



UNIVERSIDAD DE JAÉN
Facultad de Ciencias Experimentales

Trabajo Fin de Grado

EL PAPEL DE LAS REDES DE INTERACCIONES PLANTA-DISPERSANTE EN LA DINÁMICA DE RECLUTAMIENTO DE PLANTAS EN EL SUR DE ESPAÑA

Alumno/a: Juan Alberto Martos Berlanga

Junio, 2021



**UNIVERSIDAD
DE JAÉN**



Trabajo Fin de Grado

EL PAPEL DE LAS REDES DE INTERACCIONES PLANTA- DISPERSANTE EN LA DINÁMICA DE RECLUTAMIENTO DE PLANTAS EN EL SUR DE ESPAÑA



Alumno: Juan Alberto Martos Berlanga

Jaén, Junio, 2021

INDEX

RESUMEN / ABSTRACT	4
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1. El ambiente mediterráneo	5
<i>1.3.1. Clima</i>	<i>5</i>
<i>1.3.1. Fitogeografía</i>	<i>5</i>
1.2. Plantas de frutos carnosos	6
1.3. Dispersantes	6
<i>1.3.1. Dispersantes no avianos</i>	<i>6</i>
<i>1.3.1. Aves dispersantes</i>	<i>7</i>
1.4. Consecuencias de la interacción planta-dispersante	8
1.5. Origen de la relación	9
1.6. Factores que moldean la interacción	9
<i>1.6.1. Fenología de la planta</i>	<i>9</i>
<i>1.6.2. Tamaño del fruto</i>	<i>9</i>
<i>1.6.3. Características nutricionales del fruto</i>	<i>10</i>
<i>1.6.4. Aspectos de las aves</i>	<i>10</i>
2. OBJETIVO	11
3. MATERIAL Y MÉTODOS	11
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	13
4.1. Propiedades de la red planta-dispersante (conectancia y ...)	16
4.2. Red de reclutamiento planta-planta	16

4.3. Tests de la hipótesis	19
4.3.1. <i>Probabilidad de reclutamiento de una especie bajo otra: pij</i>	20
4.3.2. <i>Frecuencia de reclutamiento de una especie bajo otra: fij</i>	23
4.3.3. <i>Densidad de reclutamiento de una especie bajo otra: dij</i>	26
4.3.4. <i>Eficiencia de reclutamiento de una especie bajo otra: eij</i>	28
5. CONCLUSIÓN	31
6. BIBLIOGRAFÍA	32

RESUMEN

En este proyecto se ha recopilado información de diversas fuentes bibliográficas sobre las interacciones planta-dispersante así como planta-planta en el sur de España, incorporando también datos sobre los hábitos estacionales de ambos grupos (fenología y migración). Una vez organizada esta información se ha realizado, en primer lugar, un listado tanto de aves como plantas del sur peninsular implicadas en estas interacciones. Posteriormente se han unificado estos listados para formar una red planta-dispersante. Esta red se ha utilizado junto a la información obtenida sobre la interacción planta-planta para realizar un exhaustivo análisis estadístico a través de dichas interacciones para dilucidar el papel de esta relación en la dinámica de reclutamiento de plantas en esta región. En este análisis, se ha examinado el éxito de una planta para “reclutarse” bajo otra en función, tanto del grado de solapamiento de aves que participan en su dispersión, como de la época de dispersión de sus semillas. Finalmente, se ha concluido que la probabilidad de reclutamiento aumenta debido a un mayor solapamiento de aves dispersantes, situación que ocurre en verano.

ABSTRACT

In this project, information has been compiled from various bibliographic sources on plant-disperser as well as plant-plant interactions in southern Spain, also incorporating data on the seasonal habits of both groups (phenology and migration). Once this information was organized, a list of both birds and plants from the south of the peninsula involved in these interactions was first made. Later these lists have been unified to form a plant-disperser network. This network has been used together with the information obtained on the plant-plant interaction to carry out an exhaustive statistical analysis through these interactions to elucidate the role of this relationship in the recruitment dynamics of plants in this region. In this analysis, the success of a plant to "recruit" under another has been examined in terms of both the degree of overlap of birds that participate in its dispersal, and the time of dispersal of its seeds. Finally, it has been concluded that the recruitment probability increases due to a greater overlap of dispersing birds, a situation that occurs in summer.

1. INTRODUCCIÓN

La dinámica de las comunidades vegetales depende en buena medida de los procesos que determinan el reclutamiento de nuevos ejemplares. Estos procesos comienzan con la dispersión de las semillas, que deben alcanzar lugares con microambientes adecuados para su germinación, crecimiento y supervivencia. Muchas especies de plantas dispersan sus semillas mediante su interacción mutualista con aves frugívoras. A nivel de comunidades, estas interacciones planta-dispersante se están estudiando mediante una aproximación de redes ecológicas. Los trabajos realizados hasta la fecha sobre este tipo de redes apenas han empezado a desentrañar sus implicaciones ecológicas. En este trabajo se explora, a partir de información publicada en revistas científicas, la posible relación entre la estructura de las redes planta-dispersante del sur de la península Ibérica y las interacciones de reclutamiento entre este tipo de plantas. La hipótesis de trabajo propone que las especies de plantas que comparten más especies de aves dispersantes y que solapan más su fenología de fructificación, tienen mayor probabilidad de reclutarse unas bajo otras.

1.1. El ambiente mediterráneo

1.1.1. Clima

La bibliografía consultada se adhiere a la descripción del clima mediterráneo de acuerdo a di Castri (1981): *El clima mediterráneo se encuentra en un régimen transicional entre los climas templado y tropical seco, caracterizado por una concentración de precipitaciones en invierno, ocurrencia de una sequía en verano de duración variable, veranos cálidos a calurosos e inviernos frescos a fríos.*

Dicho clima es relativamente joven geológicamente, surgiendo hace unos 3,2 millones de años (durante el Plioceno). Suc (1984). Lo que implica que, como veremos más adelante, la mayoría de plantas de fruto carnoso ya se encontraban presentes en la región geográfica a la que debe su nombre el clima.

1.1.2. Fitogeografía

Los datos recopilados en la bibliografía consultada se ciñen a las provincias fitogeográficas bética y lusitano-andaluza litoral, aunque en la sección de materiales y métodos se razonará la reducción de los datos a analizar a tan sólo la primera de las provincias mencionadas.

Cabe destacar que una gran parte de estos hábitats han sido extirpados de su riqueza ecológica gracias a las diversas actividades humanas de aprovechamiento del medio. Los espacios restantes tampoco se libran de cierto grado de perturbación humana, como exponen Rodríguez *et al* (2017), Thirgood (1981) y Tomaselli (1976).

1.2. Plantas de frutos carnosos

De acuerdo a Herrera (1983, 1995), Herrera (1984) y Jordano (1984, 1992), las plantas de fruto carnoso suponen un 32-64% de las especies leñosas y se encuentran en un rango de 20-95% de la cubierta vegetal en cuanto a especies leñosas se trata en los hábitats de media-baja altitud menos perturbados.

Jordano (1992) sitúa la producción de frutos en hábitats del sureste peninsular entre 60 y 1400 x10³ frutos por hectárea, implicando de 6 a 100 kg de masa seca por hectárea. Estos valores posicionan la producción en un punto intermedio entre los bosques tropical y templado, como demuestra Herrera (1985).

Como se ha mencionado previamente, dichas plantas presentan una gran riqueza en cuanto a especies, pero además también muestra riqueza taxonómica a nivel de familia (Anacardiaceae, Oleaceae, Santalaceae, Myrtaceae, Lauraceae o Palmaceae), representando además a cada familia tan sólo 1 o 2 especies del mismo género. Esto se debe, según los trabajos de Debussche (1988), Herrera (1984), Izhakd y Safriel (1985) y Jordano (1984) a que estas familias se encuentran en los límites de su distribución, situando el eje de esta en los trópicos.

1.3. Dispersantes

1.3.1 Dispersantes no avianos

Pizo (2004) afirma que el papel de los invertebrados en la dispersión de semillas de frutos carnosos cobra mayor importancia conforme disminuye la latitud. Por otro lado, Traveset (1995) y Valido y Nogales (1994), valoran la dispersión llevada a cabo por reptiles como cuantitativamente poco relevante fuera de situaciones insulares. Finalmente, entre los mamíferos, Herrera (1989) establece que ciertos grupos del orden Carnivora adoptan dietas frugívoras durante el verano, dispersando hasta 27 especies de plantas de frutos carnosos; sin embargo, los mamíferos tienden a depositar sus heces en lugares abiertos, algo alejados de las plantas (p. ej. En prados, claros en la vegetación o sobre rocas), por lo que las interacciones planta-planta no está definidas por la dispersión que lleva a cabo esta clase. Sin embargo, las aves frugívoras se mueven de una planta a otra, depositando semillas bajo las plantas en las que se alimentan o descansan, por lo que su actividad sí que puede condicionar qué plantas se reclutan junto a cuales otras.

1.3.2. Aves dispersantes

Como afirma Herrera (1984), las aves son el mayor agente dispersante animal de plantas que producen frutos carnosos en el sureste peninsular. Sin embargo, no todas las aves participan y favorecen esta relación mutualista, pues se puede dividir la actividad de dichas aves con respecto a las especies de plantas implicadas en dos: Aves predadoras de semillas y aves dispersantes.

De acuerdo con Herrera (1984), el primer grupo suele estar compuesto de aves de tamaño pequeño a mediano, principalmente aquellos pertenecientes a las familias Fringillidae y Paridae. Por otro lado, los dispersantes legítimos pertenecen principalmente a las familias Turdidae, Sylviidae y Muscicapidae; de hecho, Herrera (1995) las describe de la siguiente manera: *La mayoría de aves dispersantes legítimas son paseriformes de tamaño pequeño a mediano (rango de masa corporal entre 10 y 110 g). (...) En todos los ecosistemas mediterráneos estudiados hasta ahora, los dispersantes de semillas más importantes son una combinación de especies de los géneros Sylvia, Turdus y Erithacus.* Sin embargo la diferenciación entre dispersantes legítimos y depredadores de frutos es también dependiente del contexto, pues bajo ciertas circunstancias, especies de depredadores pueden actuar como dispersantes y viceversa.

Como indica Cramp (1988, 1992), salvo contadas excepciones, las aves dispersantes del sur de la península son migrantes de media a larga distancia que crían en el centro y norte de Europa, adoptando una dieta casi completamente frugívora durante el invierno. Algunas de estas aves, tal y como explican Herrera (1988) e Izhakd y Safriel (1985) son invernantes subsaharianos, apareciendo en la península sólo de paso durante las estaciones de primavera y otoño. Sin embargo, la mayoría pasan el invierno en la península.

