



Universitat de Girona

EVALUACIÓN DE LA REMOCIÓN DE SEMILLAS POR ROEDORES Y HORMIGAS EN PINARES MEDITERRÁNEOS AFECTADOS POR INCENDIOS FORESTALES

Gabriela JONES ROMAN

Dipòsit legal: GI. 1097-2012

<http://hdl.handle.net/10803/xxx>

ADVERTIMENT. L'accés als continguts d'aquesta tesi doctoral i la seva utilització ha de respectar els drets de la persona autora. Pot ser utilitzada per a consulta o estudi personal, així com en activitats o materials d'investigació i docència en els termes establerts a l'art. 32 del Text Refós de la Llei de Propietat Intel·lectual (RDL 1/1996). Per altres utilitzacions es requereix l'autorització prèvia i expressa de la persona autora. En qualsevol cas, en la utilització dels seus continguts caldrà indicar de forma clara el nom i cognoms de la persona autora i el títol de la tesi doctoral. No s'autoritza la seva reproducció o altres formes d'explotació efectuades amb finalitats de lucre ni la seva comunicació pública des d'un lloc aliè al servei TDX. Tampoc s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant als continguts de la tesi com als seus resums i índexs.

ADVERTENCIA. El acceso a los contenidos de esta tesis doctoral y su utilización debe respetar los derechos de la persona autora. Puede ser utilizada para consulta o estudio personal, así como en actividades o materiales de investigación y docencia en los términos establecidos en el art. 32 del Texto Refundido de la Ley de Propiedad Intelectual (RDL 1/1996). Para otros usos se requiere la autorización previa y expresa de la persona autora. En cualquier caso, en la utilización de sus contenidos se deberá indicar de forma clara el nombre y apellidos de la persona autora y el título de la tesis doctoral. No se autoriza su reproducción u otras formas de explotación efectuadas con fines lucrativos ni su comunicación pública desde un sitio ajeno al servicio TDR. Tampoco se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al contenido de la tesis como a sus resúmenes e índices.

WARNING. Access to the contents of this doctoral thesis and its use must respect the rights of the author. It can be used for reference or private study, as well as research and learning activities or materials in the terms established by the 32nd article of the Spanish Consolidated Copyright Act (RDL 1/1996). Express and previous authorization of the author is required for any other uses. In any case, when using its content, full name of the author and title of the thesis must be clearly indicated. Reproduction or other forms of for profit use or public communication from outside TDX service is not allowed. Presentation of its content in a window or frame external to TDX (framing) is not authorized either. These rights affect both the content of the thesis and its abstracts and indexes.



Universitat de Girona

TESIS DOCTORAL



Evaluación de la remoción de semillas por roedores y hormigas en pinares mediterráneos afectados por incendios forestales



**Gabriela Jones Román
2012**



Universitat de Girona

TESIS DOCTORAL

**Evaluación de la remoción de semillas por
roedores y hormigas en pinares mediterráneos
afectados por incendios forestales**

Gabriela Jones Román

2012

PROGRAMA DE DOCTORAT EN
CIÈNCIES EXPERIMENTALS I SOSTENIBILITAT

Dirigida por:

Pere Pons Ferran y Josep Maria Bas Lay

Memoria presentada para optar al título de Doctora por la Universitat de Girona



Los doctores Pere Pons Ferran y Josep Maria Bas Lay, del Departament de Ciències Ambientals de la Universitat de Girona,

CERTIFICAN:

Que este trabajo, titulado “Evaluación de la remoción de semillas por roedores y hormigas en pinares mediterráneos afectados por incendios forestales”, que presenta Gabriela Jones Román para la obtención del título de doctora, ha sido realizado bajo nuestra dirección.

Dr. Pere Pons Ferran
Professor Agregat
Departament de Ciències Ambientals
Universitat de Girona

Dr. Josep Maria Bas Lay
Professor Agregat
Departament de Ciències Ambientals
Universitat de Girona

Girona, febrero del 2012.

AGRADECIMIENTOS

A Ti Señor, porque todo ha venido por Tu Bondad y Amor y ha estado siempre bajo Tu absoluto control.

A mi familia porque han sido mi soporte y motor terrenal, Antonio con su amor y apoyo incondicional, Paulo “mi primer resultado de la tesis” ha formado parte de este proyecto desde que llegó a mi vientre, David siempre cariñoso acompañándome, Daniel siempre dispuesto a ayudar con sus comentarios. Todos siempre fieles a mi lado.

A mis padres y hermanos quienes a pesar de la distancia siempre han estado a mi lado acompañándome con sus oraciones y apoyo. Los quiero mucho.

A mi hermano Allan, mi ex esposo Harold, mi colega Grettel, mi amigo Sergio “El Negrito”, mi tía Sonia y mi tío Alfredo porque me tendieron su mano ofreciéndome en todo momento su apoyo sin titubear.

A la Universidad Estatal a Distancia por haberme concedido la gratificante experiencia de venir a Catalunya con mis dos hijos a vivir y estudiar durante cuatro años. Agradezco muy especialmente a Don Rodrigo, a Doña Silvia y a Don Luis quienes fueron los primeros en creer en mí. Agradezco también al Consejo de Becas Institucional quienes de una u otra forma me han motivado a luchar de forma más aguerrida por alcanzar la meta. Al Consejo de Rectoría porque siempre me han apoyado, a Don Víctor, a Doña Delia, a Magaly, a Zulay y a todos los funcionarios de la universidad que han colaborado para que mi estancia lejos de Costa Rica sea mas llevadera.

A Pere y Pitu porque han sido un equipo director muy bueno y equilibrado, Pere mas formal y Pitu mas relajado, pero al final ambos con muy buenas ideas y siempre dispuestos a apoyarme en todo lo que necesité. A Pere porque me dio la oportunidad de integrarme al Gr-PECAT, porque me presentó su familia, nos recibió en su casa al llegar a Catalunya, y siempre ha estado pendiente tanto de la investigación como de mi persona. Gracias Pere por la amistad que me brindaste, por la paciencia durante estos cuatro años y por esforzarte en que me haya sentido como en casa. A Josep Maria (Pitu) le agradezco su cercanía, el gran apoyo que me brindó en el campo y en el laboratorio. Gracias por ayudarme con la identificación de hormigas, por ayudarme con la organización del manuscrito de la tesis y sobretodo porque siempre me diste la mano cuando tocó resolver asuntos logísticos. Pitu has sido mi ángel de la guarda en la universidad.

A David Estany por su amistad y valiosa ayuda en el análisis de los datos.

A Montse y Doña María las canguros amorosas viajeras de Paulo quienes gracias a su apoyo oportuno logré iniciar y avanzar en la redacción del manuscrito.

A David Brusi, a Margarida, a Pilar, a Ana y a Narcís por su amistad y apoyo desde que llegué, lo cual me ha hecho sentir como si estuviera en casa.

A Laura, Marta, Josep Ll., las tres Silvias (Vila, Abril y Terradas), Crisanto, Albert, Núria, Cape, Dolors, Gemma, Josep R. y Miguelito por su amistad y colaboración oportuna.

A mis compañeras de laboratorio, Malú y Mireia por las charlas y momentos agradables y divertidos en que coincidimos.

A Ahmed, Eúlalia y a Cata por su compañía, amistad y cariño.

A Paco, Rosa, Paqui y a las chicas de la cafetería de la Politécnica por el almuerquito caliente, los bocatas de “formatge”, los tecitos en taza grande y la charla animada.

A Clara y a Montse porque nos ayudaron y acogieron con cariño en sus familias desde que llegamos a Sils.

A los compañeros de Taizé (Jurguen, Dolors, Imma, Ericka, Quim, Ignasi, Jordi), y de las iglesias a las que asistíamos, especialmente a Josep, Paqui, Abel, Damaris, Loisa, Rossette, Manel, Rebeca, Pilar, Sara, Santos y al Padre Ignasi por todos los momentos de amistad, fe y oración.

A todas las personas que de alguna u otra forma han aportado su granito de arena en esta tesis y en mi vida durante estos cuatro años (y que ahora por la emoción se me escapan sus nombres). Muchas gracias porque han hecho mas fácil el estar lejos de mi país.

Finalment m'agradaria donar les gràcies a totes les persones que ens han fet sentir com a casa. A Pere i Clara, a Montse, a la gent de l' església, a els companys de la universitat, a nostres veïns de Sils i Girona, a les mares dels companys d' en Daniel i en David, a les mestres de els nens, especialment a la Pili i la Lourdes, dones sempre properes i simpatiques. A la Mercè a Valvi y a Yoli que em va cuidar d' en Dani i David quan eren petits. A la Rosa, cuinera del menjador de Sils, a la Marta i la Belén, noies del menjador a Girona, que s' han encarregat de cuidar i alimentar els meus fills. No em pot queixar, perquè els Catalans han estat hospitalaris i solidaris. Per vosaltres porto a Catalunya en el meu cor.

Per tot el que vosaltres heu fet: moltíssimes gràcies. Ens portarem en els nostres cors per sempre i ens faria molta il·lusió si van arribar a visitar-nos a Costa Rica.

INDICE

Resumen	11
<i>Resum</i>	12
<i>Abstract</i>	13
1. INTRODUCCIÓN	15
1.1 El fuego como perturbación en el contexto de la Región Mediterránea	15
1.2 Efecto de los incendios forestales en los grupos depredadores de semillas	16
1.3 Depredación pre y postdispersiva de semillas en áreas quemadas en los primeros estadios sucesionales	20
1.3.1 Depredación predispersiva	20
1.3.2 Depredación postdispersiva	21
1.4 Justificación del presente estudio	24
2. OBJETIVOS	27
2.1 Objetivo general	27
2.2 Objetivos específicos	27
3. ÁREAS DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA	30
3.1 Descripción de las áreas de estudio	30
3.2 Criterios de selección y descripción de las especies de estudio	33

3.3	Diseño experimental y muestreo de campo	37
3.3.1	Remoción predispersiva de semillas	37
3.3.2	Experimentos de exclusión	38
3.3.3	Estimación de la producción de frutos	40
3.3.4	Remoción postdispersiva de semillas	41
3.3.5	Caracterización de las estaciones de muestreo en relación a la gestión de madera en el área quemada	45
3.3.6	Remoción postdispersiva de semillas en función de la cobertura vegetal en ambientes quemados y gestionados	46
3.4	Análisis estadístico	49
4.	RESULTADOS	52
4.1	Remoción predispersiva de frutos no carnosos y carnosos	52
4.2	Remoción postdispersiva de semillas en el hábitat no quemado vs. el quemado	58
4.3	Remoción de semillas según la distancia a los márgenes no quemados	61
4.4	Gestión del área quemada y remoción de semillas	64
4.5	Remoción de semillas en los diferentes microhábitats de las áreas quemadas	67
4.6	Incidencia de las hormigas granívoras en los microhábitats de las áreas quemadas de estudio	73
5.	DISCUSIÓN	75
5.1	Remoción predispersiva de semillas en un área quemada	75
5.2	Remoción postdispersiva de semillas en hábitats quemado y no quemado	78
5.3	Remoción de semillas en función de la distancia a márgenes y parches de vegetación no quemados	79

5.4	Patrones de remoción de semillas por roedores y hormigas en sitios talados y no talados en relación con la distancia	81
5.5	Remoción postdispersiva de semillas en microhábitats con diferente cobertura vegetal	85
5.6	Consideraciones de manejo postincendio según la remoción pre y postdispersiva de semillas en las áreas quemadas	86
6.	CONCLUSIONES	89
7.	REFERENCIAS	92
8.	ANEXOS	107
	Anexo 1	107
	Anexo 2	109
	Anexo 3	110
	Anexo 4	111

RESUMEN

En la Región Mediterránea el fuego es una perturbación que por milenios ha conducido la dinámica de la sucesión vegetal. En pinares de pino carrasco *Pinus halepensis*, la tala postincendio es una segunda perturbación que puede afectar a los patrones de remoción de semillas por animales. Esta afectación dependería del hábitat perturbado, de la distancia a vegetación no quemada, de la intensidad de la gestión forestal y del tipo de microhábitat donde se encuentren las semillas. El presente estudio fue desarrollado en tres áreas recientemente quemadas de Catalunya, al noreste de la Península Ibérica. La remoción predispersiva de semillas, aquella que tiene lugar antes de que los frutos abandonen la planta productora, por parte de vertebrados se evaluó mediante experimentos de exclusión de racimos de frutos carnosos de zarzaparrilla *Smilax aspera* y de ramas con bellotas de coscoja *Quercus coccifera* en un área no quemada y un área quemada. La remoción postdispersiva se evaluó mediante experimentos de ofrecimiento de semillas con exclusión de hormigas y vertebrados en tres áreas quemadas. Ambos procesos fueron evaluados durante dos años consecutivos. La remoción predispersiva de bellotas de *Q. coccifera* por parte de roedores fue nula en el área quemada pero apreciable en el área no quemada. Para *S. aspera* se encontró una mayor remoción por parte de vertebrados en el 2008 y una pérdida de semillas asociada más a la senescencia en el 2009. Por otro lado, se encontró una mayor remoción postdispersiva de semillas en el área no quemada que en el área quemada, pero las diferencias no fueron significativas. Los roedores fueron los principales depredadores de semillas seguidos por las hormigas, las aves no mostraron evidencia de actividad de remoción. Durante los dos años del estudio se observó que los roedores fueron más activos en el otoño e invierno y removieron más semillas en el área no quemada, mientras que las hormigas fueron más activas en el verano y removieron más semillas en el área quemada. La distancia mínima a cualquier margen no quemado explicó los patrones de remoción de semillas por roedores, encontrándose una mayor remoción en estaciones más próximas a sitios no quemados. En el caso de las hormigas, la remoción se relacionó con la distancia al perímetro del incendio, encontrándose una menor remoción en estaciones más alejadas de la línea de fuego. La remoción de semillas también fue menor en las estaciones taladas que en las no taladas, para ambos gremios, pero solo de forma significativa para hormigas. La remoción parece estar modulada por la interacción de la gestión forestal y la distancia para ambos gremios. Así, se observó una mayor remoción por hormigas en estaciones no taladas cercanas a los márgenes no quemados en relación a estaciones más alejadas (con independencia de la condición de gestión de éstas últimas), mientras que para el caso de los roedores la remoción siempre fue mayor en áreas no taladas (a cortas y largas distancias). En relación al estudio de microhábitats, la remoción por roedores fue mayor bajo amontonamientos de ramas producto de la gestión de los restos de la madera quemada mientras que las hormigas removieron más semillas en áreas de suelo descubierto de vegetación. La mayor actividad de hormigas en este microhábitat se relacionó con una mayor diversidad y abundancia de hormigas granívoras en este ambiente. La evidencia obtenida sugiere que las características del microhábitat y la estacionalidad influyen en los patrones de actividad de los roedores y hormigas. Finalmente, se sugiere que la actividad de remoción por parte de vertebrados y hormigas debería tenerse en cuenta en el estudio de la regeneración de ecosistemas perturbados, así como en la planificación de la gestión de los hábitats quemados.

RESUM

Els incendis forestals són una pertorbació que, durant mil·lenis, ha afectat la dinàmica de la successió vegetal de la Regió Mediterrània. En pinedes de pi blanc *Pinus halepensis*, la tala postincendi és una segona pertorbació que pot afectar els patrons de remoció de llavors per animals. Aquesta afectació dependria de l'hàbitat pertorbat, de la distància a vegetació no cremada, de la intensitat de la gestió forestal i del tipus de microhàbitat on es troben les llavors. L'estudi que es presenta va ser desenvolupat en tres àrees recentment cremades de Catalunya, al nord-est de la Península Ibèrica. La remoció predispersiva de llavors, aquella que té lloc abans que els fruits abandonin la planta productora, per part de vertebrats es va avaluar mitjançant experiments d'exclusió de ramells de fruits carnosos d'arítjol, *Smilax aspera*, i de branques amb glans de garric, *Quercus coccifera*, en un àrea no cremada i una àrea cremada. La remoció postdispersiva es va avaluar mitjançant experiments d'ofertament de llavors amb exclusió de formigues i vertebrats en tres àrees cremades. Ambdós processos van ser avaluats durant dos anys consecutius. La remoció predispersiva de glans de *Q. coccifera* per part de rosegadors va ser nul·la en l'àrea cremada però apreciable en l'àrea no cremada. Per *S. aspera* es va trobar una major remoció per part de vertebrats el 2008 i una pèrdua de llavors associada més a la senescència el 2009. D'altra banda, es va trobar una major remoció postdispersiva de llavors a l'àrea no cremada que a l'àrea cremada, però les diferències no van ser significatives. Els rosegadors van ser els principals depredadors de llavors seguits per les formigues; els ocells no van mostrar evidència d'activitat de remoció. Durant els dos anys de l'estudi es va observar que els rosegadors van ser més actius a la tardor i hivern i van moure més llavors a l'àrea no cremada, mentre que les formigues van ser més actives a l'estiu i van moure més llavors a l'àrea cremada. La distància mínima a qualsevol marge no cremat va explicar els patrons de remoció de llavors per rosegadors, trobant-se una major remoció en estacions més pròximes a llocs no cremats. En el cas de les formigues, la remoció es va relacionar amb la distància al perímetre de l'incendi, trobant-se una menor remoció en estacions més allunyades d'aquest perímetre. La remoció de llavors també va ser menor a les estacions talades que a les no talades, per a ambdós gremis, però només de forma significativa per a formigues. La remoció sembla estar modulada per la interacció de la gestió forestal i la distància per a tots dos gremis. Així, es va observar una major remoció per formigues en estacions no talades properes als marges no cremats en relació a estacions més allunyades (amb independència de la condició de gestió d'aquestes últimes), mentre que pel cas dels rosegadors la remoció sempre va ser major en àrees no talades (a curtes i llargues distàncies). En relació a l'estudi de microhàbitats, la remoció per rosegadors va ser major sota amuntaments de branques producte de la gestió de les restes de la fusta cremada, mentre que les formigues van remoure més llavors en àrees de sòl descobert de vegetació. La major activitat de formigues en aquest microhàbitat es va relacionar amb una major diversitat i abundància de formigues granívores en aquest ambient. La evidència obtesa sugereix que les característiques del microhàbitat i la estacionalitat afecten els patrons d'activitat per rosegadors i formigues. Finalment, se suggereix que l'activitat de remoció per part de vertebrats i formigues s'hauria de tenir en compte en l'estudi de la regeneració d'ecosistemes pertorbats, així com en la planificació de la gestió dels boscos cremats.

ABSTRACT

Wildfires are a disturbance that has led the dynamics of plant succession in the Mediterranean region for millennia. In Aleppo pine *Pinus halepensis* forest, postfire logging is a second disturbance that may affect patterns of seed removal by animals. Its effects would depend on the disturbed habitat, the distance to unburnt vegetation, the intensity of forest management and the microhabitat where seeds are located. This study was conducted in three recently burnt areas of Catalonia, at the northeast of the Iberian Peninsula. Predispersive removal of seeds, the one that takes place before fruits leave the mother plant, by vertebrates was assessed by exclusion experiments of fleshy fruits infructescences of *Smilax aspera* and branches with acorns of *Quercus coccifera* in an unburnt area and a burnt one. Postdispersive removal was evaluated offering seeds using experiments with exclusion of ants and vertebrates in three burnt areas. Both processes were evaluated during two consecutive years. Predispersive removal of acorns of *Q. coccifera* by rodents was nil in the burnt area but significant in the unburnt one. There was an important seed removal of *S. aspera* by vertebrates in 2008 and seed loss associated with the senescence of this species in 2009. Moreover, we found a higher postdispersive seed removal in the unburnt area than in the burnt area, but the differences were not significant. Rodents were the main seed predators followed by ants, and birds showed no evidence of removal activity. The two-year study showed that rodents were more active in fall and winter and removed more seeds in the unburnt area, while ants were more active in summer and removed more seeds in the burnt area. The minimum distance to any unburnt margin explained patterns of seed removal by rodents, with an increased removal at stations closer to unburnt sites. For ants, removal was associated with distance from the fire perimeter, finding a lower removal at stations farther from this perimeter. Seed removal was also lower at logged stations than at unlogged for both guilds, but only significantly for ants. The removal appears to be modulated by the interaction of forest management and distance for both guilds. Thus, we observed a higher removal by ants at stations closer to unlogged unburnt margins in relation to more remote stations (regardless of the management of the latter), whereas rodent removal was always higher in unlogged areas (at short and long distances). Based on the study of microhabitats, removal by rodents was higher under piles of unprofitable logged branches, while ants removed more seeds in open areas with bare ground. The increased activity of ants in this microhabitat was associated with a greater diversity and abundance of granivorous ants. The evidence obtained suggests that microhabitat characters and seasonality appears to determine ants and rodents activity patterns. Finally, we suggest that removal activity by vertebrates and ants should be taken into account in the study of the regeneration of disturbed ecosystems and to plan the management of burnt areas.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 El fuego como perturbación en el contexto de la región Mediterránea

El fuego en la Cuenca Mediterránea se considera una perturbación natural que por milenios ha estructurado la dinámica de las comunidades de plantas, muchas de las cuales han desarrollado adaptaciones para la supervivencia y regeneración dada la ocurrencia de los incendios (Sabaté & Gracia 1996, Pausas & Verdú 2005). Aun cuando muchas especies presentan mecanismos eficientes para enfrentarse el fuego, la recurrencia del fuego incrementada antropogénicamente podría tener efectos sobre la resiliencia de las comunidades de plantas mediterráneas (Díaz-Delgado *et al.* 2002) y sobrepasar la capacidad de recuperación de algunas especies (Eugenio *et al.* 2006). En las últimas décadas se ha observado en la Cuenca Mediterránea que el área afectada por el fuego ha crecido por la acción de incendios recurrentes y de mayor intensidad. Estos incendios han sido asociados a condiciones climáticas caracterizadas por altas temperaturas, menores regímenes de lluvias (mayor sequía) y por un incremento en las fuentes de ignición asociadas al aumento de la frecuentación humana y a la biomasa acumulada en matorrales, plantaciones forestales y bosques crecidos sobre antiguos campos de siembra y pastos (Piñol *et al.* 1998, Eliasch 2008, Pausas *et al.* 2008, Pausas & Fernández-Muñoz 2012).

En Catalunya, región localizada al NE de la Península Ibérica con 32.000 km² de extensión, aproximadamente dos millones de hectáreas constituyen la superficie forestal, dentro de la cual el pino carrasco (*Pinus halepensis*) es la especie de pino más abundante (DMAH 2011), cubriendo aproximadamente 239.092 hectáreas (CREAF 2003). Estudios de Eugenio *et al.* (2006) y Goudelis *et al.* (2007) encontraron, en poblaciones de esta especie, una disminución en la densidad, la altura y en los crecimientos diametral y radial, al comparar sitios quemados dos veces vs. sitios quemados una sola vez. Los resultados de estos estudios sugieren cambios drásticos en los bosques de pino bajo regímenes de fuego caracterizados por altos niveles de recurrencia ya que la especie requiere de intervalos mayores a 15 años entre fuegos para que sus poblaciones recuperen los niveles de densidad preincendio (Eugenio *et al.*

2006). Un ejemplo de esta situación lo constituyen algunas zonas del Perelló, Vandellós o el Cap de Creus, con una incidencia de cinco incendios o más en los últimos 30 años (CREAF 2003).

Las áreas quemadas pueden ser desde el punto de vista social subvaloradas y esto, en combinación con la ausencia de estrategias de conservación, propicia el abandono o desuso de estas tierras y consecuentemente la continuidad del estrato arbustivo, lo cual incrementa el riesgo de incendios y su extensión e intensidad (Espelta *et al.* 2008, Moreira *et al.* 2011). En varias localidades mediterráneas se ha encontrado una alta recurrencia del fuego; como en Francia, donde algunas áreas se han quemado hasta siete veces en el periodo comprendido entre 1957 y 1997 (Mouillot *et al.* 2003), mientras que en Catalunya aproximadamente el 12% de las áreas quemadas se quemaron nuevamente entre el periodo de 1975 a 1998 (Díaz-Delgado *et al.* 2004). De acuerdo con el mapa de recurrencia de incendios basado en el régimen natural del fuego en los últimos 40 años en Catalunya, de las 75 zonas delimitadas, seis presentan un periodo de retorno de incendios de 0 a 60 años, 14 se podrían quemar entre 61 a 140 años y 15 zonas podrían hacerlo de 141 a 250 años (Castellnou *et al.* 2009).

Se prevé que los incendios continúen mediados por la presión de las actividades humanas, y por ende que la dinámica de los paisajes mediterráneos sigan siendo modelados por el fuego (Lloret 1996, Lindenmayer & Ough 2006). Además, se reabre el debate en torno a la sinergia y la acumulación de impactos como consecuencia de las actividades extractivas asociadas a las áreas quemadas, como es el caso de la gestión postincendio de la madera (para más detalles ver Cochrane & Laurance 2008, Lindenmayer *et al.* 2006). Sus efectos podrían incidir sobre poblaciones animales claves en la dinámica de regeneración de estos ambientes a través de procesos como la dispersión y la depredación de semillas.

1.2. Efecto de los incendios forestales en los depredadores de semillas

Diversos animales han sido identificados como depredadores postdispersivos de semillas. Entre ellos se encuentran insectos (hormigas y escarabajos), algunos moluscos, cangrejos y peces, aves granívoras, pequeños roedores y grandes mamíferos como

cérvidos y jabalíes. Sin embargo, existen cuatro gremios principales: los roedores, incluyendo a ratones de la familia Muridae y topillos del grupo Arvicolidae (Microtinae), las aves paseriformes de diferentes familias, y dos grupos de insectos, las hormigas recolectoras de semillas (Formicidae) y los insectos parásitos de semillas (escarabajos y chinches, de las familias Curculionidae y Lygaeidae, respectivamente) (Hulme & Kollmann 2005). En las áreas quemadas catalanas, la mayor remoción y depredación postdispersiva de semillas suele atribuirse básicamente a dos especies, *Apodemus sylvaticus* y *Mus spretus* (Arrizabalaga & Llimona 1996), algunas especies de aves de las familias de los fringílidos, emberícidos, aláuidos, pícidos, páridos, córvidos y fasiánidos como *Carduelis carduelis*, *Emberiza calandra*, *Lullula arborea*, *Dendrocopos major*, *Parus major*, *Garrulus glandarius* y *Alectoris rufa*, respectivamente (Pons & Bas 2005, Zozaya *et al.* 2010). Entre los insectos, las hormigas recolectoras de semillas juegan un papel importante; entre ellas, *Messor capitatus*, *M. barbarus*, *M. bouvieri*, *M. structor*, *Pheidole pallidula*, *Aphaenogaster gibbosa*, *A. senilis*, *Polyergus rufescens*, *Solenopsis latro*, *Tetramorium caespitum* y *T. semilaeve* (Arnán *et al.* 2006).

Las investigaciones sobre el efecto del fuego en las diferentes poblaciones animales de la Cuenca Mediterránea han venido incrementando en las dos últimas décadas, sobretudo para el caso de las aves, en las que se ha estudiado más ampliamente el efecto del fuego sobre diferentes aspectos de la biología y la conservación (Prodon (1995), Pons & Prodon (1996), Herrando (2001), Herrando *et al.* (2002)), los patrones de colonización (Brotons *et al.* 2005, Thibault & Prodon 2006), el comportamiento de forrajeo post-incendio (Nystrand & Granström 1997, Saracino *et al.* 1997), la respuesta de la comunidad ante la severidad del fuego (Pons & Clavero 2010), o la incidencia de la gestión post-incendio y el manejo de la madera quemada (Herrando *et al.* 2009, Rost *et al.* 2010). En el caso de roedores y hormigas, el enfoque ha sido hacia el efecto del fuego a nivel de población y comunidad (Arrizabalaga *et al.* 1993, Fons *et al.* 1993, Haim & Izhaki 1994, Arnán *et al.* 2006), de los patrones de dispersión de semillas (Arnán *et al.* 2010b), del reclutamiento de las plantas en los primeros años después del incendio (Ordoñez & Retana 2004), de la interacción del fuego y la gestión post-incendio (Haim & Izhaki 2000, Broncano *et al.* 2008 y Puerta-Piñero *et al.* 2010), y de

los patrones de actividad en función de las condiciones ambientales generadas por la perturbación (Torre & Díaz 2004).

Algunos grupos animales ante la incidencia del fuego y a diferencia de la vegetación, se encuentran en una posición ventajosa por su movilidad, que les permite escapar del área afectada o esconderse si encuentran un refugio (Arrizabalaga & Llimona 1996). A corto plazo tras el fuego, las especies forestales así como aquellas que requieren recursos muy específicos se ven negativamente afectadas (Arnold *et al.* 1993) mientras que las especies adaptadas a vivir en ambientes abiertos (agrícolas, esteparios y de zonas rocosa) se ven beneficiadas (Pons & Bas 2005, Zozaya *et al.* 2010). Sin embargo, otros factores ajenos a las características de los animales como el tamaño, la intensidad y la duración del incendio pueden condicionar la supervivencia, recolonización o mortalidad de las poblaciones animales en las áreas afectadas (Arnold *et al.* 1993). Las especies que se establecen inicialmente en las áreas quemadas pueden ser algunas de las comunes o dominantes del área antes del incendio (Arrizabalaga *et al.* 1993), de hábitos generalistas (Fons *et al.* 1993, Bess *et al.* 2002, Torre *et al.* 2002) o especies características de hábitats abiertos con escasa vegetación (Herrando *et al.* 2003, Pons & Bas 2005, Arnán *et al.* 2006, Clavero *et al.* 2011, Rollan & Real 2011).

En el caso de las aves, algunas pueden mantenerse en el área quemada incluso en las etapas más difíciles después del incendio (Pons & Prodon 1996). Uno de los casos más llamativos de esta filopatría fue documentado por Thibault & Prodon (2006). El carbonero garrapinos *Parus ater* y el trepador corso *Sitta whiteheadi* fueron atraídas al área quemada en los primeros meses después del fuego por la alta disponibilidad de semillas dada la apertura de estróbilos por la acción de la elevada temperatura. La filopatría individual ha sido documentada en aves después del incendio o quema controlada, como es el caso de diversas especies de matorral (Pons *et al.* 2003).

Los granívoros terrestres (roedores y hormigas recolectoras) aparentemente podrían tener mayores dificultades en tiempo de huida en comparación a las aves. De todas formas, los nidos y colonias de hipogeas de hormigas y otros insectos son poco afectados por el fuego debido a la protección térmica que el suelo proporciona (Bess *et al.* 2002). Por otro lado, en incendios de alta intensidad, se ha observado una

disminución muy fuerte de las poblaciones de roedores encontrándose en los primeros meses pocos individuos vivos de una única especie, *Apodemus sylvaticus* (Arrizabalaga *et al.* 1993, Fons *et al.* 1993). Probablemente, esta reducción en las poblaciones de roedores se debe a la mortalidad, directa y en las primeras semanas tras el fuego, o a la dispersión de algunos individuos hacia áreas vecinas. Al mismo tiempo, las áreas de vegetación no afectada pueden actuar como refugios y fuentes de recolonización para pequeños mamíferos (Wilson 1996). Este proceso se ha demostrado tanto desde las áreas no quemadas circundantes como desde los parches de vegetación no quemados dentro del área perturbada (Christensen 1980, Banks *et al.* 2011).

