



UNIVERSIDAD DE JAÉN

Facultad de Ciencias Experimentales

Grado en Ciencias Ambientales

Trabajo Fin de Grado

Mecanismos de diferenciación de nicho en especies leñosas mediterráneas: depredación post-dispersiva de semillas.

Diego José García Montalbán

Jaén, 22 de Junio de 2015

Universidad de Jaén

Facultad de Ciencias Experimentales

Grado en Ciencias Ambientales

Trabajo Fin de Grado

Mecanismos de diferenciación de nicho en especies leñosas mediterráneas: depredación post- dispersiva de semillas.

Fdo:

Diego José García Montalbán

Jaén, 22 de Junio de 2015

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a todas aquellas personas que, gracias a su colaboración, han contribuido a la realización de este Trabajo Fin de Grado.

En primer lugar a mi tutor, que gracias a su tiempo, consejos y correcciones he podido llevar a cabo este Trabajo satisfactoriamente. Por último, y no menos importante, a mi familia y amigos por su apoyo incondicional.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	5
2. Abstract.....	5
3. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	7
4. MATERIAL Y MÉTODOS	
4.1. Área de estudio.....	12
4.2. Especies de estudio.....	14
4.3. Recolección y tratamiento de semillas.....	18
4.4. Diseño experimental.....	19
4.5. Análisis estadísticos.....	21
5. RESULTADOS.....	23
6. DISCUSIÓN	
6.1. Consideraciones metodológicas.....	27
6.2. Variaciones entre especies de semillas en la incidencia de la depredación postdispersiva.....	29
6.3. Efecto del tamaño de la semilla en la tasa de depredación.....	30
6.4. Variaciones entre especies de nodriza en la incidencia de la depredación post dispersiva.....	31
6.4.1. Frecuencia de sitios seguros frente a depredadores.....	31
6.4.2. Probabilidad de supervivencia.....	31
6.5. Conclusiones.....	31
7. BIBLIOGRAFÍA.....	32

1. RESUMEN

El nicho de regeneración de las plantas leñosas es complejo (abarca todos los procesos que van desde que la semilla es dispersada hasta que una nueva planta adulta se establece en la población). En él participan una gran cantidad de agentes bióticos y abióticos que pueden modelar su resultado. Conocer el papel de cada uno de estos agentes es fundamental para comprender la dinámica y diversidad de la comunidad vegetal. En este trabajo se ha explorado el posible efecto de los depredadores post-dispersivos de semillas sobre la estructura de una comunidad de plantas leñosas. Los resultados de este estudio sugieren que los depredadores pueden ejercer un doble papel. Por un lado reducen enormemente el potencial de reclutamiento de la mayoría de especies, pero por otro lado pueden favorecer la dominancia de aquellas especies que tienden a no consumir, como fue el caso de *Juniperus oxycedrus*.

2. ABSTRACT

The regeneration niche of woody plants is very complex (it encompasses all the processes occurring since the seed is dispersed until a new adult plant establishes in the population). There are many biotic and abiotic agents that can shape the result of the regeneration process. Understanding the role of these agents is fundamental to understand the dynamics and diversity of species in plant communities. This study explores the possible effect of postdispersal seed predators on the structure of a woody plant community. Our results suggest that postdispersal seed predators may play a dual role. On the one hand, they decrease the recruitment potential of most species, on the other hand, they may favor the dominance of those species they tend to avoid when eating, as it occurred to *Juniperus oxycedrus*.

3. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Un objetivo central de la ecología es comprender la relación entre la distancia filogenética y similitud ecológica, clave para la comprensión de los mecanismos que rigen la convivencia de especies y cómo las especies se ensamblan en las comunidades, (Burns y Strauss 2010). Existen varias hipótesis para explicar la estructura de comunidades, que predicen una vinculación expresa entre la similitud ecológica y relación filogenética. La hipótesis de naturalización de Darwin (Darwin 1859) predice que las especies introducidas en un nuevo hábitat, si están estrechamente relacionadas con la comunidad nativa son menos propensas a ser colonas exitosas que las que están más alejadas, como consecuencia de la exclusión competitiva entre parientes cercanos (Darwin 1859). Las especies estrechamente relacionadas compiten más intensamente, porque tienen morfologías y nichos ecológicos similares. Para entender mejor estas hipótesis en primer lugar es necesario comprender el significado de nicho ecológico.

El nicho ecológico de una especie fue definido por Grubb (1977) como todas las relaciones que se generan entre una especie y el medio ambiente físico, químico y biológico. Para completar la definición de nicho ecológico Grubb (1977) considera la existencia de 4 componentes:

- i) El nicho hábitat, viene definido por los límites físicos y químicos tolerados por una planta madura en la naturaleza. La definición debe incluir una expresión de los tipos de fluctuaciones de las condiciones climáticas medias que favorecen el desarrollo vegetativo de la planta.
- ii) La forma de vida (cuando florece, cuando fructifica etc...).
- iii) Nicho fenológico: el patrón de desarrollo anual.
- iv) Nicho de regeneración: son los requerimientos mínimos necesarios para que un individuo maduro pueda ser remplazado con éxito por otro individuo maduro de la generación siguiente.

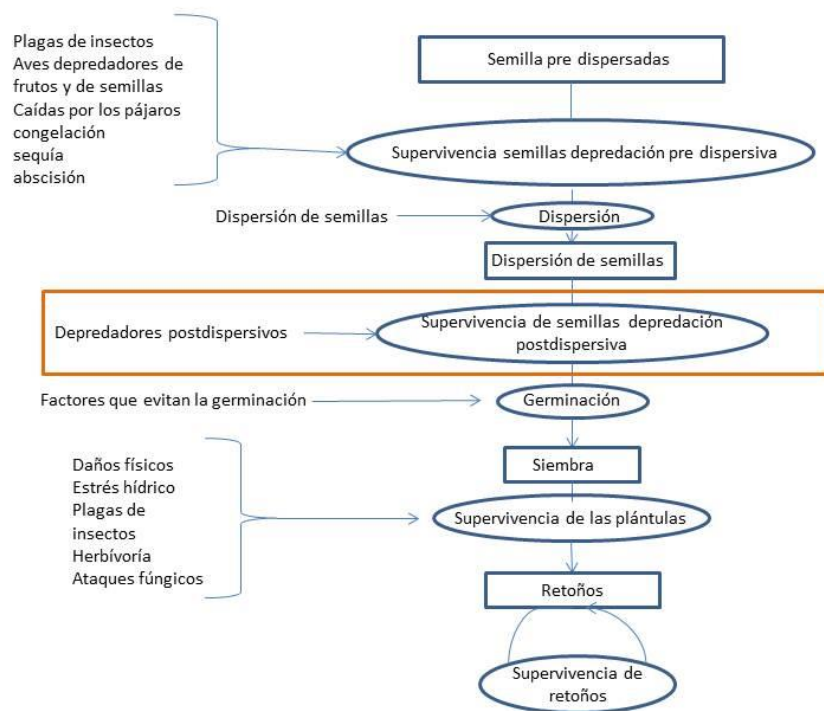


Figura 1. Esquema de reclutamiento para mostrar etapas (rectángulos), procesos (óvalos) y los factores que influyen en los procesos (lado izquierdo). Etapa específica se pueden obtener como producto de los específicos de procesos implicados en cada etapa.

Como se aprecia en la figura 1 el reclutamiento está formado por varias etapas y procesos. En primer lugar los frutos que sobreviven a efectos como la depredación, heladas, sequías etc., son dispersados. A continuación las semillas se enfrentan a la depredación postdispersiva, que puede acabar con un gran número de ellas. Las semillas supervivientes, si encuentran las condiciones adecuadas (físicas y climáticas) consiguen germinar, dando lugar a una nueva plántula que debe enfrentarse a obstáculos como daños físicos, herbivoría, ataques fúngicos, plagas, estrés hídrico etc...

Para este estudio nos centraremos en el proceso de la depredación postdispersiva (remarcado en la figura 1), con el fin de establecer si existe una influencia de la depredación postdispersiva sobre el reclutamiento de nuevos individuos bajo nodrizas.

