

# DESARROLLO DE UN PROTOCOLO DE SEGUIMIENTO A LARGO PLAZO DE LOS ORGANISMOS CLAVE PARA EL FUNCIONAMIENTO DE LOS BOSQUES MEDITERRÁNEOS

MARIO DÍAZ<sup>1,\*</sup>, CÉSAR LUIS ALONSO<sup>1</sup>, LUIS ARROYO<sup>1</sup>, RAÚL BONAL<sup>1,2</sup>  
ALBERTO MUÑOZ<sup>1</sup> Y CHRISTIAN SMIT<sup>1,3</sup>

## RESUMEN

Los Programas de Seguimiento de los Parques Nacionales pueden emplearse para averiguar qué procesos están produciendo los cambios observados y actuar en consecuencia siempre y cuando estén bien diseñados, esto es, se basen en la medida rigurosa de características importantes, sintetizadas y combinadas en modelos dinámicos del funcionamiento del sistema objeto de seguimiento. En este trabajo se desarrolla parcialmente un protocolo de seguimiento de las poblaciones de organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos de encina *Quercus ilex*, esto es, de la especie vegetal dominante y los animales y plantas que influyen, positiva o negativamente, en su regeneración natural. Hasta el momento se ha conseguido completar la infraestructura básica para el seguimiento de los cambios interanuales en las cosechas de bellotas, cambios interanuales y efectos de las tasas de infestación por depredadores predispersivos, fenología de las poblaciones de roedores y efectos sobre la cosecha de bellotas, efecto de los ungulados sobre la cosecha y sobre las poblaciones de insectos perforadores y roedores, y tasas de germinación y supervivencia de las plántulas. Se han podido realizar también algunos trabajos preliminares dirigidos al desarrollo de protocolos de seguimiento de las poblaciones de arrendajo *Garrulus glandarius* y su papel como dispersante de bellotas y de la depredación de bellotas ya dispersadas por parte de los jabalíes *Sus scrofa* gracias a financiación adicional procedente del Ministerio de Educación y Cultura, la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha y la Swiss Science Foundation. Los resultados muestran variaciones espaciales e interanuales en la cosecha de bellotas, en las tasas de infestación de las bellotas en relación al tamaño de cosecha, en los efectos de la infestación sobre la fecundidad de las encinas, en las poblaciones de roedores, en los efectos de los ungulados sobre la cosecha de bellotas, las poblaciones de gorgojos y roedores y el reclutamiento de plántulas, y en los factores que determinan la emergencia y supervivencia de las plántulas. A pesar de estos logros, es necesario completar el protocolo de seguimiento con investigación básica sobre el papel de las aves dispersantes y depredadoras y los insectos y vertebrados herbívoros, así como desarrollar infraestructuras adicionales, especialmente exclusiones de ungulados en la raña y en los pinares del Parque Nacional.

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias Ambientales de Toledo y Departamento de Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias del Medio Ambiente, Universidad de Castilla-La Mancha, 45071 Toledo. Tel. 925 26 88 00, Fax 925 26 88 40.

<sup>2</sup> Department of Entomology, Natural History Museum, Cromwell Road SW 7 5 BD, London, United Kingdom. e-mail: r.bonal@nhm.ac.uk

<sup>3</sup> Community and Conservation Ecology group, Centre for Ecological and Evolutionary Studies, University of Groningen, P.O. Box 14, 9750 AA, Haren, the Netherlands. Email c.smit@rug.nl  
CesarLuis.Alonso@uclm.es, Luis.AHernandez@uclm.es, Alberto.MMunoz@uclm.es

\*Dirección actual: Instituto de Recursos Naturales (IRN-CCMA-CSIC), c/ Serrano 115 bis, 28006 Madrid. e-mail: Mario.Diaz@ccma.csic.es

**Palabras clave:** encina, *Quercus ilex*, protocolos de seguimiento a largo plazo, especies clave, interacciones planta-animal, depredación, herbivoría, dispersión, facilitación, lepidópteros, coleópteros, roedores, ungulados, aves.

## SUMMARY

Development of a long-term monitoring protocol for Keystones in Mediterranean forest. Monitoring Programs of National Parks can be used to ascertain what processes are causing the observed patterns; such knowledge is essential to develop effective management tools. However, such Programs should be designed properly to reach these goals, that is, they should be based on measurements of key variables of the monitored systems, and such measurements should be integrated in dynamic models of these systems. The main goal of this project is the development of a long-term monitoring program for the populations of the keystone organisms of Mediterranean Holm oak *Quercus ilex* forests. Such keystone organisms are the dominant plant species of these forests, Holm oaks, as well as the plant and animal species that influence tree regeneration either positively (nurse shrubs and dispersers) or negatively (herbivores and seed predators). In addition to the development of monitoring protocols for the populations of these species, we will also develop methods for monitoring the interactions between keystones and oak populations, in order to ascertain the relative importance of each key interaction for the regeneration of oak forests in space and time. Finally, we will develop data bases that could allow rapid analysis of the information gathered and standardized protocols that can be executed by the staff of the National Park, by students and by volunteers of the Volunteer Program of the Spanish National Park System. Up to now, we have developed integrated monitoring programs for acorn crops, predispersal seed predation by acorn-boring insects, rodent population size and effects on acorn crops and acorn dispersal, ungulate effects on acorn crops and on populations of rodents and acorn-boring insects, and rates of acorn emergence and early survival. Preliminary results are also available for jay *Garrulus glandarius* populations, habitat use and role as acorn dispersers, and for the effect of wild boar *Sus scrofa* predation on acorns dispersed by mice and jay. Overall, results indicate strong spatial and temporal variation in seed crops, in predispersal rates of insect predation and its effects on oak fecundity, in ungulate effects on acorn crops, in rodent and acorn-boring insect populations and in factors determining seedling emergence and early survival. In spite of this success, it will be necessary to complete integrated monitoring programs on jay populations and jay-oak interactions, as well as on the role of vertebrate and invertebrate herbivores on the survival of oak seedlings until recruitment. Additional ungulate exclosures in the raña and in pine plantations within the National Park are urgently needed to tackle these goals.

**Key words:** Holm oak, *Quercus ilex*, long-term monitoring programs, keystone species, animal-plant interactions, predation, herbivory, dispersal, facilitation, butterflies, beetles, rodents, wild ungulates, birds.

## INTRODUCCIÓN

El objetivo principal de la protección de espacios naturales es asegurar su funcionamiento natural o seminatural. El funcionamiento natural de estos sistemas implica cambios temporales en sus características e incluso en su aspecto general. De este modo, la conservación del funcionamiento de los sistemas naturales exige no sólo asegurar la persistencia de sus características, sino también

sus ritmos naturales de cambio, para lo cual es preciso conocer los procesos que causan estos cambios, distinguir los procesos naturales de los derivados de las actividades humanas y desarrollar medidas de gestión que compensen eficazmente estos últimos. La alternativa de compensar los efectos de las actividades humanas sin analizar los procesos responsables de estos efectos lleva o bien a una compensación incompleta o bien a una corrección continua (DÍAZ 1998; 2002).

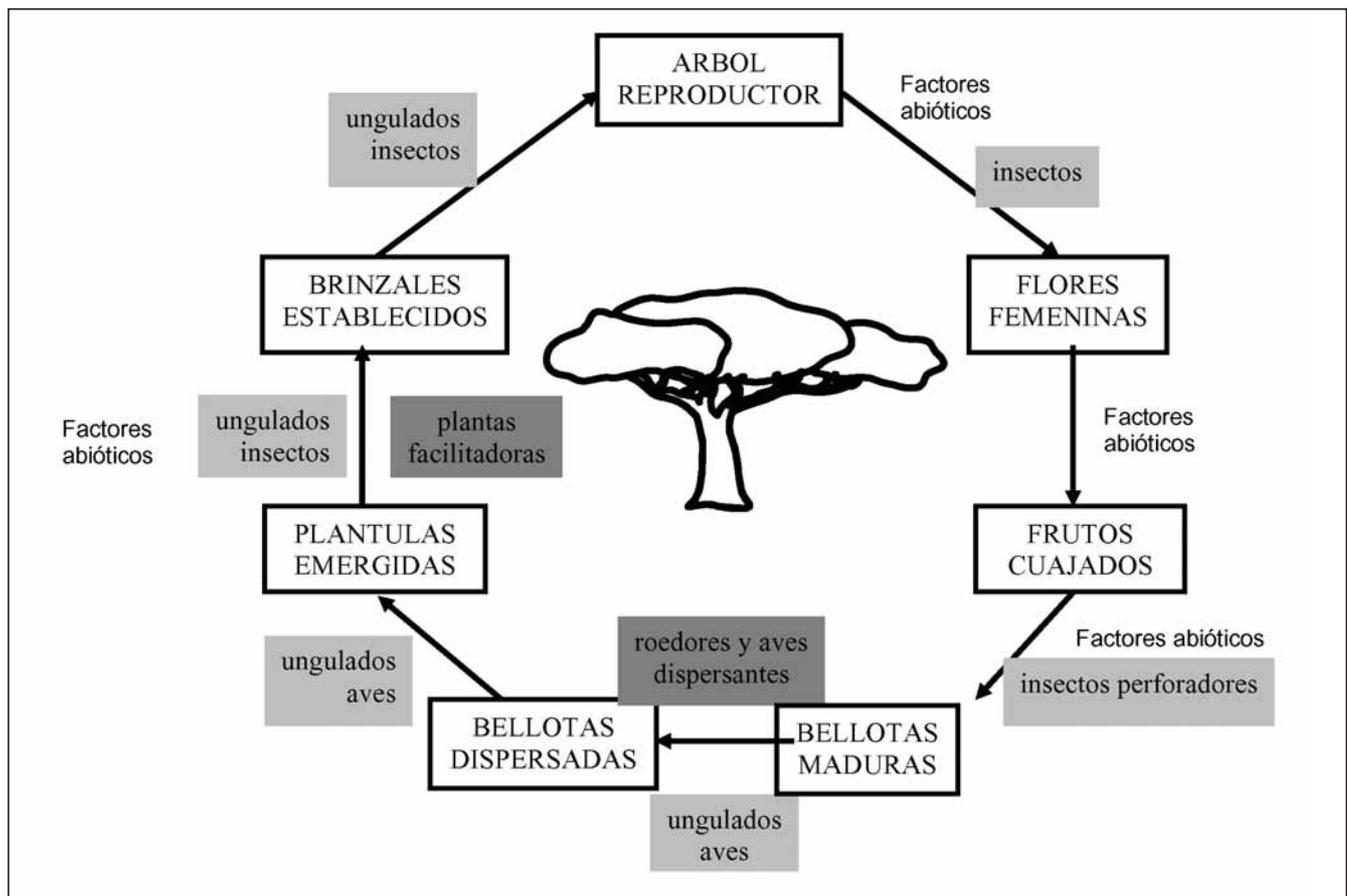
La información recogida en los Programas de Seguimiento de los Parques Nacionales puede emplearse para averiguar qué procesos están produciendo los cambios observados y actuar en consecuencia, siempre y cuando estén bien diseñados, esto es, se basen en la medida rigurosa de características importantes, sintetizadas y combinadas en modelos dinámicos del funcionamiento del sistema objeto de seguimiento (DÍAZ 2002). Desafortunadamente, se sabe aún muy poco sobre el funcionamiento de los sistemas naturales (especialmente de los más complejos, como son los bosques), sobre el modo de formalizarlo y sobre el modo de medir muchas características potencialmente relevantes (BEGON *et al.* 1996). En cambio, el seguimiento de especies concretas está mucho más desarrollado, existiendo una considerable experiencia sobre los procesos que afectan a la dinámica de las poblaciones de cualquier especie (natalidad, mortalidad, emigración e inmigración; BEGON *et al.* 1996), sobre el modo de modelizar estas dinámicas y derivar de ellas predicciones cuantitativas para variables fácilmente mensurables (por ejemplo, abundancia, movilidad, éxito reproductor, mortalidad; BEGON *et al.* 1996) y sobre el modo de obtener estas medidas (por ejemplo, TELLERÍA 1986; SUTHERLAND 1996).

