

Remoción pre-dispersiva de semillas en frutos carnosos y bellotas de *Quercus coccifera* (Fagaceae) en un hábitat mediterráneo recientemente quemado

Gabriela Jones¹, Josep M. Bas² & Pere Pons²

1. Escuela de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Estatal a Distancia, San José, Costa Rica; gjones@uned.ac.cr
2. Departament de Ciències Ambientals, Universitat de Girona, Catalunya, España; josep.bas@udg.edu, pere.pons@udg.edu

Recibido 18-VII-2014 • Corregido 07-X-2014 • Aceptado 25-X-2014

ABSTRACT: Pre-dispersal seed removal of fleshy fruits and *Quercus coccifera* (Fagaceae) acorns in a recently burned Mediterranean habitat. The seed fate in early successional habitats can determine plant composition and regeneration capacity after disturbance. Pre-dispersal seed removal has been poorly studied in Mediterranean habitats, especially in burned and logged habitats. We assessed it for two years in pine forests with experiments excluding vertebrates from fleshy fruits (infructescences of *Smilax aspera* and *Rubia peregrina*) and acorns (branches of *Quercus coccifera*). We compared one unburned and one burned area (control). Acorn removal was nil in the burned area while in the unburned habitat seed removal occurred from the beginning of the experiments. It is suggested that the greater vegetation cover in the unburned area shelter rodents from predators and increased their activity. In contrast, reduced cover in the burned area and the occurrence of gnawed acorns on the ground suggest acorn removal by rodents mainly in the post-dispersive stage. *Smilax aspera* seed removal was slower, and total loss of fruits due to senescence higher, in the burned area. Seed removal appears to be conditioned by inter-annual variations related to the activity and density of granivores and frugivores, the availability of fleshy fruits, and the maturation of fruits. In post-fire managed areas the role of granivores and frugivores in the regeneration process should be taken into account.

Key words: pre-dispersal seed removal; fleshy fruits; *Smilax aspera*; acorns; *Quercus coccifera*; *Rubia peregrina*; Mediterranean burned habitat.

RESUMEN: La depredación pre-dispersiva de semillas se refiere al 'ataque' o la muerte que puede experimentar una semilla en la planta madre o en el suelo junto a ella, antes de ser dispersada. Se evaluó la remoción pre-dispersiva de semillas por parte de vertebrados en tres especies de plantas, dos con frutos carnosos (*Smilax aspera* y *Rubia peregrina*) y otra de frutos no carnosos (*Quercus coccifera*). El estudio se realizó durante dos años en bosques mediterráneos de Cataluña al noreste de la Península Ibérica. Se comparó pinar quemado y sometido a gestión forestal "vs" pinar no quemado (control), mediante la evaluación de ramas con frutos cubiertos con malla metálica (experimentos de exclusión) para impedir el acceso de depredadores y ramas sin protección. La remoción de semillas de *Q. coccifera* por parte de vertebrados fue nula en el área quemada durante los dos años del muestreo mientras que en el área no quemada la remoción ocurrió desde el inicio de los experimentos. Se sugiere que la mayor cobertura vegetal en el área no quemada favorece una mayor actividad de roedores gracias a la protección que ésta proporciona ante eventuales depredadores. Por otro lado, en el área quemada, la escasa cobertura vegetal y la presencia de bellotas roídas en el suelo son indicadores de remoción de bellotas por roedores en la etapa post-dispersiva. En el caso de *Smilax aspera*, la remoción de semillas fue más lenta, y la pérdida total de frutos por senescencia mayor, en el área quemada que en la no quemada. La incidencia de los animales sobre especies de frutos carnosos parece estar condicionada por variaciones interanuales relacionadas con la actividad y presencia de granívoros y frugívoros, la disponibilidad de frutos carnosos y la maduración de las diásporas. En hábitats quemados posteriormente gestionados se recomienda considerar la función de la fauna granívora y frugívora en el proceso de regeneración de estos ambientes doblemente perturbados.

Palabras clave: remoción pre-dispersiva de semillas; frutos carnosos; *Smilax aspera*; bellotas; *Quercus coccifera*; *Rubia peregrina*; hábitat quemado Mediterráneo.

La depredación pre-dispersiva de semillas se refiere al 'ataque' o la muerte que puede experimentar una semilla en la planta madre o en el suelo junto a ella, antes de ser dispersada (Vander Wall, Forget, Lambert & Hulme, 2005). La remoción a nivel pre-dispersivo por parte de roedores (Denslow & Moermond, 1982; Obeso, 1998; Englund, 1993; Santos & Telleria, 1994; Bas, Gómez & Pons, 2005; Briani & Guimaraes, 2007; Hernández, 2008) y aves (Traveset, 1993; 1994; Jordano, 1995; Bas et al., 2005) en especies de frutos carnosos y no carnosos (Perea, San Miguel & Gil, 2011b) ha sido relativamente poco estudiada. En el caso de las áreas quemadas la situación es aun más desconocida ya que no hemos encontrado estudios que evalúen el impacto de los vertebrados supervivientes o colonizadores sobre las diásporas resultantes a partir de la primera fructificación post-incendio. En Europa, la depredación de diásporas de frutos carnosos a nivel pre-dispersivo es realizada básicamente por aves de las familias Fringillidae y Paridae (Traveset 1993; 1994; Jordano, 1995) y por roedores de la especie *Apodemus sylvaticus*, que también podría remover bellotas de *Quercus coccifera*, ya que esta planta rebrota abundantemente después del fuego (Gracia & Sabaté, 1996). *Apodemus sylvaticus* se considera uno de los principales removedores de frutos carnosos y bellotas en áreas templadas y mediterráneas (Hulme, 1997; Torre, Arrizabalaga & Díaz, 2002; Bas et al., 2005; Fedriani & Manzaneda, 2005; Pons & Pausas, 2007; Perea et al., 2011b) y aunque en la mayoría de los estudios no se evalúa la remoción en la planta madre, existe evidencia de que los roedores son buenos escaladores (Obeso, 1998; Bas et al., 2005; Hernández, 2008) alcanzando alturas de hasta 3,75m en bosques de encinos (Perea et al., 2011b). La actividad de remoción pre-dispersiva podría estar fuertemente condicionada por la presencia de cobertura y refugios (Fedriani & Manzaneda, 2005; Ouden et al., 2005) ya que se infiere un menor riesgo de depredación en ambientes con mayor cobertura debido a una exposición menos evidente ante los depredadores (Fedriani & Manzaneda, 2005).