El principio de exclusión competitiva establece que dos especies con igual nicho ecológico no pueden coexistir en la misma comunidad local (Gause 1934; Hardin 1960). Cuando dos especies son muy similares, ambas utilizan el mismo nicho

ecológico o lo que es lo mismo utilizan los mismos recursos tanto para su supervivencia como para su reproducción. Si ambas especies compiten por un recurso limitante, es decir, un recurso que no se encuentra en las cantidades necesarias para la subsistencia de las dos especies (luz solar, agua, nitrógeno, etc...), éstas entran en competición por el aprovechamiento del recurso. Solamente la mejor adaptada para la explotación del recurso conseguirá sobrevivir (Timan 1985). Ya Darwin postulaba la idea de que las especies congénicas son similares en muchos hábitos y constitución, tienen nichos superpuestos y por lo tanto compiten con más fuerza que las especies de distintos géneros (Vilhoje et al. 2011). Otro ejemplo del principio de exclusión fue aportado por Xubing (2012) y sus colegas, que pudieron comprobar mediante un estudio que los efectos de inhibición de los árboles vecinos sobre la supervivencia de las plántulas disminuyeron al aumentar la distancia filogenética entre ellos (Xubing et al. 2012). Por otro lado, Valiente-Banuet y Verdú (2007) mostraron que las plantas nodriza tienden a facilitar a especies filogenéticamente alejadas. En definitiva, parece claro que las probabilidades de reclutamiento de una especie vegetal depende de la distancia filogenética de las otras especies con las que interactúa. Por ejemplo, Webb et al. (2006) analizaron la relación entre la supervivencia de las plántulas y los efectos del vecindario filogenéticos en un bosque tropical lluvioso, demostrando que la supervivencia de las plántulas fue mayor cuando las plántulas que las rodeaban en el mismo cuadrante fueron filogenéticamente más alejadas.

Como corolario del principio de exclusión competitiva podemos decir que cuanto más parecido sea el nicho ecológico de dos especies mayor será la competencia entre ellas, lo que puede llevar a la exclusión competitiva de la peor competidora. Burns y Strauss (2011) demostraron experimentalmente que la competencia es mayor entre plantas jóvenes conespecíficas o congénicas que entre plantas de igual familia. Se han propuesto varias teorías para explicar los mecanismos que regulan la abundancia y la convivencia de las diferentes especies. Una de ellas es la hipótesis de Janzen-Connell. Esta hipótesis señala que descendientes que se encuentran cerca de congéneres adultos sufren un aumento de la mortalidad causada por enemigos naturales (herbívoros y patógenos). Por lo tanto, la descendencia de las especies heteroespecíficas tiene una ventaja competitiva, lo que lleva a una mayor diversidad. (Xubin et al. 2012).

Aunque este principio se ajusta a la lógica, parece fallar en muchas ocasiones, ya que en cualquier comunidad podemos encontrar especies competidoras (p. ej.: depredadores que se alimentan de las mismas presas, plantas que usan los mismos recursos). ¿Cómo podemos explicar esta coexistencia de especies competidoras en una misma comunidad? Una posible vía para responder a esta pregunta surge al plantear el corolario anterior en sentido opuesto: cuanto más diferente sea el nicho ecológico de dos especies, más probable es que puedan coexistir en una comunidad. Aubreville (1938), sugirió que cualquier especie nunca se regenera debajo de sí misma; trabajos posteriores, sin embargo, han demostrado que esta generalización no era cierta (Jones, 1955-6; Foggie, 1960; Schulz, 1960; Rollet, 1969). Burns y Strauss (2011) demostraron en una prueba experimental de que la mayoría de las especies germinan bien en los sitios con especies conespecíficas y congénicas y peor en los sitios con especies de la misma familia y más distantes (Beltran et al. 2012). Hay algunos ejemplos de facilitación entre especies congénicas, que se supone que deben estar estrechamente relacionadas, lo que sugiere que esta predicción no siempre se ha cumplido, y que otros mecanismos pueden estar operando (Beltran et al. 2012).

El nicho ecológico está formado por un número indeterminado de dimensiones, lo que hace extremadamente difícil su medición y complica enormemente el poder comparar los nichos de dos especies. En lugar de ello, muchos estudios (Cavender-Bares et al. 2004; Dinnage 2009; Gilbert y Webb 2007) emplean la distancia filogenética entre especies como medida indirecta de la diferenciación de nicho, esto se debe a que las plantas tienden a mantener las características ecológicas del nicho, por lo que cuando evolutivamente aparece una nueva especie, ésta mantiene el nicho ecológico de su predecesor, de esta manera cuanto más cerca filogenéticamente se encuentren dos especies más parecido será su nicho ecológico.

Asumiendo que la distancia filogenética es una buena aproximación a la distancia de nicho, el reclutamiento de una especie debería ser más frecuente bajo especies alejadas filogenéticamente que bajo especies más estrechamente emparentadas, llegando al extremo de que el reclutamiento no debería ocurrir bajo ejemplares de la misma especie (ya que el solapamiento de nicho con ellos es absoluto). Cada vez hay más evidencias de que la proximidad filogenética entre plantas, como reflejo de

la similaridad de nicho, juega un papel fundamental entre los mecanismos de coexistencia de especies (Liu et al. 2012).

La depredación post-dispersiva de semillas forma parte del proceso de regeneración natural de la vegetación. Pocos estudios han examinado simultáneamente el efecto de la densidad, la distancia y microhábitat reales de semillas, ni han cuantificado el impacto de diferentes depredadores postdispersivos de semillas (Hulme 1997; Kollmann et al. 1998). Una vez dispersadas, las semillas son movidas o destruidas por una variedad de animales, (Howe 1986; Willson 1992; Hulme 1993). Ningún estudio ha examinado las circunstancias en las que los depredadores postdispersivos de semillas pueden ser capaces de regular la densidad de población de sus presas. La respuesta de los depredadores postdispersivos de semillas a los cambios en la abundancia absoluta y relativa de sus presas es un paso crucial en la evaluación de su impacto en la dinámica de presa (Hassel 1978) y estructura de la comunidad (Hulme 1996b).

Una evaluación completa de reclutamiento requiere considerar todos los hechos posteriores a la dispersión, es decir, la mortalidad de semillas debida a los depredadores y patógenos, la germinación de semillas y emergencia de las plántulas y la supervivencia (Gill & Marks 1991; Jordano & Herrera 1995; Rey y Alcántara 2000; Weeny 2000). Los eventos durante las etapas post-dispersión (y su variación espacial) son conocidos por alterar o incluso borrar los patrones de dispersión de semillas (Herrera et al 1994; Jordano & Herrera 1995; Rey y Alcántara 2000; Weeny 2000). Probablemente el aspecto más importante de la depredación de semillas en el contexto de la coexistencia de especies de plantas en una comunidad sea su posible influencia en procesos de mortalidad de semillas dependientes de la densidad. Precisamente, la hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971) propone que la gran diversidad de especies de árboles de los bosques tropicales se debe a que el reclutamiento bajo ejemplares de la misma especie está muy limitado porque los depredadores y patógenos de las semillas se concentran bajo la copa de los árboles, provocando una gran mortalidad a las semillas y plántulas que no han sido dispersadas lejos de la planta madre.

El objetivo central de este trabajo es evaluar la hipótesis de que el reclutamiento es más probable bajo especies alejadas filogenéticamente. Para ello evaluaremos el

impacto que tiene la depredación post-dispersiva de semillas sobre la probabilidad de reclutamiento de varias especies de árboles y arbustos dominantes en bosques mediterráneos. Más concretamente, en este trabajo se abordan las siguientes preguntas: ¿Es la probabilidad de escape a la depredación post-dispersiva de semillas mayor bajo plantas alejadas filogenéticamente? Si lo es, ¿aumenta esta probabilidad de forma continua con la distancia filogenética? Si no lo es ¿es la depredación mayor bajo plantas conespecíficas que bajo otras especies, como postula la hipótesis de Janzen y Connell?

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio:

Para la realización del estudio se eligió la Sierra Sur de Jaén situada al sur de la provincia (37° 400' N, 3° 450' W). La zona se caracteriza por alturas que oscilan entre los 400 metros hasta los 2000 metros, el cual es el punto más alto (La pandera). El clima de la zona es de tipo Csa (templado con verano caluroso y seco) en el cuál la temperatura media oscila alrededor de los 16°, las precipitaciones suelen ser escasas en los meses de verano y moderadas durante los meses de invierno, aunque hay años en los que se producen largos periodos de sequía (Atlas Climático Ibérico de la Agencia estatal de Meteorología, 1971-2000).

