáticos y de fragmentación (**Fig. 6**).

De manera en principio independiente a estos efectos sobre la relación entre densidad de roedores y cosechas, la fragmentación también afectaría a la interacción roedores-encinas a través del riesgo de depredación percibido por los dispersores. Por un lado, la fragmentación afecta negativamente a la abundancia de los depredadores de pequeños mamíferos, que dependen en gran medida de zonas de bosque continuo (revisión en Torre y Díaz 2004). Pero, por otro, la matriz de pastizal o cultivo que rodea los fragmentos supone para los dispersantes la ausencia de zonas de refugio frente a potenciales depredadores (Tew y Macdonald 1993), lo que de hecho explica su concentración invernal en los fragmentos (García et al. 1998; Díaz et al. 1999). En áreas fragmentadas la matriz agrícola desnuda limita en gran medida el movimiento de los roedores (e. g. Zhang y Usher 1991; Tattershall 2001). Por tanto, a pesar de la menor presencia de depredadores potenciales en áreas fragmentadas, cabría esperar distancias de dispersión menores debidas al aumento del riesgo de depredación percibido por los dispersantes cuando se adentran en la matriz abierta. Sin embargo, en este balance hay que tener de nuevo en cuenta lo que ocurre con la cosecha y la competencia intraespecífica. A pesar del alto riesgo de depredación percibido, la alta densidad de conespecíficos podría empujar a los roedores a adentrarse en la matriz para evitar el riesgo de robo de parte de sus almacenes, favoreciendo así procesos de recolonización. No obstante, si los riesgos de depredación son demasiado altos en comparación con el valor relativo de los almacenes, encontraremos una caída brusca de la efectividad en la dispersión en zonas fragmentadas.

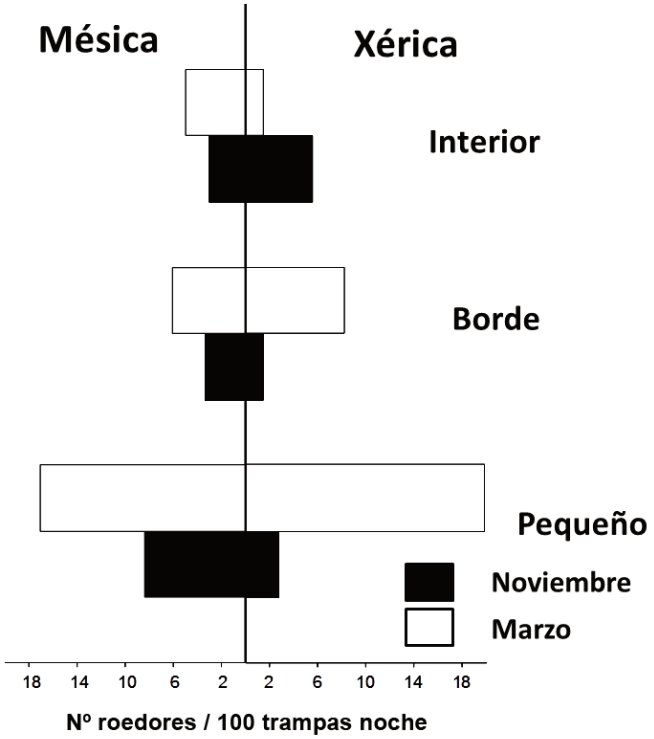

Figura 6. *Abundancia de roedores (Nº roedores / 100 trampas-noche) en las dos localidades (mésica y xérica), según la fecha de muestreo (barras negras: finales de otoño, noviembre; barras blancas: finales de invierno, marzo) y nivel de fragmentación (interior de fragmentos grandes, borde y fragmentos pequeños) según García et al. (1998).*

Figure 6. *Rodent abundance (Number / 100 trap-per night) at both sites (mesic and xeric), according to the sampling date (black bars: end of autumn, November; white bars: end of winter, March) and level of fragmentation (interior of continuous forest, edge, small forest fragments), according to García et al. (1998).*