En las áreas mediterráneas quemadas, las poblaciones de pequeños mamíferos se recuperan rápidamente mediante una serie de eventos de colonizaciones y extinciones de especies comunes en áreas vecinas, estando estos ingresos y pérdidas de especies acordes con las modificaciones estructurales que va experimentando la vegetación (Prodon *et al.* 1987, Haim & Izhaki 2000). De hecho, Monamy & Fox (2010) demostraron en un área de dunas en Australia que el reestablecimiento de las especies está en función de los cambios sucesionales de la vegetación y no del tiempo *per se*. Después de haber cortado la vegetación se observó el reingreso de dos especies en momentos diferentes de la sucesión secundaria. La primera especie que ingresó fue el ratón castaño del este *Pseudomys gracilicaudatus*, especie de ambientes abiertos, seguida por la rata australiana de pantano, *Rattus lutreolus*, una vez los requerimientos en cuanto a cobertura vegetal para su entrada se hubieran alcanzado. Este experimento de manipulación de la vegetación demostró que hubo una causalidad entre los cambios en la densidad de la vegetación y el subsecuente uso del hábitat por parte de estas dos especies de mamíferos.

En el caso de las hormigas, la incidencia del fuego se asocia en términos generales con la rápida recuperación de sus comunidades (Izhaki *et al.* 2003, Arnán *et al.* 2006). El papel de las hormigas aparentemente es más relevante en los primeros estadios sucesionales debido a las mayores probabilidades que tienen la mayoría de gremios de sobrevivir y adaptarse a las condiciones perturbadas. En un estudio comparativo de áreas quemadas y no quemadas de 22 áreas de Catalunya (Arnán *et al.* 2006) se encontró que la riqueza y abundancia de las hormigas recolectoras eran mayores en

áreas quemadas, y que el nivel directo de la mortalidad por el efecto del fuego determinó la estructura y composición de las comunidades de hormigas en condiciones postincendio. Los gremios más afectados fueron aquellos que dependían de la vegetación (i.e hormigas arbóreas) mientras que las hormigas que presentaban hábitos de forrajeo y nidos a nivel del suelo, como es el caso de las granívoras, más bien incrementaron su abundancia en las áreas quemadas (Arnán *et al.* 2006). Este incremento en el gremio de las granívoras podría responder a la abundancia de semillas en microhábitats con una predominancia de suelo desnudo (Chambers & MacMahon 1994), así como a la profundidad de sus nidos, que en el caso de la especie australiana *Aphaenogaster longiceps* pueden tener hasta una profundidad de 30 cm, longitud que resulta suficiente para protegerle de incendios inclusive severos (Richards *et al.* 2011). Aun cuando la supervivencia *in situ* parece ser la dinámica más probable en el reestablecimiento de las comunidades de hormigas, también se ha observado que la recolonización ocurre desde áreas no quemadas aledañas (Antunes 2009).

En términos generales, la recuperación de las poblaciones y comunidades de granívoros en las áreas quemadas están en función de la mortalidad directa, de la resiliencia de la comunidad vegetal (Arnán *et al.* 2006), de la disponibilidad de recursos (Moneglia *et al.* 2009), del reestablecimiento de la cobertura arbustiva (Pons & Clavero 2010) y del aumento en la complejidad estructural del hábitat (Vamstad & Rotenberry 2010).

1.3. Depredación pre y postdispersiva de semillas en áreas quemadas durante los primeros estadios sucesionales

1.3.1 Depredación predispersiva

La depredación predispersiva 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, sin ser antes dispersada (Vander Wall *et al.* 2005). La remoción predispersiva de semillas por parte de roedores (Denslow & Moermond 1982; Obeso 1998; Englund 1993; Santos & Telleria 1994; Bas *et al.* 2005; Briani & Guimaraes 2007, Hernández 2008) y aves (Bas *et al.* 2005, Traveset 1993, 1994, Jordano 1995) en especies de frutos carnosos y no carnosos (Perea *et al.* 2011b) ha sido poco estudiada. En el caso de las áreas quemadas

la situación es aun más desconocida ya que no existe ningún estudio hasta la fecha que evalúe el impacto de los vertebrados supervivientes o colonizadores sobre las diásporas resultantes a partir de la primera fructificación postincendio. En el escenario postincendio, la depredación de diásporas de frutos carnosos a nivel predispersivo podría ser realizada 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 de la incidencia del fuego (Gracia & Sabaté 1993). *Apodemus sylvaticus* se considera uno de los principales removedores de frutos carnosos y bellotas en áreas templadas y mediterráneas (Hulme 1997, Torre *et al.* 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 a partir de la planta madre, se consideran buenos escaladores (Obeso 1998, Bas *et al.* 2005, Hernández 2008), alcanzando alturas de hasta 3,75 m en bosques de encinas (Perea *et al.* 2011b). La actividad de remoción predispersiva de frutos parece estar fuertemente condicionada por la presencia de cobertura (Fedriani & Manzaneda 2005, Ouden *et al.* 2005) al igual que en el caso de la remoción postdispersiva (para más detalles ver Hulme & Kollmann 2005). La búsqueda, el acceso y la manipulación de los frutos para la extracción de las semillas en la planta madre parece que, aparte de implicar un mayor gasto energético y ser mas costoso para los roedores, conlleva un mayor riesgo de exposición ante los depredadores que el hecho de remover semillas en el suelo, bajo la cobertura vegetal (Fedriani & Manzaneda 2005).

1.3.2 Depredación postdispersiva

La depredación postdispersiva de semillas básicamente ocurre por parte de hormigas, aves y roedores y se refiere a la ingesta de semillas depositadas en el suelo o provenientes del banco de semillas luego de haber sido éstas dispersadas (Vander Wall *et al.* 2005). La depredación de semillas por parte de roedores en los primeros días después del incendio han sido consideradas bajas, partiendo de la base que hay pocos individuos y que las comunidades de roedores son aún pobres, empezando a reestablecerse a partir del primer año (Arrizabalaga & Llimona 1996). Dado que la remoción de semillas está condicionada principalmente por la cobertura de vegetación

(Fedriani & Manzaneda 2005, Hulme & Kollmann 2005, Pons & Pausas 2007), este ultimo factor podría ser el mas crítico para este gremio en ambientes quemados debido a la perdida o modificación de la estructura arbustiva y arbórea producto de la incidencia del fuego.

Sin embargo, las tasas de remoción de semillas en los primeros estadios sucesionales podrían estar siendo subestimadas, en vista que la sucesión vegetal en ambientes mediterráneos ocurre muy rápidamente debido a la capacidad rebrotadora de muchas especies, observándose que al año y medio después del incendio se encuentran las especies herbáceas y arbustivas previas a la perturbación (Goudelis *et al.* 2007). Paralelamente al reestablecimiento de la cubierta vegetal, las poblaciones de roedores características de bosque van colonizando el área y sus poblaciones se empiezan a recuperar; situación que trae consigo una mayor presión en el banco de semillas. El estudio de Broncano *et al.* (2008), donde evaluó el efecto de la depredación de semillas sobre la regeneración de *Pinus halepensis*, detectó altas tasas de remoción de semillas (superiores al 90%) y un incremento en el establecimiento de plántulas de pino carrasco en sitios en que los roedores habían sido excluidos un año después de la incidencia del fuego.

Las áreas recientemente quemadas poseen una reducida variabilidad estructural, con predominio de plantas herbáceas y arbustos pequeños. Por ello, las poblaciones de roedores concentran sus actividades en microhábitats cubiertos que implican un menor riesgo de detección por parte de depredadores (Torre & Díaz 2004). La mayor actividad de *Apodemus sylvaticus*, roedor abundante en las áreas quemadas mediterráneas, suele concentrarse en sitios con cobertura aledaños a refugios (Fedriani & Manzaneda 2005, Perea *et al.* 2011a, Rosalino *et al.* 2011).

La regeneración en las áreas perturbadas por el fuego está condicionada por la disponibilidad de humedad, la severidad del incendio, la vegetación preincendio y las actividades de manejo (Casady *et al.* 2010). Las áreas quemadas, en general experimentan una segunda afectación de las características del hábitat debido al desarrollo de actividades antropogénicas como el aprovechamiento de la madera. La tala puede influir en la recuperación de la vegetación debido a la compactación del suelo y

la remoción de los árboles en pie (Greenberg *et al.* 1994) también provocan cambios en la estructura o en la cantidad vegetación, y la disminución de refugios y alimento, lo que afecta a la abundancia de roedores y, en consecuencia, a sus patrones de actividad (Torre *et al.* 2007). Aunque los organismos se adaptan bien a los regímenes de perturbación en los cuales han evolucionado, pueden ser potencialmente susceptibles a nuevas perturbaciones (o a la combinación de varias de ellas) independientemente de su frecuencia e intensidad (Lindenmayer & McCarthy 2002).

La incidencia del fuego está, por tanto, estrechamente ligada con el aprovechamiento forestal de la madera quemada mediante operaciones silvícolas de distinto impacto. La corta de salvamento (*salvage logging* en inglés) es una práctica comúnmente utilizada alrededor del mundo después de perturbaciones fuertes como incendios, huracanes e inundaciones y a la vez es una actividad que puede ser muy extrema en términos de intensidad ya que puede remover el 100% de los árboles en pie. Entre sus potenciales impactos están la modificación en la estructura física del paisaje, la afectación de procesos ecológicos claves, la incidencia sobre elementos particulares de la biota o en el ensamblaje de especies (Lindenmayer & Noss 2006). De hecho se ha observado, que este tipo de gestión postincendio aplicada en una alta intensidad puede afectar a los patrones de actividad de especies dispersoras y depredadoras de semillas cuando ocurre una pérdida significativa de la estructura del dosel (Rost *et al.* 2009, Castro *et al.* 2011) a diferencia del efecto que provocan las perturbaciones de impacto intermedio o bajo como el clareo de especies arbóreas o el desbroce de la vegetación arbustiva (Torre *et al.* 2001).

Al comparar parcelas quemadas sometidas a diferentes intensidades de gestión de la madera en pie, se ha encontrado mayores tasas de remoción de semillas en condiciones de gestión que generan una mayor perturbación en el hábitat (remoción del 100% de los árboles en pie y trituración mecánica de los restos de madera) que en parcelas sometidas a una gestión de menor impacto o a ninguna gestión. Aun cuando en los tres tipos de tratamiento empleados se observaron altas tasas de remoción de semillas, las parcelas en las que se removieron todos los árboles en pie presentaron mas cantidad de vegetación herbácea y troncos apilados en grupos (Puerta-Piñero *et al.* 2011); situación que podría estar condicionando los patrones de actividad de los roedores. La excesiva generación y

acumulación de ramas o restos de madera producto de la tala incide en una mayor presencia de roedores (Converse *et al.* 2006) muy probablemente relacionado con un menor riesgo de depredación de los mismos en este tipo de ambientes (Torre *et al.* 2002). La acumulación de restos de troncos de menor diámetro apilados y la generación de restos de ramas constituyen productos resultantes de la gestión de las áreas quemadas, por tanto la generación de este microhábitat “artificial” y de una mayor cobertura del suelo podría estar incidiendo en la dinámica de la remoción de semillas en ambientes mediterráneos.

1.4. Justificación del presente estudio

El efecto de las comunidades de granívoros en la remoción postdispersiva poco tiempo después de la incidencia del fuego ha sido abordado escasamente (estudios de Haim & Izhaki 1994, Nystrand & Granström 1997, Saracino *et al.* 1997, Haim & Izhaki 2000, Ordoñez & Retana 2004, Broncano *et al.* 2008 y Puerta-Piñero *et al.* 2010) y la mayoría de sus resultados coinciden con altas tasas de remoción de semillas. A nivel predispersivo la situación es aun mas compleja ya que en áreas quemadas no se ha estudiado esta temática debido probablemente a la escasa disponibilidad de plantas con frutos carnosos en ambientes caracterizados por la remoción recurrente del sotobosque (Santana *et al.* 2011) debido al fuego y a la tala. También, existe la concepción bien arraigada que las especies de plantas de las áreas mediterráneas están adaptadas a la incidencia del fuego experimentando una autosucesión que promueve el rebrote o la regeneración exitosa de la comunidad a un estado casi idéntico previo a la incidencia del fuego. A pesar de ello, debe tenerse en cuenta que podrían existir particularidades específicas de forma que el establecimiento pudiera estar comprometido ante ciertas circunstancias. Este es el caso de especies de montaña con una distribución limitada, no rebrotadoras y sin estróbilos serotinos como *Juniperus communis*, *J. thurifera*, *Abies pinsapo* y *Cedrus sp.* (Pausas *et al.* 2008). *Pinus nigra* es otra especie con características especiales porque poseen estróbilos no serotinos, sus semillas tienen limitaciones de dispersión y altas tasas de depredación (Ordoñez & Retana 2004).

Los estudios de remoción de semillas en áreas quemadas se han concentrado en las especies más conspicuas, abundantes y de mayor porte, especialmente en especies de

encinas y pinos, encontrándose que los principales gremios depredadores son los roedores y las hormigas, en este orden, aunque en el estudio de Ordoñez & Retana (2004) las hormigas resultan ser más importantes. Los estudios de Haim & Izhaki (2000) y Puerta-Piñero *et al.* (2010) están enfocados a áreas con gestión post-incendio, demostrando que los altos patrones de remoción de semillas observados también están influenciados por el efecto de una segunda perturbación y de la interacción del fuego y el aprovechamiento forestal. La tala y las operaciones con maquinaria pesada ejercen una nueva transformación sobre la vegetación en sus primeros estadios sucesionales mientras que la extracción y la manipulación de la madera cortada (ramas y troncos) generan una variable cantidad de restos en el suelo según la intensidad y eficiencia de la gestión. En áreas quemadas bajo el efecto de estas dos perturbaciones se han encontrado modificaciones en la composición de hormigas (Andersen *et al.* 2009), de aves (Rost *et al.* 2010) y pequeños mamíferos (Haim & Izhaki 1994), en el uso del microhabitat (Puerta-Piñero *et al.* 2010) y en procesos realizados por estos animales como la dispersión de semillas (Rost *et al.* 2010, Castro *et al.* 2011), situación que deja en evidencia la necesidad de investigar la interacción de estas dos perturbaciones en procesos claves para la regeneración de estos ambientes. En sitios en que se percibe un mayor riesgo de depredación por la reducida cobertura vegetal producto del incendio (Sutherland & Dickman, 1999), la cobertura que ofrece la madera apilada favorece la recuperación y la mayor diversidad de roedores en áreas quemadas. El hecho de extraer los troncos y ramas en el estadio inicial de la recolonización provoca condiciones de aridez lo cual podría posponer la reinvasión de las especies de bosque y, en consecuencia, alterar o retardar la recuperación de las especies de pequeños mamíferos existentes antes del incendio (Haim & Izhaki 1994). En el caso de las aves granívoras, la posible dificultad de encontrar semillas en áreas quemadas debido a un encubrimiento que éstas presentan por los cambios de coloración y del entorno en el que se encuentran (Saracino *et al.* 1997) podría incidir en una menor incidencia de este grupo y en consecuencia en un menor riesgo de depredación de las semillas. En cambio, las hormigas recolectoras podrían verse beneficiadas (Neumann 1992) por la apertura y la modificación de las condiciones microclimáticas del hábitat.

En términos generales, se esperaría que la depredación pre y postdispersiva de semillas en áreas quemadas y manejadas sea menor que en áreas no quemadas, como

consecuencia de la respuesta de las poblaciones aun reducidas de granívoros supervivientes y colonizadores en un área recientemente afectada por el fuego y la extracción de madera, así como en respuesta a la disminuida variabilidad estructural del hábitat. Sin embargo, la remoción de semillas en las áreas quemadas por los diferentes gremios de depredadores involucrados estaría condicionada fuertemente por las características microambientales, de la cercanía a la vegetación no quemada tanto dentro del área quemada como circundante al perímetro del incendio, y también en función de la cantidad de restos de madera en el suelo producto de la gestión post incendio.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar la remoción pre y post dispersiva de semillas en áreas de pinar quemado y talado del noreste de la Península Ibérica (Comarcas del Alt y Baix Empordà; Catalunya).

2.2 Objetivos específicos

- a) Comparar la remoción pre dispersiva de semillas sobre dos especies de plantas en un área quemada en una fase temprana de sucesión y en un bosque no quemado aledaño.
- b) Determinar la remoción predispersiva de semillas por parte de vertebrados sobre dos especies de plantas, una con frutos carnosos (*Smilax aspera*) y otra con frutos no carnosos (*Quercus coccifera*). La hipótesis inicial es que la remoción predispersiva puede ser menor en las áreas quemadas que en las no quemadas debido a la modificación del hábitat y la afectación de las actividades de forrajeo de los roedores (Torre & Díaz 2004), principales vertebrados depredadores.
- c) Estimar la producción general de frutos carnosos y no carnosos en el área quemada y en el bosque no quemado durante dos periodos de muestreo. En este caso la hipótesis de trabajo es que la producción de frutos podría ser menor en el área quemada debido a la afectación de la estructura del estrato inferior y la reducción de la cobertura arbustiva por la combinación del efecto de dos perturbaciones (fuego y tala).
- d) Analizar la remoción postdispersiva de semillas por parte de vertebrados y hormigas, en relación al tipo de hábitat (quemado y no quemado), a la distancia a los márgenes no quemados y a la gestión de la madera quemada.
- e) Determinar las variaciones en la remoción de semillas por vertebrados y hormigas en un área quemada y en un bosque no quemado a lo largo del tiempo. La hipótesis es que la remoción de semillas en un área quemada podría ser menor debido a la alta abundancia de semillas (Broncano 2000) y a la poca densidad de granívoros (Fons *et al.*

1993) en las primeras etapas de la sucesión. Bajo este tipo de condiciones se han encontrado menores tasas de depredación en momentos de mayor abundancia de semillas (Nathan & Ne'eman 2004) probablemente como consecuencia de una limitada respuesta por parte de las escasas poblaciones de granívoros ante la abundancia del recurso.

f) Evaluar si la remoción de semillas por vertebrados y hormigas en el área quemada está siendo influenciada por la distancia a áreas no quemadas, tanto en relación al perímetro exterior del incendio como a parches de hábitat no quemados en el interior del área quemada. Este objetivo considera la remoción de semillas en función de la supervivencia y recolonización de los granívoros en el área quemada. De esta forma se predice una mayor actividad de remoción de semillas por parte de vertebrados cerca de los márgenes no quemados (externos/internos) al área quemada debido a que éstos podrían estar operando como fuentes de recolonización o refugios de roedores (Rosalino *et al.* 2011) y aves. En el caso de las hormigas, se esperaría que la remoción de semillas no presente variaciones en función a la distancia en el área quemada debido a los hábitos subterráneos de este gremio, lo que le conferiría mayores probabilidades de supervivencia en la totalidad del área perturbada.

g) Analizar la variabilidad en los patrones de remoción por parte de vertebrados y hormigas en estaciones taladas y no taladas en un área quemada. La hipótesis de trabajo es que la remoción de semillas por parte de los dos grupos de granívoros es menor en estaciones cosechadas en comparación a estaciones no cosechadas. La gestión post-incendio podría tener efectos en la actividad de remoción de los gremios de granívoros debido a las modificaciones en la estructura del hábitat (Rost *et al.* 2010), la pérdida de la cobertura arbustiva (Torre & Díaz 2004), el impacto de la maquinaria y la acumulación de restos de madera en el suelo (Puerta-Piñero *et al.* 2010).

h) Evaluar los patrones de remoción postdispersiva de semillas por parte de vertebrados y hormigas en diferentes microambientes de tres áreas quemadas.

i) Determinar la remoción de semillas en bosques quemados por parte de los granívoros en función del grado de cobertura vegetal en cuatro microhábitats. La hipótesis es que la

actividad de remoción de semillas por parte de los diferentes gremios es diferente en respuesta a factores ambientales específicos de cada microhábitat. En el caso de las hormigas se predice una mayor actividad de remoción en los microhábitats más abiertos debido a que estos ambientes acogen la mayor densidad de hormigas granívoras en el Mediterráneo occidental (C. Gómez com. pers.) en función de una mayor abundancia de semillas en los ambientes descubiertos por sus características físicas (Chambers & MacMahon 1994). Por el contrario se prevé una mayor remoción de semillas por roedores en sitios con mayor cobertura debido a los patrones de mayor actividad en sitios con un menor riesgo de depredación (Díaz 1992).

j) Analizar si la remoción de semillas por parte de vertebrados y hormigas muestra alguna tendencia en términos del tiempo transcurrido después del fuego. La hipótesis es que la remoción de semillas por parte de los granívoros incrementa con el paso del tiempo en función de la sucesión del hábitat. Se ha observado que la dinámica de recolonización y la recuperación de las comunidades de granívoros a condiciones preincendio son mediadas por la recuperación y reestructuración de la comunidad vegetal a medida que el ecosistema regenera (Torre & Díaz 2004, Arnán *et al.* 2006), por tanto se esperaría que la remoción de semillas aumente en función de la recuperación del hábitat.

k) Estimar la composición y abundancia relativa de las comunidades de hormigas en los microhábitats estudiados, específicamente al caso concreto de las hormigas granívoras como parte significativa de la interacción semilla-dispersor-depredador. Se prevé que en los microhábitats en que ocurra una mayor remoción de semillas habrá una mayor diversidad y abundancia de hormigas colectoras de semillas.

3. ÁREAS DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA

3.1 Descripción de las áreas de estudio

El estudio se desarrolló, desde el invierno 2007-08 hasta el invierno 2010-11, en el noreste de la Península Ibérica (Catalunya), en tres áreas de las comarcas del Alt y Baix Empordà: Ventalló (3°2' E, 42°8' N), Cistella (2°50'E, 42°,17'N) y Torroella de Montgrí (3°7'E, 42°3'N). El clima de esta zona es de tipo mediterráneo, con un régimen térmico de inviernos moderados y veranos calurosos. En el Alt Empordà 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 485,0 mm anuales. En el Baix Empordà las temperaturas mínima y máxima absolutas registradas son de -7,1 y 35,6 °C, la temperatura promedio es de 15,5 °C y la precipitación promedio es de 605,5 mm anuales (Servei Metereològic de Catalunya 2011).

El paisaje está compuesto por extensas planicies de áreas agrícolas caracterizadas por un mosaico de pastizales, cultivos y fragmentos de bosque, mientras que en los relieves dominan bosques y matorrales. Las tres áreas de estudio, como la mayoría de los bosques de la zona, presentan similitudes de carácter estructural y están dominadas por el pino carrasco *Pinus halepensis* en primer término y la encina *Quercus ilex* secundariamente. Los pinares de *P. halepensis* y *P. pinea*, juntamente con los encinares y alcornoques, son los principales representantes de los bosques perennifolios mediterráneos que se extienden hasta el nivel del mar (Boada 2003), ocupan una buena parte de las comarcas de Barcelona y Girona, y están bien adaptados a tierras áridas, rocosas y de escasas precipitaciones.

Los pinares de *P. halepensis* de las tres áreas de estudio tienen, en su estrato inferior, 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 carrasquilla *Quercus coccifera*, así como gramíneas *Brachypodium retusum* e *Hyparrhenia hirta*. En el caso de los arbustos, *Q. coccifera* es especialmente abundante en Ventalló y Torroella de Montgrí mientras que

el madroño *Arbutus unedo*, además de las otras especies citadas, está presente en Cistella. Las tres zonas de estudio sufrieron el impacto de los incendios en los veranos de diferentes años: el 26 de Setiembre del 2004 en Torroella de Montgrí (donde ardieron 627 hectáreas) y el 4 y 5 de Agosto del 2006 en Ventalló (1011 hectáreas quemadas) y Cistella (250 hectáreas quemadas) respectivamente (Figura 1).

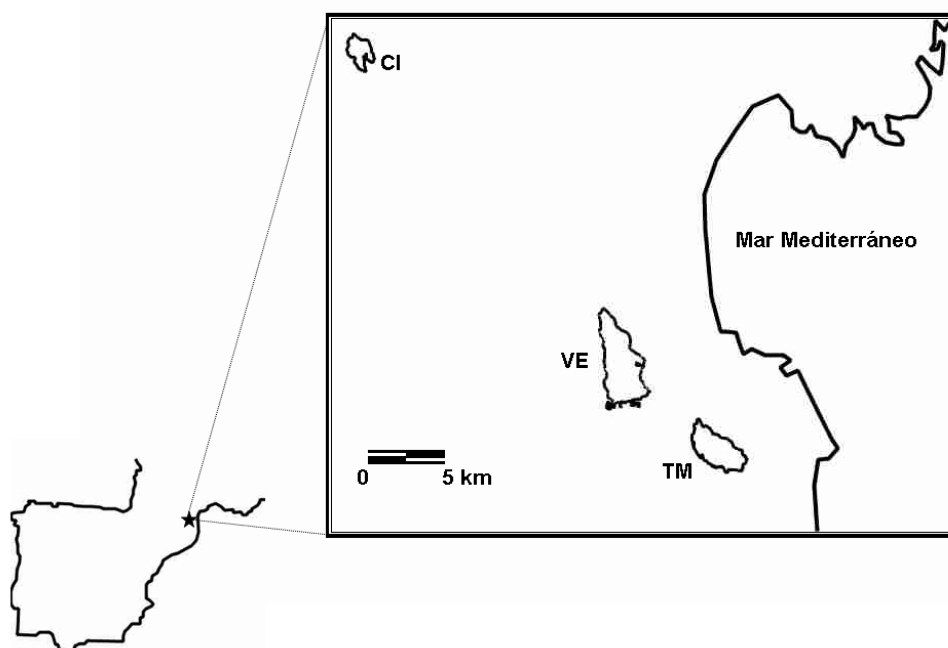


Figura 1. Ubicación de las tres áreas de estudio en el noreste de la Península Ibérica, Catalunya, España: TM, Torroella de Montgrí; VE, Ventalló; y CI, Cistella.

Excluyendo el matorral quemado, en Ventalló ardieron aproximadamente 613 hectáreas de bosque, mientras que en Torroella de Montgrí y Cistella se quemaron 188 y 170 hectáreas de bosque respectivamente. La madera quemada en Torroella de Montgrí fue extraída con apoyo de la subvención pública mayoritariamente y con el objetivo principal de la utilización de los troncos como madera, en Ventalló el uso prioritario fue la producción de biomasa como fuente de combustible y en Cistella se dio una combinación de ambos usos (Rost 2011). La gestión del aprovechamiento fue diferente en términos de su cronología y del impacto ambiental generado. En Torroella de Montgrí la gestión forestal post incendio se realizó mayoritariamente en fincas de titularidad pública y fue coordinada por ingenieros forestales de la Generalidad de Catalunya. En esta zona se intentó reducir el impacto ambiental del incendio y de la

propia tala sobre el suelo y la vegetación, mediante la creación de montículos de leña, producto del apilamiento de los restos de ramas y troncos ubicados de forma perpendicular a la pendiente del terreno. En Cistella y Ventalló, en cambio, los restos de ramas producto de la extracción de la madera se dejaron dispersos por el terreno o puntualmente se agruparon en pequeños amontonamientos. En Ventalló, concretamente, se encuentra una mayor presencia de ramas de porte pequeño distribuidas de forma dispersa. A pesar que Cistella y Ventalló se incendiaron en las mismas fechas, Cistella ya había sido talada en el 2008, completamente a diferencia de Ventalló que empezó a ser aprovechada forestalmente en el primer invierno post incendio empezando en sectores distantes al área de estudio y la totalidad de la gestión se concretó en un tiempo prolongado de casi tres años.

Cabe destacar como caso particular, que una vez establecida la zona de estudio en Ventalló, la mayoría de los árboles quemados en el área se encontraban en pie. No obstante, dos años después del incendio (verano del 2008), justamente después del muestreo de verano, se inició la gestión de la madera quemada en el área de estudio, lo cual afectó 16 de las 28 estaciones de muestreo instaladas (especialmente aquellas ubicadas en la zona central del área quemada). En el área central del incendio, “la corta de salvamento” (*salvage logging*) fue severa y muy pocos árboles quemados permanecieron en pie. A diferencia de lo ocurrido con los árboles quemados, no fueron extraídos los árboles vivos que estaban de forma aislada en el área central ni aquellos presentes en pequeños parches de bosque no quemado. En esta misma zona de Ventalló, concretamente en la periferia del incendio (zona en la que se encontraban las estaciones de 0 a 25 metros del perímetro del incendio), la extracción de la madera fue más selectiva, y sólo los pinos completamente quemados fueron cosechados mientras los pinos vivos fueron dejados en pie. En consecuencia las estaciones de muestreo más próximas al perímetro del incendio experimentaron un menor impacto de la gestión forestal viéndose esto reflejado en una mayor cobertura arbórea, arbustiva y herbácea en comparación con lo ocurrido en las estaciones ubicadas hacia el interior del área quemada.

3.2 Criterios de selección y descripción de las especies de estudio

En pinares de *Pinus halepensis* quemados recientemente, se encuentran rebrotes de *Quercus coccifera* L. y *Pistacia lentiscus*; especies que ya eran dominantes en el periodo anterior al incendio (Goudelis *et al.* 2007). Estos rebrotes alcanzan en pocos años un porte similar al que tenía la planta antes del fuego (Pausas *et al.* 1999, Konstantinidis *et al.* 2005). Sin embargo, la velocidad de crecimiento de la vegetación tras el fuego depende de muchos factores, entre ellos la intensidad del incendio, la disponibilidad de agua, la cobertura del suelo y la gestión post incendio (Ubeda *et al.* 2006, Casady *et al.* 2010). La producción de frutos en plantas con frutos carnosos es menor en condiciones de dosel cerrado que en claros producidos por perturbaciones naturales o por la tala de árboles, debido a la cantidad de luz y la reducción de la competencia con otras plantas. En el caso de *Smilax aspera*, a pesar de ser una especie que logra reproducirse poco tiempo después de la perturbación, presenta una distribución por parches (Greenberg *et al.* 2007), lo cual era una limitante adicional a considerar ante la perturbación del estrato arbustivo como consecuencia de la extracción de la madera quemada en el área de estudio.