1.4. Consecuencias de la interacción planta-dispersante

De acuerdo con Herrera (1995), dicha relación implica un agotamiento de entorno al 90% de la producción de frutos en áreas de baja altitud y rondando el 60% en áreas de mayor altitud.

Herrera (1995) también indica: *Las especies dispersadas por aves tienen una clara ventaja sobre las de frutos secos en la colonización de parches de hábitat recientemente disponibles*. Lo cual nos lleva a las redes de reclutamiento.

Las redes de reclutamiento describen qué especies de plantas se reclutan en la proximidad de cuáles otras. Estas relaciones son importantes para la dinámica de la vegetación porque establecen qué especies pueden reemplazar a los ejemplares adultos de la misma u otra especie cuando mueran. Los procesos que determinan la estructura de la red de reclutamiento (en este caso las interacciones con los dispersantes) pueden, por tanto, afectar a la dinámica de la vegetación. Así lo muestran Alcántara *et al.* (2019).

Por otro lado, dicha interacción no solo favorece a la planta, Jordano (1988) y Thomas (1979) demuestran que una dieta frugívora permite a, en este caso, la curruca mosquitera (*Sylvia borin*) poseer una mayor masa corporal que los miembros de su misma especie con una dieta principalmente insectívora. Otro caso que demostraría el beneficio para las aves sería el que explican Ióale y Benvenuti (1982), donde constatan que la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y el petirrojo (*Erithacus rubecula*) obtienen las grasas necesarias para sobrevivir a las frías noches invernales de frutos ricos en lípidos.

1.5. Origen de la relación

De acuerdo con Herrera (1995): *La flora contemporánea de la cuenca mediterránea representa un heterogéneo surtido de linajes con variados orígenes en el tiempo y el espacio*. Herrera (1992) también indica que la producción de frutos carnosos es altamente infrecuente en linajes que o bien se formaran en el clima mediterráneo o inmigraran a este (5,6%), siendo el resto (94,4%), taxones remanentes de la flora tropical y subtropical que había en Europa cuando la región todavía era tropical.

Por otro lado, es llamativo que, de las especies leñosas que aparecieron en la cuenca del Mediterráneo, hayan desaparecido 47,4% de aquellas que producían frutos carnosos frente al 69,2% de aquellas que no. Esta información es adoptada por Herrera (1992) como una ventaja demográfica de los primeros con respecto a los segundos pero, dicha ventaja no se pudo deber a la acción de las aves dispersantes puesto que Lambrecht (1964) sitúa la aparición tanto de las especies dispersantes como de sus costumbres migratorias en el Pleistoceno.

1.6. Factores que moldean la interacción

1.6.1. Fenología de la planta

Según Herrera (1986) y Obeso (1985), la mayor parte de las plantas dispersadas por aves del sur peninsular fructifican durante el otoño y principios de invierno si se trata de altitudes medias y bajas, y a finales de verano y durante el otoño en las zonas de mayor altitud. Por otro lado, Herrera (1988) describe cómo *Osyris quadripartita* fructifica a lo largo de todo el año en el suroeste peninsular, aunque el grueso de su producción igualmente se concentre en otoño-invierno. Parejo a esto, la densidad de aves frugívoras aumenta de 6 a 15 veces durante los periodos de máxima producción de frutos.

1.6.2. Tamaño del fruto

Herrera (1985) describe una correlación entre el diámetro de los frutos y el tamaño de los dispersantes. Pese a que tanto los frutos como los dispersantes aumentan en tamaño con la altitud, se cree que esta segregación en el tamaño de los dispersantes no es consecuencia del aumento en el diámetro del fruto sino más bien debida a una mejor predisposición a las condiciones térmicas. Por otro lado, sí existe una selección por parte de los dispersantes hacia los frutos más pequeños a nivel de especie e incluso fenotípico. Esto lo demuestra Herrera (1985) al observar que en diversos géneros de plantas con especies que se segregan altitudinalmente, las especies propias de menores altitudes presentaban frutos con menor diámetro. Por otro lado, Alcántara *et al.* (2003), muestran que no sólo el tamaño del fruto afecta esta interacción, sino que se da una situación de "trade-off" en cuanto al tamaño de la semilla: entre el éxito de dispersión (mayor cuanto más pequeña es la semilla) y el éxito de germinación y supervivencia (mayor cuanto más grande es la semilla).

1.6.3. Características nutricionales del fruto

Las características nutricionales de los frutos están relacionadas con la época de fructificación de estos. Debussche *et al.* (1987) indican que, por un lado, los frutos que maduran en verano poseen una mayor concentración de agua e hidratos de carbono, muy necesarios para las aves durante esta época de sequía. Por otro lado, los frutos cuya maduración se acerca más al invierno poseen una mayor concentración de lípidos, lo que, como hemos visto anteriormente, ayuda a los frugívoros a sobrellevar el descenso en la temperatura ambiental.

1.6.4. Aspectos de las aves

No solo es mayor la densidad tanto de aves como de frutos carnosos en altitudes menores, sino que, Guitián *et al.* (1992) y Jordano (1994) afirman que la disponibilidad de estos últimos fluctúa menos.

Las aves dispersantes del Mediterráneo alternan una dieta rica en invertebrados durante primavera-verano con una rica en frutos durante otoño-invierno. Berthold (1976) y Simons y Bairlein (1990) han demostrado que, al menos algunas especies (*Sylvia atricapilla* y *Sylvia borin* en este caso) deben este cambio brusco en su alimentación a un ritmo endógeno en sus preferencias alimentarias, no

a el cambio en la abundancia de una fuente de alimento u otra. Bairlein (1991) además demostró que en el caso de la curruca mosquitera, el cambio va acompañado de una hiperfagia y aumento en la eficiencia de asimilación.

Frente a la misma abundancia de frutos, los grandes dispersantes (géneros *Sylvia*, *Turdus* y *Erithacus*) dependían en mayor medida en la ingesta de estos que, por ejemplo, aves depredadoras de semillas (familias Fringillidae y Paridae). Herrera (1984) ofrece dos explicaciones ante esta situación: recayendo la primera en la morfología de los primeros, caracterizados por picos más anchos y planos, además de una mayor amplitud bucal con respecto al pico, que les permite ingerir los frutos completos. Sin embargo, parece ser que la mayor diferencia entre dispersantes legítimos y depredadores de semillas, la marca las adaptaciones digestivas, siendo menor el tiempo que tardan en tragar los primeros con respecto a los segundos en aves de similar tamaño corporal (un menor tiempo al tardar en pasar un fruto no implica un intestino de menor longitud, de hecho los dispersantes presentan un tracto de mayor extensión, lo que aumenta la eficiencia asimilatoria).

2. OBJETIVO

El objetivo general del trabajo es explorar la relación entre la red de interacciones planta-dispersante y la red de interacciones de reclutamiento entre plantas en comunidades vegetales del sur de España. Más concretamente, este estudio aborda la hipótesis de que las especies de plantas que comparten más especies de aves dispersantes y que solapan más su fenología de fructificación, tienen mayor probabilidad de reclutarse unas bajo otras.

3. MATERIAL Y MÉTODOS

Para construir la red planta dispersante del sur de España, se emplearon dos fuentes de datos. (A) Se realizó una búsqueda bibliográfica en Google Académico con las palabras clave "frugivory", "seed dispersal", "Mediterranean", "Spain" (también en español). De los trabajos obtenidos, se seleccionaron los que presentaron datos originales sobre las especies de plantas y sus aves dispersantes. (B) Se descargaron datos de redes planta-dispersante de la península Ibérica existentes en el repositorio "Web of Life". De estas redes se eliminaron aquellas aves que se comportan principalmente como depredadores de pulpa (p. ej.: familias Paridae, Fringillidae o Picidae). Además, como indican Debussche e Isenmann (1990) y Santos y Tellería (1994), las interacciones planta-dispersante están gravemente distorsionadas en hábitats mediterráneos muy perturbados, por lo tanto, los datos obtenidos de investigaciones llevadas a cabo en hábitats alterados por humanos no serán considerados en esta revisión, así como las plantas de frutos carnosos características de dichos hábitats (*Solanum nigrum*).

Por otro lado, los datos sobre interacciones de reclutamiento entre plantas se han obtenido del artículo publicado por Alcántara et al. (2018). Se han empleado solamente las redes correspondientes a 6 comunidades situadas en la Sierra de Jaén. Estas seis redes se han combinado para formar una sola red local en la que se indica la frecuencia de cada interacción. A partir de los datos de frecuencia y cobertura de cada especie se han obtenido cuatro descriptores de la interacción planta-planta: probabilidad de interacción (codificada como 0/1); frecuencia de interacción (f_{ij}) medida como el número total de reclutas de la especie i encontrados bajo ejemplares de la especie j ; densidad de reclutamiento (d_{ij}) medida como el número total de reclutas de la especie i encontrados por metro cuadrado muestreado bajo ejemplares de la especie j ; eficiencia de la interacción, medida como el número total de reclutas de la especie i encontrados por metro cuadrado muestreado bajo ejemplares de la especie j y por metro cuadrado de la especie i presente en la parcela.

Para testar la hipótesis se debe comprobar si el éxito de las interacciones entre plantas depende de la similaridad de las comunidades de dispersantes y de la época en que son dispersadas las semillas. Para ello se emplearán modelos generales linealizados mixtos (GLMM) en los que la variable dependiente será un indicador del éxito de la interacción (p_{ij} , f_{ij} , d_{ij} , e_{ij}) y las variables predictoras serán la

abundancia (cover) de cada especie, su estación de dispersión y el solapamiento de sus dispersantes. Además, los modelos incluirán como efectos aleatorios el lugar (SITE) y la identidad de las especies canopy y recruit. Cuando fue necesario según los tests de ajuste de los valores predichos o por la distribución de los residuos, en cada análisis se añadieron términos de incremento de ceros (zero inflation terms) para controlar el exceso de ceros respecto a los permitidos por la distribución empleada en el ajuste; se empleó la abundancia de cada especie como predictora de la probabilidad de que un cero observado fuera debido a la escasez de una o de ambas especies.

El software de análisis empleado será Rstudio.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tras una extensa búsqueda y recopilación de información entre las diversas fuentes consultadas, se obtuvo la siguiente tabla (Tabla 4.1), en la que se relacionan plantas dispersadas por aves y aves dispersantes. Se trata de un sistema binario en el que el número 1 indica interacción registrada y 0 indica que no existe constatación de ella. Además, el número 0 presentará dos coloraciones. Constatando el negro la ausencia de interacción e indicando el rojo la falta de constatación de tanto interacción como ausencia de esta.