Los patrones de dispersión de la encina en áreas fragmentadas dependerán del balance neto de tres factores (cosecha, abundancia de roedores y riesgo de depredación) sobre la toma de decisiones de los roedores durante la dispersión de las semillas. En función de este balance los ratones pueden atenuar o agravar la vulnerabilidad de las encinas frente al cambio global. Nuestros trabajos, realizados en bosques fragmentados de ambas submesetas, ilustran la complejidad de estas interacciones y la dificultad de predecir su balance neto a partir de enfoques simplistas (Morán-López et al. datos sin publicar). Tal como se esperaba, la abundancia de roedores así como la cosecha de las encinas fue mayor en fragmentos forestales pequeños rodeados de matriz agrícola (**Tabla 1**, **Fig. 6**). Ahora bien, mientras que las abundancias de roedores aumentaron entre 3 y 4 veces, las cosechas de bellotas fueron un orden de magnitud mayor en las zonas de fragmentos forestales (vs. bosque continuo). Por tanto, en fragmentos forestales las mayores densidades de ratones se vieron compensadas por una mayor producción de bellotas dando lugar a una menor competencia intraespecífica (mayor disponibilidad de bellotas por individuo).

Además, en los fragmentos forestales hubo una pérdida masiva de microhábitats de refugio para los roedores (**Tabla 1**). El efecto combinado de una menor competencia intraespecífica junto con un mayor riesgo de depredación durante la movilización de las semillas disminuyó considerablemente la efectividad de la dispersión en zonas fragmentadas (> 20 m; **Tabla 1**). Cabe destacar que en la localidad xérica una baja densidad de árboles así como un sotobosque poco desarrollado conllevó una pérdida de zonas de refugio similar a las encontradas en zonas de borde e incluso fragmentos pequeños. Esto conllevó una caída brusca de la efectividad de la dispersión con respecto a las zonas de interior de la localidad mésica a pesar de presentar abundancias de roedores y tamaños de cosechas comparables (**Tabla 1**, >20 m, cobertura de abierto, cosecha, **Fig. 6**). Por tanto, nuestros datos sugieren que el riesgo de depredación actúa como cuello de botella en la dispersión de las bellotas de áreas fragmentadas. No obstante, cuando dicho riesgo disminuye por debajo de un umbral, los roedores son capaces de modular su comportamiento en función del balance neto entre la abundancia local de ratones y la cantidad de bellotas disponibles, incrementando la efectividad de la dispersión (**Tabla 1**, fragmento interior localidad mésica; Morán-López et al. datos sin publicar).

De manera independiente a la fragmentación, la abundancia local de ratones fue muy variable a lo largo del invierno, especialmente en la localidad xérica (**Fig. 6**). En esta zona, se observó un desacoplamiento entre la fenología reproductora de las encinas y de los roedores, lo que conllevó tasas de movilización de semillas mucho menores (**Tabla 1**; fluctuación de la densidad de roedores, porcentaje de semillas movilizadas). No obstante, son necesarios estudios plurianuales (e. g. Gordo y Sanz 2005) para poder evaluar si dicho desacoplamiento fenológico es consistente a lo largo del tiempo. Finalmente destacar que aunque en términos generales en la localidad mésica hubo mayores tasas de almacenamiento (15 % frente a un 5 % en las poblaciones meridionales), la supervivencia de los almacenes en las poblaciones xéricas fue mayor (20 % vs. 11 % en la submeseta norte), probablemente debido a tasas de mortandad de los roedores más elevadas.

En resumen, la fragmentación tuvo un efecto negativo sobre la efectividad en la dispersión de las bellotas. Esta disminución se debió principalmente a la falta de zonas de refugio para los dispersantes y en segundo término a una disminución de la competencia intraespecífica (Morán-López et al. datos sin publicar). Por tanto, en áreas de bosque continuo donde el desarrollo de sotobosque es escaso el potencial de regeneración de la encina puede verse igualmente comprometido. Finalmente, nuestros resultados sugieren un desacoplamiento fenológico entre encinas y roedores en la localidad más xérica, lo que podría aumentar la vulnerabilidad de los encinares frente al calentamiento global de manera en principio independiente del efecto de la fragmentación. En general, ambos factores se potenciarían a pesar del efecto positivo sobre las cosechas de bellotas, de modo análogo a lo encontrado al analizar los efectos del adehesamiento sobre fecundidad y reclutamiento (Díaz 2014).