Por tanto, la selección de las especies para el estudio de la remoción predispersiva de semillas estuvo condicionada inicialmente por la presencia/abundancia de especies de plantas y luego por la eficiencia en la producción de frutos de la zona quemada y no quemada. El lentisco (*Pistacia lentiscus*) fue considerado *a priori* como la especie idónea para trabajar tanto el componente pre-dispersivo como el post dispersivo, ya que es una especie común en el área de estudio y porque produce numerosos frutos. No obstante se pudo observar en un estudio inicial que la mayoría de las semillas analizadas no eran viables, ya sea por el aborto de embriones o por partenocarpia (Jordano 1989). Este hecho no permitiría obtener una muestra de semillas suficiente para los dos años de estudio y por tanto se descartó su utilización. Como alternativa, se consideraron para el experimento de remoción predispersiva a la zarzaparrilla *Smilax aspera* y a la coscoja *Quercus coccifera* (éste con frutos no carnosos), las cuales eran también especies más abundantes en el área de estudio. La producción de frutos carnosos en la rubia brava *Rubia peregrina*, existió solamente en 2008 y en el área quemada, por lo que se hizo el seguimiento solamente en este periodo.

Para el experimento de remoción postdispersiva se decidió usar dos especies comerciales de semillas de tamaño pequeño, el cáñamo *Cannabis sativa* y el mijo *Panicum miliaceum*, las cuales en una prueba preliminar no mostraron diferencias en las tasas de remoción al compararlas con semillas de *P. lentiscus*

➤ *Quercus coccifera*

Esta planta arbustiva, raramente arborescente se mantiene verde todo el año, es conocido como coscoja y pertenece a la familia Fagaceae (López-González 2004). Es bastante ramificado con hojas duras y espinosas en sus márgenes (Bolòs *et al.* 2005). Tiene flores masculinas y femeninas muy pequeñas en la misma planta. En Catalunya se encuentra ampliamente distribuido por debajo de los 1000 m exceptuando en Pirineos, la Plana de Lleida y el Delta del Ebro. Es una especie bastante resistente al frío y a la sequía. Se encuentra principalmente en pinares de pino carrasco, incrementado su abundancia en áreas de menor recubrimiento arbóreo pero de mayor recubrimiento arbustivo (Lloret *et al.* 2009). Su fruto es una bellota o nuez alargada de cubierta lustrosa coriácea, rodeada en la base por una cubierta cornea con escamitas (López-González 2004). Este fruto es apetecido por roedores (Pons & Pausas 2007, Perea *et al.* 2011e) y se utiliza en la alimentación de cerdos y cabras, aunque estos últimos prefieren la nuez de la encina (López-González 2004).

➤ *Smilax aspera*

Es una liana siempreverde de la familia Smilacaceae conocida como zarzaparrilla y bastante común en las comarcas litorales o de clima suave en la región Mediterránea (López-González 2004). En Catalunya se encuentra principalmente en pinares de pino carrasco, encinares, matorrales litorales y alcornocales, en general por debajo de los 700 m. Crece en sitios soleados, variando su abundancia en función del recubrimiento arbustivo y formando frecuentemente agrupaciones densas (Lloret *et al.* 2009). Es bastante espinosa, de hojas coriáceas acorazonadas, brillantes y de variado tamaño. Se adhiere a las plantas vecinas mediante zarcillos ubicados en la base del peciolo de sus hojas (Bolòs *et al.* 2005). Su floración ocurre en el verano o principios de otoño (López-González 2004). Es dioica (flores masculinas y femeninas en plantas separadas) y tiene flores color verde amarillenta o verde rojizas en forma de ramilletes colgantes. Posee

frutos tipo bayas globosas de superficie brillante y color rojo o negro de unos 7 mm con 1 a 3 semillas (Pascual 1990, López-González 2004). Las semillas de *S. aspera* son ricas en ácidos oleico y linoleico (Özgül 2005) mientras que en la piel de las bayas se ha encontrado una alta concentración de antocianinas (Longo y Vasapollo 2006).

➤ *Rubia peregrina*

Es una planta rastrera, perenne, de la familia Rubiaceae, que se conoce como rubia brava o raspalenguas por la textura áspera de sus hojas. Se encuentra en bosques esclerófilos, matorrales y encinares (Bolòs *et al.* 2005), en Catalunya se encuentra de forma dispersa frecuentemente debajo de los 1200 m y especialmente en pinares de *Pinus nigra*, *Pinus halepensis*, *Pinus sylvestris*, todos ellos con bajo recubrimiento arbóreo y denso sotobosque (Lloret *et al.* 2009). Sus inflorescencias tienen flores de color verde-amarillento (Bolòs *et al.* 2005). Sus frutos, carnosos negros y esféricos (Bolòs *et al.* 2005), pueden ser consumidos por vertebrados frugívoros, al igual que los de la zarzaparrilla (Herrera 1998). En estos frutos se encuentran también presentes las antocianinas (Longo *et al.* 2007).

➤ *Cannabis sativa*

Es una hierba anual de la familia Cannabaceae ampliamente utilizada en el Viejo Mundo en la industria textil dada la calidad de sus fibras y en el sector alimenticio por el alto contenido nutricional de sus componentes, entre ellos varios aminoácidos esenciales, el ácido linoleico (omega-6) y el ácido alpha-linoleico (omega-3) (Li *et al.* 2010, Johnson 1999, Callaway 2004). Sus semillas contienen más de un 30% en aceites y casi un 25% de proteínas, aparte de la considerable cantidad de fibra, vitaminas y minerales. La planta es dioica y sus flores producen cientos de semillas, las cuales son fuente de alimento atractivo en época de cosecha tanto para aves migratorias como para roedores (Callaway 2004). Son también utilizadas para la alimentación de aves en cautiverio. Existen diversas variedades de *C. sativa*, las cuales varían en la composición química de sus constituyentes y, por tanto, en su utilización. Las semillas de cáñamo utilizadas en el estudio tienen un tamaño promedio de 4 mm y un peso promedio de $1,0050 \pm 0,0002$ g (n=15).



Figura 2. Semillas de *Cannabis sativa* (Fuente: Steve Hurst @ USDA-NRCS PLANTS Database, 2011)

➤ *Panicum miliaceum*

El mijo es una hierba anual gramínea de la familia Poaceae que actualmente se cultiva mundialmente, tradicionalmente se ha utilizado como alimento de pájaros y como complemento dietético de personas celíacas por su carencia de gluten. Las semillas de color crema, amarillo, rojo-anaranjado o marrones crecen en espigas y son de un tamaño pequeño; entre los 2-3 mm de diámetro y un peso promedio de $0,0047 \text{ g} \pm 0,0002 \text{ g}$ ($n=15$).



Figura 3. Semillas de *Panicum miliaceum* (Fuente: Steve Hurst @ USDA-NRCS PLANTS Database)

3.3. Diseño experimental y muestreo de campo

3.3.1. Remoción predispersiva de semillas

Las pruebas de remoción predispersiva de semillas por parte de vertebrados tienen como objetivo principal evaluar si existen diferencias en los patrones de remoción de semillas de frutos carnosos y no carnosos, considerando el hábitat (quemado-no quemado), el año (2008-2009) y la interacción entre ambos factores. 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). En el área de estudio de Ventalló, se seleccionó una zona quemada y otra no quemada adyacente a la zona quemada. 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 distribuyó ampliamente, de forma aislada o en parches de mediano a gran tamaño, especialmente en el área quemada. En esta misma área, *Smilax aspera* y *Rubia peregrina* se encontraron 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 frutos carnosos seleccionados fueron más distantes entre ellos 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 (Figura 4). En *Q. coccifera* se observó que en el área quemada los rebrotes tenían un porte pequeño (<50 cm de altura) a diferencia de la robustez de la mayoría de plantas encontradas en el área no quemada (cercasas o superiores a los 100 cm de altura).

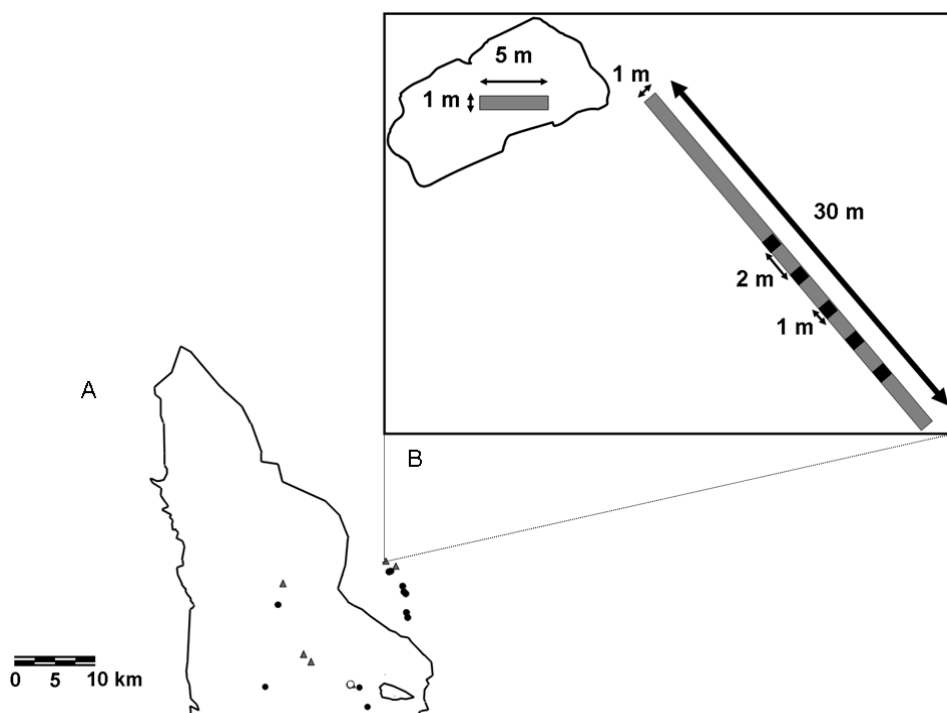


Figura 4. Ubicación espacial de los parches de *Quercus coccifera* (triángulo gris), *Smilax aspera* (círculo negro) y *Rubia peregrina* (círculo blanco) dentro del área quemada y no quemada en que se colocaron los tratamientos de exclusión y no exclusión de las ramas/racimos en Ventalló (A) y diseño experimental de la estimación de frutos para cada parche de vegetación (B). Otoños 2008-2009.

3.3.2. Experimentos de exclusión

El primer muestreo realizado en el año 2008 incluyó a *R. peregrina*, *S. aspera* y *Q. coccifera*, mientras que el muestreo de 2009 se realizó sólo con *S. aspera* y *Q. coccifera*, debido a las variaciones interanuales observadas en la producción de frutos de las tres especies. Del total de ramas o racimos seleccionados para cada especie, la mitad se excluyeron de la remoción por vertebrados e insectos mediante su envoltura con malla fina de cedazo metálica de 0,2 cm de abertura (ramas/racimos excluidos) y la otra mitad se dejaron descubiertos (ramas/racimos no excluidos); todos marcados con cinta para su posterior localización (Figura 5).

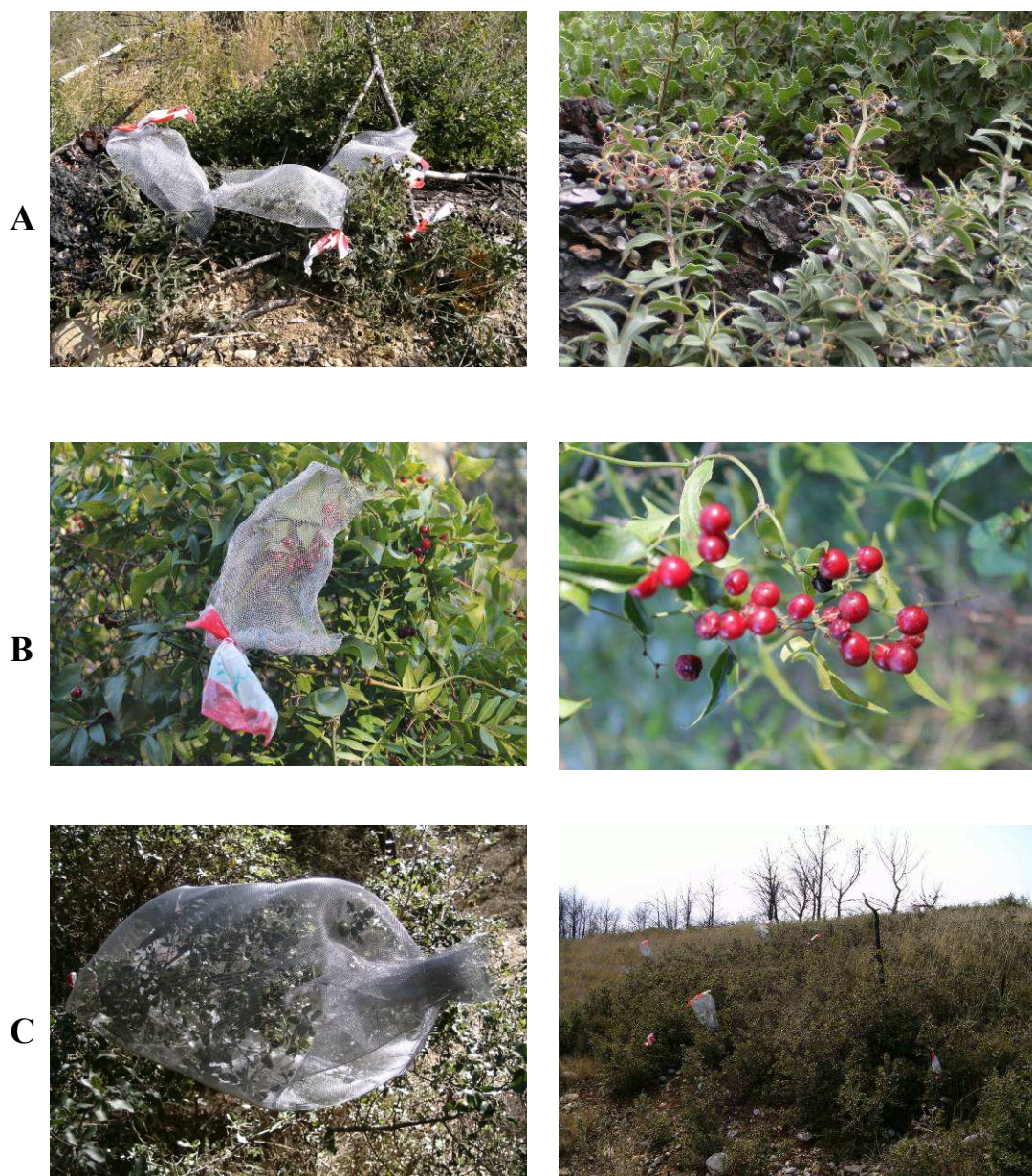


Figura 5. Tratamientos de exclusión (izquierda) y no exclusión (derecha) en el experimento de remoción predispersiva en el que se aprecian las tres especies de estudio: *Rubia peregrina* (A), *Smilax aspera* (B) y *Quercus coccifera* (C). En el caso de *Q. coccifera* también se observan algunas ramas excluidas y marcadas en un parche de vegetación del área quemada.

Al seleccionar y marcar las ramas/racimos utilizadas se 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 o tasa de remoción, hasta que la cantidad de frutos adheridos a las ramas fuera o se aproximará a cero.

En el muestreo del 2008 se trabajó con 40 ramas de *Q. coccifera* (20 excluidas y 20 no excluidas), 12 racimos de *S. aspera* (6 excluidos y 6 no excluidos) y 20 ramas de *R. peregrina* (10 excluidas y 10 no excluidas) en el bosque quemado, y con 24 ramas de *Q. coccifera* (12 excluidas y 12 no excluidas) y 8 racimos de *S. aspera* (4 excluidos y 4 no excluidos) en el bosque no quemado. En el muestreo del 2009 se evaluó *Q. coccifera* solo en el bosque quemado debido a la escasa disponibilidad de frutos en áreas de bosque no quemado ese año mientras que *S. aspera* se evaluó en ambos ambientes (quemado y no quemado). En el caso de la primera especie se utilizaron 30 ramas (15 excluidas y 15 no excluidas) y en la segunda especie 20 racimos en el área quemada y 20 en la no quemada (10 excluidos y 10 no excluidos por sitio). *Rubia peregrina* sólo fue seleccionada el primer año debido a su escasa disponibilidad de frutos en los dos periodos y áreas de muestreo.

3.3.3. Estimación de la producción de frutos

La estimación de la producción de frutos se realizó en fechas próximas a la finalización del marcaje y montaje de los experimentos de exclusión para todas las especies seleccionadas en cada periodo de muestreo (Cuadro 1). Dicha estimación se realizó una única vez en cada área quemada y no quemada mediante conteos en los parches de vegetación seleccionados (producción del parche) y en sus alrededores (producción del hábitat). La producción del parche se estimó mediante un transecto de 5 m de longitud y un metro de anchura, colocado sobre la longitud mayor del parche de vegetación. Se contó la cantidad de frutos de cada especie de planta presente a lo largo y ancho del transecto. En total, se muestreo un área de 5 m² por parche. Por otro lado, la producción de frutos del hábitat se estimó mediante un transecto de 20 m, situado a 10 m de distancia del parche y orientado de forma aleatoria aunque perpendicular al parche de vegetación. Para el conteo se utilizaron cinco áreas de 1 m² distanciadas entre sí por dos metros sobre la línea imaginaria del transecto. En total se muestreó un área de 5 m² por transecto (ver Figura 4). En el año 2008, se seleccionaron seis parches de vegetación en el bosque quemado (dos de *Q. coccifera*, dos de *R. peregrina*, y dos de *S. aspera*) y cuatro en el no quemado (dos de *Q. coccifera* y dos de *S. aspera*) mientras que en el 2009 cinco en el área quemada (tres de *S. aspera* y dos de *Q. coccifera*) y cinco de *S.*

aspera en el área no quemada. Durante el muestreo se contaron el número de frutos carnosos y no carnosos adheridos a las plantas y aunque la variabilidad temporal en el número de frutos no puede evaluarse en un único muestreo, los conteos se realizaron cuando la mayoría de los frutos ya estaban desarrollados en tamaño.

Cuadro 1. Periodos de montaje de los experimentos de exclusión de ramas o racimos, de la estimación de la producción de frutos y tiempos de seguimiento para los conteos del experimento de remoción predispersiva de semillas iniciados en el otoño del 2008 y del 2009.

Muestreo	Especie de planta	Periodo de marcaje y montaje de los experimentos de exclusión de frutos	Periodo de muestreo para la estimación de la producción de frutos	Periodo de seguimiento de los conteos en las ramas excluidas y no excluidas
OTOÑO 2008	<i>Rubia peregrina</i>	29 setiembre		29 setiembre 2008 al 09 abril 2009
	<i>Smilax aspera</i>	16 octubre	27-30 octubre	16 octubre 2008 al 09 abril 2009
	<i>Quercus coccifera</i>	01-06 octubre		01-06 octubre 2008 al 12 enero 2009
OTOÑO 2009	<i>Smilax aspera</i>	5-10 octubre	29 octubre	5 octubre 2009 al 28 mayo 2010
	<i>Quercus coccifera</i>	30 octubre-3 noviembre	3-18 noviembre	30 octubre al 29 diciembre 2009

3.3.4. Remoción postdispersiva de semillas

Los experimentos de remoción postdispersiva de semillas tienen por objetivo evaluar diferencias en los porcentajes de remoción de semillas considerando hábitats (quemado-no quemado), cobertura vegetal de los microhábitats, periodos de muestreo, distancia al margen más próximo no quemado y gestión forestal tanto para vertebrados como para hormigas. Este experimento se realizó solamente en la zona de Ventalló debido a la gran extensión del área quemada (más de 1000 ha) y a que es la única de las tres áreas de estudio que presenta una zona boscosa no quemada de tamaño considerable en sus alrededores, así como un parche de bosque no quemado en el interior del área quemada. Para la ubicación de las estaciones de muestreo se seleccionaron tres áreas de estudio, una en la zona quemada (AQ) y dos en zonas de bosque no quemado (ANQ1, ANQ2 ambos considerados como controles) y contiguas al área quemada. La ubicación de las

estaciones de muestreo en las áreas no quemadas abarcó una extensión aproximada de 500 m² para el ANQ1 y de 1125 m² para el ANQ2 mientras que en el AQ fue de seis hectáreas.

El experimento de remoción de semillas se llevó a cabo en cada estación del año (denominada ‘periodo de muestreo’ en el análisis estadístico) durante dos años desde el invierno del 2007-2008 (segundo invierno después del incendio) hasta el otoño del 2009 (cuarto otoño después del incendio). En el área quemada, las estaciones de muestreo se colocaron a lo largo de cuatro líneas imaginarias, más o menos paralelas, separadas entre sí por una distancia mínima de 25 m. Sobre cada línea, desde el perímetro del incendio hacia la parte central del área quemada, se colocaron las estaciones de muestreo a aproximadamente 0, 25, 50, 100, 200, 400 y 800 m del perímetro del área quemada y en sitios similares dominados por especies herbáceas y arbustivas. Cada estación de muestreo fue georeferenciada y posteriormente se determinó su distancia al punto más próximo del perímetro del área quemada, así como su distancia al parche de bosque no quemado dentro del área del incendio. La distancia mas corta de ambas medidas para cada estación de muestreo se denominó distancia mínima al margen no quemado (ver ejemplo en Figura 6). Estas tres medidas de distancia fueron utilizadas posteriormente en el análisis de los datos. En las dos áreas no quemadas (controles), la ubicación de las estaciones de muestreo se realizó a lo largo de un transecto en la parte interna del bosque evitándose zonas muy abiertas producto de la incidencia de claros y caminos. El principal criterio que prevaleció al establecer las estaciones fue que éstas quedaran bajo condiciones internas de bosque, es decir, siempre bajo la cobertura del dosel. Estas estaciones fueron separadas entre si unos 15 m en zonas en que prevalecía un estrato vegetal formado mayoritariamente por pino carrasco (*P. halepensis*) y especies arbustivas y herbáceas características de dichos pinares.

Cada estación de muestreo era una unidad experimental con tres tratamientos: exclusión de vertebrados (EV), exclusión de hormigas (EH) y no exclusión (NE), que fueron espacialmente alternados. Cada tratamiento constaba de tres placas de Petri, cada una con diez semillas (cinco de cada especie de estudio; *Cannabis sativa* y *Panicum miliaceum*) que fueron colocadas de manera visible, evitando los arbustos o ramas y separándolas entre si por dos metros (Figura 6).

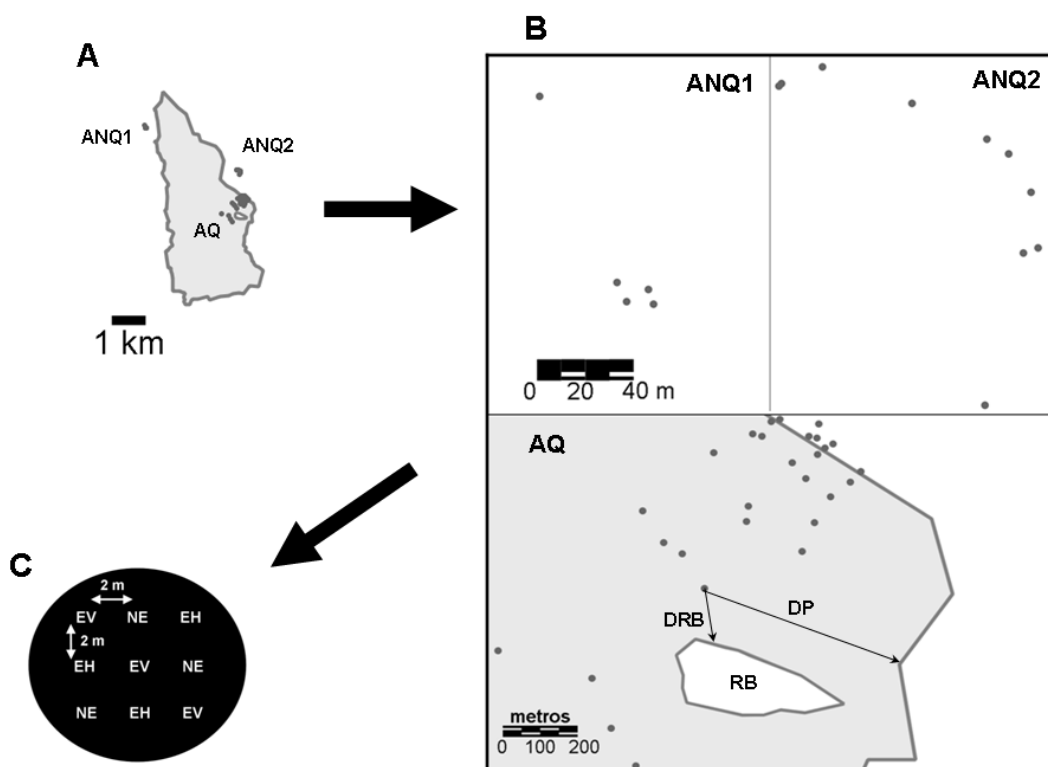


Figura 6. Ubicación de las tres áreas de estudio, donde ANQ1 y ANQ2 son los controles o áreas de bosques no quemados y AQ es el área quemada, que se muestra en color gris (en A y B) y PB es el parche de bosque no quemado. Las estaciones de muestreo en las tres áreas se representan con puntos negros. Para cada estación de muestreo del área quemada se midió la distancia mínima al parche de bosque no quemado (DPB) y la distancia mínima al perímetro del incendio (DP). Posteriormente para cada estación se definió la distancia mínima al margen no quemado, referida ésta como la menor de las dos medidas anteriores, que para el caso del punto representado en la figura coincide con la DPB. La unidad experimental en cada estación de muestreo incluye tres tratamientos (EV: exclusión de vertebrados, EH: exclusión de hormigas y NE: no exclusión) (C). Nótese que algunas estaciones de muestreo marcadas con el dispositivo GPS quedan fuera del perímetro del incendio, debido al margen de error normal de este dispositivo y por ubicarse en una zona de transición (línea de fuego) entre el área quemada y el área de bosque no quemado.

El tratamiento EV consistía de una placa de Petri cubierta con malla metálica de 0,8 cm de abertura para prevenir el acceso a las semillas por parte de roedores y aves. En el centro de la placa se colocó un anillo plástico circular que retenía las semillas, y a la altura de este, y sobre la malla metálica, se superpuso un pequeño cuadro de malla mosquitera de 1 mm de abertura que funcionó como refuerzo para evitar que las semillas fueran extraídas por vertebrados. El tratamiento EH consistió en una placa de Petri abierta en la que las semillas fueron fijadas con pegamento transparente resistente

al agua para evitar pérdidas en caso de lluvia o humedad significativa. El tratamiento NE, de libre acceso a aves, roedores y hormigas, consistió en una placa de Petri abierta con semillas sueltas (Figura 7).

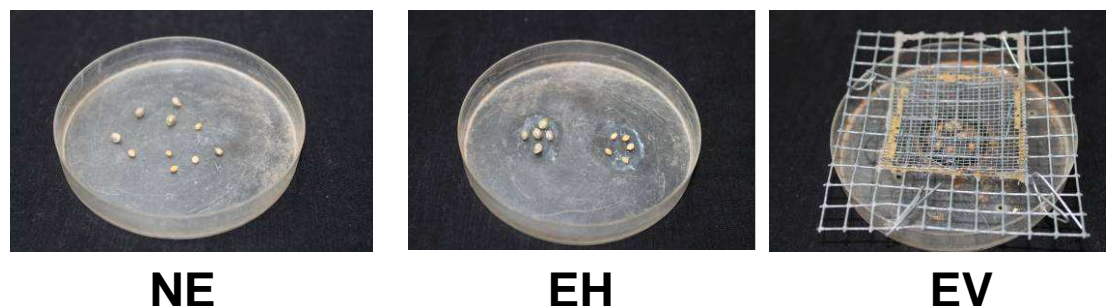


Figura 7. Tratamientos (NE: no exclusión o libre acceso, EH: exclusión de hormigas, EV: exclusión de vertebrados) para los experimentos de remoción postdispersiva de semillas.

En total, en el área quemada había 28 estaciones de muestreo x 3 tratamientos x 3 placas x 10 semillas (= 2520 semillas) mientras que en las áreas no quemadas se colocaron 15 estaciones de muestreo (5 y 10 en cada bosque control) x 3 tratamientos x 3 placas x 10 semillas (= 1350 semillas) en cada periodo de muestreo. En todo el experimento se monitorearon 20160 semillas en el área quemada y 10800 semillas en el área no quemada. En el análisis de los datos se integraron las semillas contenidas en las tres placas de cada tratamiento de la estación de muestreo, de esta forma para cada tratamiento de la unidad experimental se cuenta con un tamaño muestral de 30 semillas.

Se contaron las semillas a intervalos de uno, dos y cuatro días entre visitas, de forma que correspondieron a los días uno, tres y siete desde la instalación de las unidades experimentales. Las semillas faltantes en relación al total colocado al inicio del experimento fueron contabilizadas como removidas. Con el objetivo de identificar las especies que estaban removiendo las semillas, se usaron 10 cámaras de fototrampéo marca Bushnell Trail Sentry™ modelo 11-9200, las cuales fueron instaladas de forma alternada en las diferentes estaciones de muestreo y a lo largo de seis periodos de muestreo (verano del 2008 a otoño del 2009). Cada cámara permaneció aproximadamente 24 horas (con activación mínima de 30 segundos entre cada fotografía) en cada una de las estaciones de muestreo sobre una placa del tratamiento de libre acceso (NE). Al finalizar el periodo de muestreo correspondiente, se revisó la

tarjeta de memoria de la cámara con el fin de determinar la identidad de los eventuales granívoros que tuvieron acceso a las semillas.

3.3.5. Caracterización de las estaciones de muestreo en relación a la gestión de madera en el área quemada

Dado que el manejo de la madera quemada produce cambios en la estructura del hábitat, debido a la eliminación o modificación de la cobertura arbustiva, de la extracción de los árboles quemados y el incremento de restos de madera en el suelo (Rost *et al.* 2010), se caracterizó cada estación de muestreo una vez finalizada la gestión de la madera en el área de estudio. Esto se hizo mediante el conteo del número de árboles vivos, la presencia de tocones (indicador de los árboles cortados), el cálculo del grado de cobertura del dosel, la estimación de la cobertura vegetal remanente y de la cantidad de ramas en el suelo en un área de 16 m² para cada estación de muestreo. El grado de cobertura de dosel se realizó mediante fotografías tomadas con una cámara digital Fuji Film S5800 en el punto central de cada estación de muestreo, colocando la cámara a metro y medio del suelo y enfocando de forma vertical hacia arriba. A pesar que se acostumbra a utilizar lentes hemisféricos (“ojo de pez”) para la obtención de un mayor ángulo de cobertura (Frazer *et al.* 1999), la escasa disponibilidad de dosel en el área talada permite captar de forma aceptable el nivel de cobertura real presente en el área quemada mediante la utilización de una cámara digital convencional.

