



Xavier Arnan Viadiu



Tesi doctoral

2006



Dinàmica postincendi i interaccions entre
plantes i formigues mediterrànies

Xavier Arnan Viadiu



Tesi doctoral
2006

DINÀMICA POSTINCENDI I INTERACCIONS ENTRE PLANTES I
FORMIGUES MEDITERRÀNIES

Xavier Arnan Viadiu

Abril de 2006



Universitat Autònoma de Barcelona

**Departament de Biologia Animal, de Biologia Vegetal i d'Ecologia
Unitat d'Ecologia**

**DINÀMICA POSTINCENDI I INTERACCIONS ENTRE PLANTES I
FORMIGUES MEDITERRÀNIES**

Memòria presentada per:

Xavier Arnan Viadiu

per optar al grau de Doctor

Amb el vist-i-plau dels directors de tesi:

Dr. Javier Retana Alumbros

Catedràtic d'Ecologia

Universitat Autònoma de Barcelona

Dr. Anselm Rodrigo Domínguez

Professor Lector

Universitat Autònoma de Barcelona

Bellaterra, abril de 2006

Als meus pares,

SUMARI

INTRODUCCIÓ GENERAL	9
----------------------------------	---

CAPÍTOL I. Recuperació postincendi de les comunitats de formigues terrestres mediterrànies segons gradients de vegetació i sequera	21
---	----

CAPÍTOL II. Importància del tipus de vegetació i el gradient de sequera sobre la recuperació postincendi de les comunitats de plantes mediterrànies	49
--	----

CAPÍTOL III. Efectes de l'ombra i els recursos alimentaris associats a la vegetació sobre les formigues mediterrànies: una aproximació experimental a nivell de comunitat	79
--	----

CAPÍTOL IV. Efectes de la predació i dispersió per part de formigues granívores sobre el reclutament de tres espècies de plantes mediterrànies	109
---	-----

DISCUSSIÓ GENERAL	153
--------------------------------	-----

INTRODUCCIÓ GENERAL

Recuperació dels ecosistemes mediterranis després del foc

Les pertorbacions són una de les majors fonts d'heterogeneïtat temporal i espacial en l'estructura i dinàmica de les comunitats naturals (Sousa 1984), i una de les fonts naturals de pertorbació més importants en els ecosistemes mediterranis és el foc (Whelan 1995). La resposta de les comunitats de plantes mediterrànies front el foc està àmpliament documentada (per exemple Trabaud & Lepart 1980; Trabaud 1981; Keeley 1986; Bond & van Wilgen 1996; Ojeda *et al.* 1996; Thanos 1999; Kutiel 2000), considerant una elevada resiliència d'aquestes comunitats al foc mitjançant un procés d'autosuccessió o regeneració directa, on la mateixa comunitat preincendi recupera la seva composició i estructura pocs anys després del foc ja que la font de regeneració són les mateixes espècies que hi havia abans de la pertorbació (Hanes 1971). En quant a la resposta de les comunitats d'animals al foc la informació disponible és menor (Monamy & Fox 2000; Parr & Chown 2003), particularment pels invertebrats (Andersen 1991a; Zimmer & Parmenter 1998). Sembla, però, que una resposta similar a la de les comunitats de plantes ha estat descrita pels animals, ja que diferents grups d'invertebrats (Athias-Binche *et al.* 1987; Prodon *et al.* 1987; Sgardelis & Margaris 1993; Abel & Pons 1998; Izhaki *et al.* 2003) i vertebrats (Arrizabalaga & Llimona 1996) també mostren una elevada capacitat de recuperació després del foc. Cal mencionar, però, que la variabilitat dels patrons de recuperació després del foc és molt àmplia, i depèn en molts casos del grup animal o vegetal que s'està considerant. Així, estudis recents (Retana *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004) indiquen que les cobertes arbòries de diferents comunitats forestals mediterrànies tenen diferent capacitat de recuperació després del foc, de manera que les espècies arbòries rebrotadores i les germinadores amb germinació eficient es recuperen ràpidament, mentre que les espècies arbòries germinadores que produeixen poques plàntules després del foc triguen més en recuperar-se o són reemplaçades per altres tipus de vegetació.

Dinàmica de la recuperació de les comunitats de plantes i de formigues

És difícil trobar estudis que analitzin a la vegada la recuperació de comunitats vegetals i animals en els mateixos sistemes. Les formigues i les plantes són dos grups especialment interessants a l'hora d'una possible comparació ja que alguns autors han proposat un fort paral·lelisme entre ambdós grups (Greenslade & Greenslade 1989; Andersen 1991b, 1995). A nivell individual, tant una planta com un niu de formigues presenten una estructura modular, estan fixes en una posició i comparteixen recursos comuns amb els seus veïns. A nivell de comunitat també s'han observat similituds entre comunitats de plantes i de formigues en les interaccions competitives, organització de les comunitats en grups funcionals i desenvolupament d'estratègies ecològiques (Andersen 1991b, 1995).

Tot i que les respostes de les comunitats de plantes i de formigues a les pertorbacions difereixen considerablement (Andersen 1995; Vasconcelos 1999), els mecanismes que a priori

tenen les poblacions d'ambdós grups per recuperar-se després del foc són relativament anàlegs. Pel que fa a les plantes, el restabliment de la comunitat preincendi s'aconsegueix mitjançant dos tipus de mecanismes: (1) la recuperació a partir d'estructures resistents al foc, com el rebrot des de la soca o les arrels, o la germinació de llavors protegides i guardades en el sòl o la capçada; (2) la dispersió i establiment de llavors des de les zones no cremades. En el cas de les formigues també trobem dos mecanismes similars: (1) moltes espècies de formigues també mostren una considerable capacitat de sobreviure al foc, degut a que romanen als nius a certa profunditat en el sòl durant el foc el que els permet evitar temperatures letals; (2) altres espècies tenen una elevada capacitat de dispersió, de manera que els sexuals alats són capaços de desplaçar-se a considerables distàncies i recolonitzar la zona cremada.

De manera general, aquests mecanismes podrien garantir, en principi, una recuperació apreciable de les comunitats preincendi en un temps relativament curt. Tot i això, en les zones cremades s'observa una gran variabilitat en el grau de recuperació de les poblacions de plantes i animals, fins i tot dins un mateix incendi (Turner *et al.* 1997; Rodrigo i Retana 2000). En el cas de les plantes, existeixen casos en què espècies de plantes presents abans del foc no es recuperen en zones cremades fins i tot dècades després del foc (Piusi 1992; Alcahud *et al.* 1995; Rodrigo *et al.* 1999), però també espècies que normalment tenen una alta resiliència després del foc, a vegades mostren una baixa o irregular recuperació (Faraco *et al.* 1992; Pérez 1997; Ferran & Vallejo 1998; Thanos 1999). Així, no tots els treballs realitzats en la Conca Mediterrània sobre els efectes del foc sobre les comunitats vegetals coincideixen amb els canvis que es produeixen, i aquestes diferències venen molt condicionades pel règim de focs (Whelan 1995), l'estació de l'any en què es produeix el foc (Trabaud 1991) i les condicions meteorològiques postincendi (Moreno *et al.* 1997; Lloret 1998). Pel que fa a les formigues, diferents estudis sobre els efectes del foc sobre les seves comunitats indiquen respostes mixtes (Folgarait 1998), ja que en algunes situacions les comunitats de formigues mostren augment en la seva abundància després del foc (Jackson & Fox 1996) i en altres situacions l'abundància de formigues disminueix des de les zones no cremades a les cremades (Andersen 1991a; York 1994). Aquestes diferències depenen tant de factors biòtics com abiòtics. Dins dels factors abiòtics, trobem les característiques climàtiques de la zona, l'orientació, el pendent, la litologia, etc., que fan que la recuperació de les comunitats vegetals i animals puguin seguir gradients regionals caracteritzats per l'heterogeneïtat en aquests factors.

A més de pels factors físics, la dinàmica de les poblacions d'animals i plantes també ve clarament condicionada per les interaccions que s'estableixen amb altres organismes, les quals afecten a les taxes de supervivència i reproducció de cada espècie, modificant l'explotació de recursos, grau de protecció o fugida de la predació (Begon *et al.* 1996; Ricklefs 1998). Així, en la dinàmica de la recuperació després del foc de les comunitats animals i vegetals també poden ser importants les interaccions que es poden produir entre alguns grups de plantes i animals.

Interaccions plantes – formigues

Les interaccions entre les formigues i les plantes són extraordinàriament diverses (veure algunes revisions en Beattie 1985, Jolivet 1986, o Huxley & Cutler 1991). A més, l'efecte d'unes sobre les altres no és unidireccional, sinó que es realitza en ambdues direccions: les formigues poden actuar sobre les plantes com depredadores o dispersives de llavors, com agents defensius o com pol·linitzadors, mentre que les plantes poden oferir a les formigues recursos, llocs de nidificació o recobriment. El resultat d'aquestes interaccions depèn tant de les espècies presents com de les condicions locals del lloc.

Impacte de les formigues sobre les plantes

En la regió mediterrània, el major impacte quantitatiu que tenen les formigues sobre les plantes és en relació amb les seves llavors. Les formigues poden jugar un paper important en la dinàmica de les comunitats de plantes actuant com agents dispersius o depredadors de llavors. En aquest sentit, la dispersió/depredació de llavors per formigues es realitza mitjançant dos tipus d'interaccions. El primer tipus és la mirmecocòria, i té lloc amb llavors que tenen un apèndix atractiu per les formigues, l'elaiosoma. Les formigues no granívores transporten tota la llavor al niu, però només consumeixen l'elaiosoma, de manera que la llavor és abandonada i té probabilitat de germinar. En comunitats mediterrànies hi ha un 4,6 % de plantes mirmecòcores. La majoria de formigues de la regió mediterrània recullen les llavors d'aquestes plantes, ja que l'elaiosoma pot ser considerat anàleg d'un cadàver d'insecte (Hughes *et al.* 1994), i la majoria de formigues són omnívores i recullen aquest tipus de recurs (Cerdá *et al.* 1997; Retana & Cerdá 2000). El segon tipus de dispersió per formigues és la diszoocòria i la realitzen únicament formigues granívores. La majoria de llavors que aquestes formigues transporten al niu són consumides, però algunes poden escapar a la depredació, perquè són oblidades al niu, perquè són transportades per error fora del niu o a les piles de rebuig, o perquè són perdudes pel camí (Levey & Byrne 1993; Retana *et al.* 2004). La diszoocòria és una interacció no específica, ja que les formigues granívores recullen llavors de moltes espècies de plantes, encara que no de totes. Encara que les interaccions entre formigues i llavors per plantes no mirmecòcores han estat molt poc explorades, d'acord amb Wolf & Debussche (1999), en comunitats mediterrànies un 12,4 % de plantes produeixen llavors que són recollides per les formigues. En la mateixa zona, només 6 de 145 espècies de formigues són granívores.

La majoria d'estudis sobre les interaccions formigues-llavors s'han focalitzat en analitzar l'impacte de les formigues granívores estrictament com depredadores de llavors (Cerdá & Retana 1994; Díaz 1994) o bé en la dispersió a nivell de planta de llavors especialment atractives per les formigues (Gorb & Gorb 1995; Espadaler & Gómez 1996). Els estudis que analitzen l'efecte de les formigues sobre la regeneració de les plantes a nivell de comunitat són escassos (Wolff & Debussche 1999). Existeixen idees contradictòries sobre el balanç de

costos/beneficis que té per les plantes l'acció de les formigues sobre les llavors. Es creu que la depredació per formigues té un gran impacte en el reclutament de les plantes. Però, l'impacte de la pèrdua de llavors per depredació sobre la mida de les poblacions de plantes pot ser molt variable: en plantes amb baixa disponibilitat de llavors després del foc la depredació pot limitar considerablement el seu establiment, mentre que en espècies amb gran producció de llavors després del foc, la depredació de part important de les llavors no impedeix que s'estableixin suficients plàntules per garantir la regeneració de l'espècie, ja que existeix un fenomen de saturació de les formigues que no són capaces de depredar totes les llavors (Andersen 1987). Tot i això, encara que les formigues només aconseguen curtes distàncies de dispersió, les avantatges associades amb aquesta dispersió per formigues inclou tant la reducció de la competència paterna i la depredació depenent de la densitat, com la dispersió cap a microambients favorables per la germinació (veure revisió en Holldobler & Wilson 1990). A nivell de comunitat, alguns resultats indiquen que la granivòria podria retardar la successió en determinats sistemes (Reader 1997). No obstant, en la regió mediterrània també s'ha suggerit que la diszoocòria podria ser un mecanisme important en la dinàmica de la vegetació en el procés de la successió, ja que la proporció de plantes diszoòcores i l'abundància de formigues granívores segueix un mateix patró durant el gradient successional (Wolff & Debussche 1999).

Impacte de les plantes sobre les formigues

Les plantes ofereixen a les formigues recursos alimentaris (New & Hanula 1998) i recobriment, la importància del qual és per la creació de diferents microhàbitats (Andersen 1991a; Folkerts *et al.* 1993) i la modificació de les condicions microclimàtiques (Andersen 1990) que desencadena en la modificació de les interaccions competitives (Andersen 1991b; York 2000; Retana & Cerdá 2000). L'aportació d'aliment per part de les plantes que és aprofitat per les formigues és tant directament, a través de les llavors o del nèctar de les flors, com indirectament, mitjançant la melassa que produeixen els pugons que són atesos per les formigues o els cossos dels insectes que viuen en la vegetació i moren. Les formigues les podem classificar en diferents grups segons la seva dieta: formigues que només mengen menjar líquid (nèctar i/o melassa), formigues que només mengen llavors, formigues que només mengen insectes, i formigues omnívores, que tant es poden alimentar de menjar líquid i insectes com d'insectes i llavors. La majoria de formigues mediterrànies són omnívores, amb una alimentació variada (Cerdá *et al.* 1997, 1998a). Però, no totes les espècies tenen les mateixes preferències i les estratègies de recollida d'aliment també són diferents en funció de l'espècie i el tipus d'aliment (Cerdá *et al.* 1998b). Per tant, la quantitat i qualitat dels recursos que troben en la vegetació determinen la composició i abundància de les comunitats de formigues.

Per la seva banda, l'aportació de recobriment per part de la vegetació també pot fer variar la composició i abundància de les comunitats de formigues, i ho fa en dos sentits: per una banda el

propi recobriment pot suposar lloc potencial de nidificació per algunes espècies, i per altra, les variacions en el grau de recobriment donarà lloc a diferents condicions ambientals. Així, zones de recobriment nul o escàs són més seques i càlides que les que estan protegides per un recobriment vegetal. Aquestes diferències tenen importants conseqüències en les zones mediterrànies: aquí la temperatura controla la composició i estructura de les comunitats de formigues, afectant de manera diferent a les espècies dominants i subordinades en la jerarquia competitiva (Cerdá *et al.* 1997, 1998c; Retana & Cerdá 2000). Les formigues ecològicament dominants no toleren la calor, limitant així la seva activitat on les temperatures són moderades o baixes, mentre que les subordinades són més tolerants a la calor i la seva activitat es produeix en un rang més ampli de temperatures (Cerdá *et al.* 1998c; Retana & Cerdá 2000). Aquest fenomen fa que la composició i abundància de les comunitats de formigues mediterrànies segueixi variacions diàries i estacionals de temperatura (Retana & Cerdá 2000), de manera que en les zones obertes, les espècies dominants es veuen restringides als moments del dia o de l'any en què les temperatures són més baixes (Cros *et al.* 1997), afavorint la presència d'espècies subordinades i conseqüentment un augment de la diversitat (Retana & Cerdá 2000). Per la seva part, l'abundància relativa de les espècies dominants augmenta amb un increment del recobriment vegetal, cosa que suposa una reducció o eliminació de moltes espècies subordinades.

Durant el procés de recuperació postincendi de la vegetació, el tipus i la quantitat de recursos alimentaris aniran canviant a l'igual que el grau de recobriment, la qual cosa pot suposar un canvi en l'estructura i composició de les comunitats de formigues.

Objectius i estructuració de la tesi

L'objectiu general de la tesi és analitzar l'efecte del foc sobre les comunitats de formigues i de plantes mediterrànies i valorar les interaccions entre ambdós grups en l'escenari postincendi. Es pretén abordar mitjançant diferents aproximacions, per una banda, com, després del foc, les comunitats de plantes i de formigues poden recuperar-se cada grup per separat. I per altra banda, com les formigues poden, mitjançant depredació i dispersió selectiva de llavors, fer variar la composició i abundància de plantes superiors, mentre que les característiques de la vegetació, a la vegada, determinarà la forma en què s'estructuren les comunitats de formigues. La tesi consta de quatre capítols, més una introducció i una discussió general.

En el primer i segon capítol s'analitza la recuperació de les comunitats de formigues i de plantes respectivament, al llarg d'un gradient de comunitats forestals caracteritzades per diferents espècies arbòries amb diferent capacitat de recuperació front el foc i d'un gradient de sequera caracteritzat pel dèficit hídric a l'estiu. Per això, es comparen les comunitats de formigues i de plantes de zones cremades i no cremades presents en vuit tipus de cobertes forestals amb diferent capacitat de recuperació postincendi que estan distribuïdes en 22

localitats diferents que constitueixen un ampli gradient de sequera al llarg de Catalunya. En els dos capítols s'analitzen les diferents estratègies que tenen les espècies de formigues i de plantes per recuperar-se després del foc.

En el tercer capítol s'explora la importància de la vegetació sobre les comunitats de formigues, considerant per separat el paper que té la vegetació modificant el grau d'ombra i fent variar la disponibilitat de recursos alimentaris per les formigues al llarg d'un procés de recuperació després del foc. Es fa una aproximació experimental per abordar aquests dos factors (grau d'ombra i disponibilitat en recursos alimentaris) per separat per tal de veure com varia l'estructura i composició de les comunitats de formigues amb els canvis que es van produint en aquests dos factors durant els primers anys després del foc.

En el capítol quart es pretén veure l'efecte de formigues granívores sobre les plantes en un escenari postincendi. S'analitza la relació entre els processos de predació i dispersió existents entre formigues granívores i tres espècies que formen banc de llavors resistent al foc en un ambient heterogeni caracteritzat per diferents hàbitats que apareixen després d'un incendi. Es segueixen els posteriors patrons de germinació i supervivència de plàntules d'aquestes espècies en els diferents hàbitats per veure els efectes que té una redistribució de les llavors per part d'aquestes formigues sobre la dinàmica de les poblacions d'aquestes espècies de plantes. Es segueixen tots els processos implicats en la regeneració de les espècies de plantes, des de la producció de llavors fins la supervivència de plàntules.

Referències

- Abel, M.A. & Pons, P. (1998) Effect of prescribed burning on ground-foraging ant community in a mediterranean maquis. *Fire management and landscape ecology* (ed. Trabaud, L.), pp. 253-259. International Journal of Wildland Fire, Washington.
- Alcahud, M., Martínez, J.J. & Orozco, E. (1997) Influencia de los incendios forestales sobre la regeneración y distribución de la sabina negral (*Juniperus phoenicea* L.) en las provincias de Albacete y Murcia. *Actas del Segundo Congreso Forestal Español*, **5**, 27-29.
- Andersen, A.N. (1987) Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos*, **48**, 171-174.
- Andersen, A.N. (1990) The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **16**, 347-357.
- Andersen, A.N. (1991a) Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica*, **23**, 575-585.
- Andersen, A.N. (1991b) Parallels between ants and plants: implications for community ecology. *Ant-Plant Interactions* (eds. Huxley C.R. & Cutler D.F.), pp. 539-558. Oxford University Press, Oxford.

- Andersen, A.N. (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**, 15-29.
- Arrizabalaga, A. & Llimona, F. (1996) Efectes del foc sobre la fauna i recuperació de la fauna després del foc. *Ecologia del foc* (ed. Terradas, J.), pp. 173-188. Edicions Proa, Barcelona.
- Athias-Binche, F., Briard, J., Fons, R. & Sommer, F. (1987) Study of ecological influence of fire on fauna in mediterranean ecosystems (soil and above-ground layer). Pattern of post-fire recovery. *Ecologia Mediterranea*, **13**, 135-154.
- Beattie, A.J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecología*. Omega, Barcelona.
- Bond, W.J. & van Wilgen B.W. (1996) *Fire and plants*. Chapman & Hall, New York.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1994) Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants (*Messor bouvieri* and *Messor capitatus*, Hymenoptera: Formicidae) from Spain. *Journal of Applied Entomology*, **117**, 268-277.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998a) Prey size reverses the outcome of interspecific interactions of scavenger ants in Mediterranean communities. *Oikos*, **82**, 99-110.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998c) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, **12**, 45-55.
- Cerdá, X., Retana, J., & Manzaneda, A. (1998b) The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, **117**, 404-412.
- Cros, S., Cerdá, X. & Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4**, 269-278.
- Díaz, M. (1994) Granivory in cereal crop landscapes of central Spain: environmental correlates of the foraging impact of rodents, birds and ants. *Acta Oecologica*, **15**, 739-751.
- Espadaler, X. & Gómez, C. (1996) Seed production, predation and dispersal in the Mediterranean myrmecochore *Euphorbia characias* (Euphorbiaceae). *Ecography*, **19**, 7-15.
- Faraco, A.M., Fernández, F. & Moreno, J.M. (1992) Post-fire vegetation dynamics of pine woodlands and shrublands in the Sierra de Gredos. *Fire in Mediterranean Ecosystems* (eds. Trabaud, L. & Prodon, R.), pp. 101-112. Ecosystems Research Report, 5. CEC.
- Ferran, A. & Vallejo, V.R. (1998) Long-term plant regeneration after wildfires in Mediterranean ecosystems of NE Spain. *Fire Management and Landscape Ecology* (ed. Trabaud, L.), pp. 155-166. International Association of Wildland Fire.
- Folgarait, P.J. (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1221-1244.
- Folkerts, G.W., Deyrup, M.A. & Sisson, D.C. (1993) Arthropods associated with xeric longleaf pine habitats in southeastern United States: a brief overview. *Proceedings of the Tall*

- Timber Fire Ecology Conference, No. 18, the Longleaf Pine Ecosystems. Ecology, Restoration and Management* (ed. Hermann, S.M.), pp. 159-203. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida.
- Gorb, S.N. & Gorb, E.V. (1995). Removal rates of seeds of five myrmecochorous plants by the ant *Formica polyctena* (Hymenoptera Formicidae). *Oikos*, **73**, 367-374.
- Greenslade P.J.M. & Greenslade, P. (1989) Ground layer invertebrate fauna. *Mediterranean landscapes in Australia: mallee ecosystems and their management* (eds. Noble, J.C. & Bradstock, R.A.), pp. 266-281. CSIRO, Melbourne.
- Hanes, T. (1971) Succession after fire in the chaparral of southern California. *Ecological Monographs*, **41**, 27-42.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Springer, Berlin.
- Hughes, L., Westoby, M. & Jurado, E. (1994) Convergence of elaiosome and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*, **8**, 358-365.
- Huxley, C.R. & Cutler, D.F. (1991) *Ant-plant interactions*. Oxford Science Publications, Oxford.
- 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.
- Jackson, G.P. & Fox, B.J. (1996) Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW: II. Succession of ant assemblages in a coastal forest, *Australian Journal of Ecology*, **21**, 200-216.
- Jolivet, P. (1986) *Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution*. Ed Boubée, Paris.
- Keeley, J.E. (1986) Resilience of mediterranean shrub communities to fires. *Resilience in Mediterranean-type Ecosystems* (eds. Dell, B., Hopkins, A.J.M. & Lamont, B.B.), pp. 95-112. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Kutiel, P. (2000) Plant composition and plant species diversity in east Mediterranean *Pinus halepensis* forests. *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin* (eds. Ne'eman, G. & Trabaud, L.), pp. 143-152. Backhuys Publishers, Leiden.
- Levey, D.J. & Byrne, M.M. (1993) Complex ant-plant interactions: rain forest ant as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, **74**, 1802-1812.
- Lloret, F. (1998) Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 417-430.
- Monamy, V. & Fox, B.J. (2000) Small mammal succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. *Austral Ecology*, **25**, 580-587.
- Moreno, J.M., Fernández, F., Vallejo, V.R., Carbó, E., Bocio, I., Valle, F., Retana, J. & Busquets, I. (1997) Regeneració de la vegetació en zones quemadas por los grandes incendios de 1994. *Estado de la investigación y el desarrollo en protección contra incendios forestales en España. I Seminario nacional* (ed. Moreno, J.M.), pp. 177-190. 20-21 de Marzo, Ponencias.

- New, K.C. & Hanula, J.L. (1998) Effect of time elapsed after prescribed burning in longleaf pine stands on potential prey of the red-cockaded woodpecker. *Southern Journal of Applied Forestry*, **22**, 175-183.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo, J. (1996) Postfire regeneration of a mediterranean heathland in Southern Spain. *International Journal of Wildland Fire*, **6**, 191-198.
- Parr, C.L. & Chown, S.L. (2003) Burning issues for conservation: A critique of faunal fire research in Southern Africa. *Austral Ecology*, **28**, 384-395.
- Pérez, B. (1997) *Factores que controlan la variabilidad espacial de la respuesta de la vegetación al fuego en la Sierra de Gredos: Usos del territorio e intensidad del fuego*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Piussi, P. (1992) Environmental changes in forests. Examples of the south of Europe. *Response of forest ecosystems to environmental changes* (eds. Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R.), pp. 298-309. Elsevier Applied Science, London.
- Prodon, R., Fons, R. & Athias-Binche, F. (1987) The impact of fire on animal communities in mediterranean area. *The Role of Fire in Ecological Systems* (ed. Trabaud, L.), pp. 121-157. SPB Academic Publishing.
- Reader, R.J. (1997) Potential effects of granivores on old field succession. *Canadian Journal of Botany*, **75**, 2224-2227.
- 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.
- Retana, J., Picó, F.X. & Rodrigo, A. (2004) Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, **105**, 377-385.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordoñez, J.L. & Solà-Morales, F. de (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, **9**, 89-97.
- Ricklefs, R.E. (1998) *Introducción a la ecología. La economía de la naturaleza*. Editorial Médica Panamericana, Madrid.
- Rodrigo, A. & Retana, J. (2000) *Heterogeneidad del banco de semillas de suelo después de un gran incendio forestal*. I Congreso Ibérico de Ecología, Santiago de Compostela.
- Rodrigo, A., Broncano, M.J. & Retana, J. (1999) Regeneration patterns of Mediterranean forest communities after large wildfires: is autosuccession the only response? *Forest Fires: Needs & Innovation*, pp. 291-299. International Symposium, Athens.
- Rodrigo, A., Retana, J. & Picó, F.X. (2004) Direct regeneration is not only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, **85**, 716-729.
- Sgardelis, S.P. & Margaris, N.S. (1993) Effects of fire on soil microarthropods of a phryganic ecosystem. *Pedobiología*, **37**, 83-94.
- Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353-391.