Conclusiones

Nuestros resultados parecen sugerir que los procesos de fragmentación en encinares ibéricos rodeados de una matriz agrícola podrían atenuar los efectos negativos del cambio climático, en concreto la disminución de productividad de la encina asociada al creciente estrés hídrico. Esta atenuación se verificaría tanto por la liberación de competencia por el agua entre los árboles próximos al borde, de forma que en fragmentos pequeños los árboles sufrirían un menor estrés hídrico, como por los cambios inducidos por esta menor xericidad local en las comunidades microbianas y en las propiedades funcionales de los suelos. No obstante, el cambio climático opera directamente sobre otros procesos como la fenología de los árboles y de los dispersantes y podría llevar a desacoples entre los ritmos vitales de ambos grupos de organismos y afectar negativamente al mutualismo que existe entre ambos. El desacoplamiento fenológico entre encinas y roedores observado en las poblaciones más xéricas tendería a aumentar la vulnerabilidad de los encinares frente al calentamiento global. La fragmentación tuvo en conjunto un efecto negativo sobre la efectividad en la dispersión de las bellotas, probablemente debido a la falta de zonas de refugio para los dispersantes y a la disminución de la competencia intraespecífica. Cabe pensar que los efectos combinados del cambio climático y la fragmentación amenazan la regeneración del encinar a pesar de los contraintuitivos efectos positivos de la fragmentación sobre la fisiología de las encinas y la producción de bellota.

Agradecimientos

Alicia Forner disfruta de una beca JAE-predoc que está cofinanciada por la Unión Europea (Fondo social Europeo), Dulce Flores-Rentería realiza su tesis doctoral con una beca del Consejo Mexicano de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y Teresa Morán-López realiza su tesis con una beca del programa FPI. La financiación para los estudios que se resumen aquí procedió del proyecto VULGLO (CGL2010-22180-C03-03) del Plan Nacional del Ministerio de Ciencia y Tecnología.

Referencias

Aelion, C.M., Bradley, P.M. 1991. Aerobic biodegradation potential of subsurface microorganisms from a jet fuel-contaminated aquifer. *Applied and Environmental Microbiology* 57:57-63.

Alonso, C.L. 2006. Arrendajo – *Garrulus glandarius*. En: Carrascal, L.M., Salvador, A., (eds.). *Enciclopedia virtual de los vertebrados españoles*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Madrid. España. Disponible en: www.vertebradosibericos.org.

Aparicio, A., Hampe, A., Fernandez-Carrillo, L., Albaladejo, R.G. 2012. Fragmentation and comparative genetic structure of four Mediterranean woody species: complex interactions between life history traits and the landscape context. *Diversity and Distributions* 18:226–235.

Barnard, R.L., Osborne, C.A., Firestone, M.K. 2013. Responses of soil bacterial and fungal communities to extreme desiccation and rewetting. *Multidisciplinary Journal of Microbial Ecology* 7:2229-2241.

Bonal, R., Hernández, M., Ortego, J., Muñoz, A., Espelta, J. 2012. Positive cascade effects of forest fragmentation on acorn weevils mediated by seed size enlargement. *Insect Conservation and Diversity* 5:381-388.

Bond-Lamberty, B., Wang, C., Gower, S.T. 2004. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology* 10:1756-1766.

Breda, N., Huc, R., Granier, A., Dreyer, E. 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science* 63:625-644.

Bronstein, J.L.1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 214-217.

Buckley, D.H., Schmidt, T.M. 2001. The structure of microbial communities in soil and the lasting impact of cultivation. *Microbial Ecology* 42:11-21.

Chen, C.R., Condron, L.M., Davis, M.R., Sherlock, R.R. 2003. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 177:539-557.

Cias, Ph., Reichstein, M., Viovy, N., Granier, A., Ogée, J., Allard, V., Aubinet, M., Buchmann, N., Bernhofer, Chr., Carrara, A., Chevallier, F., De Noblet, N., Friend, A.D., Friedlingstein, P., Grünwald, T., Heinesch, B., Keronen, P., Knohl, A., Krinner, G., Loustau, D., Manca, G., Matteucci, G., Miglietta, F., Ourcival, J.M., Papale, D., Pilegaard, K., Rambal, S., Seufert, G., Soussana, J.F., Sanz, M.J., Schulze, E.D., Vesala, T., Valentini, R. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437:529-533.

Cotrufo, M.F., Wallenstein, M.D., Boot, C.M., Denef, K., Paul, E. 2013. The microbial efficiency-matrix stabilization (MEMS) framework integrates plant litter decomposition with soil organic matter stabilization: do labile plant inputs form stable soil organic matter? *Global Change Biology* 19:988-995.

Curiel Yuste, J., Janssens, I.A., Carrara, A., Meiresonne, L., Ceulemans, R. 2003. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest. *Tree Physiology* 23:1263-1270.