El presente trabajo determina la remoción pre-dispersiva de semillas por parte de vertebrados sobre tres especies de plantas, dos con frutos carnosos (*Smilax aspera* y *Rubia peregrina*) y otra con frutos no carnosos (*Quercus coccifera*) abundantes en áreas naturales de la Cuenca Mediterránea. Se espera una menor remoción de semillas en el área quemada en relación a un área no quemada (control) debido a la modificación del hábitat que afectaría las densidades y actividad de forrajeo de los roedores (Torre & Díaz, 2004) como principales vertebrados depredadores de semillas en estos ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se desarrolló en el área quemada de Ventalló (3°2' E, 42°8' N) y en un área no quemada circundante de la comarca del Alt Empordà, Cataluña, al noreste de la Península Ibérica (Fig. 1). El clima de esta zona es de tipo mediterráneo, con un régimen térmico de inviernos moderados y veranos calurosos. Las temperaturas mínima y máxima absolutas registradas son de -9 y 37°C, la temperatura promedio es de 15,2°C y la precipitación promedio es de 485,0mm anuales (Servei Meteorològic de Catalunya, 2011). El estrato superior del bosque está dominado por el pino carrasco *Pinus halepensis* en el dosel y con encinas *Quercus ilex* dispersas en el subdosel. En el estrato inferior, predominan plantas de porte arbustivo como el romero (*Rosmarinus officinalis*) y las jaras (*Cistus albidus* y *C. monspeliensis*), trepadoras como la zarzaparrilla (*Smilax aspera*), y rastreras como la rubia brava (*Rubia peregrina*). Además, entre las plantas arbustivas destacan también el lentisco (*Pistacia lentiscus*) y la coscoja (*Quercus coccifera*), así como gramíneas (*Brachypodium retusum* y *B. phoenicoides*). La zona de estudio fue impactada por un incendio en el verano del 2006, el cual quemó 1 011ha de las cuales 613 correspondían a pinares. Posterior al incendio realizaron una cosecha de salvamento ("salvage logging") o tala de los troncos de pino, provocándose una segunda perturbación que afectó casi la totalidad del área quemada.

El experimento fue acorde con la fenología de fructificación de las especies de estudio, iniciándose en los otoños de los años 2008 y 2009, cuando los frutos y las semillas estaban completamente desarrollados (no inmaduros). Se seleccionó una zona quemada y otra no quemada aledaña a la anterior. En ambas zonas se seleccionaron plantas individuales o parches de vegetación, según la especie, con una apreciable disponibilidad de frutos. *Quercus coccifera*, la principal especie productora de frutos no carnosos en el área, se distribuye ampliamente, de forma aislada o en parches de mediano a gran tamaño, especialmente en el área quemada. En esta misma área, *Smilax aspera* se encuentra predominantemente sobre montículos de rocas anteriores a la existencia del bosque (probablemente vinculadas a actividades agrícolas) y/o en sitios en que la gestión de madera no provocó modificaciones de la cobertura arbustiva. En el área no quemada, las plantas de *S. aspera* fueron más comunes en áreas próximas a senderos que estaban más expuestos a la radiación solar en comparación a zonas internas del bosque en que el dosel era más cerrado. La selección de plantas de *Q. coccifera* ocurrió primordialmente en parches de vegetación tanto en el área quemada como en la no quemada. Los parches con plantas de

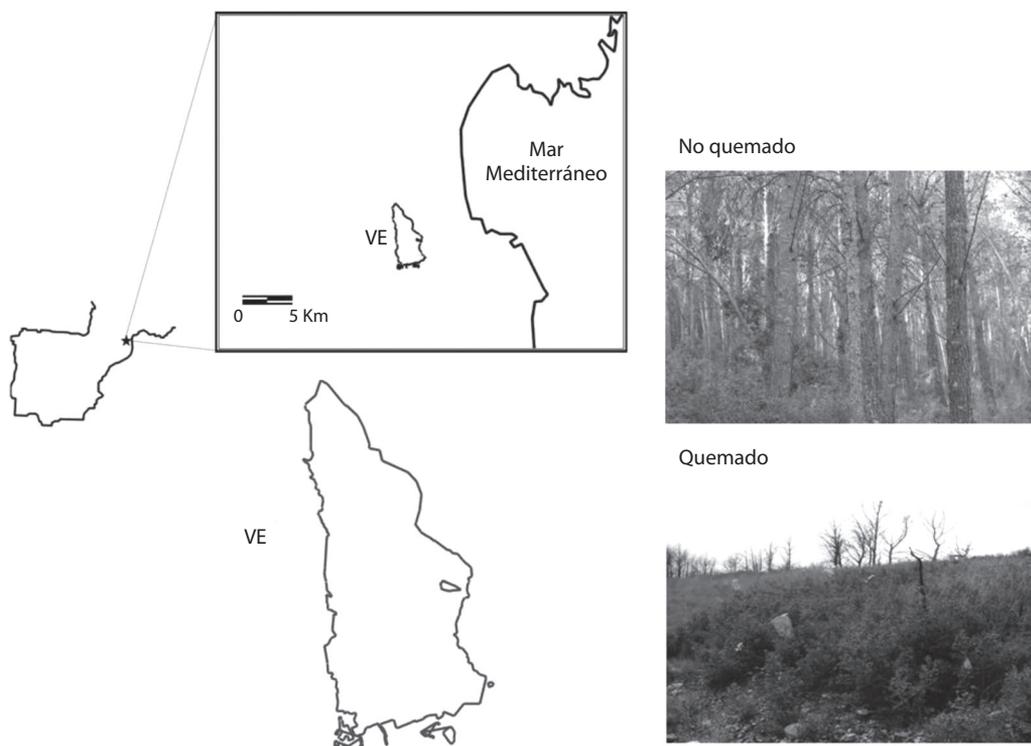


Fig. 1. Localización geográfica y perímetro del área quemada de Ventalló (VE) en la cual se estableció el experimento de remoción pre-dispersiva de semillas. En las fotografías se puede constatar la diferencia en la cobertura vegetal de los hábitats quemado y no quemado circundante al perímetro.