- Thanos, C.A. (1999) Fire effects on forest vegetation, the case of Mediterranean pine forests in Greece. *Wildfire Management* (eds. Eftichidis, G., Balabanis, P. & Ghazi, A.), pp. 323-334. Algosystems SA & European Commission DGXII, Athens.
- Trabaud, L. (1981) Man and fire impacts on Mediterranean vegetation. *Ecosystems of the world II – Mediterranean-type shrublands* (eds. Di Castri, F., Goodall, F.W. & Specht, R.L.), pp. 523-538. Elsevier, Amsterdam.
- Trabaud, L. (1991) Fire regimes and phytomass growth dynamics in a *Quercus coccifera* garrigue. *Journal of Vegetation Science*, **2**, 307-314.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, **43**, 49-57.
- Turner, M.G., Romme, W.H., Gardner, R.H. & Hargrove, W.W. (1997) Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*, **67**, 411-433.
- Vasconcelos, H.L. (1999) Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 409-420.
- Whelan RJ (1995) *The ecology of fire*. Cambridge University Press, New York.
- Wolff, A. & Debussche, M. (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, **84**, 443-452.
- York, A. (1994) The long-term effects of fire on forest ant communities: management implication for the conservation of biodiversity. *Memoirs of the Queensland Museum*, **36**, 231-239.
- York, A. (2000) Long-term effects of frequent low-intensity burning on ant communities in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Austral Ecology*, **25**, 83-98.
- 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**, 282-287.

CAPÍTOL I

**RECUPERACIÓ POSTINCENDI DE LES COMUNITATS DE FORMIGUES
TERRESTRES MEDITERRÀNIES SEGONS GRADIENTS
DE VEGETACIÓ I SEQUERA**

INTRODUCCIÓ

Les pertorbacions són una de les fonts més grans d'heterogeneïtat temporal i espacial en l'estructura i dinàmica de les comunitats naturals (Sousa 1984). L'efecte d'una pertorbació sobre la diversitat biològica depèn de les propietats de la mateixa pertorbació (Sousa 1984; Huston 1994; Townsend *et al.* 1997; McCabe & Gotelli 2000), de l'estat inicial de l'ecosistema (Christensen 1993; Foster *et al.* 1998) i de l'ambient biòtic i abiòtic (Foster *et al.* 1998). Els efectes de la pertorbació són més grans on la taxa de creixement i productivitat és baixa, pel que la vegetació tarda un temps llarg en recuperar-se (Huston 1994). Els efectes de la pertorbació sobre l'estructura de la comunitat opera a diverses escales de temps molt diferents: la mortalitat pot almenys instantàniament afectar la diversitat d'una comunitat; canvis en la disponibilitat de recursos causada per la pertorbació pot també alterar la diversitat d'espècies més lentament a través dels seus efectes en el creixement, reproducció i interaccions competitives; finalment, els canvis evolutius i la selecció natural poden actuar incrementant la capacitat de determinades espècies a sobreviure al tipus predominant de pertorbació (Huston 1994; Turner *et al.* 1997).

El foc és la pertorbació natural més important en les regions mediterrànies, i exerceix un paper decisiu en la dinàmica i estructura de les comunitats de plantes i animals (di Castri & Mooney 1973; Naveh 1975; Gill *et al.* 1981). Encara que existeix bastant informació sobre la resposta de les comunitats de plantes al foc (per exemple Trabaud 1981; Bond & van Wilgen 1996; Kutiel 2000), la informació sobre la resposta de les comunitats animals està menys desenvolupada (Monamy & Fox 2000; Parr & Chown 2003), particularment pels invertebrats (Andersen 1991a; Folgarait 1998). Estudis dels efectes del foc sobre les comunitats de formigues mostren que la diversitat de formigues té diverses tendències després del foc (Jackson & Fox 1996; Folgarait 1998; York 2000), depenent tant de les condicions biòtiques com abiòtiques. En general, s'accepta que el foc és beneficiós per les formigues, perquè augmenta la disponibilitat de recursos i elimina obstacles pels seus desplaçaments (Andersen 1988; Neumann 1991, 1992; Jackson & Fox 1996). Els efectes negatius del foc sobre les formigues no són normalment causats per mortalitat directa, ja que la majoria de formigues nidifiquen sota terra (Bernard 1983), sinó pels efectes del foc sobre la vegetació.

La vegetació és un bon predictor de l'estructura de les comunitats de formigues (Majer 1983; Retana & Cerdà 2000; Wang *et al.* 2001), tant per la contribució en l'establiment de diferents microhàbitats (Andersen 1991a; Folkerts *et al.* 1993) com modificant les interaccions competitives entre espècies (Andersen 1991b; York 2000; Retana & Cerdà 2000). En l'àrea mediterrània els patrons de composició de la vegetació condicionen el risc d'incendi (Viegas & Viegas 1994; Piñol *et al.* 1998) i són determinats per gradients de sequera (Kutiel *et al.* 2000). Diferències en l'estructura de la vegetació podrien tenir conseqüències per l'estructura i composició de les comunitats de formigues mediterrànies després del foc (Bestelmeyer &

Wiens 1996). Tradicionalment s'ha acceptat que les comunitats de plantes mediterrànies tenen una alta resiliència al foc, per tant, la composició i estructura de les comunitats cremades són restaurades molt ràpidament, i l'ecosistema cremat no pot ser distingit de l'estat prepertorbació poques dècades després (Trabaud & Lepart 1980; Thanos 1999). No obstant, estudis recents (Retana *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004) indiquen que les comunitats forestals mediterrànies tenen diferent capacitat de recuperació després del foc. Les espècies rebrotadores i les espècies germinadores amb una germinació eficient es recuperen ràpidament, mentre que les espècies germinadores que produeixen poques plàntules després del foc no es recuperen i són reemplaçades per altres tipus de vegetació.

En aquest estudi analitzem els efectes del foc sobre les comunitats de formigues en varis tipus de vegetació distribuïts al llarg d'un gradient geogràfic a Catalunya (NE Espanya). Testem les següents hipòtesis: (i) la recuperació de les comunitats de formigues després del foc depèn de la recuperació de la vegetació; (ii) la recuperació de les comunitats de formigues és superior en les àrees més seques que en les més humides.

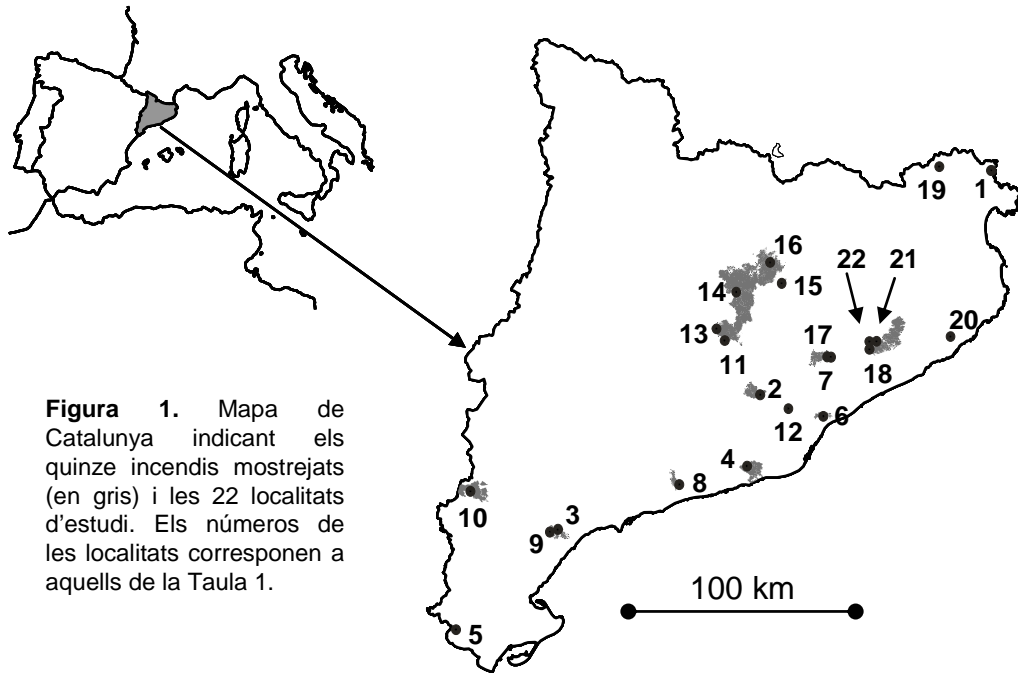
MATERIAL I MÈTODES

Àrees d'estudi

Aquest estudi es va realitzar durant l'any 2002 a Catalunya (NE Espanya) en àrees que s'havien cremat al 1994. Les condicions ambientals al 1994 van ser extremes, amb temperatures molt altes i un període molt llarg de sequera, la qual cosa afavorí el número i extensió dels focs (Piñol *et al.* 1998). Vuit tipus de vegetació (Taula 1) que van ser exposats als incendis del 1994 van ser seleccionats utilitzant el Mapa Forestal de Catalunya (1:100.000) pel període 1996-1999. Els tipus de vegetació després van ser verificats a camp. Per cada tipus de vegetació (excepte la fageda, amb només una rèplica) vam seleccionar tres rèpliques (=localitats exposades a diferents focs). En el cas del bosc de *Pinus nigra* Arnold., amb insuficients àrees cremades disponibles, dues de les tres localitats van ser situades en una gran àrea afectada pel mateix incendi però separades per 17 km. En total, vam estudiar 22 localitats distribuïdes en 15 àrees cremades diferents a través de Catalunya (Figura 1, Taula 1). Ninguna d'aquestes àrees van ser exposades a pràctiques de gestió (aclarides o pastura) des del 1994 al 2002.

Taula 1. Característiques principals de les diferents localitats mostrejades en aquest estudi.

Localitat	Tipus de vegetació abans del foc	Coordenades Long., Lat.	Localització foc	Àrea cremada (ha)	Dèficit hídric a l'estiu (mm)	% sòl nu en les àrees no cremades
1 Colera	Matollar dominat per germinadores	3° 8' , 42° 24'	Colera-Portbou	229	-191,9	9,8
2 Vacarisses	Matollar dominat per germinadores	1° 54' , 41° 34'	Collbató-Olesa	3.165	-182,1	3
3 Llaberia	Matollar dominat per germinadores	0° 50' , 41° 3'	Tivissa	2.359	-197,7	6
4 Garraf	Matollar dominat per rebrotadores	1° 50' , 41° 18'	Garraf	4.594	-210,5	11,2
5 La Sènia	Matollar dominat per rebrotadores	0° 18' , 40° 40'	La Sènia	297	-212,8	1,6
6 Montcada	Matollar dominat per rebrotadores	2° 13' , 41° 30'	Montcada	914	-176,6	0,4
7 El Figaró	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> amb sotabosc arbori	2° 16' , 41° 42'	Bigues i Riells	2.692	-161,3	0,4
8 La Bisbal del Penedès	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> amb sotabosc arbori	1° 28' , 41° 14'	La Bisbal del Penedès	1.360	-225,5	0,6
9 Tivissa	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> amb sotabosc arbori	0° 47' , 41° 2'	Tivissa	2.359	-205,4	3,8
10 La Pobla de Massaluca	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> sense sotabosc arbori	0° 22' , 41° 11'	La Pobla de Massaluca	5.793	-327,4	14,8
11 Sant Joan de Vilatorrada	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> sense sotabosc arbori	1° 42' , 41° 46'	Bages-Berguedà	24.300	-226,4	2,6
12 Sant Quirze del Vallès	Bosc de <i>Pinus halepensis</i> sense sotabosc arbori	2° 3' , 41° 31'	Sant Quirze del Vallès	346	-219,5	1,2
13 Castelltallat	Bosc de <i>Pinus nigra</i>	1° 40' , 41° 48'	Bages-Berguedà	24.300	-160,0	0,8
14 Serrateix	Bosc de <i>Pinus nigra</i>	1° 46' , 41° 56'	Bages-Berguedà	24.300	-152,2	1,2
15 Oristà	Bosc de <i>Pinus nigra</i>	2° 0' , 41° 58'	Prats de Lluçanès	232	-157,0	0
16 Olvan	Bosc de <i>Quercus ilex</i>	1° 57' , 42° 3'	Bages-Berguedà	24.300	-101,2	0
17 El Figaró	Bosc de <i>Quercus ilex</i>	2° 15' , 41° 42'	Bigues i Riells	2.692	-149,1	8,4
18 Gualba	Bosc de <i>Quercus ilex</i>	2° 29' , 41° 44'	Montseny-Guillerries	9.049	-210,2	1,4
19 La Jonquera	Bosc de <i>Quercus suber</i>	2° 51' , 42° 24'	La Jonquera	81	-169,4	4,6
20 Llagostera	Bosc de <i>Quercus suber</i>	2° 55' , 41° 47'	Llagostera	124	-170,5	6,6
21 Breda	Bosc de <i>Quercus suber</i>	2° 31' , 41° 46'	Montseny-Guillerries	9.049	-176,9	2,2
22 Santa Fe del Montseny	Bosc de <i>Fagus sylvatica</i>	2° 29' , 41° 46'	Montseny-Guillerries	9.049	-70,9	0,6



Mostreig de les formigues i la vegetació

Cinc parelles de parcel·les d'uns 600 m² es van col·locar en cada localitat. Una parcel·la de cada parella es va situar en l'àrea cremada, i la segona parcel·la es va col·locar al marge no cremat. Això representa un total de 220 parcel·les. Per evitar efectes indesitjables de límit (Didhan 1997; Dauber & Wolters 2004), totes les parcel·les van ser situades a més de 100 m del límit del foc (tant cap a dins com cap a fora), amb el que la distància mínima entre parcel·les de cada parella era 200 m. La distància entre parelles de parcel·les dins de cada localitat va de 30 a 5.600 m.

Es van utilitzar trapes de caiguda per mesurar l'abundància de formigues terrestres de cada localitat. Encara que aquestes trapes probablement subestimïn la completa comunitat de formigues (Folgarait 1998; Fisher 1999), són una eina molt utilitzada en estudis de comunitats de formigues (Klimetzek & Pelz 1992; Vanderwoude *et al.* 1997; Wolff & Debussche 1999). Les trapes de caiguda eren gots de plàstic de 6,5 cm de diàmetre i 9,5 cm de profunditat parcialment omplerts amb aigua, etanol i sabó. En cada parcel·la vam col·locar deu trapes de caiguda distribuïdes en dos transectes de 25 m (amb una distància de 5 m entre gots i entre transectes). Les trapes van estar actives durant dos períodes contrastats dins del període d'activitat habitual de la majoria d'espècies de formigues mediterrànies (Cros *et al.* 1997): a mitjans de maig (període primaveral) i a mitjans de juliol (període estival). En cada període de mostreig, les trapes van estar actives durant 7 dies. El contingut de les deu trapes per cada parcel·la es va ajuntar obtenint una única mostra per parcel·la. Les mostres dels dos períodes de cada parcel·la es van ajuntar per les anàlisis, així teníem una única mostra pel total del

període d'activitat de les formigues (és a dir, número total de formigues per 10 trampes durant 7 dies). Les formigues van ser separades al laboratori i identificades fins a nivell d'espècie (Bernard 1968, 1983; Espadaler 1990, complementat amb la identificació d'alguns espècimens per part de Xavier Espadaler).

Per caracteritzar el recobriment vegetal en cada parcel·la, es van establir dos transectes lineals de 25 m cada un paral·lels als transectes de les trampes de caiguda. Cada mig metre (per tant, 50 punts per transecte i 100 per parcel·la), anotàvem les espècies de planta presents i la seva alçada màxima. Vam distingir entre recobriment herbaci (0-50 cm), recobriment arbustiu (50-250 cm) i recobriment arbori (>250 cm). Els valors mitjans de recobriment herbaci, arbustiu i arbori de les parcel·les per cada localitat cremada i no cremada es mostren en l'Apèndix 1.

Variables que defineixen el gradient de sequera

Vam utilitzar dues variables per definir el gradient de sequera:

a) Dèficit hídric a l'estiu. Aquesta variable és un indicador de la sequera, i està relacionada amb la probabilitat del risc d'incendi (Viegas & Viegas 1994; Piñol *et al.* 1998). El dèficit hídric a l'estiu és la diferència entre la precipitació i l'evapotranspiració potencial a l'estiu (juliol, agost i setembre). Vam utilitzar el programa de GIS Miramon (Pons 2002) per determinar el punt mig de les coordenades de les deu parcel·les per localitat. Llavors, vam calcular el dèficit hídric (DH) com: $DH = P - ETP$, on P és el valor de precipitació obtingut a partir de l'Atlas Climàtic Digital de Catalunya (Pons 1996; Ninyerola *et al.* 2000) i ETP és l'evapotranspiració potencial (Lluís Comas dades no publicades) seguint l'equació de Hargreaves (Allen *et al.* 1998) i calculada de les dades originals de l'Atlas Climàtic Digital de Catalunya (Taula 1), una mapa ràster de 180 m de costat de píxel. Els valors de DH van de -327 a -71 mm (dèficit hídric més alt i més baix, respectivament).

b) Percentatge de sòl nu en les parcel·les no cremades. Aquesta variable ha estat utilitzada com a mesura de duresa de les condicions ambientals per les formigues (veure Cerdá *et al.* 1997) i va ser determinada a partir dels transectes establerts per caracteritzar el recobriment vegetal com el percentatge de sòl nu. El valor per localitat es va calcular com la mitjana de les cinc parcel·les no cremades (Taula 1). Els valors van de 0 a 14,8 %.

Anàlisi de dades

Estructura i composició de les comunitats de formigues

Per analitzar l'estructura i composició de les comunitats de formigues de cada parcel·la, es van calcular els següents índexs: a) abundància total de formigues en les trampes de caiguda; b) riquesa d'espècies (S); c) índex de diversitat de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, on p_i és la proporció d'obreres de les i espècies en les trampes i S el número d'espècies); i d) índex de dominància numèrica de les dues espècies de formigues més abundants ($ID = 100 \cdot (y_1 + y_2) / y$, on y_1 i y_2 són les abundàncies de les dues espècies més abundants i y és l'abundància total de totes les espècies de formigues en la parcel·la; és a dir, proporció del total de l'abundància de formigues contribuït per les dues espècies més comunes).

Per controlar la gran variabilitat entre parcel·les, el mostreig es va dissenyar seguint la metodologia cas-control, on les parcel·les són agrupades en parelles d'acord amb la seva similitud en les variables que podrien generar variabilitat més gran (Senn 2002). Totes les parcel·les cremades i no cremades de cada parella tenien una orientació i pendent similar, eren més semblants en la composició preincendi que aquelles d'altres parelles, i van ser considerades com a mesures repetides. Llavors, els efectes del tipus de vegetació, de la localitat i de la crema sobre les variables que descriuen l'estructura i composició de les comunitats de formigues van ser analitzades utilitzant ANOVAs de mesures repetides, on el tipus de vegetació era el factor principal, localitat estava niada dins de tipus de vegetació, i els valors en les parelles de parcel·les cremades i no cremades eren les mesures repetides. Quan hi havia diferències significatives pel factor principal, es van realitzar comparacions *post hoc* utilitzant el test de Tukey. Una localitat de matollar amb espècies germinadores (Llaberia) i una localitat de matollar amb espècies rebrotadores (La Sènia) no van ser incloses en les anàlisis perquè una espècie de formiga, *Lasius niger* L., tenia valors d'abundància d'un ordre de magnitud més gran que les altres espècies. La fageda tampoc es va analitzar perquè només teníem una rèplica per aquest tipus de vegetació.

Cada espècie de formiga es va assignar a un determinat gremi alimentari d'acord amb la seva dieta obtinguda de diferents fonts (Bernard 1968; Cerdá *et al.* 1998; Javier Retana dades no publicades). Vam establir els següents gremis: menjar líquid (nèctar o melassa), menjar líquid i insectes, només insectes, insectes i llavors, i només llavors. Vam analitzar els canvis en la proporció d'espècies i individus que pertanyien als diferents gremis en les parcel·les cremades i no cremades per les diferents localitats utilitzant tests ANOVA de mesures repetides. Localitat i gremi eren els factors principals, i les mesures repetides eren la proporció dels diferents gremis en les parcel·les no cremades i cremades. Quan les diferències pels factors principals eren significatives es van fer comparacions *post hoc* utilitzant el test de Tukey.

Per identificar els canvis en l'abundància de les espècies de formigues entre les parcel·les cremades i no cremades, vam utilitzar un test aparellat de t de Student per cada espècie, incloent totes les localitats on una determinada espècie estava present en almenys una parcel·la. Vuit espècies no van ser incloses a causa de la seva poca ocurrència en les trames.

Resiliència de les comunitats de formigues depenent del tipus de vegetació

Una anàlisi de correspondències (AC) es va utilitzar per generar un sistema reduït de coordenades que proporcioni informació sobre les similituds entre les zones cremades i les no cremades i les espècies de formigues. En cada localitat consideràvem dos hàbitats, un cremat i un altre no cremat, cada un caracteritzat per les abundàncies mitjanes de les diferents espècies de formigues obtingudes en les cinc parcel·les de cada localitat. Les espècies de formigues que van aparèixer en menys del 5 % dels 44 hàbitats (22 localitats x 2 hàbitats per localitat) van ser excloses de la anàlisi. Les coordenades dels sis primers eixos de la anàlisi de correspondències es van utilitzar per agrupar els hàbitats en classes utilitzant una anàlisi d'agrupació UPGMA (veure Digby & Kempton 1987) mitjançant distàncies euclidianes i basada en unions simples. Les anàlisis AC i UPGMA es van realitzar mitjançant les Tècniques Exploratòries Multivariades del paquet estadístic STATISTICA (StatSoft Inc. 2000).

Per analitzar els canvis en la composició de les comunitats de formigues entre la parella d'hàbitats de cada localitat, vam calcular tres variables comparant els hàbitats cremats i no cremats: a) l'índex de similitud proporcional ($SP = 1 - 0,5 \sum |p_{bi} - p_{ui}|$, on p_{bi} i p_{ui} són les abundàncies relatives de les espècies i en les parcel·les cremades i no cremades de cada parella); b) l'índex de Jaccard ($IJ = a/(a+b+c)$, on a és el número d'espècies presents en ambdues parcel·les cremada i no cremada de cada parella, i b i c són el número d'espècies presents només en la parcel·la cremada i no cremada de cada parella, respectivament); i c) la distància entre els hàbitats no cremats i cremats de cada localitat en el volum definit pels primers tres eixos (aquells amb valors propis superiors al 10 %) de la anàlisi de correspondències. Per les primeres dues variables, vam utilitzar la mitjana dels valors obtinguts per les cinc parelles de parcel·les com el valor de cada hàbitat. La anàlisi de la resiliència de les comunitats de formigues depenent del tipus de vegetació es va realitzar amb ANOVAs niades, on el tipus de vegetació era el factor principal i localitat estava niada dins del tipus de vegetació.

Efectes de la sequera sobre la resiliència de les comunitats de formigues

Les dues variables independents, dèficit hídric a l'estiu i percentatge de sòl nu en les parcel·les no cremades, no estaven estadísticament relacionades ($F=1,7$; $p=0,204$; g.ll.=20). Així, vam realitzar anàlisis de regressió múltiple per avaluar els efectes de les variables de sequera (dèficit hídric i percentatge de sòl nu) sobre les variables que descriuen la resiliència de les

comunitats de formigues (els índex de similitud proporcional i de Jaccard, i la distància entre els hàbitats cremats i no cremats de cada localitat en la anàlisi de correspondències). Vam fer una regressió amb el percentatge d'abundància de les espècies que augmentaven després del foc (és a dir, espècies acostumades al foc) en les parcel·les no cremades amb el dèficit hídric a l'estiu per avaluar si les localitats que es recuperaven millor després del foc eren aquelles que ja tenien una abundància més alta abans de l'incendi d'aquelles espècies acostumades al foc. Dues localitats (el matollar de La Sènia i la fageda de Santa Fe del Montseny) tenien un valor d'influència (*leverage*) elevat (Kutner *et al.* 2004) i van ser excloses de les anàlisis.

En totes les anàlisis, es va realitzar la inspecció dels residus per aconseguir la normalitat i homoscedasticitat. Quan els residus no seguien l'esperat patró paramètric, les dades van ser transformades amb el logaritme o l'arrel quadrada. Els percentatges van ser transformats amb l'arc sinus de l'arrel quadrada. Totes les anàlisis van ser realitzades ajuntant les dades dels mostrejos de maig i juliol. Les ANOVAs també es van fer per cada mostreig separatament, però no diferien dels totals. El paquet estadístic SPSS (SPSS Inc. 2002) es va utilitzar per les anàlisis de la variància i les regressions múltiples.