La zona de estudio se sitúa en la franja de bioclima mesomediterráneo. La vegetación potencial está dominada por encinares de la serie mesomediterránea, bética, seca-subhúmeda basófila de la encina (*Quercus rotundifolia*): *paneonio coriaceae-Querceto rotundifoliae* S. *faciación típica* (Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 2004). Aparecen coscojales en zonas en primera etapa de degradación, en las zonas soleadas secas con suelos profundos aparecen retamales (*Genisto speciosae-Retametum sphaerocarpace*) además de espartales (*Thymo gracilis-Stipetum tenacissimae*, *Ssideritido funkianae-Stipetum tenacissimae*) que aparecen en sustratos de naturaleza margosa. En las zonas de suelos pobres abundan los tomillares y romerales. En las zonas de claros y suelos poco evolucionados aparecen pastizales terófitos y en zonas de suelos potentes afloran

Quejigales bajo ombrotipo seco superior-humedo. En zonas de bioclima supramediterráneo hay parches correspondientes a la serie supramediterránea bética basófila seca sub-húmeda de la encina (*Quercus rotundifolia*): Berberido hispanicae-Querceto rotundifoliae S. (Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 2004) formados por encinares que van achaparrándose a medida que aumenta la altitud y las zonas que van quedando libres son ocupadas por arbustos espinosos (*Crataegus monogyna* y *Berberis hispanica*) y salviares-esplegares que tienen el papel de retener y la pérdida de suelo. En esta zona también aparecen parches de la serie oromediterránea bética basófila de la sabina rastrera (*Juniperus sabina*): *Daphnolepis-Pinetum sylvestris* S. (Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 2004) y complejo edafoxerófilo meso-supramediterránea subbético calizo-dolomítico de la sabina mora (*Juniperus phoenicea*) y el pino carrasco (*Pinus halepensis*) (Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 2004).



Figura 1a: Mapa de España en el que se señala la situación de Jaén.



Figura 1b: Mapa de Andalucía con señalización de la localización de Jaén (abajo a al derecha) y mapa de Jaén en el que se encuentra resaltada la localización del área de estudio.



Figura 3: Mapa de las series de vegetación presentes en la zona de estudio.

4.2. Especies de estudio:

Para realizar el trabajo se eligieron como especies de estudio el lentisco (*Pistacia lentiscus*), el pino carrasco (*Pinus halepensis*), la encina (*Quercus ilex*), el labiérnago de hoja ancha (*Phyllirea latifolia*) y el enebro (*Juniperus oxycedrus*) debido a que son especies que tienen una gran presencia en el bosque mediterráneo.

La encina (*Q. ilex*, Fagaceae), es un árbol de hasta 20 metros de alto, aunque también se puede encontrar de forma arbustiva dependiendo de las condiciones (edáficas y climáticas). Su fruto (la bellota, de unos 3.32 kg/1000 frutos) (García-Fayos 2001) está formado por un glande de color verde cuando no está aún maduro y marrón cuando ya ha madurado, en la parte superior tiene una cúpula de la cual se suelen desprender cuando ya ha madurado, al final del otoño. El mecanismo de dispersión de las bellotas se conoce como “diszoocoria”: las semillas son dispersadas por sus propios depredadores, que accidentalmente las dejan caer o las esconden pero no las recuperan posteriormente por alguna circunstancia. Los potenciales dispersantes de las semillas en la zona de estudio son aves de tamaño medio como el Arrendajo (*Garrulus glandarius*) y los pájaros carpinteros (*Picus viridis* y *Dendrocopus majus*). También los roedores dispersan las semillas de la encina: el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) y la ardilla roja (*Sciurus vulgaris*) manejan el 99%, aproximadamente de las bellotas, el 67% son dispersadas un 7,4% son almacenadas, escondidas en la hojarasca o enterradas, de las almacenadas son

consumidas la mayoría solamente un 1,3% de las almacenadas sobreviven (Gómez, Puerta-Piñero, Schupp, 2007). A estos depredadores/dispersantes en la zona de estudio se unen en la zona de estudio como consumidores no dispersantes los jabalíes (*Sus scrofa*) (Zamora y Matías 2014).



Foto1a. Encina (*Quercus ilex*).



Foto1b. Semillas de encina, bellotas.

El pino carrasco (*P.halepensis*, Pinaceae) es un árbol perennifolio de talla alta (hasta 25 metros de altura) propio de la región mediterránea. Sus semillas son pequeñas (0.0161 kg/1000 semillas) (Gacia-Fayos 2001) con una cubierta leñosa. Las semillas de pino poseen un ala que les permite utilizar el viento como método de dispersión (dispersión anemocora). Aunque no existen estudios científicos sobre la depredación postdispersiva de esta especie, las semillas de *Pinus sylvestris* en Sierra Nevada son consumidas principalmente por el ratón de campo, pinzones (*Fringilla coelebs* y *Fringilla montifringilla*), lúgano (*Carduelis spinus*) hormigas y escarabajos (Castro et al. 1999).



Foto2. *Pinus halepensis* (Flores, piñas y semillas.)

La *P. latifolia* (Oleaceae), conocida comúnmente como labiérnago, se caracteriza por ser un arbusto que puede alcanzar los 10 metros de altura. Su fruto es una drupa esférica de color azul oscuro, que madura durante el otoño-invierno. Su semilla es esférica de color marrón de unos 0.036 kg/1000 semillas (García-Fayos 2001). El mecanismo de dispersión de las semillas de *P. latifolia* es la endozoocoria, esta dispersión la llevan a cabo por las siguientes aves: petirrojo (*Erithacus rubecula*), curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) y mirlo (*Turdus merula*) (Herrea 1984). Además de estos depredadores dispersantes también cuenta con predadores post dispersivos: raton de campo, hormigas y escarabajos.



Foto3a. *Phillyrea latifolia* (hojas y fruto).



Foto3b. Semillas de *Phillyrea latifolia*.

El lentisco (*P. lentiscus*, Anacardiaceae) es un arbusto perennifolio que alcanza hasta 5 metros de altura. El fruto del lentisco es una drupa que madura en el periodo otoño-invierno que solo contiene una semilla. La semilla es pequeña (0.0143 kg/1000 semillas) y de forma lenticular (García-Fayos 2001). De dispersión endozoocora, las aves son su principal agente dispersivo (Zapata et al. 2014). Aunque no existen estudios sobre los principales dispersores de semillas en la zona si existe un estudio realizado en el valle de Guardahornillos (Cazorla), en el que se cita que los principales dispersantes son la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*) y el petirrojo (*Erithacus rubecula*) (Carlos et al. 1994), además de otro estudio realizado en Cazorla donde los principales dispersantes de semillas de lentisco son el petirrojo (*Erithacus rubecula*), la curruca capirotada (*Sylvia atricapilla*), y la curruca cabecinegra (*Sylvia melanocephala*) (Herrea 1984). Por último cabe destacar el papel depredativo que ejercen los ratones de campo, hormigas y escarabajos.



Foto4a. Lentisco.



Foto4b. Frutos de lentisco



Foto4c. Semillas de lentisco

El enebro (*J. oxycedrus*, Cupressaceae) es un arbusto perennifolio, aunque en ocasiones puede alcanzar el porte arbóreo. Los frutos del enebro son gálbulas carnosas con escamas (0.031 kg/1000 semillas) (García- Fayos 2001) cada fruto alberga de 1-4 semillas (García 2001; García 1998a). Las semillas de enebro son dispersadas por zorzales migratorios *Turdus viscivorus* (Jordano 1993; García 1998b; García et al. 1999b) petirrojos (*Erithacus rubecula*), currucas capirotadas (*Sylvia atricapilla*), currucas cabecinegras (*Sylvia melanocephala*) y mirlos (*Turdus merula*) (Herrea 1984). Aunque no existen estudios científicos sobre la depredación postdispersiva de *J. oxycedrus* sus semillas son consumidas en Sierra Nevada por ratones de campo (*Apodemus sylvaticus*) (García 1998b; García et al. 2000b; García 2001) además de hormigas y escarabajos.