Las especies clave son especies de depredadores o herbívoros que determinan la diversidad y abundancia de las especies sobre las que depredan mediante la alteración de las relaciones de competencia entre ellas. Este hecho les otorga un papel en los sistemas naturales desproporcionado a su abundancia, con lo que su seguimiento puede proporcionar información relevante sobre una parte muy importante de dichos sistemas (SIMBERLOFF 1998; DÍAZ 2002). El estudio, análisis y seguimiento de especies clave es uno de los nexos más claros entre las características de las especies y las de los ecosistemas de los que forman parte (JONES & LAWTON 1995). El otro nexo es el análisis y seguimiento de las especies ingenieras de ecosistemas (JONES *et al.* 1994), que son aquellas cuya actividad condiciona el funcionamiento global del sistema al modificar la circulación de materiales, nutrientes y energía tanto a través de sus poblaciones como fuera de ellas. De este modo, estas especies no sólo influyen en la pre-

sencia y abundancia de otras especies, sino que pueden llegar a determinar el funcionamiento de todo el sistema, con lo que serían las candidatas óptimas para basar en ellas Protocolos de Seguimiento que informen sobre el funcionamiento a largo plazo del sistema en el que se integran (DÍAZ 2002).

Los bosques de las zonas templadas se caracterizan por una diversidad comparativamente baja de especies arbóreas, siendo frecuentemente casi monoespecíficos (PULIDO 2002 y referencias allí dadas). Por esta razón, la dinámica de la regeneración de estas especies dominantes condiciona en gran medida los procesos esenciales a nivel de ecosistema y la historia vital de los organismos que dependen de ellas (véase PULIDO y DÍAZ 2002; 2005 para una revisión centrada en la encina *Quercus ilex*). Por tanto, estas especies se comportan como ingenieros de ecosistemas (MANNING *et al.* 2006). De este modo, los procesos que determinan el éxito de la regeneración de estos árboles determinan tanto su dinámica poblacional y estructura genética como la funcionalidad a largo plazo del sistema que constituyen.

Los sistemas forestales mediterráneos están dominados en la actualidad por especies del género *Quercus*, entre los que destaca la encina tanto por la extensión de su área de distribución (BLANCO *et al.* 1997) como por su importancia socioeconómica (DÍAZ *et al.* 1997). Recientemente se ha demostrado que el mantenimiento a largo plazo de los bosques y dehesas de encina y de la diversidad biológica que albergan dependen críticamente de asegurar la regeneración natural del árbol dominante, actualmente comprometida por diversos factores (DÍAZ *et al.* 1997; PULIDO *et al.* 2001; PULIDO & DÍAZ 2002; 2005; PLIENINGER *et al.* 2003), para lo cual se necesita conocer en profundidad los efectos de diferentes factores bióticos y abióticos sobre el potencial reproductivo del árbol a lo largo del proceso de reclutamiento (HERRERA *et al.* 1994; véase la Fig. 1). Debido a que la relación entre fases es de carácter multiplicativo, el colapso de alguna de ellas conlleva la anulación de todo el proceso (HERRERA *et al.* 1994; HERRERA & JORDANO 1995). Por tanto, un entendimiento adecuado de la ecología de la regeneración de las especies vegetales y su segui-



**Figura 1.** Fases del ciclo reproductivo de la encina y factores que influyen en las pérdidas de potencial reproductivo en cada fase. Los factores abióticos (lluvias, sequías, heladas) actuarían aumentando o disminuyendo la fecundidad de los árboles maduros y/o la supervivencia de las plántulas jóvenes. Los herbívoros (en gris claro) actuarían disminuyendo, de modo sucesivo, el potencial reproductivo anual de la población de plantas, mientras que las plantas facilitadoras (matorrales o árboles plantados) y los dispersantes (en gris oscuro) conservarían parte del potencial reproductivo residual proporcionando sitios seguros (protegidos de herbívoros y/o factores abióticos) para las semillas y plántulas y transportando las semillas a estos sitios, respectivamente (según PULIDO y DÍAZ 2002; 2005).

**Figure 1.** Stages of the reproductive cycle of Holm oaks and factors influencing propagule loss at each stage. Abiotic factors (rainfall, drought, frost) act on the fecundity of adult trees and on the early survival of seedlings, either positively or negatively. Herbivores (light grey) decrease the annual reproductive output of tree populations successively, whereas nurse plants (shrubs or planted trees) and seed dispersers (both dark grey) preserve part of the residual reproductive output by providing safe sites against herbivores and abiotic stress and by transporting seeds to these safe sites. After PULIDO & DÍAZ (2002; 2005).

miento requiere la identificación (i) de las fases demográficas claves donde la probabilidad de colapso general sea mayor y (ii) de los principales factores que modifican o anulan una o varias de estas fases clave.

Existe una abundante documentación que indica que muchas especies animales y vegetales que interactúan con las plantas a lo largo de su ciclo de vida juegan efectivamente este papel, modificando el balance final del proceso de regeneración de la planta bien negativamente, en el caso de organismos antagonistas como herbívoros o patógenos, bien positivamente, en el caso de organis-

mos mutualistas como dispersores u organismos facilitadores como plantas nodrizas (SCHUPP 1995; VALIENTE-BANUET *et al.* 2006; SMIT *et al.* 2007; 2008a PURVES *et al.* 2007). La abundancia, distribución y patrón de actividad de estas especies determinarán, por tanto, la dinámica demográfica final de las plantas, y con ella el funcionamiento a largo plazo de todo el sistema del que son ingenieras. En el caso de la encina, destacan varios animales que actúan como herbívoros o depredadores predispersivos de sus frutos (varias especies de lepidópteros y coleópteros curculiónidos), como depredadores postdispersivos de frutos (ungulados domésticos y silvestres, roedores y

ciertas aves) y como dispersantes de estos frutos (roedores y arrendajos *Garrulus glandarius*). En el caso de los insectos, unglados y la mayor parte de las aves el efecto neto sobre la fecundidad de la encina es negativo, mientras que en el caso de los roedores y los arrendajos, a pesar de ser también depredadores de bellotas, su efecto positivo como dispersantes es crucial tanto para el mantenimiento de las poblaciones locales como para su expansión, pues la encina presenta unos requerimientos muy estrictos para la germinación de los frutos y la supervivencia de las plántulas (PULIDO & DÍAZ 2002; 2005; DÍAZ *et al.* 2003; 2004; GÓMEZ 2003; MARAÑÓN *et al.* 2004; GARCÍA 2005; BONAL *et al.* 2007; BONAL & MUÑOZ 2007; MUÑOZ *et al.* 2007; MUÑOZ & BONAL 2007), de manera que todos estos organismos tienen un papel potencialmente clave en el funcionamiento de los bosques de encina en particular y de los bosques mediterráneos de quercíneas en general (véase la revisión de PULIDO 2002). Finalmente, existe la posibilidad de que se produzcan interacciones entre depredadores predispersivos y postdispersivos y dispersantes con efectos netos importantes para la regeneración natural de las encinas. Estos efectos netos pueden ser aditivos (por ejemplo, si los frutos afectados por depredadores predispersivos son evitados por los postdispersivos y los dispersantes; por ejemplo, GARCÍA *et al.* 1999), sustractivos (si ocurre lo contrario; por ejemplo, JONHSON *et al.* 1993) o multiplicativos (por ejemplo, TRAVESET 1994). La determinación del tipo y magnitud de las interacciones tiene un evidente interés tanto teórico (comprensión de la coevolución entre plantas y animales) como aplicado (desarrollo de medidas de gestión que favorezcan la regeneración natural del arbolado).

La finalidad del desarrollo de un protocolo de seguimiento de las poblaciones de encina y de sus depredadores, dispersantes y facilitadores es la transferencia del conocimiento adquirido sobre la biología de las encinas a la toma de decisiones sobre la gestión a largo plazo de Parques Nacionales que alberguen sistemas complejos como los bosques mediterráneos. Tras el establecimiento de una infraestructura básica, centrada en el marcado de poblaciones de árboles, en la adquisición de equipos de captura, censo y marcado de animales y en la construcción de exclusiones que

permitan manipular la actividad y abundancia de estos animales, se han ajustado los diferentes métodos de seguimiento de cada organismo clave a su peculiar fenología, se han estandarizado de manera que puedan ser ejecutados rutinariamente por el personal del Parque, alumnos en prácticas o voluntarios del Plan de Voluntariado en Parques, y se han integrado los protocolos de manera que las medidas obtenidas puedan emplearse para caracterizar los procesos implicados en la regeneración de los bosques de encinas y actuar eficazmente en caso de que estos procesos sean alterados.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Cosechas de bellotas y reclutamiento natural de plántulas

La medida de las cosechas de bellotas se realiza en dos zonas de estudio, siguiendo aproximaciones y objetivos diferentes pero coordinados. La primera zona es el Monte Público de Navas de Estena (30S 366987, 4373711), donde se analizan las fluctuaciones interanuales de la cosecha y su sincronía a nivel de individuo y población, así como el efecto de esas fluctuaciones en el reclutamiento. La segunda zona se sitúa en la raña y piedemonte de Anchurones (30S 385450, 4353479), donde se analizan tanto las relaciones entre cosecha y reclutamiento como el seguimiento detallado de los efectos de los depredadores y dispersantes.

Zona de Navas de Estena. En 2001, antes del inicio del proyecto, se marcaron 150 encinas adultas en tres subpoblaciones de 50 árboles cada una. Los árboles se marcaron mediante placas de metal numeradas, y a cada uno de ellos se asoció un transecto permanente de 10 x 2 m delimitado mediante marcas en el suelo y cintas métricas. Las poblaciones se visitan dos veces al año. En primavera se determina la cosecha de polen y el crecimiento vegetativo (esta última medida incorporada desde 2004) de cada árbol mediante un índice visual escalado logarítmicamente que varía entre 0 (ausencia de polen o crecimiento) y 4 (más del 90% de la copa cubierto por amentos u hojas nuevas). La fecha de visita se ajusta al máximo de producción y crecimiento inicial mediante la colabo-

ración con la guardería del Parque Nacional. A principios de otoño (primeros de octubre) se realiza otra visita para estimar la cosecha de bellotas viables (tras la aborción temprana y tardía producida en verano) mediante el mismo índice y medir el reclutamiento, contando y cartografiando las plántulas presentes en los transectos permanentes tras la mortalidad producida por la sequía estival. Todos los árboles marcados han sido medidos (altura, número de troncos y su diámetro) y georeferenciados, y la estructura de la vegetación, pendiente y orientación de cada subpoblación se ha caracterizado mediante medidas realizadas en 25 puntos por subpoblación. El seguimiento de estas poblaciones está integrado en un proyecto a largo plazo de seguimiento de las cosechas en bosques de encinas distribuidos por toda la península Ibérica desarrollado por la red temática GlobiMed ([www.globimed.net](http://www.globimed.net)) y coordinado por Fernando J. Pulido, de la Universidad de Extremadura.

Zona de Anchurones. Las cosechas absolutas de las encinas se han medido cada año mediante trampas de semillas instaladas en árboles de la zona de Anchurones (Fig. 2). Las trampas utilizadas son cubos de plástico de 0,12 m<sup>2</sup> de abertura y 0,5 m de profundidad colgados de las ramas de los árboles mediante alambre galvanizado para evitar que las bellotas atrapadas sean consumidas por depredadores postdispersivos. Este extremo se comprobó introduciendo 200 bellotas marcadas en 100 trampas en 2002-2003. Ninguna fue consumida. El número de trampas por árbol varió entre 2 y 11 en función del tamaño de la copa, de manera que se cubriese entre el 1,5 y el 2% de su proyección. Los datos de las trampas del mismo árbol fueron altamente repetibles ( $F_{32,158} = 5.42$ ;  $p < 0.0001$ ), de manera que el error cometido al extrapolar estos datos para estimar la cosecha de cada árbol es suficientemente bajo. Hasta el momento se han instalado trampas de semillas en 115 árboles, 73 en zonas de raña y 42 en zonas de piedemonte, tanto dentro como fuera de exclusiones de ungulados (37 y 36 en raña y 21 y 21 en piedemonte, respectivamente; Fig. 2). Todos los árboles con trampas de semillas se han marcado individualmente mediante placas metálicas numeradas, se han georeferenciado y se ha medido la superficie de la copa. El número de años para los que se dispone de datos de cosechas de