Curiel Yuste, J., Baldocchi, D.D., Gershenson, A., Goldstein, A., Misson, L., Wong, S. 2007. Microbial soil respiration and its dependency on carbon inputs, soil temperature and moisture. *Global Change Biology* 13:2018-2035.

David, T.S., Henriques, M.O., Kurz-Besson, C., Nunes, J., Valente, F., Vaz, M., Pereira, J.S., Siegwolf, R., Chaves, M.M., Gazarini, L.C., David, J.S. 2007. Water-use strategies in two co-occurring Mediterranean evergreen oaks: surviving the summer drought. *Tree Physiology* 27:793-803.

Díaz, M. 2014. Distribución del arbolado y persistencia a largo plazo de las dehesas: patrones y procesos. *Ecosistemas* 23(2):5-12. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-2.02.

Díaz, M., Alonso, C.L. 2003. Wood mouse *Apodemus sylvaticus* winter food supply: density, condition, breeding, and parasites. *Ecology* 84: 2680-2691.

Díaz, M., Santos, T., Tellería, J.L. 1999. Effects of forest fragmentation on the winter body condition and population parameters of an habitat generalist, the wood mouse *Apodemus sylvaticus*: a test of hypotheses. *Acta Oecologica* 20:39-49.

Díaz, M., Torre, I., Arrizabalaga, A. 2010. Relative roles of density and rainfall on the short-term regulation of Mediterranean wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) populations. *Acta Theriologica* 55:251-260.

Doblas-Miranda, E., Alonso R., Arnan X., Bermejo V., Brotons L., Heras J.d.l., Estiarte M., Hódar J.A., Llorens P., Lloret F., López-Serrano F.R., Martínez-Vilalta J., Moya D., Peñuelas J., Pino J., Rodrigo A., Roura-Pascual N., Valladares F., Vilà M., Zamora R., Retana J. (en prensa a) The Mediterranean Basin woodlands as a global change laboratory: interactions among factors of change beyond drought effects. *Earth-Science Reviews* 00:000-000.

Doblas-Miranda, E., Martínez-Vilalta, J., Álvarez, A., Ávila, A., Bonet, F.J., Brotons, L., Castro, J., Curiel Yuste, J., Díaz, M., Ferrandis, P., García-Hurtado, E., Iriondo, J.M., Keenan, T., Latron, J., Lloret, F., Llusià, J., Loepfe, L., Mayol, M., Moré, G., Moya, D., Peñuelas, J., Pons, X., Poyatos, R., Sardas, J., Sus, O., Vallejo, R., Vayreda, J. y Retana, J. (en prensa b). Reassessing global change research priorities in the Mediterranean Basin: how far have we come and where do we go from here? *Global Ecology and Biogeography* 00:000-000.

Ewers, R.M., Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117-142.

Fierer, N., Schimel, J.P. 2003. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal* 67:798-805.

Fierer, N., Schimel, J.P., Holden, P.A. 2003. Influence of drying–rewetting frequency on soil bacterial community structure. *Microbial Ecology* 45:63-71.

Fitzgibbon, C.D. 1997. Small mammals in farm woodlands: the effects of habitat, isolation and surrounding land-use patterns. *Journal of Applied Ecology* 34:530-539.

Forner, A., Aranda, I., Granier, A., Valladares, F. 2014. Differential impact of the most extreme drought event over the last half century on growth and sap flow in two coexisting Mediterranean trees. *Plant Ecology* doi: 10.1007/s11258-014-0351-x (online first version).

García, F.J., Díaz, M., de Alba, J.M., Alonso, C.L., Carbonell, R., López de Carrión, M., Monedero, C., Santos, T. 1998. Edge effects and patterns of winter abundance of wood mice *Apodemus sylvaticus* in Spanish fragmented forests. *Acta Theriologica* 43:255-262.

Giorgi, F., Lionello, P. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63:90-104.

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. 2004. Importance of microhabitat and acorn burial on *Quercus ilex* early recruitment: non-additive effects on multiple demographic processes. *Plant Ecology* 172:287-297.

Gordo, O. y Sanz, J.J. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. - *Oecologia* 146: 484-495.

Grayston, S.J., Wang, S., Campbell, C.D., Edwards, A.C. 1998. Selective influence of plant species on microbial diversity in the rhizosphere. *Soil Biology and Biochemistry* 30:369-378.