RESULTATS

Es van capturar quaranta-nou espècies de 18 gèneres (veure llistat d'espècies en Apèndix 2) En total, vam recollir 234.398 obreres de formigues, 146.042 al maig (86.935 en les parcel·les cremades i 59.107 en les parcel·les no cremades) i 88.356 al juliol (60.796 en les parcel·les cremades i 27.560 en les parcel·les no cremades). Els mostrejos dels dos períodes es van ajuntar per les anàlisis.

Estructura i composició de les comunitats de formigues

No hi havia diferències significatives entre tipus de vegetació per l'abundància total de formigues, riquesa d'espècies i diversitat (Taula 2). L'abundància numèrica de les dues espècies més abundants variava entre tipus de vegetació, amb valors més baixos en les pinedes de *Pinus halepensis* Mill. amb sotabosc arbori que en els altres tipus de vegetació. Les diferències entre localitats eren significatives per l'abundància total i la riquesa. L'abundància total i la dominància numèrica de les dues espècies més abundants eren superiors en les parcel·les cremades que en les no cremades, mentre que la diversitat mostrava el patró contrari. La interacció entre crema i tipus de vegetació era significativa per la dominància numèrica i la diversitat, ja que la pineda de *P. nigra* (i el bosc de *Quercus suber* L. en el cas de l'índex de dominància numèrica) mostrava el patró contrari als altres tipus de vegetació (Figura 2).

Taula 2. Valor de la F, significació (P) i graus de llibertat (g.ll.) dels tests ANOVA dels efectes del tipus de vegetació, localitat (niada dins de tipus de vegetació) i crema sobre les variables que descriuen l'estructura i composició de les comunitats de formigues. Les dades d'abundància total i de dominància numèrica van ser transformades mitjançant el logaritme i l'arc sinus de l'arrel quadrada respectivament.

Font de variació	Abundància total		Riquesa		Diversitat		Dominància numèrica		
	g.ll.	F	P	F	P	F	P	F	P
Tipus de Vegetació (TV)	6	1,3	0,323	1,1	0,417	2,5	0,085	3,5	0,03
Localitat	12	2,3	0,016	3,4	0,001	1,7	0,095	1,5	0,163
Crema (C)	1	29,3	< 0,001	2,7	0,104	14,6	< 0,001	13,5	< 0,001
TV x C	6	1,9	0,081	0,3	0,934	2,4	0,033	2,5	0,027
Error	164								

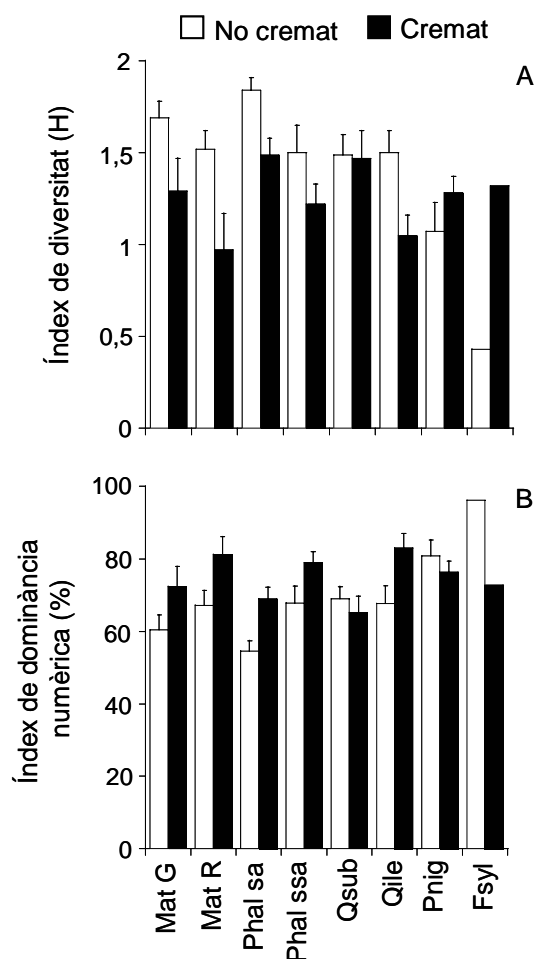


Figura 2. Valors mitjans (+E.E.) de (A) l'índex de diversitat de Shannon i (B) la dominància numèrica de les dues espècies més abundants pels hàbitats no cremats i cremats de cada tipus de vegetació. Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

El percentatge d'espècies variava entre gremis alimentaris (ANOVA de mesures repetides, $F=1061,4$; $p<0,001$; $g.l.=4$). No hi havia diferències significatives en el percentatge d'espècies de formigues entre els hàbitats cremats i no cremats ($F=1,1$; $p=0,29$; $g.l.=1$), i només petites diferències entre localitats ($F=1,9$; $p=0,013$; $g.l.=21$). La interacció entre gremis alimentaris i crema era significativa ($F=5,1$; $p<0,001$; $g.l.=4$): el percentatge de les espècies que mengen aliment líquid i llavors augmentava en els hàbitats cremats, mentre que les espècies que mengen insectes augmentaven en els hàbitats no cremats (Figura 3a). També hi havia diferències en el percentatge d'abundància de formigues entre els diferents gremis alimentaris (ANOVA de mesures repetides, $F=707,9$; $p<0,001$; $g.l.=4$), ja que el gremi més abundant era aquell de formigues omnívores que s'alimentaven de menjar líquid i insectes. No hi havia diferències significatives en l'abundància dels diferents gremis alimentaris entre localitats ($F=0,2$; $p=0,99$; $g.l.=21$) o entre els hàbitats cremats i no cremats ($F=0,2$; $p=0,67$; $g.l.=1$). La interacció entre els gremis alimentaris i la crema era significativa ($F=4,2$; $p=0,003$; $g.l.=4$): les formigues omnívores mostraven una abundància similar en els hàbitats cremats i no cremats, mentre que les formigues que mengen aliment líquid i insectes per una banda, i les que mengen llavors per l'altra eren més abundants en els hàbitats no cremats i cremats, respectivament (Figura 3b).

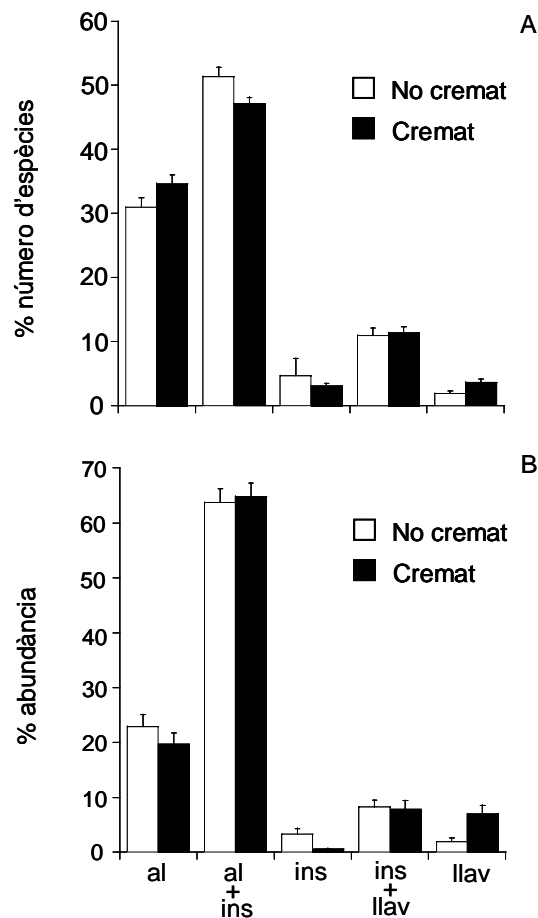


Figura 3. Percentatge mitjà (+ E.E.) de (A) abundància de formigues, i (B) número d'espècies dels diferents gremis alimentaris en els hàbitats no cremats i cremats. Abreviatures: al, aliment líquid; ins, insectes; i llav, llavors.

A nivell específic, hi havia deu espècies més abundants en els hàbitats cremats que en els no cremats, mentre que set espècies mostraven el patró contrari (Taula 3). Les espècies restants (24; veure Taula 3) no diferien entre hàbitats cremats i no cremats. Set espècies no es van analitzar perquè estaven presents en molt poques localitats.

Taula 3. Valors mitjans (\pm E.E.) d'abundància (número de formigues per 10 trampes de caiguda i 7 dies) en els hàbitats cremats i no cremats, considerant totes les localitats. La significació i els graus de llibertat (g.l.) del test de *t* de Student utilitzat per comparar els hàbitats cremats i no cremats està indicat com: n.s., no significatiu; *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$. Set espècies no van ser analitzades perquè van ser recollides en molt poques localitats (veure Apèndix 2). Les abreviatures del tipus de dieta són: i, insectes; ll, llavors; al, aliment líquid (nèctar i/o melassa). Les dades de la dieta es van obtenir de Bernard 1968, Cerdà *et al.* 1998, i Javier Retana dades no publicades.

Abundància					
(formigues / 10 t * 168 h)					
	Dieta	Cremat	No cremat	g.l.	Significació
Espècies més abundants en els hàbitats cremats					
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>	i, ll	34,4 \pm 10,2	19,2 \pm 8,9	18	*
<i>Camponotus piceus</i>	al	8,1 \pm 1,7	4,8 \pm 1,5	18	*
<i>Camponotus pillicornis</i>	al	21,0 \pm 4,7	10,8 \pm 2,1	18	*
<i>Camponotus sylvaticus</i>	al	46,1 \pm 10,9	33,4 \pm 11,4	18	**
<i>Formica subrufa</i>	al, i	484,0 \pm 247,6	199,2 \pm 108,0	16	**
<i>Lasius niger</i>	al, i	2134,2 \pm 680,6	1344,5 \pm 910,0	19	**
<i>Messor capitatus</i>	ll	296,1 \pm 131,8	17,6 \pm 11,2	10	*
<i>Pheidole pallidula</i>	ll, i	355,6 \pm 75,9	88,8 \pm 19,1	20	***
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	al	100,8 \pm 15,1	45,3 \pm 6,9	21	***
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	al, i	26,1 \pm 8,2	4,8 \pm 2,3	16	***
Espècies més abundants en els hàbitats no cremats					
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	i	12,1 \pm 4,3	22,2 \pm 6,8	17	*
<i>Camponotus lateralis</i>	al, i	11,9 \pm 4,4	28,9 \pm 6,1	17	***
<i>Crematogaster scutellaris</i>	al	50,0 \pm 17,5	77,0 \pm 14,6	20	**
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	i, al	1,5 \pm 1,5	32,1 \pm 9,7	3	*
<i>Temnothorax lichtensteini</i>	al, i	0,3 \pm 0,1	25,9 \pm 11,4	12	***
<i>Temnothorax nylanderii</i>	al, i	2,3 \pm 0,7	21,3 \pm 10,0	21	**
<i>Temnothorax racovitzai</i>	al, i	2,4 \pm 0,8	9,7 \pm 2,6	21	***
Espècies amb abundància similar en els hàbitats cremats i no cremats					
<i>Aphaenogaster senilis</i>	i, ll	26,9 \pm 23,7	0,8 \pm 0,3	3	n.s.
<i>Camponotus aethiops</i>	al, i	3,5 \pm 1,0	5,3 \pm 2,5	21	n.s.
<i>Camponotus cruentatus</i>	al	130,5 \pm 53,9	48,2 \pm 19,1	18	n.s.
<i>Camponotus fallax</i>	al	1,6 \pm 0,7	3,2 \pm 1,8	3	n.s.
<i>Camponotus truncatus</i>	al	0,9 \pm 0,5	2,0 \pm 1,0	4	n.s.
<i>Cataglyphis ibericus</i>	al, i	6,1 \pm 4,6	3,3 \pm 3,3	2	n.s.
<i>Crematogaster sordidula</i>	al	22,3 \pm 8,6	39,3 \pm 21,0	11	n.s.
<i>Formica fusca</i>	al, i	54,2 \pm 14,9	47,4 \pm 16,1	20	n.s.
<i>Formica gagates</i>	al, i	244,8 \pm 91,1	530,1 \pm 261,8	13	n.s.
<i>Formica rufibarbis</i>	al, i	1,9 \pm 1,9	18,5 \pm 18,3	2	n.s.
<i>Lasius emarginatus</i>	al, i	179,5 \pm 110,0	374,8 \pm 255,4	7	n.s.
<i>Lasius myops</i>	al	0,7 \pm 0,7	0,5 \pm 0,1	13	n.s.
<i>Messor barbarus</i>	ll	174,1 \pm 165,2	1,7 \pm 1,2	3	n.s.
<i>Messor bouvieri</i>	ll	65,9 \pm 57,4	22,2 \pm 10,7	7	n.s.
<i>Messor structor</i>	ll	21,0 \pm 16,4	2,8 \pm 2,4	7	n.s.
<i>Myrmecina graminicola</i>	al, i	0,1 \pm 0,1	2,1 \pm 0,8	5	n.s.
<i>Polyergus rufescens</i>	i, ll	9,5 \pm 6,3	5,1 \pm 4,0	6	n.s.
<i>Solenopsis latro</i>	i, ll	0,9 \pm 0,3	0,8 \pm 0,3	10	n.s.
<i>Temnothorax formosus</i>	al, i	9,9 \pm 7,3	0,3 \pm 0,2	2	n.s.
<i>Temnothorax krausseii</i>	al, i	0,1 \pm 0,1	1,3 \pm 0,4	4	n.s.

<i>Temnothorax rabaudi</i>	al, i	0,9 ± 0,3	2,1 ± 0,7	15	n.s.
<i>Temnothorax recedens</i>	al, i	0,7 ± 0,4	2,4 ± 1,4	5	n.s.
<i>Temnothorax specularis</i>	al, i	3,9 ± 1,0	3,2 ± 1,2	17	n.s.
<i>Tetramorium caespitum</i>	i, II	52,3 ± 16,5	99,6 ± 26,3	13	n.s.
<i>Tetramorium semilaeve</i>	i, II	10,4 ± 18,9	2,4 ± 1,6	15	n.s.

Resiliència de les comunitats de formigues segons el tipus de vegetació

Els tres primers eixos obtinguts en la anàlisi de correspondències (42 espècies de formigues en 44 hàbitats) explicaven el 22,6 , 18,0 i 14,3 % de la variància, respectivament. La Figura 4 representa totes les espècies i hàbitats en els dos primers eixos. En el *dendrograma* obtingut amb mètodes de classificació aplicats a les coordenades dels primers eixos de la anàlisi de correspondències, tots els hàbitats van ser classificats en quatre grups (Figura 4). L'eix I (22,6 % de la variància) separava espècies de formigues que augmentaven en els hàbitats cremats i localitats amb dèficit hídric baix d'espècies de formigues que incrementaven en els hàbitats no cremats i localitats amb dèficit hídric elevat. L'eix II (18,0 % de la variància) no mostrava cap patró explicatiu clar. Els hàbitats no cremats i els cremats de totes les localitats de matollars, de boscos de *P. halepensis* (excepte aquell no cremat de Sant Quirze del Vallès –n12-) i els boscos de *Q. suber* (excepte aquell cremat de Breda –c21-) estaven localitzats en el mateix grup en el *dendrograma*. Això indica que aquests tipus de vegetació tenien una composició de formigues similar en el hàbitats cremats i no cremats. Contràriament, les localitats de *Fagus sylvatica* L., *Quercus ilex* L. i *P. nigra* tenien els seus hàbitats cremats i no cremats localitzats en grups diferents, indicant que la seva fauna de formigues era diferent.

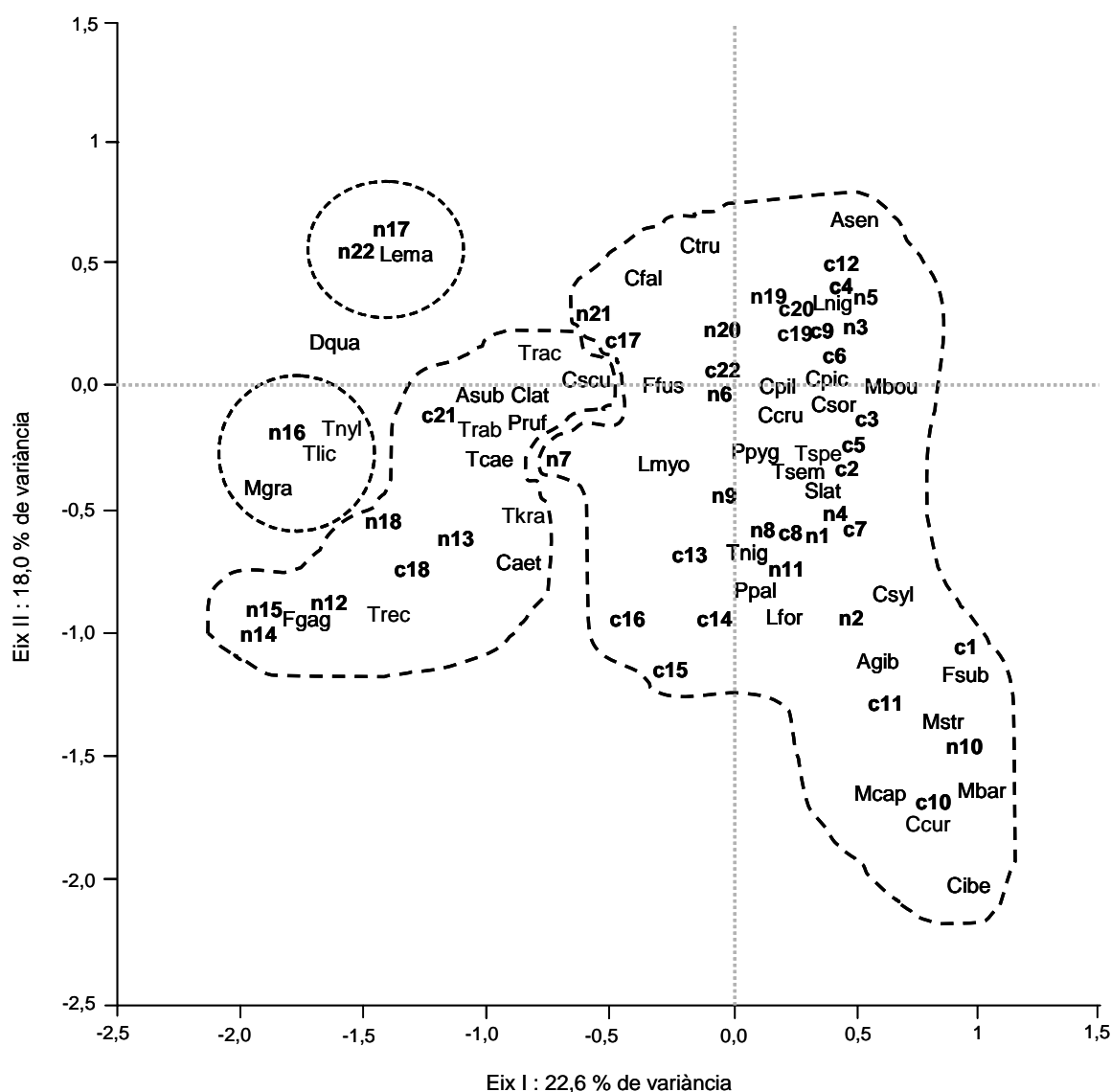


Figura 4. Representació de les 41 espècies i els 44 hàbitats en els primers dos eixos de la anàlisi de correspondències. L'eix I i l'eix II expliquen un 22,6 % i un 18,0 % de la variància respectivament. Les línies de punts inclouen els grups d'hàbitats que es van agrupar amb anàlisi de classificació. Per les abreviatures de les espècies de formigues, veure Apèndix 2. Hàbitats: c=cremat i n=no cremat. Els números de les localitats corresponen a aquells de la Taula 1.

No hi havia diferències significatives entre els tipus de vegetació per l'índex de similitud proporcional entre els hàbitats cremats i no cremats (ANOVA niada; $F=1,2$; $p=0,37$; g.ll.=6). L'índex de Jaccard mostrava diferències significatives pels diferents tipus de vegetació ($F=4,4$; $p=0,014$; g.ll.=6), amb valors elevats pel bosc de *Q. suber*, i baixos pel bosc de *P. nigra* (Figura 5). Les diferències entre localitats eren significatives per l'índex de similitud proporcional ($F=2,4$; $p=0,011$; g.ll.=12), però no per l'índex de Jaccard ($F=1,3$; $p=0,185$; g.ll.=12).

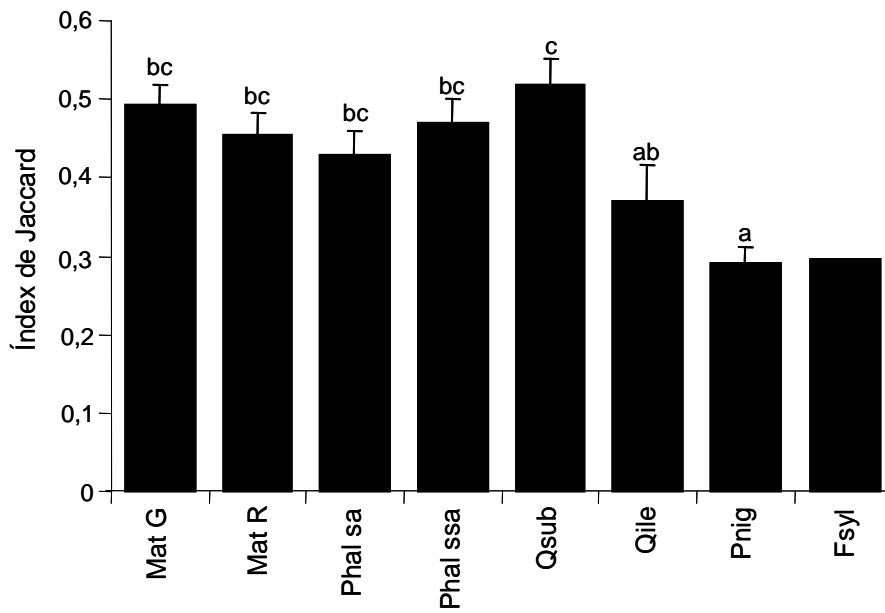


Figura 5. Valors mitjans (+ E.E.) de l'índex de Jaccard pels diferents tipus de vegetació considerats. Les diferents lletres indiquen diferències significatives entre tipus de vegetació d'acord amb la comparació *post hoc* realitzada amb el test de Tukey ($p < 0,05$). Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

Efectes de la sequera sobre la resiliència de les comunitats de formigues

Les anàlisis de regressió múltiple realitzades entre les variables de sequera (dèficit hídric a l'estiu i percentatge de sòl nu) i les variables de resiliència mostraven que hi havia dos valors de R^2 significatius (Taula 4): l'índex de Jaccard entre les parcel·les cremades i no cremades augmentava amb el percentatge de sòl nu, mentre que l'índex de similitud proporcional augmentava amb el dèficit hídric a l'estiu. Ninguna de les dues variables independents testades estaven relacionades significativament amb la distància (transformació logarítmica) entre els hàbitats cremats i no cremats de cada localitat en la anàlisi de correspondències (Taula 4).

Taula 4. Taula resum de les anàlisis de regressió múltiple realitzades entre les variables de sequera (dèficit hídric a l'estiu i percentatge de sòl nu – transformació arc sinus de l'arrel quadrada) i variables de resiliència (índex de Jaccard, índex de similitud proporcional i distància en la anàlisi de correspondències – transformació logarítmica) entre els hàbitats cremats i no cremats de cada localitat. N=20 en els tres casos. Abreviatures: N.S., no significatiu.

Variabes de resiliència	R²	p	Variabes de sequera	Beta estandarditzada
Índex de Jaccard	0,52	0,02	Dèficit hídric a l'estiu	N.S.
			% Sòl nu	+0,541
Índex de similitud proporcional	0,32	0,03	Dèficit hídric a l'estiu	+0,504
			% Sòl nu	N.S.
Distància en la anàlisi de correspondències	N.S.	0,24	Dèficit hídric a l'estiu	N.S.
			% Sòl nu	N.S.

DISCUSSIÓ

En els ecosistemes mediterranis, Retana & Cerdá (2000) han mostrat que hi ha un increment de l'abundància relativa de les espècies de formigues més abundants quan el recobriment vegetal incrementa, la qual cosa redueix l'equitativitat i diversitat de les formigues terrestres. Això no està d'acord amb les dades obtingudes en aquest estudi on, exceptuant pocs tipus de vegetació (Figura 2), l'abundància de les dues espècies més abundants augmentava en els hàbitats cremats i, conseqüentment, la diversitat disminuïa en aquests hàbitats. Aquest patró està també d'acord amb patrons trobats en altres ecosistemes, on un increment del recobriment vegetal tampoc incrementa la diversitat (Perfecto & Snelling 1995), o resulten en distribucions "en gepa" (Andersen 1992). Les diferències trobades entre aquest estudi i el de Retana & Cerdá (2000) podrien estar relacionades amb el fet que la dinàmica de la vegetació de les àrees cremades és molt més ràpida que aquella d'altres àrees que no hagin sofert una pertorbació recent.

