



UNIVERSIDAD DE JAÉN

Facultad de Ciencias Experimentales

Grado en Ciencias Ambientales

Trabajo Fin de Grado

Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la remoción dispersiva de fruto y la depredación post-dispersiva de semillas de *Ziziphus lotus* (Rhamnaceae) en el sureste semiárido de la Península Ibérica

Jorge Isla Escudero

Jaén, 10 de Junio de 2015

Universidad de Jaén
Facultad de Ciencias Experimentales

Grado en Ciencias Ambientales
Trabajo Fin de Grado

Efecto de la fragmentación del
hábitat sobre la remoción
dispersiva de fruto y la
depredación post-dispersiva de
semillas de *Ziziphus lotus*
(Rhamnaceae) en el sureste
semiárido de la Península
Ibérica

Fdo.: Jorge Isla Escudero

Jaén, 10 de Junio de 2015

A handwritten signature in black ink, consisting of several stylized, overlapping loops and a long horizontal stroke at the end, likely representing the name Jorge Isla Escudero.

ÍNDICE

1. RESUMEN.....	6
2. INTRODUCCIÓN.....	10
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS.....	11
4. MATERIAL Y MÉTODOS	
4.1. Especie de estudio.....	13
4.2. Área de estudio.....	17
4.3. Diseño experimental	
4.3.1. <i>Dispersión de diásporas (semillas y frutos).....</i>	<i>18</i>
4.3.2. <i>Depredación de semillas.....</i>	<i>19</i>
4.3.3. <i>Abundancia de roedores.....</i>	<i>20</i>
4.3.4. <i>Abundancia de lagomorfos.....</i>	<i>21</i>
4.4. Análisis de datos.....	23
5. RESULTADOS	
5.1. Remoción de diásporas de <i>Ziziphus lotus</i> entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.....	29
5.2. Depredación de semillas de <i>Ziziphus lotus</i> entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.....	32
5.3. Variación en la abundancia de roedores y lagomorfos entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.	
5.3.1. <i>Abundancia de lagomorfos.....</i>	<i>33</i>
5.3.2. <i>Abundancia de roedores.....</i>	<i>34</i>

6. DISCUSIÓN

**6.1. Remoción de diásporas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones.
Efecto del grado de alteración antrópica.....38**

**6.2. Depredación de semillas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones.
Efecto del grado de alteración antrópica.....39**

6. CONCLUSIÓN.....40

7. AGRADECIMIENTOS.....41

8. BIBLIOGRAFÍA.....48

1. RESUMEN

La fragmentación del hábitat, junto con el cambio climático, es una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad actualmente en nuestro planeta. Uno de los factores ecológicos responsables del mantenimiento y regeneración de las poblaciones, que se ve gravemente afectado por la fragmentación y pérdida de hábitat es la conectividad ecológica. Mediante este estudio se pretende analizar cuál es el efecto de la fragmentación del hábitat sobre la dispersión y depredación de semillas de *Ziziphus lotus*. Esta especie cuenta con una distribución muy reducida en España, limitándose al sureste semiárido, y la gran explotación de esta zona por la agricultura intensiva (cultivos bajo plástico) ha reducido considerablemente la distribución de *Z. lotus*, una especie clave en este tipo de ecosistemas. Esta especie, además de ser un recurso alimenticio por los frutos que produce para numerosos animales, es un fijador del sustrato, y crea islas de vegetación que dan sustento a gran número de especies vegetales, y refugio a especies animales. Se han realizado dos experimentos en siete poblaciones con diferente grado de alteración antrópica, por un lado se ha contabilizado la lluvia de semillas, y se ha desarrollado un experimento para analizar la dispersión mediante tarrinas con frutos, y por otro un experimento para evaluar la depredación mediante semillas pegadas en una malla. También se ha llevado a cabo un conteo de la abundancia de roedores y lagomorfos, mediante el trampeo y el conteo de letrinas respectivamente. Los resultados obtenidos indican que la alteración del hábitat tiene un efecto negativo sobre la remoción de frutos, también se aprecia que esta alteración tiene un efecto sobre la abundancia de lagomorfos, aumentándola, con el consiguiente efecto negativo que trae consigo la depulpación causada por estos. Podemos concluir por tanto, que afectando a ciertas interacciones con animales que suceden en el ciclo dispersivo de la especie, la fragmentación supone una amenaza importante para la persistencia de las poblaciones de *Ziziphus lotus* en el sureste semiárido.

ABSTRACT

Habitat fragmentation, along climate change, is currently one of the main causes of biodiversity loss on our planet. One of the ecological factors responsible for the maintenance and regeneration of population, which is seriously affected by the fragmentation and loss of habitat, is the ecological connectivity. The purpose of this study is to analyze the effect of habitat fragmentation on seed dispersal and predation of *Ziziphus lotus*. This species has a very limited distribution in Spain, only located on the semiarid southeast; the great exploitation of this area for intensive agriculture (crops under plastic) has significantly reduced the distribution of *Z. lotus*, a key species in these ecosystems. This species, besides being a food source because of the fruits it produces for many animals, is a fixing substrate, and creates islands of vegetation that sustain large number of plant species, and shelter for animals. Two experiments were performed in seven populations with different degrees of anthropogenic alteration, on the one hand has posted seed rain, and has developed an experiment to analyze the dispersion by tubs with fruit, on the other hand an experiment to evaluate predation using seeds to a mesh. We have also carried out a counting of the abundance of rodents and lagomorphs, by trapping and counting latrines respectively. The results indicate that habitat alteration has a negative effect on fruit removal, also it shows that this condition has an effect on the abundance of lagomorphs, which has a negative effect brings depulpatation caused by these. We can conclude that fragmentation affects in a negative way to the interactions between animal and plants that happens in the dispersive cycle of the species and, therefore this represents a threat for the persistence of populations of *Ziziphus lotus* on the semiarid southeast.

2. INTRODUCCIÓN

La fragmentación del hábitat junto al cambio climático global constituye una de las principales causas de la pérdida de poblaciones y de biodiversidad (Soulé 1986, Sala et al. 2000; Fahrig 2003, Lindenmayer & Fischer 2006). La pérdida de hábitat conlleva además no sólo una pérdida de especies sino también de las interacciones ecológicas que se dan entre ellas. Así, la posibilidad del intercambio de individuos, energía y materia que se da en el paisaje, propicia la aparición de intercambio genético, el aumento de las tasas de colonización o la disminución de la tasa de extinción que proporcionan en último término el sustento de las poblaciones y, por tanto, del mantenimiento de la biodiversidad. Uno de los factores que ayudan a mantener la persistencia de poblaciones, y que está influenciado directamente por la conectividad ecológica y por ende por la fragmentación del hábitat son las interacciones mutualistas (Kearns et al., 1998; Harris & Johnson 2004; Aguilar et al. 2006) que se establecen entre especies vegetales y animales donde estos últimos actúan como vectores para la polinización y la dispersión de semillas.

La dispersión de semillas tiene un papel fundamental en el establecimiento de la estructura vegetal, los patrones de diversidad y distribución de especies vegetales en el territorio (Wang & Smith 2002; Howe & Miriti 2004). En las especies cuyas semillas son dispersadas por vertebrados (basado en un mecanismo de beneficio mutuo de intercambio de movimiento por alimento) se ha demostrado que interrupciones en la dispersión causadas por fragmentación del hábitat pueden limitar la regeneración natural de las especies vegetales (e.g., Santos et al. 1999; Cordeiro & Howe 2003; Rodríguez-Cabal et al. 2007; Cordeiro et al. 2009, González-Varo et al. 2013, Rey & Alcántara 2014). Para comprender la importancia de la dispersión de semillas es importante pensar en este proceso como el nexo obligatorio entre un individuo totalmente desarrollado y un individuo de la próxima generación (Herrera et al. 1994; Rey & Alcántara 2000). Así, la disponibilidad de frutos afectará directamente a la dispersión de semillas, lo cual afectará a la estructuración de la vegetación adulta que influirá asimismo en la disponibilidad de frutos y de semillas, y así sucesivamente, formando un bucle continuo en el que la dispersión tiene un

papel determinante. Por tanto la dinámica de dispersión de semillas tiene gran influencia en procesos como la colonización de nuevos hábitats para la sucesión, la regeneración y la conservación de la biodiversidad (Wang & Smith 2002). Por otra parte, se ha demostrado que algunos dispersores de semillas a priori legítimos (proporcionan a la planta un servicio de dispersión a cambio de consumir como recompensa la pulpa rica en azúcares y otros nutrientes) se comportan, en algunas circunstancias, como parásitos del sistema consumiendo la pulpa del fruto *in situ*, sin proporcionar el servicio de dispersión a la planta (Fedriani et al., 2012), también actuando – a priori – como disruptores del mutualismo de dispersión.

La fragmentación también tiene efectos sobre la depredación de semillas, otro proceso ecológico clave en la regeneración natural que actúa como un filtro selectivo de individuos. Ésta es de gran importancia para el futuro de una nueva generación, ya que las tasas de depredación dictaminarán en última instancia que probabilidades tiene un individuo de transmitir su descendencia. Son muchos los agentes que actúan como depredadores de semillas, o como agentes con una función dual depredador/dispersor (Brewer & Rejmánek, 1999; Vieira et al., 2003; Xiao et al., 2004; Iob and Vieira, 2008; Yi & Zhang, 2008). Los principales agentes consumidores de semillas a nivel post-dispersivo son los roedores, aunque en ocasiones también pueden actuar de facto como dispersores al llevarse las semillas y acumularlas bajo el suelo, normalmente proceso denominado “*scattehoarding*” (Morris 1962). Se ha demostrado que algunos roedores consumen las semillas selectivamente (Alcántara et al. 2000), afectando esto a las probabilidades de supervivencia de una especie. Estos agentes pueden actuar en diferentes etapas del ciclo dispersivo (desde la creación del fruto en el árbol hasta inmediatamente antes de la germinación post-dispersiva). Además, se ha demostrado que la depredación de semillas con frecuencia no se produce de manera homogénea a la largo del espacio (Sanz 2014; Grenha et al. 2010), sino que pueden existir diferencias en los niveles de consumo de semillas dependiendo de la población (variación inter-poblacional, Rey et al. 2002) o dependiendo del hábitat particular (micro-hábitat) dentro de una misma población (variación intra-poblacional, Alcántara et al. 2000).