Las fotografías tomadas en cada estación de muestreo fueron analizadas mediante el programa Gap Light Analyzer (GLA) versión 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Las estimaciones de cobertura del estrato inferior fueron realizadas por comparación visual con las plantillas usadas por Prodon (1988) para la cobertura de arbustos y por Rost *et al.* (2010) para la cantidad de restos de ramas en el suelo (Anexo 1). Finalmente, se clasificó cada estación de muestreo según la incidencia de la gestión forestal en “gestionada” o no gestionada”. Esta clasificación solo fue realizada para el caso de las estaciones de muestreo localizadas a partir de los 25 m del perímetro del incendio, ya que ninguna estación localizada sobre la línea del perímetro (0 m) fue afectada por la tala.

3.3.6. Remoción postdispersiva de semillas en función de la cobertura vegetal en ambientes quemados y gestionados

La remoción postdispersiva de semillas en función de la cobertura vegetal se evaluó en cada estación del año, desde la primavera del 2009 hasta el invierno del 2010-2011 en Ventalló, Cistella y Torroella de Montgrí en cuatro de los microhábitats predominantes en estas zonas: suelo desnudo de vegetación, gramíneas, ramas acumuladas y arbustivo con *Quercus coccifera* o *Quercus ilex* (Figura 8).

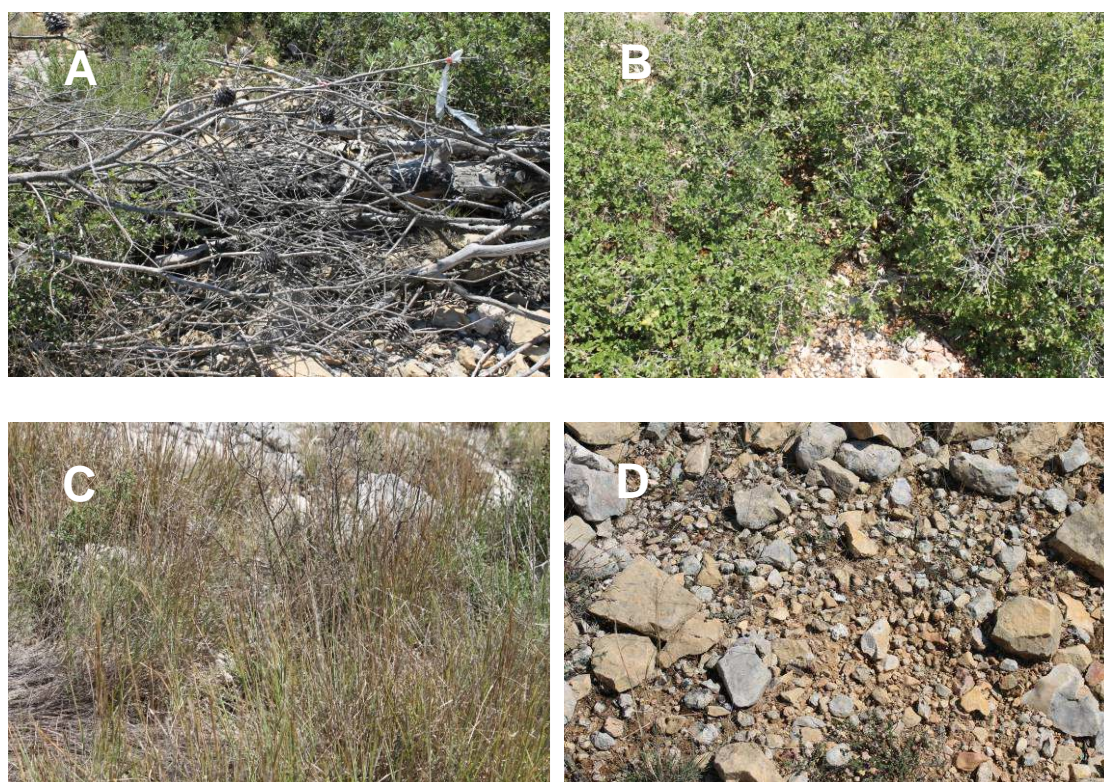


Figura 8. Microhábitats más representativos de las tres áreas quemadas. A. ramas acumuladas, B. arbustivo de *Quercus coccifera*, C. gramíneas y D. suelo desnudo de vegetación.

En cada área quemada se seleccionaron 10 estaciones de muestreo (Figuras 9, 10 y 11) en las cuales se diferenciaban claramente los cuatro microhábitats seleccionados. En cada uno de estos microhábitats se colocaron tres placas de Petri (unidad experimental), cada una representativa de los tratamientos explicados en el apartado de remoción postdispersiva de semillas: exclusión de vertebrados (EV), exclusión de hormigas (EH)

y no exclusión (NE). Cada placa contenía cinco semillas de cáñamo y cinco de mijo; de esta forma para cada tratamiento de la unidad experimental se cuenta con un tamaño muestral de 10 semillas. En cada muestreo se utilizó un total de 360 placas de Petri, es decir 120 placas en cada área de estudio, las cuales se distribuyeron en las 10 estaciones que contenían los cuatro tipos de microhábitats (3 tratamientos x 4 microhábitats) lo que sumó 12 placas/estación. En la totalidad del experimento se monitorearon 9600 semillas (120 placas x 10 semillas x 8 períodos de muestreo). La evaluación de las semillas se efectuó a los dos y seis días después de la instalación de las unidades experimentales.

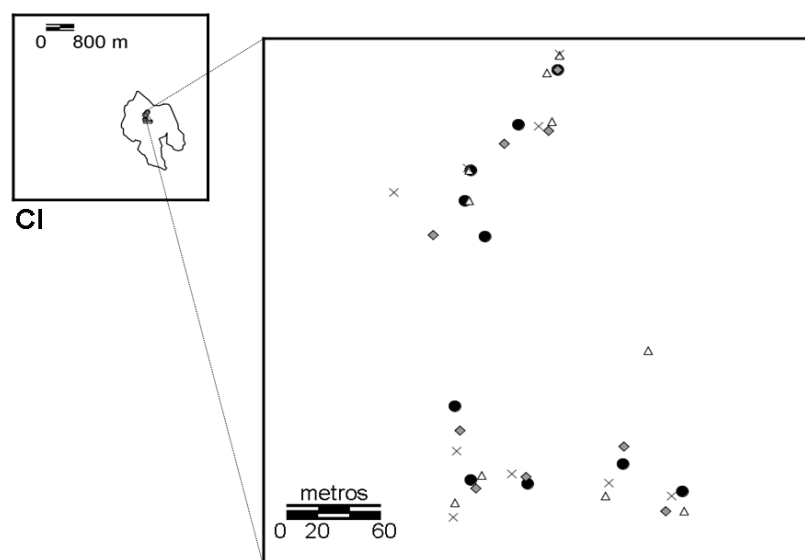


Figura 9. Distribución espacial de las estaciones de muestreo en Cistella según el tipo de microhábitat (círculo: ramas, rombo: arbustivo, triángulo: gramíneas y cruz: suelo desnudo).

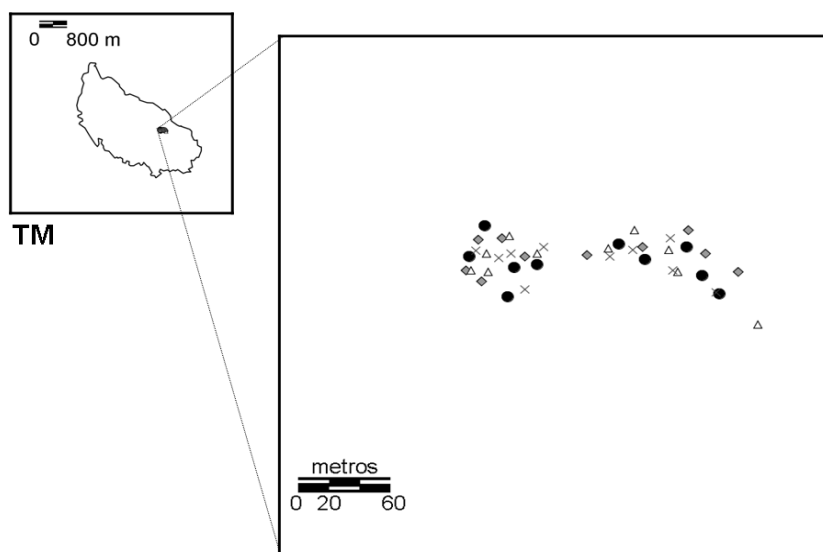


Figura 10. Distribución espacial de las estaciones de muestreo en Torroella de Montgrí según el tipo de microhábitat (círculo: ramas, rombo: arbustivo, triángulo: gramíneas y cruz: suelo desnudo).

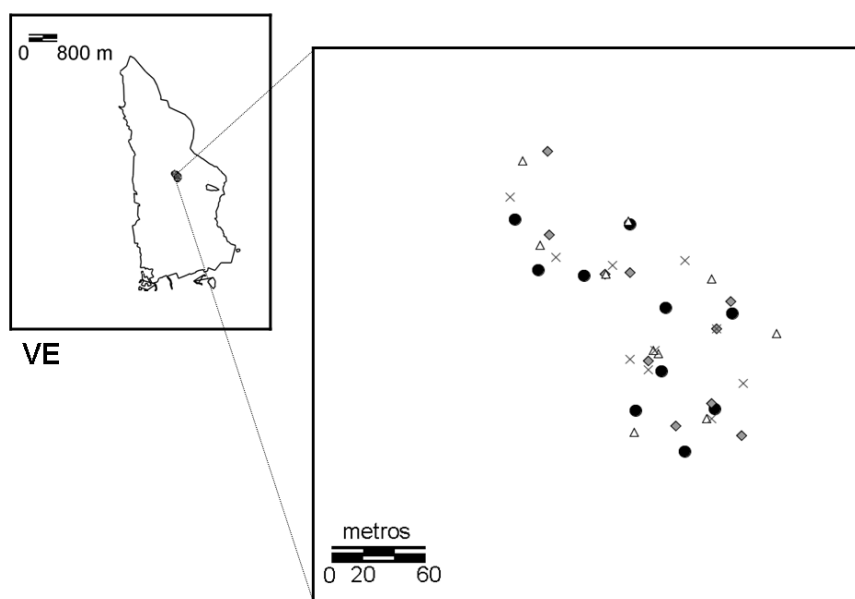


Figura 11. Distribución espacial de las estaciones de muestreo en Ventalló según el tipo de microhábitat (círculo: ramas, rombo: arbustivo, triángulo: gramíneas y cruz: suelo desnudo).

De forma complementaria, en el verano del 2009 (agosto), se evaluaron las comunidades de hormigas en las tres áreas de estudio. Para ello se colocaron trampas de

caída (“Pitfall traps”) con etilenglicol al 20 %. En cada área de estudio se colocaron 40 trampas en la parte central de cada uno de los cuatro microhábitats presentes en cada estación de muestreo, corroborando que la apertura del dispositivo quedara al nivel del suelo. Al cabo de una semana, se recogieron todas las trampas y se analizó su contenido en el laboratorio tomando en consideración diferentes variables: la localidad, el microhábitat, la(s) especie(s) de hormiga (s) y la abundancia específica.

3.4 Análisis estadístico

En el experimento de remoción predispersiva, la variable respuesta fue la diferencia de los promedios de remanencia de frutos entre las ramas con frutos no disponibles y las ramas con frutos disponibles a lo largo del tiempo, ya que esta diferencia representa el nivel de caída y/o remoción de semillas obtenidas al comparar los tratamientos de exclusión y no exclusión de vertebrados. Los promedios de remanencia para cada rama se obtuvieron calculando la cantidad de semillas para cada tiempo con base en la producción inicial de frutos de cada rama. Para efectos del 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 externos (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 una Prueba 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. En el caso de los datos de *S. aspera* se probó la homogeneidad de varianzas y se realizó una transformación de la raíz cuadrada del arco-seno de los promedios de remanencia de semillas para garantizar el supuesto de normalidad. Mediante un ANDEVA de dos vías se evaluó el efecto del periodo de muestreo (2008-

2009) para cada hábitat (quemado-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). Se suprimieron del análisis los datos de remoción predispersiva para *R. peregrina* del 2008 y *Q. coccifera* del 2009 por cuanto no se pudieron seleccionar ramas en el área no quemada debido a la poca disponibilidad de frutos. Ambas pruebas se realizaron usando el paquete estadístico STATISTICA 6.0 y se usó un nivel de significancia $p<0.05$.

Para determinar si la remoción postdispersiva de semillas era diferente entre las áreas quemadas y no quemadas, y si la remoción de semillas en las áreas quemadas fue influenciada por la distancia a los márgenes no quemados, por la gestión de la madera y por la cobertura vegetal presente en los microhábitats, se utilizaron modelos mixtos lineales generalizados (GLMMs) con estructura de error binomial. Los GLMMs permiten ampliar la aplicación de modelos lineales a datos que poseen una distribución no normal, así como evitar problemas derivados de la pseudo replicación espacial y temporal y de la estructura del diseño experimental (Crawley 2007). La variable dependiente fue, en todos los casos, la proporción de semillas removidas, que fue analizada usando una función logit y una distribución binomial. Para el análisis se utilizaron los datos de remoción de semillas medidos a los dos días para el experimento de microhábitats y a los tres días para el experimento de distancias desde la instalación de las unidades experimentales. No se utilizaron los datos de los muestreos posteriores a estos días para minimizar el efecto del pisoteo, y tampoco los referentes a placas destruidas por los jabalíes o alteradas por la incidencia de condiciones meteorológicas indeseadas (perdida de semillas por lluvia y viento en el tratamiento de no exclusión).

Los datos obtenidos en el experimento de remoción de semillas para el AQ, ANQ1 y ANQ2 permitieron analizar diferencias en la remoción total de semillas entre el área quemada y las no quemadas. El tipo de hábitat (quemado “vs” no quemado) se consideró como factor fijo mientras que los términos aleatorios fueron el ‘gremio de granívoros’ (dos categorías), el ‘periodo de muestreo’ (cuatro categorías), y el ‘área de estudio’ (tres categorías) anidado en ‘tipo de hábitat’. Se utilizó la misma estructura en los modelos que probaron de forma separada la remoción de semillas por parte de hormigas y vertebrados, de los que se excluyó el efecto aleatorio ‘gremio de

granívoros'. Para el área quemada AQ, se seleccionó de forma separada para cada gremio de granívoros cual de las tres distancias a los márgenes no quemados (distancia al perímetro del incendio, distancia al parche de bosque no quemado y distancia mínima a cualquier margen no quemado) explica mejor los patrones de remoción de semillas mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC) y manteniendo como términos aleatorios el 'periodo de muestreo' y la 'especie de semillas'. Se evaluó el efecto de la gestión de la madera quemada sobre la remoción de semillas para cada gremio de granívoros mediante la inclusión de la interacción del factor 'gestión' con la distancia que mejor explicó la remoción de semillas en un modelo que incluyó el 'periodo de muestreo' y la 'especie de semilla' como términos aleatorios.

También se analizaron diferencias en la remoción de semillas según el tipo de microhábitat por parte de hormigas y vertebrados, utilizando como variable fija el 'microhábitat' (cuatro categorías) e incluyendo como términos aleatorios el 'periodo de muestreo' (cuatro categorías) y la 'estación de muestreo' (diez categorías) anidado en 'área de estudio' (tres categorías). Para probar de forma separada en vertebrados y hormigas diferencias en la remoción de semillas en función del tiempo transcurrido desde el incendio se utilizó esta misma estructura del modelo. En este caso se incluyó el tiempo transcurrido como factor fijo (cuatro categorías) y se usaron los datos de remoción de semillas obtenidos sólo en Cistella y Ventalló (dado que ambos sitios se incendiaron en el verano del 2006).

Se utilizó la razón de verosimilitud (LR test) para simplificar la estructura de la parte aleatoria de los modelos mediante la eliminación por pasos sucesivos de los términos aleatorios a partir de un modelo plenamente saturado (Bolker *et al.* 2009). Se utilizó el criterio de máxima verosimilitud (ML) en la selección de los modelos y el criterio de máxima verosimilitud restringida (REML) en la estimación de los coeficientes de las variables fijas en los modelos mínimos adecuados obtenidos. Los modelos se validaron mediante la inspección de gráficos de residuos "vs" valores predichos. Todos los modelos y los datos fueron analizados mediante el uso del paquete estadístico R 2.10.1 (R Development Core Team 2009). Los parámetros de los GLMMs se obtuvieron mediante la funciones incluidas en el paquete *lme4* (Bates & Maechler 2010).

4. RESULTADOS

4.1. Remoción predispersiva de frutos no carnosos y carnosos

La variable respuesta de este análisis es la remanencia de bellotas, medida como la diferencia en los porcentajes de remanencia de frutos en *Quercus coccifera* entre los tratamientos de exclusión y no exclusión de depredadores. La remanencia de bellotas presentó diferencias significativas entre el hábitat quemado y el no quemado (Test de Mann-Whitney, $z=2,5205$; $p<0,05$). Las curvas de remanencia de frutos excluidos y no excluidos a lo largo del tiempo en el área quemada presentaron un comportamiento similar en 2008 y 2009. Al mismo tiempo se observó una diferencia casi nula entre ambos tratamientos y una remoción de frutos gradual en todo el período de muestreo. En contraste, en el área no quemada 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 menos de un 15% de las bellotas quedaban disponibles. 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 remanencia de los frutos desde el comienzo del experimento en el área no quemada (Figura 12).

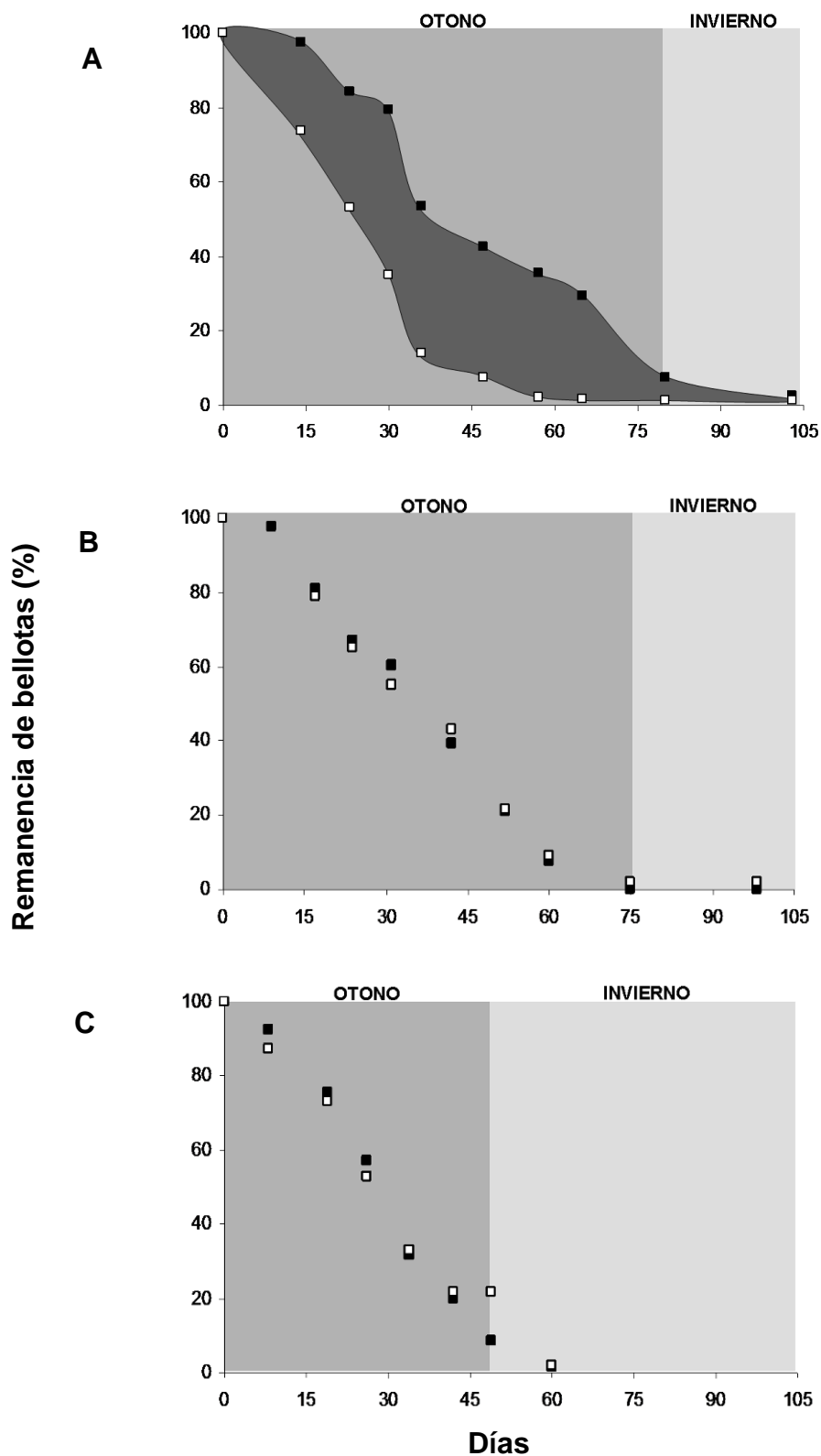


Figura 12. Porcentaje de remanencia de bellotas de *Quercus coccifera* (estimada con base a la producción inicial de frutos) para ramas excluidas (cuadros negros) y no excluidas (cuadros blancos) a lo largo del 2008 en el área no quemada (A) y el área quemada (B), y en el 2009 en el área quemada (C). El área sombreada representa la diferencia en la remoción o pérdida de nueces entre los dos tratamientos.

En el caso de *Smilax aspera*, no se encontraron diferencias significativas en la remanencia de frutos al considerar el hábitat pero sí hubo diferencias significativas al considerar el año y de forma marginal la interacción del hábitat x el año (Cuadro 2).

Cuadro 2. Efectos del hábitat y el año en la diferencia del promedio de remanencia de frutos en *Smilax aspera* (Análisis ANDEVA de dos vías). Los datos fueron normalizados por la transformación de la raíz cuadrada del arco seno. Los valores significativos en $p < 0,05$ son resaltados en negritas.

Factor	g.l	Suma de cuadrados	Cuadrado promedio	F	P
Hábitat (H)	1	33.091	33.091	0.47977	0.501712
Año (A)	1	412.598	412.598	5.98200	0.030828
H x A	1	245.941	245.941	3.56574	0.083392
Error	12	827.678	68.973		

Al comparar ambos años, se observa en el 2008 una mayor remoción en comparación con el 2009, lo que se refleja en la amplitud de las curvas de ambos tratamientos (ver Figura 8). 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 (Figura 13).

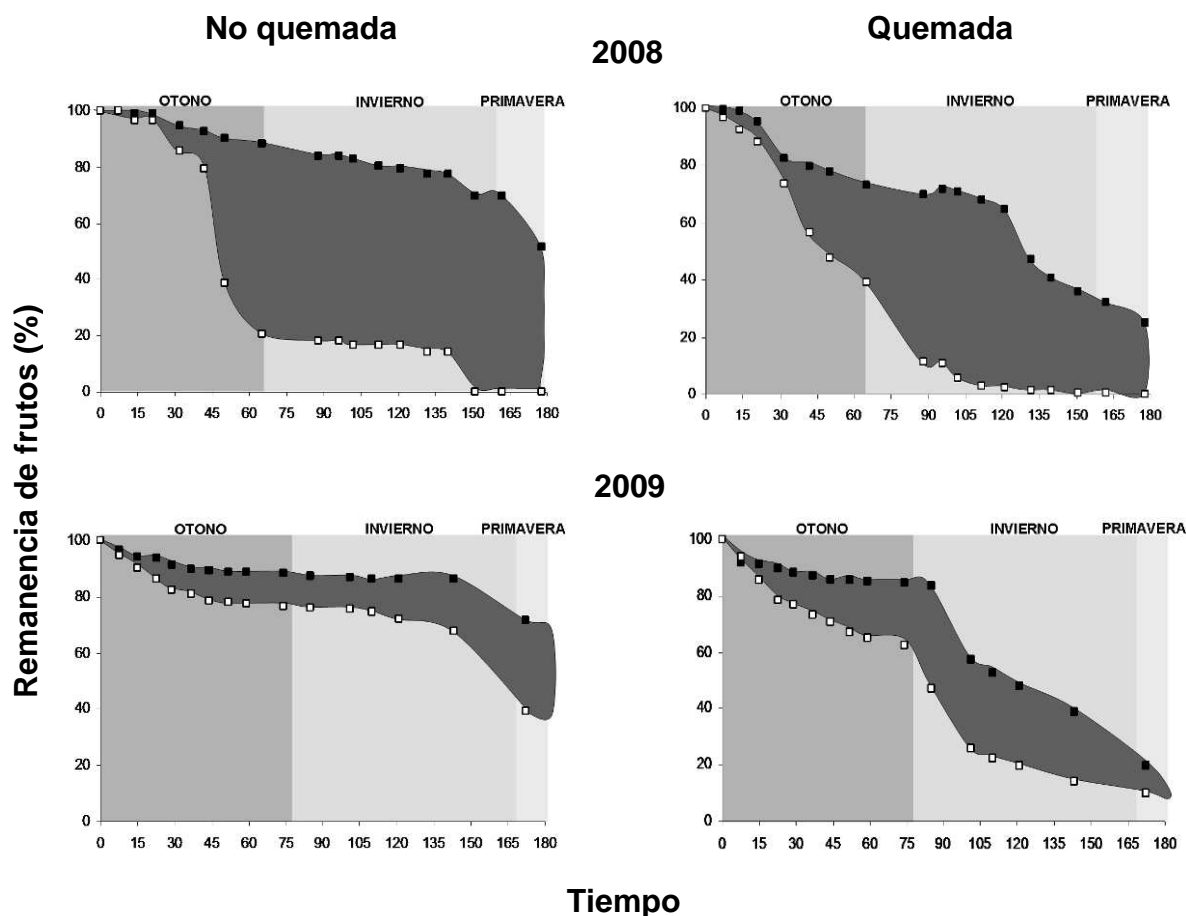


Figura 13. Porcentaje de remanencia de frutos de *Smilax aspera* (estimada con base en la producción inicial de frutos) para ramas excluidas (cuadros negros) y no excluidas (cuadros blancos) a lo largo del tiempo en 2008 y 2009 en el área no quemada y el área quemada. El área sombreada representa la diferencia en la remoción o pérdida de frutos entre los dos tratamientos.

La remoción de frutos en función de su estado de maduración difirió entre las especies de frutos no carnosos y carnosos. Se notó que las bellotas de *Quercus coccifera* las remueven en cualquier momento de su estado de maduración mientras que en el caso de *Smilax aspera* y *Rubia peregrina* se observó la tendencia a una mayor remoción de frutos conforme avanzaba el proceso de maduración de la diáspora (Figuras 13 y 14), lo cual fue corroborado para el caso de los roedores (Figura 15).

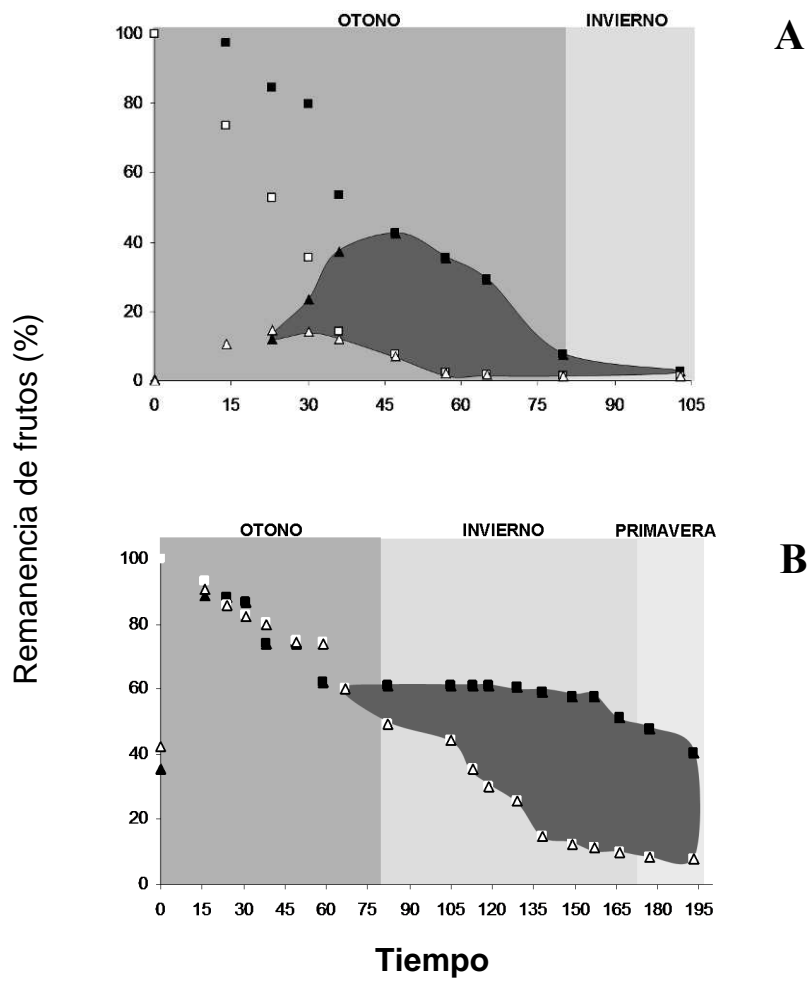


Figura 14. Remanencia total de frutos maduros excluidos y maduros no excluidos para A). *Quercus coccifera* en el área no quemada y B). *Rubia peregrina* en el área quemada.

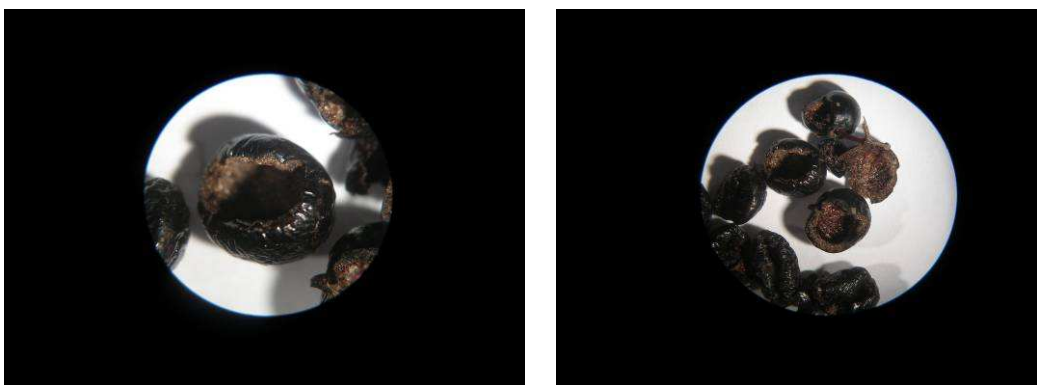


Figura 15. Diásporas de *Rubia peregrina* con las semillas extraídas provenientes del tratamiento de no exclusión en el área quemada de Ventalló, Otoño del 2008.