En aquest estudi, la riquesa d'espècies no varia entre crema o tipus de vegetació (Taula 2). Com en altres estudis (Retana & Cerdá 2000; Parr *et al.* 2004), en aquest treball la riquesa d'espècies no mostra una relació significativa amb el recobriment vegetal (però veure York 1994, i Lassau & Hochuli 2004, per una relació negativa entre riquesa de formigues i recobriment vegetal). Aquest patró pot ser explicat per dos mecanismes diferents. Per una banda, en algunes comunitats, la riquesa d'espècies no varia perquè la majoria d'espècies no són afectades ni pel foc ni pels efectes del foc sobre la vegetació (Taula 3). Per altra banda, en altres comunitats el foc provoca la desaparició d'algunes espècies, però el manteniment de la riquesa d'espècies és aconseguit per l'arribada de noves espècies. Moltes de les espècies que

disminuïen en les àrees cremades (amb abundàncies més baixes en els hàbitats cremats que en els no cremats, veure Taula 3), com són tres espècies de *Temnothorax*, *Camponotus lateralis* Ol, *Crematogaster scutellaris* Olivier i *Dolichoderus quadripunctatus* L., viuen o recol·lecten en els arbres. Així, el foc crema els nius d'aquestes espècies i fa que les condicions postincendi siguin particularment dures per les formigues arborícoles, perquè no troben microhàbitats on nidificar o buscar aliment. Altres estudis (Andersen 1991a; York 2000; Farji-Brener *et al.* 2002) han mostrat també que les espècies de formigues que desapareixen en les àrees cremades són espècies rares associades amb la vegetació llenyosa. No obstant, algunes espècies augmenten la seva abundància en les àrees cremades (Taula 3). Cinc d'aquestes espècies són omnívores mentre que només quatre consumeixen aliment líquid (melassa o nèctar). Encara que el darrer gremi és més abundant en les àrees no cremades (Figura 3), se sap que el foc també incrementa la presència d'espècies de plantes amb flors entomòfiles (Potts *et al.* 2003). Una altra espècie que incrementa en les àrees cremades és *Messor capitatus* Latreille, una espècie que menja llavors i que es beneficia de l'increment postincendi de la producció de llavors explotades per les formigues granívores (Andersen 1988). Com en altres estudis (York 1994, 2000; Andrew *et al.* 2000; Castaño-Meneses & Palacios-Vargas 2003; Parr *et al.* 2004), els nostres resultats suggereixen que diferències en la composició d'espècies entre àrees no cremades i cremades depenen de l'abundància relativa dels gremis alimentaris (Figura 3) com a resposta als canvis provocats pel foc en les condicions microclimàtiques i en els recursos alimentaris per les formigues (Castaño-Meneses & Palacios-Vargas 2003).

Els resultats obtinguts en aquest estudi suggereixen que la resiliència de les comunitats de formigues mediterrànies, tant en composició d'espècies com en riquesa específica, depèn del tipus de vegetació abans del foc. Altres estudis (Broza & Izhaki 1997; Farji-Brener *et al.* 2002; Parr *et al.* 2004) han mostrat que la resiliència d'altres comunitats d'artròpodes depenen del tipus de vegetació. Els patrons obtinguts en aquest estudi estan d'acord amb alguns patrons trobats per espècies d'arbres (Rodrigo *et al.* 2004). Les espècies rebrotadores eficients (*Q. suber*) i les espècies germinadores (*P. halepensis*) són les més resilents després del foc (Figura 5). Això confirma que les comunitats de formigues estan estretament relacionades amb les característiques de l'hàbitat, en particular, el tipus i estructura de la vegetació (Majer 1983; Retana & Cerdá 2000), i també dona suport a la nostra primera hipòtesi que la recuperació de les comunitats de formigues després del foc depèn de la recuperació de la vegetació present abans del foc. En totes les anàlisis, les comunitats de formigues dels boscos de *Q. suber* tenien la resiliència més gran (com es mostra amb els valors elevats de l'índex de Jaccard de la Figura 5 i la proximitat de les localitats cremades i no cremades en la anàlisi de correspondències de la Figura 4), la qual cosa està d'acord amb el factor que *Q. suber* rebrota vigorosament des de la copa cremada, afavorint una recuperació ràpida del recobriment vegetal després del foc (Rodrigo *et al.* 2004). Una altra espècie del gènere, *Q. ilex*, també mostra alta capacitat de rebrotada (Rodrigo *et al.* 2004). No obstant, aquesta espècie rebrota

des de la soca, i la seva baixa taxa de creixement fa la seva recuperació considerablement més lenta que la de *Q. suber* (Xavier Arnan dades no publicades). Això està d'acord amb els resultats obtinguts amb les comunitats de formigues que viuen en cada tipus de vegetació, perquè aquelles de *Q. ilex* tenen una resiliència més baixa que aquelles de *Q. suber* (Figura 5), per això les comunitats de formigues dels hàbitats cremats i no cremats dels boscos de *Q. ilex* queden situats en grups diferents en la anàlisi de correspondències (Figura 4). Per altra banda, les comunitats de formigues dels boscos de *P. nigra* eren les menys resilientes (tenien els valors més baixos de l'índex de Jaccard en la Figura 5, mentre que les localitats cremades i no cremades eren situades en diferents grups en la anàlisi de correspondències de la Figura 4). Això és perquè els boscos de *P. nigra* mostren poca resiliència a la pertorbació i són reemplaçats per comunitats completament diferents, boscos dominats per espècies rebrotadores o herbassars (Retana *et al.* 2002; Ordoñez & Retana 2004, Rodrigo *et al.* 2004), després del foc.

Els resultats d'aquest estudi mostren que la resiliència de les comunitats de formigues mediterrànies depèn de les característiques ambientals de la regió on viuen (Taula 4). Analitzant els índexs que relacionen la composició i riquesa dels hàbitats cremats i no cremats de la mateixa localitat (Taula 4), podem concloure que les comunitats de formigues d'àrees amb un dèficit hídric a l'estiu més elevat són més resilientes que aquelles que viuen en àrees més humides, ja que vuit anys després del foc les diferències en l'índex de Jaccard entre els hàbitats cremats i no cremats són més petites en les àrees més seques. De la mateixa manera, l'índex de similitud proporcional entre els hàbitats cremats i no cremats incrementa amb el percentatge de sòl nu (Taula 4). Parr *et al.* (2004) en sabanes africanes i Farji-Brener *et al.* (2002) al nord de la Patagònia també observen que la resiliència de les comunitats de formigues que viuen en àrees més seques és superior que aquelles que viuen en més humides. A Austràlia, la composició dels grups funcionals de formigues és més resilient en àrees àrides que en mésiques (Hoffmann & Andersen 2003). Les comunitats de formigues mediterrànies d'àrees seques viuen en hàbitats on el recobriment vegetal no és complet, per tant, el dèficit hídric més elevat fa augmentar el percentatge de sòl nu. Aquestes condicions ambientals són favorables per les espècies de formigues subordinades que viuen en àrees obertes i prefereixen les condicions trobades allí, principalment temperatures elevades al migdia i baixa competència per les espècies comportamentalment dominants (Cerdá *et al.* 1997, 1998). Això suggereix que la recuperació de les comunitats de formigues no només està relacionada amb la recuperació de la vegetació. Andersen (1995) indica que les comunitats de plantes i formigues freqüentment difereixen unes de les altres en la seva resposta a la mateixa pertorbació, mentre que Vasconcelos (1999) descriu que la recuperació de les formigues terrestres és fins i tot més ràpida que la regeneració de la vegetació llenyosa. Els nostres resultats suggereixen que la resiliència de les comunitats de formigues mediterrànies també segueix patrons relacionats amb variacions de la sequera. En regions amb un dèficit hídric més elevat o un percentatge de sòl nu més elevat, les faunes mirmecològiques tenen més espècies

característiques d'àrees cremades. Per aquesta raó, la recuperació d'aquestes comunitats és més ràpida perquè té lloc en condicions similars a aquelles trobades abans del foc.

En conjunt, els factors que condicionen l'estructura de les comunitats de formigues després del foc varien depenent de l'escala temporal considerada. Immediatament després de la pertorbació, la mortalitat causada pel foc és el factor principal que condiciona la composició d'espècies, perquè afecta a les espècies de formigues de manera diferent, depenent dels hàbitats on nidifiquen o recol·lecten (és a dir, les formigues que viuen i nidifiquen al terra són menys afectades que aquelles que nidifiquen o recol·lecten als arbres). El restabliment del recobriment vegetal no depèn només de la composició del bosc abans del foc (Rodrigo *et al.* 2004), però afecta la disponibilitat de recursos i microhàbitats, les relacions de competència entre espècies, i les condicions de recuperació postincendi de les comunitats de formigues a mig termini. Finalment, aquest estudi mostra que les comunitats de formigues que viuen en àrees més seques es recuperen més ràpid després del foc que aquelles que viuen en àrees més humides, on hi ha menys espècies acostumades a viure en hàbitats oberts i calorosos. A més, un eventual augment del règim de pertorbació (és a dir freqüència, intensitat o extensió superior) podria causar canvis més dràstics en la diversitat i composició de formigues a mitjà o llarg termini en les comunitats més humides que en les més seques.

Referències

- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D. & Smith, M. (1998) *Crop evatranspiration - Guidelines for computing crop water requirements*. FAO, Rome
- Andersen, A. N. (1988) Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation of southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **13**, 285-293.
- Andersen, A. N. (1991a) Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica*, **23**, 575-585.
- Andersen, A. N. (1991b) Parallels between ants and plants: implications for community ecology. *Ant-Plant Interactions* (eds. Huxley, C.R. & Cutler, D. F.), pp. 539-558. Oxford University Press, Oxford.
- Andersen, A. N. (1992) Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist*, **140**, 401-420.
- Andersen, A. N. (1995) A classification of Australian ant communities, based on functional groups which parallel plant life-forms in relation to stress and disturbance. *Journal of Biogeography*, **22**, 15-29.
- Andrew, N., Rodgerson, L. & York, A. (2000) Frequent fuel-reduction burning: the role of logs and associated leaf litter in the conservation of ant biodiversity. *Austral Ecology*, **25**, 99-107.

- Bernard, F. (1968) *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale*. Collection Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. Masson, Paris.
- Bernard, F. (1983) *Les fourmis et leur milieu en France méditerranéenne*. Editions Lechevalier, Paris.
- Bestelmeyer, B. T. & Wiens, J. A. (1996) The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine chaco. *Ecological Applications*, **6**, 1225-1240.
- Bond, W.J. & van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and plants*. Chapman and Hall, New York.
- Broza, M. & Izhaki, I. (1997) Post-fire arthropod assemblages in Mediterranean forest soils in Israel. *International Journal of Wildland Fire*, **7**, 317-325.
- Castaño-Meneses, G. & Palacios-Vargas, J. G. (2003) Effects of fire and agricultural practices on neotropical ant communities. *Biodiversity Conservation*, **12**, 1913-1919.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, **12**, 45-55.
- Christensen, N. L. (1993) Fire regimes and ecosystems dynamics. *Fire in the environment: the ecological, atmospheric, and climatic importance of vegetation fires* (eds. Crutzen, P. J. & Goldammer, J.G.), pp. 233-244. Dahlem Workshop Reports. Environmental Sciences Research Report 13, John Wiley and Sons Ltd. Chichester.
- Cros, S., Cerdá, X. & Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4**, 269-278.
- Dauber, J. & Wolters, V. (2004) Edge effects on ant community structure and species richness in an agricultural landscape. *Biodiversity Conservation*, **13**, 901-915.
- di Castri, F. & Mooney, H. A. (1973) *Mediterranean type Ecosystems: origin and structure*. Springer-Verlag, Berlin.
- Didhan, R. (1997) The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities* (eds. Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O.), pp. 55-70. University of Chicago Press, Chicago.
- Digby, P. G. N. & Kempton, R. A. (1987) *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall, London.
- Espadaler, X. (1990) Claus per identificar les formigues (obreres) (Hymenoptera, Formicidae) del Vallès (Catalunya). El medi Natural del Vallès. II Col.loqui de Naturalistes Vallesans, pp. 117-127. ADENC-CEEM.
- Farji-Brener, A. G., Corley, J. C. & Bettinelli, J. (2002) The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions*, **8**, 235-243.
- Fisher, B. (1999) Improving inventory efficiency: a case study of leaf-litter ant diversity in Madagascar. *Ecological Applications*, **9**, 714-731.

- Folgarait, P. J. (1998) Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity Conservation*, **7**, 1221-1244.
- Folkerts, G. W., Deyrup, M. A. & Sisson, D. C. (1993) Arthropods associated with xeric longleaf pine habitats in the southeastern United States: a brief overview. *The Longleaf Pine Ecosystems. Ecology, restoration and management* (ed. Hermann, S.M.), pp. 159-203. Proceedings of the Tall Timber Fire Ecology Conference, No. 18, Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida.
- Foster, D. R., Knight, D. H. & Franklin, J. F. (1998) Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems*, **1**, 497-510.
- Gill, A. M., Groves, R. H. & Noble, I. R. (1981) *Fire and the Australian biota*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Hoffmann, B. D. & Andersen, A. N. (2003) Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, **28**, 444-464.
- Huston, M. A. (1994) Landscape patterns: disturbance and diversity. *Biological diversity* (ed. Huston, M.A.), pp. 215-231. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson, G. P. & Fox, B. J. (1996) Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW: II. Succession of ant assemblages in a coastal forest. *Australian Journal of Ecology*, **21**, 200-216.
- Klimetzek, D. & Pelz, D. R. (1992) Nest counts versus trapping in ant surveys: influence on diversity. *Biology and evolution of social insects* (ed. Billen, J.), pp. 171-179. Leuven University Press, Leuven.
- Kutiel, P. (2000) Plant composition and plant species diversity in east Mediterranean *Pinus halepensis* forests. *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin* (eds. Ne'eman, G. & Trabaud, L.), pp. 143-152. Backhuys Publishers, Leiden.
- Kutiel, P., Kutiel, H. & Lavee, H. (2000) Vegetation response to possible scenarios of rainfall variations along a Mediterranean-extreme arid climatic transect. *Journal of Arid Environments*, **44**, 277-290.
- Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. & Neter, J. (2004) *Applied linear regression models*. Mc Graw Hill, New York.
- Lassau, S. A. & Hochuli, D. F. (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, **27**, 157-164.
- Majer, J. D. (1983) Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land use, and land conservation. *Environmental Management*, **7**, 375-383.
- McCabe, D. J. & Gotelli, N. J. (2000) Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia*, **124**, 270-279.
- Monamy, V. & Fox, B. J. (2000) Small mammal succession is determined by vegetation density rather than time elapsed since disturbance. *Austral Ecology*, **25**, 580-587.
- Naveh, Z. (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, **29**, 199-208.

- Neumann, F. G. (1991) Responses of litter arthropods to major natural or artificial ecological disturbances in mountain ash forest. *Australian Journal of Ecology*, **16**, 19-32.
- Neumann, F. G. (1992) Responses of foraging ant populations to high-intensity wildfire, salvage logging and natural regeneration processes in *Eucalyptus regnans* regrowth forest of the Victorian Central Highlands. *Australian Forestry*, **55**, 29-38.
- Ninyerola, M., Pons, X. & Roure, J. M. (2000) A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology*, **20**, 1823-1841.
- 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.
- Parr, C. L. & Chown, S. L. (2003) Burning issues for conservation: A critique of faunal fire research in Southern Africa. *Austral Ecology*, **28**, 384-395.
- 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.
- Perfecto, I. & Snelling, R. (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications*, **5**, 1084-1097.
- Piñol, J., Terradas, J. & Lloret, F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change*, **38**, 345-357.
- Pons, X. (1996) Estimación de la Radiación Solar a partir de modelos digitales de elevaciones. Propuesta metodológica. *VII Coloquio de Geografía Cuantitativa, Sistemas de Información Geográfica y Teledetección* (eds. Juaristi, J. & Moro, I.), pp. 87-97. Vitoria.
- Pons, X. (2002) *MiraMon. Sistema d'Informació Geogràfica i software de Teledetecció*. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Barcelona.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S. & Willmer, P. (2003) Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, **101**, 103-112.
- 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.
- Retana, J., Espelta, J. M., Habrouk, A., Ordoñez, J. L. & Solà-Morales, F. de (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, **9**, 89-97.
- Rodrigo, A., Retana, J. & Picó, F. X. (2004) Direct regeneration is not only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, **85**, 716-729.
- Senn, S. (2002) *Cross-over trials in clinical research*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**, 353-391.
- SPSS, Inc. (2002) *SPSS Base 11.5.1 for Window's Users Guide*. SPSS Inc., Chicago IL.
- StatSoft, Inc. (2000) *STATISTICA for Windows. Computer Program Manual*. StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA.

- Thanos, C. A. (1999) Fire effects on forest vegetation, the case of Mediterranean pine forests in Greece. *Wildfire Management* (eds. Eftichidis, G., Balabanis, P. & Ghazi, A.), pp. 323-334. Algosystems SA and European Commission DGXII, Athens.
- Townsend, C. R., Scarsbrook, M.R. & Doledec, S. (1997) The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography*, **42**, 938-949.
- Trabaud, L. (1981) Man and fire impacts on Mediterranean vegetation. *Ecosystems of the world II – Mediterranean-type shrublands* (eds. di Castri, F., Goodall, F.W. & Specht, R. L.) , pp. 523-538. Elsevier, Amsterdam.
- Trabaud, L. & Lepart, J. (1980) Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, **43**, 49-57.
- Turner, M. G., Dale, V. H. & Everham, E. H (1997) Fires, hurricanes, and volcanoes: comparing large disturbances. *BioScience*, **47**, 758-768.
- Vanderwoude, C., Andersen, A. N. & House, A. P. N. (1997) Community organisation, biogeography and seasonality of ants in an open forest of south-eastern Queensland. *Australian Journal of Zoology*, **45**, 523-537.
- Vasconcelos, H. L. (1999) Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity Conservation*, **8**, 409-420.
- Viegas, D. X. & Viegas, M. T. (1994) A relationship between rainfall and burned area for Portugal. *International Journal of Wildland Fire*, **4**, 11-16.
- Wang, C., Strazanac, J. S. & Butler, L. (2001) Association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and habitat characteristics in oak-dominated mixed forests. *Environmental Entomology*, **30**, 842-848.
- Wolff, A. & Debussche, M. (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, **84**, 443-452.
- York, A. (1994) The long-term effects of fire on forest ant communities: management implications for the conservation of biodiversity. *Memoirs of the Queensland Museum*, **36**, 231-239.
- York, A. (2000) Long-term effects of frequent low-intensity burning on ant communities in coastal black butt forests of southeastern Australia. *Austral Ecology*, **25**, 83-98.

Apèndix 1. Percentatge mitjà (\pm E.E.) del recobriment herbaci, arbustiu i arbori per cada localitat, junt amb el % del recobriment de la principal espècie arbòria o arbustiva en l'hàbitat no cremat de cada localitat. En el cas dels matollars, el % del recobriment de la principal espècie inclou totes les espècies arbustives que germinen o rebroten després del foc, encara que només s'indica l'espècie més abundant.

Localitat	Principal espècie arbòria o arbustiva en l'hàbitat no cremat	% recobriment de la principal espècie arbòria o arbustiva		% recobriment herbaci 0 – 50 cm		% recobriment arbustiu 50 – 250 cm		% recobriment arbori > 250 cm	
		No cremat	Cremat	No cremat	Cremat	No cremat	Cremat	No cremat	Cremat
<u>1</u> Colera	<i>Cistus albidus</i>	81,4 \pm 6,6	25,0 \pm 7,1	80,4 \pm 3,0	70,8 \pm 8,5	36,2 \pm 3,2	29,6 \pm 6,0	0,4 \pm 0,2	1,0 \pm 0,8
<u>2</u> Vacarisses	<i>Rosmarinus officinalis</i>	40,0 \pm 9,6	41,3 \pm 11,8	73,8 \pm 4,2	78,6 \pm 2,7	64,8 \pm 8,5	60,8 \pm 4,2	6,2 \pm 1,3	0,2 \pm 0,2
<u>3</u> Llaberia	<i>Cistus albidus</i>	40,0 \pm 9,7	32,4 \pm 6,7	77,8 \pm 5,4	88,6 \pm 3,7	62,6 \pm 6,6	30,8 \pm 7,8	3,8 \pm 3,3	0,4 \pm 0,2
<u>4</u> Garraf	<i>Quercus coccifera</i>	87,2 \pm 2,5	97,5 \pm 1,1	71,8 \pm 2,6	77,6 \pm 6,7	50,6 \pm 7,2	51,0 \pm 4,7	0,4 \pm 0,2	0,6 \pm 0,2
<u>5</u> La Sènia	<i>Quercus coccifera</i>	80,2 \pm 6,4	81,0 \pm 5,4	93,4 \pm 0,8	97,4 \pm 1,0	54,2 \pm 5,6	19,2 \pm 6,7	0,0 \pm 0,0	0,0 \pm 0,0
<u>6</u> Montcada	<i>Erica arborea</i>	99,3 \pm 0,7	87,8 \pm 6,4	23,6 \pm 4,7	45,6 \pm 5,6	79,4 \pm 3,4	84,4 \pm 2,7	60,6 \pm 10,3	13,0 \pm 5,6
<u>7</u> El Figaró	<i>Pinus halepensis</i>	69,2 \pm 8,2	0,6 \pm 0,4	60,4 \pm 4,3	38,4 \pm 7,0	50,8 \pm 7,7	79,2 \pm 1,4	86,8 \pm 3,5	1,0 \pm 0,4
<u>8</u> La Bisbal del Penedès	<i>Pinus halepensis</i>	85,2 \pm 7,1	28,0 \pm 11,4	70,2 \pm 4,5	79,4 \pm 4,4	65,4 \pm 7,3	61,6 \pm 10,2	85,4 \pm 6,6	0,0 \pm 0,0
<u>9</u> Tivissa	<i>Pinus halepensis</i>	40,8 \pm 10,4	9,6 \pm 2,1	72,6 \pm 7,7	92,8 \pm 2,9	59,2 \pm 3,6	58,4 \pm 7,6	56,4 \pm 8,0	0,2 \pm 0,2
<u>10</u> La Pobla de Massaluca	<i>Pinus halepensis</i>	34,8 \pm 11,0	26,2 \pm 9,9	60,6 \pm 4,1	84,4 \pm 3,8	43,4 \pm 3,8	30,2 \pm 5,9	27,2 \pm 10,5	0,2 \pm 0,2
<u>11</u> Sant Joan de Vilatorrada	<i>Pinus halepensis</i>	66,2 \pm 10,6	20,0 \pm 5,8	89,0 \pm 0,5	84,4 \pm 3,2	23,4 \pm 2,7	43,8 \pm 6,7	64,4 \pm 10,7	0,0 \pm 0,0
<u>12</u> Sant Quirze del Vallès	<i>Pinus halepensis</i>	90,6 \pm 2,8	52,6 \pm 9,5	36,4 \pm 3,9	58,8 \pm 6,6	60,2 \pm 5,4	74,6 \pm 5,6	92,6 \pm 2,4	0,8 \pm 0,2
<u>13</u> Castelltallat	<i>Pinus nigra</i>	67,0 \pm 15,7	1,2 \pm 1,2	57,2 \pm 14,0	82,8 \pm 2,6	46,8 \pm 12,7	49,0 \pm 4,9	77,4 \pm 10,6	1,4 \pm 0,6
<u>14</u> Serrateix	<i>Pinus nigra</i>	76,4 \pm 9,0	0,0 \pm 0,0	85,0 \pm 3,9	74,8 \pm 4,5	42,2 \pm 10,1	26,4 \pm 1,6	82,2 \pm 10,8	0,8 \pm 0,6
<u>15</u> Oristà	<i>Pinus nigra</i>	53,6 \pm 7,7	0,0 \pm 0,0	91,4 \pm 2,3	74,6 \pm 4,3	38,6 \pm 6,3	47,8 \pm 5,1	79,6 \pm 5,7	1,4 \pm 1,2
<u>16</u> Olvan	<i>Quercus ilex</i>	79,8 \pm 1,5	12,2 \pm 2,2	61,4 \pm 11,8	79,2 \pm 1,6	11,2 \pm 3,2	20,6 \pm 2,1	99,8 \pm 0,2	0,2 \pm 0,2
<u>17</u> El Figaró	<i>Quercus ilex</i>	69,8 \pm 2,2	38,4 \pm 8,2	50,8 \pm 10,2	56,8 \pm 4,9	43,0 \pm 6,1	79,4 \pm 4,9	70,0 \pm 3,9	19,4 \pm 6,2

<u>18</u> Gualba	<i>Quercus ilex</i>	87,0 ± 1,5	12,2 ± 2,2	19,8 ± 6,1	54,4 ± 5,7	17,8 ± 5,5	79,4 ± 3,1	96,4 ± 2,0	17,8 ± 5,1
<u>19</u> La Jonquera	<i>Quercus suber</i>	83,4 ± 4,7	59,6 ± 8,0	34,0 ± 8,6	31,0 ± 6,4	46,0 ± 4,6	83,0 ± 3,1	85,4 ± 4,7	45,4 ± 8,6
<u>20</u> Llagostera	<i>Quercus suber</i>	39,0 ± 5,0	23,6 ± 6,3	61,8 ± 3,6	40,8 ± 2,4	54,4 ± 5,1	79,0 ± 3,6	47,6 ± 4,0	20,8 ± 6,4
<u>21</u> Breda	<i>Quercus suber</i>	59,0 ± 12,6	49,6 ± 9,3	39,8 ± 4,9	49,6 ± 4,9	37,0 ± 4,6	78,0 ± 1,5	93,0 ± 3,5	46 ± 10,1
<u>22</u> Santa Fe del Montseny	<i>Fagus sylvatica</i>	91,8 ± 4,9	0,4 ± 0,4	22,0 ± 4,9	64,8 ± 3,0	11,0 ± 4,8	79,8 ± 5,5	94,8 ± 3,2	4,4 ± 1,1

Apèndix 2. Llistat d'espècies de formigues recollides en les trapes de caiguda en cada localitat de mostreig. Els números de les localitats corresponen a aquells de la Taula 1.