Algunos estudios han demostrado que la fragmentación del hábitat puede derivar en defaunación y como consecuencia en la pérdida de agentes dispersores lo que afecta en último término al proceso de dispersión (Franco-Quimbay et al. 2014; Sica et al. 2014). Cabe esperar, por tanto, que en hábitats fragmentados, al reducirse el número de especies frugívoras se produzca una disminución de la tasa de remoción de frutos, y por tanto el número de semillas que quedan sin dispersar sea mayor, comprometiendo así el éxito de la dispersión (Rey & Alcántara 2014). Con respecto a la depredación, se espera que al reducirse el hábitat disponible debido a la fragmentación, se incremente la densidad de depredadores (en particular la de roedores en zonas urbanizadas), lo que unido a la mayor agregación de las semillas por disminución de la dispersión redundaría en un aumento de la depredación y por tanto reducción del número de semillas (Santos & Tellería 1994; Donoso et al. 2003). Sin embargo, el efecto de la fragmentación sobre la dispersión y la depredación es todavía poco conocido en ambientes mediterráneos (ver sin embargo Santos & Tellería 1994, Hulme 1997; Santos, 1994; García 2007; González-Varo et al. 2010; Sanz et al., 2014; Rey & Alcántara 2014). La mayoría de los estudios en este ámbito se centran en áreas forestales, por lo que es de gran importancia evaluar los efectos que tiene la fragmentación sobre estos procesos ecológicos en otros ambientes, como por ejemplo en las áreas semiáridas del sureste español, donde se ha producido un importante cambio en los últimos 50 años en el uso del suelo como consecuencia de la enorme expansión del cultivo bajo plástico y del urbanismo. Asimismo, tampoco se han evaluado en estos hábitats los efectos de la fragmentación sobre la depredación de semillas a escala de micro-hábitat (dentro de población), por lo tanto es necesario obtener esta información básica para comprender mejor el proceso y poder implementar las labores de conservación específicas.

Este trabajo pretende evaluar el efecto de la fragmentación sobre el proceso dispersivo y la depredación de semillas en *Ziziphus lotus*, conocido como azufaifo, cuya presencia en Europa se ve reducida únicamente a algunas poblaciones en el Sureste semiárido de la Península Ibérica y en Sicilia. *Z. lotus*, es un arbusto vital para el sustento de gran número de especies tanto

animales como vegetales por lo que se le considera una especie clave en el mantenimiento de este tipo de ecosistemas (Tirado 2009). La calidad del hábitat en la que se encuentra *Z. lotus* se ha ido deteriorando gravemente en los últimos 50 años (Mendoza 2015; Mota et al. 1996) a causa de la fragmentación producida por el uso intensivo del suelo para la agricultura bajo plástico, además del crecimiento urbanístico no planificado (ver Figura 1). La situación de sus hábitats es tal que se le ha reconocido a nivel de la Directiva de Hábitats Europea el carácter de prioritario entre los Hábitat de interés comunitario (Hábitat 5220; Tirado 2009). No existe suficiente información sobre el efecto que tiene esta pérdida de hábitat causada por la fragmentación sobre la dispersión y la depredación en este ecosistema. Tampoco se conoce la variación espacial, dentro y entre poblaciones, del efecto de la fragmentación en estos procesos.

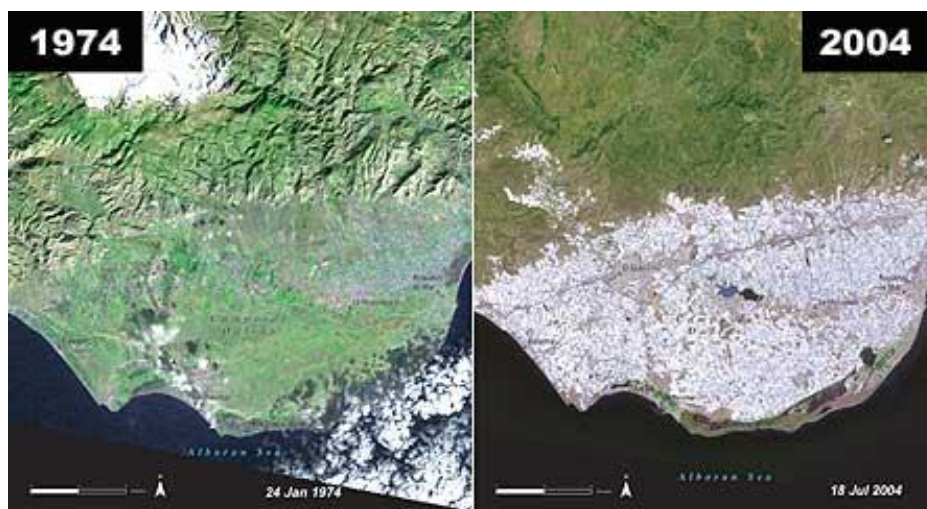


Figura 1. Fotos extraídas del Atlas de la ONU 'One world, many people'

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Puesto que el agente principal en los procesos de dispersión y depredación de semillas son vertebrados: zorros, aves y lagomorfos para la dispersión y roedores para la depredación, se espera que la fragmentación y alteración del hábitat tenga alguna influencia sobre la abundancia relativa de éstos y, por tanto, en los procesos ecológicos en los que intervienen. De manera más concreta, las dos hipótesis específicas que se manejan son las siguientes:

Hipótesis 1) La fragmentación y alteración disminuye la abundancia de dispersores, lo que tiene efecto negativo sobre la remoción de frutos y semillas. En hábitats alterados aumentan los casos de interferencia en la dispersión por despulpado del fruto (realizada por conejos).

Hipótesis 2) La fragmentación y alteración del hábitat modifican la composición de especies de roedores y su abundancia y afectando al patrón y tasas de consumo de semillas dentro y entre poblaciones. Hay más disponibilidad de semillas y la fuente de alimento para los depredadores es más predecible (semillas sin dispersar bajo planta) en poblaciones fragmentadas y con un mayor grado de alteración por lo que incrementa la pérdida relativa de semillas.

Por lo tanto, las cuestiones que se plantean en este estudio son las que siguen:

- ¿Existen diferencias en la remoción de frutos y semillas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones que difieren el grado de fragmentación y alteración antrópica?
- ¿Existen diferencias en la depredación de semillas de *Ziziphus lotus* dentro y entre poblaciones que difieren el grado de fragmentación y alteración?
- ¿Afecta la fragmentación y alteración a la abundancia relativa de especies depredadoras de semillas (roedores) o de especies consumidoras de pulpa (conejos) de *Ziziphus lotus*? En caso afirmativo, ¿hay una relación entre la abundancia de animales y los procesos ecológicos de dispersión y depredación de semillas?

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1. Especie de estudio



Imagen 1. Individuo de *Ziziphus lotus*

La especie objeto de estudio es *Ziziphus Lotus* (Imagen 1), conocido como azufaifo, cuya presencia en la Europa se ve reducida únicamente a algunas poblaciones en el Sureste semiárido, principalmente en las provincias de Murcia y Almería (Figura 2) y algunos ejemplares en Sicilia. En la Región de Murcia cuenta con el reconocimiento de especie catalogada como “Vulnerable”, mientras que en Andalucía no, encontrándose aquí sus poblaciones más representativas (Tirado 2009). El hábitat donde encontramos al azufaifo es un hábitat de interés comunitario (Hábitat 5520 de la Directiva de Hábitats europea), que está catalogado actualmente como de carácter prioritario debido al gran riesgo de desaparición en el que se encuentra. La Directiva de Hábitats de Interés Comunitario en España, que cataloga el Hábitat 5220 con estructura y función “desfavorable-inadecuada” para su conservación, considera el estudio de las limitaciones ecológicas para la regeneración (dispersión y depredación de semillas) de esta especie clave como una “línea prioritaria de estudio”

(Tirado 2009).

La gran explotación agrícola (sobre todo las explotaciones bajo plásticos) de estas zonas ha provocado, junto a la urbanización, una fragmentación extrema del paisaje, dejándose así muchas poblaciones relictas o pobremente conectadas. *Ziziphus lotus*, es un arbusto de gran importancia para este hábitat, ya que es el sustento principal para gran número de especies tanto animales como vegetales. Se trata de un arbusto espinoso que puede alcanzar un gran tamaño (hasta 20 m. de diámetro), sus frutos son drupas carnosas, apetecibles para animales e insectos, las flores son amarillas y suele florecer en los meses de junio y julio. La gran capacidad que tiene para fijar el suelo debido a sus profundas raíces hace que, a menudo, cree islas de vegetación, dando cobijo y resguardo a muchas otras especies vegetales, así como zonas de refugio para otras tantas especies animales, es por esto que se le considera una especie ingeniera de ecosistemas y clave en el mantenimiento de este tipo de ecosistemas.

4.2. Área de estudio

El Hábitat en el que encontramos a *Ziziphus lotus*, se encuentra bajo el bioclima xerofítico termo-mediterráneo. Este tipo de hábitat resulta de gran interés ecológico y biogeográfico, debido a la gran cantidad de elementos norteafricanos, cuya distribución en Europa actualmente se reduce a algunas poblaciones en el sureste semiárido (las zonas más áridas como Cabo de Gata-Níjar y zonas sudorientales de Murcia, ver Figura 2). *Z. lotus* tiene distribución ibero- africana, aunque aparece también en Sicilia. Presente en el norte de África, llega hasta el Sahara y también a la Península Arábiga. Según la clasificación de McIntyre & Hobbs (1999), este paisaje se encuentra en una situación de hábitat fragmentado y/o relictos.



Figura 2. Mapa de distribución del tipo de Habitat 5220. Datos del Atlas de Hábitat de España, Marzo del 2005.

Para la realización de este estudio se han seleccionado siete poblaciones de *Ziziphus lotus* que difieren en su grado de alteración y fragmentación (Ver Tabla 1 y Figura 3).

Tabla 1. Poblaciones de estudio y sus características.

Población	Coordenada geográfica (UTM)	Grado de alteración McIntyre & Hobbs (1999)	Grado de antropización
El Ejido	517815, 4068126	Relicto	Severa (1,4)
Dalías (Ejido2)	516432, 4068370	Relicto	Severa (1,4)
El Playazo	587633, 4079415	Abigarrado	Leve (2,3)
Guazamara	609044, 4134228	Fragmentado	Severa (2)
Centro de Visitantes	567026, 4074872	Abigarrado	Leve (5)
El Toyo	558290, 4077638	Abigarrado	Moderada (4,5)
Níjar	570372, 4088786	Fragmentado	Moderada (5,6)

Causas de antropización:

- 1-Prácticas agrícolas intensiva (invernaderos)
- 2-Prácticas agrícolas extensivas (cultivos exterior)
- 3-Zonas abandonadas con historia agrícola.
- 4-Uso urbano del suelo.
- 5- Pastoreo.
6. Actividad minera

Como puede apreciarse en la Tabla 1, las causas de la fragmentación en las poblaciones seleccionadas son todas causas antrópicas, básicamente de tipo agrícola y urbano. Estos usos han generado que algunas de las poblaciones seleccionadas (El Ejido, Dalias y Níjar), se vean sometidas a una gran presión y una disminución muy considerable de su hábitat (hasta el 5 % de su extensión natural en algunos casos).