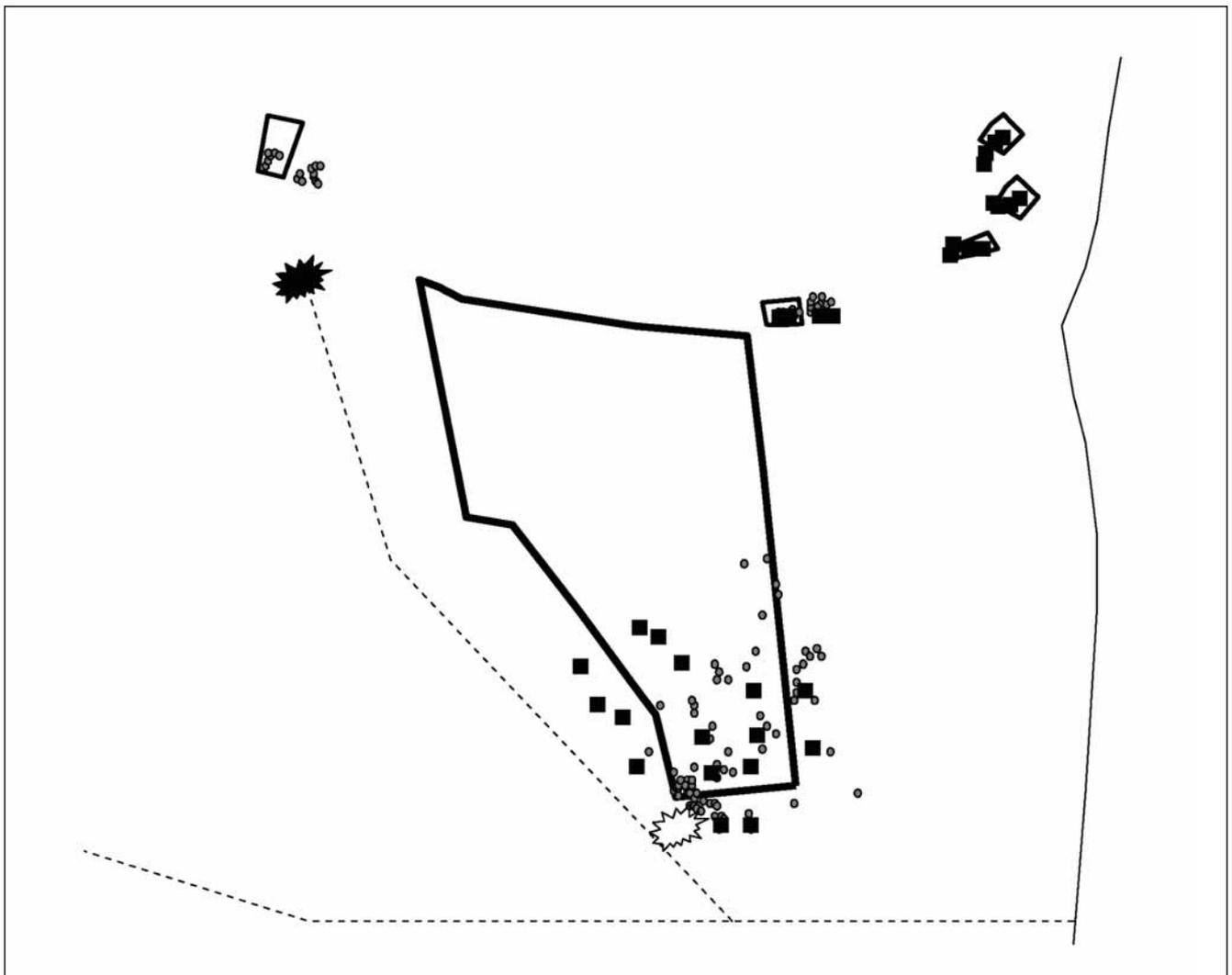
estos árboles es de 2,3 en promedio, variando entre 4 años (33 árboles) y 0 años (otros 33, cuyos primeros datos se están procesando actualmente). Hay 9 árboles con datos de un año y otros 40 con datos de 3 años.

Las trampas de semillas se revisan y se limpian al principio de la primavera y después se revisan al final de la época de caída de las bellotas (diciembre-enero) para contar tanto el número de bellotas viables como los distintos tipos de pérdidas predispersivas (Apéndice 1). Se ha desarrollado una ecuación que permite estimar el peso fresco y seco de las bellotas a partir de su longitud y diámetro, basada en la medida de 4000 bellotas sanas (BONAL *et al.* 2007). Esta ecuación facilita la medida rápida en el campo y en laboratorio del peso de las bellotas sanas, usando un calibre digital en lugar de una balanza de precisión, y permite además estimar la proporción de cotiledones consumida por depredadores postdispersivos y la disminución de su desarrollo en la caso de las bellotas infestadas. Este método facilita el seguimiento de un número elevado de árboles, dado que las imprecisiones en las estimas del tamaño de las bellotas son en general menores que las diferencias en el tamaño entre árboles diferentes. Es recomendable, en todo caso, tomar una muestra de unas 10 bellotas por árbol a finales de octubre, cuando ya no crecen más, para medir con precisión el tamaño (peso seco) llevando las muestras al laboratorio para su secado y pesado preciso.

Las densidades de plántulas de un año de edad en la zona de estudio de Anchurones fueron estimadas en noviembre de 2004 bajo las copas y en un radio de 4 m en torno a ellas de 20 árboles de la zona de raña elegidos al azar y en 20 transectos aleatorios de 12 x 4 m en la zona de piedemonte. La mitad de los árboles y transectos se ubicaron dentro de exclusiones de ungulados y la otra mitad fuera de ellas.

### Tasas de infestación y efectos sobre la fecundidad

El uso de trampas de semillas permite estimar con precisión las pérdidas predispersivas de potencial



**Figura 2.** Mapa de la zona de estudio de Anchurones mostrando las exclusiones de ungulados disponibles (líneas gruesas), los árboles marcados y provistos de trampas de semillas (puntos) y las estaciones de trapeo de micromamíferos (cuadrados). Las estrellas rellena y vacía indican las casas de Anchurones y Las Guarreras, respectivamente. La línea fina de la derecha indica el límite oriental del Parque Nacional de Cabañeros y las líneas punteadas los caminos principales.

**Figure 2.** Map of the Anchurones study area showing the large ungulate exclosures (thick lines), the marked holm oak trees provided with seed traps (dots) and the trapping grids for small mammals (squares). The filled and closed stars indicate the houses of Anchurones and Las Guarreras, respectively. The thin line on the right indicates the eastern border of the National Park of Cabañeros and the pointed lines show the main unpaved roads.

reproductor en las encinas. Las estimas basadas en conteos de propágulos en el suelo no son fiables porque la fenología de caída de distintos tipos de propágulos es diferente (caen antes los frutos abortados e infestados que los viables) y, además, son consumidos o dispersados a diferentes velocidades tras la caída (BONAL & MUÑOZ 2007). Las medidas precisas de pérdidas predispersivas se realizan simultáneamente a la medida de la cosecha mediante la inspección de las trampas de semillas con la ayuda de una ficha estanda-

rizada (Apéndice 1). Parte del trabajo puede hacerse directamente en el campo por parte de la guardería, voluntarios o personal contratado, y el resto en laboratorio simplemente introduciendo el contenido de las trampas de semillas en bolsas etiquetadas con el código del árbol y de la trampa. Los propágulos encontrados en las trampas se clasifican en varias categorías fácilmente reconocibles tras un corto entrenamiento: flores no fecundadas, abortos tempranos, abortos tardíos, frutos infestados por larvas de gorgojo *Curculio elephas* o

de mariposa *Cydia fagiglandana*, y frutos viables (Apéndice 1).

En 2004 diseñamos y ejecutamos un experimento piloto para determinar los tamaños de población de gorgojos adultos. El estudio se llevó a cabo en el año 2005 en 17 encinas de la Raña. Bajo la copa de los árboles se colocaron trampas emergencia, que consisten en un embudo invertido colocado sobre el suelo. El número de trampas por árbol fue proporcional a la superficie de su copa (se colocó una trampa de emergencia por cada tres trampas de semillas). La revisión de las trampas de emergencia comenzó a finales de agosto, ya que es en estas fechas cuando emergen los gorgojos adultos del suelo tras la diapausa y posterior etapa de pupa. Las trampas se comenzaron a revisar el 26 de agosto y la revisión continuó cada 4 días hasta el 1 de octubre, cuando la emergencia de gorgojos ya cesó en gran medida. Posteriormente se realizaron dos revisiones finales el 15 y el 20 de octubre.

### **Poblaciones de roedores**

Las poblaciones de roedores presentes en el Parque (ratón moruno *Mus spretus* y ratón de campo *Apodemus sylvaticus*) se han estimado mediante mallas de trampas Sherman, que capturan vivos a los animales permitiendo su liberación posterior. Las trampas se cebaron con un trozo de manzana y con una masilla compuesta por atún en aceite mezclado con harina, añadiéndose además algodón hidrófugo para evitar un enfriamiento excesivo del interior de las trampas durante la noche. Las trampas se dispusieron en 32 mallas de 5 + 5 trampas espaciadas 10 m según un diseño equilibrado de los factores configuración paisajística (monte-raña) y exclusión de ungulados (dentro-fuera), de manera que se establecieron 8 mallas por cada combinación de factores (Fig. 2). Los trampeos se realizaron durante seis noches consecutivas en torno a la luna nueva de septiembre de 2001 y de abril y noviembre de 2003, 2004, 2005 y 2006. Las trampas se revisaron al amanecer y los individuos capturados se identificaron a nivel de especie, se sexaron, pesaron y se marcaron cortándoles mechones de pelo para diferenciar nuevas capturas de recapturas en la

misma sesión de trampeo. Los trampeos se integraron en los programas de prácticas de tres asignaturas de la Licenciatura en Ciencias del Medio Ambiente de la Universidad de Castilla-La Mancha (Fauna Ibérica, Dinámica de Poblaciones y Gestión de la Vida Silvestre) a partir de 2003, habiendo participado en ellos 9 alumnos por periodo de trampeo, esto es, un total aproximado de 80 alumnos. Finalmente, se estimó la estructura de la vegetación en cada malla de trampeo mediante medidas de la cobertura y altura de los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo.

### **Movilización de bellotas por roedores y arrendajos**

Las tasas de depredación y almacenamiento de bellotas por ratones se determinaron mediante bellotas marcadas con hilo de nylon provisto de una marca numerada fluorescente. El hilo atravesaba la bellota transversalmente, anudándose en el extremo libre. Las bellotas marcadas se ubicaron en el interior de jaulas metálicas que impidieron el acceso a otros depredadores de bellotas (aves y ungulados), bajo árboles con presencia constatada de roedores. Estas jaulas medían 50 x 50 x 15 cm y se construyeron con malla de acero galvanizado de 5 x 5 cm, anclándose al suelo mediante clavos de 25 cm soldados a la malla. En total se ubicaron 50 de estas exclusiones locales en 2003 y 2004, con un total de 5000 bellotas marcadas y seguidas. Las jaulas se situaron bajo 23 árboles de la zona de raña (13 dentro y 10 fuera de exclusiones) y bajo 22 árboles de la zona de piedemonte (11 dentro y 11 fuera de exclusiones).

La movilización de bellotas por arrendajos ha comenzado a incorporarse en el protocolo de seguimiento en 2005-2006. Se han construido 40 comederos repartidos entre cuatro zonas en el Monte y cuatro en la Raña, la mitad de ellas con exclusión para los ungulados. Se utilizaron comederos apareados para aves y para roedores en los que se trató de excluir la utilización por otras especies. El comedero para aves consistió en una bandeja de malla metálica de 30 cm de lado situada sobre un poste a 1,70 m del suelo. El comedero para roedores fue el mismo que el utilizado en experimentos anteriores. Estos comederos se cebaron con una cantidad conocida de bellotas

cebaron con una cantidad conocida de bellotas marcadas y se revisaron de forma periódica durante todo el otoño e invierno reponiendo las bellotas que faltaban. De esta forma se obtuvo una tasa de movilización para cada una de las zonas y grupo de dispersantes. Por otra parte, para conocer la composición de la comunidad de dispersantes y su grado de participación se realizaron observaciones y grabaciones en video de los comederos para aves, mientras que en el caso de los roedores se usaron los datos de los trampeos periódicos que se han realizado en ambos hábitats.