Foto5a. Enebro.



Foto5b. Frutos de enebro.



Foto5c. Semillas de enebro.

4.3. Recolección y Tratamiento de semillas:

A cada tipo de semilla se le dio un tratamiento diferente. Las semillas de *J. oxycedrus* fueron recolectadas directamente de los arbustos. Su recolección se realizó a finales de octubre, que es la época en la que los frutos (gálbulos, gástrula o arcéstida) están maduros. Una vez recolectados los frutos, el siguiente paso fue la eliminación mediante métodos físicos del pericarpio. Las semillas se dejaron secar a temperatura ambiente para que perdieran la adherencia que los restos de resina le otorgaban.

Las semillas de *Q. ilex* fueron recogidas en el mes de noviembre, fecha en la que están maduras y se encuentran casi todas en el suelo. Al tratarse de una semilla recalcitrante (no es posible su conservación ex-situ), se recogieron las semillas necesarias dos días antes de su uso y se almacenaron en el campo cerca de los

lugares donde se realizaron los ofrecimientos. De esta forma evitamos que al ser sacadas de su entorno natural estas se sequen, perdiendo no solo su poder de germinación sino también su atractivo para sus predadores.

Los frutos de *P. lentiscus* fueron recogidos directamente del arbusto en el momento de la maduración (en los meses de otoño). Se evitó recolectar los frutos de color rojizo ya que contienen semillas no viables de origen partenocárpico. Después de su recolección fueron despulpados en agua. Posteriormente se eliminaron por flotación las semillas vacías. Una vez realizados estos dos procesos se dejaron secar a temperatura ambiente. Se almacenaron en ambiente frío (4°C) hasta el día del ofrecimiento

Los frutos de *P. latifolia* se recolectaron directamente del arbusto en los meses de otoño. Posteriormente se dejaron macerar en agua para facilitar el despulpado de la semilla. Una vez obtenida las semillas se eliminaron las que estaban vanas mediante flotación. El resto se dejó secar a temperatura ambiente y se almacenaron a 4°C en el frigorífico.

Para recolectar las semillas de pino se recogieron los estróbilos (piñas) directamente del árbol y fueron almacenadas dentro de bolsas de plástico para acelerar su apertura, pudiendo así recoger las semillas que contienen debajo de las escamas. Las semillas fueron almacenadas en el frigorífico a 4°C.

4.4. Diseño experimental

El objetivo del experimento es evaluar si la probabilidad de supervivencia de las semillas de distintas especies depende de la especie de planta bajo la que son dispersadas. El diseño experimental consistió en la colocación de 10 semillas (5 en el caso de la encina) de una especie bajo 4 especies nodriza que representan un gradiente amplio de distancias filogenéticas respecto: ejemplares de la misma Especie que la semilla (nodriza conespecifica), ejemplares de una especie del

mismo Género (nodrizas congenéricas), ejemplares de una Familia diferente y ejemplares de una Clase diferente.

Para la exposición de las semillas a depredadores se utilizaron cestas fabricadas manualmente. Las cestas de ofrecimiento se confeccionaron con malla de fibra de vidrio, ya que soporta bien la exposición a los factores climatológicos (humedad, temperatura, sol etc...). La malla era cortada en cuadrados de 20 cm de lado a los cuales se les daba forma de cesta mediante grapas. El total de cestas fabricadas fue de 400.



Foto6. Cesta de ofrecimiento.

Los ofrecimientos de semillas comenzaron en el mes de noviembre. Se realizaron 80 ofrecimientos para cada especie. Los puntos donde se colocaron las cestas ofrecimiento dependieron de la disponibilidad de nodrizas de tamaño adecuado de las distintas especies seleccionadas. Cada punto de ofrecimiento se georreferenció mediante un GPS (Sistema de Posicionamiento Global; marca Garmin), para facilitar su localización en el momento de la retirada de las mismas.

Los ofrecimientos de semillas de Enebro (*J. oxycedrus*) comenzaron el día 29/11/2014. Las especies nodrizas elegidas por orden de cercanía filogenética fueron enebro, sabina (*Juniperus thurifera*), encina y pino carrasco. Se emplearon 10 semillas por cesta lo que hizo un total de 800 semillas.

Los ofrecimientos de bellotas de encina comenzaron el día 3/12/2014. Las especies nodrizas elegidas por orden de cercanía filogenética fueron: encina, quejigo (*Quercus faginea*), cornicabra (*Pistacia terebinthus*) y pino carrasco. Los ofrecimientos consistieron en 5 semillas por cesta (400 semillas en total).

Los ofrecimientos de semillas de pino carrasco comenzaron el día 19/12/2014, y se situaron bajo las siguientes nodrizas: pino carrasco, enebro, encina y bajo jara blanca (*Cistus albidus*).

Las semillas de lentisco se colocaron en una zona cercana a la Cañada de las Hazadillas, los 20 grupos fueron por la zona usando como nodrizas: el lentisco, la cornicabra (*P. terebinthus*), la coscoja y el pino carrasco. Las semillas de *P. latifolia* fueron colocadas en la misma zona en la que se colocaron las de lentisco (Cañada de las Hazadillas), colocándose bajo las siguientes nodrizas: *P. latifolia*, olivilla, coscoja y pino carrasco.

Los ofrecimientos se mantuvieron entre dos y tres meses en el campo para asegurar su detección por depredadores. Al cabo de ese tiempo se procedió a la retirada de las cestas de ofrecimiento y su contenido (hojas secas, tierra, piedras, pequeñas ramas, etc...) fue introducido dentro de sobres de papel, cada uno fue marcado con el número correspondiente a la cesta de ofrecimiento que había sido vaciada en el mismo para evitar confusiones a la hora del conteo de semillas. El conteo de semillas se realizó en el laboratorio, excepto en el caso de las semillas de encina cuyo conteo se realizó directamente en el campo.

4.5. Análisis estadísticos

El diseño del experimento contempla dos factores. El primero factor es la especie de semilla y tiene 5 niveles: pino carrasco, encina, labiérnago, lentisco y enebro. Dado que las tasas de depredación de semillas de encina fueron extremadamente altas (ver resultados), esta especie no se pudo incluir finalmente en los análisis estadísticos. El segundo factor corresponde a la distancia filogenética de la nodriza y tiene 4 niveles: especie, género, familia y clase. En el caso del pino carrasco no se

pudo incluir una nodriza del mismo género, por lo que se emplearon dos nodrizas de distinta Clase. El diseño general se podría analizar mediante un ANOVA anidado, con el factor distancia filogenética anidada dentro del factor semilla. Sin embargo, dado que desconocemos la distancia filogenética real de cada nodriza respecto a la semilla, no tendría sentido considerar que, por ejemplo, una nodriza del nivel Familia represente la misma distancia filogenética en el caso de las semillas de enebro que en el caso de semillas de encina. Por tanto, se ha considerado mejor el analizar cada especie de semilla por separado en lugar de analizar los resultados del conjunto de ofrecimientos en un solo análisis.

Así pues, los ofrecimientos de cada especie se analizaron mediante ANOVA simple, empleando el método de Modelos Lineales Generalizados (GLZ en STATISTICA). Como variables dependientes se han empleado la probabilidad de detección de puntos de ofrecimiento y la intensidad de depredación. La probabilidad de detección es un indicador de la probabilidad de que las semillas dispersadas bajo una nodriza pasen desapercibidas para los depredadores. Esta probabilidad se cuantificó de forma binomial, asignando un valor 1 a los ofrecimientos en que desapareció al menos una semilla al final del ensayo y valor 0 a los ofrecimientos en que no desaparecieron semillas. Para su análisis estadístico se empleó distribución binomial y logit como función de enlace (“link-function”). Por su parte, la intensidad de depredación es un indicador de la avidez con que los depredadores consumen las semillas. Esta variable se cuantificó como el número de semillas desaparecidas de las cestas al final del ensayo. Para su análisis estadístico se empleó distribución de Poisson sin función de enlace (“identity link-function”).