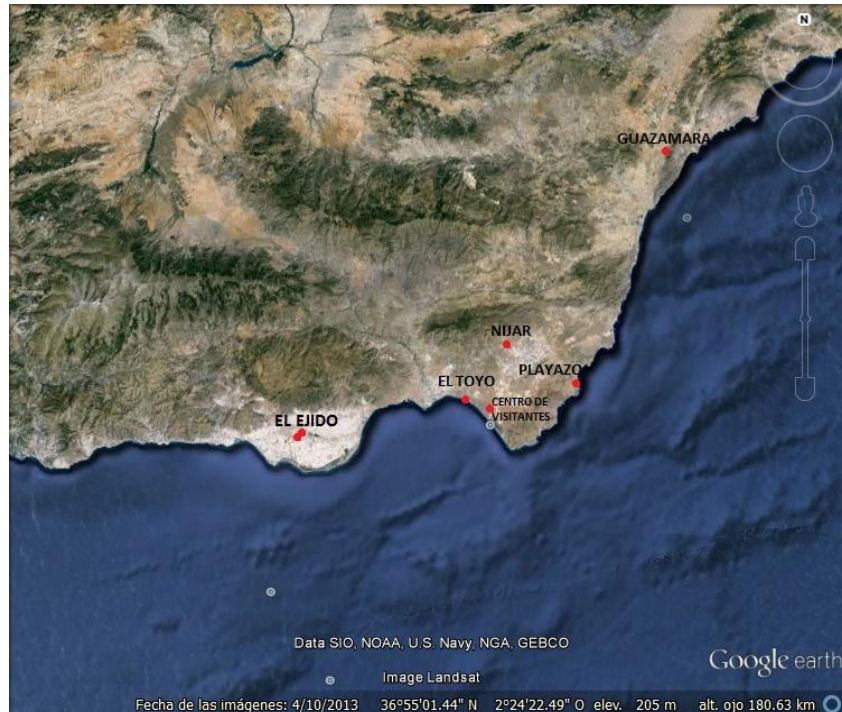


Figura 3. Imagen indicando la localización de las poblaciones de estudio.

Las dos poblaciones situadas en el área de El Ejido, son las que se encuentran en una situación más crítica. El espacio que tienen estas es muy reducido, pequeños fragmentos muy relictos, incluso son utilizados como escombreras o vertederos clandestinos (Imagen 2).



Imagen 2. Basurero ilegal en la población de El Ejido

La población seleccionada en Guazamara, es la más norteña de las estudiadas aquí, la fragmentación en esta zona no se da por los cultivos bajo plástico, sino que son los cultivos extensivos (de lechuga concretamente). Los individuos se encuentran en unos pocos parches de vegetación entre los cultivos. Otra de las poblaciones seleccionadas es la que se encuentra junto al municipio de El Toyo-Retamar, es un área relativamente extensa en comparación con las anteriores y mejor conservada aunque algunas zonas también se han estado utilizando como escombreras y basureros, y existen algunas infraestructuras como naves industriales y carreteras que fragmentan este paisaje.

Por último las poblaciones mejor conservadas en este trabajo son una junto al Centro de Visitantes de P.N. de El Cabo de Gata, y otra en El Playazo también dentro de los límites del espacio natural protegido. Estas dos poblaciones son las áreas más extensas de este estudio, y en las que el efecto antrópico es más leve. Los ejemplares de estas poblaciones son ejemplares de gran tamaño, y puede apreciarse con facilidad el efecto que produce *Z. Lotus* como fijador del sustrato y formador de islas de vegetación, a estas formaciones se les suele denominar con el término árabe "nebkhas" En cada una de las

poblaciones de estudio, tanto los individuos de cada población como la localización de cada experimento se georeferenciaron mediante GPS para facilitar su localización.

Para la clasificación del grado de fragmentación se ha propuesto la sugerida por MacIntire & Hobbs (1999). Esta clasificación establece cuatro estados de fragmentación en función de la cobertura, el nivel de la alteración de la matriz y el hábitat remanente (intacto, abigarrado, fragmentado y relicto). Esta clasificación tiene en cuenta la respuesta a la fragmentación por parte de los organismos y sus procesos ecológicos (MacIntire & Hobbs 1999, Steffan-Dewenter et al. 2002, Fahrig 2003).

4.3. Diseño experimental

La metodología empleada para este trabajo consta de tres experimentos realizados *in-situ* en estas poblaciones, y un muestreo de abundancia de roedores y lagomorfos como principales agentes consumidores de semillas y frutos. Los experimentos y observaciones se han realizado en diez individuos adultos de cada población en el periodo dispersivo de 2014 comprendido entre el 30/09/2014 y el 21/1/2015.

4.3.1. Dispersión de diásporas (semillas y frutos)

Aunque parte de la dispersión de semillas de la especie puede ser llevada a cabo por aves, hay que tener en cuenta que el tamaño del fruto del azufaifo (mediano a grande) restringe en gran medida la dispersión de sus semillas por las típicas aves dispersoras de frutos carnosos en la región Mediterránea (ver también Rey et al. 1997), de forma que sólo aves de mediano y gran tamaño (algunos Túrpidos y Córvidos) podrían actuar dispersando semillas. La escasa o nula frecuencia de semillas regurgitadas que aparecen naturalmente bajo otras especies arbustivas o arbóreas en estos hábitats o al descubierto en suelo desnudo o rocas (Rey et al. manuscrito inédito), nos hace pensar que el papel en la dispersión de estas aves es menor. La evidencia principal de dispersión de semillas que ha recabado el grupo de investigación hasta ahora es de mamíferos carnívoros (principalmente zorro) y ungulados (el jabalí) (Inma

Cancio, comunicación personal), por tanto sucedería a partir del fruto ya caído al suelo bajo los individuos que los producen. Para evaluar el efecto de la fragmentación sobre la dispersión y remoción de frutos y semillas se han realizado dos aproximaciones: una observacional (conteo de la lluvia de frutos y semillas caídos bajo planta madre) y otro experimental para contabilizar la dispersión controlando el número inicial de frutos disponibles (esto es, frutos que se ofrecen). Así, para el análisis de la dispersión natural en cada una de las poblaciones, se contabilizó cada 15 días en 10 individuos productores por población (esto es, un total de 70 árboles), el número de frutos que aparecían (depulpados o intactos) y el número de semillas (dañadas o intactas) en áreas permanentes de muestreo de 0.5 x 0.5 m debajo de cada ejemplar (ver imagen 3).

El diseño para cuantificar experimentalmente la dispersión consistió en situar bajo cada uno de estos individuos un recipiente enterrado a ras de suelo, que se rellenó parcialmente de tierra y que contenía 10 frutos maduros de *Ziziphus lotus*, evitando así que estos pudieran ser removidos por cualquier factor que no fuera un animal dispersor. En cada una de las visitas se contabilizó quincenalmente cual era el número de frutos y semillas que quedaban en cada recipiente, con la misma clasificación que en el modelo de lluvia de semillas (ver arriba): número de frutos que aparecían (depulpados o intactos) y el número de semillas (dañadas o intactas). Este diseño se replicó 10 veces (una en cada árbol) en cada una de las poblaciones.



Imagen 3. Procedimiento realizado para el conteo de la lluvia de frutos y semillas en una superficie de 0.5 x 0.5 m debajo de individuos de *Z. lotus*

4.3.2. Depredación de semillas

El método utilizado para evaluar la depredación es el utilizado en (Manzaneda et al., 2005). Este método consiste en colocar una malla de vinilo de 5cm² a la que se le adhiere cinco semillas de *Ziziphus lotus*, mediante un pegamento inodoro e insípido (esto evita el posible efecto atrayente para los posibles depredadores). Estas mallas se fijaron al sustrato mediante un clavo. Se ha demostrado la eficacia de este procedimiento, ya que solo los roedores pueden eliminar las semillas masticando los hilos de la malla o arrancando las semillas, mientras que otros posibles depredadores como hormigas, aves o escarabajos no pueden extraer la semilla (Alcántara et al. 2000, Rey et al., 2002). Como se ha mencionado antes, el análisis de la depredación de semillas pretende evaluar la variación en la depredación entre poblaciones, y también dentro de la población. Para ello se colocaron estas mallas en tres micro-hábitats particulares dentro de una misma población (bajo *Ziziphus*, hábitat hetero-específico y zona descubierta; ver Figura 4). En cada población este diseño se replicó 10 veces. Durante los sucesivos conteos se anotó el número de semillas que continuaban intactas en cada malla.



Figura 4. Distribución de los microhábitats dentro de una población, donde se establecieron los experimentos de depredación por roedores. Esta distribución se llevó a cabo en los diez individuos en cada una de las siete poblaciones.

4.3.3. Abundancia de roedores

Para la estimación de la abundancia de roedores en las diferentes poblaciones se ha empleado un sistema de trampeo usando trampas tipo Sherman (imagen 4), de varios tamaños para barrer el rango de tamaños de las diferentes especies. El cebo utilizado consistía en una pieza de pan de molde untada con mantequilla de cacahuete colocada en cada trampa (cebo estándar usado típicamente en muestreos de roedores). Para la disposición de las trampas se empleó el mismo sistema que para el experimento de depredación, por lo que se instalaron tres trampas por *Ziziphus*, una bajo *Ziziphus*, otra bajo un ejemplar heteroespecífico y otra al descubierto. Además de los setenta individuos empleados por cada población se seleccionaron cinco individuos más por población, por lo que el número total de trampas era de 45 por cada población. Al analizarse las trampas pasado cada periodo de captura, se tuvo en cuenta también si el cebo había desaparecido pero la trampa no había saltado, o si aparecían excrementos de roedor en el interior de la trampa. Los ejemplares capturados eran analizados visualmente para reconocer su especie, y puestos en libertad inmediatamente sin causarles daño. Dado el carácter nocturno de los roedores se acoplaron los trampeos a los ciclos lunares, haciendo coincidir las noches de captura con las de menor luz lunar, las trampas se colocaban al atardecer y se retiraban al amanecer, el proceso se repetía dos noches consecutivas, situando las trampas en el mismo lugar. Se realizaron dos visitas para los trampeos (45 trampas x 7 poblaciones x 2 noches x 2 visitas): el primer trampeo se realizó las noches del 17-18/11/2014 y el trampeo segundo se realizó las noches de 20-21/12/2014.



Imagen 4. Trampa de tipo Sherman plegable (Grande)

4.3.4. Abundancia de lagomorfos (conejos)

Para poder contabilizar la abundancia de lagomorfos en las poblaciones se han llevado a cabo tres conteos de letrinas en cada población de estudio. Los conejos depositan los excrementos en acúmulos de diferentes tamaños que actúan de balizas olfativas y como marcaje territorial. Utilizando el número de letrinas encontradas y el esfuerzo de muestreo (longitud del transecto) se ha podido obtener una medida de la abundancia relativa de conejos en las diferentes poblaciones siguiendo un método similar al propuesto por Blanco y Villafuerte (1993). La distancia recorrida en cada población se ha realizado en función de su área, de forma que en la población de Guazamara el transecto es de 1700 m, en la población uno de El Ejido es de 1100 m, en otra población de esta localidad es de 563 m, en Nijar es de 2400 m, en El Playazo es de 3700 m, en el Centro de Visitantes de 2600 m y por último en El Toyo de 1711 m. Se han realizado tres conteos en meses consecutivos, Noviembre y Diciembre de 2014 y Enero de 2015. El período considerado se eligió acorde al periodo de exposición de los frutos caídos en el campo, ya que buscamos una relación entre la abundancia de fruto y la actividad despulpadora por parte del conejo y su abundancia.