### Efectos de los ungulados

El efecto de los ungulados presentes en el Parque Nacional de Cabañeros (principalmente ciervo *Cervus elaphus* y jabalí *Sus scrofa*) sobre las cosechas de bellotas y las poblaciones de roedores y gorgojos se estimó mediante exclusiones construidas con malla cinegética al menos 5 años antes de comenzar este proyecto (Fig. 2), que incluyesen en su interior un mínimo de 20 árboles maduros y que contasen con zonas contiguas no excluidas con una estructura de la vegetación y de la población de encinas similar. Se usaron otras tres exclusiones adicionales sin apenas árboles situadas en el monte para el seguimiento de las poblaciones de roedores (Fig. 2). Las tasas de depredación de bellotas por ungulados bajo los árboles se estimaron mediante el seguimiento de 10 bellotas marcadas situadas en círculos de 1 m de radio en torno a pequeñas estacas (una estaca por cada tres tallas de semillas). Las bellotas simulaban la lluvia de semillas registrada en las trampas en términos de bellotas sanas o infestadas por depredadores pre-dispersivos (sólo bellotas con larvas en su interior hasta finales de octubre, 10 bellotas sanas y 10 infestadas en noviembre, y 10 sanas a partir de finales de diciembre). Los grupos de bellotas se revisaban cada 10 días, reponiendo las depredadas. Los seguimientos se realizaron entre octubre y enero de 2002 y 2003, en árboles situados fuera de las exclusiones y en los que no se detectó presencia de roedores (BONAL & MUÑOZ 2007).

Para analizar más en detalle el efecto de los ungulados sobre las bellotas dispersadas por ratones y arrendajos se inició un experimento en 2005-2006, consistente en colocar bellotas aisladas enterradas

alrededor de árboles aislados, tanto en el monte como en la raña. Se seleccionaron 20 árboles en noviembre de 2005. En cada árbol se estableció un transecto lineal de 30 m y dirección aleatoria a ambos lados del árbol. En uno de los lados se enterraron bellotas individuales a una profundidad de 1-2 cm y a cuatro distancias del árbol: bajo la copa (0 m) y a 5 m, 15 m y 30 m. Se colocaron pequeñas estacas a 50 cm de cada bellota para facilitar su localización, marcándose los puntos situados a 0, 5, 15 y 30 m en el transecto del lado opuesto del árbol pero sin colocar bellotas. Todos estos puntos de muestreo se revisaron mensualmente durante un año, clasificando las 160 bellotas enterradas como presentes (no emergidas), depredadas (desaparecidas) o emergidas (plántula de más de 5 cms de altura). Si era posible se determinaba también el depredador (SMIT *et al.* 2008b)

### Germinación, desarrollo y supervivencia de plántulas

Los efectos del tamaño y simetría de las bellotas y el microhábitat sobre las tasas de germinación y supervivencia de las plántulas se han determinado mediante siembras experimentales realizadas en una de las exclusiones de piedemonte. Las bellotas fueron recogidas a finales de diciembre y almacenadas en frío (4°C) hasta su siembra aproximadamente un mes después. En ese periodo fueron pesadas con una balanza electrónica de 0,001 g de precisión y clasificadas en función de su simetría radial mediante estima visual. Los efectos del tamaño y la simetría de las bellotas tuvieron que incorporarse al análisis del efecto del microhábitat por su efecto demostrado en la supervivencia temprana de las plántulas (DÍAZ *et al.* 2003; 2004). Una bellota fue clasificada como asimétrica cuando colocada de forma paralela a la línea de visión el ápice se separaba notablemente del centro de la semilla. Por otro lado, en la zona de la exclusión distinguimos tres tipos de condiciones microclimáticas: bajo la cobertura de un árbol (encinas en edad reproductora), bajo *Phyllirea angustifolia*, arbusto que funciona como facilitador para el caso de la encina (PULIDO & DÍAZ 2005), y en zonas de claro sin ningún tipo de cobertura vegetal protectora. Para evitar la depredación por roedores las bellotas fueron introducidas en jaulas metálicas de 1 cm<sup>2</sup> de

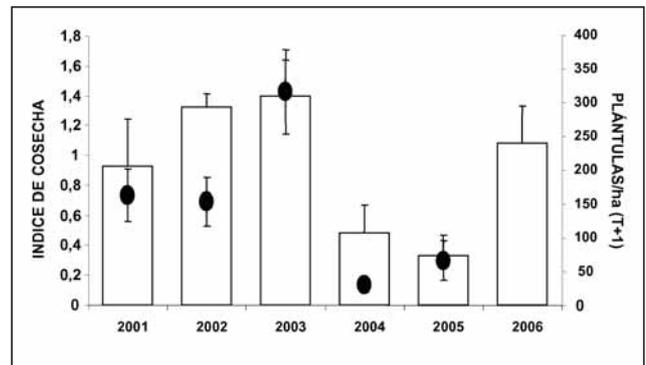
luz y unas dimensiones de 16 x 16 x 8 cm. Se colocaron un total de 75 jaulas distribuidas en tríos (una jaula por cada tipo de hábitat, separadas entre sí 1-2 m). En cada una de ellas se sembraron 9 bellotas sanas (a unos 2 cm de profundidad), tres de cada categoría de simetría y de tamaños variados seleccionados de forma aleatoria. Con revisiones quincenales en la primavera se determinaron las fechas y tasas de germinación-emergencia. En la segunda semana de julio, con la mayor parte de las plántulas alcanzando su tamaño definitivo, se tomaron las siguientes medidas de crecimiento y morfología de las plántulas: número de tallos o ramas desde la base; altura del tallo principal, desde el punto de inserción de los cotiledones, medida con un calibre digital de 0,01 mm de precisión; área de una hoja de la parte media del tallo principal, mediante fotografía digital y un programa de tratamiento de imágenes (MOTIC *Advance 3.0*); y número total de hojas. La supervivencia a la sequía estival se estimó con visitas periódicas desde finales del verano hasta el comienzo de las lluvias de otoño.

El experimento de siembra realizado en 2003 fue destruido por un jabalí que entró en al exclusión en febrero. Tras reforzarla, se repitió el experimento en 2004. En la primera revisión tras la emergencia de las plántulas se detectó una depredación masiva de dichas plántulas y sus bellotas por conejos *Oryctolagus cuniculus*, principalmente en las zonas de matorral y claro y debido a que las jaulas permanecieron abiertas tras la toma de medidas. A pesar de la considerable reducción en el tamaño de muestra (de 406 a 120 plántulas), se continuó con el seguimiento de la supervivencia hasta principios de octubre.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Cosechas de bellotas y reclutamiento natural de plántulas

La producción de bellotas en los encinares poco o nada alterados de Navas de Estena varía entre años, aunque sin seguir un patrón claro (Fig. 3). No obstante, se requerirá un mínimo de 10 años de datos para poder analizar convenientemente si la variabilidad interanual de las cosechas sigue un

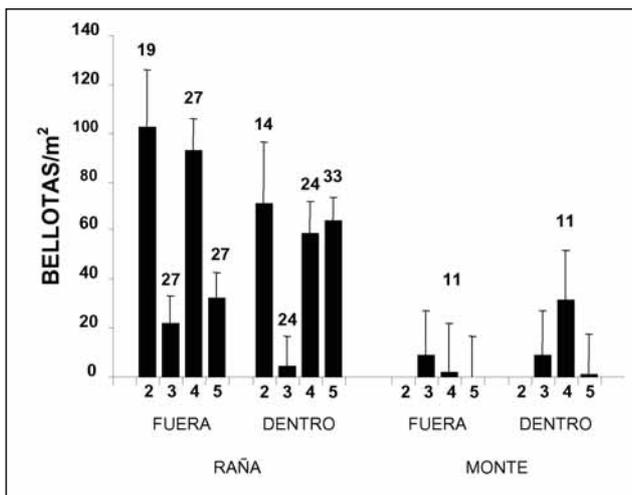


**Figura 3.** Cosechas y reclutamiento de plántulas en los encinares de Navas de Estena. Las cosechas (barras vacías) son las medias (+error estándar) de un índice de cosecha (porcentaje de la copa cubierto por bellotas viables, variable entre 0 y 4) medido en tres poblaciones próximas compuestas por 50 árboles cada una. El reclutamiento de plántulas (círculos rellenos) es la media ( $\pm$ ES) de los números de plántulas del año por hectárea medidos en 50 transectos por población. Las plántulas se miden un año después de las cosechas de las que se derivan (las plántulas correspondientes a la cosecha del 2006 se medirán en otoño de 2007), con lo que los valores están desplazados un año representando la correspondencia entre cohortes.

**Figure 3.** Acorn crops and seedling recruitment in the Holm oak forests of Navas de Estena. Open bars and whiskers indicate mean ( $\pm$ SE) indices of acorn crop (proportion of the oak canopy covered by sound acorns, which varies between 0 and 4) measured in three nearby oak populations composed of 50 trees each. Mean ( $\pm$ SE) seedling recruitment (closed dots and whiskers) refer to density (No./ha) of one-year-old seedlings counted on 50 20-m<sup>2</sup> transects per population. Seedlings are counted one year after the acorn crop they come from (seedlings corresponding to the 2006 crop will be counted in fall 2007), so that seedling values are displaced to the next year to indicate correspondence between acorn and seedling cohorts.

patrón regular o no (HERRERA *et al.* 1998, KELLY & SORK 2002). Las tres subpoblaciones estudiadas siguen un patrón similar, como muestran los bajos errores estándar observados (Fig. 3). El máximo reclutamiento observado hasta el momento (unas 300 plántulas por hectárea en promedio) se produjo tras el año de mayor producción de bellotas registrado (2003). De hecho, hubo una correlación positiva y marginalmente significativa entre las cosechas medias y los reclutamientos medios en el año siguiente ( $r_5 = 0,85$ ,  $p = 0,068$ ,  $R^2 = 72,25\%$ ), que indica una asociación entre cosecha y reclutamiento. No obstante, se requieren más años de datos para poder establecer si esta relación existe realmente y a qué escalas espaciales (árbol, subpoblación o población) se produce preferentemente.

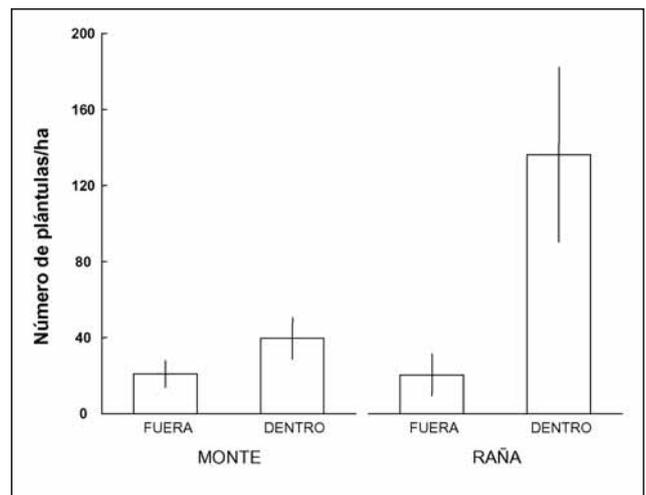
Los cambios entre años de las cosechas en los árboles provistos de trampas de semillas fueron



**Figura 4.** Variación (medias + error estándar) en las cosechas de bellotas en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según el año (2002 a 2005), la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados. Los números sobre las barras indican el número de árboles para los que se dispuso de información.

**Figure 4.** Mean (+SE) acorn crops according to year (2002 to 2005), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (outside –FUERA– vs. inside –DENTRO– exclosures). Numbers above the bars indicate number of trees with data.

diferentes según se encontrasen en zonas de piedemonte o de raña (Fig. 4), y también fue diferente al encontrado en los bosques de encina de Navas de Estena. No hubo diferencias significativas entre árboles situados dentro y fuera de las exclusiones de ungulados. Las cosechas de bellotas viables fueron similarmente bajas en el piedemonte durante los cuatro años de estudio (en torno a 10 bellotas por metro cuadrado de copa), mientras que en la raña en los años 2002 y 2004 la cosecha fue 3-4 veces mayor. Las cosechas absolutas de bellotas viables por árbol oscilaron entre ninguna y 7500, con una media de 538. Los resultados, aún preliminares a falta de más años de estudio para establecer su generalidad, parecen indicar cosechas mucho mayores en los árboles aislados de la raña y con un patrón de fructificación alternante. Los árboles del piedemonte producirían menos bellotas por competencia con el matorral y/o otros árboles próximos, con unas variaciones interanuales mucho menores. Es de destacar que la variabilidad en el patrón de cosechas no parece estar sincronizado entre poblaciones separadas por apenas unas decenas de kilómetros, como son las de Anchurones y Navas de Estena.



**Figura 5.** Variación (medias ± error estándar) en el reclutamiento de plántulas de la cohorte de 2003 en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados.