5. RESULTADOS

En general los resultados obtenidos se caracterizan por unos altos niveles de depredación. Como se aprecia en la Tabla1 los niveles de supervivencia son extremadamente bajos. Exceptuando el caso de las semillas de enebro, cuya supervivencia asciende al 84.27%, el porcentaje de supervivencia promedio fue del 3.38%. Las semillas que sufrieron más depredación fueron las de encina, de las que solo quedaron 2 de las 400 ofrecidas o lo que es lo mismo solo un 0.2% de supervivencia, por el contrario las semillas de enebro fueron las menos depredadas, el número de semillas supervivientes fue de 632 semillas, es decir, un 84.27% de las semillas han sobrevivido. Por lo general no ha existido una influencia significativa de las nodrizas sobre los niveles de supervivencia, si cabe decir, que en el caso del labiérnago si existe una mayor supervivencia bajo *P. angustifolia*, la cual es la especie filogenéticamente más cercana, pero sin llegar a ser significativo, lo mismo sucede en el caso del lentisco, existe una supervivencia ligeramente mayor bajo cornicabra, que se trata de la especie más parecida genéticamente, pero también sin llegar a ser significativa. En el caso del enebro el efecto nodriza esperado se cumple, teniendo una menor supervivencia bajo nodriza conspecífica y aumentando con forme la distancia filogenética aumenta. (Grafica supervivencia)

Otro parámetro que estudiamos fue la relación entre la depredación de semillas y el peso de estas (Gráfica pesos vs depredación), esperando que la semilla más pesada sea menos depredada, pero por el contrario la más depredada es la más pesada, la bellota (3.32 kg/1000 frutos), y la menos depredada la de enebro que tiene un peso intermedio (0.031 kg/1000 semillas).

Especie	nº cestillas final	nº inicial sem.	supervivencia	%supervivencia	supervi. Media	Min. Supervivenci	Max. Supervivencia
<i>P.halepensis</i>	79	790	10	1,27	0,13	0	0,30
<i>P.latifolia</i>	80	800	76	9,5	0,95	0	0,1
<i>P.lentiscus</i>	80	800	18	2,25	0,23	0	0,90
<i>J.oxycdrus</i>	75	750	632	84,27	8,43	0,1	1
<i>Q.ilex</i>	80	400	2	0,5	0,02	0	0,2

Tabla 1. Resultados del experimento de exposición de las semillas a depredadores postdispersivos. Se muestra para cada especie: el número de ofrecimientos realizados, el numero inicial total de semillas, el número total de semillas que han sobrevivido, el porcentaje total de semillas que han sobrevivido, la supervivencia media en cada cestilla, el porcentaje mínimo de supervivencia y el porcentaje máximo de supervivencia.

La probabilidad de que un depredador consiga hallar las semillas de cualquiera de las 5 especies fue muy alta. De hecho, considerando todos los puntos de

ofrecimiento, el 91,62% de ellos fue detectado por depredadores. El 100% de los ofrecimientos de lentisco, encina y pino carrasco fueron detectados, por lo que no da lugar una comparación estadística de la detección bajo distintas nodrizas (Tabla 2). En el caso del labiérnago, el porcentaje de ofrecimientos detectados alcanzó el 96.25% (rango: 100%– 95%) y en el caso del enebro solamente se detectaron el 60% de los ofrecimientos (rango: 75% bajo Pino – 45% bajo enebro). En ninguna de estas dos especies hubo diferencias significativas entre nodrizas en la probabilidad de detección por depredadores (Tabla 2).

Especie	Grados de libertad	Probabilidad de encuentro		Niveles de depredación.	
		χ^2	p	WALD χ^2	p
Pinus halepensis	3	-----	-----	0.356	0.95
Phillyrea latifolia	3	2.2353	0.525	16.88	<0.001
Pistacia lentiscus	3	-----	-----	8.897	<0.05
Juniperus oxycedrus	3	5.1416	0.1617	1.99	0.57
Quercus ilex	-----	-----	-----	-----	-----

Tabla 2. Análisis estadístico de los datos obtenidos en el experimento de exposición de semillas a depredadores postdispersivos. Se muestra para cada especie la probabilidad de que un depredador encuentre una cesta de ofrecimiento empleando distribución binomial y logit como función de enlace ("link-function") y la intensidad de depredación que para su análisis estadístico se empleó distribución de Poisson sin función de enlace ("identity link-function").

6. DISCUSIÓN

6.1. Consideraciones metodológicas

Los elevados niveles de depredación encontrados para la mayoría de especies estudiadas podrían sugerir algún defecto en el diseño experimental. A diferencia de los experimentos de laboratorio, los experimentos de campo no permiten el control de gran parte de los factores ambientales ni el reajuste de detalles metodológicos

que pueden afectar a los resultados. En el caso de los experimentos de ofrecimientos de semillas, al margen de condiciones ambientales no controlables (p. ej.: condiciones climatológicas, abundancia natural de los depredadores), la forma en que se ofrecen éstas y el tiempo de duración del ofrecimiento pueden determinar tanto la facilidad de acceso de los depredadores como la probabilidad de que algún depredador las encuentre. Los experimentos de ofrecimiento de semillas que se han realizado hasta la fecha en ambientes mediterráneos suelen emplear dos posibles sistemas generales de ofrecimiento. Cuando el objetivo es determinar el tipo de depredador (p. ej.: si son roedores, hormigas o aves), el ofrecimiento requiere la exclusión de cada tipo de depredador mediante algún sistema físico (Hulme y Hunt 1999; Castro et al. 1999; Rey et al. 2002). Por ejemplo, para evitar la depredación por hormigas y aves, y evaluar así solo la causada por roedores, se suelen ofrecer las semillas adheridas a maya plástica o a sedal de nylon (Alcántara et al. 2000). Sin embargo, cuando el objetivo del ensayo es cuantificar el efecto global de los depredadores, como es nuestro caso, los ofrecimientos suelen realizarse directamente sobre el suelo o en cestillas abiertas (García et al. 2001). Estas diferencias metodológicas deben tenerse presentes a la hora de establecer comparaciones entre los resultados de este trabajo y los encontrados en otros estudios, ya que los ofrecimientos con exclusión pueden arrojar niveles de depredación inferiores a los que se encuentran mediante ofrecimientos abiertos. Un segundo factor que puede incidir en los resultados es el tiempo que dura el ofrecimiento: cuanto más tiempo pasen las semillas expuestas, mayor es la probabilidad de que sean encontradas y consumidas. En este caso no hay un criterio homogéneo entre distintos estudios. Sin embargo, parece lógico que las semillas sean expuestas durante el tiempo que transcurre entre la época de dispersión y el periodo de germinación de las semillas. En el caso de las especies que hemos estudiado, esto implica una exposición de unos dos meses, desde mediados del invierno (época en que se producen los picos de maduración de frutos en el bosque mediterráneo) hasta el inicio de la primavera (cuando comienzan a germinar la mayoría de especies). Como en el caso de las diferencias por el tipo de ofrecimiento, cualquier comparación con otros estudios debe realizarse con cuidado si los tiempos de ofrecimiento han sido muy diferentes. En cualquier caso, los altos niveles de depredación que hemos obtenido para algunas especies son semejantes a los encontrados en nuestra zona de estudio en los trabajos de Alcántara et al. (2000)

para el acebuche (*Olea europea* var. *sylvestris*) y de Rey et al. (2002) para la hiedra (*Hedera helix*), a pesar de que los citados estudios emplearon ofrecimientos con exclusión.

6.2. Variaciones entre especies de semillas en la incidencia de la depredación post-dispersiva

***Quercus ilex*.**- La encina en nuestro estudio sufrió una depredación de un 99.5% de las semillas expuestas, una depredación que concuerda bastante con la encontrada en los estudios realizados por Gómez et al. (2007) y por Pulido y Díaz (2005) en los que el 99-100% de las semillas de encina expuestas fueron consumidas, también principalmente por el ratón de campo.

***Phillyrea latifolia*.**- En el caso de la depredación de *P. latifolia* en nuestro estudio alcanza el 90.5% de las semillas depredadas. En un estudio realizado en Cazorla (Jaén) y El viso (Córdoba) por Herrera (1984) en el que se utilizaron semillas de matorrales con frutas carnosas, entre ellas *P. latifolia*, si se observa cierta similitud, los niveles de depredación estuvieron entre el 89 y el 100%, en este caso los principales depredadores fueron aves presentes en las zonas. Un estudio de Herrera et al. (1994) realizado en bosques mediterráneos de España los resultados no se asemejan tanto, pues en este estudio los niveles de depredación se encuentran entre el 39 y el 54% ignorándose que depredadores la han causado. (Figura 2a).