frutos carnosos seleccionados fueron más dispersos en el área quemada en comparación con el área no quemada. Por tanto, las distancias entre parches de vegetación y las superficies de los mismos fueron variables y condicionadas a la cantidad de plantas con frutos disponibles en cada sitio. En *Q. coccifera* se observó que en el área quemada los rebrotes tenían un porte pequeño (<50cm de altura) a diferencia de la robustez de la mayoría de plantas encontradas en el área no quemada (con alturas cercanas o superiores a los 100cm de altura).

Experimentos de remoción pre-dispersiva de semillas: En el muestreo del 2008 se seleccionaron 40 ramas de *Quercus coccifera*, 12 racimos de frutos de *Smilax aspera* y 20 ramas de *Rubia peregrina* en el hábitat quemado mientras que 24 ramas de *Q. coccifera* y 8 racimos de *S. aspera* en el hábitat no quemado. En el muestreo del 2009 se evaluaron 30 ramas de *Q. coccifera* y 20 racimos de *S. aspera* en el hábitat quemado y 20 racimos de *Smilax aspera* en el hábitat no quemado. En el año 2009 la escasa disponibilidad de bellotas en los bosques no quemados aledaños no permitió trabajar con *Quercus coccifera*. En el caso de *Rubia peregrina* se tuvo una situación similar por su escasa disponibilidad en ambos

hábitats. En términos generales, la diferencia en el número de racimos/ramas muestreados entre años y zonas de muestreo obedeció básicamente a la disponibilidad de frutos de ambas especies en ambos hábitats. Del total de ramas/racimos seleccionados para cada especie, la mitad se excluyeron de la remoción por vertebrados e insectos mediante la envoltura con malla fina de cedazo metálica con apertura cuadrada de 2mm de lado (ramas/racimos excluidos). La otra mitad se dejaron descubiertos (ramas/racimos no excluidos); todos ellos marcados con cinta para su posterior localización (Fig. 2). A las ramas/racimos seleccionadas se les contó la cantidad inicial de frutos verdes y maduros que contenían (producción inicial). Posteriormente, se realizaron conteos semanales o quincenales sobre las ramas excluidas y no excluidas, en función de su velocidad de maduración, tasa de remoción o caída, hasta que la cantidad de frutos adheridos a las ramas se aproximara a cero.

Estimación de la producción de frutos: Para contar con un indicador de la producción de frutos en ambos hábitats se realizó una estimación en las áreas en que se seleccionaron las ramas/racimos. Se realizó un conteo de los frutos carnosos y no carnosos adheridos a las plantas



Fig. 2. Tratamientos de exclusión (izquierda) y no exclusión (derecha) en el experimento de remoción pre-dispersiva en los que se aprecian las tres especies de estudio: *Smilax aspera* (A) *Quercus coccifera* (B) y *Rubia peregrina* (C).

en el punto máximo de fructificación (considerado éste como el momento en que la mayoría de plantas tenían sus frutos desarrollados). Para cada planta con frutos se identificó la especie y se cuantificó el número de frutos adheridos. Dicha estimación se realizó una única vez al año ya avanzado el otoño para cada hábitat mediante conteos en los parches de vegetación seleccionados (estimador de la producción del parche) y en sus alrededores (estimador de la producción del hábitat). La producción del parche se estimó mediante un transecto de 5m de longitud y un metro de anchura, colocado sobre la longitud mayor del parche de vegetación. Se contó

la cantidad de frutos de todas las especies de plantas presentes a lo largo y ancho del transecto. En total, se muestreo un área de 5m² por parche. Por otro lado, la producción de frutos del hábitat se estimó mediante un transecto de 20m, situado a 10m de distancia del parche y orientado de forma aleatoria aunque perpendicular al parche de vegetación. Para el conteo se utilizaron cinco áreas de 1m² distanciadas entre sí por dos metros sobre la línea imaginaria del transecto. En total se muestreo un área de 5m² por transecto (ver Fig. 3). En el año 2008, se seleccionaron cuatro parches de vegetación en cada hábitat (dos de *Q. coccifera*, y dos de *S. aspera*) mientras