**Figure 5.** Mean (± SE) seedling recruitment for the 2003 cohort in the study area of Anchurones according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (outside –FUERA– vs. inside –DENTRO– exclosures).

A pesar de la ausencia de diferencias en la producción de bellotas en la zona de Anchurones en 2003, el reclutamiento de plántulas en 2004 (correspondientes a dicha cosecha) fue superior en el interior de las exclusiones de ungulados en la raña, pero no en el piedemonte (Fig. 5). La comparación formal del reclutamiento entre piedemonte y raña no fue posible por la diferencia en los métodos de estimación entre configuraciones paisajísticas (transectos en el piedemonte y círculos en torno a los árboles productores de semillas en la raña). Estos resultados indican que el reclutamiento está fuertemente influido por los ungulados en las zonas con escasez de sitios seguros para las plántulas, como es el caso de la raña, mientras que en el piedemonte el factor limitante al reclutamiento podrían ser las cosechas bajas (GARCÍA 2005; PULIDO & DÍAZ 2005). Se requieren, no obstante, más años de seguimiento conjunto de cosechas y tasas de reclutamiento, empleando métodos comunes, para establecer la generalidad de este patrón.

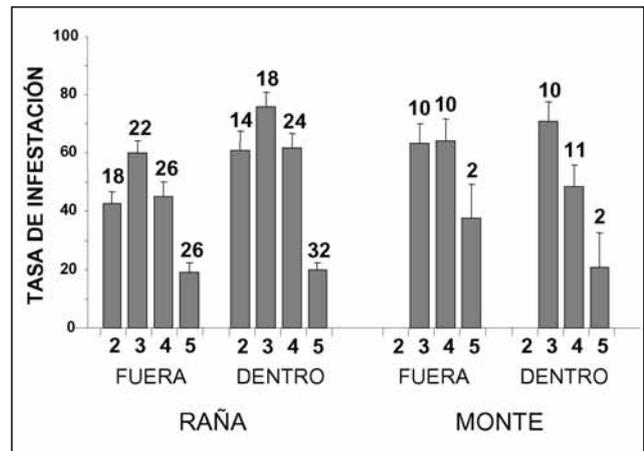
La ecuación desarrollada para estimar el peso de las bellotas a partir de sus dimensiones lineales (longitud y diámetro máximo) fue

$$\text{Peso (mg)} = 5.63 \cdot 10^{-4} \cdot l \cdot w^2 - 7.13 \cdot 10^{-8} \cdot l^2 \cdot w$$

( $R^2=0,97$ ;  $p<<0,0001$ ;  $n=2000$ ;  $l$ : longitud en mm;  $w$ : diámetro máximo en mm; BONAL *et al.* 2007). Su capacidad de predecir el peso de bellotas diferentes a las usadas para construir la ecuación es muy alta ( $R^2=0,97$ ;  $p<<0,0001$ ;  $n=2000$ ), con una pendiente que no difirió de 1 ( $t_{1998}=0,076$ ;  $p=0,53$ ) y una coordenada en el origen que no difirió de 0 ( $t_{1998}=0,72$ ;  $p<0,72$ ). De este modo, se pueden obtener estimas muy precisas del peso a partir de medidas lineales fáciles de tomar en el campo. Los tamaños de las bellotas de cada árbol son muy repetibles, y las medias analizadas hasta el momento para pesos frescos de una muestra de 143 árboles/año seguidos entre 2002 y 2005 varían entre 0,92 y 11,67 g (media: 4,38 g). Los árboles que producen bellotas más grandes producen también menos bellotas por metro cuadrado de copa ( $\beta = -0,50$ ;  $t_{29} = -3,10$ ;  $p<0,01$ ; BONAL *et al.* 2007), esto es, existe un compromiso entre producir cosechas grandes o frutos grandes a escala de cada árbol individual.

### Tasas de infestación y efectos sobre la fecundidad

El principal depredador predispersivo de las bellotas de encina en Cabañeros es *Curculio elephas*, un gorgojo (coleóptero curculiónido) cuya incidencia sobre las cosechas de bellotas crecidas oscila entre el 0 y el 100% (media: 60%; Fig. 6). Las tasas de infestación fueron mayores en 2003, aunque no difirieron entre raña y piedemonte. Las tasas de infestación fueron menores fuera de las exclusiones en la raña en 2002, 2003 y 2004, pero no en 2005, mientras que no hubo diferencias en el piedemonte. Tal como han señalado estudios con otras especies de robles (CRAWLEY & LONG 1995), los cambios interanuales podrían deberse al saciado de las poblaciones de gorgojos en años de elevada cosecha. Esta importancia del tamaño de la cosecha en las tasas de infestación se pone también de manifiesto en nuestros datos al estar relacionados negativamente el número de bellotas producidas y las tasas de infestación al comparar entre árboles diferentes en un mismo año ( $\beta = -0,43$ ;  $t_{30} = -2,59$ ;  $p=0,01$ ;  $n=32$  árboles; BONAL *et al.* 2007). El efecto de las exclusiones parece venir mediado por la depredación accidental de larvas de gorgojos por parte de los ungulados junto con la bellota dentro de la que se desarrollan, hecho



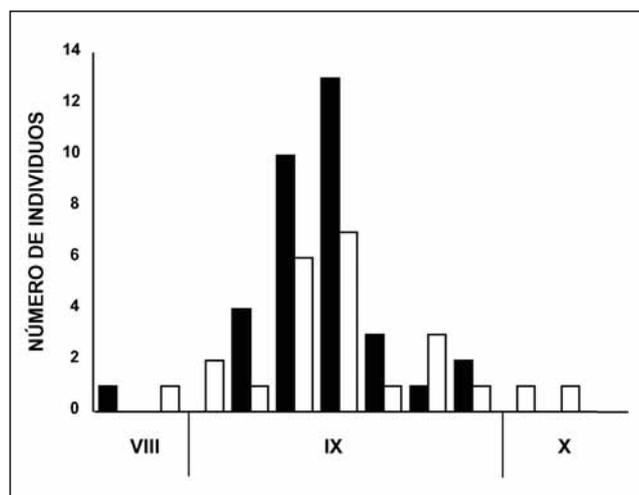
**Figura 6.** Variación (medias + error estándar) en las tasas de infestación por *Curculio elephas* en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según el año (2002 a 2005), la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados. Los números sobre las barras indican el número de árboles para los que se dispuso de información. Los números son menores que los de la Figura 4, referida a las cosechas, ya que no pueden calcularse tasas de infestación cuando la cosecha es nula.

**Figure 6.** Mean (+SE) infestation rates by *Curculio elephas* weevils in the study area of Anchurones according to year (2002 to 2005), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates. Numbers above bars indicate number of trees with data. These numbers are usually lower than in Figure 4 (acorn crops) because no meaningful infestation rate can be computed when acorn crop is zero.

que podría disminuir las poblaciones de adultos en el siguiente año fuera de las exclusiones y por tanto las tasas de infestación (BONAL & MUÑOZ 2007). La depredación de gorgojos y la disminución de las tasas de infestación no llegan a producir un efecto neto positivo de los ungulados sobre la fecundidad de las encinas, ya que el número de bellotas sanas que depredan compensa el beneficio. Sin embargo, la existencia de estas relaciones mutualistas indirectas tiene implicaciones para la estabilidad a largo plazo de redes tróficas complejas (MONTROYA *et al.* 2006), con lo que es importante su constatación, comprensión y seguimiento.

Debido al interés de esos resultados uno de los objetivos que nos planteamos es la necesidad de incorporar medidas directas sobre los tamaños de población de gorgojos adultos. Para ello, en 2005, pusimos en funcionamiento el protocolo de muestreo de la emergencia de gorgojos tras ensayos preliminares realizados en 2004. La emergencia de *Curculio elephas* comenzó a finales de agosto,

teniendo su máximo en septiembre para ir deca- yendo hasta octubre (Fig. 7). El número total de gorgojos capturados fue de 58 individuos, estando la relación de sexos sesgada hacia los machos (58% de las capturas). La fenología de emergencia fue parecida en ambos sexos, siendo la de las hembras ligeramente más tardía que la de los machos. Varios estudios han documentado la importancia de las lluvias de finales de verano, en general de carácter tormentoso en zonas mediterráneas, para la emergencia de *Curculio elephas* (MENU & DEBOUZIE 1993). Tras completar la etapa de pupa los adultos permanecen enterrados, emergiendo cuando el suelo se empapa y reblandece tras las lluvias de final de verano. En años muy secos es posible que el adulto no pueda emerger, y de hecho esta es una importante causa de mortalidad en estos curculiónidos (MENU & DEBOUZIE 1993). Nuestros resultados son acordes con esos datos. El año 2005 fue extremadamente seco, y en la raña de Cabañeros tan sólo se registró una tormenta la noche del 6 al 7 de septiembre, siendo el pico de emergencia de gorgojos en los 7-8 días subsiguientes (Fig. 7). Las tasas de infestación en 2005 fueron inusualmente bajas, lo que sugiere que muchos gorgojos pudieran morir por causa de la sequía. En cualquier caso, los resultados muestran que hubo una correlación

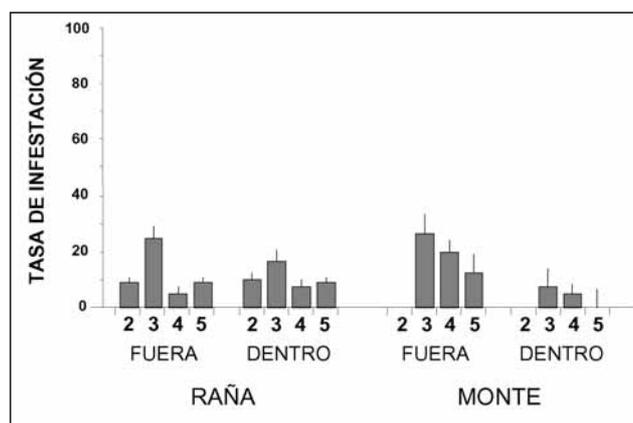


**Figura 7.** Número de *Curculio elephas* adultos capturados en trampas de emergencia situadas bajo 17 árboles de la raña según sexo (barras rellenas: machos; barras vacías: hembras) y fecha de revisión de las trampas.

**Figure 7.** Number of adult *Curculio elephas* weevils captured in emergence traps located under 17 trees in open woodland populations according to sex (filled bars: males; open bars: females) and the date of trap check.

positiva entre el número de gorgojos emergidos bajo cada árbol y la tasa de infestación registrada en el mismo ( $r_s = 0,67$ ,  $p < 0,01$ ,  $n = 14$ ). Estos resultados son interesantes porque están en la línea de lo observado en la zona en otros estudios sobre la capacidad de los árboles de saciar a los insectos predispersivos a escala de árbol, e indican que el aislamiento de los árboles favorecería que la interacción de las poblaciones de gorgojos con cada árbol funcionase de una forma bastante independiente. De este modo, el mejor modo de incorporar el estudio de las poblaciones de curculiónidos al protocolo de seguimiento se basaría en el análisis de las tasas de infestación medidas con trampas de semillas, ya que la instalación y revisión de las trampas de emergencia es costosa, consume mucho tiempo y el número de individuos capturados nunca es muy alto.

Como depredador predispersivo secundario aparece *Cydia fagiglandana*, una mariposa (lepidóptero tortricido), cuya incidencia sobre las cosechas de bellotas crecidas oscila también entre el 0 y el 100%, pero con una media de sólo el 13% (Fig. 8). Las tasas de infestación por *Cydia* fueron también mayores en 2003, y tampoco difirieron entre raña y piedemonte. Las tasas de infestación fueron mayores fuera de las exclusiones en 2003 y 2004, mien-



**Figura 8.** Variación (medias + error estándar) en las tasas de infestación por *Cydia fagiglandana* en las poblaciones de la zona de estudio de Anchurones según el año (2002 a 2005), la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados. Los tamaños de muestra (número de árboles) son los mismos que en la Figura 6.

**Figure 8.** Mean (+SE) infestation rates by *Cydia fagiglandana* moths in the study area of Anchurones according to year (2002 to 2005), landscape configuration (shrubland with trees –MONTE– vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates. Sample sizes are the same as in Fig. 6.

tras que en 2005 fueron mayores en la raña que en el monte pero no difirieron entre el interior y el exterior de las exclusiones. Los efectos saciadores de las cosechas elevadas podrían explicar el primer resultado, mientras que el segundo podría deberse a competencia con los gorgojos, reducida por la depredación incidental que sufren éstos fuera de las exclusiones por parte de los ungulados. Pero, esta hipótesis es aún muy preliminar y requerirá experimentos específicos para poder contrastarla.