Se encuentran representadas las interacciones constatadas en diferentes localizaciones a lo largo de Andalucía, ya que todavía no se ha procedido a concretar el análisis a las 6 comunidades mencionadas previamente.

Tabla 4.1. Representadas las aves dispersantes en las columnas y las plantas dispersadas en las filas, ordenadas ambas en orden alfabético del género.

	<i>Columba palumbus</i>	<i>Corvus corax</i>	<i>Corvus corone</i>	<i>Cyanopica cyanus</i>	<i>Erithacus rubecula</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>	<i>Garrulus glandarius</i>	<i>Luscinia megarhynchos</i>	<i>Muscicapa striata</i>	<i>Phoenicurus ochruros</i>	<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	<i>Pica pica</i>	<i>Saxicola torquata</i>	<i>Sitta europaea</i>	<i>Sturnus unicolor</i>	<i>Sylvia atricapilla</i>	<i>Sylvia borin</i>	<i>Sylvia cantillans</i>	<i>Sylvia communis</i>	<i>Sylvia conspicillata</i>	<i>Sylvia hortensis</i>	<i>Sylvia melanocephala</i>	<i>Sylvia undata</i>	<i>Turdus iliacus</i>	<i>Turdus merula</i>	<i>Turdus philomelos</i>	<i>Turdus pilaris</i>	<i>Turdus torquatus</i>	<i>Turdus viscivorus</i>
<i>Arbutus unedo</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Amelanchier ovalis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Berberis hispanica</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Crataegus monogyna</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Daphne gnidium</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Daphne laureola</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Juniperus communis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Juniperus phoenicea</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Olea europaea</i>	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Phillyrea latifolia</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1
<i>Phillyrea angustifolia</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Pistacia lentiscus</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Pistacia terebinthus</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0
<i>Prunus mahaleb</i>	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1
<i>Rhamnus alaternus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamnus lycioides</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhamnus saxatilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Rosa canina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Sorbus aria</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Sorbus torminalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Viburnum tinus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0

A partir de la tabla anterior, se puede obtener la siguiente representación de la red de interacciones planta-dispersante (Figura 4.2).

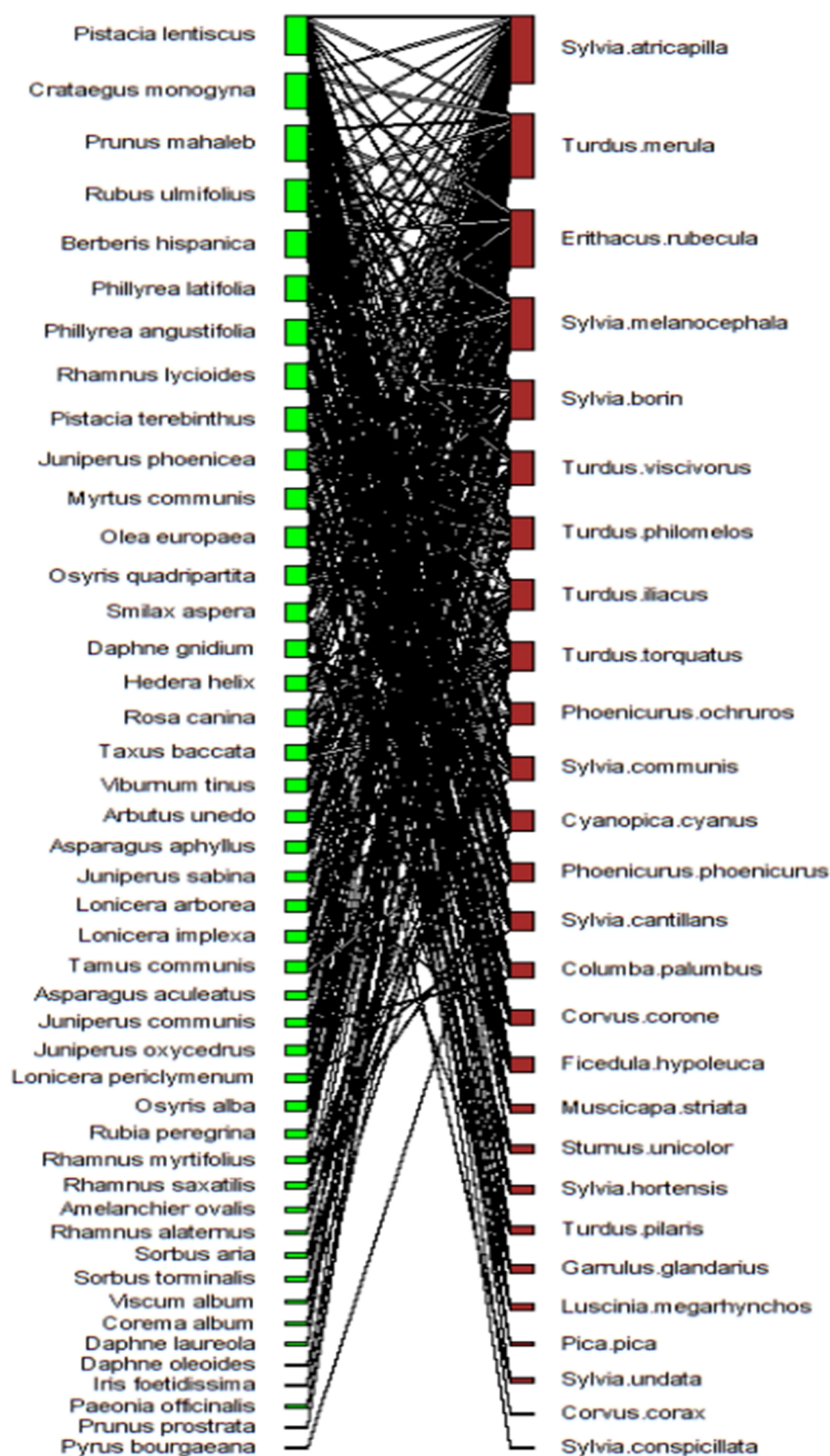


Figura 4.2. Representación del gráfico de interacción de la red de interacciones planta-dispersor. Las especies se han ordenado de mayor a menor número de interacciones.

La figura anterior proporciona una visión de conjunto de la red, pero por sí sola no permite valorar sus propiedades. La descripción de las redes se basa en el cálculo de una serie de parámetros que cuantifican distintos aspectos de las mismas. Estos parámetros se pueden agrupar en tres niveles: red, grupo y nodo. A continuación, se han calculado los descriptores más empleados en redes mutualistas.

4.1 Propiedades de la red planta-dispersante (conectancia y anidamiento)

La conectancia se refiere a la proporción de posibles enlaces realmente registrados. De acuerdo con Dormann (2020): *La baja conectividad puede ser causada por una alta especialización o por baja intensidad de muestreo. Lo mismo es cierto para la “temperatura” de una especie, que (típicamente) aumenta con el esfuerzo de muestreo, así como con la generalización.*

Mientras que según Rodríguez-Gironés y Santamaría (2006), el anidamiento es el valor devuelto que indica la "temperatura" de la matriz, que es baja (0) para una matriz perfectamente anidada.

Esta red ofrece un valor de conectancia de 0,22, que es moderado. Por otro lado, el anidamiento obtiene un valor de 12,88; más de lo que cabría esperar por azar (47,8).

4.2. Red de reclutamiento planta-planta

Es a partir de aquí donde se empleará la red de reclutamiento de bosques mixtos de la Sierra Sur de Jaén publicada por Alcántara *et al.* (2018). En este estudio se van a explorar solamente las interacciones entre plantas que son dispersadas por aves. No obstante, las interacciones planta-dispersante tienen lugar en un contexto de comunidades donde existen muchas otras especies que no son dispersadas por aves. Por tanto, es importante tener una idea clara de cómo de frecuentes son la especies dispersadas por aves respecto al total de la comunidad. Para ello podemos comparar la red total de reclutamiento frente a la red en la que solo aparecen especies dispersadas por aves.

Los datos obtenidos se representan en la figura 4.3. Donde las flechas indican los valores tanto de “in-degree” como de “out-degree”, siendo definidos estos por Matei (2011) de la siguiente manera: El grado (degree) es la medida del número total de aristas conectadas a un vértice en particular. Para las redes dirigidas, hay dos medidas de grado. In-degree es el número de conexiones que apuntan hacia adentro en un vértice. El out-degree es el número de conexiones que se originan en un vértice y apuntan hacia otros vértices.

En este caso, in-degree representa el número de especies bajo las que se recluta una especie en particular (entiéndase como la amplitud del "nicho de reclutamiento" de cada especie), se reconocerán como “recruit”. Por el contrario, out-degree representa el número de especies que se reclutan bajo una especie en particular (Se puede traducir como el "servicio de reclutamiento" que presta cada especie a la comunidad), que será conocida como “canopy”.

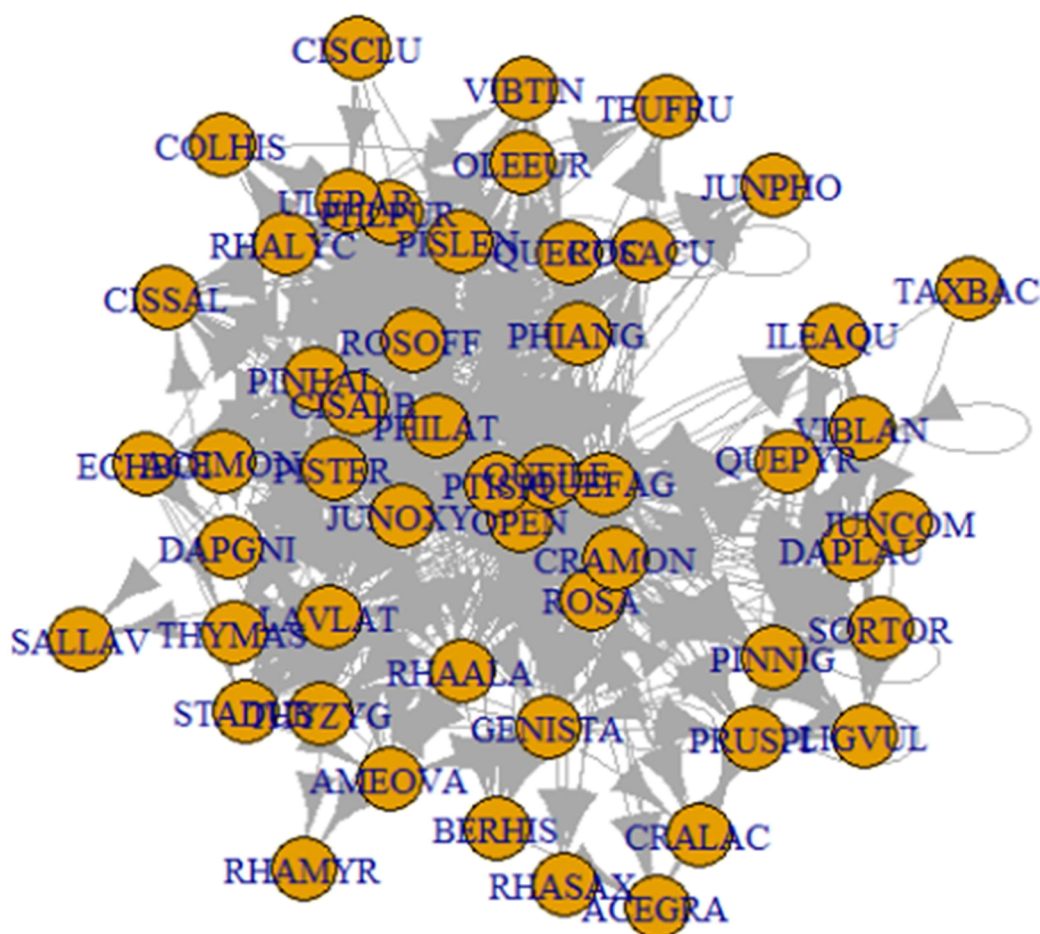


Figura 4.3. Red de reclutamiento de la Sierra de Jaén. Las especies se indican con las tres primeras letras del género y las tres primeras letras del epíteto específico.