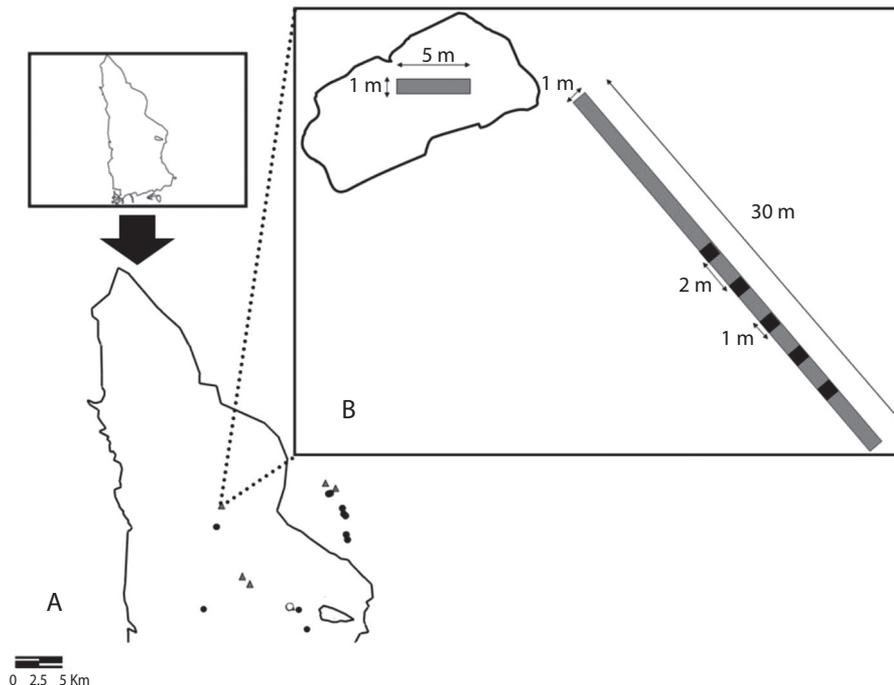


Fig. 3. Ubicación espacial de los parches de *Quercus coccifera* (triángulo gris), *Smilax aspera* (círculo negro) y *Rubia peregrina* (círculo blanco) en el área quemada y no quemada circundante en que se colocaron los tratamientos de exclusión y no exclusión de las ramas/racimos (A) y diseño experimental de la estimación de frutos para cada parche de vegetación (B).

que en el 2009 se seleccionaron cinco en el área quemada (tres de *S. aspera* y dos de *Q. coccifera*) y cinco de *S. aspera* en el área no quemada.

Análisis estadístico: En el experimento de remoción predispersiva, la variable respuesta fue la diferencia del número de frutos remanentes entre las ramas excluidas y las no excluidas, a lo largo del tiempo. Esta diferencia representa el nivel de caída y/o remoción de semillas obtenidas al comparar ambos tratamientos de exclusión de vertebrados. Los promedios de remanencia para cada rama se obtuvieron calculando la cantidad de semillas para cada tiempo con base a la producción inicial de frutos de cada rama. Para el análisis de los datos se organizaron los promedios de remanencia de las ramas y se aparearon al azar las ramas excluidas y no excluidas para calcular las diferencias entre las medias obtenidas. Las ramas que no pudieron ser apareadas fueron eliminadas del análisis, así como las ramas que por motivos azarosos (incidencia de nieve, caída de árboles) fueron afectadas y no lograron ser evaluadas hasta el final del experimento. Para el caso de *Quercus coccifera*, la diferencia de medias se obtuvo desde el día cero (instalación del experimento) hasta los 75 días de muestreo mientras que en el caso

de *Smilax aspera* fue del día cero a los 176 días aproximadamente. Dado que los porcentajes o proporciones forman una distribución binomial (Zar, 1984) en el caso de *Q. coccifera* se realizó un Test de Mann-Whitney para evaluar las diferencias de la variable respuesta en función del hábitat (área quemada y no quemada) en el periodo de muestreo del 2008. Se pudo disponer de una $n = 8$ de forma que los tamaños de muestra entre ambos hábitats fueran balanceados. Se suprimieron del análisis los datos de remoción predispersiva *Q. coccifera* del 2009 por cuanto no se pudieron seleccionar ramas en el área no quemada debido a la poca disponibilidad de frutos. En el caso de los datos de *S. aspera* se verificó la homogeneidad de varianzas y se realizó una transformación de la raíz cuadrada del arco-seno de los promedios de remanencia de semillas para mejorar la normalidad de los datos. Mediante un ANDEVA de dos vías se evaluó el efecto del periodo de muestreo (2008-2009) para cada hábitat (quemado "vs" no quemado) previa eliminación de los datos sobrantes, lo que condujo a un tamaño muestral $n=4$ para cada nivel del factor, evitándose así la replicación desigual (Zar, 1984). Ambas pruebas se realizaron usando el paquete estadístico STATISTICA 6.0 y se usó un nivel de significancia $p<0,05$.

RESULTADOS

La remoción de bellotas de *Quercus coccifera* presentó diferencias significativas entre el hábitat quemado y el no quemado (Test de Mann-Whitney, $z=2,5205$; $p<0,05$) siendo mayor en el área no quemada que en la quemada. Las curvas de remanencia de frutos excluidos y no excluidos a lo largo del tiempo en el área quemada presentaron un comportamiento similar ambos años. En este hábitat se observó una diferencia casi nula en la caída de frutos entre ambos tratamientos, siendo causada principalmente por la maduración de las semillas. En contraste, en el hábitat no quemado la diferencia de remoción de frutos entre ambos tratamientos es importante, observándose que en el tratamiento de no exclusión, a los 40 días de muestreo, quedaban disponibles menos de un 15% de las bellotas. El estado de maduración de las bellotas parece no ser un factor determinante en la remoción de frutos, lo que se evidenció en el comportamiento de remoción de los frutos desde el comienzo del experimento en el área no quemada (Fig. 4).

En el caso de *Smilax aspera* el comportamiento de remoción y pérdida de semillas producto de la senescencia de los frutos fue similar al comparar ambos hábitats pero fue mayor en el año 2008 en ambos hábitats (Análisis de Varianza de dos vías, Hábitat $F=0,48$; $p=0,50$, Año $F=5,98$; $p<0,05$ HxA $F=3,56$; $p=0,08$). En el 2008 a la mitad del periodo de evaluación (90 días de la instalación de los tratamientos) la remanencia de frutos en el tratamiento de no exclusión en ambas áreas de muestreo representaba valores inferiores al 20% de la cantidad inicial de frutos lo que contrasta con la remanencia de frutos en ramas excluidas (>70%). En el año 2009 se presenta una tendencia hacia la similitud en los tratamientos con una pérdida de frutos más sostenida a lo largo del tiempo y aparentemente más asociada a la caída natural de los mismos (esto es corroborado por el comportamiento de caída de los frutos excluidos) producto de la maduración de los frutos (Fig. 5).

La remoción de frutos en función de su estado de maduración difirió entre la especie de frutos no carnosos y las de carnosos. Las bellotas de *Quercus coccifera* fueron removidas fuertemente desde el inicio del muestreo (partiendo de frutos verdes) mientras que en el caso de *Smilax aspera* se observó un incremento sustancial en la remoción de frutos conforme avanzaba el tiempo y se daba el proceso de maduración de la diáspora (Fig. 5). Este hecho fue evidenciado también en una evaluación adicional que se realizó en el área quemada para otra especie de fruto carnoso (*Rubia peregrina*) que empezó a experimentar la remoción de semillas a partir de frutos maduros por parte de roedores (Fig. 6).