En el caso de la producción de frutos en las especies seleccionadas para el experimento de remoción predispersiva los resultados sugieren que en condiciones de parche las plantas parecen más productivas. En áreas contiguas a los parches, la disponibilidad de plantas reproductivas fue menor y también la cantidad de frutos que poseían. Se observaron variaciones interanuales en la productividad de las especies de estudio, siendo el área quemada mas productiva en el 2008 dados los resultados obtenidos para las tres especies de estudio mientras que en el 2009 se observó que *S. aspera* era la especie más productiva tanto en el área quemada como en la no quemada. En la estima de la producción promedio global de frutos del 2009 en el área no quemada, *S. aspera* fue la segunda especie mas abundante después de *Pistacia lentiscus* (ver Cuadros 3 y 4 y Anexo 2).

Cuadro 3. 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/m2)	29,95	12,98	17,62	56,41

Cuadro 4. 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 (ad: ausencia de datos por la inexistencia de plantas con frutos en ese momento).

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

4.2 Remoción postdispersiva de semillas en el hábitat no quemado vs. el quemado

Este estudio fue realizado en tres áreas de la zona de Ventalló (una quemada y dos áreas de bosque no quemado circundantes a la zona del incendio) durante dos años desde el invierno del 2007-2008 hasta el otoño del 2009. La remoción total de semillas (medida como el porcentaje de las semillas ofrecidas que fueron removidas) fue levemente mayor en el hábitat no quemado (promedio \pm ES: $24,7 \pm 1,3\%$) que en el quemado ($22,6 \pm 0,9\%$), pero estas diferencias no fueron significativas (GLMM: coef=-0,25; $z=-0,49$; $p=0,61$). Los vertebrados fueron los principales removedores postdispersivos de semillas tanto en el hábitat no quemado ($33,09 \pm 2,47\%$ del total de semillas

ofrecidas) como en el quemado ($23,29 \pm 1,68\%$), mientras las hormigas removieron una mayor cantidad de semillas en el hábitat quemado ($4,86 \pm 0,42\%$) en comparación con el no quemado ($2,18 \pm 0,50\%$) (Figura 16). Aun cuando la remoción total de semillas difirió entre los dos hábitats en ambos gremios de granívoros, fue significativa para el caso de las hormigas (GLMM: coef=0,93; $z=6,75$; $p<0,001$) pero no para los vertebrados (GLMM: coef=-0,73; $z=-1,20$; $p=0,22$).

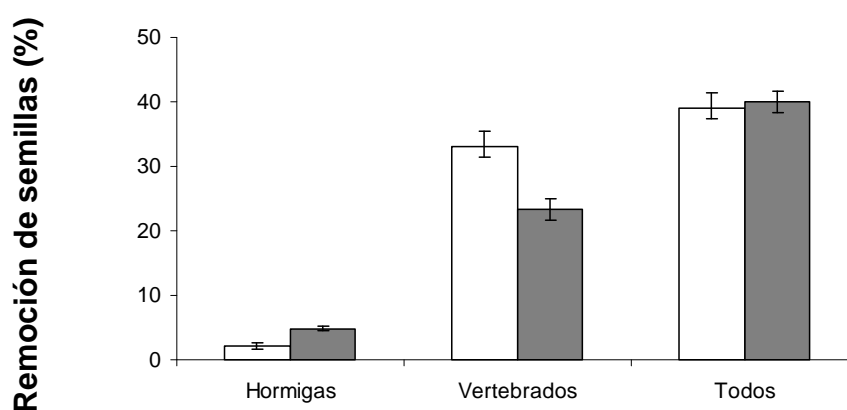


Figura 16. Porcentaje de semillas removidas (promedio \pm error estándar) en el hábitat quemado (barra gris) y no quemado (barra blanca) para los tres tratamientos: acceso a hormigas, acceso a vertebrados y libre acceso a todos.

Los roedores son los principales removedores de semillas. Las evidencias indirectas (orines, heces y restos de semillas) en las placas así lo indican. De hecho, en la mayoría de las ocasiones en que ocurrió depredación se encontraron restos de semillas en las placas. La actividad por parte de los roedores en las placas de las estaciones de muestreo de las áreas quemada y no quemada, corroborada a través del fototrampeo, registró un total de 53 fotografías con alguna evidencia animal, 29 de ellas en el bosque quemado y 24 en el no quemado. La mayoría de las fotografías (44) registradas corresponden a pequeños roedores de la familia Muridae (la mayoría de ellos identificados como *Apodemus sylvaticus*), cuatro a jabalíes (*Sus scrofa*), dos a la tórtola europea (*Streptopelia turtur*), una al zorzal común (*Turdus philomelos*) y una al mirlo común (*Turdus merula*) (Figura 17).

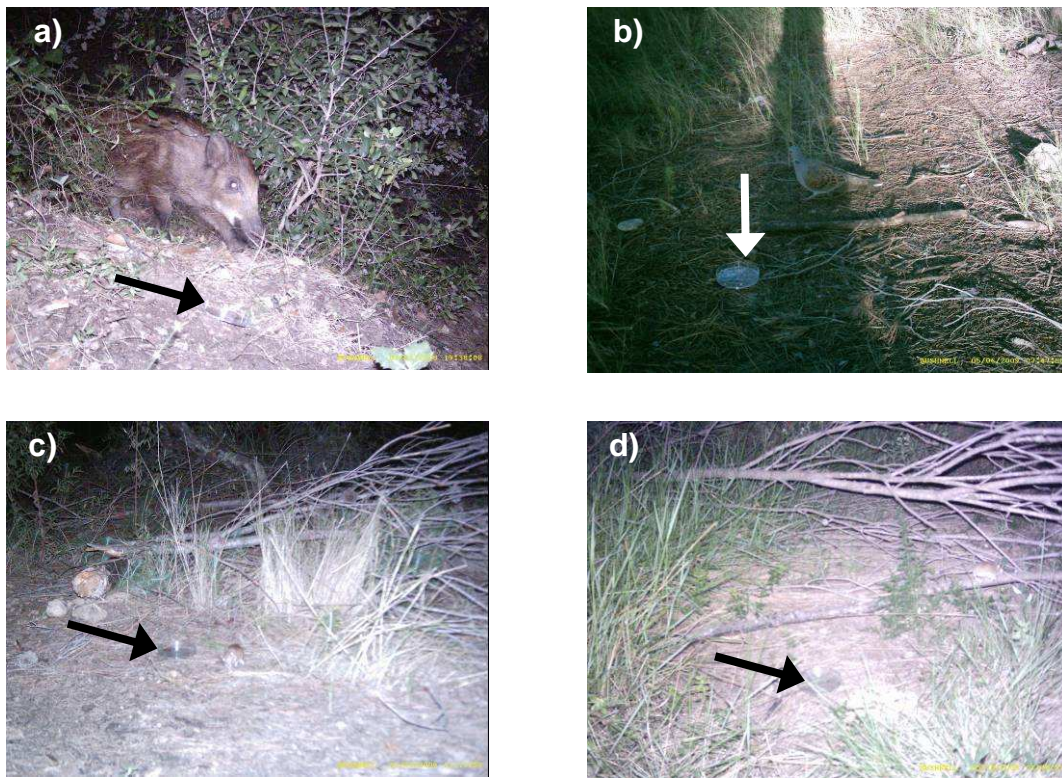


Figura 17. Ejemplos de fotografías de animales obtenidas por fototrampeo en las estaciones de estudio: a). Jabalí juvenil, *Sus scrofa*; b) Tórtola europea, *Streptopelia turtur*, c) y d) Ratón de bosque, *Apodemus sylvaticus*. Las placas de libre acceso se indican con una flecha.

La presencia de roedores registrados por el fototrampeo fue usualmente asociada a la depredación de las semillas en la placa. En cambio, los registros de aves por fototrampeo no coincidieron con evidencias de remoción de semillas en las unidades experimentales al analizar las placas en los muestreos posteriores (obs.pers.) De esta manera, se hará referencia a los roedores como los principales removedores de semillas en el estudio. Éstos generaron los máximos valores de remoción en otoño e invierno mientras que los valores más altos de remoción para las hormigas ocurrieron en el verano de ambos años. Fue evidente también que en la mayoría de los periodos de muestreo la remoción de semillas por parte de los roedores fue mayor en el hábitat no quemado respecto del quemado, mientras que las hormigas presentaron un comportamiento inverso para casi todos los periodos de muestreo al comparar ambos bosques (Figura 18).

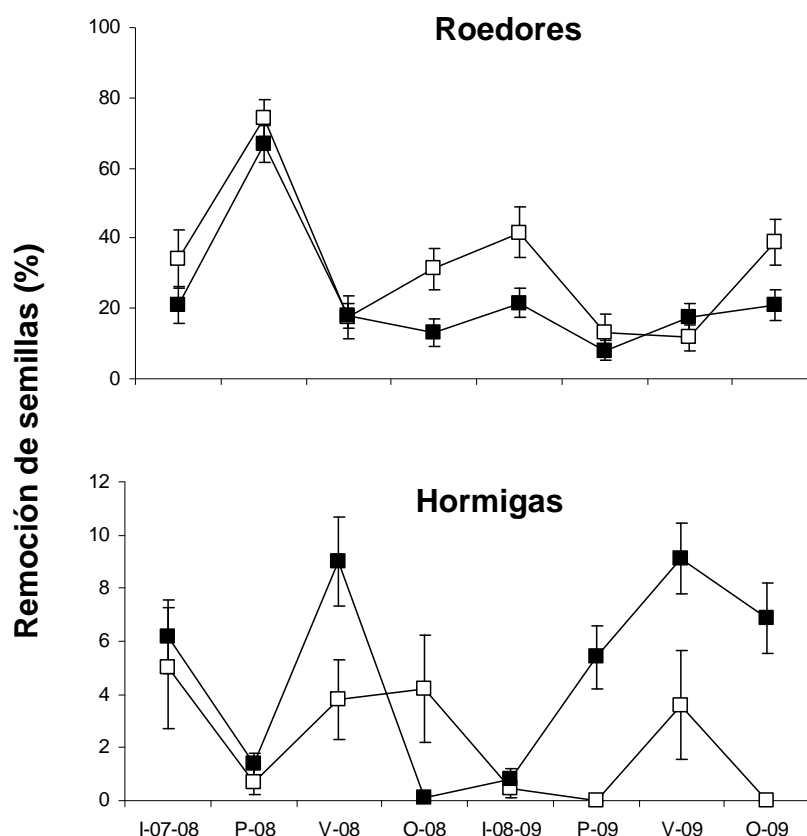


Figura 18. Patrones de remoción de semillas (promedio \pm error estándar) por parte de roedores y hormigas para las diferentes estaciones del año a lo largo de dos años de estudio en el bosque quemado (cuadrados negros) y no quemado (cuadrados blancos). Las estaciones del año se indican como I: invierno, P: primavera, V: verano y O: otoño.

4.3 Remoción de semillas según la distancia a los márgenes no quemados

Como punto de partida para la construcción del modelo más parsimonioso que explicara la remoción de semillas en función de la distancia, se utilizaron las tres variables de distancias medidas (la distancia mínima al perímetro del incendio, la distancia mínima al parche de bosque no quemado y la distancia mínima a cualquier margen no quemado). Aun cuando las tres distancias podrían explicar la variabilidad de los datos, el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC) en el modelo que incluye solo a la ‘distancia mínima a cualquier margen no quemado’, le selecciona para la construcción del modelo mínimo adecuado (Cuadro 5); este modelo al ser comparado con el modelo nulo presenta diferencias significativas ($\chi^2=9,27$; $p<0,01$). Por tanto, la

remoción de semillas por parte de roedores varió en función de la distancia mínima a cualquier margen no quemado (GLMM: coef=-0,001; z=-3,029; p<0,001). Los resultados mostraron una mayor remoción de semillas en estaciones localizadas a distancias más cercanas de cualquier margen no quemado en relación a estaciones ubicadas a mayores distancias del margen no quemado más cercano (Figura 19).

Cuadro 5. Valoración del Criterio de Información de Akaike (AIC) para la selección de los factores fijos en los modelos GLMM con error de tipo binomial para la remoción de semillas por parte de roedores y hormigas. La parte aleatoria de los modelos GLMM se detalla en el texto. Los valores mínimos se resaltan en letra negra.

Factor/Modelo	Valor de AIC	
	Roedores	Hormigas
Nulo	3334,50	617,30
Nulo + Distancia mínima a cualquier margen no quemado	3327,00	612,90
Nulo + Distancia mínima al perímetro del incendio	3336,00	609,00
Nulo + Distancia mínima al parche de bosque no quemado	3404,00	614,00
Nulo + Distancia mínima al perímetro del incendio + Distancia mínima a cualquier margen no quemado	3329,00	611,00
Nulo + Distancia mínima al perímetro del incendio + Distancia mínima al parche de bosque no quemado	3331,00	610,80
Nulo + Distancia mínima a cualquier margen no quemado + Distancia mínima al parche de bosque no quemado	3338,00	613,60
Nulo + Distancia mínima al perímetro del incendio + Distancia mínima al parche de bosque no quemado + Distancia mínima a cualquier margen no quemado	3344,00	612,80

En el caso de las hormigas, solo el modelo inicial óptimo que contempló la variable ‘distancia mínima al perímetro del incendio’ podría explicar la proporción de semillas removidas en función de la distancia (GLMM: coef=-0,001, z=-1,65; p=0,09). El menor valor de AIC (ver cuadro 5) en la categorización de los modelos selecciona a este factor para la construcción del mejor modelo, el cual al ser comparado con el modelo nulo se obtiene que la variabilidad de los datos puede ser explicada a través del modelo seleccionado ($\chi^2=10,35$; p<0,001). Al probar el modelo, contrariamente a la hipótesis inicial propuesta se obtiene que la proporción de semillas removidas varía en función a

la distancia mínima al perímetro del incendio (GLMM: coef=-0,001; z=-3,11; p<0,001). Los resultados muestran que la remoción de semillas es menor en sitios más alejados al perímetro del incendio en comparación con la remoción de semillas medida en estaciones cercanas al perímetro (Figure 19).

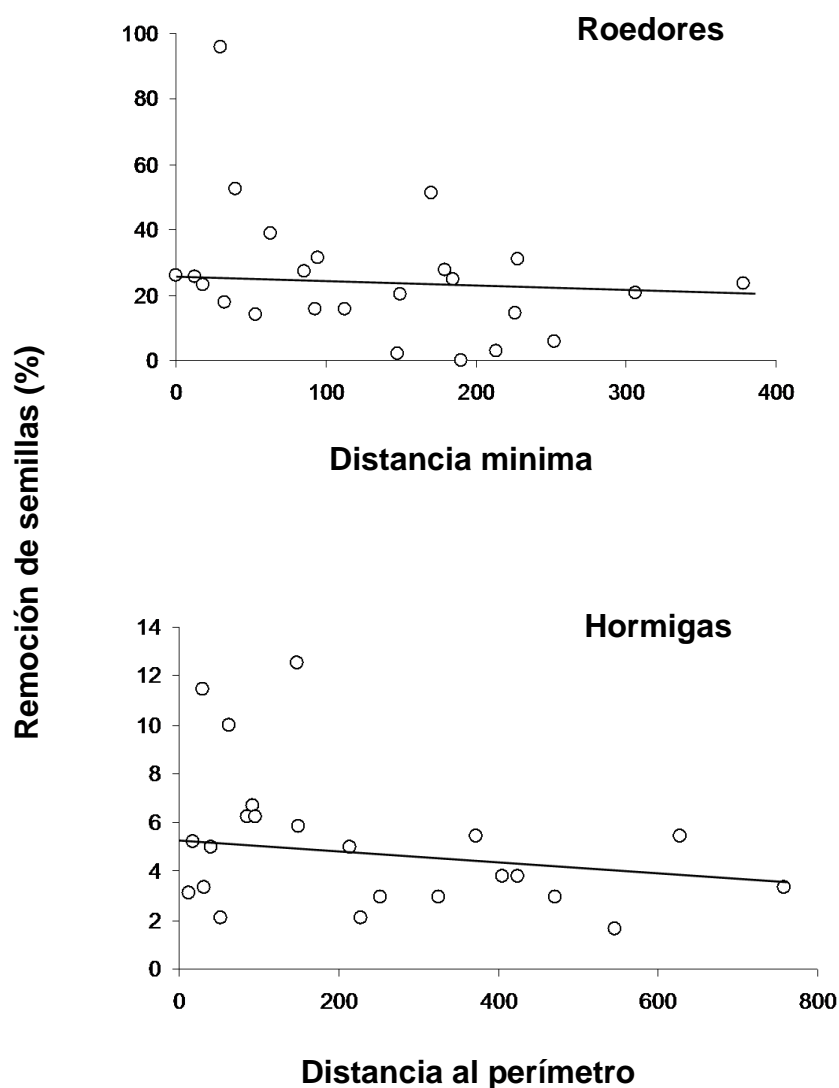


Figura 19. Remoción de semillas por roedores y hormigas en función de la distancia de las estaciones de muestreo a los márgenes no quemados. Para el caso de los roedores se utilizaron los datos de las distancias mínimas a cualquier margen no quemado y para el caso de las hormigas se utilizaron los datos de las distancias mínimas al perímetro del incendio.

4.4 Gestión del área quemada y remoción de semillas

La extracción de la madera quemada en el verano del 2008 en Ventalló, el área de estudio, tuvo como consecuencia que 16 de las 28 estaciones de muestreo fueran taladas y alteradas en su estrato inferior. De estas estaciones, 10 quedaron totalmente taladas (con ningún árbol en pie) mientras que 18 (aprovechadas y no aprovechadas) poseían entre uno y cinco árboles vivos. El porcentaje de recubrimiento del dosel varió entre 0 y 63,9% pero fue generalmente bajo, con un $23,84 \pm 4,50\%$ de cobertura (promedio \pm ES, $n=28$), con la mitad de las estaciones poseyendo una cobertura vegetal menor al 20% y con solo siete estaciones teniendo mas de un 50% de cobertura (Figura 20). La cobertura de arbustos de las 28 estaciones de muestreo fue escasa (menor al 5%), así como la presencia de restos de ramas en el suelo (0-5%) para la mayoría de las estaciones (19). Solo nueve estaciones tenían una cobertura de ramas en el suelo apreciable, la cual oscilaba entre el 10 y el 30%.

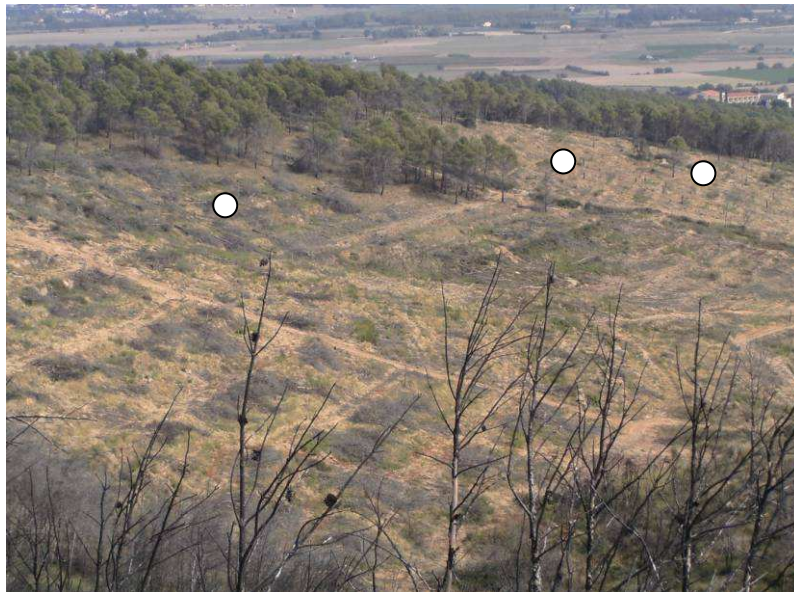


Figura 20. Vista panorámica desde el mirador Puig Segalar en 2008, en la cual se muestra una porción de la zona central del incendio de Ventalló en que se colocaron las estaciones de muestreo correspondientes a los 400 m (círculos blancos) desde el perímetro del incendio. Nótese en primer plano la presencia de algunos pinos quemados en pie, en el centro de la imagen la zona quemada interna talada y al fondo un área quemada con baja severidad en la que solo fueron extraídos los árboles quemados completamente. En medio de esta zona de pinos vivos estuvieron colocadas varias de las estaciones de muestreo.

La remoción de semillas decreció para ambos gremios en el periodo de muestreo inmediato a la tala (otoño 2008) especialmente para las hormigas que mostraron un mayor efecto y contraste al comparar los otoños de ambos años (ver Figura 18). La remoción promedio de semillas para ambos gremios en áreas taladas fue más baja que en áreas no taladas (hormigas: $4,35 \pm 0,65\%$ vs. $5,15 \pm 0,54\%$; roedores: $17,51 \pm 2,29\%$ vs. $26,36 \pm 2,25\%$), pero ésta fue significativamente diferente solo para hormigas (Figura 21).

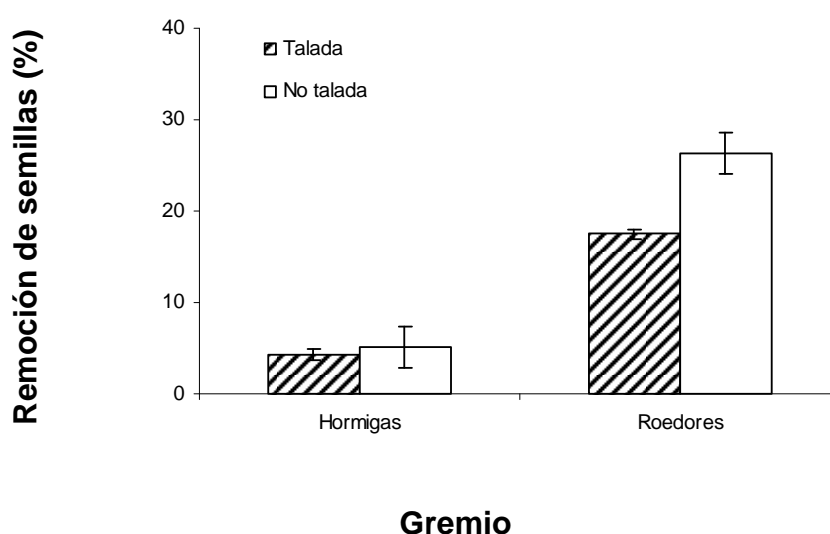


Figura 21. Remoción de semillas por hormigas y roedores en estaciones de muestreo taladas (barra a rayas) y no taladas (barra blanca).

Para el caso de ambos gremios la remoción de semillas en relación a la distancia a los márgenes no quemados parece estar modulada por la gestión del área quemada (GLMM, **hormigas**: ‘distancia mínima al perímetro del incendio’: coef=-0,001; $z=-3,011$; $p<0,001$, ‘gestión’: coef=0,47; $z=3,16$; $p<0,001$ y ‘distancia mínima al perímetro del incendio ‘ x ‘gestión’: coef=0,001; $z= -3,072$; $p<0,001$; **roedores**: ‘distancia mínima a cualquier margen no quemado’: coef=-0,001; $z=-2,933$, $p<0,001$; ‘gestión’: coef=-0,155; $z=-1,51$; $p=0,12$ y ‘distancia mínima a cualquier margen no quemado ‘ x ‘gestión’: coef=-0,001; $z=-2,129$, $p<0,01$). (Figura 22).

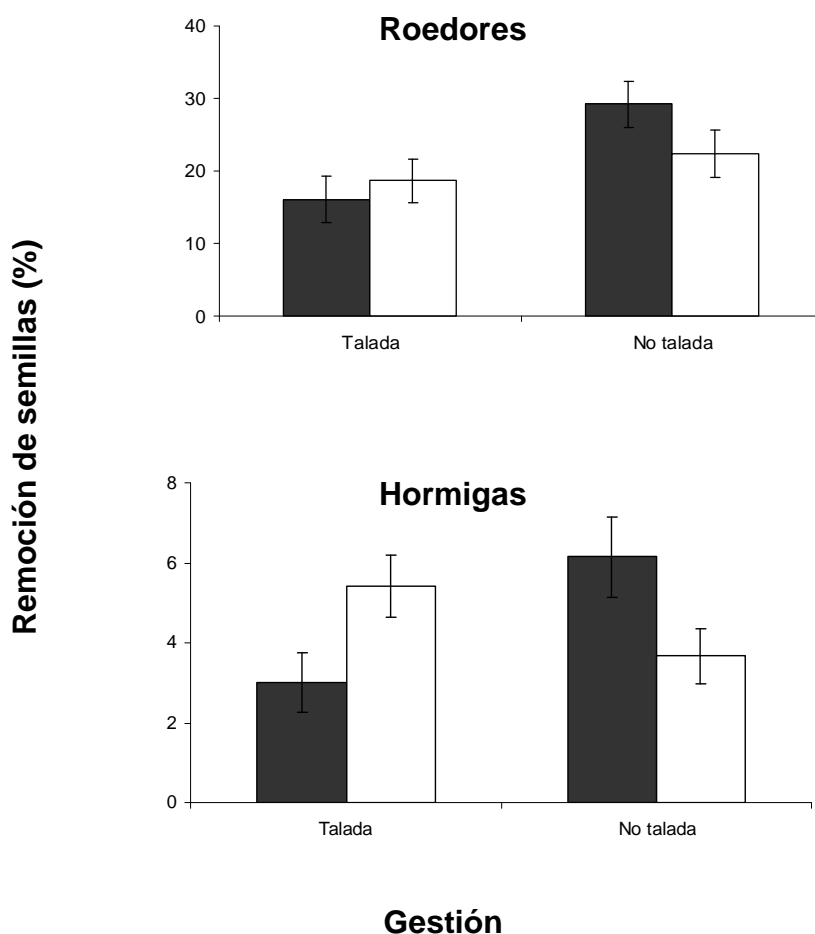


Figura 22. Remoción de semillas por roedores y hormigas (promedio \pm error estándar) en estaciones de muestreo taladas y no taladas y su interacción con la distancia. Se muestra la remoción de semillas a cortas (barra negra) y largas distancias (barra blanca) desde los márgenes no quemados. Se utilizaron los valores de distancia mínima a cualquier margen no quemado para roedores y la distancia mínima al perímetro del incendio para las hormigas. El rango de corta distancia seleccionada para roedores y hormigas va de 0 a 100 metros (m) y la larga distancia de 110-380 m para roedores y de 110-760 m para hormigas.

Para ambos gremios se observó que en estaciones no taladas localizadas a cortas distancias desde el margen no quemado, la remoción de semillas fue mayor que en estaciones localizadas a mayor distancia (indistintamente de la gestión de estas últimas). Aun cuando el efecto de la gestión no fue significativo para el caso de los roedores se observó la tendencia a una mayor remoción de semillas en sitios no talados (corta distancia: $29,21 \pm 3,05\%$, larga distancia: $22,33 \pm 3,29\%$) vs. sitios talados (corta distancia: $16,07 \pm 3,24\%$; larga distancia: $18,64 \pm 3,22\%$). En estaciones taladas a cortas distancias desde el margen no quemado la remoción de semillas es más baja que en

sitios talados localizados más lejanos, esto último es especialmente evidente en el caso de las hormigas que muestran una alta remoción de semillas en estaciones internas del área quemada (hormigas corta distancia: $3,00 \pm 0,74$ vs. hormigas larga distancia: $5,40 \pm 1,00$) (Figura 22).

Finalmente, se observó una leve tendencia al incremento en la remoción de semillas por parte de roedores en las estaciones de muestreo conforme se da un mayor recubrimiento de dosel. A pesar de haberse encontrado un efecto de la interacción entre la gestión y la distancia, el reducido número de estaciones no permitió agruparlas según la distancia para poder probar estadísticamente dicha tendencia (Figura 23).

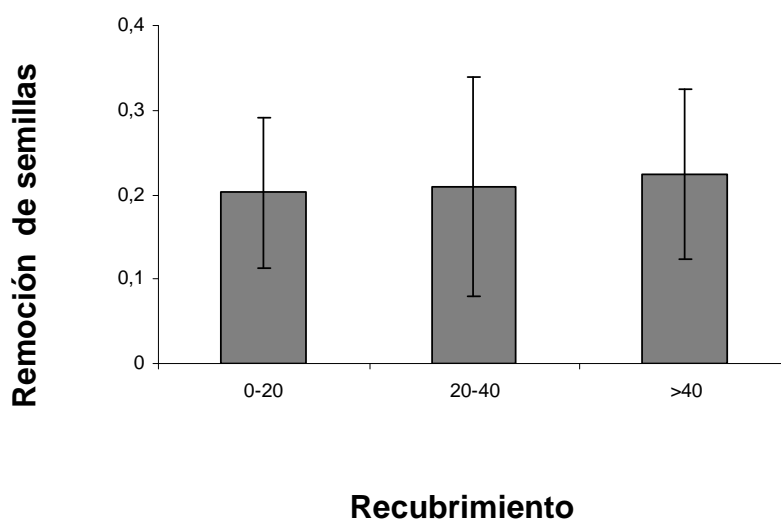


Figura 23. Remoción de semillas por roedores (promedio \pm error estándar) según el nivel de recubrimiento de dosel presente en las estaciones de muestreo.

4.5 Remoción de semillas en los diferentes microhábitats de las áreas quemadas

Este objetivo fue evaluado en las tres áreas quemadas de Ventalló, Cistella y Torroella de Montgrí en cada estación del año desde la primavera del 2008 hasta el invierno del 2009-2010. En los modelos utilizados el ‘microhábitat ramas’ se utilizó como línea base

para la comparación de las medias obtenidas para la variable dependiente (proporción de las semillas removidas) debido a los siguientes aspectos: a) es el microhábitat que ofrece la mayor cobertura de los cuatro; b) es el que representa la condición de gestión del área quemada después del incendio; y c) podría experimentar una transformación estructural más lenta (en relación con los otros microhábitats) con el transcurso del tiempo.