Esta red de reclutamiento está formada por 52 especies, entre las cuales se han documentado 600 interacciones, lo cual implica un valor de conectancia de 0.22.

Por otro lado, Alcántara *et al.* (2018) también ofrecen los valores de tanto in-degree como out-degree para cada especie de planta leñosa de la comunidad, de los que se han obtenido una equitatividad de acuerdo al índice de Pielou de 0.86 para in-degree y de 0.9 para out-degree.

Tomando sólo las interacciones planta-planta para aquellas dispersadas por aves, obtenemos la figura 4.4.

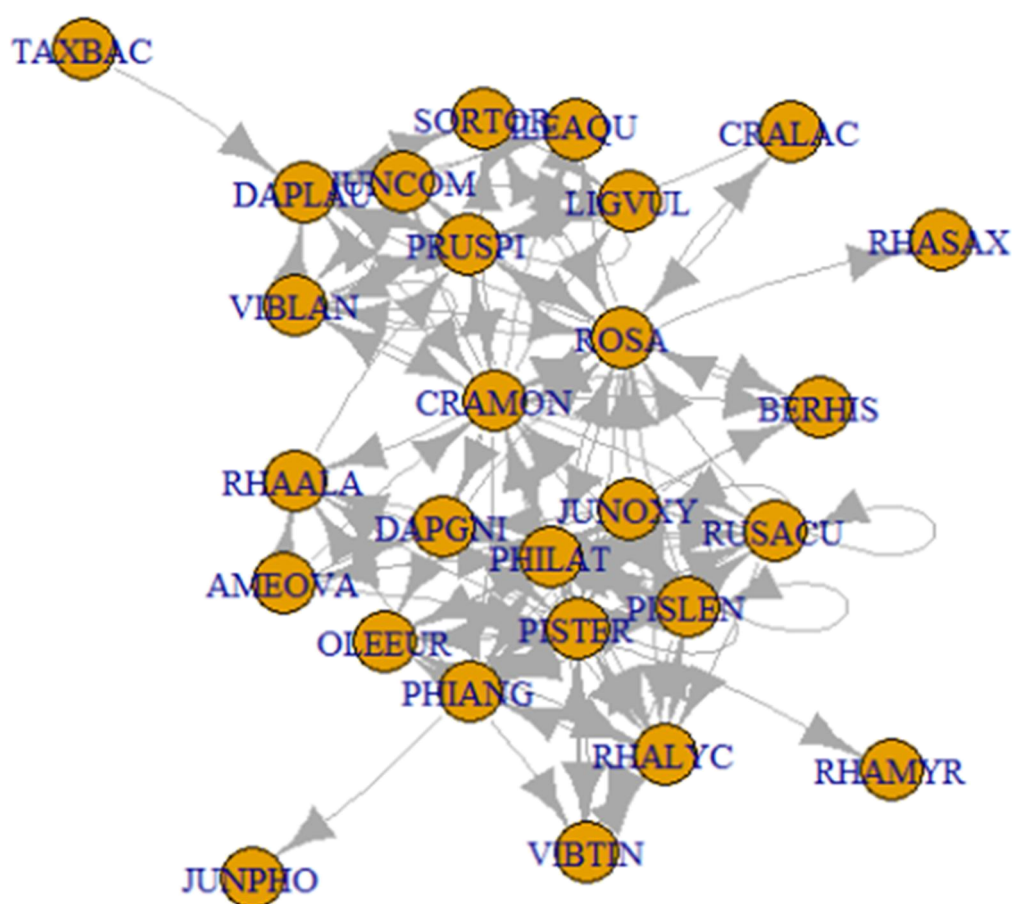


Figura 4.4. Red de reclutamiento de la Sierra de Jaén para especies dispersadas por aves. Las especies se indican de igual manera que en la figura 4.3.

Esta red de reclutamiento está formada por 27 especies, entre las que se ha documentado 140 interacciones, permitiéndonos obtener un valor de conectancia de 0.19.

De igual manera que en el anterior abanico de datos, se obtuvieron los valores de equitatividad tanto para in-degrees como out-degrees. Siendo 0.93 para los primeros y 0.86 para los segundos.

La conectancia es similar en la red de reclutamiento general (0.22) y en la integrada solo por plantas dispersadas por aves (0.19). La equitatividad (evenness) del número de interacciones en que participan las especies es muy alta en general. La equitatividad del nicho de reclutamiento (in-degree) es algo mayor entre las plantas dispersadas por aves (0.927 vs. 0.864) mientras que la del servicio de reclutamiento (out-degree) es algo menor (0.856 vs. 0.897). En general los cambios en estas propiedades de la red y de las especies son muy débiles, lo que sugiere que el papel de las plantas dispersadas por aves en la red de reclutamiento no es distinto del que juegan el resto de especies. Sin embargo, esta conclusion se basa solamente en un análisis cualitativo de la red. Para profundizar mejor en el papel de los dispersantes en el ensamblado de la red de reclutamiento se debe tener en cuenta la fuerza de las interacciones a las que dan lugar.

4.3. Tests de la hipótesis

La hipótesis de trabajo propone que las especies de plantas que comparten más especies de aves dispersantes y que solapan más su fenología de fructificación tienen mayor probabilidad de reclutarse unas bajo otras. Para comprobar esta hipótesis debemos emplear información sobre la frecuencia de reclutamiento de unas plantas bajo otras, su época de dispersión y el número de aves dispersantes que se alimentan en ambas especies. La siguiente base de datos (tabla 4.5) contiene información sobre interacciones inter-especificas (las intra-especificas no implican dispersión efectiva de las semillas). Las columnas indican los lugares de muestreo (SITE), las especies que interactúan (CANOPY y RECRUIT) la época de dispersión y cobertura de cada una, la frecuencia de reclutamiento (fij: número de reclutas bajo planta canopy), densidad de reclutamiento (dij: densidad de reclutas por m² de planta canopy), eficiencia (eij: densidad de reclutas por m² de planta canopy y de planta recluta), probabilidad (pij: presencia/ausencia de reclutamiento) y el número de aves que consumen frutos de ambas especies (overlap).

Tabla 4.5. Resumen interacciones inter-específicas.

VARIABLE	SIGNIFICADO	NÚMERO DE CASOS O NIVELES
SITE	Indicativo de la localidad en la que se estimaron las interacciones de reclutamiento	n = 8
CANOPY	Identidad de la especie canopy	n = 15
RECRUIT	Identidad de la especie recruit	n = 15
PAR	Identidad de las especies que interactúan	n = 188
SEASON CANOPY	Época de dispersión y cobertura especie canopy	n = 2
SEASON RECRUIT	Época de dispersión y cobertura especie recruit	n = 2
fij	Frecuencia de reclutamiento	n = 188
COVER RECRUIT	Abundancia especies recruit	n = 188
COVER CANOPY	Abundancia especies canopy	n = 188
dij	Densidad de reclutamiento	n = 188
eij	Eficiencia de reclutamiento	n = 188
pij	Probabilidad de reclutamiento	n = 188
Overlap	Número de aves que consumen frutos de ambas especies	n = 188

Una vez estructurados los datos se procede a emplear modelos generales linealizados mixtos (tablas 4.6, 4.9, 4.12. y 4.15) tal como se describe en el apartado “Métodos”.

4.3.1. Probabilidad de reclutamiento de una especie bajo otra: pij

Tabla 4.6. Resumen del análisis del modelo mixto generalizado relacionando la probabilidad de interacción (pij) entre dos plantas con su abundancia (cobertura), estación de fructificación y el solapamiento de sus comunidades de aves dispersantes. Como efectos aleatorios se incluyeron la identidad de la especie canopy y recluta y la localidad de origen de los datos. El modelo se ajustó empleando el paquete glmmTMB de R (Brooks et al. 2017). Para el ajuste se empleó distribución binomial y función de enlace "logit".

	Efectos Aleatorios			
Efecto	Varianza Estimada	S.D.		
Localidad	2.17	1.47		
Especie Canopy	3.71	1.93		
Especie Recruit	0.59	0.77		
	Efectos Fijos			
Efecto	Estima	S.E.	z	P
Intercept	-3.77	1.81	-2.08	0.03*
Estación Recruit	0.1	1.38	0.07	0.94
Estación Canopy	0.57	1.6	0.36	0.72
Solapamiento	0.33	0.22	1.51	0.13
Cobertura Canopy	0.04	0.03	1.58	0.11
Cobertura Recruit	-0.02	0.01	-1.09	0.28
Estación Recruit x Estación Canopy	-0.63	1.54	-0.41	0.68
Estación Recruit x Solapamiento	-0.09	0.25	-0.37	0.71
Estación Canopy x Solapamiento	-0.27	0.23	-1.16	0.25
Estación Recruit x Estación Canopy x Solapamiento	0.32	0.3	1.07	0.29
	Términos del submodelo "zero-inflation"			
Intercept	-1.98	1,26	-1.6	0.12
Cobertura Canopy	0.06	0.02	3.04	0.00**
Cobertura Recruit	-0.05	0.03	-1.87	0.06

Se comprobó tanto la distribución más probable de los residuos como de la variable dependiente, obteniendo en la primera un 62% y en la segunda (se ha usado Bernoulli al ser de la misma familia que la Binomial) un 88%.