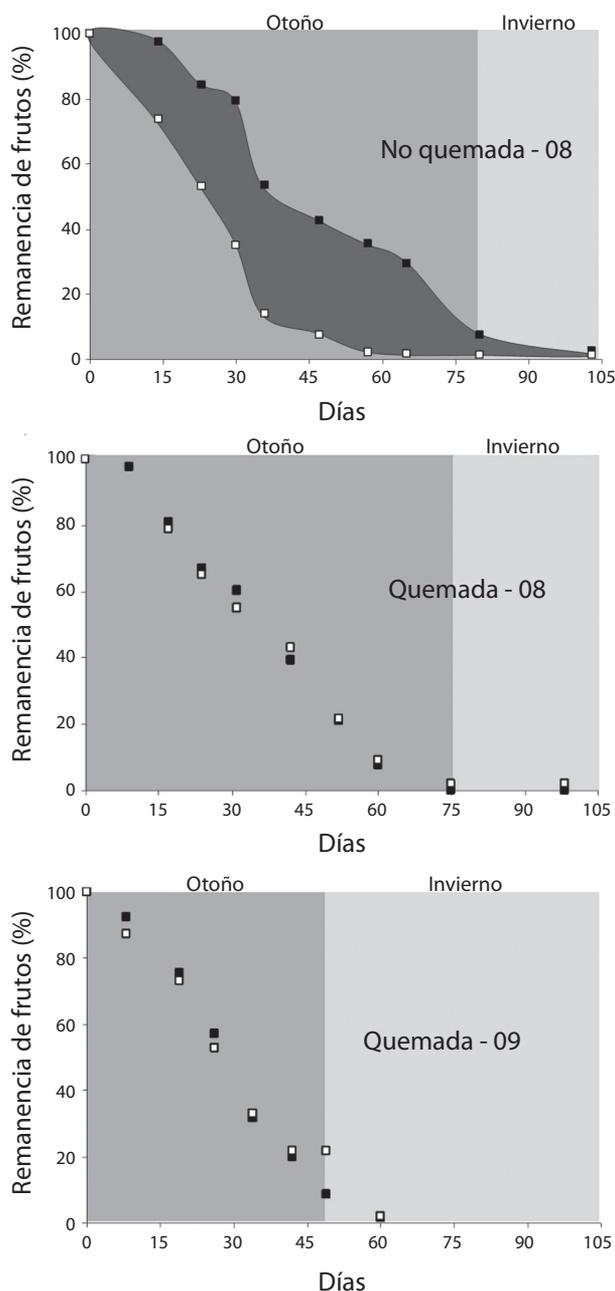


Fig. 4. Porcentaje de remanencia de bellotas de *Quercus coccifera* (estimada con base a la producción inicial de frutos) para ramas excluidas (cuadros negros) y no excluidas (cuadros blancos) a lo largo del 2008 en ambos hábitats y 2009 en la zona quemada. El área sombreada en el gráfico superior representa la tasa de remoción de bellotas por animales.

En cuanto a la estimación de la producción de frutos se observaron variaciones interanuales en la productividad de ambos hábitats siendo el hábitat quemado el más productivo en el 2008 y el no quemado en el 2009 (Cuadro 1). La mayor productividad del 2008 está