Los resultados obtenidos indican que la remoción de semillas por parte de vertebrados difiere significativamente a nivel de microhábitat ($\chi^2=1254,3$; $p<0,001$). Se observó una mayor remoción postdispersiva de semillas en los microhábitats de mayor cobertura (promedio \pm ES, ramas: $44,59 \pm 3,07\%$; arbustos: $33,89 \pm 2,97\%$) en comparación con los de menor cobertura (promedio \pm ES, gramíneas: $7,36 \pm 1,58$; suelo desnudo: $18,27 \pm 2,34$). La remoción de semillas es significativamente diferente al comparar el microhábitat ramas con los otros tres microhábitats (GLMM, arbustos: coef=-0,55; $z=-7,76$; $p<0,001$; gramíneas: coef=-2,85; $z=-27,74$; $p<0,001$; suelo desnudo: coef=-1,66; $z=-21,01$; $p<0,001$) (Figura 24).

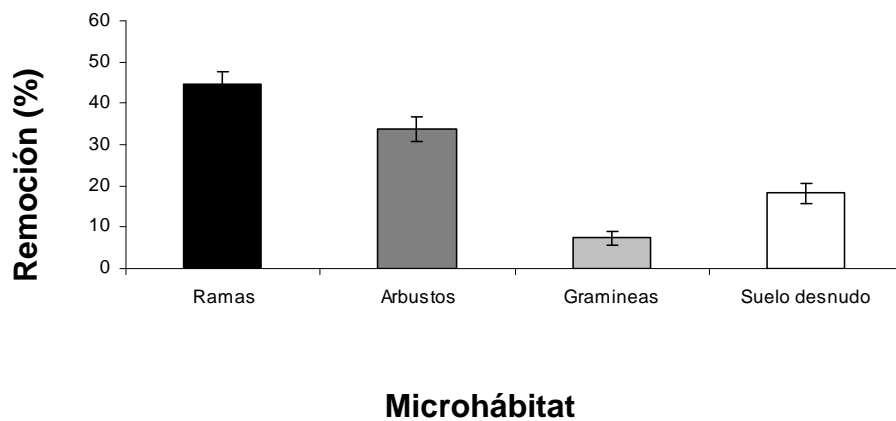


Figura 24. Porcentaje de remoción de semillas (promedio \pm error estándar) por parte de vertebrados en los microhábitats de las tres áreas quemadas.

Al analizar la remoción de semillas en función del tiempo transcurrido desde el momento del incendio, el factor microhábitat continúa siendo un aspecto determinante ($\chi^2= 918,16$; $p<0,001$) a diferencia del tiempo transcurrido que no parece afectar la

remoción ($\chi^2=0,0052$; $p=0,94$). La remoción de semillas en los microhábitats de arbustos, gramíneas y suelo desnudo es significativamente menor (GLMM: arbustos, coef=-2,11; $z=-3,82$; $p<0,001$; gramíneas, coef=-2,65; $z=-3,12$; $p<0,001$; y suelo desnudo, coef=3,62; $z=-5,69$; $p<0,001$) que la observada en el microhábitat de ramas. La interacción del tiempo con el microhábitat es significativa ($\chi^2=18,46$; $p<0,001$). En los microhábitats de ramas, arbustos y suelo desnudo se observa un patrón de incrementos y descensos alternos en la remoción de semillas a lo largo del tiempo, que además es coincidente en los tres microhábitats. En cambio, este patrón no es evidente en el microhábitat de gramíneas (Figura 25).

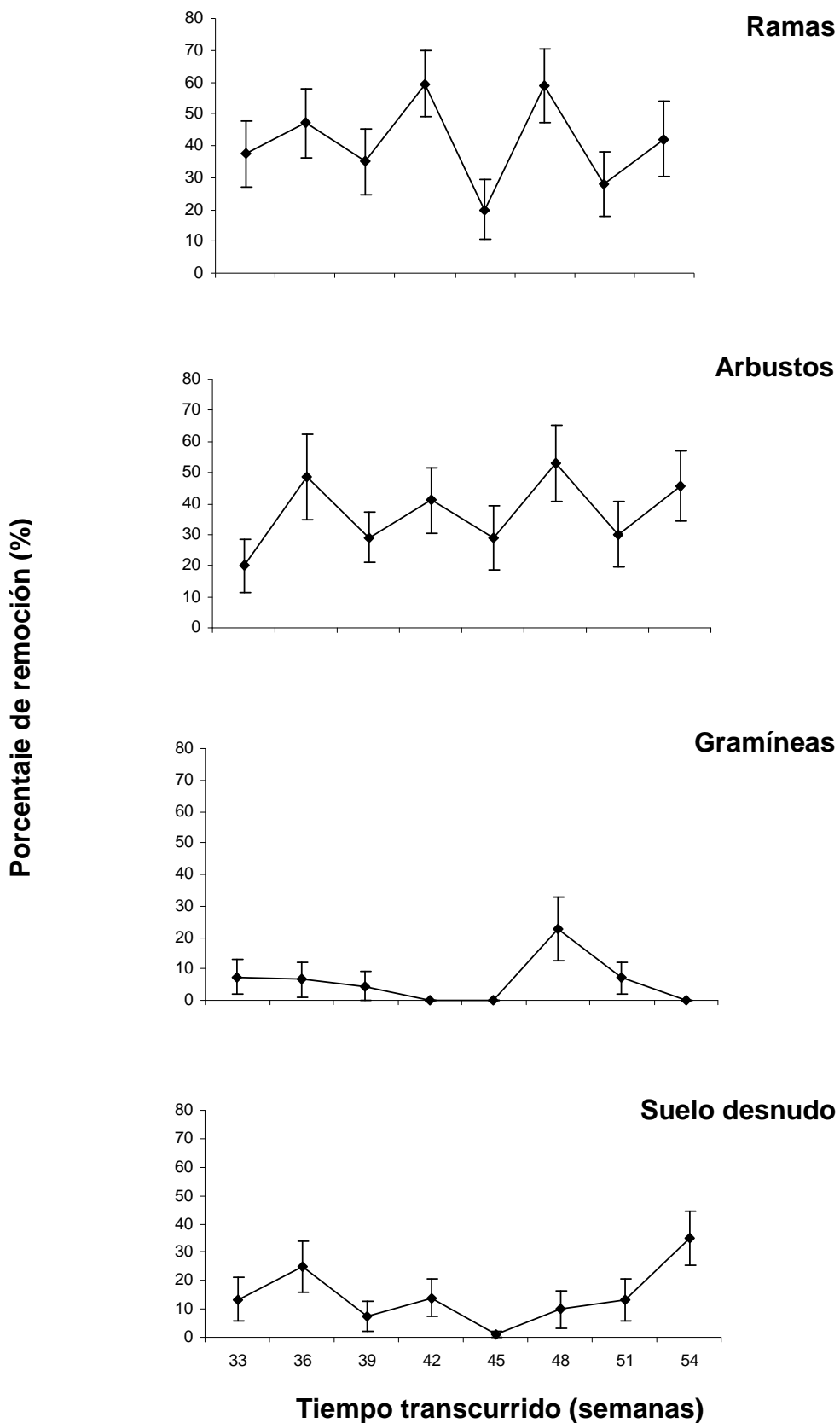


Figura 25. Remoción de semillas (promedio \pm error estándar) por parte de vertebrados en los diferentes microhábitats a lo largo del tiempo después de la incidencia del fuego. Los datos utilizados corresponden a las áreas de Ventalló y Cistella.

En el caso de las hormigas, la remoción de semillas también fue significativamente diferente entre los microhábitats ($\chi^2=29,74$; $p<0,001$). El suelo desnudo fue el único microhábitat que presentó diferencias en la remoción cuando se compararon todos los microhábitats con el de ramas (GLMM: arbustos, coef=0,25; $z=1,44$; $p=0,14$; gramíneas, coef=0,19; $z=1,06$; $p=0,28$; y suelo desnudo, coef=0,80; $z=4,92$; $p<0,001$). La mayor actividad de remoción promedio por parte de las hormigas ocurrió en el suelo desnudo ($5,87 \pm 1,19\%$), a diferencia de la remoción obtenida en los otros tres microhábitats cuyos valores fueron similares (gramíneas: $3,59 \pm 0,85\%$; arbustos: $3,80 \pm 0,98\%$; ramas: $2,99 \pm 0,72\%$) (Figura 26).

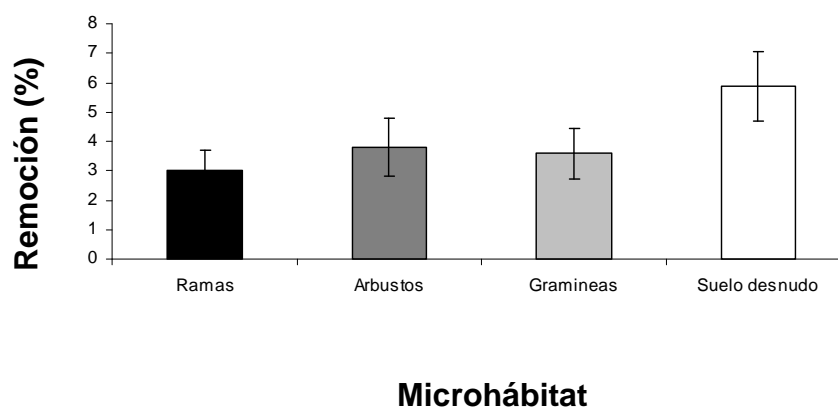


Figura 26. Porcentaje de remoción de semillas (promedio \pm error estándar) por parte de hormigas en los microhábitats de las tres áreas quemadas.

Cuando en el análisis se contempla el microhábitat en relación con el tiempo transcurrido, el microhábitat ($\chi^2=25,09$; $p<0,001$) explicó las variaciones en la remoción de semillas. No sucedió así con el factor tiempo ($\chi^2=0,04$; $p=0,82$) ni con su interacción con el microhábitat ($\chi^2=1,26$; $p=0,73$). En este modelo, la remoción de semillas es significativamente diferente en arbustos y en suelo desnudo (GLMM: arbustos, coef=0,36; $z=1,90$; $p=0,05$; gramíneas, coef=0,29; $z=1,57$; $p=0,11$; y suelo desnudo, coef=0,84; $z=4,74$; $p<0,001$) presentando en este último microhábitat los valores más altos (Figura 27).

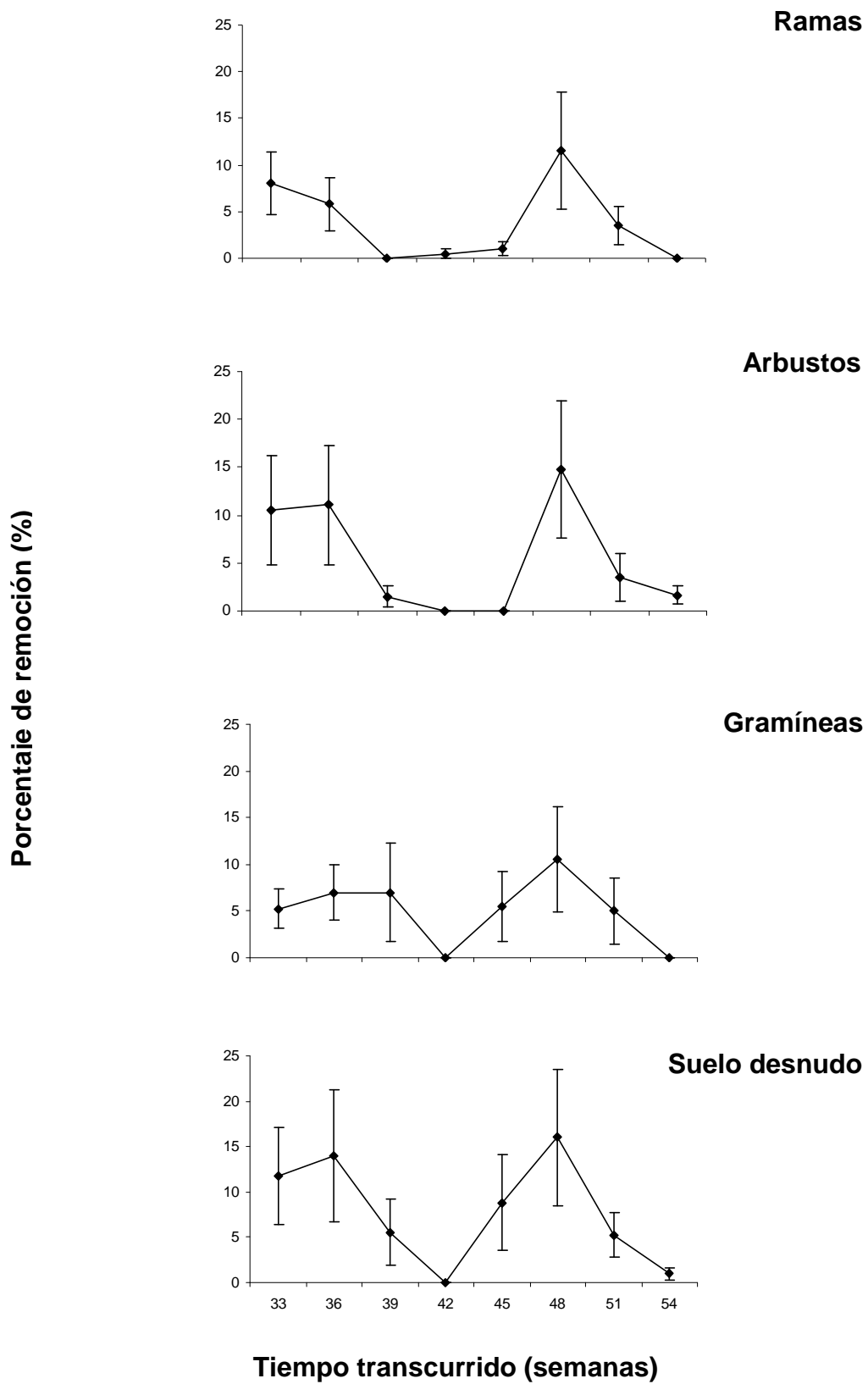


Figura 27. Remoción de semillas (promedio \pm error estándar) por parte de hormigas en los diferentes microhábitats a lo largo del tiempo después de la incidencia del fuego. Los datos utilizados corresponden a las áreas de Ventalló y Cistella.

4.6 Incidencia de las hormigas granívoras en los microhábitats de las áreas quemadas de estudio

Las 120 trampas de caída utilizadas totalizaron 672 hormigas (Torroella de Montgrí: 322, Ventalló: 205 y Cistella: 145) distribuidas en 24 especies (ver lista de especies en el Anexo 4), de las cuales cuatro (*Pheidole pallidula*, *Messor barbarus*, *Messor structor* y *Messor bouvieri*) se consideran recolectoras o granívoras, y dos (*Aphaenogaster senilis* y *Aphaenogaster subterranea*) forrajeras generalizadas (que pueden incluir en su dieta semillas). Para efectos de la presentación de los resultados de este apartado, de ahora en adelante se contemplará a ambas especies de *Aphaenogaster* dentro del grupo de las granívoras. La mayor diversidad de hormigas colectoras (“harvester ants”) se obtuvo en Ventalló (cinco especies) seguida por Cistella (tres especies) y Torroella de Montgrí (dos especies). La especie *P. pallidula* fue la más abundante (n=192) en los tres bosques seguida por las especies del género *Messor* (n=82) (Figura 28).

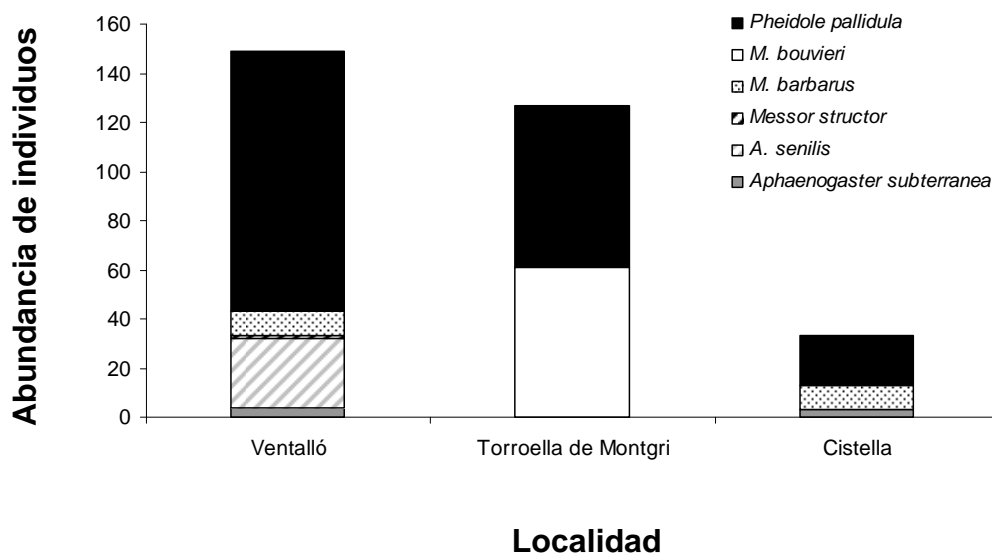


Figura 28. Numero de individuos según las especies de hormigas granívoras en las tres áreas quemadas de estudio durante el verano del 2008.

Entre todas las especies, *P. pallidula* fue la mejor distribuida, encontrándose presente en todos los microhábitats del estudio. Coincidiendo con los resultados anteriores de remoción de semillas, el microhábitat de suelo desnudo es el que presenta la mayor

proporción de individuos y diversidad de hormigas granívoras de los cuatro microhábitats (Figura 29).

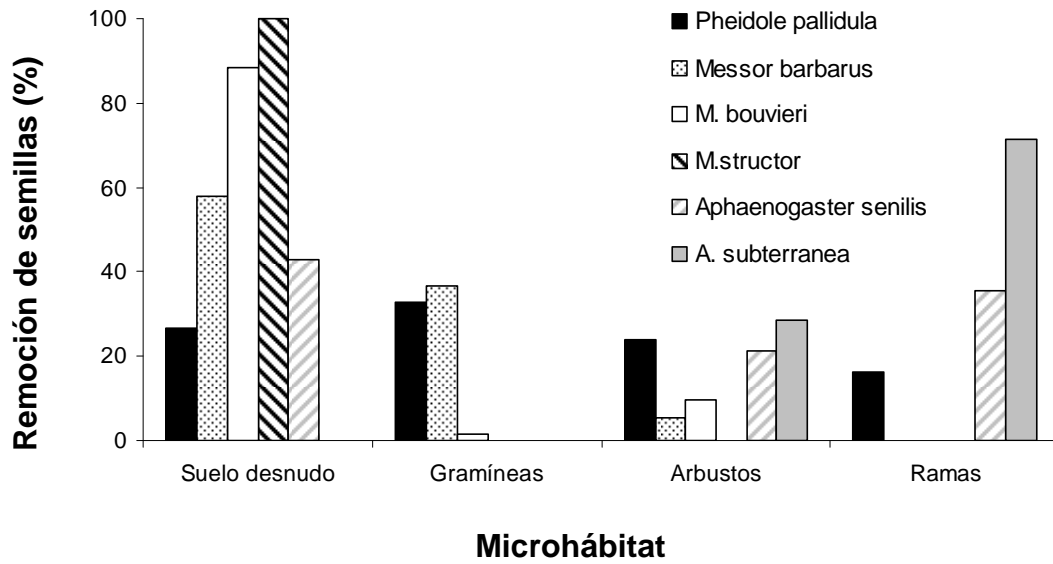


Figura 29. Patrones de abundancia de hormigas granívoras según la especie en los diferentes microhábitats de las tres áreas quemadas de estudio conjuntamente, durante el verano del 2008.

5. DISCUSIÓN

5.1 Remoción predispersiva de semillas en un área quemada

De las dos especies analizadas en el experimento de remoción predispersiva de semillas, *Quercus coccifera* fue la que presentó un comportamiento en el hábitat quemado consistente y claramente diferenciado de los resultados obtenidos en el hábitat no quemado. En el área quemada, los muestreos realizados durante dos años consecutivos demostraron que la remoción de bellotas por parte de vertebrados fue prácticamente nula probablemente como consecuencia de las características alteradas del hábitat que estaría condicionando el comportamiento de remoción básicamente por 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 y Díaz 2004, Pons & Pausas 2007, Perea *et al.* 2011a). Las buenas habilidades escaladoras de los roedores removiendo frutos en plantas en la fase predispersiva ha sido observada sobre frutos carnosos y bellotas del género *Quercus* en sitios con abundante cobertura arbórea y arbustiva (Bas *et al.* 2003, Perea *et al.* 2011b).

En el caso de *Smilax aspera*, el hábitat por si solo no fue un factor determinante en la remoción/pérdida de frutos ya que se observaron diferencias significativas al considerar el factor interanual y en interacción con el hábitat. La senescencia parece ser la causa principal de la pérdida de frutos en el año 2009 en ambos hábitats, dada la similitud en el comportamiento de remanencia de frutos entre ramas excluidas y no excluidas en ambos tratamientos. Se observó a lo largo del tiempo en 2009 una remanencia sostenida de diásporas (especialmente para el caso del área no quemada) (Figura 13, en *Resultados*) en concordancia con la mayor productividad de frutos para la especie y en términos globales durante ese año (ver valores sombreados en Cuadros 3 y 4 en *Resultados*). La remanencia sostenida de frutos de *Smilax* en las ramas este año podría ser consecuencia del fenómeno de saciedad debido a la alta abundancia de frutos (“masting events”) en el ambiente o bien por los patrones de selección de alimento dado

que las aves frugívoras en hábitats no quemados tienden a seleccionar frutos de esta especie algunos años mientras no los consumen en otros años (Herrera 1998). En contraste, en el 2008, la amplia diferencia entre tratamientos parece indicar el efecto combinado de granívoros y del proceso de senescencia incidiendo en la pérdida de frutos.

Los patrones de remoción por vertebrados sobre los frutos parecen diferir en relación al estado de maduración de la especie y en el caso de los frutos carnosos parece ser mayor sobre frutos maduros. 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 fueron madurando las diásporas. En el caso de *S. aspera* un incremento en la actividad de remoción ocurrió después de los 40 días cuando los frutos aun no estaban maduros; situación que también ha sido observada para *Rhamnus alaternus*, (Bas *et al.* 2005) por parte de roedores que remueven prioritariamente las semillas de frutos no maduros debido a su mayor contenido de endospermo (Jordano 1989). Sin embargo, en el caso de *Rubia peregrina* la remoción de diásporas ocurrió cerca de los 60 días, tiempo que coincidió con la madurez de las diásporas. Bajo algunas ramas no excluidas de esta especie de porte pequeño se pudo constatar cuatro eventos de remoción de semillas 105 días después del inicio del experimento. Es así como se observaron en el suelo numerosos restos de pulpa y diásporas enteras maduras cuidadosamente abiertas con las semillas extraídas (Figura 15 en *Resultados*). Este comportamiento está asociado a roedores y 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 *et al.* 2011c).

Tanto para *S. aspera* como para *R. peregrina* se observó una larga permanencia de frutos turgentes en las ramas no excluidas. Esta situación fue más allá del inicio de la primavera (Figura 13 de *Resultados*) 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 en el caso de *R. peregrina* en el área quemada y la abultada curva de remoción observada en el hábitat no quemado en el

2008 para *S. aspera* (en contraste con la curva del área quemada) sugieren un mayor aprovechamiento del recurso por parte de roedores (y no de aves) en el área quemada. La hipótesis de un aprovechamiento de frutos mayoritariamente por parte de roedores en el área quemada podría ser respaldada por los resultados obtenidos por Rost *et al.* (2009), (2010) en relación a la mayor actividad de aves frugívoras en sitios en que las actividades de gestión postincendio generaron estructuras con la madera apilada. Los resultados de Rost *et al.* (2012) encontraron una relación positiva entre la utilización de estas estructuras por aves frugívoras y la incrementada regeneración de plantas dispersadas. En Ventalló, la gestión postincendio extrajo los troncos completos para la producción de biomasa, por tanto la generación de restos de madera fue menor y las ramas fueron el principal producto dejado en el área tras la gestión. En consecuencia se produjeron acumulaciones de madera más pequeñas o restos de ramas distribuidos de forma dispersa por el suelo en detrimento de las complejas estructuras de madera apilada en otras áreas quemadas como es el caso de Torroella de Montgrí, otra de las áreas de estudio.

Finalmente se debe resaltar que dada la variación en la permanencia de frutos en las ramas entre los dos grupos parece claro observar diferencias en los patrones de remoción de los frutos de especies carnosas y no carnosas en áreas quemadas y no quemadas. *Q. coccifera* 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 de las áreas perturbadas podría suponer un mayor aprovechamiento de estos frutos una vez caídos de las ramas (es decir a nivel postdispersivo). Contrariamente, las diásporas de las especies carnosas permanecen más tiempo sobre las ramas y esto en principio implica una mayor probabilidad de aprovechamiento a nivel predispersivo pero dicha situación estaría condicionada a la comunidad de granívoros y la disponibilidad de recursos en el área.

5.2 Remoción postdispersiva de semillas en hábitats quemado y no quemado

Aun cuando no se presentaron diferencias significativas en la remoción postdispersiva de semillas entre el área quemada y no quemada, los resultados concuerdan con otros estudios en el hecho que los roedores son los principales depredadores de semillas de los hábitats quemados del Mediterráneo (Ordoñez & Retana 2004, Broncano *et al.* 2008, Puertas-Piñero *et al.* 2010). En hábitats quemados, ocurren cambios en el microclima, la cobertura y los recursos alimentarios que asociados con la biología de los animales pueden modular las poblaciones y el comportamiento animal favoreciendo las especies generalistas en sus requerimientos de recursos (Lukyanova & Lukyanov 2004, Kelly *et al.* 2010). El aspecto más significativo de este estudio es el hecho de comprobar el papel predominante de los roedores en los primeros estadios sucesionales del área quemada y de la continuidad de la actividad granívora a lo largo del tiempo. Las claras variaciones estacionales detectadas en la actividad de los roedores coinciden con las fluctuaciones poblacionales reportadas para el principal removedor de semillas en la región, *Apodemus sylvaticus* (Fons *et al.* 1993, Arrizabalaga *et al.* 1993, Torre *et al.* 2002). En las regiones mediterráneas, la dinámica poblacional de esta especie presenta densidades altas en otoño e invierno y descensos en el verano (Fons & Saint Girons 1993) asociadas a la disponibilidad de alimento y a la precipitación (Torre *et al.* 2002).

Curiosamente entre los dos hábitats, las variaciones temporales en los patrones de remoción por parte de roedores (exceptuando la primavera del 2008) son mucho más sutiles que en el caso de las hormigas, en las cuales aparte de los elevados valores en ambos veranos, se observa una tendencia con mayores tasas de remoción en el área quemada en comparación con la no quemada (Figura 18 de *Resultados*). Los ambientes frecuentemente quemados modifican la estructura del hábitat hacia formas más simples y esto repercute en una alta diversidad de hormigas, especialmente de especies con predilección por la luz y el calor (“sun-loving taxa”, Andersen *et al.* 2009). Se ha observado en ambientes quemados que las hormigas granívoras aumentan sus patrones de actividad como consecuencia de la simplificación del paisaje de forrajeo (Zimmer & Parmenter 1998, Parr *et al.* 2007) y la modificación de las condiciones microclimáticas como la temperatura y la humedad relativa (Azcárate *et al.* 2007). En consecuencia, una

mayor eficiencia de forrajeo en función de la mayor disponibilidad de ambientes desprovistos de cobertura repercuten en un incremento de la remoción de semillas (Crist & Wiens 1994).

Finalmente, los resultados obtenidos no indicaron remoción de semillas por parte de aves granívoras en el área quemada, lo que podría ser una respuesta a la baja actividad de este grupo debido a la tala y la consecuente pérdida de perchas en el estrato superior (Kalies *et al.* 2010), a las prácticas de manejo que promueven una menor complejidad del hábitat en el estrato inferior (Rost *et al.* 2010), y a una posible dificultad de visibilidad de las semillas por el efecto de restos vegetales sobre la superficie del suelo (Saracino *et al.* 1997) o por el contraste en el patrón de coloración de las semillas y el sustrato en el que éstas se encuentran (Nystrand & Granstrom 1997).

5.3 Remoción de semillas en función de la distancia a márgenes y parches de vegetación no quemados

La remoción de semillas es un indicador de la presencia de granívoros, por ello, en el área quemada las mayores proporciones de remoción de semillas observadas cerca de los márgenes no quemados del perímetro del incendio y el remanente de bosque sugieren que los refugios y la recolonización son importantes en el reestablecimiento de las poblaciones de granívoros en los primeros años postincendio. Existe evidencia que indica que la remoción de semillas en los hábitats quemados mediterráneos está siendo condicionada por la cercanía a bordes de ambientes no quemados (Broncano *et al.* 2008). Aun cuando en esta última investigación los resultados no lograron ser del todo contundentes respecto a los patrones de remoción observados en función de la distancia, se encontró evidencia que la depredación por roedores de semillas de *Pinus halepensis* fue mayor en sitios más cercanos a los márgenes no quemados en una de las dos áreas de estudio debido a la seguridad obtenida por estos animales en sitios de mayor cobertura (Broncano *et al.* 2008). En el caso de los resultados obtenidos en el área quemada de Ventalló se obtuvieron mayores porcentajes de remoción de semillas en función de la cercanía a márgenes no quemados tanto si éstos eran cercanos al

remanente de bosque dentro del área quemada o a los márgenes no boscosos ubicados en el perímetro del incendio. Allí, la mayoría de los márgenes no quemados colindan con vías de acceso rústicas y zonas agrícolas. En paisajes con diferentes tipos cultivos se ha encontrado que roedores del género *Apodemus* son casi tan abundantes como en ambientes boscosos probablemente debido a la disponibilidad de semillas (Heroldová *et al.* 2007).

También se han encontrado altas densidades de *Apodemus* en áreas de cercas vivas promovido por la diversificación del paisaje y la incrementada vegetación que favorece la conectividad del hábitat (Alain *et al.* 2006). Los roedores se mueven desde cercas vivas a cultivos cercanos (Ouin *et al.* 2000) por tanto, podría pensarse que los eventos dispersivos también pueden ocurrir en sentido contrario, es decir, hacia áreas quemadas desde cultivos circundantes y ambientes boscosos en función de la disponibilidad de recursos. En estadios tempranos de la sucesión postincendio se ha encontrado una alta disponibilidad de semillas (Andersen 1988, Ne'eman *et al.* 1993, Broncano 2000), condición que incentivaría la colonización y el establecimiento de especies granívoras desde áreas aledañas. Los refugios dentro de las áreas quemadas también se han identificado como sitios importantes de dispersión por parte de invertebrados (Kiss y Magnin 2003) y mamíferos (Christensen 1980, Banks *et al.* 2011). La presencia y proporción de sexos de la población residual y su velocidad de dispersión es taxón-específica. Es así como en el estudio de Banks *et al.* 2011 solo una de las dos especies de estudio está favorecida por la presencia de refugios y, en consecuencia, la supervivencia *in situ* más que la recolonización es clave en la recuperación de esta especie.