Además, se procedió a realizar un diagnóstico residual de DHARMA (figura 4.7). El cual sugiere que el modelo se ha ajustado correctamente, con sólo una pequeña variación en el caso de los valores predichos más altos.

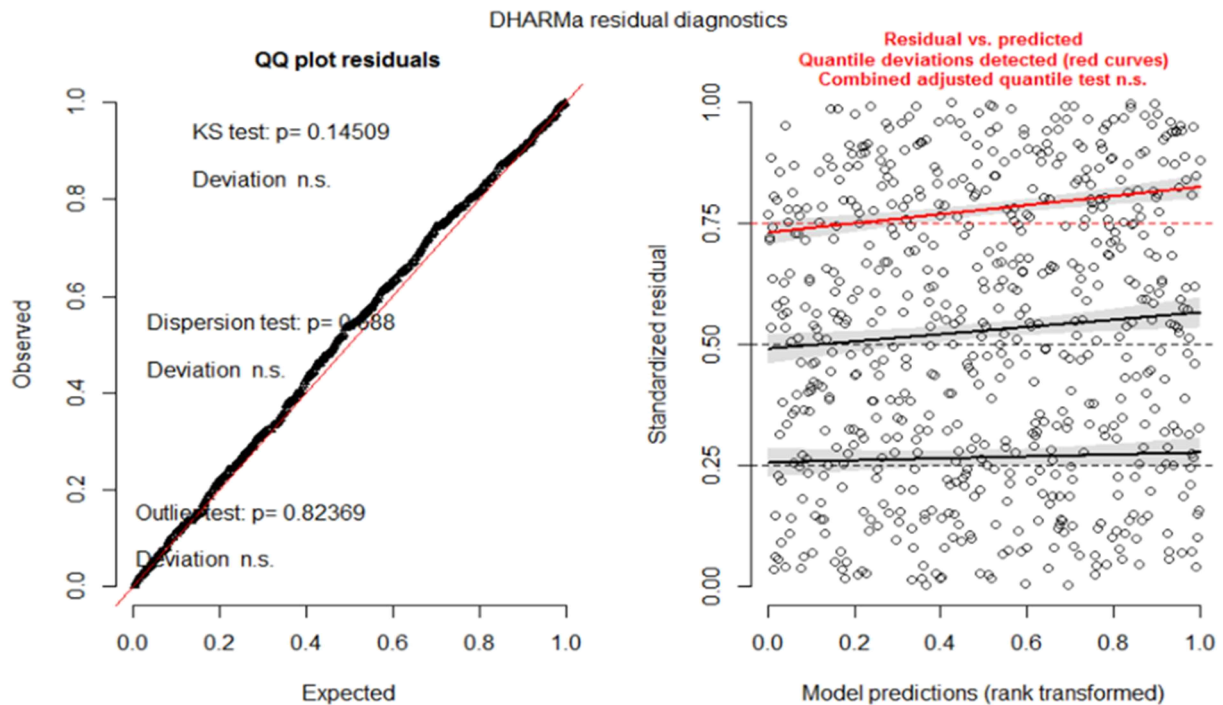


Figura 4.7. Diagnóstico residual de DHARMA.

El ajuste sugiere que hay un exceso de ceros debido a la baja abundancia de algunas especies canopy (tabla 4.6). Una vez descontado este efecto, el modelo indica que la probabilidad de reclutamiento aumenta cuanto más abundantes son las dos especies (figura 4.8), pero esta probabilidad no depende de la época de dispersión ni de la similaridad de las comunidades de dispersantes.

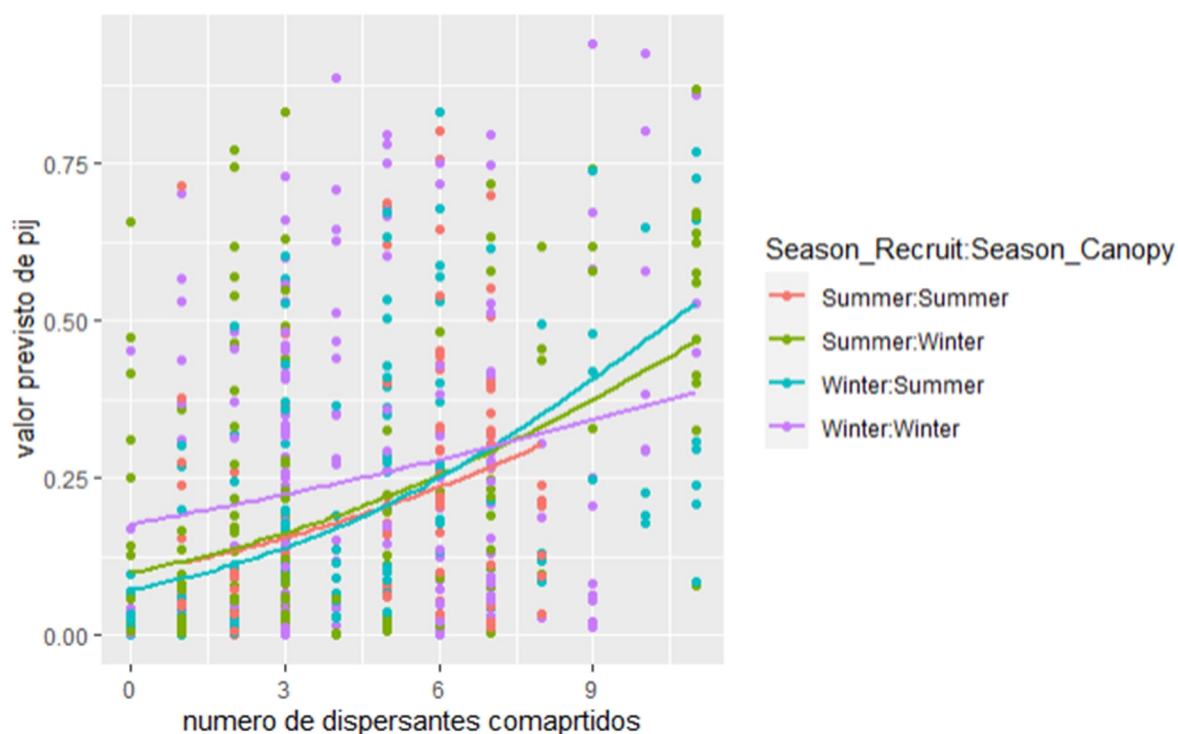


Figura 4.8. Modelo en función de la probabilidad de interacción. El color rojo indica que ambas especies que interaccionan (recruit y canopy) son dispersados en verano; el color verde indica las interacciones en las que la especie recruit es dispersada en verano, mientras que la canopy es dispersada en invierno; el color azul muestra a su vez las interacciones en las que la especie recruit es dispersada en invierno y la especie canopy en verano; finalmente, el color púrpura muestra las interacciones en que ambas especies son dispersadas en invierno.

4.3.2. Frecuencia de reclutamiento de una especie bajo otra: *fij*

Tabla 4.9. Resumen del análisis del modelo mixto generalizado relacionando la frecuencia de interacción entre dos plantas con su abundancia (cobertura), estación de fructificación y el solapamiento de sus comunidades de aves dispersantes. Como efectos aleatorios se incluyeron la identidad de la especie canopy y recluta y la localidad de origen de los datos. El modelo se ajustó empleando el paquete glmmTMB de R (Brooks et al. 2017). Para el ajuste se empleó distribución nbinom2 y función de enlace "log".

	Efectos Aleatorios			
Efecto	Varianza Estimada	S.D.		
Localidad	0.92	0.96		
Especie Canopy	2.52	1.59		
Especie Recruit	0.9	0.95		
	Efectos Fijos			

Efecto	Estima	S.E.	z	P
Intercept	-2.82	1.26	-2.23	0.03*
Estación Recruit	0.56	1.06	0.53	0.6
Estación Canopy	0.04	1.21	0.03	0.97
Solapamiento	0.32	0.15	2.18	0.03*
Cobertura Canopy	0.01	0.01	0.76	0.45
Cobertura Recruit	-0.01	0.01	-1.26	0.21
Estación Recruit x Estación Canopy	-0.12	1.04	-0.12	0.91
Estación Recruit x Solapamiento	-0.22	0.17	-1.3	0.19
Estación Canopy x Solapamiento	-0.15	0.14	-1.04	0.3
Estación Recruit x Estación Canopy x Solapamiento	0.21	0.18	1.14	0.25
Términos del submodelo "zero-inflation"				
Intercept	-0.58	1.61	-0.36	0.72
Cobertura Canopy	0.04	0.03	1.21	0.23
Cobertura Recruit	-0.11	0.08	-1.39	0.17

Se comprobó tanto la distribución más probable de los residuos como de la variable dependiente, obteniendo en la primera un 75% y en la segunda (se ha usado la beta-binomial) un 94%.

Además, se procedió a realizar un diagnóstico residual de DHARMA (figura 4.10). Se usó poisson (3%) en lugar de la beta-binomial por problemas con el software. Este análisis muestra variaciones en todos los percentiles, posiblemente debido al uso de poisson en lugar de la beta-binomial.

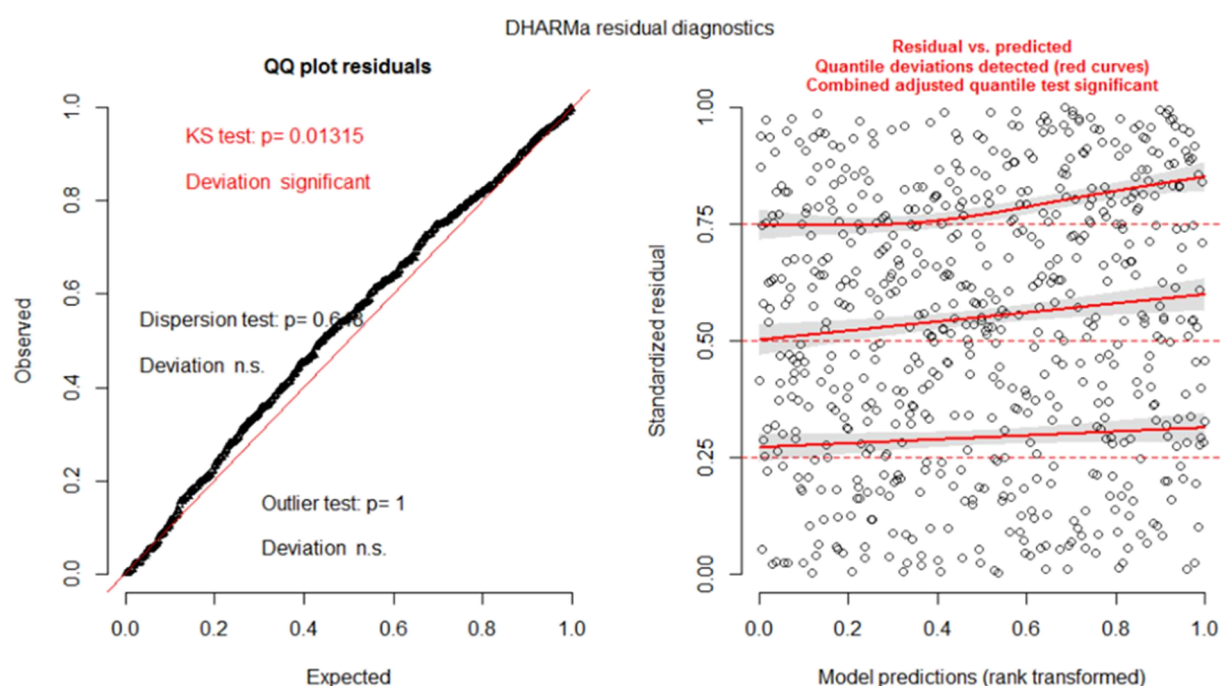


Figura 4.10. Diagnóstico residual de DHARMA.