4.4. Análisis de datos

Los análisis estadísticos principales estuvieron basados en el ajuste de Modelos Lineales Generales o Generalizados (GLMs) en función de la naturaleza de la variable dependiente. Así, para evaluar las diferencias entre poblaciones en el patrón natural de remoción de diásporas, se ajustó un GLM donde la variable dependiente fue el número de diásporas remanentes (total de frutos más semillas presentes en la superficie de muestreo), la fecha de muestreo, la población y su interacción se incluyeron en el modelo GLM como factores de efectos fijos y árbol anidado dentro de población (unidad de replicación) se incluyó en el modelo como un factor de efectos aleatorios. La variable se modeló con error de *Poisson* y se usó como función de enlace una función log. También se evaluó si la remoción de diásporas varió entre poblaciones con diferente grado de alteración. Para ello se agruparon las poblaciones en función del grado de alteración (ver Tabla 1) que se consideró como efecto fijo en el modelo. Este modelo se ajustó controlando y sin controlar por el número de frutos disponibles. La remoción de fruto también se examinó experimentalmente usando un procedimiento analítico similar, aunque en este caso la variable dependiente fue la proporción de frutos remanentes y se modeló ajustando a una distribución binomial con función de enlace logit. Del mismo modo, la proporción total de semillas no dispersadas (número total de semillas no dispersadas bajo árbol al final de muestreo respecto el número inicial de diásporas disponibles) por población se analizó ajustando un GLM con una distribución binomial y función de enlace tipo logit.

Para estimar los niveles de depredación de semillas observados en cada una de las poblaciones, se usó la fracción de semillas dañadas respecto al total de diásporas disponibles bajo árbol a lo largo del periodo de estudio. Esta variable se ajustó a una distribución binomial y función de enlace tipo logit. La fecha de muestreo, la población y su interacción se incluyeron en el modelo GLM como factores de efectos fijos y árbol anidado dentro de población (unidad de replicación) se incluyó en el modelo como un factor de efectos aleatorios. Igualmente, también se evaluó si el porcentaje medio de semillas dañadas varió entre poblaciones con diferente grado de alteración. Para analizar los niveles de depredación de semillas experimentalmente en función del

microhábitat y de la población, se ajustó un GLM donde la variable dependiente fue la proporción de semillas remanentes al final del experimento (tras cuatro meses de exposición), población, microhábitat y su interacción se incluyeron en el modelo GLM como factores de efectos fijos y árbol anidado dentro de población (unidad de replicación o bloque, en este caso) se incluyó en el modelo como un factor de efectos aleatorios. La variable se modeló distribución binomial y función de enlace logit. A diferencia de los casos anteriores, no se evaluó si la depredación de semillas varió entre poblaciones con diferente grado de alteración ya que no se encontraron diferencias en el número de semillas remanentes entre poblaciones (ver resultados).

Para analizar la variación en la abundancia relativa de roedores y lagomorfos entre poblaciones y su relación con el grado de antropización se usaron tests no paramétricos (tests de Kruskal-Wallis). Finalmente, las relaciones entre abundancia y las tasas de dispersión y depredación se exploraron mediante análisis de correlación no paramétrica (correlaciones de Spearman).

5. RESULTADOS

5.1. Remoción de diásporas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.

El número inicial de diásporas disponibles bajo árbol varió entre poblaciones (test de Kruskal-Wallis : $\chi^2 = 21.06$, g.l. = 6, $P = 0.0018$) siendo mínimo en la población de Níjar y máximo en la población de Guazamara e intermedio en el resto (Figura 5). El número de diásporas remanentes (no dispersadas) bajo árbol al final del estudio varió entre poblaciones y fechas, aunque la magnitud de dicha variación dependió de la población en particular, tal y como indica el efecto interactivo significativo Población x Fecha (Tabla 2). Así, el número inicial de diásporas presentes bajo árbol varió entre poblaciones (Figura 6), siendo máximo en la población de Guazamara y mínimo en Níjar. El número de diásporas remanentes bajo árbol (diásporas no dispersadas) tendió a disminuir

conforme avanza la etapa dispersiva en las poblaciones de El Ejido y Dalías, El Playazo y en cierta medida en la población del Centro de Visitantes, mientras que en el resto de poblaciones estudiadas el número de diásporas no dispersadas o bien se mantiene constante en el tiempo o aumenta conforme avanza la estación (Figura 6).

El grado de antropización de las poblaciones influyó significativamente sobre el número medio de diásporas remanentes bajo árbol ($F_{2,478} = 1757.98$, $P < 0.0001$). Así, el número medio de diásporas detectado bajo árbol (no dispersadas) a lo largo del periodo de estudio fue significativamente menor en zonas con un grado de alteración leve que en poblaciones con alteración moderada o severa (Figura 7). Este efecto se mantiene cuando se controló por el número de frutos disponible ($P < 0.0001$), lo que sugiere que la remoción de frutos y semillas de *Ziziphus* en hábitats moderada o severamente alterados puede estar limitada respecto a poblaciones bien conservadas (Figura 7).

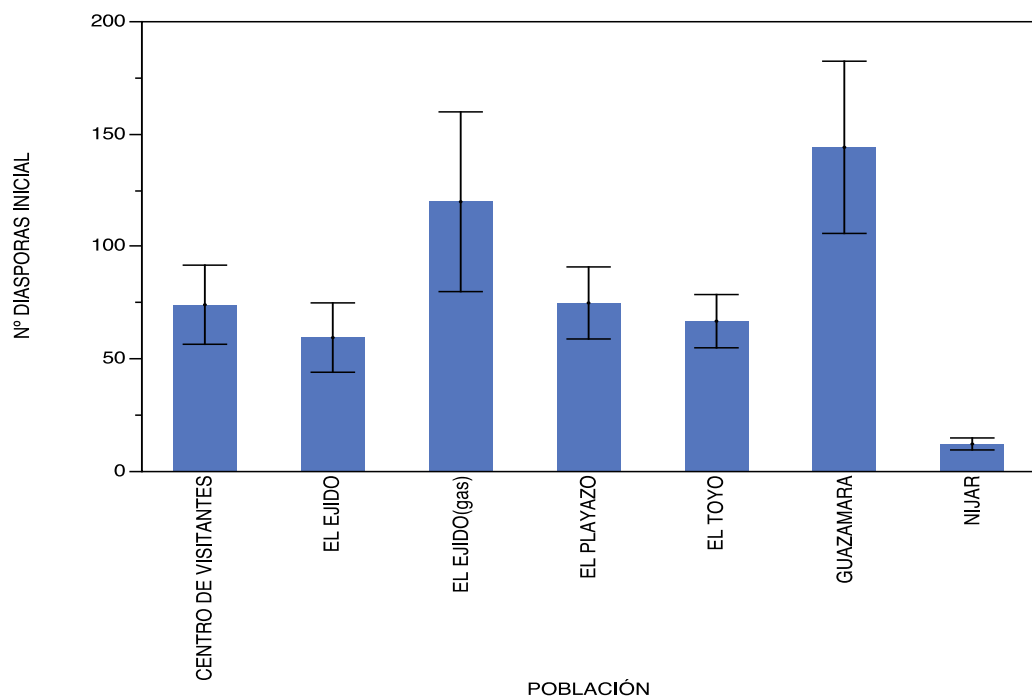


Figura 5. Número inicial de diásporas disponibles bajo árbol ($\pm 1SE$) en las poblaciones de a comienzos del estudio durante el periodo dispersivo de 2014.

Tabla 2. Resumen del resultado del GLM para testar los efectos de Población, Fecha y su interacción en el número de diásporas remanentes bajo árbol (diáspora no dispersada) en 7 poblaciones de *Ziziphus lotus*. En negrita efectos significantes ($P < 0.05$).

Efecto	g.l.	F	P
Población	6,63	5.35	0.0002
Fecha	6,369	152.88	<0.0001
Población x Fecha	36,369	82.08	<0.0001

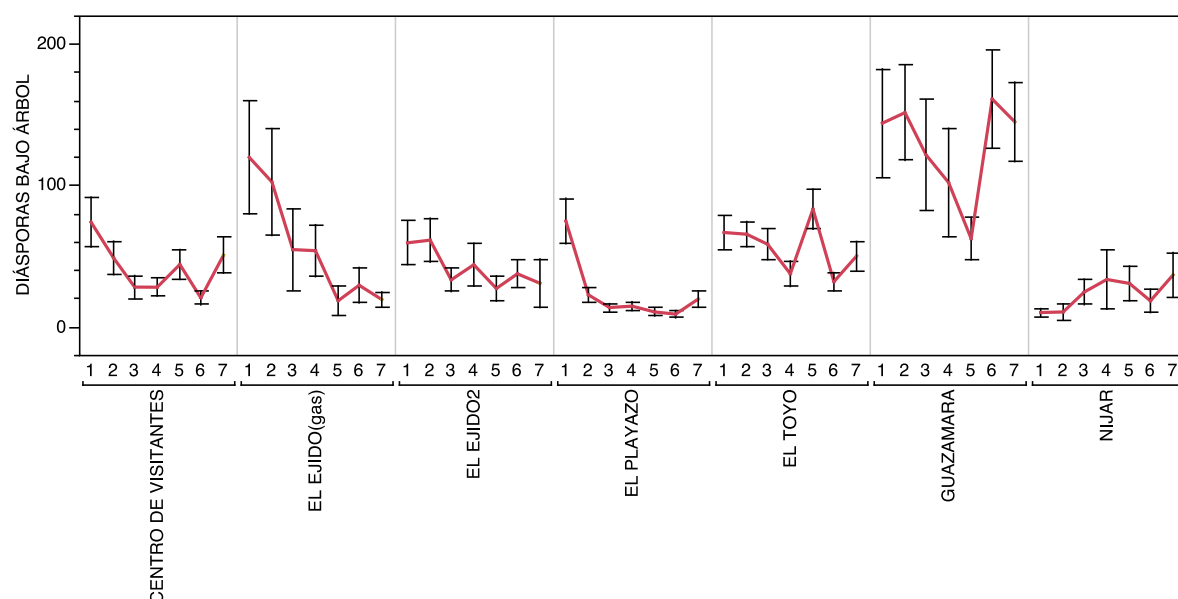


Figura 6. Número medio de diásporas remanentes bajo árbol ($\pm 1SE$) en cada una de las poblaciones en las diferentes fechas de muestreo (Fecha 1: 30/09/2014, Fecha 7: 21/1/2015).

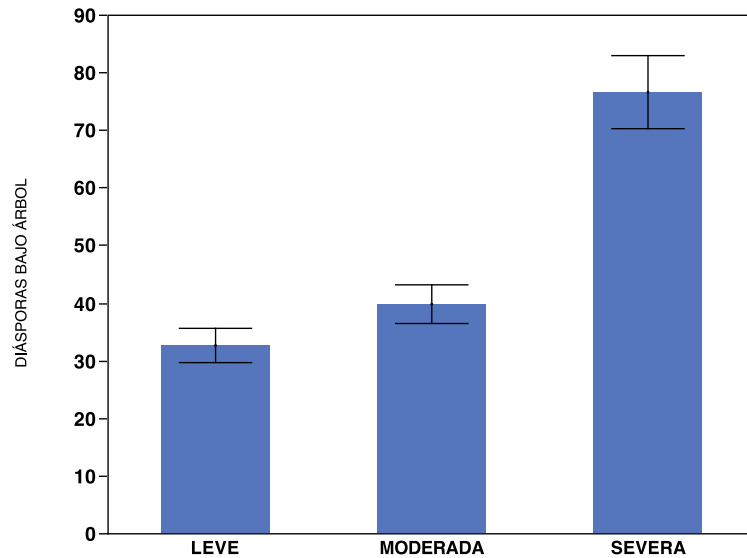


Figura 7. Número medio de diásporas remanentes al final del estudio ($\pm 1SE$) detectadas bajo árbol en poblaciones con diferentes grados de alteración antrópica durante el evento dispersivo de 2014.