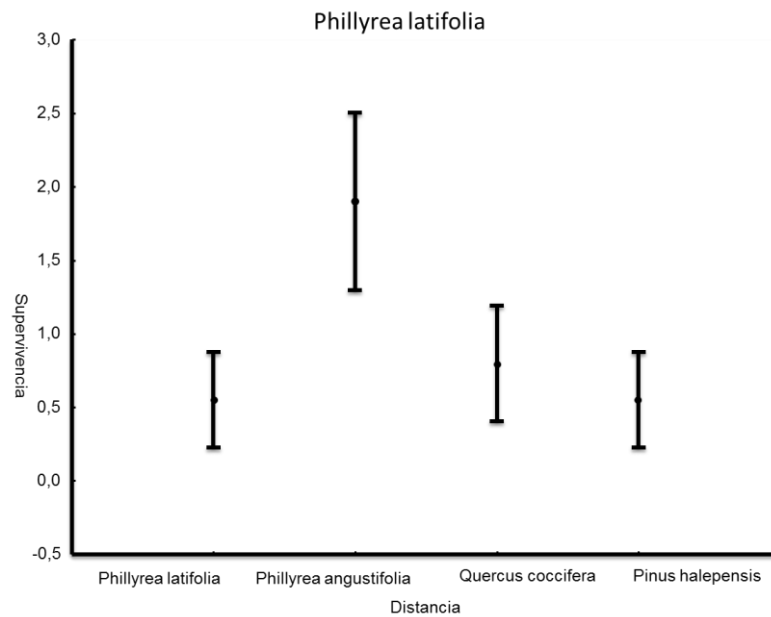


Figura 2a. Porcentaje de supervivencia. En esta gráfica se muestra la supervivencia de *Phillyrea latifolia* bajo cada nodriza ordenadas de izquierda a derecha de más cercana filogenéticamente a menos.

***Pinus halepensis*.**- En el caso del pino carrasco los resultados del estudio realizado por Castro et al. (1999) en Sierra Nevada, con una tasa de depredación de entre 80 y 96%, y como principales depredadores aves y el ratón de campo, son bastante semejantes al 98.73% obtenido en nuestro estudio. (Figura 2b).

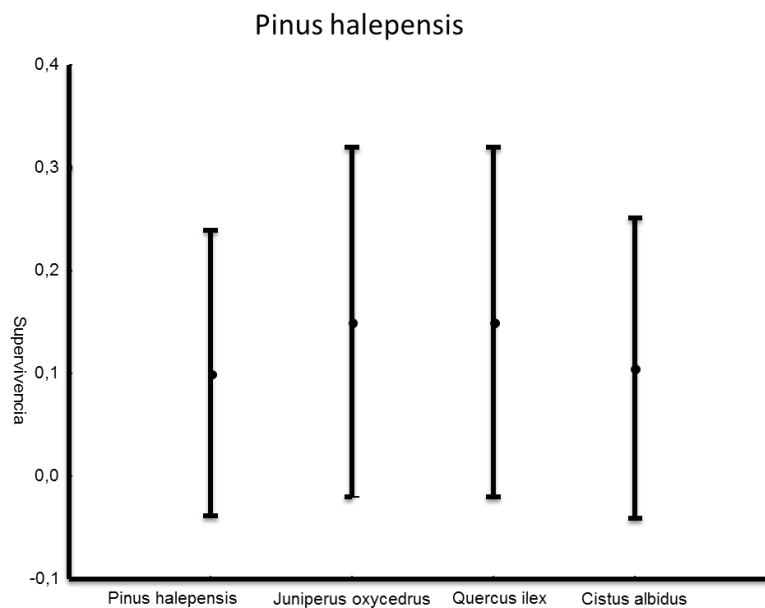


Figura 2b. Porcentaje de supervivencia. En esta gráfica se muestra la supervivencia del pino bajo cada nodriza ordenadas de izquierda a derecha de más cercana filogenéticamente a menos.

***Juniperus oxycedrus*.**- El caso del enebro es bastante llamativo, pues los datos de depredación obtenidos han sido demasiado bajos con respecto a las demás especies, con tan solo un 15.73% de depredación. Sin embargo, en un estudio realizado por García (2001) en el sureste de España con enebro curiosamente la depredación alcanza solamente el 10%, lo que nos lleva a pensar que esta especie posea algún tipo de defensa frente a la depredación postdispersiva. (Figura 2c) .

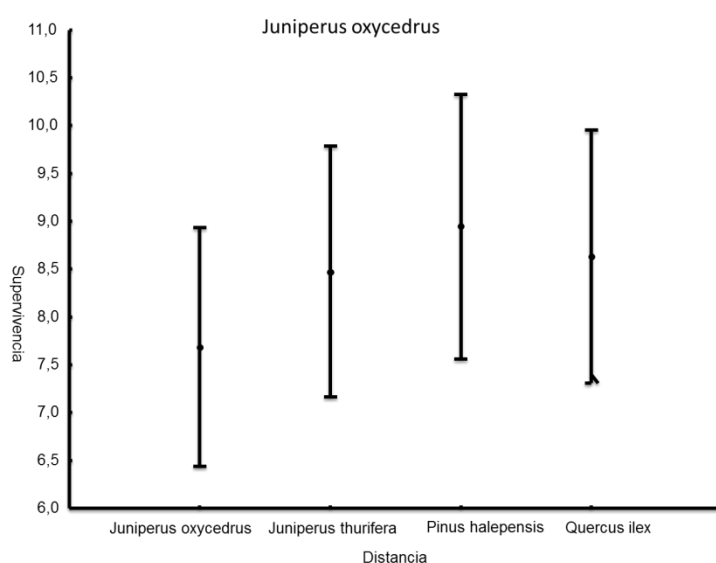


Figura 2c. Porcentaje de supervivencia. En esta gráfica se muestra la supervivencia de enebro bajo cada nodriza ordenadas de izquierda a derecha de más cercana filogenéticamente a menos.

***Pistacia lentiscus*.**- La depredación sobre lentisco también ha sido muy fuerte con una tasa de 97.75%. A diferencia de las especies anteriores, no disponemos de estudios con los que comparar este resultado. (Figura 2d).

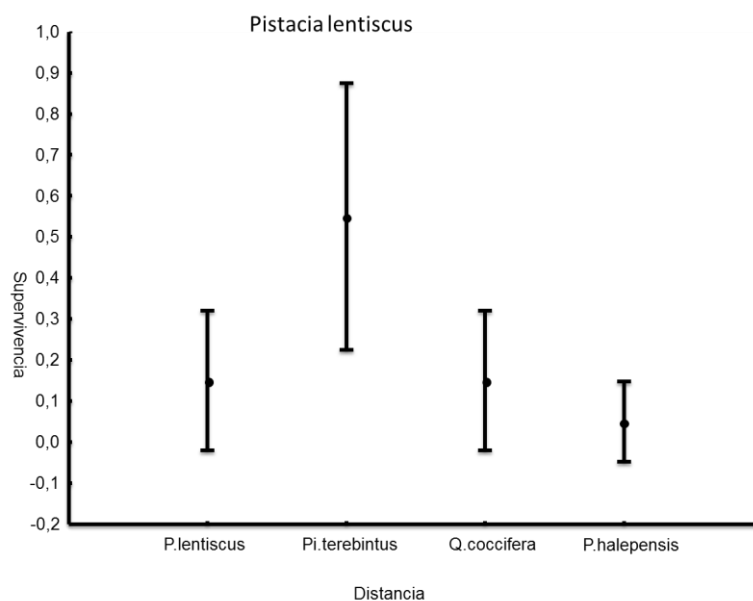


Figura 2d. Porcentaje de supervivencia. En esta gráfica se muestra la supervivencia del lentisco bajo cada nodriza ordenadas de izquierda a derecha de más cercana filogenéticamente a menos.