Espècie de formiga	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Myrmicinae																						
<i>Aphaenogaster gibbosa</i> (Agib)		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X
<i>Aphaenogaster senilis</i> (Asen)												X	X	X					X			
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (Asub)		X	X	X		X	X	X	X		X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Creumatogaster scutellaris</i> (Cscu)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Creumatogaster sordidula</i> (Csor)	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X					X			X		
<i>Gonomma hispanicum</i> (Ghis)			X		X																	
<i>Messor barbarus</i> (Mbar)	X	X								X	X											
<i>Messor bouvieri</i> (Mbou)	X	X	X	X		X		X			X	X										
<i>Messor capitatus</i> (Mcap)	X	X	X		X				X	X	X			X	X	X			X			
<i>Messor structor</i> (Mstr)	X	X					X	X	X	X	X				X							
<i>Myrmecina graminicola</i> (Mgra)							X							X	X	X				X		X
<i>Pheidole pallidula</i> (Ppal)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Solenopsis latro</i> (Slat)	X	X	X			X	X	X		X	X	X							X		X	
<i>Temnothorax formosus</i> (Tfor)	X	X											X									
<i>Temnothorax krausseii</i> (Tkra)		X							X				X		X							X
<i>Temnothorax lichtensteini</i> (Tlic)						X	X		X	X		X	X	X	X	X	X	X	X			X
<i>Temnothorax nylanderii</i> (Tnyl)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Temnothorax parvulus</i> (Tpar)					X																	
<i>Temnothorax rabaudi</i> (Trab)	X	X	X		X		X	X		X			X	X	X	X	X	X		X	X	X
<i>Temnothorax racovitzai</i> (Trac)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Temnothorax recedens</i> (Trec)		X				X	X						X		X		X					
<i>Temnothorax specularis</i> (Tspe)	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X
<i>Tetramorium caespitum</i> (Tcae)							X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tetramorium semilaeve</i> (Tsem)	X	X	X		X	X	X			X	X	X	X	X		X		X	X		X	X
Formicinae																						
<i>Camponotus aethiops</i> (Caet)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus cruentatus</i> (Ccru)	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus fallax</i> (Cfal)																X			X	X	X	
<i>Camponotus foreli</i> (Cfor)	X	X								X												
<i>Camponotus lateralis</i> (Clat)	X		X	X		X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus pillicornis</i> (Cpil)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X	X	X	X
<i>Camponotus piceus</i> (Cpic)	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Camponotus sylvaticus</i> (Csyl)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X
<i>Camponotus truncatus</i> (Ctru)							X										X		X	X	X	
<i>Cataglyphis ibericus</i> (Cibe)										X	X				X							
<i>Formica cunicularia</i> (Fcu)																X						X
<i>Formica fusca</i> (Ffus)		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Formica gagates</i> (Fgag)		X		X			X			X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X	
<i>Formica rufibarbis</i> (Fruf)													X	X		X						
<i>Formica sanguinea</i> (Fsan)																X						
<i>Formica subrufa</i> (Fsub)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		X			X		
<i>Lasius affinis</i> (Laff)													X									

<i>Lasius emarginatus (Lema)</i>			X			X								X	X	X		X	X	X
<i>Lasius myops (Lmyo)</i>	X	X	X		X	X	X	X		X		X	X	X			X		X	X
<i>Lasius niger (Lnig)</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Plagiolepis pygmaea (Ppyg)</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Polyergus rufescens (Pruf)</i>							X	X		X		X						X	X	
Dolichoderinae																				
<i>Dolichoderus quadripunctatus (Dqua)</i>														X	X	X				X
<i>Linepithema humile (Lhum)</i>			X																	
<i>Tapinoma nigerrimum (Tnig)</i>	X	X	X		X			X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

CAPÍTOL II

IMPORTÀNCIA DEL TIPUS DE VEGETACIÓ I EL GRADIENT DE SEQUERA SOBRE LA RECUPERACIÓ POSTINCENDI DE LES COMUNITATS DE PLANTES MEDITERRÀNIES

INTRODUCCIÓ

El foc és una de les pertorbacions més importants en els ecosistemes mediterranis (Trabaud 1987; Whelan 1995), determinant la dinàmica i estructura de les comunitats de plantes i animals (Naveh 1975; Gill *et al.* 1981). En les comunitats de plantes, existeixen diferents grups funcionals d'espècies, depenent de la seva resposta al foc (Lloret & Vilà 2003; Pausas *et al.* 2004). Les comunitats de plantes mediterrànies tenen alta resiliència després del foc perquè hi ha espècies que es recuperen per mitjà de la rebrotada des d'estructures resistents al foc (Hodgkinson 1998), mentre altres ho fan per la germinació de llavors protegides del foc en el banc de llavors al sòl o en el banc aeri (Noble & Slatyer 1980; Lloret 1998), és a dir rebrotadores obligades i germinadores obligades, respectivament. La majoria de rebrotadores obligades produeixen poques, en cas que se'n produeixi alguna, plàntules després del foc, però la majoria d'individus rebroten vigorosament, i això condueix a una ràpida recuperació i petits canvis demogràfics postincendi. Les germinadores obligades incrementen la seva densitat dos o tres ordres de magnitud just després del foc, encara que les plàntules després pateixen una alta mortalitat i el seu recobriment final és semblant al de les rebrotadores obligades (Keeley 1986; Pausas 1999; Franklin *et al.* 2004). Vàries espècies són facultatives i combinen les dues estratègies (Pausas *et al.* 2004), i són anomenades espècies facultatives. No obstant, no totes les espècies de plantes mediterrànies tenen estratègies eficients per sobreviure al foc i, per això, algunes espècies podrien desaparèixer de l'escenari postincendi (Retana *et al.* 2002; Lloret & Vilà 2003; Ordoñez *et al.* 2004). Junt amb aquestes característiques vitals directament relacionades amb la resposta de les espècies al foc, hi ha altres característiques les quals també són importants en la dinàmica de la vegetació a llarg termini, com el creixement, dispersió i cicles vitals (Pausas *et al.* 2004). Com la majoria de germinadores obligades tenen taxes de creixement i dispersió més grans, cicles de vida més curts i major tolerància a la llum que les rebrotadores obligades (Pausas 1999), pocs anys després del foc es podria esperar que les germinadores obligades fossin més abundants en les comunitats de plantes postincendi que les rebrotadores obligades, mentre que a escala de temps llarga aquest patró es podria invertir (Keeley 1986; Franklin *et al.* 2004). Depenent de la combinació d'espècies amb diferents característiques regeneratives, la resposta postincendi de les comunitats de plantes podria tenir un resultat o un altre (Pausas 2001; Pausas *et al.* 2004). Estudis recents (Retana *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004) indiquen que les cobertes forestals mediterrànies tenen diferent capacitat de recuperació després del foc perquè les espècies arbòries o arbustives dominants també tenen diferents patrons: els boscos d'espècies rebrotadores i de germinadores amb una germinació eficient es recuperen ràpidament, mentre que els boscos d'espècies germinadores que produeixen poques plàntules després del foc i tenen una escassa dispersió a llargues distàncies no es recuperen i són reemplaçats per altres tipus de vegetació.

Molts estudis han mostrat una relació entre les condicions climàtiques i variables que caracteritzen les comunitats de plantes, com són la riquesa (O'Brien 1993; Pausas *et al.* 1999),

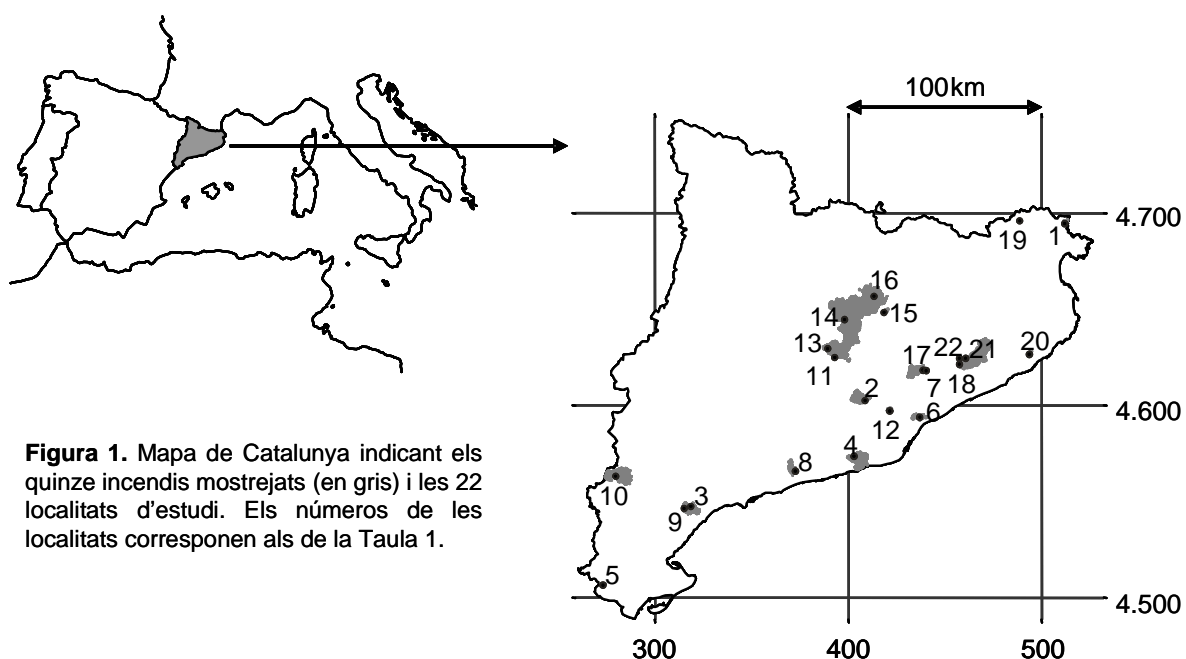
o la productivitat (Vilà *et al.* 2003; Schuur 2003). En les regions mediterrànies, on la disponibilitat d'aigua és un factor clau per la vegetació (Pausas 1999; Larcher 2000), existeixen patrons regionals d'estructura i composició de la vegetació determinats per un gradient de sequera. Així, el recobriment vegetal és superior en àrees amb una disponibilitat hídrica més elevada que en àrees més seques (Kutiel *et al.* 2000; Lloret *et al.* 2005) i la proporció dels diferents grups funcionals d'acord amb la seva estratègia de regeneració postincendi serà també diferent (Pausas 1999), perquè l'abundància de rebrotadores obligades decreix i la de germinadores obligades incrementa quan l'ambient es torna més xèric i àrid (Keeley 1986, Meentemeyer *et al.* 2001, al *chaparral* californià; Keith 1991, Benwell 1998, Clarke & Knox 2002, a l'est d' Austràlia; i Pausas *et al.* 2004, Lloret *et al.* 2005 a la Conca Mediterrània). Aquests diferents tipus funcionals relacionats amb la regeneració postincendi també responen a condicions d'estrès (Lloret & Vilà 1997; Verdú 2000; Ackerly 2004). L'augment en l'abundància de germinadores obligades està relacionat amb algunes característiques morfològiques i fisiològiques de les germinadores obligades (Keeley 1986; Pausas *et al.* 2004), en particular el seu sistema radicular, el control estomatal i la dinàmica del carboni, la qual cosa permet a aquestes espècies una tolerància superior a la sequera que aquella trobada en les rebrotadores obligades. A més, en àrees propícies al foc, els canvis en el règim de perturbació podrien ser tan importants com els factors climàtics a l'hora de determinar la proporció de rebrotadores obligades i de germinadores obligades (Noble & Gitay 1996; Flannigan *et al.* 2000). Per tant, en les àrees mediterrànies, a intervals de temps de recurrència del foc molt curts o molt llargs, les germinadores obligades disminueixen la seva abundància (Zedler 1995; Pausas 2001; Lloret *et al.* 2003), mentre que a intervals de temps intermitjos, són afavorides en comparació a les rebrotadores obligades.

En aquest estudi analitzem els efectes del foc sobre les comunitats de plantes en varis tipus de vegetació distribuïts al llarg d'un gradient geogràfic a Catalunya (NE Espanya). Hem testat dues hipòtesis. La primera hipòtesi es basa en la diferent recuperació de les comunitats forestals mediterrànies, depenent de la resposta regenerativa postincendi de les espècies arbòries o arbustives dominants (Rodrigo *et al.* 2004). Com els arbres són les espècies clau que afecten directament la composició de les comunitats on ells viuen (Ne'eman *et al.* 1995), vam testar com la recuperació en composició i estructura de tota la comunitat de plantes després del foc està directament relacionada amb la recuperació de l'espècie arbòria dominant al vol del bosc. Com les germinadores obligades tenen associades característiques vitals que afavoreixen la seva presència de pocs a varis anys després del foc comparat amb les rebrotadores obligades, també vam hipotitzar que la recuperació de l'estructura i composició de les comunitats de plantes pocs anys després del foc incrementa amb la proporció de germinadores obligades. Com la proporció de germinadores obligades i rebrotadores obligades és diferent a través d'un gradient climàtic de sequera, amb les germinadores obligades augmentant i les rebrotadores obligades disminuint amb l'increment de dèficit hídric, llavors la recuperació de les comunitats de plantes incrementarà amb el gradient de sequera.

MATERIAL I MÈTODES

Localitats d'estudi

Aquest estudi es va realitzar a Catalunya (NE Espanya) al 2002, en àrees cremades al 1994. Les condicions ambientals al 1994 eren extremadament dures, amb temperatures molt elevades i un llarg període d'extrema sequera. Aquestes condicions afavorien el nombre i extensió dels incendis (Piñol *et al.* 1998). Vam seleccionar vuit tipus de vegetació que van ser afectats pels incendis de 1994 seguint el Mapa Forestal de Catalunya (1:100.000). Aquests tipus de vegetació estaven caracteritzats per espècies arbòries o arbustives amb diferent resposta postincendi: germinadores obligades (bosc de *Pinus halepensis* – amb o sense sotabosc arbori - i matollar de germinadores obligades com *Cistus albidus* o *Rosmarinus officinalis*), rebrotadores obligades (boscos de *Quercus ilex*, *Quercus suber* i *Fagus sylvatica*, i matollar de rebrotadores obligades com *Quercus coccifera* o *Erica arborea*), i espècies sense mecanismes de persistències després del foc (*Pinus nigra*). Per cada tipus de vegetació vam seleccionar tres rèpliques (és a dir, localitats exposades a diferents focs). En el cas de *P. nigra*, dues de les rèpliques van ser situades en dues àrees afectades pel mateix gran incendi però àmpliament separades (17 km). Pel bosc de *F. sylvatica* només teníem una rèplica perquè no hi havia altres àrees cremades. Així, vam estudiar 22 localitats (set tipus de vegetació amb tres localitats cada un i un tipus de vegetació amb una localitat) distribuïdes en 15 àrees cremades a través de Catalunya (Figura 1, Taula 1). Ninguna d'aquestes àrees havien estat exposades a pràctiques de gestió des del 1994 al 2002.



Taula 1. Característiques principals de les diferents localitats mostrejades a Catalunya (NE Espanya).

Tipus de vegetació abans del foc	Localitat	Coordenades Long., Lat.	Localització foc	Àrea cremada (ha)	Dèficit hídric a l'estiu (mm)
Matollar dominat per germinadores	1. Colera	3° 8' , 42° 24'	Colera-Portbou	229	-191,9
	2. Vacarisses	1° 54' , 41° 34'	Collbató-Olesa	3.165	-182,1
	3. Llaberia	0° 50' , 41° 3'	Tivissa	2.359	-197,7
Matollar dominat per rebrotadores	4. Garraf	1° 50' , 41° 18'	Garraf	4.594	-210,5
	5. La Sènia	0° 18' , 40° 40'	La Sènia	297	-212,8
	6. Montcada	2° 13' , 41° 30'	Montcada	914	-176,6
Bosc de <i>Pinus halepensis</i> amb sotabosc arbori	7. El Figaró	2° 16' , 41° 42'	Bigues i Riells	2.692	-161,3
	8. La Bisbal del Penedès	1° 28' , 41° 14'	La Bisbal del Penedès	1.360	-225,5
	9. Tivissa	0° 47' , 41° 2'	Tivissa	2.359	-205,4
Bosc de <i>Pinus halepensis</i> sense sotabosc arbori	10. La Pobla de Massaluca	0° 22' , 41° 11'	La Pobla de Massaluca	5.793	-327,4
	11. Sant Joan de Vilatorrada	1° 42' , 41° 46'	Bages-Berguedà	24.300	-226,4
	12. Sant Quirze del Vallès	2° 3' , 41° 31'	Sant Quirze del Vallès	346	-219,5
Bosc de <i>Pinus nigra</i>	13. Castelltallat	1° 40' , 41° 48'	Bages-Berguedà	24.300	-160,0
	14. Serrateix	1° 46' , 41° 56'	Bages-Berguedà	24.300	-152,2
	15. Oristà	2° 0' , 41° 58'	Prats de Lluçanès	232	-157,0
Bosc de <i>Quercus ilex</i>	16. Olvan	1° 57' , 42° 3'	Bages-Berguedà	24.300	-101,2
	17. El Figaró	2° 15' , 41° 42'	Bigues i Riells	2.692	-149,1
	18. Gualba	2° 29' , 41° 44'	Montseny-Guilleries	9.049	-210,2
Bosc de <i>Quercus suber</i>	19. La Jonquera	2° 51' , 42° 24'	La Jonquera	81	-169,4
	20. Llagostera	2° 55' , 41° 47'	Llagostera	124	-170,5
	21. Breda	2° 31' , 41° 46'	Montseny-Guilleries	9.049	-176,9
Bosc de <i>Fagus sylvatica</i>	22. Santa Fe del Montseny	2° 29' , 41° 46'	Montseny-Guilleries	9.049	-70,9

Mostreig de la vegetació

Vam situar cinc parelles de parcel·les d'uns 600 m² cada una en cada localitat. Una parcel·la de cada parella estava en l'àrea cremada, i l'altra parcel·la estava en l'àrea no cremada. Això representava un total de 220 parcel·les. Per evitar efectes indesitjables de límit, totes les parcel·les estaven situades a més de 100 m del límit del foc (tant cap a dins com cap a fora), de manera que la distància entre parcel·les de cada parella era com a mínim de 200 m. La distància entre parelles de parcel·les dins de cada localitat anava de 30 a 5.600 m. La Taula 2 resumeix el recobriment mitjà de l'espècie arbòria o arbustiva més abundant en les parcel·les cremades i no cremades de cada localitat. Vam caracteritzar la vegetació de cada parcel·la utilitzant dos mètodes. Primer, vam establir dos transectes lineals de 25 m cada un, amb 6 m d'espai entre transectes. Cada mig metre (això representa, 50 punts per transectes i 100 per parcel·la), vam anotar les espècies de planta presents. A més, també vam establir un quadrat de 100 m² (10 x 10 m), on vam identificar totes les espècies de plantes presents. La riquesa d'espècies de plantes en cada parcel·la es va estimar com el número total d'espècies identificades tant amb el mètode dels transectes com amb el mètode del quadrat. El mostreig de la vegetació es va portar a terme de juny a agost de 2002, és a dir, vuit anys després del foc. Les dues parcel·les de la mateixa parella van ser mostrejades en dates similars. La identificació de les espècies de plantes es va fer d'acord amb Bolòs *et al.* (1990). Vam identificar 98,2 % de les mostres de plantes trobades en els transectes, i 92,8 % de les trobades en els quadrats. Totes les anàlisis estadístiques han estat realitzades només amb les mostres identificades, essent descartades les mostres no identificades.

Gradient de sequera

Es va definir el gradient de sequera utilitzant el dèficit hídric a l'estiu (juliol, agost i setembre). En els ecosistemes mediterranis, el dèficit hídric és un dels principals factors que determina la dinàmica de la vegetació (Lloret 1998; Pausas 1999; Larcher 2000), degut a la combinació d'altres temperatures i precipitacions baixes a l'estiu. Aquesta variable està directament relacionada amb la probabilitat de risc d'incendi (Viegas & Viegas 1994; Piñol *et al.* 1998). Vam utilitzar el programa de GIS MiraMon (Pons 2002) per determinar el punt mig de les coordenades de les deu parcel·les per localitat. En aquests punts vam calcular el dèficit hídric (DH) com: $DH = P - ETP$, on P és la precipitació i ETP és l'evapotranspiració potencial. L'ETP es va obtenir d'un mapa no publicat desenvolupat per Lluís Comas utilitzant l'equació de Hargreaves (Allen *et al.* 1998) i dades de l'Atlas Climàtic Digital de Catalunya (Pons 1996; Ninyerola *et al.* 2000) pel període 1951-1999. La precipitació es va obtenir directament d'aquest atlas. El DH va de -71 a -327 mm (Taula 1).

Anàlisi de les dades

Estructura i composició de les comunitats de plantes

Per analitzar la composició i estructura de la comunitat de plantes en cada parcel·la, vam calcular els següents índexs: a) recobriment vegetal (amb un màxim de 100 punts per parcel·la); b) riquesa d'espècies (S); c) índex de diversitat de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, on p_i és

la proporció de plantes de les i espècies en els transectes del número total de mostres identificades, i S el número d'espècies); i d) índex de dominància numèrica de les dues espècies més abundants ($ID = 100 \cdot (y_1 + y_2) / y$, on y_1 i y_2 són les abundàncies de les dues espècies més abundants i y és l'abundància total de totes les espècies de plantes en la parcel·la).

Seguint Pausas *et al.* (2004), vam identificar quatre grups d'espècies (és a dir, grups funcionals) d'acord amb la seva estratègia de regeneració postincendi: germinadores obligades, rebrotadores obligades, espècies facultatives i espècies sense mecanismes de persistència. Vam assignar a totes les espècies identificades en els mostrejors un d'aquests quatre grups utilitzant la informació obtinguda per diferents autors (Cucó 1987; Pausas 1997; Ojeda *et al.* 1996; Retana *et al.* 2002; Lloret & Vilà 2003; Lídia Quevedo dades no publicades; i Anselm Rodrigo i Josep Maria Espelta comunicació personal). Les espècies de les quals la seva estratègia postincendi va ser identificada suposaven un 98,2 % de les presències en els transectes, i un 83,3 % de les observacions obtingudes en els quadrats de 100 m². Vam calcular la presència relativa d'espècies que pertanyien a cada estratègia com el quocient entre el número d'observacions per les espècies d'aquest grup i el número total d'observacions en els transectes. La riquesa relativa de cada estratègia era calculada com el quocient entre el número d'espècies d'aquesta estratègia i el número total d'espècies trobades en els transectes i els quadrats.

El mostreig es va dissenyar seguint la metodologia de cas-control per controlar la gran variabilitat entre parcel·les. Les parcel·les van ser agrupades en parelles segons la seva similitud en les variables que podrien generar una variabilitat més gran (Senn 2002). Per exemple, les parcel·les cremades i no cremades de cada parella tenien una pendent i orientació similar, i eren més similars en la composició preincendi que aquelles d'altres parelles, i eren considerades com mesures repetides dins una localitat. Llavors, els efectes del tipus de vegetació, localitat i crema sobre les variables que descriuen l'estructura i composició de les comunitats de plantes (recobriment vegetal total, riquesa d'espècies, diversitat d'espècies, índex de dominància numèrica i presència i riquesa relativa de cada estratègia de regeneració postincendi) van ser analitzades utilitzant ANOVAs niades de mesures repetides. En aquestes anàlisis, el tipus de vegetació era el factor principal, localitat estava niada dins del tipus de

vegetació, i els valors en les parelles de parcel·les cremades i no cremades eren les mesures repetides. Quan hi havia diferències significatives pel factor principal, vam realitzar comparacions *post hoc* utilitzant el test de Tukey. Encara que el bosc de *F. sylvatica* no es va incloure en les anàlisis (donat que només teníem una rèplica per aquest tipus de vegetació), els resultats d'aquest bosc estan representats en les figures.

També vam analitzar els efectes del foc en la presència i el percentatge de recobriment de les diferents espècies de plantes. En el cas de la presència, vam calcular un índex de presència com el quocient entre el número de parcel·les cremades i el número total de parcel·les (tant cremades com no cremades) on l'espècie era present. L'índex anava de 0 a 1. Valors superiors a 0,5 representaven presència més alta d'aquesta espècie en les parcel·les cremades comparat amb les parcel·les no cremades, i valors inferiors a 0,5 indicaven el patró contrari. Tests de χ^2 es van utilitzar per analitzar aquestes diferències en presència entre parcel·les cremades i no cremades per cada espècie. Per identificar canvis en el percentatge del recobriment de les espècies de plantes entre parcel·les cremades i no cremades, vam utilitzar tests aparellats de *t* de Student per cada espècie, incloent totes les localitats on una espècie determinada estava present com a mínim en una parcel·la. Només aquelles espècies que estaven com a mínim en quatre localitats van ser considerades per aquesta anàlisi.

Recuperació de les comunitats de plantes dependent del tipus de vegetació

Per analitzar els canvis en composició de les comunitats de plantes entre cada parella de parcel·les de cada localitat, vam calcular dos índexs: a) l'índex de similitud proporcional ($PS = 1 - 0,5 \sum |p_{bi} - p_{ui}|$, on p_{bi} i p_{ui} són les abundàncies relatives de les *i* espècies en les parcel·les cremades i no cremades de cada parella); i b) l'índex de Jaccard ($JI = a/(a + b + c)$, on *a* és el número d'espècies presents a la vegada en les parcel·les cremades i no cremades de cada parella, i *b* i *c* són el número d'espècies presents només en les parcel·les cremades i no cremades de cada parella, respectivament. Per aquests índexs, vam utilitzar la mitjana dels valors obtinguts per les cinc parelles de parcel·les com el valor de cada localitat. La anàlisi de la recuperació de les comunitats de plantes dependent del tipus de vegetació va ser realitzat amb ANOVAs niades, on el tipus de vegetació era el factor principal i localitat estava niada dins de tipus de vegetació.