Grigulis, K., Lavorel, S., Krainer, U., Legay, N., Baxendale, C., Dumont, M., Kastl, E., Arnoldi, C., Bardgett, R.D., Poly, F., Pommier, T., Schloter, M., Tappeiner, U., Bahn, M., Clément, J.C. 2013. Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services. *Journal of Ecology* 101:47-57.

Hamman, S.T., Burke, I.C., Stromberger, M.E. 2007. Relationships between microbial community structure and soil environmental conditions in a recently burned system. *Soil Biology and Biochemistry* 39:1703-1711.

Harris, R.F. 1981. Effect of water potential on microbial growth and activity. En: Parr, J.F., Gardner, W.R., Elliott, L.F. (eds.), *Water Potential Relations in Soil Microbiology*. American Society of Agronomy, pp. 23-95. Universidad de Michigan, Madison, Estados Unidos.

Hirsch, B.T., Kays, R., Pereira, V.E., Jansen, P.A. 2012. Directed seed dispersal towards areas with low conspecific tree density by a scatter-hoarding rodent. *Ecology Letters* 15:1423–1429.

Hueso, S., Hernández, T., García, C. 2011. Resistance and resilience of the soil microbial biomass to severe drought in semiarid soils: The importance of organic amendments. *Applied Soil Ecology* 50:27-36.

Huxman, T.E., Snyder, K.A., Tissue, D.T., Leffler, J.A., Ogle, K., Pockman, W.T., Sandquist, D.R., Potts, D.L., Schwinning, S. 2004. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. *Oecologia* 141(2):254-68.

IPCC 2007. *Climate Change 2007 - Syntesis report*. IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change c/o World Meteorological Organization (WMO). Geneva, Switzerland. Disponible en: http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm

Jacobs, L.F. 1992. The effect of handling time on the decision to cache by gray squirrels. *Animal Behavior* 43:522-524.

Kieft, T.L., Soroker, E., Firestone, M.K. 1987. Microbial biomass response to a rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil Biology and Biochemistry* 19:119-126.

Lamar, R.T., Dietrich, D.M. 1990. In situ depletion of pentachlorophenol from contaminated soil by *Phanerochaete* spp. *Applied and Environmental Microbiology* 56:3093-3100.

Lázaro-Nogal, A., Matesanz, S., Gimeno, T., Escudero, A., Valladares, F. 2012. Fragmentation modulates the strong impact of habitat quality and plant cover on fertility and microbial activity of semiarid gypsum soils. *Plant Soil* 358:213-223.

Lloret, F., Siscart, D., Dalmases, C. 2004. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology* 10:2092-2099.

Magid, J., Kjærgaard, C., Gorissen, A., Kuikman, P.J. 1999. Drying and rewetting of a loamy sand soil did not increase the turnover of native organic matter, but retarded the decomposition of added ^{14}C-labelled plant material. *Soil Biology and Biochemistry* 31:595-602.

Manzoni, S., Schimel, J.P., Porporato, A. 2011. Responses of soil microbial communities to water stress: results from a meta-analysis. *Ecology* 93:930-938.

Matesanz, S., Escudero, A, Valladares, F. 2009. Influence of three global change drivers on a Mediterranean shrub. *Ecology* 90:2609-2621.

Matesanz, S., Valladares, F. 2014. Ecological and evolutionary responses of Mediterranean plants to global change. *Environmental and Experimental Botany* 103:53-67.

Matías, L., Castro, J., Zamora, R. 2011. Soil-nutrient availability under a global-change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. *Global Change Biology* 17:1646-1657.

Moreno, G., Cubera, E. 2008. Impact of stand density on water status and leaf gas exchange in *Quercus ilex. Forest Ecology and Management* 254:74-84.

Moreno, S., Kufner M. B. 1988. Seasonal patterns in the wood mouse-population in Mediterranean scrubland. *Acta Theriologica* 33:79-85.

Navarro-García, F., Casermeiro, M.Á., Schimel, J.P. 2012. When structure means conservation: Effect of aggregate structure in controlling microbial responses to rewetting events. *Soil Biology and Biochemistry* 44:1-8.

Ninyerola, M., Pons, X., Roure, J.M. 2005. *Atlas climático digital de la Península Ibérica. metodología y aplicaciones en bioclimatología y geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra. Revisado 30/04/2014. Disponible en: www.opengis.uab.es/wms/iberia/index.htm.

Ogaya, R., Peñuelas, J. 2003. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 50:137-148.

Orchard, V.A., Cook, F.J. 1983. Relationship between soil respiration and soil moisture. *Soil Biology and Biochemistry* 15:447-453.