6.3. Efecto del tamaño de la semilla en la tasa de depredación.-

El tamaño de la semilla, a priori, puede afectar a la probabilidad de depredación, pues semillas de mayor tamaño deberían ser más apetecibles para los depredadores. Sin embargo después de analizar los datos obtenidos no encontramos tal relación (Figura 3), aunque las bellotas siendo las de mayor tamaño (3.32 kg/1000 frutos) han sufrido la depredación más alta, las semillas de pino carrasco (0.0161 kg/1000 semillas) y las de lentisco (0.0143 kg/1000 semillas), han sido más depredadas que las de enebro (0.031 kg/1000 semillas), aun siendo estas últimas de mayor tamaño que las anteriores, incluso las de *P. Latifolia* (0.036 kg/1000 semillas) han sufrido una tasa algo más baja que las de enebro y pino carrasco. Queda clara la preferencia de los roedores por los frutos carnosos (Hulme 1997; Jensen 1993; Kollmann et al. 1998; Webb y Willson 1985; Willson y Whelan 1990), aun así no queda claro que características de las semillas determinan la preferencia de los roedores. Algunas especies de plantas pueden ser preferidas por la masa de la semilla o la relación beneficio/coste (Alcántara et al. 2000; Blate et al. 1998; Hulme 1997), mientras que el espesor de la cáscara de la semilla o su

composición química pueden determinar el consumo de otras especies de plantas (Blate et al. 1998; Kollmann et al. 1998).

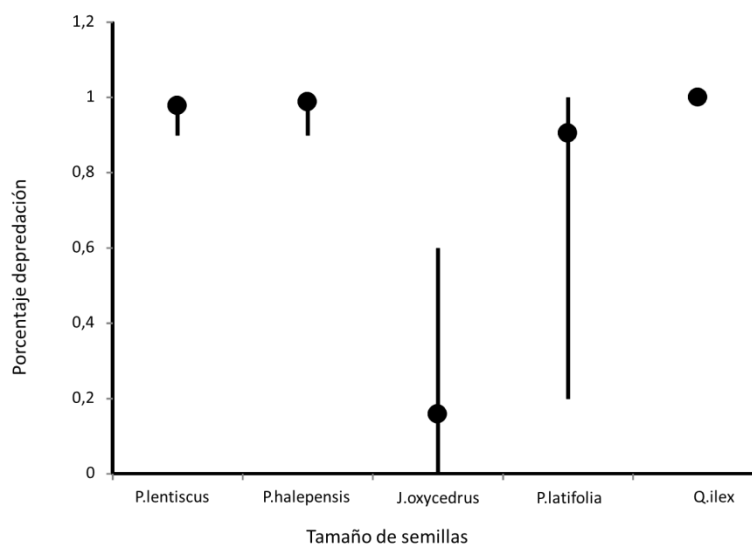


Figura 3. Porcentaje de depredación según tamaño de semillas. En esta gráfica se muestra la depredación de semillas según el tamaño de las semillas, ordenadas de izquierda a derecha de menor tamaño a mayor tamaño.

6.4. Variaciones entre especies de nodriza en la incidencia de la depredación post-dispersiva

6.4.1. Frecuencia de sitios seguros frente a depredadores.- Visto desde el punto de vista de la planta, podemos discutir es sobre la abundancia o escasez de lugares seguros (“safe sites”) para las semillas frente a depredadores postdispersivos. La probabilidad de que un depredador encuentre un punto de ofrecimiento y consuma aunque solo sea una semilla fue por lo general muy alta, alcanzando un 73% (Figura 4). Todos los puntos de ofrecimiento de semillas de encina, pino carrasco y lentisco fueron encontrados, solamente *P. latifolia* con un 96.25% de probabilidad de encuentro y enebro con un 60% contaron con puntos que no fueron localizados. Estos datos demuestran claramente lo eficientes que son los depredadores en su capacidad de localizar lugares con semillas. Por otro lado, las nodrizas en las cuales no hubo un 100% de encuentros fueron *P. angustifolia*, coscoja, pino carrasco, enebro, sabina y encina. Aunque bajo coscoja, pino y encina con semillas de otras especies si se produjeron el 100% de los encuentros. Esto sugiere que

la probabilidad de escape a la depredación no es producto del efecto de la nodriza sino más bien de la especie de semilla ofrecida.

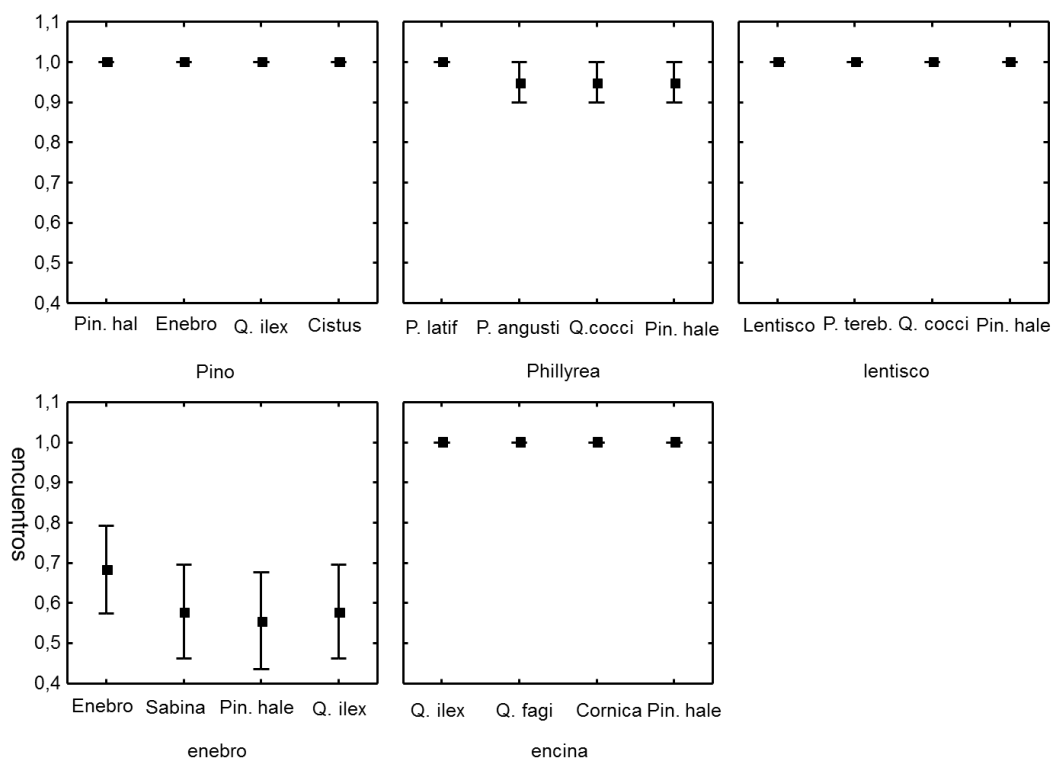


Figura 4. Porcentaje de encuentros. En estas graficas se muestran el porcentaje de depredación de cada especie y bajo las diferentes nodrizas

6.4.2. Probabilidad de supervivencia.- En general, una vez que un punto de ofrecimiento fue localizado por depredadores, la intensidad de la depredación fue muy alta. Solamente bajo *P. angustifolia* y sabina se ha observado una mayor supervivencia. En el resto de especies nodriza la depredación ha alcanzado valores muy altos, lo que nos lleva, junto con otros estudios, a la conclusión de que existe una depredación tan grande y los depredadores son tan eficaces a la hora de la búsqueda de semillas en los bosques mediterráneos, que no nos permite observar un efecto filogenético en la probabilidad de escape de las semillas a la depredación post dispersiva.