Vam calcular la recuperació postincendi de l'espècie arbòria o arbustiva principal en cada localitat com el quocient del recobriment d'aquesta espècie en la parcel·la cremada i no cremada. En el cas dels matollars dominats per espècies rebrotadores obligades o germinadores obligades, vam calcular la recuperació de tots els arbustos amb capacitat de rebrotar o produir llavors abundants, respectivament. Els valors de recobriment i els quocients obtinguts en cada localitat són mostrats en la Taula 2. Per analitzar si la recuperació del conjunt de la comunitat de plantes després del foc estava relacionat amb la recuperació de l'espècie

arbòria o arbustiva dominant, vam calcular anàlisis de regressió lineal entre aquest quocient (com una mesura de la recuperació de l'espècie principal) i l'índex de similitud proporcional i l'índex de Jaccard (com mesures de la recuperació de tota la comunitat de plantes).

Taula 2. Mitjana (\pm E.E.) dels valors de recobriment (en percentatge) en cada hàbitat (no cremat i cremat) de la principal espècie arbòria o arbustiva trobada en l'àrea no cremada de cada localitat, i el quocient entre aquests valors de recobriment en les parcel·les no cremades i cremades. En el cas dels matollars dominats per espècies de rebrotadores obligades i germinadores obligades, calculem la recuperació de tots els arbustos amb capacitat de rebrotar o produir llavors abundants, respectivament. Abreviatures: R, rebrotadora obligada; G, germinadora obligada; i N, espècie sense mecanisme de persistència.

Localitat	Principal espècie arbòria o arbustiva en l'àrea no cremada	% recobriment de la principal espècie arbòria o arbustiva		Quocient recobriment en cremat / no cremat
		No cremat	Cremat	
1. Colera	<i>Cistus albidus</i> (G)	39,6 \pm 3,4	18,0 \pm 2,7	0,46
2. Vacarisses	<i>Rosmarinus officinalis</i> (G)	29,6 \pm 11,3	36,2 \pm 6,4	1,22
3. Llaberia	<i>Cistus albidus</i> (G)	56,0 \pm 9,2	47,4 \pm 11,3	0,85
4. Garraf	<i>Quercus coccifera</i> (R)	69,4 \pm 8,6	62,6 \pm 7,6	0,90
5. La Sènia	<i>Quercus coccifera</i> (R)	73,6 \pm 5,6	77,0 \pm 5,3	1,05
6. Montcada	<i>Erica arborea</i> (R)	98,8 \pm 0,58	76,6 \pm 10,5	0,78
7. El Figaró	<i>Pinus halepensis</i> (G)	69,2 \pm 8,2	1,5 \pm 0,4	0,02
8. La Bisbal del Penedès	<i>Pinus halepensis</i> (G)	85,2 \pm 7,1	28,0 \pm 11,5	0,33
9. Tivissa	<i>Pinus halepensis</i> (G)	40,8 \pm 10,4	9,6 \pm 2,1	0,23
10. La Pobla de Massaluca	<i>Pinus halepensis</i> (G)	34,8 \pm 11,0	26,2 \pm 9,9	0,75
11. Sant Joan de Vilatorrada	<i>Pinus halepensis</i> (G)	66,2 \pm 10,5	20,0 \pm 5,8	0,30
12. Sant Quirze del Vallès	<i>Pinus halepensis</i> (G)	90,6 \pm 2,8	52,6 \pm 9,5	0,58
13. Castelltallat	<i>Pinus nigra</i> (N)	67,0 \pm 15,7	1,2 \pm 1,2	0,02
14. Serrateix	<i>Pinus nigra</i> (N)	76,4 \pm 9,0	0,0 \pm 0,0	0
15. Oristà	<i>Pinus nigra</i> (N)	53,6 \pm 7,7	0,0 \pm 0,0	0
16. Olvan	<i>Quercus ilex</i> (R)	79,8 \pm 1,5	12,2 \pm 2,2	0,15
17. El Figaró	<i>Quercus ilex</i> (R)	69,8 \pm 2,2	38,4 \pm 8,2	0,55
18. Gualba	<i>Quercus ilex</i> (R)	87,0 \pm 6,1	16,8 \pm 6,1	0,19
19. La Jonquera	<i>Quercus suber</i> (R)	83,4 \pm 4,7	59,6 \pm 8,0	0,71
20. Llagostera	<i>Quercus suber</i> (R)	39,0 \pm 5,0	23,6 \pm 6,3	0,60
21. Breda	<i>Quercus suber</i> (R)	59,0 \pm 12,6	49,6 \pm 9,3	0,84
22. Santa Fe del Montseny	<i>Fagus sylvatica</i> (R)	91,8 \pm 4,9	0,4 \pm 0,4	0,01

Per analitzar si la recuperació de les comunitats de plantes depenia de la proporció de germinadores obligades i rebrotadores obligades després del foc, hem realitzat anàlisis de regressió lineal entre els dos índexs de recuperació (l'índex de similitud proporcional i l'índex de

Jaccard) i els quocients entre rebrotadores obligades i germinadores obligades per la riquesa i presència relativa. Hem considerat aquests dos grups dels quatre grups de plantes definits per la seva estratègia de regeneració postincendi (Pausas *et al.* 2004), perquè són els més abundants i els més ben documentats (Pausas 1999).

Efectes de la sequera en la recuperació de les comunitats de plantes

Per analitzar la relació entre la proporció de les diferents estratègies de regeneració postincendi i el gradient de sequera, vam conduir anàlisis de regressió simple entre el dèficit hídric a l'estiu i els quocients entre les rebrotadores obligades i germinadores obligades per la riquesa i presència relativa. Dues localitats (el matollar de La Sènia i la fageda de Santa Fe del Montseny) tenien valors d'influència (*leverage*) elevats (Kutner *et al.* 2004) i van ser excloses de les anàlisis.

En totes les anàlisis, es va realitzar la inspecció dels residus per aconseguir la normalitat i homoscedasticitat. Quan els residus no seguien l'esperat patró paramètric, les dades van ser transformades amb el logaritme o l'arc sinus de l'arrel quadrada.

RESULTATS

Hem identificat 197 espècies de plantes en els transsectes, i 361 espècies en els quadrats de 100 m². En total, hem trobat 371 espècies de plantes diferents. Respecte a les quatre estratègies de regeneració, 60,1 % dels contactes en els transsectes van ser d'espècies rebrotadores obligades, 23,8 % d'espècies germinadores obligades, 13,5 % d'espècies facultatives, i 2,6 % d'espècies sense cap mecanisme de persistència. En els quadrats, 41,3 %, 31,5 %, 22,0 % i 5,2 % de les observacions corresponien a espècies rebrotadores obligades, germinadores obligades, espècies facultatives i espècies sense cap mecanisme de persistència, respectivament.

Canvis en l'estructura i composició de les comunitats de plantes amb el foc

Variacions en l'estructura de les comunitats de plantes després del foc

No hi havia diferències significatives entre tipus de vegetació per les variables que descriuen l'estructura de les comunitats de plantes (Taula 3), encara que en tots els casos hi havia diferències significatives entre localitats. L'efecte de la crema era significatiu per totes les variables excepte la diversitat, mentre que la interacció tipus de vegetació x crema era significativa per les quatre variables (Taula 3). El percentatge de recobriment era superior en les parcel·les no cremades que en les cremades en tots els tipus de vegetació excepte en els dos matollars, els quals no mostraven diferències, i el bosc de *Q. suber*, amb valors més gans

en les parcel·les cremades que en les no cremades (Figura 2a). La riquesa d'espècies era superior en les parcel·les cremades en tots els tipus de vegetació excepte el bosc de *P. halepensis* sense sotabosc arbori, el matollar dominat per germinadores obligades, amb valors similars en les parcel·les cremades i no cremades, i el bosc de *Q. suber*, amb un número més gran d'espècies en les parcel·les no cremades (Figura 2b). La diversitat i l'índex de dominància numèrica de les dues espècies més abundants era similar en les parcel·les cremades i no cremades en tots els tipus de vegetació excepte en el bosc de *Q. ilex* (i també en el bosc de *F. sylvatica*, encara que aquest últim no va poder ser testat), el qual mostrava una diversitat més baixa i una superior dominància numèrica en les parcel·les no cremades comparat amb les cremades (Figura 2c i 2d).

Taula 3. Valors F, la seva significació (P) i graus de llibertat (g.ll.) corresponents als tests ANOVA dels efectes del tipus de vegetació, localitat (niada dins de tipus de vegetació) i crema sobre les variables que descriuen l'estructura i composició de les comunitats de plantes. En negreta, valors significatius.

Font de variació	g.ll.	% Recobriment		Riquesa		Diversitat		Dominància numèrica	
		F	P	F	P	F	P	F	P
Tipus de vegetació (TV)	6	0,9	0,527	1,8	0,173	1,3	0,335	0,9	0,515
Localitat	14	4,9	< 0,001	7,1	< 0,001	7,8	< 0,001	5,0	< 0,001
Crema (C)	1	24,9	< 0,001	5,4	0,023	2,9	0,095	5,5	0,022
TV x C	6	6,3	< 0,001	12,6	0,001	5,7	< 0,001	3,5	0,004
Error	182								

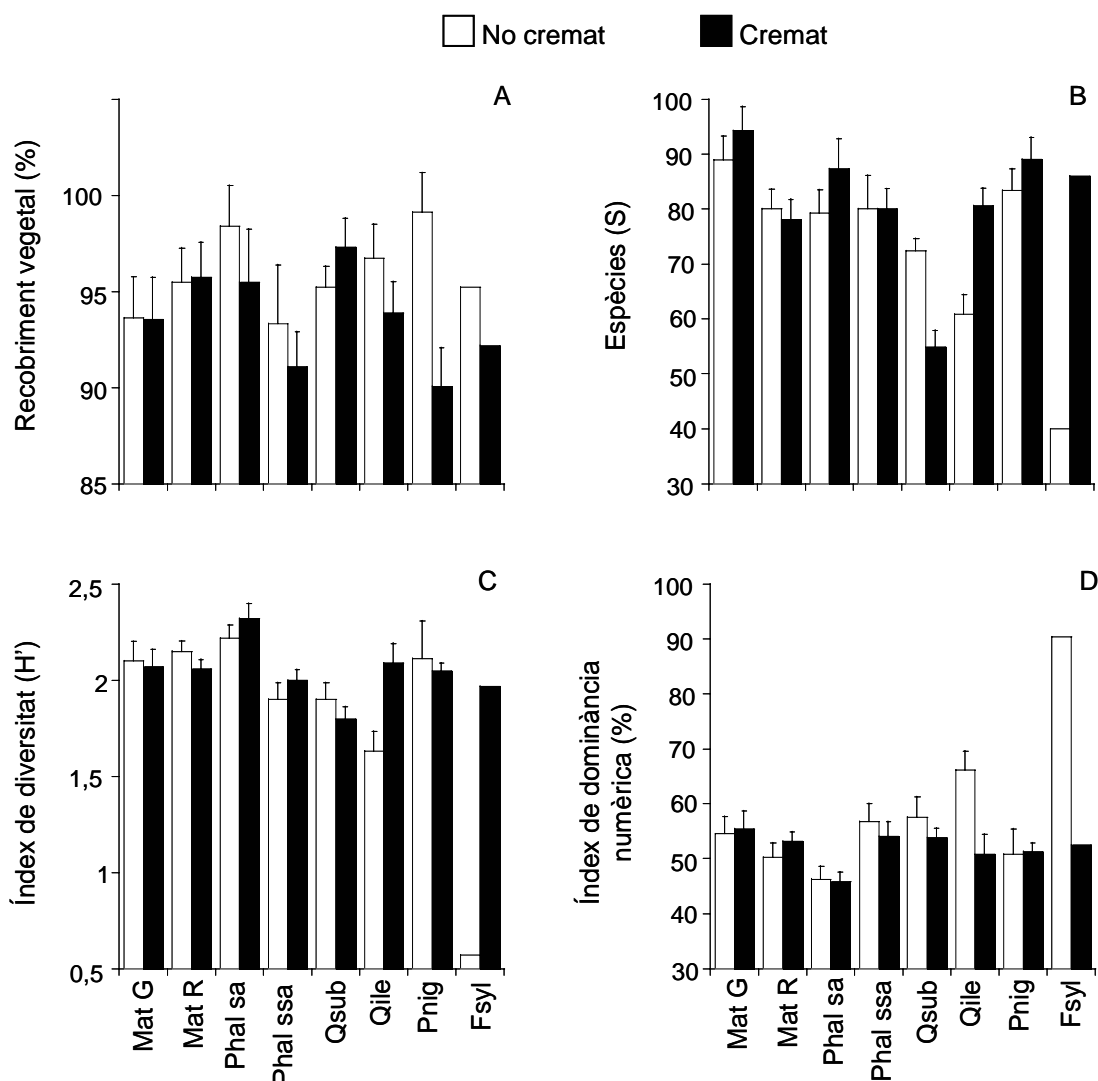


Figura 2. Valors mitjans (+E.E.) de (A) recobriment vegetal total, (B) riquesa, (C) índex de diversitat de Shannon, i (D) dominància numèrica de les dues espècies més abundants dels hàbitats no cremats i cremats de cada tipus de vegetació. En el cas del bosc de *F. sylvatica*, es mostra la mitjana de les cinc parcel·les mostrejades. Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

Patrons dels diferents grups funcionals després del foc

Els efectes del tipus de vegetació i crema en la presència relativa eren significatius per tots els grups funcionals (Taula 4). La interacció tipus de vegetació x crema també era significativa en tots els casos (Taula 4). Així, la presència relativa de rebrotadores obligades era més gran en les parcel·les no cremades que en les cremades en tots els tipus de vegetació excepte en el matollar dominat per germinadores obligades, mentre les germinadores obligades mostraven el patró oposat (Figura 3). Les espècies facultatives mostraven una presència superior en parcel·les cremades que en no cremades en tots els casos excepte en el bosc de *Q. suber*.

Finalment, les espècies sense mecanismes de persistència mostraven una presència relativa superior en les parcel·les no cremades en tots els tipus de vegetació (amb diferències més grans en els boscos de *Q. ilex* i *P. nigra*) excepte en els boscos de *Q. suber* i *P. halepensis* amb sotabosc arbori (Figura 3). En tots els grups funcionals, exceptuant aquells sense mecanismes de persistència, hi havia també diferències significatives entre localitats.

Taula 4. Valors F, la seva significació (P) i els graus de llibertat (g.l.) corresponents als tests ANOVA de mesures repetides dels efectes del tipus de vegetació, localitat (niada dins tipus de vegetació) i crema sobre la presència i riquesa relativa dels quatre grups funcionals definits d'acord l'estratègia de regeneració postincendi: rebrotadores obligades, germinadores obligades, espècies facultatives i espècies sense mecanismes de persistència.

Font de variació		g.l.	Rebrotadores obligades		Germinadores obligades		Espècies facultatives		Espècies sense mecanismes de persistència	
			F	P	F	P	F	P	F	P
Tipus de vegetació (TV)	Presència relativa	6	23,6	< 0,001	30,5	< 0,001	9,8	< 0,001	12,7	< 0,001
	Riquesa relativa		18,6	< 0,001	10,1	< 0,001	2,2	0,050	12,7	< 0,001
Localitat	Presència relativa	14	6,4	< 0,001	2,9	0,001	4,7	< 0,001	1,3	0,200
	Riquesa relativa		11,4	< 0,001	8,0	< 0,001	3,7	< 0,001	3,9	< 0,001
Crema (C)	Presència relativa	1	94,0	< 0,001	89,8	< 0,001	25,1	< 0,001	116,6	< 0,001
	Riquesa relativa		80,1	< 0,001	87,3	< 0,001	7,7	0,007	7,9	0,006
TV x C	Presència relativa	6	17,3	< 0,001	18,3	< 0,001	5,7	0,001	83,9	< 0,001
	Riquesa relativa		6,7	< 0,001	6,9	< 0,001	1,6	0,160	1,4	0,230
Error		182								

Els efectes del tipus de vegetació, crema i localitat sobre la riquesa relativa eren significatius per tots els grups funcionals (Taula 4). La interacció tipus de vegetació x crema també era significativa per les rebrotadores obligades i germinadores obligades (Figura 4). Així, la riquesa relativa de les rebrotadores obligades era superior en totes les parcel·les no cremades excepte en el bosc de *Q. suber*, amb riquesa relativa superior en les parcel·les cremades, i en els matollars dominats per germinadores obligades, amb valors similars en parcel·les cremades i no cremades. La riquesa relativa de germinadores obligades era superior en les parcel·les

cremades, però la diferència entre parcel·les cremades i no cremades era extremadament gran en els boscos de *Q. ilex* i *P. nigra*. Les espècies facultatives mostraven valors similars en tots els tipus de vegetació, mentre les espècies sense mecanismes de persistència després del foc mostraven una riquesa relativa superior en el bosc de *P. nigra* i el matollar dominat per les germinadores obligades que en els altres tipus de vegetació.

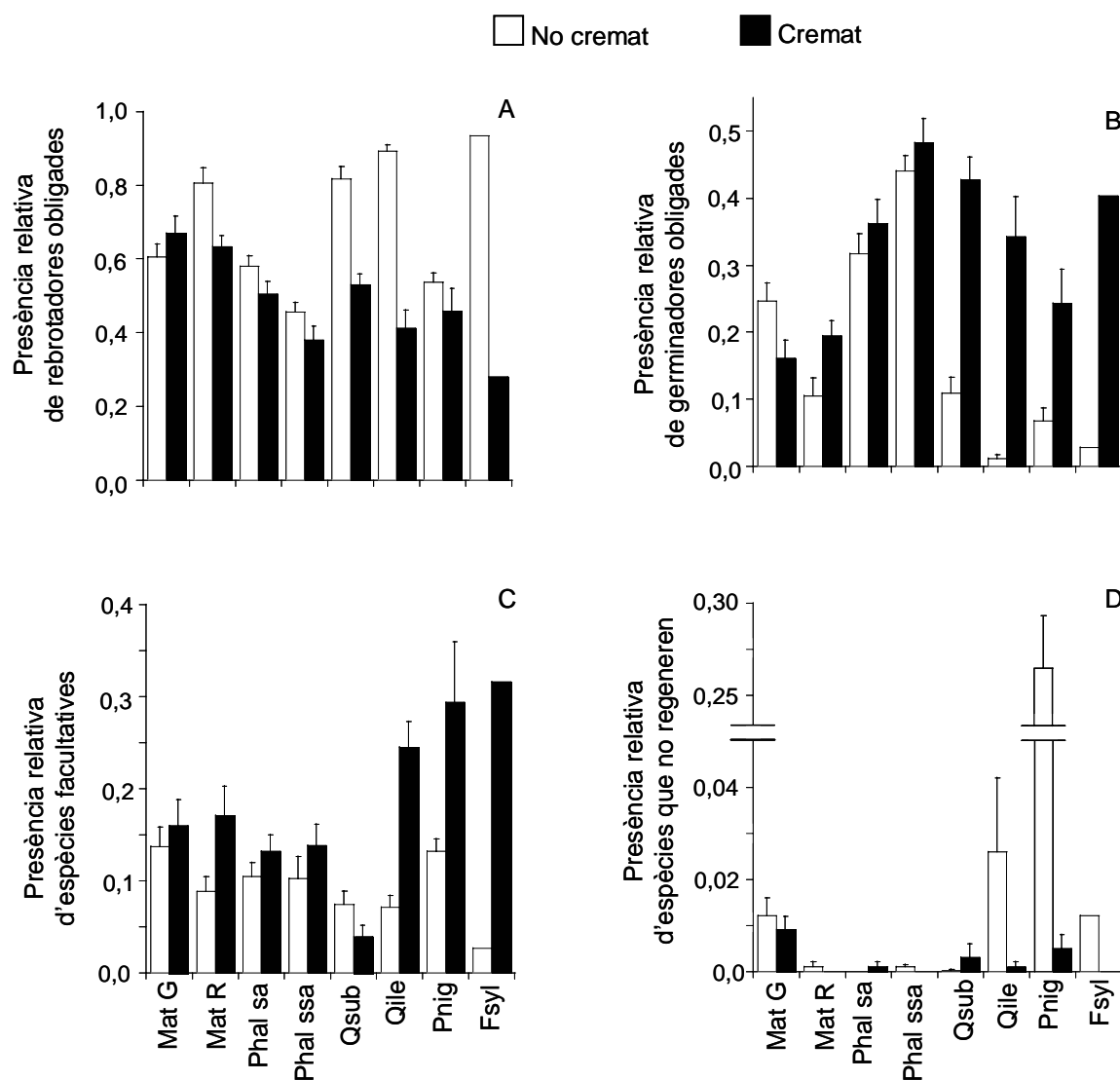


Figura 3. Valors mitjans (+E.E.) de la presència relativa de (A) rebrotadores obligades, (B) germinadores obligades, (C) espècies facultatives, (D) espècies sense mecanismes de persistència, en parcel·les cremades i no cremades pels diferents tipus de vegetació. En el cas del bosc de *F. sylvatica*, es mostra la mitjana de les cinc parcel·les mostrejades. Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

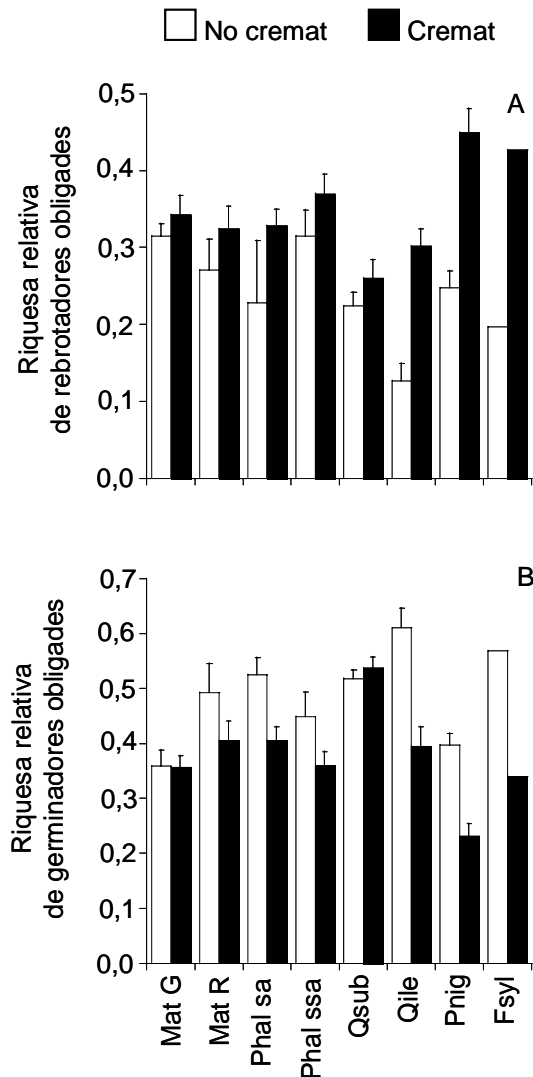


Figura 4. Valors mitjans (+E.E.) de riquesa relativa de (A) rebrotadores obligades, (B) germinadores obligades, en parcel·les cremades i no cremades dels diferents tipus de vegetació. En el cas del bosc de *F. sylvatica*, es mostra la mitjana de les cinc parcel·les mostrejades. Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

Patrons específics de les diferents espècies de plantes després del foc

De les 97 espècies analitzades (cent espècies no van ser considerades per la seva baixa presència), 17 espècies mostraven un recobriment i/o una presència superior en les parcel·les cremades que en les no cremades, 18 espècies mostraven el patró oposat, i les altres 62 espècies no mostraven diferències significatives en el % de recobriment ni en la seva presència entre parcel·les cremades i no cremades (Taula 5). Les espècies que augmentaven després del foc eren principalment espècies de germinadores obligades o espècies facultatives. Tres espècies, *Dorycnium hirsutum*, *Echium vulgare* i *Sarothamnus scoparius* no estaven presents en les parcel·les no cremades. Aquelles que disminuïen eren principalment rebrotadores

obligades o espècies sense mecanismes de persistència. Dues espècies, *Juniperus communis* i *Lonicera etrusca*, no estaven presents en les àrees cremades.

Taula 5. Recobriment mitjà (\pm E.E.) de cada espècie de planta en les parcel·les cremades i no cremades, considerant només les localitats on les espècies estaven presents (N). Es mostra la significació estadística (P) dels tests de *t* de Student portats a terme per comparar les localitats no cremades i cremades: n.s., no significatiu, *, $p < 0,05$; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$. Cent espècies no han estat incloses a causa de la seva baixa presència (estaven presents en menys de quatre localitats). S'indica l'estratègia de regeneració postincendi (E.R.) de cada espècie: R, rebrotadores obligades; G, germinadores obligades; R-G, espècies facultatives; N, espècies sense mecanismes de persistència. Referència (Ref.): 1, Lloret & Vilà (2003); 2, Anselm Rodrigo dades no publicades; 3, Lúdia Quevedo dades no publicades; 4, Retana *et al.* (2002); 5, Cucó (1987); 6, Ojeda *et al.* (1996); 7, Pausas (1997). Els valors dels índexs de presència, els quals són el quocient entre el número de parcel·les cremades i el nombre total de parcel·les (cremades i no cremades) on l'espècie estava present, són també mostrats per cada espècie. Els valors d'aquest índex van de 0 (espècies no presents en les parcel·les) a 1 (espècies només presents en parcel·les cremades). També s'indica la significació dels tests de χ^2 portats a terme per analitzar aquestes diferències en presència entre parcel·les cremades i no cremades per cada espècie.