Parmesan, C., Burrows M.T., Duarte, C.M., Poloczanska, E.S., Richardson, A.J., Schoeman, D.S., Singer, M.C. 2013. Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecology Letters* 16:58-71.

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Acorn dispersal by rodents: The importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12:432–439.

Pias, B., Matesanz S., Herrero A., Gimeno T.E., Escudero A., Valladares F. 2010. Transgenerational effects of three global change drivers on an endemic Mediterranean plant. *Oikos* 119:1435-1444.

Placella, S.A., Brodie, E.L., Firestone, M.K. 2012. Rainfall-induced carbon dioxide pulses result from sequential resuscitation of phylogenetically clustered microbial groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109:10931-10936.

Pons, J., Pausas, J.G. 2008. Modelling jay (*Garrulus glandarius*) abundance and distribution for oak regeneration assessment in Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management* 256:578-584.

Poyatos, R., Llorens, P., Piñol, J., Rubio, C. 2008. Response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.) to soil and atmospheric water deficits under Mediterranean mountain climate. *Annals of Forest Science* 65:306 p1-13.

Puerta-Piñero, C., Gómez, J.M., Schupp E.W. 2010. Spatial patterns of acorn dispersal by rodents: do acorn crop size and ungulate presence matter? *Oikos* 119:179-187.

Pulido, F.J., Díaz, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *EcoScience* 12:92-102.

Pulido, F., García, E., Obrador, J.J., Moreno, G. 2010. Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology* 47: 1272-1281.

Raich, J.W., Potter, C.S. 1995. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles* 9:23-36.

Rantalainen, M.-L., Haimi, J., Fritze, H., Pennanen, T., Setälä, H. 2008. Soil decomposer community as a model system in studying the effects of habitat fragmentation and habitat corridors. *Soil Biology and Biochemistry* 40:853-863.

Reichstein, M., Tenhunen, J.D., Roupsard, O., Ourcival, J.M., Rambal, S., Miglietta, F., Peressotti, A., Pecchiari, M., Tirone, G., Valentini, R. 2002. Severe drought effects on ecosystem CO_2 and H_2O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology* 8:999-1017.

Repetto-Giavelli, F., Cavieres, L.A., Simonetti, J.A. 2007. Respuestas foliares de *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (Elaeocarpaceae) a la fragmentación del bosque maulino. *Revista Chilena de Historia Natural* 80:469-477.

Rivas-Martínez, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 37:251-268.

Rosario, I.T., Mathias M.L. 2004. Annual weight variation and reproductive cycle of the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in a Mediterranean environment. *Mammalia* 68:133-140.

Santos, T., Tellería, J.L. (Eds.) 1998. *Efectos de la fragmentación de los bosques sobre los vertebrados de las mesetas ibéricas*. Organismo autónomo "Parques Nacionales", Madrid. España.

Santos, T., Tellería, Carbonell R. 2002. Bird conservation in fragmented Mediterranean forests of Spain: effects of geographical location, habitat and landscape degradation. *Biological Conservation* 105:113–125.

Sardans, J., Peñuelas, J. 2004. Increasing drought decreases phosphorus availability in an evergreen Mediterranean forest. *Plant Soil* 267:367-377.

Sardans, J., Peñuelas, J. 2007. Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. *Functional Ecology* 21:191-201.

Schimel, J. 1995. Ecosystem consequences of microbial diversity and community structure. En: Chapin, F.S.III., Körner, C. (eds.), *Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences,* pp. 239-254. Springer Berlin Heidelberg, Alemania.

Schimel, J., Gulledge, J.M., Clein-Curley, J.S., Lindstrom, J.E., Braddock, J.F. 1999. Moisture effects on microbial activity and community structure in decomposing birch litter in the Alaskan taiga. *Soil Biology and Biochemistry* 31:831-838.

Schimel, J., Balser, T.C., Wallenstein, M. 2007. Microbial stress-response physiology and its implications for ecosystem function. *Ecology* 88:1386-1394.

Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353.

Smit, C., Díaz, M., Jansen, P.A. 2009. Establishment limitation of holm oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota* (Desf.) Samp.) in a Mediterranean savanna – forest ecosystem. *Annals of Forest Sciences* 66:511-517.

Stephan, A., Meyer, A.H., Schmid, B. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 88:988-998.

Sunyer, P., Muñoz, A., Bonal, R., Espelta, J.M. 2013. The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. *Functional Ecology* 27:1313-1321.