Al igual que ocurrió con la probabilidad de interacción, el modelo ajustado para explicar la frecuencia de interacción sugiere que hay un exceso de ceros debido a la baja abundancia de algunas especies canopy y recluta (tabla 4.9). Una vez descontado este efecto, el modelo indica que la frecuencia de reclutamiento aumenta cuanto más abundantes son las dos especies (figura 4.11), pero esta frecuencia no depende de la época de dispersión ni de la similaridad de las comunidades de dispersantes.

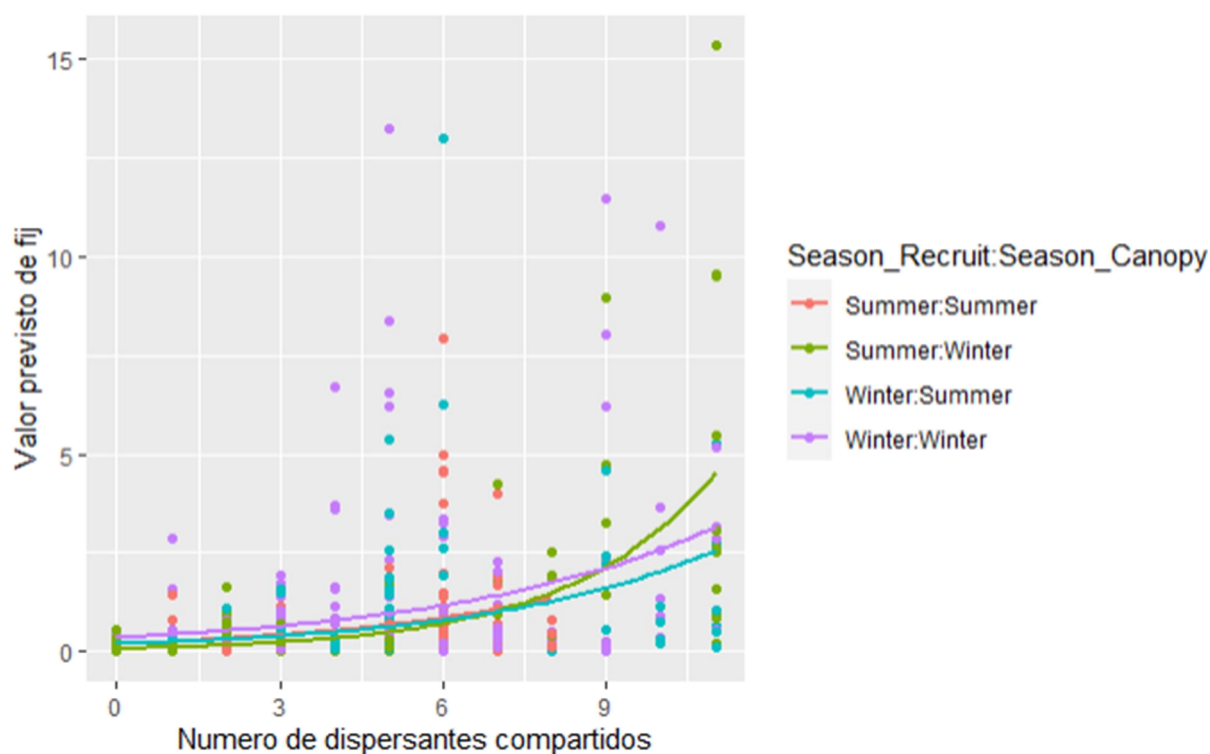


Figura 4.11. Modelo en función de la frecuencia de interacción. El código de colores es el mismo que el de la figura 4.8.

4.3.3. Densidad de reclutamiento de una especie bajo otra: *dij*

Tabla 4.12. Resumen del análisis del modelo mixto generalizado relacionando la densidad de reclutamiento de una especie bajo otra con su abundancia (cobertura), estación de fructificación y el solapamiento de sus comunidades de aves dispersantes. Como efectos aleatorios se incluyeron la identidad de la especie canopy y recluta y la localidad de origen de los datos. El modelo se ajustó empleando el paquete glmmTMB de R (Brooks et al. 2017). Para el ajuste se empleó distribución tweedie y función de enlace "log".

	Efectos Aleatorios			
Efecto	Varianza Estimada	S.D.		
Localidad	1	1		
Especie Canopy	0.76	0.87		
Especie Recruit	0.56	0.75		
	Efectos Fijos			
Efecto	Estima	S.E.	z	P
Intercept	-7.09	1.08	-6.59	0.00***
Estación Recruit	0.61	1.06	0.57	0.57

Estación Canopy	0.7	1.05	0.67	0.5
Solapamiento	0.37	0.16	2.36	0.02*
Cobertura Recruit	0.00	0.00	0.45	0.66
Estación Recruit x Estación Canopy	-0.36	1.09	-0.33	0.74
Estación Recruit x Solapamiento	-0.16	0.18	-0.88	0.38
Estación Canopy x Solapamiento	-0.22	0.16	-1.33	0.18
Estación Recruit x Estación Canopy x Solapamiento	0.2	0.19	1.04	0.3

Se comprobó tanto la distribución más probable de los residuos como de la variable dependiente, obteniendo en la primera un 59% y en la segunda (se ha usado tweedie) un 31%.

Además, se procedió a realizar un diagnóstico residual de DHARMA (figura 4.13). Este diagnóstico muestra que el modelo se ha ajustado correctamente.

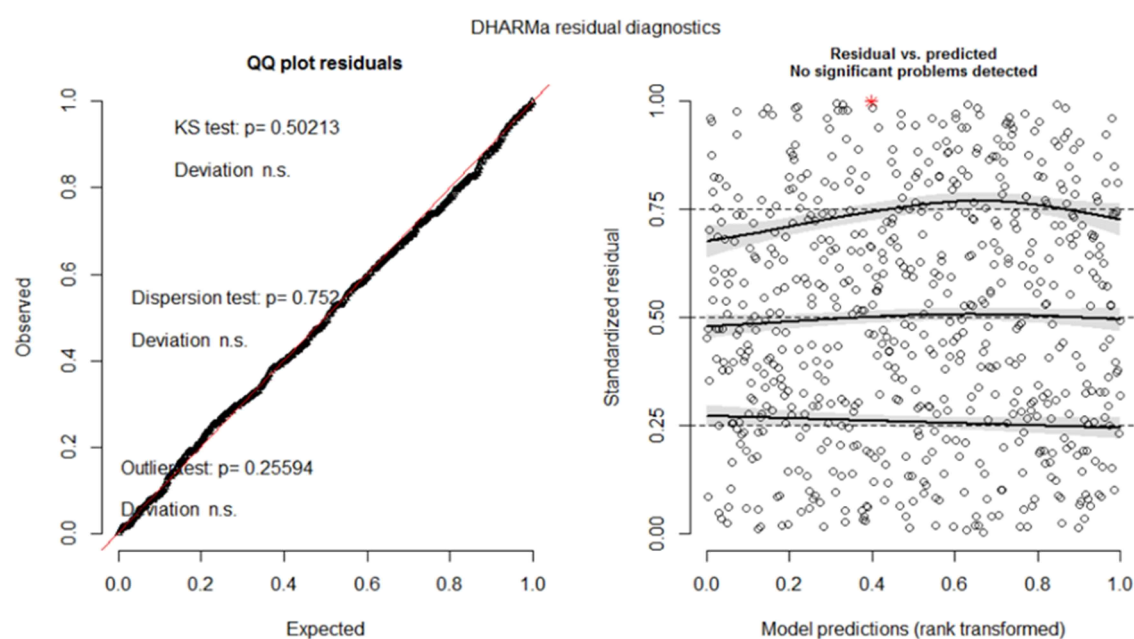


Figura 4.13. Diagnóstico residual de DHARMa.

A diferencia de lo que ocurrió con la probabilidad y frecuencia de interacción (figuras 4.8 y 4.11), el modelo (figura 4.14) indica que la densidad de reclutamiento aumenta cuanto más se solapan las comunidades de dispersantes de dos especies, pero esta relación no depende de la época de dispersión.