Las tasas de infestación por ambas especies de insectos se suman, ya que la infestación de la misma bellota por ambas es excepcional debido, sobre todo, a que la fenología de infestación por *Cydia* es más temprana y los adultos depositan unas feromonas disuasorias que evitan que la misma semilla pueda ser parasitada posteriormente por los gorgojos (DEBOUZIE *et al.* 1996). De este modo, la gran mayoría de las bellotas pueden ser atacadas por estos insectos en los años de baja cosecha (por ejemplo, 2003; Figs. 6 y 8), pudiendo limitar severamente el reclutamiento de las poblaciones de encina.

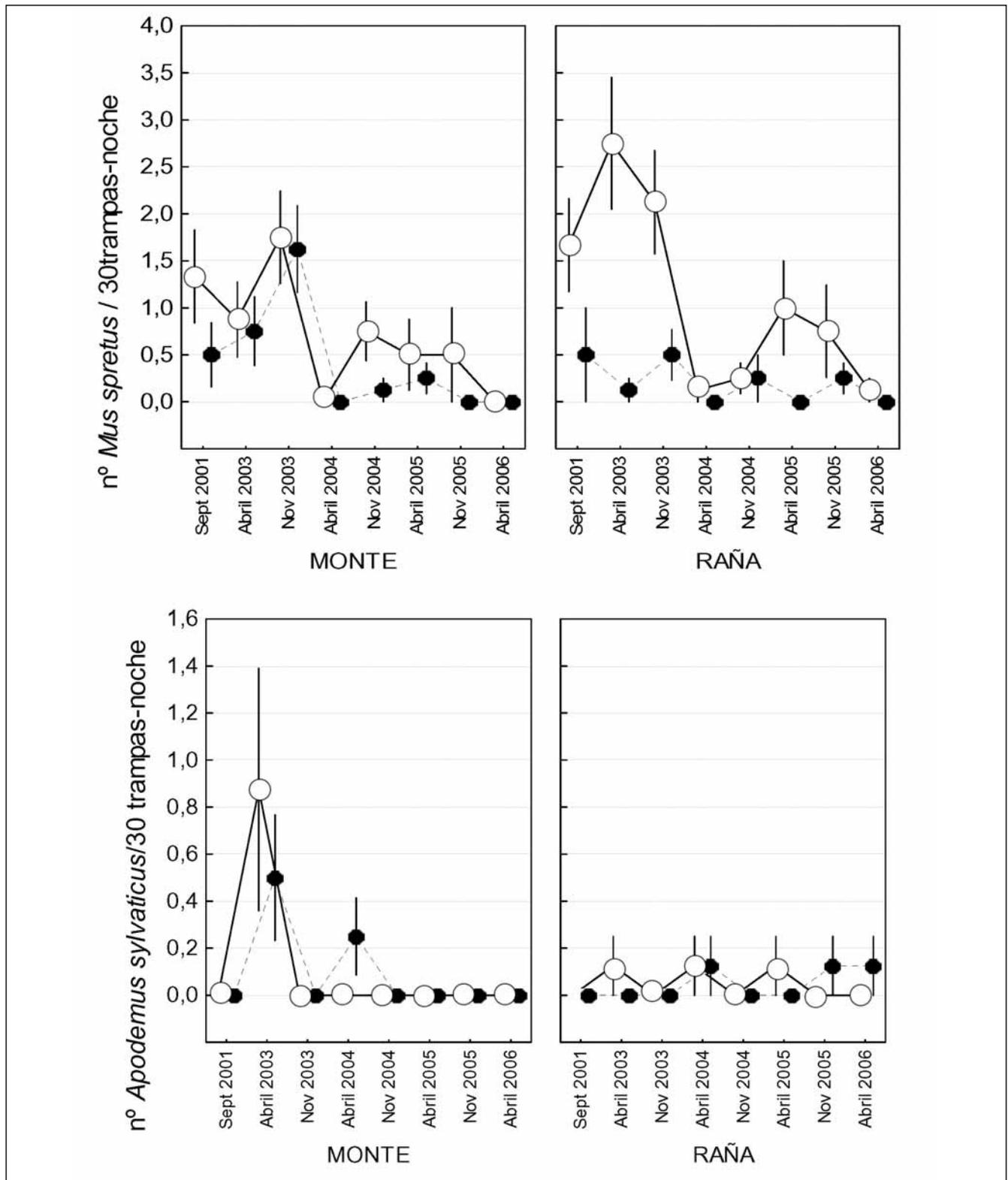
Parte de las bellotas infectadas pueden sobrevivir y dar lugar a plántulas, ya que estos insectos sólo consumen parte de los cotiledones y penetran en las bellotas por el lado opuesto al que alberga al embrión de la plántula. La mayor parte de las bellotas infectadas por *Cydia* mueren, ya que las larvas excavan sus galerías de alimentación en contacto con el pericarpio de la bellota y alcanzan rápidamente el extremo donde se encuentra el embrión, depredándolo. Las larvas de gorgojo excavan sus galerías por el interior de los cotiledones, y en muchos casos completan su desarrollo y salen de la bellota antes de alcanzar el embrión. La probabilidad de que el embrión sobreviva aumenta con el tamaño de la bellota (Wald=98,23; gl=1;  $p < 0,0001$ ) y disminuye con el número de larvas que se desarrollan dentro de ella (Wald=27,26; gl=1;  $p < 0,0001$ ; aunque el número más frecuente es de una sola larva, se pueden encontrar hasta 6 larvas en la misma bellota). El número medio de larvas por bellota en cada árbol se relaciona con el tamaño medio de las bellotas ( $\beta = 0,46$ ;  $t_{28} = 2,78$ ;  $p < 0,01$ ;  $n = 32$  árboles), al parecer debido a que un mayor tamaño medio de bellota implica menos bellotas por árbol, lo cual a su vez aumenta las

probabilidades de que una bellota sea parasitada por más de una hembra de gorgojo (BONAL *et al.* 2007). Los efectos positivos del tamaño de la bellota y los negativos del superparasitismo se compensan, de manera que, al comparar entre árboles, no hay relación entre tamaño de bellota y probabilidad de supervivencia del embrión ( $\beta = -0,08$ ;  $t_{28} = -0,39$ ;  $p = 0,690$ ). La tasa de germinación de las bellotas infectadas en las que el embrión no es depredado es la mitad de la de la tasa de germinación de las no infectadas (80% frente a 40%;  $G_1^2 = 59,10$ ;  $p < 0,0001$ ) y las tasas de emergencia de las plántulas de esas bellotas son 1.6 veces menores (95% frente a 60%;  $G_1^2 = 26,69$ ;  $p < 0,0001$ ), probablemente debido a infecciones por hongos o bacterias a través del agujero de salida de las larvas (BONAL *et al.* 2007). El efecto de la infestación por gorgojos en el tamaño de las plántulas es aditivo y las plántulas que se desarrollan a partir de bellotas infectadas son menores (1 g en promedio) que las que proceden de bellotas sanas para un tamaño de bellota dado ( $F_{1,3} = 21,92$ ;  $p = 0,010$ ). De este modo, los depredadores predispersivos afectan negativamente a la fecundidad de las encinas aunque no destruyan completamente sus bellotas, ya que el tamaño de las plántulas está correlacionado con la probabilidad de supervivencia y establecimiento (PULIDO & DÍAZ 2002, 2005).

### Poblaciones de roedores

El número total de ratones capturados ha sido similar en la raña y en el monte, y en ambos sufrió un descenso marcado a partir de la primavera de 2004 (Fig. 9). Este descenso fue probablemente debido a las abundantes lluvias invernales de 2003, que anegaron buena parte de la zona de trampeo, y a la baja producción de bellotas de ese año (Fig. 4). Además, en estas fechas comenzó a labrarse la exclusión de la raña para favorecer las poblaciones de conejos *Oryctolagus cuniculus*, lo que probablemente también contribuyera al descenso en la población de ratones. Las poblaciones se han mantenido en niveles muy bajos desde entonces, aunque se ha observado una cierta recuperación en el último trampeo.

El ratón moruno es la especie dominante en el área de estudio (Fig. 9). El ratón de campo fue



**Figura 9.** Variación temporal (medias  $\pm$  error estándar) en las abundancias de las dos especies de roedores presentes en la zona de estudio de Anchurones según la configuración paisajística (monte vs. raña) y la presencia o ausencia de ungulados (círculos rellenos y vacíos, respectivamente). La distribución y de las mallas permanentes de trapeo se muestra en la Figura 2.

**Figure 9.** Mean ( $\pm$  SE) abundance of the two species of rodents present in the study area of Anchurones according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE–vs. open woodland –RAÑA–) and presence or absence of ungulates (filled and open dots, respectively). The distribution of trapping grids is shown in Fig. 2.

prácticamente inexistente en las últimas sesiones de trampeo, si bien fue más abundante en el monte que en la raña en las primeras sesiones (septiembre 2001-abril 2003). Un resultado similar se había obtenido en otoño de 2000, cuando sólo se capturaron 13 ratones morunos y 8 musarañas comunes *Crocidura russula* en 96 mallas de muestreo de 8 trampas cada una abiertas durante tres noches consecutivas y distribuidas aleatoriamente por toda La Raña, el pinar de Las Llanas y la finca Cabañeros (DÍAZ *et al.* datos inéditos). Sin embargo, en el único trabajo disponible anterior a estas fechas (mayo de 1992 a junio de 1993) la única especie capturada fue el ratón de campo, con abundancias superiores a las registradas por nosotros y mucho mayores en el monte que en la raña (NICOLÁS, 2000).

En general, la abundancia de roedores fue mayor dentro de las exclusiones que fuera de ellas en la raña (Fig. 9; MUÑOZ *et al.* 2008), aunque a partir de noviembre de 2004 estos resultados pueden haber sido afectados por el labrado casi completo del interior de la única exclusión disponible en la raña. Los roedores seleccionaron más intensamente la cobertura de matorrales fuera de las exclusiones en el monte ( $F_{1, 44}=7.20$ ,  $p=0.010$ ;

interacción exclusión x uso por roedores; variable dependiente: cobertura de arbustos), aunque esta cobertura no fue afectada por la actividad de dichos ungulados (MUÑOZ *et al.* 2008). Estos resultados demuestran un impacto significativo de los ungulados sobre las poblaciones de roedores, que a su vez afecta al reclutamiento de las encinas por interferencia con el papel dispersante de dichos roedores. Dicho efecto parece venir mediado por efectos directos sobre los individuos debidos a la eliminación de refugios por pisoteo y hozaduras más que por competencia directa por el alimento (TORRE *et al.* 2003; 2007).

### **Movilización de bellotas por roedores y arrendajos**

Se han realizado experimentos de selección de bellotas en función de su tamaño y de si estaban infectadas o no por larvas del gorgojo *Curculio elephas*. Los resultados se basan en ensayos de labo-

ratorio con 60 ratones morunos y 20 ratones de campo y en el seguimiento de 5000 bellotas marcadas en el Parque Nacional de Cabañeros (MUÑOZ 2006). Los resultados muestran que, tanto en campo como en laboratorio, ambas especies de ratones son reticentes a consumir y transportar bellotas infectadas por *C. elephas*. El tamaño de la bellota influye en la decisión de consumirla o transportarla. Las bellotas de tamaño pequeño son más frecuentemente consumidas en el lugar de encuentro (bajo el árbol), mientras que las bellotas de mayor tamaño suelen ser transportadas sin consumirlas a zonas alejadas varios metros del lugar de encuentro. En muchas ocasiones estas bellotas son consumidas posteriormente pero en otras ocasiones permanecen intactas y germinan (MUÑOZ 2006).

El uso del espacio se analizó mediante el radioseguimiento de 10 ratones morunos y 5 ratones de campo en la zona de encinar adhesionado. Las áreas de campeo de *M. spretus* suelen ser de unos 200 m<sup>2</sup> durante el otoño y las de *A. sylvaticus* de unos 400 m<sup>2</sup>, solapando en muchos casos, por lo que las bellotas de varios árboles son accesibles a un mismo ratón en una configuración paisajística tan abierta como la raña. Además, la distribución espacial estuvo íntimamente ligada a la cobertura arbórea, puesto que el 90% de las localizaciones con emisores fueron bajo árbol, algunas incluso en la misma copa.