La aproximación experimental para determinar la variación entre poblaciones en la remoción de fruto determinó que la proporción de frutos ofrecidos remanentes bajo árbol varió significativamente entre poblaciones y fecha, sin existir un efecto de interacción entre ambos factores (Tabla 3). La remoción de estos frutos fue menor en las poblaciones del Playazo, Guazamara y Centro de Visitantes y rápida en El Ejido y Dalías (Figura 8). De nuevo, el grado de alteración influyó sobre la proporción de diásporas remanentes (no dispersadas) bajo árbol ($F_{2,448} = 4.61$, $P = 0.0104$), aunque en este caso el patrón es inverso a lo que muestran los datos observacionales, existe una mayor proporción de frutos remanentes bajo árbol en poblaciones con un grado de alteración leve que en poblaciones moderada o severamente alteradas (Figura 9).

Tabla 3. Resumen del resultado del GLM para testar experimentalmente los efectos de Población, Fecha y su interacción en el número de diásporas remanentes bajo árbol (diáspora no dispersada) en 7 poblaciones de *Ziziphus lotus*. En negrita efectos significantes ($P < 0.05$).

Efecto	g.l.	F	P
Población	6,63	3.73	0.0031
Fecha	6,339	11.7	<0.0001
Población x Fecha	36,339	0.41	0.999

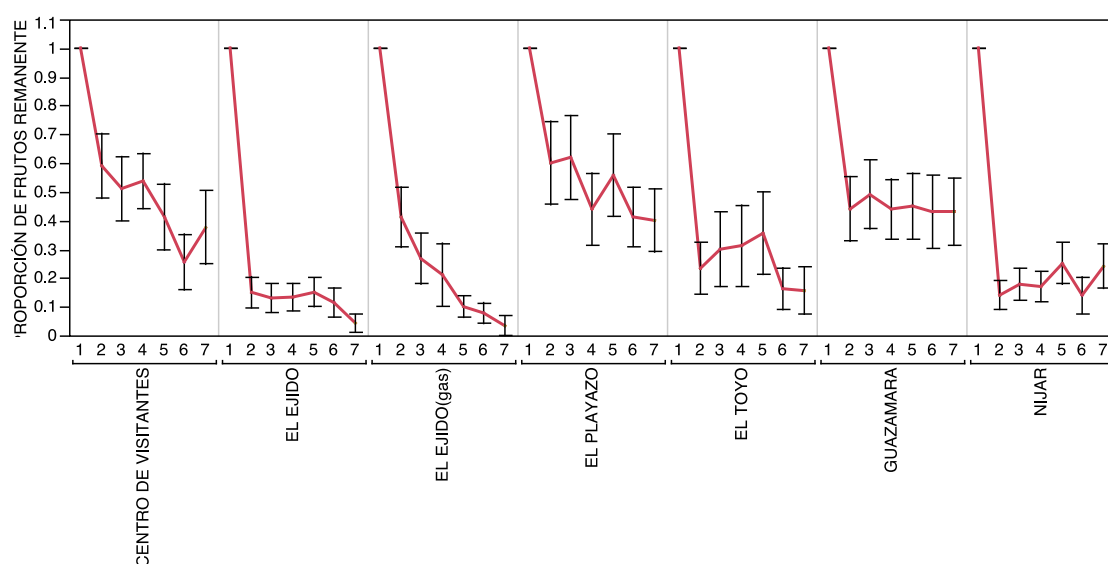


Figura 8. Proporción media de frutos remanentes bajo árbol ($\pm 1SE$) en cada una de las poblaciones en las diferentes fechas de muestreo (Fecha 1: 30/09/2014, Fecha 7: 21/1/2015). El número inicial de frutos ofrecidos es de 10.

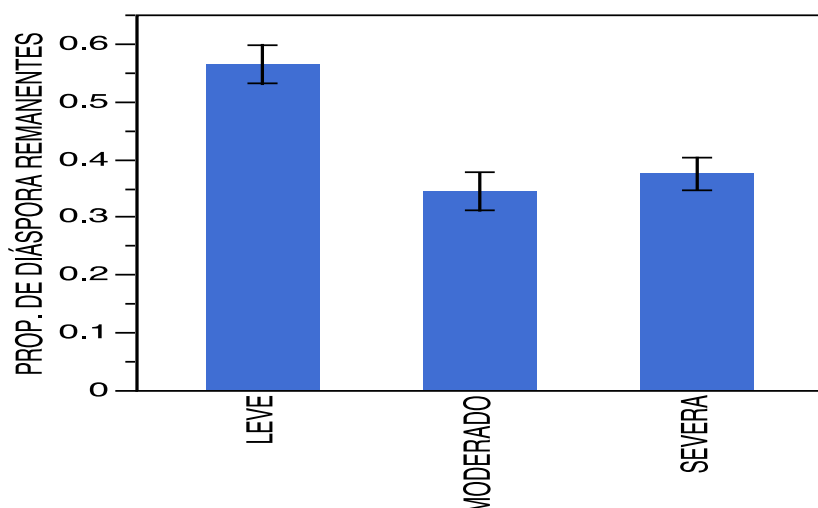


Figura 9. Proporción media de frutos remanentes ($\pm 1SE$) en los ofrecimientos experimentales en poblaciones con diferentes grados de alteración antrópica durante el evento dispersivo de 2014.

La proporción acumulada de semillas despulpadas por lagomorfos (no dispersadas) varió de manera significativa entre poblaciones ($F_{6,45} = 2.21$, $P = 0.05$). En las poblaciones de Nijar y Guazamara la ratio del número de semillas despulpadas finales respecto al número de diásporas inicial disponible fue muy superior (valores muy superiores a 1) al del resto de las poblaciones indicando que en Nijar y Guazamara al final del periodo dispersivo la despulpación semillas se fue acumulando considerablemente bajo el árbol interfiriendo la dispersión de semillas (Figura 10). En el resto de poblaciones esta ratio al final del periodo de estudio fue menor, y en todos los casos fue inferior a 1 (Figura 10). La ratio de semillas despulpadas bajo árbol por lagomorfos (no dispersadas) a diásporas iniciales varió de manera significativa en relación al grado de antropización ($F_{2,49} = 37.97$, $P < 0.0001$). Así, la proporción de semillas no dispersadas fue significativamente menor en poblaciones con un grado de alteración menor que en poblaciones moderada o severamente alteradas (Figura 11). En estas últimas poblaciones, el número de semillas acumuladas no dispersadas bajo árbol fue superior al número inicial de diásporas disponibles (valores superiores a 1; Figura 11).

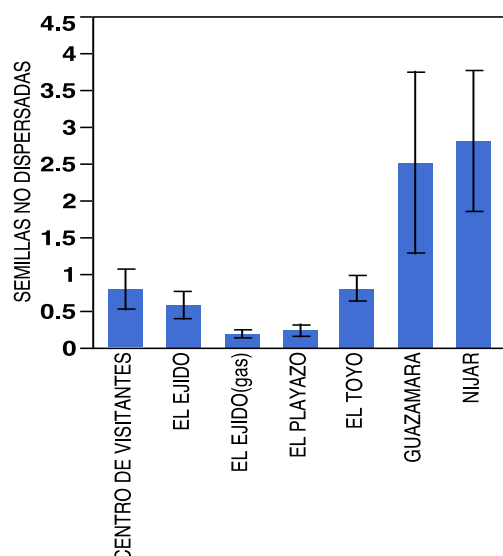


Figura 10. Promedio entre ejemplares de *Ziziphus* en la razón de semillas despulpadas respecto el número inicial de diásporas disponibles por lagomorfos (por tanto no dispersadas) al final del periodo de estudio a diásporas iniciales en el suelo ($\pm 1SE$) en 7 poblaciones durante el periodo dispersivo de 2014.

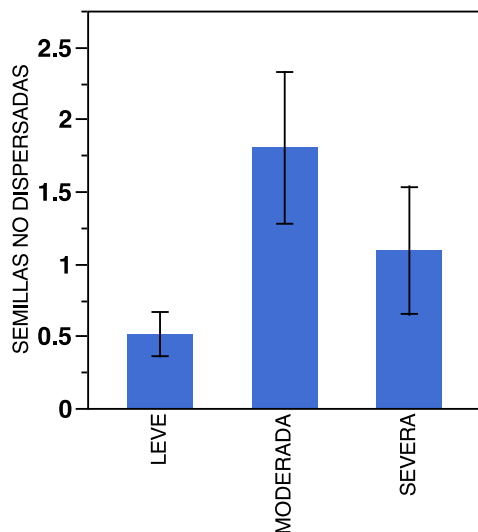


Figura 11. Promedio entre ejemplares de *Ziziphus* en la razón de semillas despulpadas respecto el número inicial de diásporas disponibles por lagomorfos (no dispersadas) que quedan bajo árbol al final del periodo de estudio a diásporas en el suelo al inicio de estudio ($\pm 1SE$) en poblaciones con distinto grado de alteración durante el periodo dispersivo de 2014.

5.2. Depredación de semillas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica

El número de semillas dañadas varió de forma significativa entre fechas de muestreo. Además, la variación entre poblaciones en semillas depredadas dependió de la fecha de muestreo, tal y como indica la significación del efecto interactivo Población x Fecha (Tabla 4). En general, el porcentaje de semillas dañadas fueron más elevadas al principio del periodo de estudio que al final, con la excepción de la población de Nijar que tendió a aumentar y Guazamara en la que los niveles de daño se mantuvieron de forma más o menos constante a lo largo de todo el estudio (Figura 12). En las poblaciones de El Playazo y El Ejido el porcentaje de semillas dañadas fue relativamente menor que en el resto (Figura 12).

El grado de antropización de las poblaciones influyó significativamente sobre la proporción media de semillas dañadas ($F_{2,461} = 208.87$, $P < 0.0001$). La fracción de semillas dañadas fue significativamente menor en poblaciones severamente alteradas que en poblaciones leve o moderadamente alteradas (Figura 13).

Tabla 4. Resumen del resultado del GLM para testar experimentalmente los efectos de Población, Fecha y su interacción en el porcentaje de semillas dañadas bajo árbol (diáspora no dispersada) en 7 poblaciones de *Ziziphus lotus*. En negrita efectos significantes ($P < 0.05$).