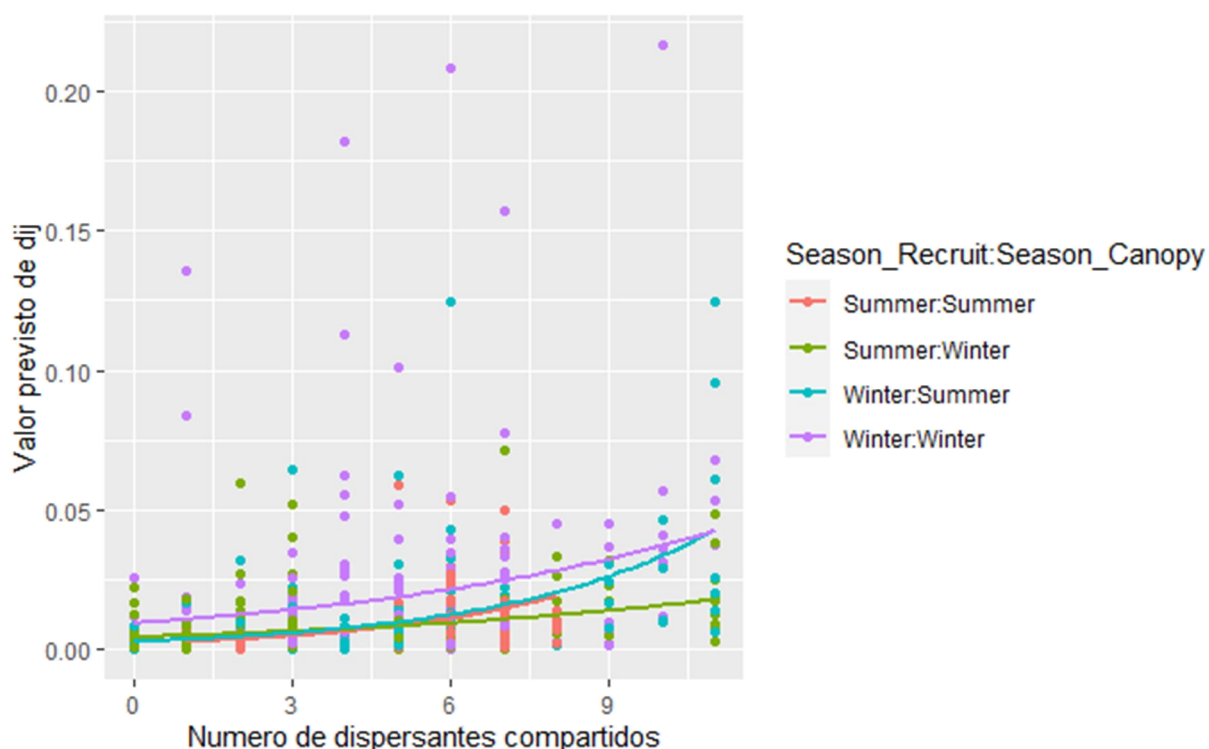


Figura 4.14. Modelo en función de la densidad de reclutamiento de una especie bajo otra. El código de colores es el mismo que el de la figura 4.8.

4.3.4. Eficiencia de reclutamiento de una especie bajo otra: e_{ij}

Tabla 4.15. Resumen del análisis del modelo mixto generalizado relacionando la eficiencia de reclutamiento de una especie bajo otra con su abundancia (cobertura), estación de fructificación y el solapamiento de sus comunidades de aves dispersantes. Como efectos aleatorios se incluyeron la identidad de la especie canopy y recluta y la localidad de origen de los datos. El modelo se ajustó empleando el paquete glmmTMB de R (Brooks et al. 2017). Para el ajuste se empleó distribución tweedie y función de enlace "log".

	Efectos Aleatorios			
Efecto	Varianza Estimada	S.D.		
Localidad	0.51	0.72		

Especie Canopy	1.32	1.15		
Especie Recruit	0.44	0.67		
	Efectos Fijos			
Efecto	Estima	S.E.	z	P
Intercept	-10.85	1.22	-8.88	0.00***
Estación Recruit	1.84	1.31	1.4	0.16
Estación Canopy	2.08	1.27	1.64	0.1
Solapamiento	0.66	0.18	3.64	0.00***
Estación Recruit x Estación Canopy	-1.92	1.42	-1.35	0.18
Estación Recruit x Solapamiento	-0.37	0.23	-1.57	0.12
Estación Canopy x Solapamiento	-0.48	0.19	-2.54	0.01*
Estación Recruit x Estación Canopy x Solapamiento	0.43	0.26	1.68	0.09

Se comprobó tanto la distribución más probable de los residuos como de la variable dependiente, obteniendo en la primera un 53% y en la segunda (se ha usado tweedie) un 34%.

Además, se procedió a realizar un diagnóstico residual de DHARMA (figura 4.16). De igual manera que en la figura (Figura 4.13), sugiere que el modelo se ha ajustado correctamente.

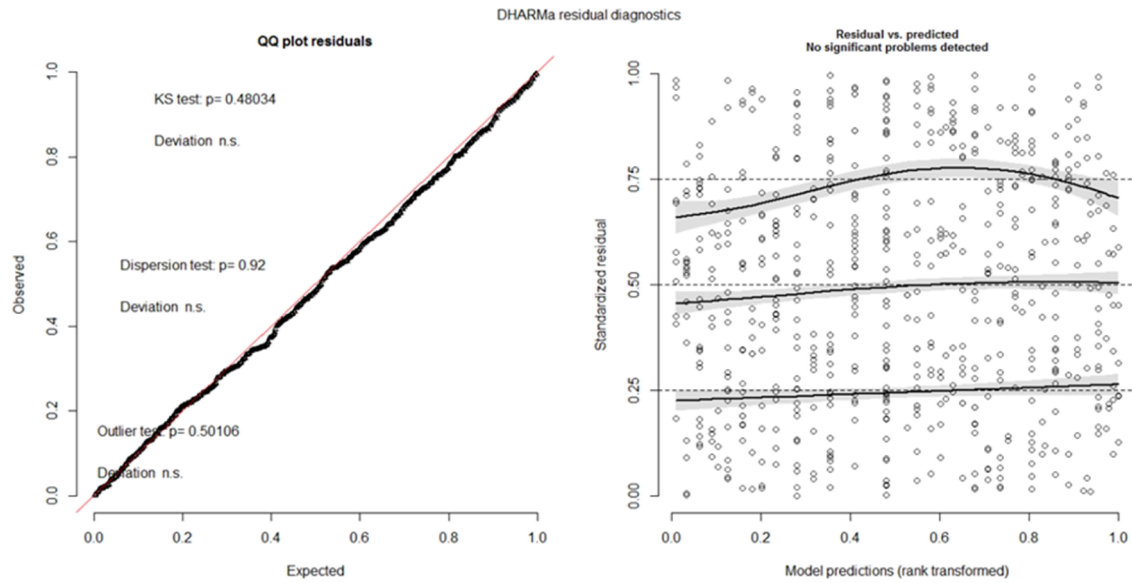


Figura 4.16. Diagnóstico residual de DHARMA.

Al igual que ocurrió con la densidad de reclutamiento, el modelo (figura 4.17) indica que la eficiencia de reclutamiento aumenta cuanto más se solapan las comunidades de dispersantes de dos especies. Sin embargo, en este caso la relación depende de la época de dispersión, siendo más fuerte para las especies canopy que fructifican en verano (figura 4.18).

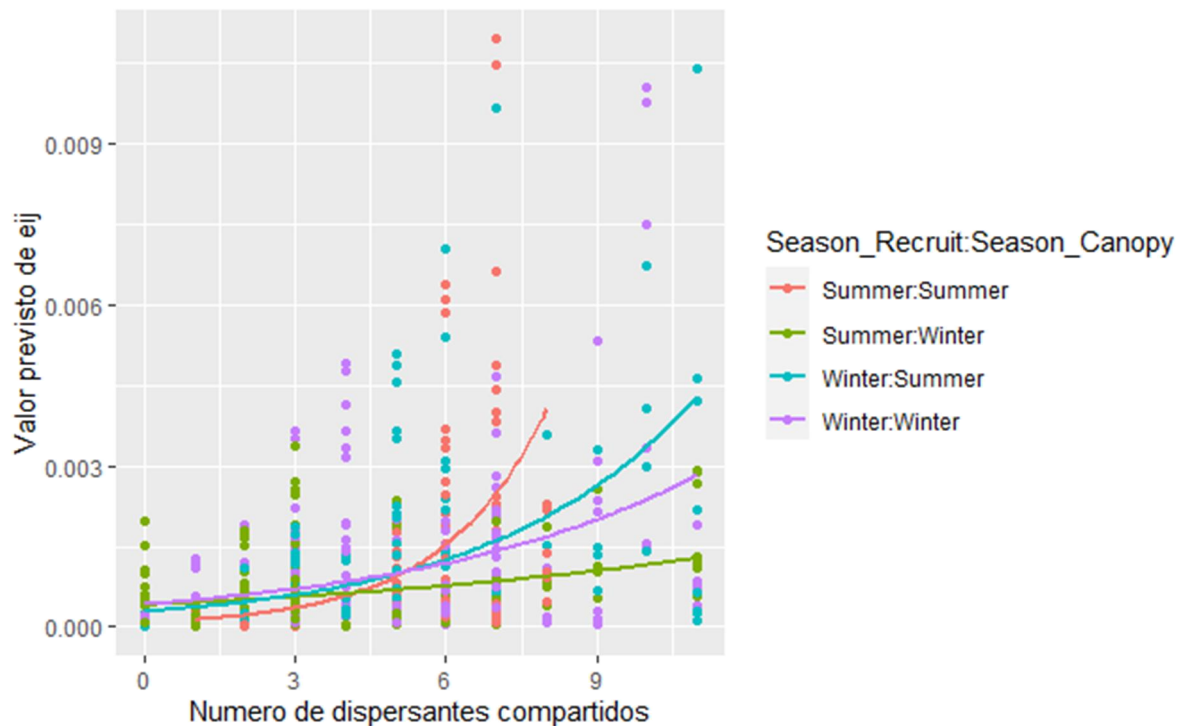


Figura 4.17. Modelo en función de la eficacia de reclutamiento de una especie bajo otra. El código de colores es el mismo que el de la figura 4.8.

A continuación se muestra (figura 4.18) tan solo la época de dispersión de las especies canopy, para una mejor apreciación de lo expuesto en el anterior párrafo.

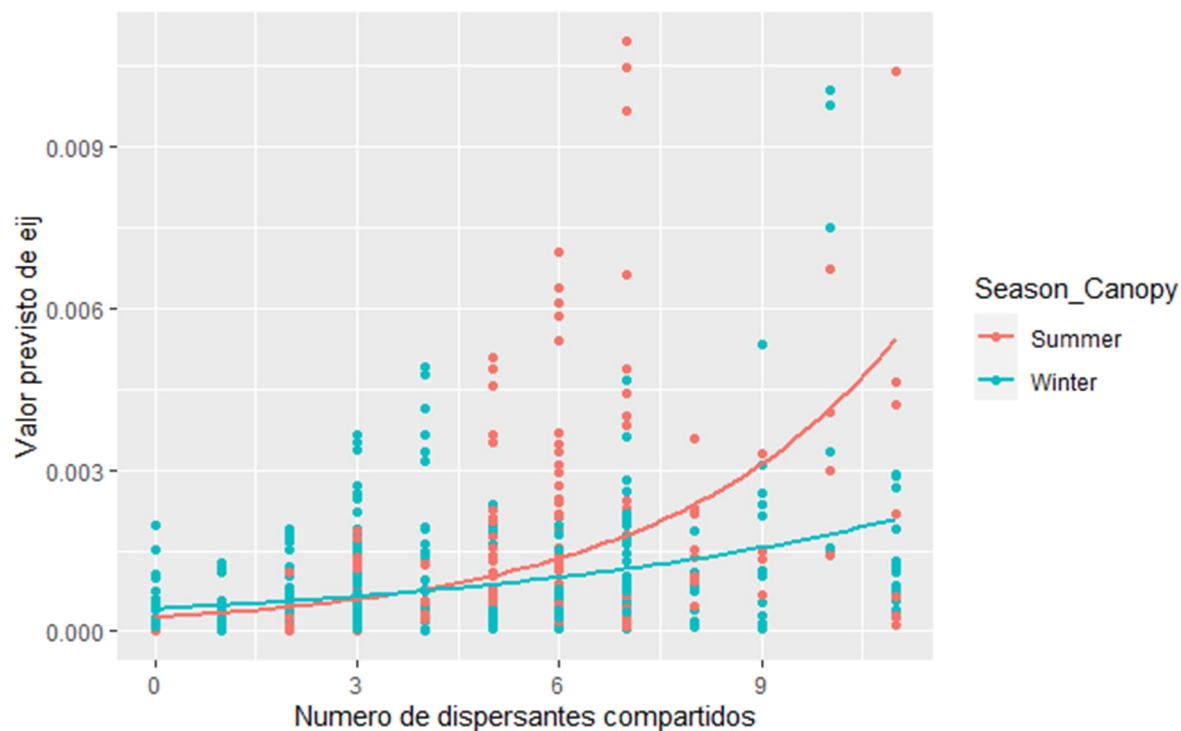


Figura 4.18. Modelo en función de la eficacia de reclutamiento de una especie bajo otra. El código de colores se compone del color rojo para aquellas especies canopy que se reclutan en verano y el azul para las especies canopy que se reclutan en invierno.