6.5. Conclusiones

Los resultados de este estudio sugieren que los depredadores post-dispersivos de semillas no influyen en la diferenciación del nicho de reclutamiento entre plantas leñosas de una comunidad. Los niveles de depredación generales fueron tan altos para la mayoría de especies que no existe un efecto de la distancia filogenética de la nodriza sobre la probabilidad de escape a la depredación. Ni tan siquiera se aprecia una mayor tasa de depredación bajo nodrizas con-específicas, lo que sugiere que de existir un proceso tipo Janzen-Connell en el ciclo de reclutamiento, éste no estaría mediado por la acción de depredadores post-dispersivos. En definitiva, estos resultados sugieren que los depredadores postdispersivos pueden ejercer un control sobre las tasas generales de reclutamiento de especies en la comunidad al depredar un enorme porcentaje de las semillas de la mayoría de las especies. Es posible que el reclutamiento de estas plantas ocurra de forma periódica, asociado a los ciclos supra-anales de producción de frutos, de forma que en años de “bellotera” los depredadores se ven saciados por la gran cantidad de semillas disponibles, con lo que muchas semillas logran evitar la depredación (Herrera et al. 1998; Fletcher et al. 2010). Por otro lado, hemos detectado claras diferencias entre especies de semillas en las tasas de depredación. Esto sugiere que los depredadores post-dispersivos podrían favorecer la dominancia de aquellas plantas cuyas semillas les resultan menos atractivas, como es el caso de *J. oxycedrus*.

7. BIBLIOGRAFÍA

- 1- Julio M. Alcántara, Pedro J. Rey, Alfonso M. Sánchez-La fuente and Francisco Valera, (2000). Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant–seed disperser interaction. OIKOS 88: 362–370. Copenhagen 2000.
- 2- Atlas Climático Ibérico de la Agencia estatal de Meteorología, 1971-2000.
- 3- AUBREVILLAE., (1938). La forêt coloniale: les forêts de l'Afrique occidentale française. Annales Académie des sciences coloniales, Paris, 9, 1-245.
- 4- Bate, G.M., Peart, D.R. & Leighton, M. (1998) Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. Oikos 82, 522–538.

- 5- Castro J, Gómez J M, García D, Zamora R y Hódar J A (2009), Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* 145: 115–123, 1999.
- 6- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *Am. Nat.*, 163, 823–843
- 7- Connell, JH (1970). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: *Dynamics of population*. Ed. PJ Den Boer y GR Gradwell. Wageningen.
- 8- Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, 2004
- 9- Darwin C (1859), The origin of species.
- 10- Darwin C (1889).
- 11- Dinnage, R. (2009). Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLoS ONE*, 4, e7071.
- 12- Elisa Beltrán, Alfonso Valiente-Banuet and Miguel Verdú, (2012). Trait divergence and indirect interactions allow facilitation of congeneric species. *Annals of Botany* 110: 1369–1376, 2012.
- 13- Fletcher, QE, Boutin S, Lane JE, LaMontagne JM, McAdam AG, Krebs CJ, Humphries MM. 2010. The functional response of a hoarding seed predator to mast seeding. *Ecology* 91:2673-83.
- 14- FOGGIEA, (1960). Natural regeneration in the humid tropical forest. *Caribbean Forester* 27, 73-81.
- 15- García, D. 1998a. Interaction between juniper *Juniperus communis* L. and its fruit pest insects: pest abundance, fruit characteristics and seed viability. *Acta Oecol.* 19: 517-525.
- 16- García, D. 1998b. Regeneración natural del enebro *Juniperus communis* L. en áreas de alta montaña mediterránea: conectando la ecología reproductiva con el reclutamiento poblacional. Ph.D. Thesis, University of Granada.
- 17- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M. & Hódar, J.A. 1999b. Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos* 84: 536- 544.
- 18- García D (2001), Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* 12: 839-848, 2001.
- 19- García, D., Zamora, R., Gómez, J.M., Jordano, P. & Hódar, J.A. 2000a. Geographical variation in seed production, predation and abortion in *Juniperus communis* throughout its range in Europe. *J. Ecol.* 88: 436-446.
- 20- Garcia-Fayos (2001). Bases ecológicas para la recolección, almacenamiento y germinación de semillas de especies de uso forestal de la comunidad valenciana. Conselleria de Medi Ambient, Generalitat Valenciana.
- 21- Gause, G.F. (1934). The struggle for existence. Baltimore, MD: Williams & Wilkins.
- 22- Gilbert, G.S. & Webb, C.O. (2007). Phylogenetic signal in plant pathogen-host range. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 4979–4983.

- 23-Gill, D. S. and Marks, P. L. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. – *Ecol. Monogr.* 61: 183–205.
- 24-Gómez J. M. · Puerta-Piñero C. y Schupp E. W. (2007). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*. 155:529–537.
- 25-GRUBB P. J (1976). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Botany School, University of Cambridge.
- 26-Hardin, G. (1960). The Competitive Exclusion Principle. *Science* 131, 1292-1297.
- 27-Hassell MP, (1978). The dynamics of arthropod predator-prey system. Princeton University Press, Princeton.
- 28-Herrera C M (1984), A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1), 1984, pp. 1-23
- 29-Herrera C M, Jordano L, López Soria & Amat JA, (1994). Recruitment of a mast-fruited, bird-dispersed tree: Bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs*, 64: 315-344.
- 30-Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. (1998) Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist*, 152, 576–594
- 31-Howe HF (1986) Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. In: Murray DR (ed) *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney, pp 123-189.
- 32-Hulme PE (1993) Post-dispersal seed predation by small mammals. *Symp Zool Soc Lond* 65:269-287.
- 33-Hulme PE, (1996b). Herbivory, plant regeneration and species coexistence. *Journal of Ecology*, 84, 609-616.
- 34-Hulme PE, (1997). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plant in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111, 91-98.
- 35-Janzen, DH (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501-528.
- 36-Jean H. Burns and Sharon Y. Strauss (2011) More closely related species are more ecologically similar in an experimental test. *PNAS*. March 29, 2011 | vol. 108 | no. 13 | 5305.
- 37-Jensen, S.P. (1993) Temporal changes in food preferences of woody mice (*Apodemus sylvaticus* L.). *Oecologia* 94, 76–82.
- 38-Jones, E. W. (1954-5). Ecological studies on the Rain Forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *Journal of Ecology* 43, 564-94, 4.83-117.
- 39-Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio* 107/108: 85-104.

- 40-Jordano P & Herrera CM, (1995). Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*. 2(3): 230-237.
- 41-Kollmann, J., Coomnes, D. A. and White, M. 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshyfruited species among seasons, years and sites. – *Funct. Ecol.* 12: 683–690.
- 42-Pulido F. J. y Díaz M. (2005). Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience* 12(1):92-102.
- 43-Rey P y Alcántara J, (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 2000, 88, 622-633.
- 44-ROLLET, B. (1969). La regeneration naturelle en forêt dense humide sempervirente de plaine de la Guyane Française. *Bois et forêts des tropiques* I-, 19-38.
- 45-SCHULZ, P. (1960). Ecological studies on rain forest in northern Suriname. *Verhandelingen der Koninklijke nederlandse akademie van wetenschappen. Afdeling natuurkunde (sectie 2)* (53), 1-67.
- 46-Tilman D (1985). The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125:827-852.
- 47-Valiente-Banuet A and Verdu M, 2007. Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, (2007) 10: 1029–1036.
- 48-Violle C, Nemergut DR, Pu Z, Jiang L. 2011. Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecology Letters* 14: 782–787.
- 49-Webb, C.O., Gilbert, G.S. & Donoghue, M.J. (2006b). Phylogenetic diversity dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87, S123–S131.
- 50-Webb, S.L. & Willson, M.F. (1985) Spatial heterogeneity in the post-dispersal seed predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* 67, 150–153.
- 51-Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecol. Monogr.* 70: 331-351.
- 52-Willson, M.F. 1992. The ecology of seed dispersal.—In: Fenner, M. (ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. C. A. B. Int., Wallingford, pp. 61–86.
- 53-Willson, M.F. & Whelan, C.J. (1990) Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 57, 191–198.
- 54-Xubing Liu, Minxia Liang, Rampal S. Etienne, Yongfan Wang, Christian Staehelin and Shixiao Yu. 2012. Experimental evidence for a phylogenetic Janzen–Connell effect in a subtropical forest. *Ecology Letters*, (2012) 15: 111–118.
- 55-Zamora R, Matías L (2014) Seed Dispersers, Seed Predators, and Browsers Act Synergistically as Biotic Filters in a Mosaic Landscape. *PLoS ONE* 9(9): e107385. doi:10.1371/journal.pone.0107385

56-Zapata V M, Robledano F, Ramos V, Martínez-López V, (2014). Bird-mediated seed dispersal of fleshy fruits of mediterranean shrubs in semiarid forest patches: the role of *Pinus halepensis* Miller trees as seed receptors. *Plant Ecol* (2014) 215:1337–1350.