El comportamiento de dispersión y recuperación de almacenes de bellotas se analizó a partir del movimiento de las 5000 bellotas marcadas y del seguimiento de 480 almacenes experimentales. Ambos roedores pueden detectar bellotas enterradas 1,5 cm en el suelo (profundidad natural de los almacenes). Muchas bellotas enterradas fueron retiradas por los ratones poco después de su colocación. De las bellotas no tocadas que emergieron, el cotiledón fue consumido por los ratones en un 60% de los casos (en un periodo corto desde la emergencia) y sin dañar el porte de la plántula. El resto de cotiledones permanecieron intactos. En conjunto, los roedores dispersaron de forma efectiva (esto es, sin recuperar posteriormente los almacenes) un 5% anual en promedio de las bellotas movilizadas. Las localizaciones de estas bellotas dispersadas efectivamente variaron entre la

raña y el monte y dentro y fuera de las exclusiones de ungulados. En la raña las bellotas fueron dispersadas más lejos que en el monte (en general, fuera de las copas de los árboles) y más lejos dentro de las exclusiones que fuera de ellas. En el monte no hubo efectos de los ungulados en la distancia de dispersión, pero sí en el microhábitat al que eran dispersadas las bellotas. Dentro de las exclusiones las bellotas se dispersaron hacia arbustos o claros al azar, en función de la abundancia de estos microhábitats, mientras que fuera de las exclusiones los arbustos fueron sistemáticamente evitados. Estos resultados se interpretan como debidos a una selección de los microhábitats menos usados por otros roedores individuales (bajo las copas en la raña y bajo los arbustos en el monte), tendentes a evitar el robo de los almacenes por conoespecíficos (MUÑOZ & BONAL 2007).

La tasa de movilización de bellotas por ratones fue muy superior a la detectada para las aves ( $3,94 \pm 0,56$  vs.  $0,49 \pm 0,08$  bellotas por 100 horas de exposición;  $F_{1,36}=53,1$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 10) y superior en el monte que en la raña para la totalidad de la comunidad de dispersantes ( $1,23 \pm 0,43$  vs.  $3,20 \pm 0,43$ ;  $F_{1,36}=17,7$ ;  $p<0,001$ ). Esta tendencia se observó en ambos grupos. En el caso de las aves la movilización, aunque siempre escasa, fue 10 veces superior en el monte ( $0,09$  vs.  $0,89$ ), mientras que para ratones fue sólo algo más del doble ( $2,38$  vs.  $5,51$ ). No aparecieron diferencias significativas entre zonas excluidas o no de la presencia de ungulados, un resultado en parte esperable en el caso de las aves, pero que contradice otros resultados obtenidos con ratones para los que la no exclusión de ungulados interfiere con su capacidad dispersiva. Esta aparente inconsistencia es atribuible a las escasas diferencias en la abundancia de roedores dentro y fuera de las exclusiones en el año de estudio (Fig. 9). El patrón de movilización por parte de las aves, mayor en el monte que en la raña, se corresponde con los patrones de selección de hábitat del arrendajo, un ave eminentemente forestal que concentra su abundancia y actividad en zonas de alta cobertura de árboles y arbustos (ALONSO 2006).

Las tasas de movilización observadas han de considerarse mínimas ya que en algunas revisiones se

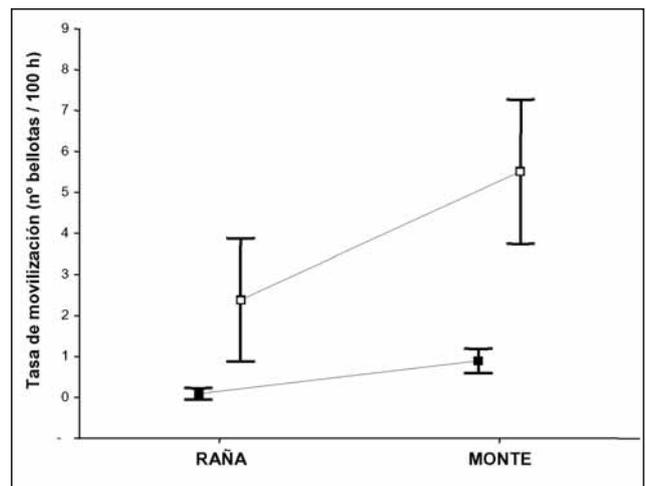


Figura 10. Tasas de movilización de bellotas (medias  $\pm$  error estándar) en comederos apareados accesibles sólo a aves (cuadrados rellenos) o sólo a roedores (cuadrados vacíos) según la configuración paisajística (monte vs. raña).

Figure 10. Mean ( $\pm$  SE) removal rates from paired seed trays accessible either to birds only (filled squares) or to mice only (open squares) according to landscape configuration (shrubland with trees –MONTE–vs. open woodland –RAÑA–).

comprobó la desaparición de todas las bellotas de los comederos experimentales, especialmente en el caso de los comederos de ratones. Por otro lado, hay que tener en cuenta que los comederos para aves son menos 'naturales' que los empleados para roedores y por tanto las aves pueden presentar cierta reticencia a su utilización, lo que explicaría en parte la diferencia observada entre los dos grupos de dispersantes. Sin embargo, una vez superado un periodo de acostumbramiento, al menos los arrendajos usaron con normalidad los comederos, realizando visitas frecuentes al final de la estación.

Sólo dos especies de aves fueron observadas utilizando los comederos, el arrendajo y el carbonero común *Parus major*. El carbonero mostró un uso esporádico utilizando sólo las bellotas de menor tamaño ( $< 3$  g). Por su parte, el arrendajo presentó una tasa de utilización de 0,07 entradas por hora de observación. Otras dos especies de aves fueron observadas en los comederos sin utilizarlos o transportando bellotas recogidas de localizaciones naturales (rabilargo *Cyanopica cooki* y urraca *Pica pica*, respectivamente); sin embargo, su posible papel como dispersantes de la encina en Cabañeros probablemente sea, como mucho, marginal.

### Efectos de los ungulados

Como se ha ido exponiendo en los apartados anteriores, los ungulados ejercen un fuerte impacto sobre las poblaciones de depredadores dispersiveos y dispersantes, especialmente en la zona de raña. Los efectos negativos sobre los depredadores dispersiveos favorecerían indirectamente el reclutamiento de las encinas al reducir las pérdidas dispersiveas (BONAL & MUÑOZ 2007), mientras que los efectos sobre los roedores tendrían un efecto indirecto negativo al interferir en la dispersión de las bellotas (MUÑOZ *et al.* 2008). Los efectos directos debidos al consumo de la producción de frutos bajo las copas de los árboles son también muy intensos, especialmente en los años de baja cosecha como 2003. Estas tasas de depredación oscilan en general entre el 90 y casi el 100% (BONAL & MUÑOZ 2007), lo cual explica los bajos números de semillas en el suelo a lo largo del otoño y el invierno y los bajísimos números de plántulas en el exterior de las exclusiones de la zona de raña. Estos resultados son prácticamente idénticos a los encontrados en otros trabajos similares (GARCÍA 2005; PULIDO & DIAZ 2005).

Con respecto al efecto de los ungulados sobre las bellotas dispersadas individualmente lejos de los árboles, los resultados muestran unas tasas muy bajas de depredación, que fueron independientes de la distancia a árboles productores de semillas y mayores en el monte que en la raña (Fig. 11). Las tasas de hozadura por jabalíes no difirieron entre los lugares con bellotas experimentales y los controles al azar, lo que sugiere que a) los ciervos son incapaces de localizar y depredar las bellotas una vez dispersadas (enterradas) y b) los jabalíes encuentran las bellotas enterradas al azar, sin buscarlas activamente, con lo que su efecto depende de su actividad y abundancia locales, presumiblemente mayores en el monte que en la raña (SMIT *et al.* 2008b).

### Germinación, desarrollo y supervivencia de plántulas

Los resultados obtenidos muestran un efecto marginalmente significativo del microhábitat sobre la germinación y emergencia, que fueron ligeramente menores en claros ( $G_2^2=5,52$ ,  $p=0,063$ ; 56% en

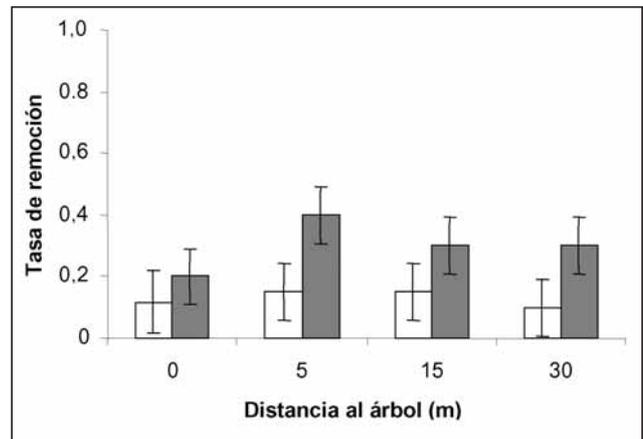


Figura 11. Tasas de remoción de bellotas enterradas experimentalmente (medias  $\pm$  error estándar;  $n=20$ ) según la distancia a árboles productores de semillas y la configuración paisajística (barras vacías: raña; barras rellenas: monte).

Figure 11. Mean ( $\pm$  SE;  $n=20$ ) removal rates of experimentally buried acorns according to distance from acorn-bearing trees and landscape configuration (open bars: raña -open woodland-; closed bars: monte -shrubland with trees-).

claros frente a 60 y 67% bajo matorrales y árboles, respectivamente). La mortalidad de las plántulas antes de la depredación por conejos fue mucho mayor en claros que bajo árboles y matorrales ( $G_2^2=91,15$ ,  $p<0,001$ ; interacción microhábitat  $\times$  mortalidad). El mismo patrón se observó para la mortalidad de las plántulas supervivientes hasta el final del verano, aunque la significación estadística en este caso fue marginal debido al bajo número de plántulas que sobrevivieron a la depredación por conejos en los claros ( $G_2^2=4,71$ ,  $p=0,096$ ; ARROYO 2005).

El tamaño y la simetría de las bellotas tuvieron un efecto indirecto sobre la mortalidad a través de su efecto sobre la morfología de las plántulas. Las plántulas fueron mayores (más altas, con más hojas, con hojas mayores y con más tallos) cuanto mayor era la bellota. No obstante, estas relaciones variaron según el microhábitat y la asimetría de las bellotas. Las plántulas que crecieron en claros y/o procedían de bellotas asimétricas produjeron más tallos, fueron menos altas y desarrollaron más hojas pero más pequeñas que las que crecieron a la sombra y/o procedían de bellotas simétricas. Las plántulas más altas, con menos tallos y con hojas mayores sobrevivieron mejor a la sombra, mientras que las más bajas, con más tallos y con más hojas más pequeñas sobrevivieron mejor

en claros (ARROYO 2005). De este modo, el tamaño de la bellota favorece la supervivencia incluso en las condiciones estresantes de los claros, mientras que la asimetría, que refleja el estrés que sufren los árboles durante el desarrollo de las bellotas (DIAZ *et al.* 2003; 2004), parece ser desfavorable en condiciones de sombra pero favorable en las condiciones estresantes de los claros. No obstante, no encontramos efectos directos de la simetría sobre la supervivencia, probablemente debido a la reducción del tamaño de muestra que ocasionaron los conejos, con lo que es necesario repetir el experimento.

## CONCLUSIONES

El proceso de regeneración natural de los encinares del Parque Nacional de Cabañeros está mediado por interacciones positivas y negativas con roedores, ungulados, insectos perforadores y matorrales cuya intensidad y efectos varían considerablemente tanto en el espacio como en el tiempo. El seguimiento de estos procesos mediante protocolos sencillos y estandarizados como los desarrollados en este proyecto es el mejor modo de comprender las causas de los patrones observados y poder actuar en consecuencia.