5. CONCLUSIÓN

Como se ha comprobado, las especies vegetales que comparten más especies de aves dispersantes y superponen más su fenología de fructificación tienen mayor probabilidad de ser reclutadas unas debajo de otras, siendo esa fenología la maduración de frutos en especies canopy durante el verano.

Ese resultado puede parecer poco creíble si, tal y como se ha mostrado durante el apartado “Introducción”, tenemos en cuenta que la mayoría de especies de plantas dispersadas por aves dan frutos durante el otoño e invierno, precisamente cuando encontramos mayores densidades y variedad de aves en las regiones estudiadas.

Pero esa, de hecho, es la razón por la que las especies vegetales que fructifican en verano poseen mayor probabilidad de ser reclutadas unas debajo de otras, ya que una menor variedad tanto de aves como de plantas implica un mayor solapamiento.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Affre, G. (1980). Distribution altitudinale des oiseaux dans l'est des Pyrenees françaises. *Oiseau R.F.O.* 50:1-22.
- Alcántara, J. M., Garrido, J. L., Montesinos-Navarro, A., Rey, P. J., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2019). Unifying facilitation and recruitment networks. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1239-1249.
- Alcántara, J. M., & Rey, P. J. (2003). Conflicting selection pressures on seed size: evolutionary ecology of fruit size in a bird-dispersed tree, *Olea europaea*. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(6), 1168-1176.
- Bairlein, F. (1991). Nutritional adaptations to fat deposition in the long-distance migratory garden warbler *Sylvia borin*. *Acta 20th Congr. Int. Ornithol., Christchurch*, pp. 2149-58.
- Bascompte, R. et al (2020). Web of Life. Retrieved from <http://www.web-of-life.es/>
- Berthold, P. (1976). Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. *J. Ornithol.* 117:145-209.

- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.
- Cramp, S., ed. (1988). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 5. Tyrant Flycatchers to Thrushes. Oxford: Oxford Univ. Press. 1063 pp.
- Cramp, S., ed. (1992). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*. Vol. 6. *Warblers*. Oxford: Oxford Univ. Press. 728 pp.
- Debussche, M. (1988). La diversité morphologique des fruits charnus en Languedoc méditerranéen: relations avec les caractéristiques biologiques et la distribution des plantes, et avec les disséminateurs. *Acta Oecol., Oecol. Gener.* 9:37-52.
- Debussche, M., Cortez, J., Rimbault, I. (1987). Variation in fleshy fruit composition in the Mediterranean region: the importance of ripening season, life-form, fruit type and geographical distribution. *Oikos* 49:244-52.
- Debussche, M., Isenmann, P. (1989). Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56:327-38.
- Debussche, M., Isenmann, P. (1990). Introduced and cultivated fleshy-fruited plants: consequences for a mutualistic Mediterranean plant-bird system. In *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, ed. F di Castri, A. J. Hansen, M. Debussche, pp. 399-416. Dordrecht: Kluwer.
- Debussche, M., Isenmann, P. (1992). A Mediterranean bird disperser assemblage: composition and phenology in relation to fruit availability. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 47:411-32.
- di Castri, F. (1981). Mediterranean-type shrublands of the world. In Ref. 43, pp. 1-52.
- Dormann, C. F. (2020). Using bipartite to describe and plot two-mode networks in R. *R package*.
- Fuentes, M. (1992). Latitudinal and elevational variation in fruiting phenology among western European bird-dispersed plants. *Ecography* 15:177-83.

- Guitián, J., Fuentes M., Bermejo T., López B. (1992). Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos* 63:125-3.
- Herrera, C. M. (1981). Fruit food of robins wintering in southern Spanish Mediterranean scrubland. *Bird Study*, 28(2), 115-122.
- Herrera, C. M. (1981). Datos sobre la dieta frugívora del mirlo (*Turdus merula*) en dos localidades del sur de España. *Donana Acta Vertebrata*, 8, 306-310.
- Herrera, C. M. (1981). Fruit variation and competition for dispersers in natural populations of *Smilax aspera*. *Oikos*, 51-58.
- Herrera, C. M. (1984). A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecol. Monogr.* 54:1-23.
- Herrera, C. M. (1984). Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology* 65:609-17.
- Herrera, C. M. (1985). Habitat-consumer interactions in frugivorous birds. In *Habitat Selection in Birds*, ed. M.L. Cody, pp. 341-65. New York: Academic.
- Herrera, C. M. (1986). Vertebrate-dispersed plants: Why they don't behave the way they should. In Ref. 44, pp. 5-18.
- Herrera, C. M. (1987). Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula: a study of fruit characteristics. *Ecol. Monogr.* 57:305-31.
- Herrera, C. M. (1988). The fruiting ecology of *Ostrya quadripartita*: individual variation and evolutionary potential. *Ecology* 69:233-49.
- Herrera, C. M. (1989). Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55:250-62.
- Herrera, C. M. (1992). Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.* 140:421-46.
- Herrera, C. M. (1992). Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology* 73:1832-41.
- Herrera, C. M. (1995). Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26(1), 705-727.
- Herrera, J. (1986). Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. *Vegetatio* 68: 91-98.

- Herrera, C. M., Jordano, P. (1981). *Prunus mahaleb* and birds: the high-efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51:203-18.
- Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L., & Amat, J. A. (1994). Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monographs*, 64(3), 315-344.
- Ioale, P., Benvenuti, S. (1982). Seasonal and diurnal variation of weight in four passeriformes in autumn and winter. *Avocetta* 6:63-74.
- Izhakd, I., Safriel, U. N. (1985). Why do fleshy-fruit plants of the Mediterranean scrub intercept fall but not spring-passage of seed-dispersing migratory birds? *Oecologia* 67:40-43.
- Jordano, P. (1984). *Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana*. PhD thesis. Univ. Sevilla. 284 pp.
- Jordano, P. (1987). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size, and insect damage. *Ecology*, 68(6), 1711-1723.
- Jordano, P. (1988). Diet, fruit choice and variation in body condition of frugivorous warblers in Mediterranean scrubland. *Ardea* 76:193-209.
- Jordano, P. (1989). Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds.
- Jordano, P. (1992). Fruits and frugivory. *In Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, ed. M Fenner, pp. 105-56. London: CAB Int.
- Jordano, P. (1994). Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71:479-91.
- Jordano, P. (1995). Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* 145:163-91.
- Jordano, P., & Herrera, C. M. (1981). The frugivorous diet of Blackcap populations *Sylvia atricapilla* wintering in southern Spain.
- Lambrecht K. (1964). *Handbuch der Palaeornithologie*. Amsterdam: Asher. 1024 pp.

- Lebreton, P., Broyer, J. (1981). Contribution à l'étude des relations avifaune/altitude. I. Au niveau de la région Rhône-Alpes. *Oiseau R.F.O.* 51:265-85.
- Matei, S. (2011). Analyzing Social Media Networks with NodeXL: Insights from a Connected World by Derek Hansen, Ben Shneiderman, and Marc A. Smith: Burlington, MA: Morgan Kauffman, 2011. 284 pages. ISBN: 978-0-12-382229-1.
- Obeso, J. R. (1985). *Comunidades de passeriformes y frugivorismo en altitudes medias de la Sierra de Cazorla*. PhD thesis. Univ. Oviedo. 475 pp.
- Obeso, J. R. (1986). Alimentación del Zorzal charlo (*Turdus viscivorus*) en la Sierra de Cazorla, SE de España. *Doñana Acta Vert*, 13, 95-102.
- Pizo, M. A., Passos, L., Oliveira, P. S., Forget, P. M., Lambert, J. E., Hulme, P. E., & Vander Wall, S. B. (2004). Ants as seed dispersers of fleshy diaspores in Brazilian Atlantic forests. *Seed fate: Predation and secondary dispersal*. Wallingford: CABI Publishing, 315-329.
- Rodríguez Sánchez, F., Luque-Oliva, V., & Doña, V. J. (2017). Impactos de la herbivoría por ungulados en las comunidades de plantas leñosas del parque natural de los Alcornocales. *Almoraima Revista de Estudios Campogibraltareros*, 49, 251-263.
- Santos, T., Tellerfa, J. L. (1994). Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biol. Conserv.* 70:129-3.
- Simons, D., Bairlein, F. (1990). Neue Aspekte zur zeitlichen Frugivorie der Gartengrasmücke (*Sylvia borin*). *J. Ornithol.* 131:381-40.
- Suc, J. P. (1984). Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature* 307:429-32.
- Thirgood, N. (1981). *Man and the Mediterranean Forest*. London: Academic Press. 194 pp.
- Thomas, D. K. (1979). Figs as a food source of migrating Garden Warblers in southern Portugal. *Bird Study* 26:187-91.
- Tomaselli, R. (1976). La dégradation du maquis méditerranéenne. *Not. Tech. MAB* 2:35-76.

- Traveset, A. (1994). Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. *Evolutionary Ecology*, 8(6), 618-627.
- Traveset, A. (1995). Seed dispersal of *Cneomum tricocon* L. (Cneoraceae) by lizards and mammals in the Balearic Islands. *Acta Oecol.* In press.
- Valido, A., Nogales, M. (1994). Frugivory and seed dispersal by the *lizard* *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary Islands. *Oikos* 70:403-11.