Efecto	g.l.	F	P
Población	6,352	0.04	0.999
Fecha	6,352	43.4	<0.0001
Población x Fecha	36,339	49.01	<0.0001

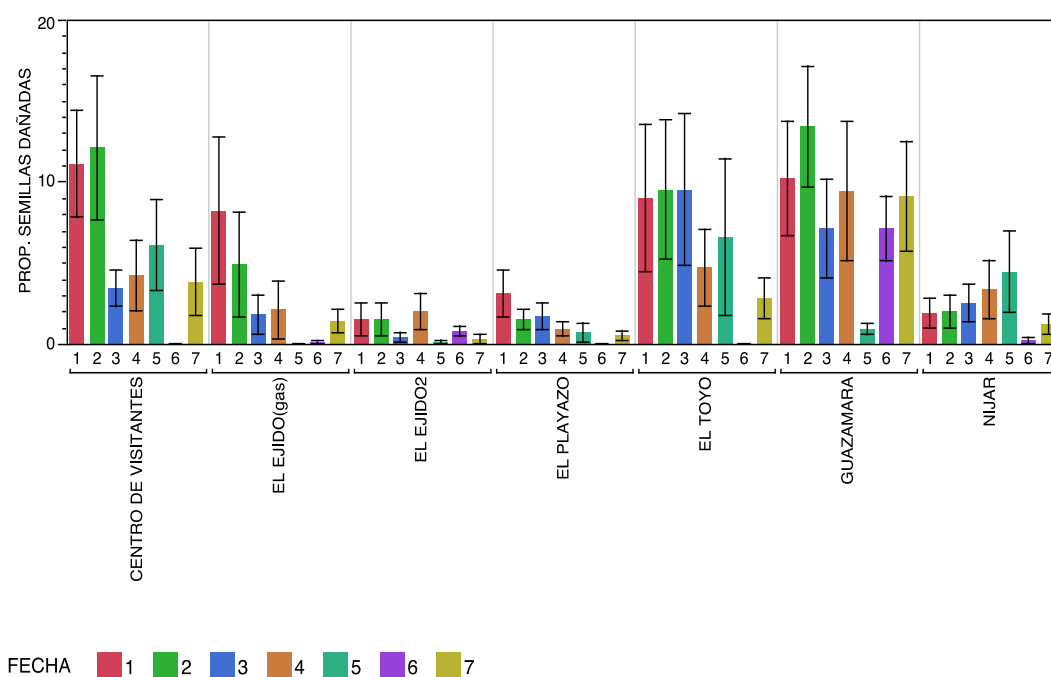


Figura 12. Porcentaje medio de semillas dañadas por roedores ($\pm 1SE$) que son detectadas bajo árbol en poblaciones con distinto grado de alteración durante el evento dispersivo de 2014.

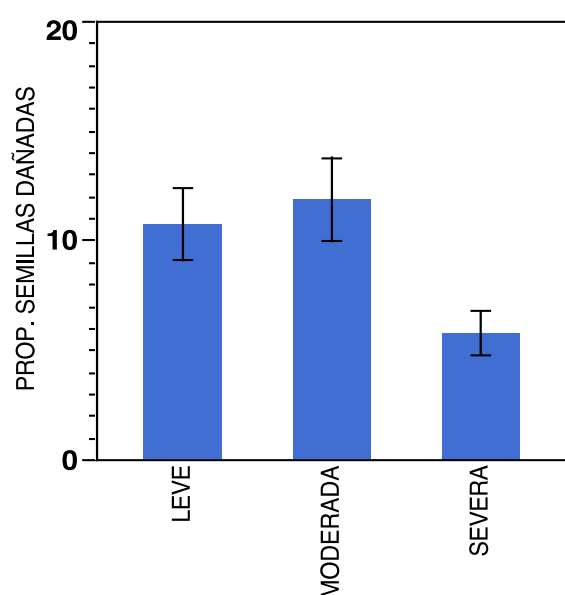


Figura 13. Variación en el porcentaje medio de semillas dañadas por roedores ($\pm 1SE$) que son detectadas bajo árbol en relación con el grado de alteración antrópica.

La proporción de semillas remanentes al final del periodo del experimento de depredación de semillas (esto es el escape a la depredación en el experimento) fue elevada (88.67 % $\pm$ 0.57 de las semillas permanecieron en los puntos de muestreo). Dicha proporción de semillas remanentes no varió entre poblaciones ni entre microhábitats dentro de población, ni tampoco hubo efecto de interacción de estos factores ($P > 0.05$ en todos los casos).

5.3. Variación en la abundancia de roedores y lagomorfos entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.

5.3.1. Abundancia de lagomorfos

El principal lagomorfo detectado en las poblaciones es el conejo (*Oryctolagus cuniculus*). Su abundancia relativa varió de forma significativa entre poblaciones durante el periodo de estudio (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 17.59$, g.l. = 6, $P = 0.0073$). La mayor abundancia se detecta en las poblaciones de El Ejido (30-50 letrinas por km) y es más escaso en las poblaciones de El Playazo y Nijar (<10 letrinas por km; Figura 14).

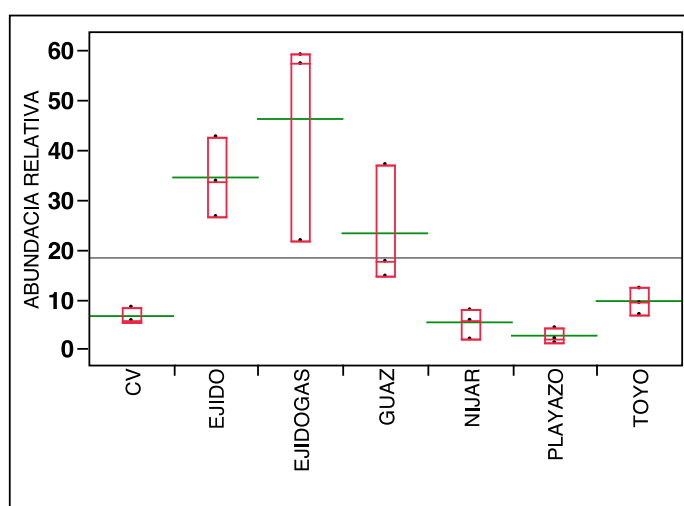


Figura 14. Variación en la abundancia de lagomorfos entre las 7 poblaciones sujetas a estudio estudiadas en el periodo Septiembre-Diciembre de 2014. La línea verde en el gráfico representa la media aritmética de la abundancia

relativa de lagomorfos estimada a partir del número de letrinas/km de transecto.

La abundancia relativa de conejo se asoció de forma significativa con el grado de alteración antrópica (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 10.77$, g.l. = 2, $P = 0.0046$). Los conejos fueron menos abundantes en poblaciones con un grado de alteración leve o moderado, por el contrario fueron significativamente más abundantes en poblaciones con una alteración severa (Figura 15).

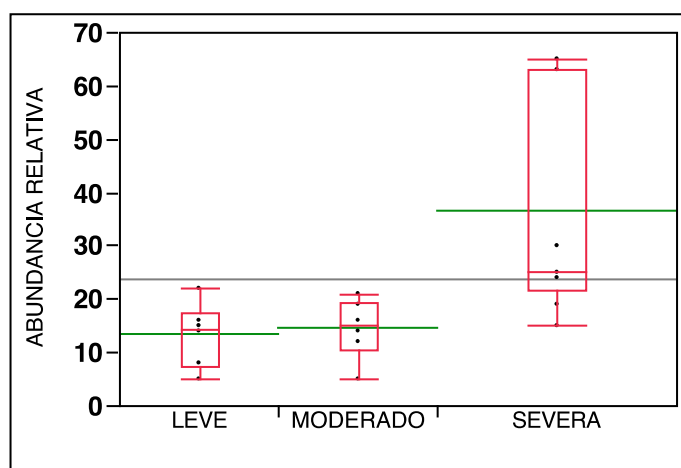


Figura 15. Variación en la abundancia de lagomorfos entre poblaciones con diferente grado de alteración antrópica en el periodo Septiembre-Diciembre de 2014. La línea verde en el gráfico representa la media aritmética de la abundancia relativa de lagomorfos estimada a partir del número de letrinas/km de transecto.

La abundancia de conejo se relacionó de forma positiva y significativa con el número medio de diásporas (frutos y semillas despulpadas) que quedan remanentes bajo árboles de *Ziziphus* ($N = 7$, $r_s = 0.785$, $P = 0.036$), indicando que en poblaciones donde hay más conejo más diásporas quedan sin dispersar debajo de árbol. Similarmente, la abundancia relativa de conejo se relacionó a escala poblacional de manera negativa con la proporción media de semillas dañadas por roedores ($N = 7$, $r_s = -0.5$, $P = 0.25$), aunque en este caso no alcanzó significación estadística (quizás por un problema de potencia estadística).

5.3.2. Abundancia de roedores

Los roedores detectados fueron *Mus Spretus*, *Mus Musculus*, *Apodemus Sylvaticus*, *Eliomys quercinus* y *Rattus Rattus*. La abundancia relativa media de roedores fue baja (igual o menor al 10 % de capturas) aunque varió de manera significativa entre poblaciones (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 19.27$, g.l. = 6, $P = 0.0037$), siendo mayor en El Playazo y las poblaciones de El Ejido que en el resto y mínima en Guazamara (Figura 16).

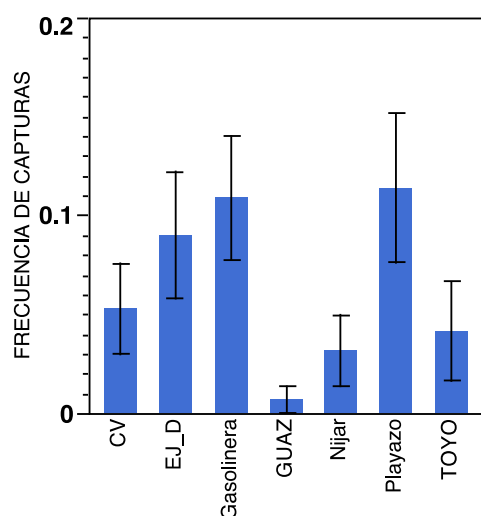


Figura 16. Variación en la abundancia de roedores entre las 7 poblaciones sujetas a estudio estudiadas en el periodo Septiembre-Diciembre de 2014. La abundancia relativa de roedores fue estimada a partir del número de capturas en trampas (ver métodos).

La abundancia relativa de roedores no se asoció de forma significativa con el grado de alteración antrópica (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 3.69$, g.l. = 2, $P = 0.157$). La abundancia relativa de roedores no se relacionó tampoco de manera significativa con la proporción de semillas remanentes detectadas en los experimentos de depredación, ni con la proporción media de semillas dañadas observada bajo árbol a nivel poblacional ($N = 7$, $r_s = -0.14$, $P = 0.756$; $N = 7$, $r_s = -0.5$, $P = 0.25$ respectivamente).

6. DISCUSIÓN

Este trabajo ha demostrado que existen diferencias en la remoción de frutos caídas al suelo de *Ziziphus lotus* (presuntamente, dispersión de semillas por zorro y jabalí, principalmente) entre poblaciones que difieren en el grado de alteración antrópica. También, que la alteración del hábitat afecta a la abundancia de lagomorfos y que esto interfiere negativamente sobre la dispersión de semillas, ya que en estos hábitats alterados aumenta el despulpado de frutos por lagomorfos. Estos resultados soportan la Hipótesis 1 y responden afirmativamente a las preguntas primera y tercera de las planteadas en este estudio. Por el contrario, este estudio no ha demostrado que la fragmentación incremente la depredación de semillas, probablemente porque en este caso no afectó tampoco a la abundancia de sus principales depredadores, los roedores.