Espècies	E.R.	Ref.	Recobriment en parcel·les no cremades	Recobriment en parcel·les cremades	P	N	Índex de presència	P χ^2
Espècies més abundants o amb presència superior en les parcel·les cremades								
<i>Argyrobium zanonii</i>	G	1	0,1 \pm 0,0	0,7 \pm 0,2	*	11	0,86	**
<i>Astragalus monspessulanus</i>	G	2	0,1 \pm 0,0	0,8 \pm 0,6	n.s.	5	0,82	*
<i>Brachypodium retusum</i>	R	1	31,1 \pm 5,8	37,9 \pm 6,2	*	20	0,52	n.s.
<i>Cistus albidus</i>	G	5	4,8 \pm 3,0	7,5 \pm 2,3	n.s.	9	0,66	*
<i>Cistus monspeliensis</i>	G	1	0,4 \pm 0,2	9,9 \pm 4,6	*	13	0,78	***
<i>Cistus salvifolius</i>	G	1	0,7 \pm 0,3	16,6 \pm 6,2	**	16	0,72	***
<i>Calicotome spinosa</i>	R-G	2	1,3 \pm 1,1	8,8 \pm 3,0	*	8	0,71	***
<i>Daphne gnidium</i>	R	1	0,2 \pm 0,1	0,9 \pm 0,2	**	8	0,82	***
<i>Dorycnium hirsutum</i>	R-G	1	0,0 \pm 0,0	1,1 \pm 0,4	**	7	1	***
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	R-G	1	0,9 \pm 0,4	9,5 \pm 2,1	***	17	0,75	***
<i>Echium vulgare</i>	?	-	0,0 \pm 0,0	0,3 \pm 0,1	**	4	1	*
<i>Fumana ericoides</i>	G	1	1,0 \pm 0,5	5,4 \pm 1,9	**	12	0,71	***
<i>Lotus corniculatus</i>	G	2	0,0 \pm 0,0	0,3 \pm 0,1	n.s.	6	0,87	*
<i>Ononis minutissima</i>	G	1	1,2 \pm 0,5	4,1 \pm 1,3	***	11	0,65	**
<i>Sarothamnus scoparius</i>	G	3	0,0 \pm 0,0	16,8 \pm 12,0	n.s.	4	1	**
<i>Spartium junceum</i>	R	1	3,0 \pm 3,0	8,4 \pm 4,8	**	5	0,73	*
<i>Ulex parviflorus</i>	G	1	3,7 \pm 1,2	16,7 \pm 4,8	**	11	0,55	n.s.
Espècies més abundants o amb presència superior en les parcel·les no cremades								
<i>Bupleurum fruticosum</i>	R	5	4,2 \pm 2,1	1,8 \pm 0,9	n.s.	6	0,30	*
<i>Carex flacca</i>	R-G	2	2,3 \pm 0,7	0,7 \pm 0,2	*	16	0,37	**
<i>Crataegus monogyna</i>	R	1	1,0 \pm 0,3	0,6 \pm 0,3	n.s.	10	0,41	**
<i>Globularia alypum</i>	R-G	1	3,6 \pm 1,9	0,7 \pm 0,4	*	5	0,22	**
<i>Hedera helix</i>	R	2	9,4 \pm 3,4	0,1 \pm 0,1	*	8	0,12	***
<i>Juniperus communis</i>	N	3	1,2 \pm 0,4	0,0 \pm 0,0	**	5	0	***
<i>Juniperus oxycedrus</i>	R	3	3,0 \pm 1,0	0,6 \pm 0,2	***	13	0,30	***
<i>Lavandula stoechas</i>	G	2	2,3 \pm 1,3	0,7 \pm 0,3	n.s.	6	0,32	*
<i>Lonicera etrusca</i>	R	1	0,3 \pm 0,1	0,0 \pm 0,0	**	4	0	*
<i>Olea europaea</i>	R	1	1,5 \pm 0,8	1,0 \pm 0,7	n.s.	10	0,30	*
<i>Phyllirea latifolia</i>	R	1	3,9 \pm 1,6	0,7 \pm 0,3	*	12	0,43	n.s.

Capítol II

<i>Pistacia lentiscus</i>	R	1	11,2 ± 3,6	4,0 ± 0,8	*	17	0,48	n.s.
<i>Pinus nigra</i>	N	4	49,9 ± 16,4	0,3 ± 0,3	*	4	0,06	***
<i>Quercus ilex</i>	R	1	27,4 ± 6,7	7,6 ± 2,4	***	18	0,43	**
<i>Ruscus aculeatus</i>	R	1	2,9 ± 1,5	0,1 ± 0,1	*	7	0,20	**
<i>Rhamnus alaternus</i>	R	1	5,5 ± 2,1	1,4 ± 0,4	**	17	0,39	**
<i>Smilax aspera</i>	R	1	6,9 ± 1,8	3,5 ± 1,2	n.s.	13	0,37	**
<i>Thymus vulgaris</i>	R-G	1	2,4 ± 0,7	0,6 ± 0,2	*	14	0,36	*
Espècies amb recobriment i presència similar entre parcel·les cremades i no cremades								
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	R-G	2	5,3 ± 1,2	4,4 ± 1,4	n.s.	13	0,49	n.s.
<i>Arbutus unedo</i>	R	1	7,3 ± 2,7	7,9 ± 3,3	n.s.	13	0,48	n.s.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	?	-	0,5 ± 0,3	0,5 ± 0,2	n.s.	9	0,55	n.s.
<i>Asparagus acutifolius</i>	R	1	2,5 ± 0,8	2,10 ± 0,7	n.s.	14	0,49	n.s.
<i>Asperula cynanchica</i>	?	-	0,5 ± 0,2	0,4 ± 0,2	n.s.	8	0,41	n.s.
<i>Biscutella laevigata</i>	?	-	0,2 ± 0,1	0,5 ± 0,3	n.s.	4	0,57	n.s.
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	R	1	12,9 ± 4,5	13,0 ± 3,8	n.s.	18	0,47	n.s.
<i>Bupleurum frutiscens</i>	G	1	2,9 ± 0,9	1,1 ± 0,5	n.s.	8	0,40	n.s.
<i>Bupleurum rigidum</i>	R	5	1,0 ± 0,9	0,5 ± 0,3	n.s.	5	0,40	n.s.
<i>Calluna vulgaris</i>	G	6	7,2 ± 5,4	7,7 ± 3,1	n.s.	4	0,52	n.s.
<i>Centaurea linifolia</i>	R	5	0,9 ± 0,2	0,6 ± 0,2	n.s.	8	0,43	n.s.
<i>Clematis flammula</i>	R	5	1,0 ± 0,5	1,4 ± 0,5	n.s.	13	0,58	n.s.
<i>Clematis vitalba</i>	R	5	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	n.s.	5	0,67	n.s.
<i>Convolvulus althaeoides</i>	?	-	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,1	n.s.	4	0,67	n.s.
<i>Convolvulus lanuginosus</i>	?	-	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,3	n.s.	5	0,57	n.s.
<i>Coriaria myrtifolia</i>	R	5	0,3 ± 0,2	1,8 ± 0,8	n.s.	7	0,54	n.s.
<i>Coronilla minima</i>	R-G	5	0,2 ± 0,2	0,5 ± 0,2	n.s.	6	0,64	n.s.
<i>Erica arborea</i>	R	1	15,6 ± 5,2	13,4 ± 4,2	n.s.	11	0,47	n.s.
<i>Erica multiflora</i>	R-G	1	5,9 ± 2,7	5,0 ± 2,3	n.s.	8	0,51	n.s.
<i>Euphorbia flavicoma</i>	G	2	0,6 ± 0,4	1,3 ± 0,5	n.s.	10	0,64	n.s.
<i>Euphorbia niceensis</i>	G	2	0,1 ± 0,1	0,3 ± 0,1	n.s.	8	0,69	n.s.
<i>Fumana thymifolia</i>	G	2	0,7 ± 0,3	0,9 ± 0,3	n.s.	6	0,53	n.s.
<i>Galium lucidum</i>	G	1	0,4 ± 0,3	0,8 ± 0,4	n.s.	10	0,53	n.s.
<i>Galium maritimum</i>	G	1	1,0 ± 0,4	0,4 ± 0,2	n.s.	8	0,40	n.s.
<i>Galium parisiense</i>	G	1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	n.s.	10	0,43	n.s.
<i>Genista scorpius</i>	G	2	1,4 ± 0,5	2,3 ± 0,8	n.s.	11	0,56	n.s.
<i>Helianthemum oelandicum</i>	G	1	0,4 ± 0,2	1,2 ± 0,7	n.s.	8	0,60	n.s.
<i>Helianthemum syriacum</i>	G	1	0,1 ± 0,1	0,6 ± 0,3	n.s.	4	0,67	n.s.
<i>Helichrysum stoechas</i>	G	1	0,4 ± 0,3	0,2 ± 0,1	n.s.	4	0,50	n.s.
<i>Hieracium murorum</i>	?	-	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,1	n.s.	5	0,50	n.s.
<i>Hyparrhenia hirta</i>	R-G	1	0,6 ± 0,5	2,1 ± 0,9	n.s.	7	0,64	n.s.
<i>Hippocrepis comosa</i>	?	-	0,3 ± 0,1	0,7 ± 0,4	n.s.	4	0,50	n.s.
<i>Knautia arvensis</i>	R-G	2	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,2	n.s.	4	0,57	n.s.
<i>Leuzea confera</i>	N	2	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	n.s.	4	0,43	n.s.
<i>Lonicera implexa</i>	R	1	1,6 ± 0,4	1,5 ± 0,5	n.s.	17	0,44	n.s.
<i>Onobrychis supina</i>	G	2	0,2 ± 0,2	1,0 ± 0,4	n.s.	6	0,62	n.s.
<i>Origanum vulgare</i>	?	-	0,6 ± 0,5	0,2 ± 0,1	n.s.	4	0,40	n.s.
<i>Oryzopsis coerulescens</i>	?	-	1,6 ± 0,8	0,8 ± 0,7	n.s.	4	0,33	n.s.
<i>Oryzopsis miliacea</i>	?	-	0,6 ± 0,2	4,2 ± 3,6	n.s.	7	0,67	n.s.
<i>Phyllirea angustifolia</i>	R	1	3,8 ± 2,8	1,3 ± 0,8	n.s.	5	0,47	n.s.
<i>Picris hieracioides</i>	?	-	0,1 ± 0,1	2,6 ± 1,9	n.s.	5	0,83	n.s.

<i>Pinus halepensis</i>	G	1	30,6 ± 9,9	11,9 ± 4,4	n.s.	13	0,51	n.s.
<i>Polygala rupestris</i>	R-G	1	1,0 ± 0,3	1,9 ± 0,6	n.s.	11	0,53	n.s.
<i>Polygala vulgaris</i>	R-G	2	1,0 ± 0,6	1,0 ± 0,6	n.s.	6	0,53	n.s.
<i>Prunus spinosa</i>	R	3	0,5 ± 0,2	0,3 ± 0,1	n.s.	4	0,37	n.s.
<i>Psoralea vituminosa</i>	R-G	5	0,4 ± 0,2	1,2 ± 0,7	n.s.	10	0,60	n.s.
<i>Quercus cerrroides</i>	R	1	9,4 ± 4,3	1,8 ± 0,6	n.s.	16	0,47	n.s.
<i>Quercus coccifera</i>	R	1	14,4 ± 4,4	17,6 ± 4,5	n.s.	15	0,54	n.s.
<i>Quercus suber</i>	R	7	31,7 ± 14,1	23,1 ± 10,6	n.s.	6	0,50	n.s.
<i>Rhamnus lycioides</i>	R	1	2,7 ± 2,4	1,2 ± 0,6	n.s.	4	0,50	n.s.
<i>Rosmarinus officinalis</i>	G	1	10,9 ± 2,2	11,5 ± 2,5	n.s.	16	0,54	n.s.
<i>Rubia peregrina</i>	R-G	1	6,4 ± 1,2	5,1 ± 1,3	n.s.	21	0,50	n.s.
<i>Rubus ulmifolius</i>	R-G	1	3,0 ± 1,0	6,6 ± 2,4	n.s.	18	0,53	n.s.
<i>Ruta chalepensis</i>	?	-	0,6 ± 0,6	0,3 ± 0,1	n.s.	4	0,71	n.s.
<i>Sarothamnus arboreus</i>	G	3	0,6 ± 0,2	0,1 ± 0,1	n.s.	4	0,33	n.s.
<i>Satureja montana</i>	G	3	2,3 ± 1,0	1,8 ± 0,8	n.s.	4	0,47	n.s.
<i>Scabiosa columbaria</i>	?	-	0,1 ± 0,1	0,5 ± 0,4	n.s.	4	0,67	n.s.
<i>Sedum sediforme</i>	G	5	0,9 ± 0,8	1,0 ± 0,3	n.s.	10	0,62	n.s.
<i>Stachelina dubia</i>	?	-	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,4	n.s.	8	0,47	n.s.
<i>Teucrium chamaedrys</i>	R-G	1	1,2 ± 0,5	1,1 ± 0,3	n.s.	16	0,50	n.s.
<i>Teucrium polium</i>	R-G	1	0,3 ± 0,1	0,2 ± 0,1	n.s.	4	0,43	n.s.
<i>Viburnum tinus</i>	R	1	3,1 ± 1,4	0,8 ± 0,2	n.s.	8	0,50	n.s.

Recuperació de les comunitats de plantes dependent del tipus de vegetació i del gradient de sequera

Efectes del tipus de vegetació

L'índex de similitud proporcional entre les parcel·les cremades i no cremades mostraven diferències significatives entre tipus de vegetació (ANOVA de mesures repetides: $F=4,6$; $p=0,009$; g.ll.=6). Els valors més elevats van ser obtinguts pels dos matollars, mentre els valors més baixos eren els dels boscos de *P. nigra* i *Q. ilex* (Figura 5a). L'efecte de localitat també era significatiu ($F=3,8$; $p<0,001$; g.ll.=14). L'índex de Jaccard també mostrava diferències significatives entre tipus de vegetació (ANOVA de mesures repetides: $F=3,8$; $p=0,019$; g.ll.=6) i entre localitats ($F=4,0$; $p<0,001$; g.ll.=14). Els valors més baixos van ser obtinguts pel bosc de *Q. ilex* i, en menor grau, pels boscos de *P. nigra* i *Q. suber* (Figura 5b). En les dues anàlisis, el bosc de *F. sylvatica* mostrava una similitud molt baixa entre les parcel·les cremades i no cremades.

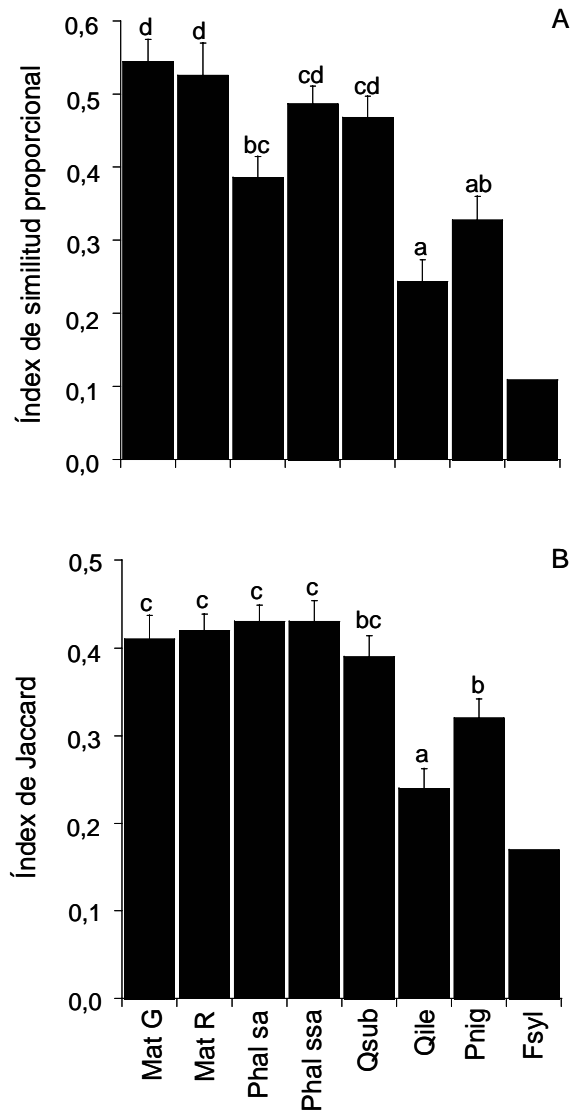


Figura 5. Valors mitjans (+E.E.) de (A) l'índex de similitud proporcional i (B) l'índex de Jaccard entre les parcel·les cremades i no cremades pels diferents tipus de vegetació. Els valors mitjans significativament diferents són mostrats amb diferents lletres d'acord amb el test de Tukey ($p < 0,05$). En el cas del bosc de *F. sylvatica*, es mostra la mitjana de les cinc parcel·les mostrejades. Abreviatures: Mat G, matollar germinador; Mat R, matollar rebrotador; Phal sa, bosc de *Pinus halepensis* amb sotabosc arbori; Phal ssa, bosc de *Pinus halepensis* sense sotabosc arbori; Qsub, bosc de *Quercus suber*; Qile, bosc de *Quercus ilex*; Pnig, bosc de *Pinus nigra*; i Fsyl, bosc de *Fagus sylvatica*.

Hi havia una relació positiva entre la recuperació després del foc de la principal espècie arbòria o arbustiva en cada localitat (mesurat com el quocient del recobriment d'aquesta espècie en la parcel·la cremada i en la no cremada) i l'índex de similitud proporcional ($R^2=0,46$; $p < 0,001$; $n=22$) i l'índex de Jaccard ($R^2=0,18$; $p=0,05$; $n=22$). Així, la recuperació després del foc del total de la comunitat de plantes augmentava amb la recuperació de la principal espècie arbòria o arbustiva (Figura 6).

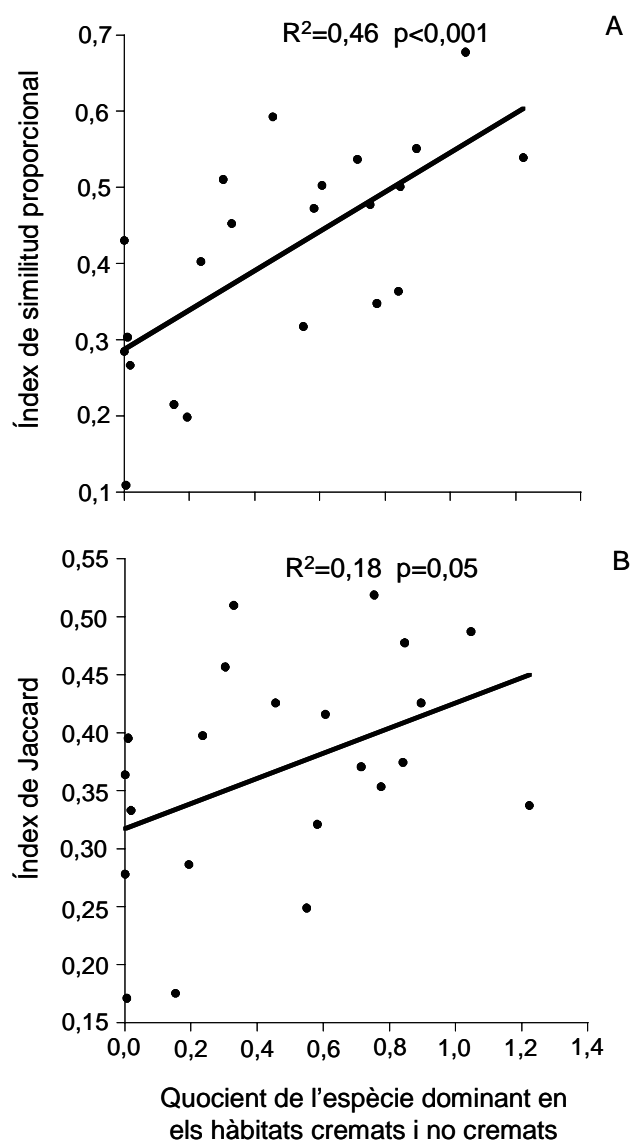


Figura 6. Relació lineal entre el quocient del recobriment de l'espècie arbòria o arbustiva dominant en les parcel·les cremades i no cremades i (A) l'índex de similitud proporcional i (B) l'índex de Jaccard en cada localitat.

El quocient entre la riquesa relativa de rebrotadores obligades i germinadores obligades en les parcel·les no cremades estava negativament relacionat amb l'índex de similitud proporcional entre les parcel·les cremades i no cremades ($R^2=0,39$; $p=0,002$; $n=22$; Figura 7a) i també amb l'índex de Jaccard ($R^2=0,37$; $p=0,003$; $n=22$; Figura 7b); és a dir, la recuperació disminuïa quan el quocient entre rebrotadores i germinadores augmentava. El mateix patró era obtingut amb la presència relativa d'aquests grups (índex de Jaccard i índex de similitud proporcional vers el quocient entre la presència relativa de rebrotadores obligades i germinadores obligades: $R^2=0,53$; $p<0,001$; i $R^2=0,30$; $p=0,009$; $n=22$, respectivament).

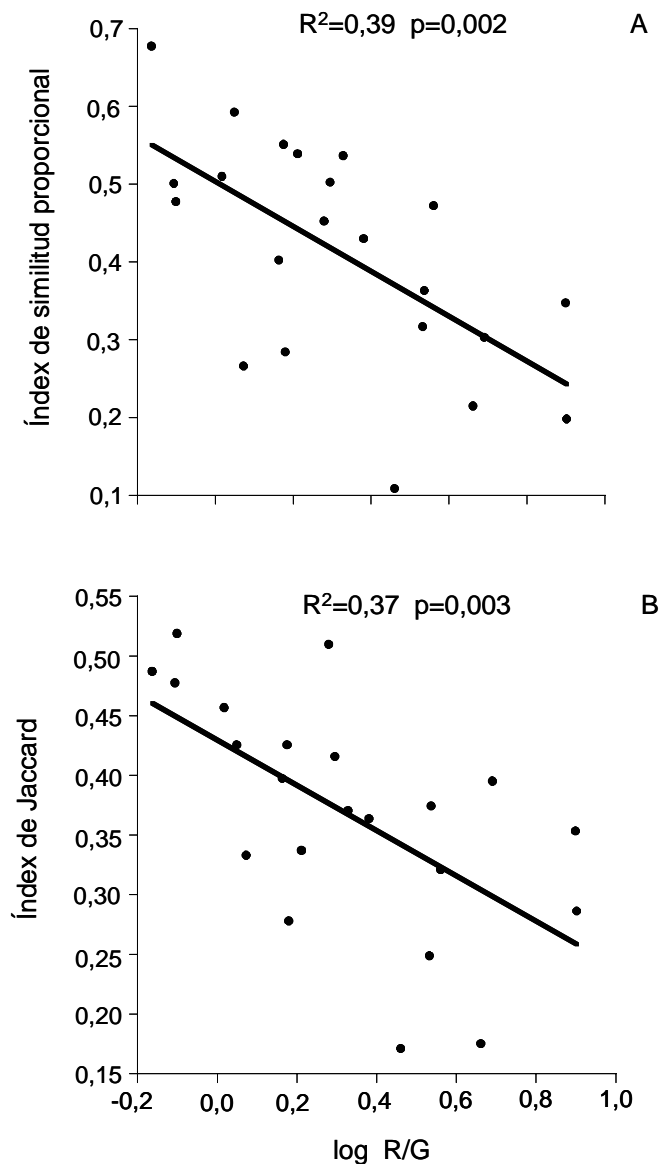


Figura 7. Relació lineal entre el quocient de la presència relativa de rebrotadores obligades (R) i germinadores obligades (G) (transformació logarítmica) i (A) l'índex de similitud proporcional, i (B) l'índex de Jaccard.

Efectes del gradient de sequera

Existia una relació significativa negativa entre el dèficit hídric a l'estiu i el quocient entre la presència relativa de rebrotadores obligades i germinadores obligades ($R^2=0,54$; $p<0,001$; $n=20$), així llavors la proporció de rebrotadores obligades vers germinadores obligades disminueix a través del gradient de dèficit hídric a l'estiu. La relació entre el dèficit hídric a l'estiu i el quocient entre la riquesa relativa d'aquests dos grups no era significativa ($p=0,16$; $n=20$).

DISCUSSIÓ

Els resultats obtinguts en aquest estudi confirmen la nostra primera hipòtesi que la recuperació de les comunitats de plantes després del foc depèn del tipus de vegetació d'abans del foc (Taula 3 i Figura 5), i aquesta recuperació augmenta amb la recuperació de la principal espècie arbòria o arbustiva després del foc (Figura 6). Això és perquè els arbres són les espècies clau que directament afecten els canvis en la composició de les comunitats (Ne'eman *et al.* 1995). Quan el recobriment arbori es recupera, l'estructura de la vegetació i les condicions ambientals del lloc també retornen a la situació no cremada. Quan la recuperació del recobriment arbori és més ràpida, les condicions ambientals originals i els nínxols disponibles són restablerts molt aviat, i les comunitats no cremades i cremades són més similars. Si l'estrat arbori no es recupera o és reemplaçat per un altre, les condicions ambientals en l'escenari postincendi canvien en comparació al no cremat, i els nínxols disponibles per les plantes són diferents. Així, aquests nous nínxols podrien ser ocupats per espècies amb llavors que sobreviuen al foc o amb llargues distàncies de dispersió, la qual cosa varia la composició de la comunitat postincendi comparat amb la no cremada.

D'acord amb Rodrigo *et al.* (2004), les comunitats forestals que recuperen el mateix tipus de vegetació després del foc són aquelles dominades per rebrotadores obligades, com les espècies de *Quercus*, i per germinadores obligades que tenen un reclutament eficient després del foc, com *Pinus halepensis*. Els resultats obtinguts en aquest estudi amb tota la comunitat de plantes està parcialment d'acord en els casos d'alguns tipus de vegetació dominats per germinadores obligades (el matollar dominat per germinadores obligades i els dos boscos de *P. halepensis*, amb o sense sotabosc arbori), o per algunes rebrotadores obligades (el matollar dominat per rebrotadores obligades i el bosc de *Q. suber*). Els tipus de vegetació dominats per germinadores obligades tenen un recobriment obert, la qual cosa permet una diversitat alta (Figura 2c). Les diferències entre les parcel·les cremades i no cremades són petites perquè moltes de les espècies presents en l'escenari preincendi poden també establir-se fàcilment en l'escenari postincendi, donat que són semblants. L'explicació per les rebrotadores obligades és una mica diferent. El matollar dominat per rebrotadores obligades es recupera ràpidament (Figura 2a) perquè, encara que les rebrotadores obligades creixen més lentament que les germinadores obligades, el temps des del foc en aquest estudi és suficient per la recuperació de la biomassa aèria. En aquest tipus de vegetació, les diferències en la riquesa entre parcel·les cremades i no cremades eren petites (Figura 2b), perquè moltes de les espècies presents en les parcel·les no cremades també eren presents després del foc. *Quercus suber* també es recupera molt ràpid perquè rebrota directament des del tronc i branques, i això permet el restabliment del recobriment de la coberta forestal en un període molt curt de temps (Pausas 1997).