En el momento actual hemos desarrollado los protocolos para la medida precisa y eficaz de las cosechas anuales de bellotas y de sus tasas de infestación por insectos perforadores, basadas en la instalación, mantenimiento y revisión estandarizada de trampas de semillas sencillas, baratas y eficaces. También se ha desarrollado el protocolo para el seguimiento de las poblaciones de roedores depredadores y dispersantes de las bellotas, basado en mallas permanentes de trapeo que se muestrean dos veces al año. El papel de los insectos como depredadores y el de los roedores como movilizadores de semillas se ha analizado a fondo durante dos años, mostrando patrones comunes que indican que no es necesario un seguimiento anual de los detalles de la interacción. El diseño de estos protocolos apoyado en la infraestructura disponible de exclusiones de ungulados ha permitido demostrar interacciones complejas entre los tres grupos de depredadores y dispersantes y su variación en el tiempo y en relación con la con-

figuración del paisaje. Contamos además con resultados preliminares sobre el papel de los arrendajos y de los matorrales facilitadores en la dispersión y la supervivencia temprana de las encinas, respectivamente, mientras que sobre el papel de los herbívoros en la supervivencia de las plántulas hasta llegar a la fase adulta estamos en la fase de elaboración de hipótesis. Es necesario por tanto completar los protocolos ya desarrollados con investigación básica e infraestructuras pertinentes. La investigación se centraría en los efectos de las aves en la dispersión de bellotas y en el papel de los insectos herbívoros y los ungulados en la supervivencia a largo plazo de plántulas y árboles jóvenes, esto es, cubrir la fase que va desde el establecimiento de las plantas hasta el reclutamiento propiamente dicho, cuando el árbol empieza a reproducirse cerrando el ciclo. En cuanto a infraestructuras, se requieren urgentemente nuevas exclusiones de ungulados en la raña, ya que la única disponible está siendo sometida a un manejo intenso y por tanto no sirve como control fiable del efecto de los ungulados. También sería interesante construir alguna exclusión en pinares, pues tenemos evidencia parcial de que es el destino preferido de las bellotas dispersadas por los arrendajos, como se ha encontrado en trabajos recientes en medios mediterráneos (GÓMEZ 2003).

## AGRADECIMIENTOS

Todo el personal del Parque Nacional de Cabañeros, en especial José Jiménez y Angel Gómez Manzaneque, ha colaborado desinteresadamente en el desarrollo del proyecto. Borja, Alvaro, José Alberto, Natalia, Josué, Rocío y numerosos alumnos de la Licenciatura en Ciencias del Medio Ambiente han colaborado en distintas fases del trabajo de campo y laboratorio. Federico Fernández, José Luis Yela y Roberto Carbonell han aportado su experiencia científica en el diseño de parte de los protocolos. Este trabajo ha sido financiado principalmente mediante el proyecto 'Desarrollo de un protocolo de seguimiento a largo plazo de los organismos clave para el funcionamiento de los bosques mediterráneos' (Ref. 096/2002) del Organismo Autónomo Parques Nacionales del

Ministerio de Medio Ambiente recientemente renovado (Ref. 003/2007), aunque también se ha financiado parcialmente con el proyecto REN2003-07048/GLO del MEC, por becas predoctorales concedidas por la Junta de Comunidades de Castilla-

La Mancha a Raúl Bonal, Alberto Muñoz y Luis Arroyo, por una beca postdoctoral concedida por el MEC a César Luis Alonso y por un contrato postdoctoral de la Swiss Science Foundation concedido a Christian Smit.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO, C.L. 2006. Arrendajo – *Garrulus glandarius*. En: L.M. Carrascal & A. Salvador (eds.) Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- ARROYO, L. 2005. Efecto del hábitat y la calidad del fruto sobre la germinación y establecimiento de las plántulas de encina *Quercus ilex*. Diploma de Estudios Avanzados, Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad de Castilla-La Mancha, Toledo.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. 1996. Ecology. Individuals, populations and communities. 3ª edición. Blackwell, Oxford.
- BEGON, M., MORTIMER, M. & THOMPSON, D.J. 1996. Population ecology, 3ª edición. Blackwell, Oxford.
- BLANCO, E., CASADO, M.A., COSTA, M., ESCRIBANO, R., GARCÍA, M., GÉNOVA, M., GÓMEZ, A., GÓMEZ, F., MORENO, J.C., MORLA, C., REGATO, P. & SÁINZ, H. 1997. Los bosques ibéricos. Una interpretación geobotánica. Planeta, Madrid.
- BONAL, R. & MUÑOZ, A. 2007. Multitrophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia* 152: 533-540.
- BONAL, R., MUÑOZ, A. & DÍAZ, M. 2007. Tolerance to seed predation at the plant and seed levels: direct and indirect conflicts mediated by seed size-number tradeoffs. *Evolutionary Ecology* 21: 367-380.
- CRAWLEY, M.J. & LONG, C.R. 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur*. *Journal of Ecology* 83: 683-696.
- DEBOUZIE, D., HEIZMANN, A., DESOUHANT, E. & MENU, F. 1996. Interference at several temporal and spatial scales between two chestnuts insects. *Oecologia* 108: 151-158.
- DÍAZ, M. 1998. Protocolo de Seguimiento de los Parques Nacionales de la Red Española. Organismo Autónomo 'Parques Nacionales', Madrid, informe inédito.
- DÍAZ, M. 2002. Elementos y procesos clave para el funcionamiento de los sistemas naturales: las medidas con significado funcional como alternativa a los indicadores clásicos. En: L. Ramírez (coord.) Indicadores ambientales. Situación actual y perspectivas, pp. 229-264. Organismo Autónomo "Parques Nacionales", Madrid.
- DÍAZ, M., CAMPOS, P. & PULIDO, F.J. 1997. The Spanish dehesas: a diversity of land use and wildlife. En: D. Pain y M. Pienkowski (eds.) Farming and birds in Europe, pp. 178-209. Academic Press, London.
- DÍAZ, M., MØLLER, A.P. & PULIDO, F.J. 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia* 135: 378-385.
- DÍAZ, M., PULIDO, F.J. & MØLLER, A.P. 2004. Herbivore effects on developmental stability and fecundity of *Quercus ilex*. *Oecologia* 139: 224-234.
- GARCÍA, D., ZAMORA, R., GÓMEZ, J.M. & HÓDAR, J.A. 1999. Bird rejection of unhealthy fruits reinforces the mutualism between juniper and its avian dispersers. *Oikos* 85: 536-544.
- GARCÍA, E., 2005. Efecto del manejo sobre la producción y regeneración del arbolado en dehesas de encina (*Quercus ilex* L.). Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca.
- GÓMEZ, J. M. 2003. Spatial patterns in long-distance dispersal of *Quercus* acorns by jays in a heterogeneous landscape. *Ecography* 26: 573-584.
- HERRERA, C.M. & JORDANO, P. 1995. Shuffling the offspring - Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *EcoScience* 2: 230-237.

- HERRERA, C.M., JORDANO, P., GUITIÁN, J. & TRAVESET, A. 1998. Annual variation in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationships to pollination and seed dispersal. *American Naturalist* 152: 576-594.
- HERRERA, C.M., JORDANO, P., LÓPEZ-SORIA, L. & AMAT, J.A. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64: 315-344.
- JOHNSON, W.C., THOMAS, L. & ADKISSON, C.S. 1993. Dietary circumvention of acorn tannins by blue jays. Implications for oak demography. *Oecologia* 94: 159-164.
- JONES, C.G. & LAWTON, J.H. (eds.) 1995. Linking species and ecosystems. Chapman & Hall, New York.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H. & SCHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- KELLY, D. & SORK, V.L. 2002. Mast seeding in perennial plants: Why, how, where?. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.
- MANNING, A.D., FISCHER, J. & LINDENMAYER, D.B. 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biological Conservation* 132: 311-321.
- MARAÑÓN, T., CAMARERO, J.J., CASTRO, J., DÍAZ, M., ESPELTA, J.M., HAMPE, A., JORDANO, P., VALLADARES, F., VERDÚ, M. & ZAMORA, R. 2004. Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En: F. Valladares (ed.) *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, pp. 69-99. Organismo Autónomo "Parques Nacionales", Madrid.
- MENU, F. & DEBOUZIE, D. 1993. Coin-flipping plasticity and prolonged diapause in insects: example of the chestnut weevil *Curculio elephas* (Coleoptera: Curculionidae). *Oecologia* 93: 367-373.
- MONTOYA, J.M., PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.
- MUÑOZ, A. 2006. Análisis ecológico del comportamiento depredador y dispersante de semillas de encina (*Quercus ilex*) por el ratón moruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*). Tesis Doctoral, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- MUÑOZ, A. & BONAL, R. 2007. Rodents change acorn dispersal behaviour in response to ungulate presence. *Oikos* 116: 1631-1638.
- MUÑOZ, A., BONAL, R. & DÍAZ, M. 2008. Ungulate-rodent-shrub interactions in a diverse Mediterranean ecosystem. *Basic and Applied Ecology* 00: 000-000.
- NICOLÁS, J. 2000. Mamíferos. En: V. García Canseco (coord.) *Parque Nacional de Cabañeros*, pp. 217-258. Esfagnos, Talavera de la Reina.
- PLIENINGER, T., PULIDO, F.J. & KONOLD, W. 2003. Effects of land-use history on size structure of holm oak stands in Spanish dehesas: implications for conservation and restoration. *Environmental Conservation* 30, 61-70.
- PULIDO, F.J. 2002. Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de los bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 5-15.
- PULIDO, F.J. & DÍAZ, M. 2002. Dinámica de la regeneración natural del arbolado de encina y alcornoque. En: F.J. Pulido, P. Campos y G. Montero (coord.) *La gestión forestal de las dehesas*, pp. 39-62. IPROCOR, Mérida.
- PULIDO, F.J. & DÍAZ, M. 2005. Regeneration of a Mediterranean oak: a whole-cycle approach. *EcoScience* 12: 92-102.
- PULIDO, F.J., DÍAZ, M. & HIDALGO, S.J. 2001. Size-structure and regeneration of holm oak (*Quercus ilex*) forests and dehesas: effects of agroforestry use on their long-term sustainability. *Forest Ecology and Management* 146:1-13.
- PURVES, D.W., ZAVALA, M.A., OGLE, K., PRIETO, F. & REY J.M. 2007. Environmental heterogeneity, bird-mediated Directed dispersal, and oak woodland dynamics In Mediterranean Spain. *Ecological Monographs* 77:77-97.

- SCHUPP, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Journal of Botany* 82: 399-409.
- SIMBERLOFF, D. 1988. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management *passé* in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.
- SMIT, C., VANDENBERGHE, C., DEN OUDEN, J. & MÜLLER-SCHÄRER, H. 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152:265-273.
- SMIT, C., DEN OUDEN, S. & DÍAZ, M. 2008a. Facilitation of holm oak recruitment by shrubs in Mediterranean open woodlands. *Journal of Vegetation Science* 00:000-000.
- SMIT, C., DEN OUDEN, S. & DÍAZ, M. 2008b. Establishment limitation of holm oak in Mediterranean savanna versus forest. *Forest Ecology and Management* 00:000-000.
- SUTHERLAND, W.J. (ed.) 1996. Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- TELLERÍA, J.L. 1986. Manual para el censo de los vertebrados terrestres. Raíces, Madrid.
- TORRE, I., ARRIZABALAGA, A. & DÍAZ, M. 2003. Ratón de campo *Apodemus sylvaticus*. *Galemys* 14: 1-26.
- TORRE, I., DÍAZ, M., MARTÍNEZ, J., BONAL, R., VIÑUELA, J. & FARGALLO, J.A. 2007. Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8:565-575.
- TRAVESET, A. 1994. Cumulative effects on the reproductive output of *Pistacia terebinthus* (Anacardiaceae). *Oikos* 71: 152-162.
- VALIENTE-BANUET, A., VITAL A., VERDÚ, M & CALLAWAY, R.M. 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA* 103: 16812-16817.

**Apéndice 1.** Ficha de toma de datos de cosechas y pérdidas predispersivas.

Appendix 1. Standardized form for data on acorn crops and predispersal seed losses. This form collates information on tree (ÁRBOL) and trap (TRAMPA) codes, and absolute numbers of unfertilized flowers (FLORES) early and late abortion (ABORTO TEMPRANO and ABORTO TARDÍO, respectively), fruits infested by *Cydia* moths and *Curculio* weevils (CYDIA and CURCULIO, respectively), and sound acorns (VIABLES). See text and Pulido and Díaz (2005) for details.

**FICHA DE TOMA DE DATOS DE COSECHA Y  
PÉRDIDAS PREDISERSIVAS**

**ÁRBOL NÚMERO:**

**FECHA REVISIÓN:**

<b>TRAMPA NUM.</b>	<b>FLORES</b>	<b>ABORTO TEMPRANO</b>	<b>ABORTO TARDÍO</b>	<b>CYDIA</b>	<b>CURCULIO</b>	<b>VIABLES</b>
1						
2						
3						
4						
5						
6						
7						
8						
9						
10						
11						
12						

**OBSERVACIONES:**