En el caso de las hormigas granívoras, dados sus hábitos de forrajeo y instalación de colonias en el suelo (Arnán *et al.* 2006) se esperaba que su presencia post-incendio en el área quemada no se ajustara a la distancia y mas bien fuera dispersa por sus altas posibilidades de supervivencia *in situ*. No obstante, contrariamente a lo que se esperaba, los resultados obtenidos indican que la remoción de semillas por este grupo se relacionó positivamente con la distancia desde el perímetro del incendio. Diversas especies del genero *Messor*, típicamente granívoras, han sido observadas activamente pocos días

después del fuego en bosques de pino carrasco (Saracino *et al.* 1997) y aun cuando no es habitual pensar en recolonización por parte de hormigas a partir del exterior del hábitat post-incendio, los hallazgos de este estudio sugieren que la recolonización podría estar ocurriendo desde los márgenes del área quemada debido a la mayor remoción de semillas por parte de hormigas recolectoras en sitios más próximos al perímetro del incendio. La importancia de las áreas no quemadas adyacentes a las zonas quemadas como fuentes potenciales de organismos colonizadores ha sido demostrado para artrópodos y deja en evidencia la función primaria de estos ambientes (Antunes *et al.* 2009). La recolonización por parte de los insectos en función de las características microclimáticas de las áreas perturbadas parece ser un factor relevante en la selección del hábitat (Fernández-Fernández y Salgado-Costas 2004). Underwood y Christian (2009) encontraron una alta abundancia de especies colectoras de semillas en zonas con elevada densidad de helechos un año después del incendio, lo cual probablemente ocurrió en función de una mayor cantidad de recursos en la zona colonizada y a las condiciones del hábitat. Se ha encontrado una mayor actividad de hormigas del género *Messor* en áreas abiertas con escasa vegetación asociadas a una mayor radiación solar y temperatura (Arnán *et al.* 2010), en las que las actividades de forrajeo de las obreras son reguladas por sus características termófilas (Underwood & Quin 2010). Finalmente, en campos agrícolas y rutas de acceso a las áreas quemadas, la mayor exposición a la radiación solar podría estar promoviendo la recolonización exitosa de especies comunes y abundantes (Bess *et al.* 2002) desde hábitats vecinos al perímetro del incendio.

5.4 Patrones de remoción de semillas por roedores y hormigas en sitios talados y no talados en relación con la distancia

La remoción de semillas por ambos gremios en estaciones no taladas localizadas a cortas distancias desde los márgenes no quemados fue mayor que en estaciones localizadas a mayor distancia, indistintamente de la gestión de estas últimas (Figura 22 en *Resultados*). Este hecho refuerza el supuesto de una mayor remoción de semillas en función de la distancia probablemente debido a la llegada de roedores y hormigas desde los márgenes no quemados y a una mayor complejidad estructural del hábitat próximo a

los márgenes no quemados. La caracterización del hábitat realizada en la totalidad de las estaciones de muestreo (gestionadas y no gestionadas) evidenció un porcentaje promedio bajo de recubrimiento de dosel ($23,84 \pm 4,50\%$) y una escasa cantidad de restos en el suelo y en la cobertura de arbustos. El 100% de las estaciones de muestreo no excedieron el 5% de cobertura de arbustos mientras que casi el 70% de ellas (19 de 28) tuvieron una reducida cobertura del suelo (0-5%). Hay que tener en cuenta, en este sentido, que los árboles de las zonas taladas se retiraron enteros para ser procesados como biomasa, lo que disminuyó enormemente la cantidad de ramas quemadas en superficie. La escasa cobertura vegetal a nivel general del estrato inferior es característica de las áreas recientemente quemadas y denota una baja variabilidad estructural producto de la dominancia de la vegetación arbustiva y herbácea (Torre *et al.* 2004).

Adicionalmente, se debe considerar que la gestión post-incendio incide en otras características del hábitat, entre ellas la estructura vertical debido a la remoción de los árboles quemados (Puerta-Piñeros *et al.* 2010), el sustrato dada la compactación por el uso de la maquinaria pesada (Guariguata & Dupuy 1997) y las condiciones físicas de los microhábitats (Peterson & Leach 2008). Según los resultados obtenidos, las mayores proporciones de semillas removidas ocurrieron en sitios no talados, los cuales en principio tuvieron un menor impacto de la perturbación y fueron estructuralmente más complejos al compararlos con las estaciones en que se extrajo la madera quemada. La severidad de la tala fue menor en las estaciones de muestreo cercanas al perímetro del incendio pero fue aumentando conforme se adentraba en el área quemada. Es así como ninguna de las cuatro estaciones de muestreo sobre la línea del perímetro del incendio fueron taladas debido a la ausencia de árboles muertos. Por otro lado, solo a la mitad (cuatro de ocho) de las estaciones entre los 25-50 m desde la línea del perímetro se les extrajo la madera quemada. Después de la gestión del área, las estaciones de esta zona conservaron entre uno y cinco árboles vivos, a diferencia de la decreciente presencia de árboles vivos en las estaciones de muestreo conforme se avanzaba al área central del incendio. La mayor presencia de árboles vivos y el menor daño del estrato vegetal inferior en las estaciones más cercanas al perímetro del incendio podrían estar

favoreciendo el ingreso y la mayor remoción de semillas por parte de granívoros en esta zona, especialmente en el caso de roedores.

Las fotografías tomadas en el área de estudio indican que *Apodemus sylvaticus* fue la especie mas común en el área quemada hasta los dos años de la incidencia del fuego, y de hecho esta especie es señalada como una de las colonizadoras pioneras mejor adaptadas en los ambientes mediterráneos inmediatamente después del fuego (Arrizabalaga & Llimona 1996, Fons *et al.* 1993) probablemente en respuesta a la disponibilidad de alimento y de refugio (Torre *et al.* 2007) en estos ambientes modificados. Se ha encontrado una relación positiva entre la abundancia de esta especie y la depredación de semillas de frutos carnosos en sitios de borde de bosque con altas densidades de arbustos, y por tanto de mayor riqueza estructural (Kollmann & Buschor 2002). En el caso de áreas quemadas del Mediterráneo Oriental sujetas a la acción de la tala, se ha detectado la recolonización por parte de *Apodemus flavicollis* desde áreas vecinas hacia parcelas no intervenidas, es decir en sitios en que los árboles quemados fueron dejados en pie. Las parcelas en las que se extrajo la madera quemada y se apilaron los restos de vegetación producto de la gestión fueron los segundos sitios preferidos por esta especie y por *A. mystacinus*, dado que dichas estructuras ofrecen las características idóneas de refugio, humedad y alimento para ambas especies (Haim & Izhaki 1994).

Los resultados obtenidos en las estaciones de muestreo taladas muestran menores proporciones de semillas removidas y sugieren una posible relación con la gestión postincendio. Las reducciones en la remoción fueron evidentes para ambos gremios, especialmente para las hormigas inmediatamente después de la extracción de la madera (ver datos del otoño 2008 Figura 18 de *Resultados*), en el cual se alcanzó el valor mas bajo de remoción durante los dos años de estudio. El incremento de restos de madera en el suelo después de la tala es una consecuencia habitual de las practicas de gestión del área quemada (Puerta-Piñero *et al.* 2011) que generan condiciones de cobertura, humedad, y temperatura beneficiosas para vertebrados (Haim & Izhaki 1994), invertebrados (Bros *et al.* 2011) y plántulas (Castro *et al.* 2011). A pesar de la resistencia y resiliencia observada en las comunidades de hormigas de ambientes

propensos a incendios (Parr *et al.* 2004), los restos de madera debidos a las operaciones de corta, manipulación y extracción de la madera, aumenta la complejidad del ambiente y esto en consecuencia podría estar influyendo en los patrones de actividad de las hormigas inmediatamente después de la perturbación ocasionada.

En términos generales, los hallazgos mostraron que ambos gremios remueven significativamente más semillas en sitios cercanos a los márgenes no quemados probablemente por la recolonización activa en los primeros estadios sucesionales. La remoción de semillas al considerar la interacción de la distancia y la gestión mostró diferencias significativas para ambos gremios. El efecto de la gestión en la afectación de la cobertura vegetal parece fundamental para los roedores, ya que se observó una mayor remoción de semillas en sitios no talados a cortas y largas distancias desde los márgenes no quemados en comparación con los valores de remoción más bajos en áreas taladas (Figura 22 de *Resultados*). Este hecho parece reforzado por la leve tendencia observada en la remoción de semillas conforme incrementa el recubrimiento del dosel. En el caso de las hormigas, parece que las variaciones observadas en la remoción de semillas responden al efecto combinado de la recolonización en áreas cercanas al perímetro y a las marcadas condiciones microclimáticas en áreas taladas e internas del área quemada. En áreas taladas, en comparación con sitios no talados, se ha observado mayores temperaturas en el suelo y en los niveles de luminosidad por la apertura del hábitat a nivel del dosel y la falta de hojarasca o cobertura en el suelo (Peterson & Leach 2008).

El diseño experimental utilizado en estudio no puede determinar si son el fuego o la tala después del incendio los que afectan directamente la remoción de semillas, pero si está claro que en estaciones sujetas a la interacción de ambos factores este proceso podría estar siendo afectado para hormigas y roedores. En la revisión de Lindemayer & Noss (2006) se sugiere que el “salvage logging” tiene efectos negativos en los ecosistemas, los procesos ecológicos y ciertos elementos de la biota debido a que este tipo de prácticas se realizan por lo general en sitios previamente perturbados. No obstante, algunos autores indican que la interacción de perturbaciones (Matthews *et al.* 2009) y sus efectos cumulativos podrían tener consecuencias más severas que las producidas por una primer perturbación (ver Paine *et al.* 1998, Minshall 2003). De allí la necesidad de

realizar estudios más detallados que evalúen los efectos combinados del fuego y la gestión (Andersen *et al.* 2009) en los primeros estadios de la sucesión.

5.5 Remoción postdispersiva de semillas en microhábitats con diferente cobertura vegetal

Los hallazgos obtenidos concuerdan con otros estudios dónde se demuestra que los roedores remueven con creces más semillas en ambientes provistos de cobertura arbustiva, y por tanto con menor riesgo de depredación, que en sitios abiertos (Díaz *et al.* 2005, Perea *et al.* 2011d). La reducción del riesgo de depredación en el microhábitat de ramas y arbustos permite una mayor actividad de forrajeo que claramente se diferencia de lo observado para los otros dos microhábitats de cobertura reducida o nula. Los patrones de de remoción de semillas a lo largo del tiempo concuerdan entre los dos microhábitats de mayor cobertura. Contrariamente, en los dos microhábitats de menor cobertura parece aplicarse un principio de costo-beneficio, ya que en el suelo desnudo existe un mayor riesgo asociado pero a la vez como mencionan Chambers & MacMahon (1994) se dan una serie de condiciones topográficas (i.e grietas) y ambientales (i.e corrientes de aire) que podrían favorecer la presencia y abundancia de semillas.

En el caso de los roedores, el tiempo transcurrido desde el incendio no es un factor significativo por si solo, que incida en las variaciones observadas en la remoción de semillas, pero si lo es en interacción con el microhábitat. Los patrones de remoción de semillas observados para los dos microhábitats de mayor cobertura y el de menor cobertura (suelo desnudo) muestran los mismos patrones de incrementos y descensos aunque éstos se diferencian en la intensidad de la remoción sobretodo en las épocas en que los roedores son mas activos. Las diferencias entre microhábitats se observaron fundamentalmente en la intensidad de la remoción en relación a la cobertura vegetal, como se ha expuesto anteriormente para los roedores.

En el caso de las hormigas, como se esperaba, la remoción de semillas fue superior en el microhábitat desprovisto de cobertura, el suelo desnudo. En ambientes abiertos se

espera una mayor abundancia y diversidad de hormigas aparentemente relacionada con mayor insolación (Retana & Cerdá 2000, C. Gómez *com. pers.* 2012). En el suelo desnudo se presentó la mayor riqueza y abundancia de hormigas con hábitos granívoros (*Pheidole pallidula*, tres especies del género *Messor*, y dos especies del género *Aphaenogaster*), curiosamente en concordancia con la composición de granívoras reportada por Rey *et al.* (2002) para matorrales ubicados a mediana altitud, los cuales se caracterizan por temperaturas cálidas. Aun cuando con el paso del tiempo los microhábitats puedan ir experimentando alguna transformación, las condiciones de exposición y mayor radiación muy probablemente permanecieron en este tipo de ambientes sin cobertura durante los dos años de estudio. Esto aun cuando en áreas aledañas a estos microambientes las condiciones de cobertura se estaban modificando dada la regeneración natural que experimentaban las áreas quemadas. Las condiciones de microambiente y la riqueza de especies de hormigas en los microhábitats de suelo desnudo y de arbustos parecen, pues, fundamentales en el entendimiento de los patrones de remoción de semillas observados. Es así como en los ambientes de mayor diversidad de hormigas granívoras ocurrieron los mayores porcentajes de remoción de semillas (ver Figura 29 en *Resultados*).

Los resultados sugieren para el caso de las hormigas que la remoción de semillas está principalmente condicionada por el factor microhábitat en relación a sus características biofísicas y a la diversidad de hormigas granívoras presentes. Al igual que en el caso de los roedores, el componente temporal se observa en la estacionalidad, y es así como los mayores porcentajes de remoción de semillas por parte de hormigas ocurrieron en las primaveras y los veranos de ambos años.

5.6 Consideraciones de manejo en la remoción pre y postdispersiva de semillas en las áreas quemadas

En las áreas quemadas se observa que las bellotas de *Q. coccifera* son un recurso apetecido por los roedores, ya que es común observar bajo los rebrotes de la especie frutos parcialmente roídos. Aun cuando se ha demostrado recientemente que esta

bellotas pueden contribuir, con el rebrote, a la regeneración de esta especie (Perea *et al.* 2011e), la situación en ambientes perturbados podría ser diferente. En hábitats recientemente perturbados por el fuego y la extracción de la madera sería necesario estudiar la presión que los granívoros pudieran estar ejerciendo sobre este recurso aparentemente abundante. En el estudio de Puerta-Piñero *et al.* 2010, se recalca que el establecimiento de plántulas de *Quercus ilex* podría verse afectado por las prácticas de manejo post-incendio que dejan gran cantidad de ramas y troncos en el suelo favoreciendo la cobertura y facilitando la depredación de semillas por roedores en el área. En este sentido, la depredación de semillas podría ser un factor clave en el reclutamiento limitado al reducirse la cantidad de semillas almacenadas en el suelo (Campbell & Clarke 2006).

En el caso de especies con frutos carnosos la producción de diásporas parecen verse beneficiadas poco tiempo después de la perturbación a consecuencia de las condiciones favorables generadas por la apertura del hábitat (Greenberg *et al.* 2007). Sin embargo, el daño mecánico producido sobre el estrato inferior como consecuencia de las prácticas de gestión podrían estar comprometiendo seriamente la complejidad estructural del hábitat y la recuperación de algunas especies con frutos carnosos en ambientes mediterráneos (Santana *et al.* 2011). El impacto de las actividades postincendio y la herbivoría por grandes mamíferos es un hecho que incide en la regeneración de las áreas quemadas (Casady *et al.* 2010). En Ventalló, el impacto de la tala sobre la cobertura vegetal regenerada tras el fuego, la modificada estructura del hábitat postincendio y la cantidad de restos de madera dispersos (no apilados) en el suelo podrían estar limitando los sustratos para plantas de características trepadoras como es el caso de *Smilax aspera* (Rost *et al.* 2012 *in press*). Adicionalmente, debe considerarse que la regeneración extendida de especies carnosas tras el incendio y la tala podría ser perjudicada por una insuficiente actividad dispersora por parte de aves debido a la ausencia de perchas (Rost *et al.* 2009).

Si ya se ha demostrado que el fuego afecta las poblaciones animales, la tala como una segunda perturbación podría incidir en la recuperación o recolonización de las especies animales afectadas y en consecuencia en procesos claves para la regeneración del

hábitat. Ello puede provocar altos porcentajes de depredación semillas por parte de roedores y afectar la dinámica de remoción de semillas (muchas de ellas para ser dispersadas) por parte de hormigas a lo largo del hábitat quemado. Si a esto se añade las limitaciones en la dispersión de semillas por aves, anteriormente descritas, se podría pensar que el establecimiento de algunas especies vegetales podría verse afectada en las áreas quemadas forestalmente gestionadas.

En las tres áreas de estudio, los niveles de remoción de semillas en promedio son cercanos al 20% para hormigas en suelo desnudo y al 45% para roedores en el microhábitat de ramas, en los meses de mayor actividad de ambos gremios. Los pocos estudios realizados hasta la fecha en ambientes postincendio indican que la estructura vertical viva o muerta en pie y la cobertura arbustiva remanente después de la incidencia del fuego adicional a las ramas (dispersas) y troncos (apilados), producto de la gestión postincendio, favorecen la actividad de este gremio y esto se ve reflejado en mayores proporciones de remoción. La gestión del área quemada a una intensidad intermedia sugiere una menor alteración del hábitat y en consecuencia menores proporciones de semillas removidas al menos para el caso de roedores (Puerta-Piñeros *et al.* 2010).

En consecuencia, si los planes de gestión post-incendio contemplaran el papel de los gremios depredadores y dispersores de semillas (aves y hormigas), se podría favorecer la regeneración de ciertas especies vegetales en las áreas perturbadas. El replanteamiento y promoción de la gestión post-incendio para la extracción de madera, de continuarse realizando, debería tomar en cuenta los indicios observados hasta el momento en el sentido de promover una gestión forestal más “limpia” y de menor impacto en la cual se apile la madera en bloques y se libere el suelo de una cantidad excesiva y desorganizada de restos de vegetación. Esto con el fin de atraer aves dispersoras (Rost *et al.* 2010), concentrar la actividad depredadora por parte de roedores y promover la dispersión de semillas por hormigas a través de toda el área quemada.

6. CONCLUSIONES

- a) La remoción predispersiva de bellotas de *Quercus coccifera* por parte de roedores fue prácticamente nula en el área quemada en oposición a la remoción de frutos observada en el área no quemada. Apparently las diferencias de cobertura vegetal en ambos sitios podrían estar condicionando la actividad de los roedores.
- b) La remoción predispersiva de diásporas de *Smilax aspera* ocurrió de forma similar en ambos hábitats pero presentó variaciones interanuales lo que sugiere una presión de depredación por vertebrados variable.
- c) La remoción postdispersiva de semillas fue similar en ambos hábitats. Los roedores fueron los principales removedores de semillas seguidos por las hormigas. No hubo evidencia de actividad granívora por parte de aves.
- d) Para ambos gremios se observaron variaciones en los patrones de remoción de semillas a lo largo del año. Los roedores, fueron más activos en el otoño e invierno mientras que las hormigas en el verano.
- e) La remoción de semillas por parte de roedores en el área quemada se relacionó con la distancia mínima a un hábitat no quemado (ya fuera un remanente de vegetación no quemada en el interior del área quemada, o bien la zona no quemada circundante). Es así como las estaciones de muestreo ubicadas a menores distancias de sitios no quemados presentaron mayores porcentajes de remoción de semillas en comparación a estaciones situadas a mayor distancia de cualquier hábitat no quemado.
- f) La remoción de semillas por parte de hormigas, contrariamente a lo que se esperaba se relacionó con la distancia al perímetro del incendio. De esta manera

se observó una mayor remoción de semillas en estaciones más próximas al perímetro del incendio.

- g) Los mayores porcentajes de remoción de semillas en sitios más cercanos a los hábitats no quemados sugieren que las áreas no quemadas circundantes (boscosas y no boscosas) y los remanentes de vegetación no quemada en el interior del área quemada podrían ser componentes esenciales en el reestablecimiento de las poblaciones de pequeños mamíferos y hormigas granívoras poco tiempo después de la incidencia del fuego.
- h) La gestión forestal postincendio parece afectar a los patrones de remoción de semillas de las hormigas. Estos resultados, unidos a la menor remoción de semillas observada inmediatamente después de la tala, sugieren que la perturbación del sustrato y el incremento de restos de ramas dispersos en el suelo por la gestión podrían afectar la actividad de las hormigas.
- i) La remoción de semillas para ambos gremios está siendo modulada por la interacción entre componentes espaciales y gestión forestal. En términos generales, la remoción de semillas fue mayor en sitios no talados más cercanos a cualquier hábitat no quemado (roedores) o al perímetro del incendio (hormigas). Los mayores valores de remoción para los roedores ocurrieron en estaciones no taladas a cortas (0-100 m) y largas distancias (110-380 m) desde cualquier hábitat no quemado mientras que las hormigas removieron más semillas en estaciones no taladas a corta distancia.
- j) La remoción de semillas por parte de roedores fue mayor en sitios con más cobertura siendo el microhábitat de ramas, producto de la gestión forestal, el que presentó los mayores valores. Se sugiere que los roedores se muestran más activos en microhábitats que impliquen un menor riesgo de detección por parte de depredadores.

- k) La mayor diversidad de hormigas granívoras en el microhábitat de suelo desnudo de vegetación podría explicar la mayor remoción de semillas en este ambiente.

- l) La remoción de semillas parece estar fuertemente condicionada por las características de cada microhábitat y por la estacionalidad. Los dos años de muestreo y los patrones de actividad de cada gremio asociados a la estacionalidad no han permitido obtener un efecto del tiempo transcurrido desde el fuego.

- m) Finalmente, se sugiere que la actividad de remoción de semillas por parte de vertebrados y hormigas debería tenerse en cuenta en el estudio de la regeneración de ecosistemas perturbados, así como en la planificación de la gestión forestal asociada a los hábitats quemados.

7. REFERENCIAS

- Alain, B., Gilles, P., & Yannick, D. 2006. Factors driving small rodents assemblages from field boundaries in agricultural landscapes of western France. *Landscape Ecology* 21, 449–461.
- Amacher, A.J., Barrett, R.H., Moghaddas, J.J., & Stephens, S.L. 2008. Preliminary effects of fire and mechanical fuel treatments on the abundance of small mammals in the mixed-conifer forest of the Sierra Nevada. *Forest Ecology and Management* 255, 3193–3202.
- Andersen, A.N. 1988. Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation in south-eastern Australia. *Australian Journal of Ecology*. 13: 285-293.
- Andersen, A.N., Penman, T.D., Debas, N., & Houadria, M. 2009. Ant community responses to experimental fire and logging in a eucalypt forest of south-eastern Australia. *Forest Ecology and Management* 258, 188-197.
- Antunes, S.C., Curado, N., Castro, B.B., & Gonçalves, F. 2009. Short-term recovery of soil functional parameters and edaphic macro-arthropod community after a forest fire. *Journal of Soils Sediments* 9, 267–278.
- Arnán, X., Retana, J., Rodrigo, A. & Cerda, X. 2010. Foraging behaviour of harvesting ants determines seed removal and dispersal. *Insectes Sociaux*. 57:421–430.
- Arnán, X. Rodrigo, A., Molowny-Horas, R., & Retana, J. 2010a. Ant-mediated expansion of an obligate seeder species during the first years after fire. *Plant Biology* 12, 842-852. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2009.00294.x.
- Arnán, X., Rodrigo, A., & Retana, J. 2006. Post-fire recovery of Mediterranean ground ant communities follows vegetation and dryness gradients. *Journal of Biogeography* 33, 1246–1258.
- Arnold, G.W., Smith, G.T., Rowley, C.R., & Brooker, M.G. 1993. The effects of fire on the abundance and distribution of animals in Australian ecosystems, with emphasis on Mediterranean ecosystems. *In: Trabaud, L. & Prodon, R. (eds.). Fire in Mediterranean Ecosystems. Ecosystems Research Report, 5. Commission of the European Communities, Bruxelles. Pp. 237-257.*
- Arrizabalaga, A., & Llimona, F. 1996. Efectes del foc sobre la fauna i recuperació de la fauna després del foc. *In: Terradas, J. (ed). Ecologia del foc. CREA. Proa. Pp. 173-188.*

- Arrizabalaga, A., Montagud, E., & Fons, R. 1993. Post-fire sucession in small mammal communities in the Montserrat Massif (Catalonia, Spain). *In*: Trabaud, L. & Prodon, R. (eds.). Fire in Mediterranean Ecosystems. Ecosystems Research Report, 5. Commission of the European Communities, Bruxelles. Pp. 281-291.
- Azcárate, F.M., Arqueros, L., Sánchez, A.M., & Peco, B. 2005. Seed and fruit selection by harvester ants, *Messor barbarus*, in Mediterranean grassland and scrubland. *Functional Ecology* 19, 273–283.
- Azcárate, F., Kovacs, E., & Peco, B. 2007. Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. *Journal of Insect Behavior* 20, 315-329.
- Banks, S.C., Dujardin, M., McBurney, L., Blair, D., Barker, M., & Lindenmayer, D.B. 2011. Starting points for small mammal population recovery after wildfire: recolonisation or residual populations?. *Oikos* 120, 26–37.
- Bas, J.M., Gómez, C., & Pons, P. 2005. Fruit production and predispersal seed fall and predation in *Rhamnus alaternus* (Rhamnaceae). *Acta Oecologica* 27, 115–123.
- Bates, D., & Maechler, M. 2010. lme 4: Linear mixed-effects models using S4 classes. *In*: R package version 0.999375-35.
- Bess, E.C., Parmenter, R.P., McCoy, S., & Molles, M.C. 2002. Responses of a riparian forest-floor arthropod community to wildfire in the middle rio Grande Valley, New Mexico. *Environmental Entomology* 31, 774-784.
- Boada, M. 2003. Boscos de Catalunya. Historia i actualitat del mon forestal. Consorci Forestal de Catalunya. Generalitat de Catalunya. Departament de Medi Ambient. 188 p.
- Bolker, B. M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H. & White, J.S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecology Evolution* 24, 127-135.
- Briani, D.C., & Guimarães, 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.
- Broncano M.J. 2000. Patrones observados y factores que determinan la variabilidad espacio-temporal de la regeneración del pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) después de un incendio. Ph.D Thesis, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona. 110 p.
- Broncano, M.J., Rodrigo, A., & Retana, J. 2008. Post-dispersal seed predation in *Pinus halepensis* and consequences on seedling establishment after fire. *International Journal of Wildland Fire* 17, 407–414.

- Bros, C., Moreno-Rueda, G., & Santos, X. 2011. Does postfire management affect the recovery of Mediterranean communities?. The case study of terrestrial gastropods. *Forest Ecology and Management* 261, 611–619.
- Brotons, L., Pons, P. & Herrando, S. 2005. Colonisation of dynamic Mediterranean landscapes: where do birds come from after fire?. *Journal of Biogeography* 32, 789-798.
- Callaway, J. C. 2004. Hempseed as a nutritional resource: An overview. *Euphytica* 140, 65–72.
- Casady, G.M., van Leeuwen, W.J.D., & Marsh, S.E. 2010. Evaluating post-wildfire vegetation regeneration as a response to multiple environmental determinants. *Environmental Modeling & Assessment* 15, 295–307.
- Castellnou, M.; Pagés, J.; Miralles, M. & Piqué, M. 2009. Tipificació de los incendios forestales de Cataluña. Elaboración del mapa de incendios de diseño como herramienta para la gestión forestal. Comunicación del 5é Congreso Forestal Nacional (Avila), SECF. *In: Costa et al.* 2011. La prevenció dels grans incendis forestals adaptada a l' incendi tipus. Generalitat de Catalunya. Pp 19.
- Castro, J., Allen, C.D., Molina-Morales, M., Marañón-Jiménez, S., Sánchez-Miranda, A., & Zamora, R., 2010. Salvage logging versus the use of burnt wood as a nurse object to promote post-fire tree seedling establishment. *Restoration Ecology* 19(4), 537-544.
- Chambers, J.C., & MacMahon, J.A. 1994. A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25, 263-292.
- Christensen, P.E.S. 1980, 'The biology of *Bettongia pencillata* Gray, 1837 and *Macropus eugenii* (Desmarest, 1817) in relation to fire', *Forests Department of W.A. Bulletin*, no. 91.
- Clavero, M., Brotons, L., & Herrando, S. 2011. Bird community specialization, bird conservation and disturbance: the role of wildfires. *Journal of Animal Ecology* 80, 128–136.
- Cochrane, M.A. & Laurance, W.F. 2008. Synergisms among fire, land use, and climate change in the Amazon. *Ambio* 37, 522-527.
- Converse S.J., Block W.M., & White G.C. 2006. Small mammal population and habitat responses to forest thinning and prescribed fire. *Forest Ecology and Management* 228, 263–73.

- Crawley, M. J. 2007. The R book. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, West Sussex, England.
- CREAF, 2003. Inventari Ecologic i Forestal de Catalunya (IEFC). Sistema d'Informació de Boscos de Catalunya (SiBosc), <http://www.creaf.uab.es/iefc> (Consultado 14 de enero del 2012).
- Crist T.O., & Wiens, J.A. 1994. Scale effects of vegetation on forager movement and seed harvesting by ants. *Oikos* 69, 37–46.
- Delitti, W., Ferran A., Trabaud, L., & Vallejo, V.R. 2005. Effects of fire recurrence in *Quercus coccifera* L. shrublands of the Valencia Region (Spain): I. plant composition and productivity. *Plant Ecology* 177, 57–70.
- 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.
- Díaz, M. 1992. Rodent seed predation in cereal crop areas of Central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk. *Ecography*, 15, 77-85.
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F., Pons, X., & Terradas, J. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology* 83, 2293-2303.
- Díaz-Delgado, R., Lloret, F., & Pons, X., 2004. Spatial patterns of fire occurrence in Catalonia, NE, Spain. *Landscape Ecology* 19, 731-745.
- Díaz, M., Torre, I., Peris, A. & Tena, L. 2005. Foraging behavior of wood mice as related to presence and activity of genets. *Journal of Mammalogy* 86, 1178-1185.
- DMAH (Departament de Medi Ambient i Habitatge, Generalitat de Catalunya), 2011. <http://mediambient.gencat.cat>.
- Eliasch, J. 2008. Climate change: financing global forests – the Eliasch review. London, The Stationery Office Ltd. 250 pp. (also available at www.official-documents.gov.uk/document/other/9780108507632/9780108507632.pdf).
- Englund, R. 1993. Fruit removal in *Viburnum opulus*: copious seed predation and sporadic massive seed dispersal in a temperate shrub. *Oikos* 67, 503–510.
- Espelta, J.M., Verkaik, I., Eugenio, M., Lloret, F. 2008. Recurrent wildfires constrain long-term reproduction ability in *Pinus halepensis* Mill. *International Journal of Wildland Fire* 17, 579-585.