Tattersall, F.H., Macdonald, D.W., Hart, B.J., Manley, W.J., Feber, R.E. 2001. Habitat use by wood mice (Apodemus sylvaticus) in a changeable arable landscape. *Journal of Zoology* 255: 487-494.

Tew, T.E., Macdonald, D.W. 1993. The effects of harvest on arable wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Biological Conservation* 65:279-283.

Tognetti, R., Longobucco, A., Miglietta, F., Raschi, A. 1999. Water relations, stomatal response and transpiration of *Quercus pubescens* trees during summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Tree Physiology* 19:2161-270.

Torre, I., Díaz, M. 2004. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica* 25:137-143.

Travis, J.M.J. 2003. Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270:467-473.

Valladares, F., Zaragoza-Castells, J., Sánchez-Gómez, D., Matesanz, S., Alonso, B., Portsmuth, A., Delgado, A., Atkin, O.K. 2008. Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Annals of Botany* 102:923-933.

Valladares, F., Benavides R., Rabasa, S.G., Díaz, M., Pausas, J.G., Paula, S., Simonson, W.D. 2014. Global change and Mediterranean forests: current impacts and potential responses. En: Coomes, D.A., Burslem, D.F.R.P., Simonson, W.D. (eds.), *Forests and Global Change,* pp. 47-75. Cambridge University Press Cambridge, Reino Unido.

Vander Wall, S.B. 2010 How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:989-997.

Vilagrosa, A., Hernández, E.I., Luis, V.C., Cochard, H., Pausas, J. 2014. Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist* 201:1277-1288.

Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., van der Putten, W.H., Wall, D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633.

Zhang, Z.B., Usher, M.B. 1991. Dispersal of wood mice and bank voles in an agricultural landscape. *Acta Theriologica* 36:239-245.

Apéndice 1

Descripción de las zonas de estudio

En la localidad mésica, en las cercanías del municipio de Lerma, provincia de Burgos (41º58'-42º02'N, 03º45'-03º52'E; 930 msnm), se estudiaron fragmentos de bosque en un área de 66 500 ha, separados por al menos 50 metros unos de otros en un máximo de 11 km. La especie arbórea dominante es *Quercus ilex*, con ejemplares aislados de quejigos (*Q. faginea)* y juníperos (*Juniperus thurifera*), con un sotobosque típico de regiones supramediterráneas (e.g. *Cistus laurifolius, Genista scorpius, Thymus zygis*) (para más información, Santos y Tellería 1998).

En la localidad xérica, en las cercanías del municipio de Quintanar de la Orden, provincia de Toledo (39º30'-39º35'N, 02º47'-02º59'E; 870 msnm), se estudiaron fragmentos de bosque en un área de 3850 ha, separados por al menos 50 metros unos de otros en un máximo de 8 km. La cobertura arbórea dominante es también *Q. ilex* con sotobosque compuesto por coscojas (*Q. coccifera*) y otras especies características de regiones mesomediterráneas (e.g. *Asparagus acutifolius, Cistus ladanifer, Rhamnus lycioides, R. alaternus*) (para más información, Santos y Tellería 1998). Los suelos dominantes en ambos sitios están clasificados como Cambisoles (cálcicos), arenosos, con un 11 % de arena, 42 % de limo y 47 % de arcilla para la región mésica y 17 % de arena, 39 % de limo y 44 % de arcilla para la región xérica. Características fisicoquímicas de los suelos estudiados son presentadas en la **Tabla 1A**.

En ambas localidades en la actualidad, el bosque original se encuentra fragmentado debido a su conversión para el cultivo intensivo de cereales, leguminosas y algunos viñedos. Remanentes de bosque fueron dejados entre los cultivos y se encuentran actualmente embebidos en una matriz agrícola. De estos remanentes de bosque, se seleccionaron tres fragmentos grandes (más de 10 ha) y una serie de fragmentos pequeños (< 0.5 ha), con al menos dos encinas adultas.

En la zona de estudio se percibe una tendencia al incremento de los procesos de fragmentación en ambas regiones desde hace décadas (Santos y Tellería 1998), debido a la presión por cambio de uso del suelo para su conversión en tierras agrícolas u otros usos (e.g. campos de golf). Además, se espera que los encinares meridionales presenten una menor capacidad de recuperación forestal que sus homólogos norteños frente a las agresiones y a la degradación generalizada (Santos y Tellería 1998).