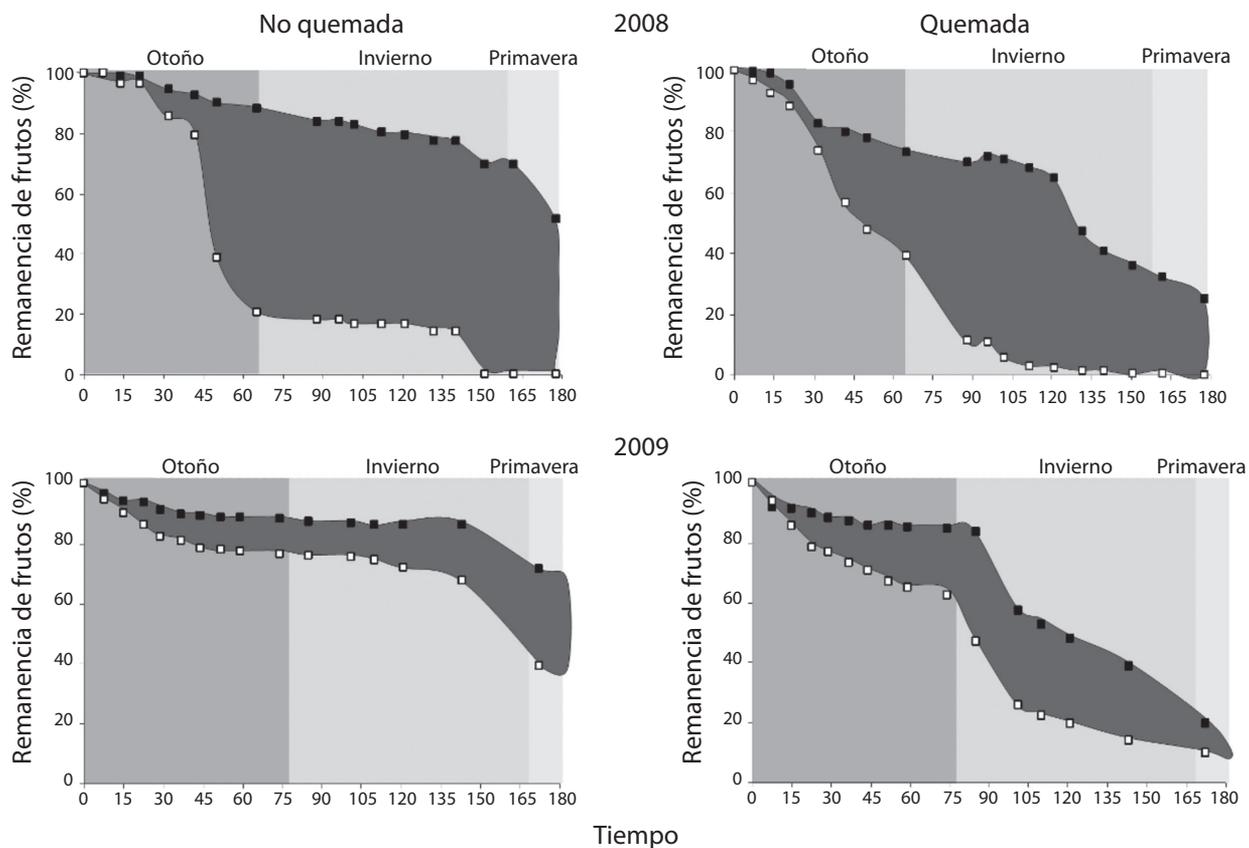


Fig. 5. Porcentaje de remanencia de frutos de *Smilax aspera* (estimada con base en la producción inicial de frutos) para ramas excluidas (cuadros negros) y no excluidas (cuadros blancos) a lo largo del tiempo en 2008 y 2009 en las zonas no quemada y quemada. El área sombreada representa la remoción de frutos por animales.

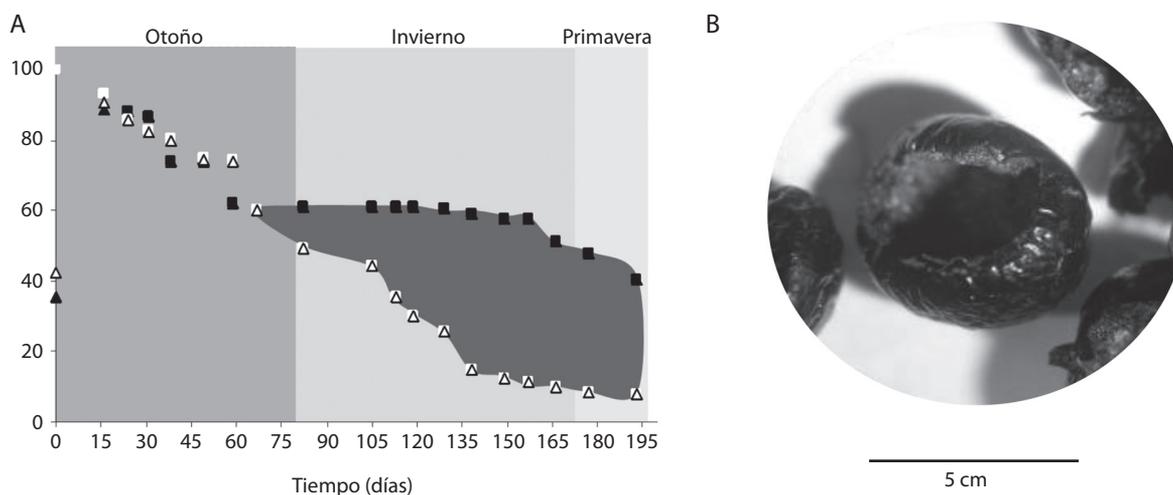


Fig. 6. A. Remoción de diásporas de *Rubia peregrina* a través del tiempo. El área sombreada representa la remoción de frutos por animales. Nótese el inicio e incremento de la remoción de diásporas a partir de los 60 días de iniciado el muestreo cuando empieza a ocurrir la maduración de la diáspora **B.** frutos maduros con las semillas extraídas provenientes del tratamiento de no exclusión en el área quemada, invierno del 2008-2009.

CUADRO 1

Producción promedio global (frutos/m²) de frutos carnosos y no carnosos disponibles en los sitios del marcaje de ramas para el experimento de remoción de semillas. Muestreos realizados en Otoño del 2008 y 2009

Hábitat	Periodo			
	2008		2009	
	Quemado	No quemado	Quemado	No quemado
Producción (frutos/m ²)	29,95	12,98	17,62	56,41

concentrada en la producción de frutos por parte de las dos especies de estudio *Quercus coccifera* y *Smilax aspera* mientras que en el 2009 fueron las especies carnosas *Pistacia lentiscus* y *S. aspera* las que tuvieron una mayor productividad (Cuadro 2). En condiciones de parche se observa una mayor cantidad de frutos de las dos especies de estudio al compararlas con áreas contiguas a los parches, en las cuales se notó una dominancia especialmente de bellotas de *Q. coccifera* en el hábitat quemado en ambos periodos de muestreo (Cuadro 3).

DISCUSIÓN

De las dos especies principales analizadas en el experimento de remoción predispersiva de semillas, *Quercus coccifera* fue la especie que presentó un comportamiento consistente y claramente diferenciado en el hábitat quemado al compararlo con en el hábitat no quemado, durante ambos años de muestreo. Como se esperaba para el área quemada, la remoción de bellotas por parte de vertebrados fue prácticamente nula probablemente

CUADRO 2

Promedios estimados de la producción de frutos (frutos/m²) del total de parches seleccionados para cada especie de estudio en el área quemada y no quemada en los Otoños del 2008 y el 2009