- Eugenio, M., Verkaik, I., Lloret, F., & Espelta, J.M. 2006. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecology and Management* 231, 47–54.
- Herrando, S., Brotons, L., & Llacuna, S. 2003. Does fire increase the spatial heterogeneity of bird communities in Mediterranean landscapes?. *IBIS* 145, 307–317.
- Fedriani, J.M., & Manzaneda, A.J. 2005. Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology*. doi:10.1093/beheco/ari082.
- Fernández-Fernández, M.M. Salgado-Costas, J.M. 2004. Recolonization of a burnt pine forest (*Pinus pinaster*) by Carabidae (Coleoptera). *European Journal of Soil Biology* 40, 47–53.
- Fons, R., Grabulosa, I., Feliu, C., Mas-Coma, S., Galan-Puchades, M.T. & Comes, A.M. 1993. Postfire dynamics of a small mammal community in a mediterranean forest (*Quercus suber*). *In*: Trabaud, L. & Prodon, R. (eds.). *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Ecosystems Research Report, 5. Commission of the European Communities, Bruxelles. Pp. 259-270.
- Fons, R. & Saint-Girons, M.C. 1993. Le cycle sexuel chez le mulot sylvestre, *Apodemus sylvaticus* (L., 1758) en région méditerranéenne. *Z. Säugetierkunde* 58, 38-47.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., & Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imagingsoftware to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Gómez, C. 2011. Catedrático, especialista en invasiones por parte de hormigas. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología Animal. Universidad de Girona. Comunicación personal 7 de enero del 2011.
- Goudelis, G., Ganatsas, P.P., Spanos, I., & Karpil, A. 2007. Effect of repeated fire on plant community recovery in Penteli, central Greece. *In*: Stokes *et al.* (eds), *Eco- and Ground Bio-Engineering: The Use of Vegetation to Improve Slope Stability* 337–343.
- Gracia, C., & Sabaté, S.1996. La resposta de la vegetació al foc: els canvis en l'estructura de la vegetació. *In*: Terradas, J. (ed). *Ecologia del foc*. CREA. Proa. Pp. 162-172.

- Greenberg, C.H., Neary, D.G.; Harris, L., Linda,D., & Steven P. 1994. Vegetation recovery following high-intensity wildfire and silvicultural treatments in sand pine scrub. *The American Midland Naturalist* 133, 149-163.
- Greenberg,C.H., Levey, D.J., & Loftis, D.L. 2007. Fruit Production in Mature and Recently Regenerated Forests of the Appalachians. *The Journal of Wildlife Management* 71, 321-335.
- Guariguata, M.R. & Dupuy, J.M. 1997. Forest regeneration in abandoned logging roads in lowland Costa Rica. *Biotropica*, 29, 15-28.
- Haim, A.; & Izhaki, I. 1994. Changes in rodent community during recovery from fire: relevance to conservation. *Biodiversity and Conservation*. 3, 573-585.
- Haim, A., & Izhaki, I. 2000. The effect of different treatments on the community compositions of small mammals in a post-fire pine forest. *Journal of Mediterranean Ecology* 1, 249-257.
- Hernández, 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.
- Herrando, S. 2001. Habitat disturbance in Mediterranean landscapes: effects of fire and fragmentation on birds. *Tesi Doctoral, Universitat de Barcelona*. 123 pp.
- Herrando, S. & Brotons, L. 2002. Forest bird diversity in Mediterranean areas affected by wildfires: a multi-scale approach. *Ecography*, 25, 161-172.
- Herrando, S., Brotons, L., Guallar, S., Sales, S., & Pons, P. 2009. Postfire forest management and Mediterranean birds: the importance of the logging remnants. *Biodiversity & Conservation* 18, 2153–2164.
- Heroldova, M., Bryja, J., Zejda, J., & Tkadlec, E. 2007. Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 120, 206–210.
- Hulme, P.E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111, 91-98.

- Hulme, P.E., & Kollmann, J. 2005. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. In: Forget, P.M. et al. (eds). Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Symposium on Post-Primary Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal (2002: Panama, Panama). Pp. 9-30.
- Hurst, S. 2011. *Cannabis sativa* (fotografía). USDA-NRCS PLANTS Database.
- Hurst, S. 2011. *Panicum miliaceum* (fotografía). USDA-NRCS PLANTS Database.
- Izhaki, I., Levey, D.J., & Silva, W.R. 2003. Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. *Ecological Entomology* 28, 439-448.
- Johnson, P. 1999. Industrial hemp: A critical review of claimed potentials for *Cannabis sativa*. *Tappi Journal* 82, 113-123.
- Jordano, P. 1989. Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* 55, 375–386.
- Jordano, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* 71, 479–491.
- Kalies, E.L., Chambers, C.L. & Covington, W.W. 2010. Wildlife responses to thinning and burning treatments in southwestern conifer forests: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management* 259, 333–342.
- Kelly, L.T., Dale, A.C., Nimmo, G., Spence-Bailey, L.M., Clarke, M.F., & Bennett, A.F. 2010. The short-term responses of small mammals to wildfire in semiarid mallee shrubland, Australia. *Wildlife Research* 37, 293–300.
- Kollmann, J., & Buschor, M. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* 164, 249–261.
- Konstantinidis P, Tsiourlis G, & Galatsidas, S. 2005. Effects of wildfire season on the resprouting of kermes oak (*Quercus coccifera* L.). *Forest Ecology and Management* 208: 15–27.
- Li, S.Y., Stuart, J.D., Li, Y., & Parnas, R.S. 2010. The feasibility of converting *Cannabis sativa* L. oil into biodiesel. *Bioresource Technology* 101, 8457–8460.

- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., Fischer, J. 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation* 131, 433–445.
- Lindenmayer, D. B., & McCarthy, M.A. 2002. Congruence between natural and human forest disturbance-an Australian perspective. *Forest Ecology and Management* 155, 319–335.
- Lindenmayer, D.B., & Noss, R.F. 2006. Salvage logging, ecosystem processes, and biodiversity conservation. *Conservation Biology* 20, 949–958.
- Lindenmayer, D.B., & Ough, K. 2006. Salvage logging in the montane ash eucalypt forests of the central highlands of Victoria and its potential impacts on biodiversity. *Conservation Biology* 20, 1005–1015.
- Lloret, F. 1996. El foc en un context mediterrani. *In: Terradas, J. (ed). Ecologia del foc. CREA. Proa. Pp. 173-188.*
- Lloret, F, Sole, A., Vayreda, J., Estevan, H., & Terradas, J. 2009. *Atles de plantes llenyoses dels boscos de Catalunya. Centre de Recerca Ecologica i Aplicacions Forestals, CREA. Unitat d' Ecologia de la Universitat Autònoma de Barcelona. 185 p.*
- Longo, L., & Vasapollo, G. 2006. Extraction and identification of anthocyanins from *Smilax aspera* L. berries. *Food chemistry* 94, 226-231.
- Longo, L., Scardino, A., & Vasapollo, G. 2007. Identification and quantification of anthocyanins in the berries of *Pistacia lentiscus* L., *Phillyrea latifolia* L. and *Rubia peregrina* L. *Innovative Food Science and Emerging Technologies* 8, 360–364.
- López-González, G. 2004. *Guía de los árboles y arbustos de la Península Ibérica y Baleares (Especies silvestres y las cultivadas más comunes). Segunda edición corregida. Ediciones Mundi-Prensa. 894 pp.*
- Lukyanova, L.E. & Lukyanov, O.A. 2004. An ecologically destabilized environment: Its effect on small-mammal populations. *Russian Journal of Ecology* 35(3), 181-188.
- Matthews, C.E., Moorman, C.E., Greenberg, C.H., & Waldrop, T.A. 2009. Response of soricid populations to repeated fire and fuel reduction treatments in the southern Appalachian Mountains. *Forest Ecology and Management* 257, 1939–1944.

- Minshall, G.W. 2003. Responses of stream benthic macroinvertebrates to fire. *Forest Ecology and Management* 178, 155–161.
- Monamy, V., & Fox, B.J. 2010. Responses of two species of heathland rodents to habitat manipulation: vegetation density thresholds and the habitat accommodation model. *Austral Ecology* 35, 334–347.
- Moneglia, P., Besnard, E., Thibault, J.C., & Prodon, R. 2009. Habitat selection of the Corsican Nuthatch (*Sitta whiteheadi*) after a fire. *Journal of Ornithology* 150, 577–583.
- Moreira, F.; Viedma, O., Arianoutsou, M., Curt, T., Koutsias, N., Rigolot, E. Barbati, A., Corona, P. Vaz, P., Xanthopoulos, G.; Mouillot, F., & Bilgili, E. 2011. Landscape - wildfire interactions in southern Europe: Implications for landscape management. *Journal of Environmental Management* 92, 2389-2402. DOI: 10.1016/j.jenvman.2011.06.028.
- Mouillot, F., Ratte, J.P., Joffre, R., Moreno, J.M., & Rambal, S. 2003. Some determinants of the spatio-temporal fire cycle in a Mediterranean landscape (Corsica, France). *Landscape Ecology* 18, 665-674.
- Nathan, R., Ne'eman, G. 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecology* 171, 123–137. doi:10.1023/B:VEGE.0000029379.32705.0F
- Ne'eman, G. Meir, I. & Ne'eman, R. 1993. The effect of ash on germination and early growth of shoots and roots of *Pinus*, *Cistus* and annuals. *Seed Science & Technology*. 21: 339–349.
- Neumann, F.G. 1992. Responses of foraging ant populations to high-intensity wildfire, salvage logging and natural regeneration processes in Eucalyptus remnans regrowth forest of the Victorian Central Highlands. *Australian Forestry* 5, 29-38.
- Nystrand, O., & Granstrom, A. 1997. Post-dispersal predation on *Pinus sylvestris* seeds by *Fringilla spp*: ground substrate affects selection for seed color. *Oecologia* 110, 353-359.
- 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.

- Ouin, A., Paillat, G., Butet, A., & Burel, F. 2000. Spatial dynamics of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in an agricultural landscape under intensive use in the Mont Saint Michel Bay (France). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 78, 159–165.
- Özgül- Yücel, S. 2005. Determination of conjugated linolenic acid content of selected oil seeds grown in Turkey. *JAOCs*. 82, 893-897.
- Ordoñez, J. L. & Retana, J. 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography* 27, 449-458.
- 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. *In*: Forget, P.M. et al. Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Symposium on Post-Primary Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal (2002: Panama, Panama). Pp. 223–240.
- Pascual, R. 1990. Guia dels arbusts dels paisos catalans. Editorial Portic, S.A. 232 p.
- Parr, C.L., Andersen, A.N., Chastagnol, C., & DuVaud, C. 2007. Savanna fires increase rates and distances of seed dispersal by ants. *Oecologia* 151, 33–41.
- Parr, C.L., Robertson, H.G, Biggs, H.C, Chown, S.L. 2004. Response of African savanna ants to long-term fire regimes. *Journal of Applied Ecology* 41, 630–642.
- Pausas, J.G., Carbó, E., Caturla, R.N., Gil, J.M., & Vallejo, R. 1999. Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica* 20, 499–508.
- Pausas J.G, Verdú M. 2005. Plant persistence traits in fire-prone ecosystems of the Mediterranean Basin: a phylogenetic approach. *Oikos* 109, 196–202. doi:10.1111/J.0030-1299.2005.13596.X.
- Pausas, J.G. Llovet, J., Rodrigo, A., & Vallejo, R. 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? –A review. *International Journal of Wildland Fire* 17, 713–723.

- Pausas, J.G., & Fernández-Muñoz, S. 2012. Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change* 110, 215–226. DOI 10.1007/s10584-011-0060-6.
- 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.
- Perea, R., González, R., San Miguel, A., & Gil, L. 2011d. Moonlight and shelter cause differential seed selection and removal by rodents. *Animal Behaviour* 82, 717-723.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. 2011e. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology* 99, 194–201.
- Peterson, C.J., & Leach, A.D. 2008. Salvage logging after windthrow alters microsite diversity, abundance and environment, but not vegetation. *Forestry* 81,361-376.
- Piñol, J., Terradas, J., & Lloret, F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change* 38, 345–357.
- Pons, J., & Pausas, J.G. 2007. Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecological Research* 22, 535–541.
- Pons, P. 1998. Bird site tenacity after prescribed burning in a mediterranean shrubland. In Trabaud, L. (ed.). *Fire Management and Landscape Ecology*. International Association of Wildland Fire, Washington. Pp. 261-270.
- Pons, P. 2007. Consecuencias de los incendios forestales sobre los vertebrados y aspectos de su gestión en regiones mediterráneas. In: Camprodon, J. & Plana, E. (eds.). *Conservación de la biodiversidad, fauna vertebrada y gestión forestal*. Segunda edición revisada y ampliada. Edicions Universitat de Barcelona, Barcelona. Pp. 229-245.

- Pons, P., & Bas, J.M. 2005. Open-habitat birds in recently burned areas: the role of the fire extent and species' habitat breadth. *Ardeola* 52, 119-131.
- Pons, P. & Clavero, M. 2010. Bird responses to fire severity and time since fire in managed mountain rangelands. *Animal Conservation* 13, 294–305.
- Pons, P., Henry, P.Y., Gargallo, G. Prodon, R. & Lebreton, J.D. 2003. Local survival after fire in Mediterranean shrublands: combining capture-recapture data over several bird species. *Population Ecology*, 45: 187-196.
- Pons, P., & Prodon, R. 1996. Short-term temporal patterns in a Mediterranean shrubland bird community after wildfire. *Acta Oecologica* 17, 29-41.
- Prodon, R. 1988. Dynamique des systèmes avifaune-végétation après déprise rurale et incendies dans les Pyrénées méditerranéennes siliceuses. Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris 6, 333 pp.
- Prodon, R. 1995. Impact des incendies sur l'avifaune. Gestion du paysage et conservation de la biodiversité animale. *Forêt Médit.*, 16: 255-263.
- Prodon, R., Fons, R. & Athias-Binche, F. 1987. The impact of fire on animal communities in Mediterranean area. *In*: Trabaud, L. (ed.). *The role of fire in Ecological Systems*. SPB Academic Publishing, The Hague. Pp. 121-157.
- Puerta-Piñero, C., Sánchez-Miranda, A., Leverkus, A., & Castro, J. 2010. Management of burnt wood after fire affects post-dispersal acorn predation. *Forest Ecology and Management* 260, 345-352.
- R Development Core Team 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Retana, J., & Cerdá, X. 2000. Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia* 123, 436–444.
- Rey, P.J., Garrido, J.L., Alcántara, J.M., Ramírez, J.M., Aguilera, A., García, L., Manzaneda, A.J., & Fernández, R. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology* 16, 773–781.

- Richards, P.J., Humphreys, G.S., Tomkins, K.M., Shakesby, R.A., & Doerr, S.H. 2011. Bioturbation on wildfire-affected southeast Australian hillslopes: Spatial and temporal variation. *Catena* 87, 20–30.
- Rollan, A., & Real, J. 2011. Effect of wildfires and post-fire forest treatments on rabbit abundance. *European Journal of Wildland Research* 57, 201–209.
- Rosalino, L.M., Ferreira, D., Leitão, I., & Santos-Reis, M. 2011. Selection of nest sites by wood mice *Apodemus sylvaticus* in a Mediterranean agro-forest landscape. *Ecological Research* 26, 445–452.
- Rost, J. 2011. L'efecte de la gestió forestal post-incendi sobre l' avifauna i la dispersió de llavors per ocells frugívors. Tesis doctoral. Universitat de Girona. 157 p.
- 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.
- Rost, J., Bas, J.M, & Pons, P. 2012. The importance of piling wood debris on the distribution of bird-dispersed plants in burned and logged Mediterranean pine forests. *International Journal of Wildland Fire*. *In press*.
- Rost, J., Pons, P., & Bas, J.M., 2009. Can salvage logging affect seed dispersal by birds into burned forests? *Acta Oecologica* 35, 763–768.
- Sabaté, S., & Gracia, C. 1996. Els ecosistemes mediterranis i la seva susceptibilitat al foc. *In: Terradas, J. (ed). Ecologia del foc. CREAF. Proa. Pp. 43-56.*
- Santana, J., Porto, M., Reino, L., & Beja, P., 2011. Long-term understory recovery after mechanical fuel reduction in Mediterranean cork oak forests. *Forest Ecology and Management* 261, 447–459.
- 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.
- Saracino, A., Pacella, R., Leone, V. & Borghetti, M. 1997. Seed dispersal and changing seed characteristics in a *Pinus halepensis* Mill. forest after fire. *Plant Ecology*. 130, 13–19.
- Servei Meteorològic de Catalunya. 2011. Climatologia comarcal.
<http://www20.gencat.cat/portal/site/meteocat/menuitem.dab8a3403688f69c5c121577b0c0e1a0/?vgnextoid=f326a44f36813210VgnVCM1000000b0c1e0aRCRD&vgnnextchannel=f326a44f36813210VgnVCM1000000b0c1e0aRCRD&vgnnextfmt=default>

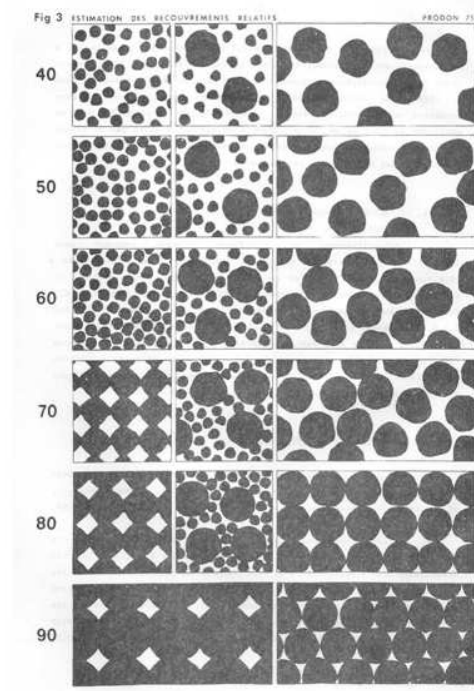
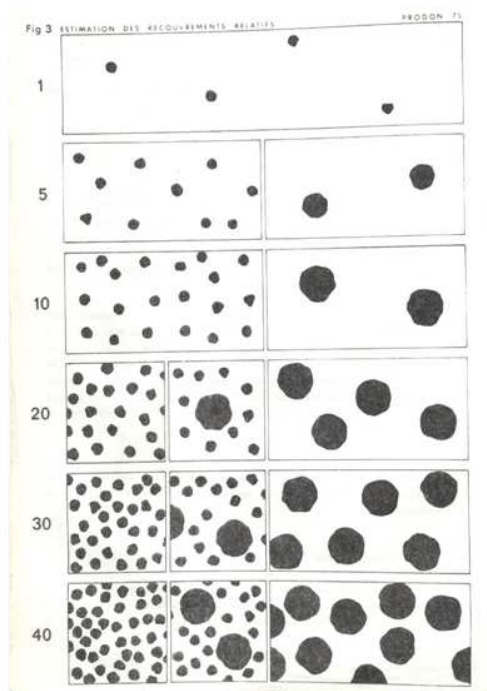
- Sutherland, E.F, Dickman, C.R. 1999. Mechanisms of recovery after fire by rodents in the Australian environment: a review . *Wildlife Research* 26(4): 405-419.
- Thibault, J.C., & Prodon, R.B 2006. Seed predation by birds shortly after a wildfire in a Corsican pine forest. *International Journal of Wildland Fire* 15, 81–86.
- Torre, I., Arrizabalaga, A., & Díaz, M. 2002. Ratón de Campo (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758). *Galemys* 14, 1-26.
- Torre, I. & Díaz, M. 2004. Small mammal abundance in Mediterranean post-fire habitats: a role for predators? *Acta Oecologica* 25, 137–142.
- Torre, I., Díaz, M., Martínez-Padilla, J., Bonal, R., Vinuela 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., 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.
- Ubeda, X., Outeiro, R.L., & Sala, M. 2006. Vegetation regrowth after a differential intensity forest fire in a Mediterranean environment, Northeast, Spain. *Land Degradation Development* 17, 429–440.
- Underwood, E.C, & Christian, C.E. 2009. Consequences of prescribed fire and grazing on grassland ant communities. *Environmental Entomology* 38, 325–332.
- Underwood E.C., & Quinn, J.F. 2010. Response of ants and spiders to prescribed fire in oak woodlands of California. *Journal of Insect Conservation* 14, 359–366.
- Vamstad, M.S., & Rotenberry, J.T. 2010. Effects of fire on vegetation and small mammal communities in a Mojave Desert Joshua tree woodland. *Journal of Arid Environments* 74, 1309-1318.
- Vander Wall, S.B., Forget, P.M., Lambert, J.E. & Hulme, P. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. In: Forget, P.M. et al. (eds). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. Symposium on Post-Primary Seed Fate: Predation and Secondary Dispersal (2002: Panama, Panama)*. Pp. 1-8.
- Vasconcelos, H.L., Vilhena, J.M.S., & Caliri, G.J.A. 2000. Responses of ants to selective logging of a central Amazonian forest. *Journal of Applied Ecology* 37, 508-514.
- Wilson, B.A. 1996. Biodiversity and Fire: The effects and effectiveness of fire management. Chapter 11. *Fire effects on vertebrate fauna and implications for fire management and conservation. Proceedings of the conference held 8-9 October*

- 1994, Footscray, Melbourne Biodiversity Series, Paper No. 8. www.environment.gov.au/archive/biodiversity/publications/series/paper8/paper11.html. Consultado el 10 de diciembre del 2011.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall International Editions, New Jersey. 718 p.
- Zimmer, K. & Parmenter R.R. 1998. Harvester ants and fire in a desert grassland: Ecological responses of *Pogonomyrmex rugosus* (Hymenoptera: Formicidae) to experimental wildfires in central New Mexico. *Environmental Entomology* 27(2), 282-287.
- Zozaya, E.L., Brotons, L., Herrando, S., Pons, P., Rost, J., & Clavero, M. 2010. Monitoring bird community dynamics in Mediterranean landscapes affected by large wildfires. *Ardeola* 57, 33-50.

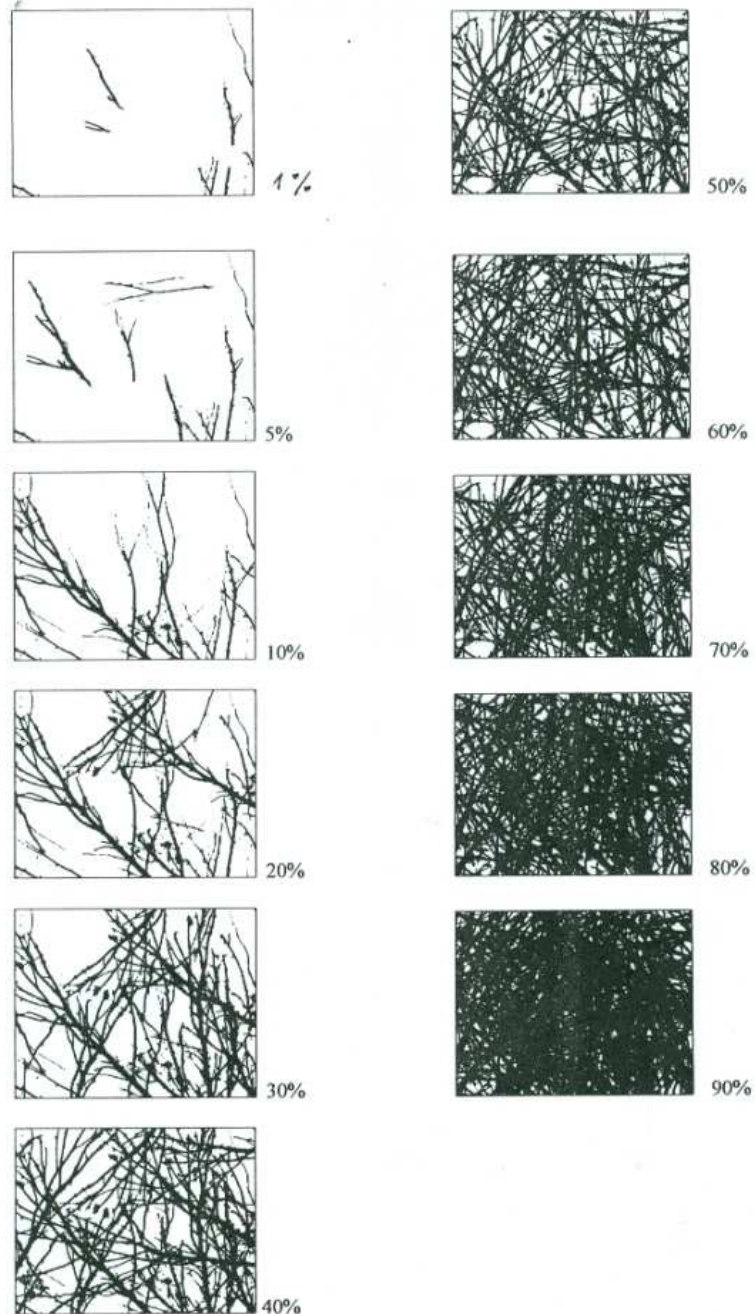
8. ANEXOS

ANEXO 1

Cuadro A1.1. Plantilla usada para estimar la cantidad de recubrimiento arbustivo (%) sobre el suelo (Modificado de Prodon 1988).



Cuadro A1.2. Plantilla usada para estimar la cantidad de recubrimiento de ramas y restos de madera sobre el suelo (Tomado de Rost *et al.* 2010).



ANEXO 2

Cuadro A2.1. 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. En cada parche de 5 m² se realizó el conteo de frutos carnosos y no carnosos encontrados, (n= número de parches evaluados).

		Tipo de parche			
Hábitat	Quercus coccifera	Smilax aspera	Rubia peregrina		
2008	Quemado	<i>Q. coccifera</i> : 53.9 <i>R. peregrina</i> : 4.9 <i>S. aspera</i> : 0	<i>S. aspera</i> : 71 <i>R. peregrina</i> : 18 <i>Q. coccifera</i> : 0.2 Sp. Rosaceae: 0.1	<i>R. peregrina</i> : 23.2 <i>Q. coccifera</i> : 0 <i>S. aspera</i> : 0	n=2
	No quemado	<i>Q. coccifera</i> : 2.4 <i>R. peregrina</i> : 0 <i>S. aspera</i> : 0	<i>S. aspera</i> : 23.1 <i>R. peregrina</i> : 0.4 <i>Q. coccifera</i> : 0.6 <i>Pistacia lentiscus</i> : 13.4 <i>Asparagus acutifolius</i> : 5.5 <i>Ruscus aculeatus</i> : 0.49		n=2
2009	Quemado	<i>Q. coccifera</i> : 2.8 <i>R. peregrina</i> : 0 <i>S. aspera</i> : 0	<i>S. aspera</i> : 32.9 <i>R. peregrina</i> : 0 <i>Q. coccifera</i> : 0.87		n=2
	No quemado	<i>Q. coccifera</i> : 0.8 <i>R. peregrina</i> : 0 <i>S. aspera</i> : 0	<i>S. aspera</i> : 71.6 <i>R. peregrina</i> : 0 <i>Q. coccifera</i> : 0 <i>P. lentiscus</i> : 76.8 Sp. Rosaceae: 6.8 <i>R. aculeatus</i> : 1.12		n=2

ANEXO 3

Cuadro A3.1. Lista de especies de hormigas y abundancias encontradas según el tipo de microhábitat en las tres áreas de estudio.

Especie de hormiga	Abundancia			
	Suelo desnudo	Gramíneas	Arbustos	Ramas
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	0	0	2	5
<i>Aphaenogaster senilis</i>	12	0	6	10
<i>Camponotus cruentatus</i>	0	1	3	2
<i>Camponotus pilicornis</i>	0	0	1	0
<i>Camponotus sylvaticus</i>	2	72	51	4
<i>Cataglyphis piliscapus</i>	7	6	4	2
<i>Crematogaster sordidula</i>	0	1	0	0
<i>Formica cinerea</i>	0	0	3	0
<i>Formica rufa</i>	1	31	12	3
<i>Lasius cinereus</i>	0	1	7	0
<i>Linepithema humile</i>	0	0	0	1
<i>Messor barbarus</i>	11	7	1	0
<i>Messor bouvieri</i>	54	1	2	0
<i>Messor structor</i>	1	0	0	0
<i>Myrmica sp.</i>	2	37	16	11
<i>Pheidole pallidula</i>	49	60	44	30
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	14	4	10	4
<i>Solenopsis latro</i>	0	1	0	0
<i>Tapinoma erraticum</i>	0	1	0	0
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	0	0	1	0
<i>Tapinoma pygmaeum</i>	0	1	0	0
<i>Tetramorium caespitum</i>	1	5	1	1
<i>Tetramorium forte</i>	1	4	0	0
<i>Tetramorium semilaeve</i>	0	1	0	0

ANEXO 4

Cuadro A4.1. Muestra representativa de las fotografías capturadas en el fototrampeo del experimento de remoción postdispersiva de semillas. No se incluyeron todas las fotografías tomadas en el fototrampeo porque muchas de ellas se muestran sobreexpuestas dado que fueron tomadas en la noche y quedaron con mala calidad por la gran cantidad de luz emitida por el flash de la cámara. Se muestra la especie/taxón, el tipo de hábitat: NQ: no quemado; Q: quemado, la fecha y la hora en que fueron tomadas las fotografías.

	Taxón/Especie	Tipo de hábitat	Fecha	Hora
	<i>Sus scrofa</i>	NQ	1/07/2008	19:38
	<i>Martes martes</i>	NQ	05/07/2008	02:25
	Roedor	NQ	17/11/2009	18:36
	Roedor	NQ	19/11/2009	21:44



Roedor NQ 22/11/2009 17:33



Roedor NQ 18/11/2009 05:14



Roedor NQ 20/11/2009 03:12



Roedor NQ 20/11/2009 20:09



Roedor NQ 10/02/2009 02:48



Roedor NQ 10/02/2009 18:29



Roedor NQ 15/02/2009 23:32



Roedor NQ 23/11/2009 19:25



Apodemus sylvaticus NQ 10/02/2009 23:36



Roedor NQ 11/02/2009 18:44



Roedor NQ 12/02/2009 18:54

Turdus merula NQ 28/07/2009 20:32

Roedor NQ 24/11/2009 05:51

Apodemus sylvaticus NQ 20/11/2009 03:11

Apodemus sylvaticus NQ 02/01/2009 05:13



*Apodemus
sylvaticus*

Q 02/01/2009 23:33



Roedor

Q 13/02/2009 20:12



*Apodemus
sylvaticus*

Q 03/01/2009 21:17



Roedor

Q 12/02/2009 21:12



Sus scrofa

Q 06/05/2009 21:08



Roedor Q 18/11/2009 05:25



Roedor Q 11/02/2009 01:06



Streptopelia turtur NQ 10/05/2009 20:03



Apodemus sylvaticus Q 10/05/2009 01:45