Variables medidas

Las líneas de investigación llevadas a cabo en las zonas de estudio incluyeron mediciones en campo, como las características físico-químicas del suelo, el estrés hídrico de las encinas (potencial hídrico, máxima eficiencia fotoquímica del fotosistema II), así como la producción y tamaño de bellotas. El potencial hídrico medido al amanecer se considera como el estado hídrico base de la planta (**Fig. 3**), siendo ampliamente utilizado como un buen indicador de estrés hídrico de la planta (e.g. Tognetti et al. 1999; David et al. 2007; Poyatos et al. 2008). Mediante ensayos en condiciones controladas se determinó la diversidad de microorganismos en el suelo, su funcionalidad (respiración y actividades enzimáticas), y su respuesta a sequía y rehidratación. Asimismo, la germinación y emergencia de plántulas.

En el caso de la dispersión se caracterizó la estructura del paisaje (a lo largo de 180 transectos de 20 m), la abundancia de roedores a comienzos y finales del otoño-invierno (Noviembre, Marzo) y las cosechas de bellotas (medida semicuantitativa 0-24). La diferencia de las abundancias de roedores entre Noviembre y Marzo (convertidas a logaritmo + 1) son usadas como un subrogado del acoplamiento fenológico entre encina y ratón. Valores cercanos a 0 indican que en Noviembre los ratones ya habían comenzado a reproducirse por lo que los picos de abundancia de roedores coinciden con la caída de las bellotas. Por el contrario, valores positivos indican que la abundancia creció a lo largo del invierno. A mediados de otoño los roedores todavía no habían comenzado su actividad reproductora por lo que los picos de abundancia de roedores no coinciden con la caída del fruto. Con respecto a los patrones de dispersión, un total de 2430 semillas fueron ofertadas a lo largo del invierno de 2012 en 90 árboles focales (15 en cada localidad y nivel de fragmentación). Se midieron las tasas de movilización de las semillas, el estado de las mismas durante las primeras tres noches (movilizada, roída, comida, almacenada) y sus distancias de movilización. Las semillas almacenadas en diciembre y enero fueron monitoreadas hasta marzo con la finalidad de conocer las tasas de supervivencia a finales del invierno.

Tabla 1A. *Resumen de las características fisicoquímicas del suelo en bosques de encinares fragmentados. Valores medios ± EE. Diferencias significativas (P < 0.05) son indicadas con mayúsculas (entre localidades para un tamaño de fragmento) y minúsculas (entre tamaño de fragmento para un localidad). Elaborada a partir de Flores-Rentería et al. (datos sin publicar).*

Table 1A. *Summary of the physicochemical characteristics of soils from fragmented Holm oak forest. Data = mean ± SE. Significant differences (P < 0.05) are indicated with capital letters (among localities for a given fragment size) and lower case letters (among fragment size for a given locality). Elaborated from Flores-Rentería et al. (datos sin publicar).*

	Localidad mésica		**Localidad xérica**	
	Grandes	**Pequeños**	**Grandes**	**Pequeños**
Capacidad de retención de agua (%)	$40.1 \pm 2.4^{A,b}$	$49.8 \pm 2.2^{A,a}$	$38.9 \pm 0.9^{A,b}$	$45.2 \pm 1.6^{A,a}$
Materia orgánica (%)	$12.1 \pm 1.9^{A,b}$	$19.8 \pm 2.4^{A,a}$	$10.3 \pm 0.7^{A,b}$	$14.1 \pm 1.8^{A,a}$
pH	$7.1 \pm 0.3^{B,a}$	$7.3 \pm 0.1^{B,a}$	$7.9 \pm 0.04^{A,a}$	$7.9 \pm 0.03^{A,a}$
Nitrógeno orgánico	$0.4 \pm 0.1^{A,b}$	$0.8 \pm 0.1^{A,a}$	$0.3 \pm 0.02^{A,b}$	$0.5 \pm 0.1^{A,a}$
P_2O_5 (mg Kg^{-1})	$13.8 \pm 1^{A,b}$	$34.4 \pm 4.2^{A,a}$	$2.5 \pm 0.4^{B,b}$	$16.5 \pm 1.7^{B,a}$
K^+ ($g \cdot Kg^{-1}$)	$0.\ 34 \pm 0.06^{B,b}$	$0.53 \pm 0.04^{B,a}$	$0.57 \pm 0.04^{A,b}$	$0.79 \pm 0.06^{A,a}$