	Hábitat	<i>Quercus coccifera</i>	<i>Smilax aspera</i>
2008	Quemado	<i>Quercus coccifera</i> : 53.9 <i>Rubia peregrina</i> : 4.9 <i>Smilax aspera</i> : 0	<i>Smilax aspera</i> : 71 <i>Rubia peregrina</i> : 18 <i>Quercus coccifera</i> : 0.2 Rosaceae: 0.1
	No quemado	n=2 <i>Quercus coccifera</i> : 2.4 <i>Rubia peregrina</i> : 0 <i>Smilax aspera</i> : 0	n=2 <i>Smilax aspera</i> : 23.1 <i>Rubia peregrina</i> : 0.4 <i>Quercus coccifera</i> : 0.6 <i>Pistacia lentiscus</i> : 13.4 <i>Asparagus acutifolius</i> : 5.5 <i>Ruscus aculeatus</i> : 0.49
2009	Quemado	n=2 <i>Quercus coccifera</i> : 2.8 <i>Rubia peregrina</i> : 0 <i>Smilax aspera</i> : 0	n=2 <i>Smilax aspera</i> : 32.9 <i>Rubia peregrina</i> : 0 <i>Quercus coccifera</i> : 0.87
	No quemado	n=2 <i>Quercus coccifera</i> : 0.8 <i>Rubia peregrina</i> : 0 <i>Smilax aspera</i> : 0	n=3 <i>Smilax aspera</i> : 71.6 <i>Rubia peregrina</i> : 0 <i>Quercus coccifera</i> : 0 <i>Pistacia lentiscus</i> : 76.8 Rosaceae: 6.8 <i>Ruscus aculeatus</i> : 1.12
		n=2	n=5

*En cada parche de 5 m² se realizó el conteo de frutos carnosos y no carnosos encontrados, (n= número de parches evaluados).

CUADRO 3

Estimación anual de la producción de frutos (frutos/m²) para las especies de estudio en condiciones de parche y en zonas contiguas al parche en las áreas quemada y no quemada. Muestreos realizados en el Otoño del 2008 y 2009

	Especie	Periodo			
		2008		2009	
		Hábitat			
		Quemado	No quemado	Quemado	No quemado
PARCHE	<i>Quercus coccifera</i>	53,9	2,4	2,8	0,8
	<i>Smilax aspera</i>	71	23,1	32,9	71,6
AREA CONTIGUA A PARCHE	<i>Quercus coccifera</i>	7,7	0	8,1	1,1
	<i>Smilax aspera</i>	0	0	0	0

** ad: ausencia de datos por la inexistencia de plantas con frutos en ese momento.

como consecuencia de las características alteradas del hábitat que estaría condicionando el comportamiento de remoción por parte de roedores. La poca disponibilidad de cobertura a nivel de dosel debido al efecto del fuego y la tala producto de la gestión del área quemada, podría limitar la incidencia de estos granívoros los cuales prefieren actuar en sitios con mayor cobertura para disminuir el riesgo de depredación (Torre & Díaz, 2004; Pons & Pausas, 2007; Perea, San Miguel & Gil, 2011a). En contraste, las mayores tasas de remoción de semillas en el hábitat no quemado sugiere que a pesar del mayor esfuerzo que podría representar el tener que escalar plantas de mayor tamaño a las encontradas en el área quemada seguramente este el área no quemada ofrece la sensación de un mayor sentido de protección a los roedores. Las buenas habilidades escaladoras de los roedores removiendo frutos en plantas en la fase pre-dispersiva ya ha sido observada también sobre frutos carnosos y bellotas del género *Quercus* en sitios con abundante cobertura arbórea y arbustiva (Bas et al., 2005, Perea et al., 2011b).

En el caso de *Smilax aspera*, el tipo de hábitat (quemado o no quemado), no fue un factor determinante en la remoción de frutos pero si se observaron diferencias marginalmente significativas al considerar el factor interanual en interacción con el hábitat. En el 2008, la remoción de frutos por animales fue más rápida en el área no quemada que en la quemada. De otro lado, tanto en 2008 como en 2009 la pérdida de frutos por senescencia (ramas excluidas) al final del periodo de estudio fue mayor el área quemada, posiblemente debido a la mayor insolación que reciben las plantas productoras. Se observó a lo largo del tiempo en el 2009 una remanencia sostenida de diásporas (especialmente para el caso del área no quemada) en concordancia con la mayor productividad de frutos para la especie y en términos globales durante

ese año. La remanencia sostenida de frutos de *S. aspera* en las ramas este año podría ser consecuencia del fenómeno de saciedad debido a la alta abundancia de frutos carnosos ('masting events') en el ambiente como fue evidenciado en la estimación de producción de frutos especialmente al considerar el hábitat no quemado o bien por los patrones de selección de alimento dado que se ha observado como las aves frugívoras tienden a seleccionar frutos de *Smilax sp.* en algunos años mientras no los consumen en otros años (Herrera, 1998).

Los patrones de remoción por vertebrados sobre los frutos de ambas especies parecen diferir en relación al estado de maduración solo para el caso de los frutos carnosos. Es así como la remoción de bellotas de *Q. coccifera* ocurrió continua e indistintamente sobre frutos verdes y maduros mientras que en el caso de los frutos carnosos la mayor remoción de diásporas ocurrió conforme maduraban las diásporas. Esto fue corroborado también para otra especie de fruto carnoso en el área de estudio (*Rubia peregrina*), en la cual se pudo constatar cuatro eventos de remoción de semillas 105 días después del inicio del experimento cuando ya los frutos estaban maduros. Bajo estas plantas se observaron numerosos restos de pulpa y diásporas enteras maduras cuidadosamente abiertas sin las semillas. Este comportamiento asociado a roedores denota una clara preferencia de remoción sobre las semillas, y no sobre la pulpa, de los frutos en función del mayor contenido nutricional de la primera estructura (Perea, San Miguel & Gil, 2011c).

Para las dos especies de frutos carnosos se observó una larga permanencia de frutos turgentes en las ramas no excluidas. Esta situación fue más allá del inicio de la primavera y conduce a pensar que la exposición prolongada de las diásporas y la presencia de antocianinas aumentan su probabilidad de detección por diversas especies de roedores y aves granívoras y frugívoras. Las