6.1. Remoción de diásporas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.

Al analizar los datos de la remoción de diásporas de *Ziziphus lotus* se puede apreciar en la mayoría de las poblaciones un patrón general de decrecimiento en la abundancia de semillas bajo *Ziziphus* conforme avanza la etapa dispersiva, así se aprecia claramente una disminución en la disponibilidad de diásporas a lo largo del tiempo, lo que es esperable en proceso dispersivos cuando no hay una limitación de dispersantes en las poblaciones. Sin embargo, otro patrón muy importante derivado de los datos observacionales de caída de frutos y semillas, demuestra la primera hipótesis de este estudio referente a la abundancia de semillas remanentes (no dispersadas) bajo *Ziziphus lotus*. Así, se aprecia como la proporción de semillas no dispersadas es significativamente inferior en las poblaciones con estado de alteración leve y moderada, que en las poblaciones con una alteración severa, lo que permite concluir que la fragmentación-alteración del hábitat limita de manera importante el éxito de la

dispersión. El hecho de que la dispersión se vea limitada debido a la fragmentación se ha demostrado en numerosos estudios en los que a causa del deterioro del hábitat se ha observado un deterioro del éxito dispersivo (por ejemplo, Galetti et al., 2006, Magrath et al., 2014, Renato et al., 2014, Rey & Alcántara 2014,).

Aunque en este estudio no contamos con información de abundancia de los potenciales dispersores de las semillas (zorro y otros mamíferos carnívoros, jabalí, y aves de mediano o gran tamaño), una causa que puede explicar este patrón lo encontramos en la variación de la abundancia de conejo entre poblaciones con distinto grado de alteración. Así, la abundancia de conejo se relacionó de forma positiva y significativa con el número medio de diásporas (frutos y semillas) que quedan remanentes bajo *Z. lotus*. En los lugares en los que ha aparecido más conejo (poblaciones con fragmentación severa) es donde ha quedado un mayor número de semillas no dispersadas, lo que probablemente se deba al papel que realizan los conejos con el despulpado de los frutos, dejando la semilla pelada y haciendo que no resulte atractiva para sus potenciales dispersores, por consiguiente interfiriendo o interrumpiendo el mecanismo de dispersión (Fedriani et al., 2012). Este efecto puede ser muy negativo para el proceso de dispersión ya que disminuye la remoción de fruto debido a estos "tramposos", los cuáles se llevan la recompensa de la pulpa, pero no participan en el proceso dispersivo. A diferencia de otros estudios en los que se ha demostrado que la fragmentación reduce la abundancia de lagomorfos en el hábitat (Villafuerte y Moreno, 1997; Wilson et al., 2002) en las poblaciones de *Ziziphus lotus* se ha encontrado un patrón contrario en este estudio, es decir, mayor abundancia en zonas con mayor alteración. Algunas de las posibilidades que se barajan para explicar este resultado son, (i) el potencial efecto de los invernaderos como fuente de alimento (se desechan grandes cantidades de hortalizas como pepinos y tomates durante todo el año); (ii) una disminución de sus depredadores en estas zonas en las que son poco comunes los principales depredadores del conejo (zorros y aves rapaces); y (iii) el que la baja disponibilidad de hábitat no urbanizado o tomado por invernaderos sature las poblaciones en los fragmentos relictos que quedan. Estos argumentos mutuamente no excluyentes pueden contribuir a explicar por

qué la abundancia de conejo es mayor en estas zonas alteradas. La mayor abundancia de lagomorfos en hábitats con alto grado de alteración parece suponer una amenaza para el éxito dispersivo de *Ziziphus lotus*, ya que como se ha apuntado sustraen la recompensa del fruto pero no participan en el proceso dispersivo, siendo equivalentes a depredadores de pulpa con un efecto ecológico negativo en el proceso de dispersión y por tanto en el ciclo regenerativo de la población. Aunque algunos autores han demostrado que la despulpación puede favorecer mediante la acción enzimática digestiva que se active la germinación (Fedriani et al., 2012), este proceso no solucionaría el problema dispersivo ya que la germinación en este caso se produciría bajo la misma planta madre al no mover los conejos las semillas de sitio cuando se alimentan de la pulpa.

Al analizar los datos obtenidos del experimento para la dispersión, nos encontramos con un patrón contrario al del patrón natural de remoción de fruto, es decir, la fragmentación afectó aparentemente de forma inversa a la remoción dispersiva de frutos, con menor remoción en ambientes con alteración leve que en los ambientes con alteración moderada y severa. Una de las posibles causas para este patrón contrario entre el experimento y el patrón observacional, puede estar en la disponibilidad general de frutos. En los ambientes con una alteración leve hay una mayor cantidad de frutos disponibles durante más tiempo ya que como se ha visto en estas poblaciones es donde menor concentración de conejos existe y menor despulpado de los frutos se da, mientras que en las poblaciones más alteradas aunque hay más diásporas es más común que se encuentren las semillas bajo los ejemplares de *Ziziphus* como consecuencia de que los frutos fueron despulpados. Por lo tanto diez frutos intactos añadidos en el experimento probablemente fueron más atractivos en los lugares con fragmentación severa que en los lugares con una alteración leve, en los que son más comunes los frutos con pulpa intacta y por tanto el ofrecimiento experimental de frutos pase allí desapercibido a los consumidores. En cualquier caso, la ratio acumulado de semillas no dispersadas a fruto intacto bajo *Z lotus* resulta ser mucho menor en ambientes con alteración leve que en los ambientes con fragmentación severa, lo cual es concordante con los resultados observacionales, y al mismo tiempo con los

datos de abundancia de lagomorfos, demostrándose así que la abundancia de estos tiene influencia sobre la remoción de diásporas en *Z. lotus*. Cuantos más conejos hay, mas semillas se quedan bajo el árbol sin dispersar al final del ciclo dispersivo, comprometiendo el éxito de este proceso y la regeneración natural de las poblaciones de la especie que viven en hábitats con un estado de alteración más grave. En definitiva, la fragmentación y degradación del hábitat natural de *Z. lotus* afectó seriamente a la remoción dispersiva de semillas, lo cual puede estar sucediendo tanto por una reducción de sus principales dispersores (principalmente zorro) como por un incremento de la abundancia de lagomorfos, lo último habiendo sido claramente identificado en este estudio. A través de estos mecanismos, la fragmentación supondría un gran riesgo para la regeneración natural y supervivencia en largo plazo de esta especie en el sureste semiárido.

6.2. Depredación de semillas de *Ziziphus lotus* entre poblaciones. Efecto del grado de alteración antrópica.

Al analizar la proporción de semillas dañadas, se aprecia como patrón general que la proporción de semillas dañadas tiende a aumentar a lo largo de la estación en todas las poblaciones, lo que concuerda con el ciclo dispersivo e indica que existe una fracción de las semillas puestas en juego por la dispersión que son consumidas por los depredadores de semillas. Interesantemente, se detectó una asociación significativa entre la proporción de semillas dañadas y el grado de alteración de las poblaciones, de forma que fue menor en las poblaciones severamente alteradas que en las leves o moderadamente alteradas. Este resultado sería en principio contrario a la hipótesis 2 de este estudio y puede responder a la hipótesis alternativa de que los depredadores de semillas se saciarían por la abundante cantidad de semillas no dispersadas fácilmente localizables que quedarían bajo las plantas madre. Esto sería en este caso más pronunciado todavía ya que como hemos visto en el apartado anterior permanecerían una mayor cantidad de semillas procedentes de fruto despulpado en los lugares con alteración severa. Por otro lado, estos resultados serían esperables de un escenario en el que la

fragmentación causara severa defaunación (entre otro de animales depredadores de semillas), hipótesis ampliamente aceptada (Galetti et al. 2006), aunque tal extremo no pudo ser confirmado en este estudio ya que no hubo variación entre niveles de fragmentación en la abundancia de roedores.. Nuestros resultados sin embargo no concuerdan con otros estudios (Santos & Tellería 1994, Jules & Rathcke 1999; Tallmon et al. 2003) que sí han encontrado un mayor daño post-dispersivo en hábitats fragmentados, aunque en estos casos se relacionaba con un aumento de los roedores en hábitats alterados a diferencia de lo encontrado aquí, donde el número de capturas de roedores no se ha podido relacionar significativamente con ningún parámetro. Las consecuencias por lo tanto de la fragmentación sobre la depredación de semillas fueron positivas. En cualquier caso, no podemos anular la posibilidad de que estos resultados pueden variar interanualmente, ya que la abundancia de roedores está sujeta a fuertes ciclos de variación interanual y es aconsejable una escala temporal mayor, ya que han sido muy pocas las capturas, y no ha reflejado ningún dato relevante.

En cuanto al experimento de depredación, el escape a la depredación ha resultado ser muy elevado, prácticamente el 90 % de las semillas permanecieron en los puntos de muestreo, no detectándose ningún efecto ni intra-poblacional ni inter-poblacional, o cualquier relación con la abundancia de roedores. Estos resultados se contradicen con otros estudios de depredación, en los que sí varía dentro de las poblaciones (por ejemplo, Manzaneda et al., 2005), aunque ocurre lo mismo que en otros estudios, en los que se aprecia una falta de correlación entre la abundancia de depredadores y la intensidad de depredación (Heithaus 1981, Hulme 1994, Manson y Stiles 1998, Rey et al., 2002). Estos resultados tan poco reveladores indican la necesidad de estudios posteriores más exhaustivos para determinar cuáles son los factores que afectan a la depredación de semillas de *Ziziphus lotus* pero, en cualquier caso, la relativamente baja abundancia de roedores en la estación donde las semillas quedan expuestas por dispersión o despulpado de fruto y las bajas tasas de depredación de semillas sugieren que, a diferencia de la remoción dispersiva de semillas, la depredación está lejos de representar un cuello de botella demográfico importante en la dinámica de regeneración de estas poblaciones.

7. CONCLUSIÓN

Nuestros resultados verificaron en gran medida la primera de las dos hipótesis principales de estudio de forma que la remoción dispersiva se vio seriamente y negativamente afectada por la fragmentación, mientras que los resultados contradicen la segunda de las hipótesis afectando la severidad de la fragmentación positivamente el escape a la depredación. La fragmentación y degradación del hábitat natural de *Z. lotus* afectó seriamente a la remoción dispersiva de semillas, lo cual puede estar sucediendo tanto por una reducción de sus principales dispersores (principalmente zorro) como por un incremento de la abundancia de lagomorfos, siendo este hecho claramente identificado en este estudio. Los resultados sugieren que la remoción dispersiva de semillas puede constituir un cuello de botella demográfico en la regeneración de las poblaciones de *Z. lotus*, especialmente en los sitios de severa fragmentación y degradación del hábitat. Por otro lado, la relativamente baja abundancia de roedores en la estación donde las semillas quedan expuestas por dispersión o despulpado de fruto y las bajas tasas de depredación de semillas sugieren que, a diferencia de la remoción dispersiva de semillas, la depredación está lejos de representar un cuello de botella demográfico importante en la dinámica de regeneración de estas poblaciones. Podemos concluir por tanto, que afectando a ciertas interacciones con animales que suceden en el ciclo dispersivo de la especie, la fragmentación supone una amenaza importante para la persistencia de las poblaciones de *Ziziphus lotus* en el sureste semiárido poblacional. Se hace patente la necesidad que existe de realizar más estudios que analicen cuáles son los efectos de la alteración del hábitat en las interacciones planta-animal, y la necesidad de esta información para la conservación del hábitat y el manejo de esta especie y de este ecosistema mediterráneo único.