evidencias de remoción de semillas por parte de roedores y la menor remoción para *S. aspera* en 2008 en el área quemada (en contraste con la abultada curva de remoción para el área no quemada) sugieren un aprovechamiento del recurso por parte de roedores especialmente en el área quemada. Esto podría deberse a una menor diversidad y abundancia de aves frugívoras en el área quemada debido a la menor complejidad estructural del hábitat producto de la gestión forestal. Rost, Pons y Bas (2009) y Rost, Clavero, Bas y Pons (2010) encontraron una mayor actividad de aves frugívoras en sitios en que las actividades de gestión post-incendio generaron estructuras complejas con madera apilada en el suelo. En Ventalló, la gestión post-incendio extrajo los troncos completos para la producción de energía a partir de la biomasa, por tanto la generación de estructuras que pudieran funcionar como perchas es menor y más bien lo que prevalecía en varias partes del área son numerosos restos de ramas pequeñas desordenados que podrían favorecer la acción de los roedores debido a una mayor cobertura a nivel de suelo. Finalmente se debe resaltar que dada la variación en la permanencia de frutos en las ramas entre las dos especies de estudio parece claro observar diferencias en los patrones de remoción de los frutos de especies carnosas y no carnosas. *Q. coccoifera* es una especie de fructificación otoñal y sus bellotas desarrolladas están disponibles muy poco tiempo en las ramas. Esta situación en combinación con la escasa cobertura en el caso del área quemada post-incendio podría suponer más bien un aprovechamiento de las bellotas por parte de roedores pero a nivel post-dispersivo. Contrariamente, las diásporas de las especies carnosas al permanecer más tiempo sobre las ramas tendrían una mayor probabilidad de aprovechamiento a nivel pre-dispersivo pero dicha situación parece estar siendo condicionada por la comunidad de granívoros y frugívoros existente y por la disponibilidad de recursos alimentarios en el área.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Estatal a Distancia de Costa Rica por la beca otorgada para realizar mis estudios doctorales en la Universitat de Girona. Al apoyo financiero para el trabajo de campo obtenido a partir de los proyectos de investigación "Dinámica de la distribución de aves en paisajes mosaico mediterráneos afectados por grandes incendios forestales" (Referencia: CGL2005-00031/BOS) e "Integración de la dinámica de perturbación en la predicción espacial de la biodiversidad: El caso de las aves"

(Referencia: CGL2008-05506/BOS), ambos financiados por el Ministerio Español de Educación y Ciencia.

REFERENCIAS

- Bas, J. M., Gómez, C., & Pons, P. (2005). Fruit production and pre-dispersal seed fall and predation in *Rhamnus alaternus* (Rhamnaceae). *Acta Oecologica*, 27, 115–123.
- Briani, D. C., & Guimaraes, P. R. (2007). Seed predation and fruit damage of *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) by rodents in the cerrado of central Brazil. *Acta Oecologica*, 31, 8–12.
- Denslow, J. S., & Moermond, T. C. (1982). The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: an experimental study. *Oecologia*, 54, 170–176.
- Englund, R. (1993). Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos*, 67, 503–510.
- Fedriani, J. M., & Manzaneda, A. J. (2005). Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology*, 16, 1018–1024.
- Gracia, C., & Sabate, S. (1996). La resposta de la vegetació al foc: els canvis en l'estructura de la vegetació. En J. Terradas. (Ed), *Ecologia del foc* (pp. 162–172). Barcelona: Proa.
- Hernandez, A. (2008). Fruit removal by climbing rodents in guelder rose: Comparison with birds and differences between inner and outer racemes. *Mammalian Biology*, 73, 472–477.
- Herrera, C. M. (1998). Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs*, 68, 511–538.
- Hulme, P. E. (1997). Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*, 111, 91–98.
- Jordano, P. (1995). Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71, 479–491.
- Obeso, J. R. (1998). Patterns of variation in *Ilex aquifolium* fruit traits related to fruit consumption by birds and seed predation by rodents. *Ecoscience*, 5, 463–469.
- Ouden, J., Jansen, P. A., Smit, R., Forget, P. M., Lambert, J. E., Hulme, P. E., & Vander Wall, S. B. (2005). Jays, mice and oaks: predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. En P.M., Forget, J. Lambert & P. Hulme (Eds), *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Symposium on Post-Primary Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal* (pp. 223–240). Panama: CABI.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011a). Acorn dispersal by rodents: The importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology*, 12, 432–439.

- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011b). Flying vs. climbing: Factors controlling arboreal seed removal in oak-beech forests. *Forest Ecology and Management*, 262, 1251–1257.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011c). Disentangling factors controlling fruit and seed removal by rodents in temperate forests. *Seed Science Research*, 21, 227–234.
- Pons, J., & Pausas, J. G. (2007). Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecological Research*, 22, 535–541.
- Rost, J., Pons, P., & Bas, J. M. (2009). Can salvage logging affect seed dispersal by birds into burned forests? *Acta Oecologica*, 35, 763–768.
- Rost, J., Clavero, M., Bas, J. M., & Pons, P. (2010). Building wood debris piles benefits avian seed dispersers in burned and logged Mediterranean pine forests. *Forest Ecology and Management*, 260, 79–86.
- Santos, T., & Telleria, J. L. (1994). Influence of forest fragmentation on seed consumption and dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera*. *Biological Conservation*, 70, 129–134.
- Servei Meteorologic de Catalunya. (2011). Climatologia comarcal. Recuperado de http://www20.gencat.cat/portal/site/meteocat/menuitem.dab8a3403688f69c5c121577b0c0e1a0?vgnextoid=f326a44f36813210VgnVCM100000b0c1e0aRCRD&vgnnext_channel=f326a44f36813210VgnVCM100000b0c1e0aRCRD&vgnnextfmt=default
- Torre, I., Arrizabalaga, A., & Diaz, M. (2002). Ratón de Campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). *Galemys*, 14, 1-26.
- Torre, I., & Diaz, M. (2004). Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica*, 25, 137–142.
- Traveset, A. (1993). Weak interactions between avian and insect frugivores: the case of *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Vegetatio*, 107, 191–203.
- Traveset, A. (1994). Influence of type of avian frugivory on the fitness of *Pistacia terebinthus* L. *Evolutionary Ecology*, 8, 618–627.
- Vander Wall, S. B., Forget, P. M., Lambert, J. E., & Hulme, P. (2005). Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. En P.M. Forget, J. Lambert & P. Hulme (Eds), *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Symposium on Post-Primary Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal* (pp 1-8). Panama: CABI.
- Zar, J.H. (1984). *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall International Editions.