8. AGRADECIMIENTOS

Además de la colaboración y orientación por parte de mis tutores, he contado con la colaboración en el trabajo de campo de Ana González Robles, Jesús

Bastida (Universidad de Jaén) y Paco Valera (EEZA, CSIC, Almería). Francisco Márquez nos cedió amablemente las trampas Sherman para el muestreo de abundancia de roedores. Este estudio ha sido financiado por el proyecto de excelencia de la Junta de Andalucía RNM-766.

9. BIBLIOGRAFÍA

Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto, M. A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* 9:968–980.

Alcántara, JM., Rey, PJ., Sánchez, AM., Valera, F 2000. Early effects of rodent post-dispersal seed predation on the outcome of the plant-seed disperser interaction. *Oikos* 88: 362-370.

Bennett, A.F. 1998. Linkages in landscape: The Role of Corridors and Connectivity in Wildlife Conservation. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. X+254 pp.

Blanco, J.C., Villafuerte, R. 1993. Factores ecológicos que influyen sobre las poblaciones de conejo: incidencia de la enfermedad hemorrágica. Empresa de Transformación Agraria S.A., Madrid, España. Callou, C. 2003. De la garenne au clapier. Étude archéozoologique du lapin en Europe occidentale. Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, Francia.

Browe S and M Rejmánek. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in a Neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10:165-174.

Cordeiro NJ, Ndangalasi HJ, Mcentee JP, Howe HF. 2009. Disperser limitation and recruitment of an endemic African tree in a fragmented landscape. *Ecology* 90: 1030-1041

Cordeiro NJ, Howe HF. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between

seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Science* 100: 14052-14056.

Crawley, M. J. 2000. Seed predators and plant population dynamics. ?/ In: Fenner, M. (ed.), *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities*. CABI Publ., pp. 167/182.

Denise S. Donoso, Audrey A. Greza, Javier A. Simonetti 2003 Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds *Biological Conservation* 115 (2003) 63–70.

Diamond J.M. 1975 . The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves, *Biol. Conserv.* 7, pp. 129–146.

Fahrig L. 2003. Effect of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 2003. 34:487–515.

Fedriani, J. M., M. Zywiec, and M. Delibes. 2012. Thieves or mutualists? Pulp feeders enhance endozoochore local recruitment. *Ecology* 93:575–587.

Forman, R.T.T. 1995. *Land mosaics*. Cambridge University Press, Cambridge.
Galetti, M., Donatti C.I, Pires A.S, Guimaraes P.J. Jordano P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Aociety*, 151, 141-149.

García D & Chacoff NP. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory and seed predation. *Conserv Biol* 21: 400-411

González-Varo JP. 2010. Fragmentation, habitat composition and the dispersal/predation balance of interactions between the Mediterranean myrtle and avian frugivores. *Ecography* 33:185–197 .

Grenha V.,. Macedo M V ., Pires A S , and. Monteiro R F. 2010 The role of *Cerradomys subflavus* (rodentia, cricetidae) as seed predator and disperser of the palm *Allagoptera arenaria*. *Plant Species Biology* (2014) 29, e48–e54

Hansen, M. C., S. V. Stehman, and P. V. Potapov. 2010. Quantification of global forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Science* 107:8650–8655

Hanski, I.A. y Gilpin, M.E. 1997. *Metapopulation biology- Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, USA.

Harris, L. F., and S. D. Johnson. 2004. The consequences of habitat fragmentation for plant–pollinator mutualisms. *International Journal of Tropical Insect Science* 24:29–43.

Heithaus, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant- dispersed plants. *Ecology* 62: 136 /145.

Herrera, C.M. (1995) Plant–vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean – ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 705–727.

Herrera, C.M. (1992) Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist* 140, 421–446.

Howe, H.F.; Miriti, M.N. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience*, 54: 651-660.

Hulme, P. E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. - *J. Ecol.* 82: 645-652.

Hulme, P.E. (1997) Post-dispersal seed predation and the establishment of

vertebrate dispersed plants in the Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111, 91–98.

Iob G and EM Vieira. 2008. Seed predation of *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) in the Brazilian Araucaria Forest: influence of deposition site and comparative role of small and 'large' mammals. *Plant Ecology* 198:185-196.

Jules ES, Rathcke BJ. 1999. Mechanisms of reduction in *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* 13: 784-793.

July Franco--Quimbay, Rosario Rojas--Robles 2014 Frugivoría y dispersión de semillas de la palma *Oenocarpus bataua* en dos regiones con diferente estado de conservación, *Actual Biol Volumen 37 / Número 102*

Kearns, C. A., D. W. Inouye, and N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 29:83–112.

Laurance, W. F.; Nascimento, H. E. M.; Laurance, S. G.; Andrade, A.; Ewers, R. M.; Harms, K. E.; Luizão, R. C. C.; Ribeiro, J. E. (2007). Bennett, Peter, ed. "Habitat Fragmentation, Variable Edge Effects, and the Landscape-Divergence Hypothesis .*PLoS ONE* 2 (10): e1017

Lindenmayer, D. & Fischer, J. 2006. Habitat fragmentation and Landscape Change: An Ecological and Conservation Synthesis. Island Press, Washington.

Magrach, A; Laurance, W.F; Larrinaga, A.R; Santamaria, L. 2014. Meta-Analysis of the Effects of Forest Fragmentation on Interspecific Interactions. *Conservation Biology*, Volume 00, No. 0, 1–7

Manson, R. H. and Stiles, E. W. 1998. Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82: 37-50.

Manzaneda, A. J., Fedriani, J. M. and Rey, P. J. 2005. Adaptive advantages of

myrmecochory: the predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. *Ecography* 28: 583 /592.

Mendoza-Fernández A. J., F. Martínez-Hernández, F. J. Pérez-García, J. A. Garrido-Becerra, B. M. Benito, E. Salmerón-Sánchez, J. Guirado, M. E. Merlo & J. F. Mota (2015): Extreme habitat loss in a Mediterranean habitat: *Maytenus senegalensis* subsp. *europaea*, *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology: Official Journal of the Societa Botanica Italiana*, DOI: 10.1080/11263504.2014.995146

Merriam, G. 1984. Connectivity: a fundamental ecological characteristic of landscape pattern. In: Brandt, J., Agger, P.A. (Eds.), *Methodology in landscape Ecological Research and Planning*, vol. 1. University centre, Roskilde, Denmark, pp. 5-15.

Morris, D. 1962. The behaviour of the green acouchis (*Myoprocta pratti*) with special reference to scatter hoarding. *Zoological Society*, 139: 701-733.

Mota, JF, Peñas, H. Castro, J. Cabello & JS Guierado. 1996. Agricultural development vs biodiversity conservation: the Mediterranean semiarid vegetation in El Ejido (Almeria, southeastern Spain). *Biodiversity and Conservation* 5, 1597-1617 .

Renato, C. Badano, El. Flores-Cano, JA. Flores-Flores, JL. 2014. Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest and their consequences on predators and dispersers. *Eur J Forest* 133:391–404

Rey, P.J., Alcántara, J.M., 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *J. Ecol.* 88, 622–633.

Rey, P.J. & Alcántara J.M. 2014. Effects of habitat alteration on the effectiveness of plant-avian seed dispersal mutualism: consequences for plant regeneration. *Persp. Plant Ecol., Evol. & Syst.*,16: 21-31.

Rey, P.J., J.E. Gutiérrez, J.M. Alcántara y F. Valera. 1997. Fruit size in wild olives: implications for avian seed dispersal. *Functional Ecology* 11: 611-618.

Rey, P.J. et al. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology* 16: 773-781.

Rodríguez-Cabal MA, Aizen MA, Novaro AJ. 2007. Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation* 139: 195-202.

Santos T, Tellería JL, Virgós E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurijera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193-204.

Santos T, Tellería JL. 1994. Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish Juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation* 70: 129-134.

Sanz R and Pulido F ,2014 Post-dispersal seed depletion by rodents in marginal populations of yew (*Taxus baccata*): consequences at geographical and local scales *Plant Species Biology* (2014) 29, e48–e54

Sala OE, Chapin FS III, Armesto JJ, Berlow, E., et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*: 287: 1770-1774.

Soulé M 1986. Ed. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer.

Tallmon DA, Jules ES, Radke NJ, Mills LS. 2003. Of mice and men and Trillium: cascading effects of forest fragmentation. *Ecological Applications* 13: 1193-1203.

Tirado, R., 2009. 5220 Matorrales arborescentes con Ziziphus. En: VV.AA., Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. 68 p.

Vieira EM, MA Pizo, and Izar P. 2003. Fruit and seeds exploitation by small rodents of the Brazilian Atlantic forest. *Mammalia* 67:1-7.

Villafuerte, R., Moreno, S. (1997) Predation risk, cover type and group size in European rabbits in Doñana (SW Spain). *Acta Theriologica*, 42 (2): 225-230.

Virgos E, Cabezas-Díaz S., Malo A., Lozano J and Daniel Lopez-Huertas D 2003. Factors shaping European rabbit abundance in continuous and fragmented populations of central Spain. *Acta Theriologica* 48 (1): 113–122

Viviane Grenha , Margarete V. Macedo , Alexandra S. Pires , and Ricardo F. Monteiro 2010 THE ROLE OF *Cerradomys subflavus* (rodentia, cricetidae) as seed predator and disperser of the palm *Allagoptera arenaria*. *Plant Species Biology* (2014) 29, e48–e54

Wang, B.C.; Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 379-386.

With, K., Gardner, R. H. y Turner, M.G. 1997. Landscape connectivity and population distributions in heterogeneous environments. *Oikos* 78: 151-169.

Wilson, J. C., Fuller, S. J., Mather, P. B. 2002. Formation and maintenance of discrete wild Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) population systems in arid Australia: Habitat heterogeneity and management implications. *Austral Ecology*, 27 (2): 183-191.

Xiao ZS, ZB Zhang, and YS Wang. 2004. Impacts of scatter-hoarding rodents on restoration of oil tea *Camellia oleifera* in a fragmented forest. *Forest Ecology and Management* 196:405-412.

Yanina V. Sica, Susana P. Bravo and Mariano I. Giombini 2014. Spatial Pattern of Pindó Palm (*Syagrus romanzoffiana*) Recruitment in Argentinian Atlantic Forest: The Importance of Tapir and Effects of Defaunation *Biotropica* Volume 46, Issue 6, pages 696–703, November 2014

Yi X and Z Zhang. 2008. Seed predation and dispersal of glabrous filbert (*Corylus heterophylla*) and pilose filbert (*Corylus mandshurica*) by small mammals in a temperate forest, northeast China. *Plant Ecology* 196:135-142.