Encara que les dues espècies rebroten després del foc, els boscos de *Q. ilex* i *F. sylvatica* no van aconseguir una molt bona recuperació vuit anys després del foc. El recobriment vegetal de la coberta forestal d'aquests boscos és bastant dens i poques espècies tenen gran dominància, la qual cosa redueix la diversitat (Figura 2c). Després del foc, la dominància numèrica decreix i noves espècies heliòfiles s'estableixen. La situació original no es recupera fins que la coberta forestal és restableix altra vegada. *Quercus ilex* rebrota vigorosament després de perturbacions (López Soria & Castell 1992; Retana *et al.* 1992), encara que el període de temps requerit perquè la coberta forestal es tanqui és de 10-15 anys després de la perturbació, i l'estructura típica dels boscos de *Q. ilex* no s'aconsegueix fins els 30-35 anys (Espelta *et al.* 1995). Per tant, les espècies presents en les parcel·les cremades d'aquest estudi inclouen aquelles que seran presents en l'alzinar madur, però també altres que probablement seran presents només fins que el recobriment de la vegetació es tanqui (Figura 2b). Una de les raons per les diferències trobades entre les parcel·les de l'alzinar cremat i no cremat podria estar relacionada amb el temps des del foc, perquè aquest estudi es va portar a terme vuit anys després del foc. La situació era diferent amb *F. sylvatica*, la qual rebrota després del foc, però en l'àrea d'estudi la majoria de rebrots van morir en els primers anys postincendi degut a un període d'extrema sequera (J.M. Espelta comunicació personal). Delarze *et al.* (1992) també van mostrar que *Fagus sylvatica* no regenera després del foc. Finalment, un altre tipus de vegetació que mostrava una baixa recuperació postincendi era el bosc de *P. nigra*. En aquest cas, la manca de recuperació de la principal espècie arbòria (Retana *et al.* 2002) està d'acord amb el patró mostrat amb el conjunt de tota la comunitat de plantes, amb valors de similitud baixos entre els hàbitats cremats i no cremats (Figura 5). Encara que no hi ha grans diferències en dominància o diversitat en les parcel·les no cremades i cremades dels boscos de *P. nigra* (Figura 2), el fet que el restabliment del recobriment vegetal no és complet o és aconseguit canviant a un altre tipus de vegetació (Retana *et al.* 2002; Rodrigo *et al.* 2004) determina canvis en les espècies de plantes presents i causa una gran variació entre els hàbitats cremats i no cremats.

Les espècies que augmenten després del foc són principalment germinadores obligades i, en particular, fabàcies (sis espècies) i cistàcies (quatre espècies), famílies on la germinació és estimulada pel foc (Casal 1987; Thanos *et al.* 1992). Trobem només dues espècies de rebrotadores obligades (Taula 5). Les germinadores obligades augmenten després del foc perquè moltes d'elles tenen banc de llavors resistent al foc, i el foc podria estimular la germinació de llavors (Pausas 1999). Encara que molts arbustos de germinadores obligades del nord-est de la Península Ibèrica (com *Cistus* spp.) no mostren una directa dependència del foc pel reclutament (Lloret 1998), el foc juga un paper important obrint nous espais per l'establiment (Lloret *et al.* 2003). D'altra banda, les espècies que disminueixen després del foc són principalment rebrotadores obligades (dotze espècies), dues espècies sense mecanismes de persistència, i només una espècie germinadora obligada (Taula 5). En el cas de les rebrotadores obligades, moltes d'elles rebroten després del foc, encara que la seva capacitat de rebrotada podria ser molt variable, depenent de les espècies (López Soria & Castell 1992;

Bond & Van Wilgen 1996; Everham & Brokaw 1996). Amb aquesta estratègia, molts dels individus presents després del foc són aquells també presents abans del foc (Kutiel 1997), però també hi ha individus, principalment plàntules, que moren degut als efectes del foc (Moreno & Oechel 1994; Retana *et al.* 1999). En el cas de les rebrotadores obligades, és important considerar el temps des del foc, perquè les seves taxes de creixement són normalment baixes (Keeley 1986; Pausas 1999) i el seu recobriment en les parcel·les cremades podria haver estat restablert, depenent del temps des del foc. Així, unes quantes espècies de rebrotadores obligades, com *P. lentiscus* i *P. latifolia* (Taula 5), tenen un recobriment més baix vuit anys després del foc, però no redueixen la seva presència en les parcel·les cremades.

Com suggerim en la nostra segona hipòtesi, vam trobar que quan la proporció de germinadores obligades incrementava en la comunitat de plantes, la recuperació després del foc era més gran (Figura 7). Això podria estar relacionat amb les característiques bàsiques de germinadores, com serien taxes de creixement i de reproducció més altes, millors mecanismes de dispersió, cicles de vida més curts i tolerància superior a la llum (Pausas 1999; Pausas *et al.* 2004; Pausas & Verdú 2005), i a l'escala de temps d'aquest estudi. En les comunitats forestals que tenen una proporció superior de rebrotadores obligades abans del foc, molts individus d'aquest grup rebroten i continuen en la comunitat (Kutiel 1997). Pocs anys després del foc, les rebrotadores obligades encara no han aconseguit el recobriment de les parcel·les no cremades (Taula 5) perquè, encara que les espècies presents són almenys les mateixes (veure Figures 2b i 3d), les seves taxes de creixement són més baixes que aquelles de germinadores obligades (Pausas 1999). Aquests nínxols vacants podrien ser ocupats temporalment per espècies dispersades des de les àrees no cremades o per espècies presents en el banc de llavors (en els dos casos, majoritàriament germinadores obligades). En aquesta situació, el *pool* d'espècies en els llocs cremats està compost per aquelles ja presents abans del foc i algunes que no estaven presents abans, i això causa la reducció dels valors de recuperació de tota la comunitat. En canvi, quan la comunitat inicial té una alta proporció de germinadores obligades, hi ha menys nínxols vacants que podrien ser ocupats per espècies colonitzadores, i la recuperació de tota la comunitat serà més gran. D'altra banda, la presència relativa de rebrotadores obligades i germinadores obligades segueix un gradient de sequera, amb una proporció superior de germinadores obligades en àrees xèriques i una proporció superior de rebrotadores obligades en els llocs més mèsics, tal i com ha estat observat en altres regions amb clima mediterrani (Keeley 1986; Keith 1991; Benwell 1998; Ojeda 1998; Meentemeyer *et al.* 2001; Clarke & Knox 2002). Com la proporció de rebrotadores obligades respecte germinadores obligades també determina la recuperació de les comunitats de plantes després del foc, es pot predir que aquesta recuperació serà més gran quan el dèficit hídric a l'estiu augmenta.

Aquest estudi destaca el fet que el patró de recuperació de les comunitats de plantes després del foc és un fenomen complex que depèn de les característiques de la comunitat de plantes

abans del foc. Per una banda, hem demostrat la importància de les espècies arbòries o arbustives dominants caracteritzant el tipus de comunitat abans del foc, perquè aquestes espècies són elements claus afectant les condicions ambientals en l'hàbitat no cremat. Així, la recuperació eficient d'aquestes espècies dominants permet el restabliment en les parcel·les cremades de les condicions similars a aquelles trobades en les parcel·les no cremades i, conseqüentment, afavoreix la recuperació de la comunitat de plantes original. No obstant, la incapacitat de les espècies dominants per restablir-se després del foc determina canvis en l'hàbitat, la qual cosa fa més difícil la persistència de diverses espècies, i afavoreix l'increment d'altres, conformant totes juntes una comunitat de plantes diferent a aquella present abans del foc. D'altra banda, aquest estudi també mostra que la recuperació postincendi de les comunitats de plantes dependrà de la proporció de germinadores obligades i rebrotadores obligades, perquè, pocs anys després del foc, una proporció superior de germinadores obligades permet una recuperació més ràpida de la comunitat original. Aquesta relació varia a través del gradient climàtic, i implica una millor recuperació de la vegetació en les àrees més seques que en les més humides. La combinació d'aquest gradient i les àrees de distribució de les espècies dominants dels diferents tipus de vegetació podrien explicar la variabilitat de les respostes postincendi de les comunitats de plantes a través de l'extensió geogràfica de Catalunya. Serien elements clau que s'haurien de considerar en les prediccions futures de la recuperació de les comunitats en la Conca Mediterrània després d'incendis forestals.

Referències

- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25-44.
- Allen, R.G., Pereira L.S., Raes D. & Smith M. (1998) *Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements*. FAO, Rome.
- Benwell, A.S. (1998) Post-fire seedling recruitment in coastal heathlands in relation to regeneration strategy and habitat. *Australian Journal of Botany*, **46**, 75-101
- Bolós, O. de, Vigo, J., Masalles, R.M. & Ninot, J.M. (1990) *Flora manual del Paísos Catalans*. Ed. Pòrtic, Barcelona.
- Bond, W.J. & Van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and Plants*. Chapman & Hall, London.
- Casal, M. (1987) Post-fire dynamics of shrubland dominated by Papilionaceae plants. *Ecologia Mediterranea*, **13**, 87-98.
- Clarke, P.J. & Knox, J.E. (2002) Post-fire response of shrubs in the tablelands of eastern Australia: do existing models explain habitat differences? *Australian Journal of Botany*, **50**, 53-62.
- Cucó, M.L. (1987) Mecanismes de regeneració. *Ecosistemes terrestres. La resposta als incendis i a d'altres pertorbacions* (ed. Terradas, J.), pp. 45-62. Diputació de Barcelona, Barcelona.

- Delarze, R., Caldelari, D. & Hainard, P. (1992) Effects of fire on forest dynamics in southern Switzerland. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 55-60.
- Espelta, J.M., Sabaté, S. & Retana, J. (1999) Resprouting dynamics. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests* (eds. Rodà, F., Retana, J., Gracia C. & Bellot, J.), pp. 61-73. Springer-Verlag, Berlin.
- Everham, E.M. & Brokaw, N.V.L. (1996) Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review*, **62**, 113-185.
- Flannigan, M.D., Stocks, B.J. & Wotton, B.M. (2000) Climate change and forest fires. *The Science of the Total Environment*, **262**, 221-229.
- Franklin, J., Coulter, C.L. & Rey, S.J. (2004) Change over 70 years in a southern California chaparral community related to fire history. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 701-710.
- Gill, A.M., Groves, R.H. & Noble, I.R. (1981) *Fire and the Australian biota*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Hodgkinson, K.C. (1998) Sprouting success of shrubs after fire: height dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, **115**, 64-72.
- Keeley, J.E. (1986) Resilience of mediterranean shrub communities to fires. *Resilience in Mediterranean-type Ecosystems* (eds. Dell, B., Hopkins, A.J.M. & Lamont, B.B.), pp. 95-112. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Keith, D.A. (1991) *Coexistence and species diversity in upland swamp vegetation: the roles of an environmental gradient and recurring fires*. Dissertation. School of Biological Sciences, University of Sydney, Sydney, Australia.
- Kutiel, P. (1997) Spatial and temporal heterogeneity of species diversity in a Mediterranean ecosystem following fire. *International Journal of Wildland Fire*, **7**, 307-315.
- Kutiel, P. (2000) Plant composition and plant species diversity in east Mediterranean *Pinus halepensis* forests. *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin* (eds. Ne'eman, G. & Trabaud, L.), pp. 143-152. Backhuys Publishers, Leiden.
- Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J. & Neter, J. (2004) *Applied linear regression models*. Mc Graw Hill, New York.
- Larcher, W. (2000) Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems*, **134**, 279-295.
- López Soria, L. & Castell, C. (1992) Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. *Oecologia*, **91**, 493-499.
- Lloret, F. (1998) Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 417-430.
- Lloret, F. & Vilà, M. (1997) Clearing of vegetation in Mediterranean garrigue: response after a wildfire. *Forest Ecology and Management*, **93**, 227-234.
- Lloret, F. & Vilà, M. (2003) Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 387-398.

- Lloret, F., Pausas, J.G. & Vilà, M. (2003) Responses of Mediterranean plant species to different fire frequencies in Garraf Natural Park (Catalonia, Spain): field observations and modelling predictions. *Plant Ecology*, **167**, 223-235.
- Lloret, F., Estevan, H., Vayreda, J. & Terradas, J. (2005) Fire regenerative syndromes of forest woody species across fire and climatic gradients. *Oecologia*, **146**, 461-468.
- Meentemeyer, R.K., Moody, A. & Franklin, J. (2001) Landscape-scale patterns of shrub-species abundance in California chaparral: the role of topographically mediated resource gradients. *Plant Ecology*, **156**, 19-41.
- Moreno, J.M. & Oechel, W.C. (1994) Fire intensity as a determinant factor of post-fire plant recovery in southern California chaparral. *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems* (eds. Moreno, J.M. & Oechel, W.C.), pp. 26-45. Springer-Verlag, New York.
- Naveh, Z. (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, **29**, 199-208.
- Ne'eman, G., Lahav, H. & Izhaki, I. (1995) Recovery of vegetation in a natural east Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel as affected by management strategies. *Forest Ecology and Management*, **75**, 17-26.
- Ninyerola, M., Pons, X. & Roure, J. M. (2000) A methodological approach of climatological modelling of air temperature and precipitation through GIS techniques. *International Journal of Climatology*, **20**, 1823-1841.
- Noble, I.R. & Gitay, H.A. (1996) A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 329-336.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-21.
- O'Brien, E.M. (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography*, **20**, 181-198.
- Ojeda, F. (1998) Biogeography of seeder and resprouter *Erica* species in the Cape floristic region – where are the resprouters? *Biological Journal of the Linnean Society*, **63**, 331-347.
- Ojeda, F., Marañón, T. & Arroyo, J. (1996) Postfire regeneration of a mediterranean heathland on southern Spain. *International Journal of Wildland Fire*, **6**, 191-198.
- Ordoñez, J.L., Franco, S. & Retana, J. (2004) Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience*, **11**, 296-304.
- Pausas, J.G. (1997) Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 703-706.
- Pausas, J.G. (1999) Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Plant Ecology*, **140**, 27-39.
- Pausas, J.G. (2001) Resprouting vs seeding – a Mediterranean perspective. *Oikos*, **94**, 193-194.
- Pausas, J.G. & Verdú, M. (2005) Plant persistence traits in fire-prone ecosystems of the Mediterranean basin: a phylogenetic approach. *Oikos*, **109**, 196-202.

- 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., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, **85**, 1085-1100.
- Piñol, J., Terradas, J. & Lloret, F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climatic Change*, **38**, 345-357.
- Pons, X. (1996) Estimación de la Radiación Solar a partir de modelos digitales de elevaciones. Propuesta metodológica. *VII Coloquio de Geografía Cuantitativa, Sistemas de Información Geográfica y Teledetección* (eds. Juaristi, J. & Moro, I.), pp. 87-97. Vitoria.
- Pons, X. (2002) *MiraMon. Sistema d'Informació Geogràfica i software de Teledetecció*. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Barcelona.
- Retana, J., Riba, M., Castell, C. & Espelta, J.M. (1992) Regeneration by sprouting of holm-oak (*Quercus ilex*) stands exploited by selection thinning. *Vegetatio*, **99-100**, 355-364.
- Retana, J., Espelta, J.M., Gracia, M. & Riba, M. (1999) Seedling recruitment. *Ecology of Mediterranean evergreen oak forests* (eds. Rodà, F., Retana, J., Gracia C. & Bellot, J.), pp. 89-103. Springer-Verlag, Berlin.
- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordoñez, J.L. & Solà-Morales, F. de (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience*, **9**, 89-97.
- Rodrigo, A., Retana, J. & Picó, F.X. (2004) Direct regeneration is not only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, **85**, 716-729.
- Schuur, E.A.G. (2003) Productivity and global climate revisited: The sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, **84**, 1165-1170.
- Senn, S. (2002) *Cross-over trials in clinical research*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- Thanos, C.A., Georghiou, K., Kadis, C. & Pantazi, C. (1992) Cistaceae: a plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany*, **41**, 251-263.
- Trabaud, L. (1987) Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean basin. *Ecología Mediterranea*, **13**, 25-37.
- Verdú, M. (2000) Ecological and evolutionary differences between Mediterranean seeders and resprouters. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 265-268.
- Viegas, D.X. & Viegas M.T. (1994) A relationship between rainfall and burned area for Portugal. *International Journal of Wildland Fire*, **4**, 11-16.
- Vilà, M., Vayreda, J. & Gracia, C. (2003) Does tree diversity increase wood production in pine forests? *Oecologia*, **135**, 299-303.
- Whelan, R.J. (1995) *The ecology of fire*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zedler, P.H. (1995) Fire frequency in southern California shrublands: biological effects and management options. *Brushfires in California wildlands: ecology and resource management* (eds. Keeley, J.E. & Scott, T.A.), pp. 101-112. International Association of Wildland Fire, Fairfield.

CAPÍTOL III

EFFECTES DE L'OMBRA I ELS RECURSOS ALIMENTARIS ASSOCIATS A LA VEGETACIÓ SOBRE LES FORMIGUES MEDITERRÀNIES: UNA APROXIMACIÓ EXPERIMENTAL A NIVELL DE COMUNITAT

INTRODUCCIÓ

La vegetació és un dels principals factors que afecta la composició i estructura de les comunitats de formigues (Retana & Cerdá 2000; Wang *et al.* 2001; Lassau & Hochuli 2004). L'efecte de la vegetació sobre les comunitats de formigues és doble: condiona la disponibilitat de recursos alimentaris (New & Hanula 1998) i el grau de recobriment del sòl, el qual pot determinar variacions en les condicions microclimàtiques en l'hàbitat (Andersen 1990). Respecte a l'aportació de recursos alimentaris, la vegetació ofereix diferents recursos que poden ser consumits per les formigues: alguns d'ells són directes, com llavors i nèctar de les flors, i altres són indirectes, com la melassa dels àfids que són atesos per les formigues, o els cadàvers dels insectes que viuen en la vegetació. Les diferents espècies de formigues exploten la majoria d'aquests recursos alimentaris. Encara que la majoria d'espècies de formigues són omnívores i recullen varis recursos alimentaris (Cerdá *et al.* 1997; Cerdá *et al.* 1998a), en general les espècies de formigues tenen preferències per certs tipus de recursos, i tenen estratègies de recol·lecció per aquests recursos (Cerdá *et al.* 1998b; Blüthgen *et al.* 2004). Com els canvis de la vegetació determinen canvis en l'abundància, composició i qualitat dels recursos alimentaris que les formigues troben en l'hàbitat, aquests canvis podrien condicionar la composició i abundància de les comunitats de formigues.

D'altra banda, l'efecte de la vegetació sobre les formigues és també degut a la creació de microhàbitats (Folkerts *et al.* 1993) que proporcionen llocs de nidificació (Kaspari 1996) i modifica les condicions ambientals (Andersen 1990). Això podria resultar en la modificació del resultat de les interaccions competitives (Retana & Cerdá 2000). Les variacions en el recobriment vegetal altera les condicions ambientals per les formigues: en general, les àrees que estan exposades directament al vent i a la radiació solar són més seques i càlides que aquelles protegides per un recobriment vegetal (Beer 1987; Ordoñez *et al.* 2004; Lassau *et al.* 2005). Aquestes diferències tenen conseqüències importants en les àrees mediterrànies, on la temperatura controla la composició i estructura de les comunitats de formigues, ja que afecta de manera diferent les espècies dominants i subordinades en les jerarquies de dominància (Cerdá *et al.* 1997, 1998c; Retana & Cerdá 2000). Les formigues dominants principalment es comporten com a espècies intolerants al calor que limiten la seva activitat a temperatures baixes, mentre moltes subordinades principalment es comporten com espècies tolerants a les altes temperatures i recol·lecten a temperatures elevades (Cerdá *et al.* 1997, 1998a, b), encara que també hi ha espècies subordinades que són críptiques i que viuen en hàbitats humits i freds (Javier Retana dades no publicades). En hàbitats oberts, les dominants estan generalment actives en els períodes de l'any o del dia en que les temperatures són més baixes (Cros *et al.* 1997), i això afavoreix la presència d'espècies subordinades, la qual cosa provoca un increment de l'equitativitat total de formigues (Retana & Cerdá 2000). Quan el recobriment vegetal augmenta, les espècies dominants es beneficien de l'atenuació de les temperatures allargant els seus períodes d'activitat a hores del dia en què les temperatures aconseguen

valors crítics en els llocs oberts. Això incrementa la seva abundància relativa i disminueix o cedeix la presència de formigues subordinades, espècies tolerants a les altes temperatures, la qual cosa provoca una equitativitat més baixa de la fauna de formigues (Retana & Cerdá 2000). D'altra banda, hàbitats sense recobriment ni recursos alimentaris són ambients més difícils per les formigues, i en ells només augmenta la abundància de les poques espècies tolerants a l'estrès.

Donat que les pertorbacions normalment causen canvis dràstics en el recobriment vegetal, també s'espera que alterin l'estructura i composició de les comunitats de formigues. En els ecosistemes mediterranis, el foc és la pertorbació natural més important, i exerceix un paper decisiu en la dinàmica i estructura de les comunitats d'animals i plantes (Naveh 1975; Gill *et al.* 1981). Els efectes negatius del foc sobre les comunitats de formigues normalment no estan relacionats amb mortalitat directa pel foc, perquè la majoria de formigues troben refugi en els seus nius sota terra durant el pas del foc (Andersen & Yen 1985). L'efecte principal del foc sobre les formigues és indirecte, perquè redueix considerablement la vegetació, i això afecta les condicions ambientals postincendi. S'ha constatat que les comunitats de formigues mediterrànies segueixen els patrons de recuperació postincendi de la vegetació (Rodrigo & Retana 2006; Arnan *et al.* 2006) i, llavors, l'eliminació de la vegetació després del foc i la seva conseqüent recuperació condiciona la dinàmica espaciotemporal de les comunitats de formigues en àrees cremades. Durant el procés de recuperació postincendi de les comunitats de plantes, les principals característiques de la vegetació que afecten les formigues (és a dir, ombra i recursos alimentaris) canvien progressivament. Per una banda, després del foc, el recobriment vegetal incrementa progressivament, junt amb la complexitat estructural i el percentatge d'ombra en la superfície del sòl (Ne'eman *et al.* 1995; Rodrigo & Retana 2006). La disponibilitat de recursos també varia després del foc. Llavors, l'increment de la complexitat de l'hàbitat també determina l'increment en l'abundància i riquesa d'insectes (Gardner *et al.* 1995; Humphrey *et al.* 1999; Hansen 2000) que són escassos just després del foc. Respecte a la producció de melassa, donat que els àfids associats a arbres produeixen més melassa que aquells associats a espècies herbàcies (Dixon 1975), la recuperació de la presència d'arbres determina un increment en la producció de melassa i la recuperació de les poblacions de formigues que s'alimenten en ells (Rodrigo & Retana 2006; Arnan *et al.* 2006). La quantitat de llavors amb elaiosoma, les quals són recollides per formigues omnívores perquè són anàlegs als cadàvers d'insectes (Hughes *et al.* 1994) també incrementa amb el temps des del foc (Lassau *et al.* 2005). Pel contrari, la producció de llavors recollides per formigues granívores incrementa just després del foc (Andersen 1988), però progressivament disminueix en el gradient successional de la recuperació postincendi de la vegetació (Wolff & Debussche 1999). De la mateixa manera, la presència de plantes entomòfiles que produeixen nèctar és superior just després del foc i disminueix amb el temps des del foc, encara que la quantitat total de nèctar produït mostra alta variabilitat temporal (Potts *et al.* 2003). Aquests canvis en els

recursos alimentaris relacionats amb la vegetació també determinen l'estructura i composició de les comunitats de formigues en àrees cremades (Rodrigo & Retana 2006).

Molts estudis relacionen l'estructura de les comunitats de formigues amb l'estructura de la vegetació (Roth *et al.* 1994; Perfecto & Snelling 1995; Bestelmeyer & Wiens 1996; Wang *et al.* 2001; Lassau & Hochuli 2004). No obstant, és molt difícil en estudis de camp separar els efectes de l'ombra i els recursos alimentaris, dos dels factors principals relacionats amb l'estructura de la vegetació que afecten les comunitats de formigues. L'increment en el recobriment vegetal normalment resulta en un increment tant de l'ombra com de les flors, fruits i insectes que es troben en les plantes. Els experiments de manipulació d'aquests factors són també difícils. Els estudis trobats en la literatura que analitzen els efectes dels recursos alimentaris i l'ombra sobre les formigues, i fins on nosaltres sabem també sobre altres grups animals terrestres, no consideren separatament aquests dos factors. Alguns estudis analitzen els efectes de l'aportació suplementària d'aliment sobre les formigues (Munger 1992; Deslippe & Savolainen 1994, 1995; Herbers & Banschbach 1998, 1999; Billick 2001) i/o altres poblacions animals terrestres (Brown & Munger 1985; Boutin 1990; Simons & Martin 1990; Klenner & Krebs 1991; Banks & Dickman 2000; Predavec 2000). Molts d'aquests treballs mostren un augment de la densitat d'individus i de la taxa reproductiva amb l'aportació suplementària d'aliment, tot i que no és un patró general. No obstant, la vegetació no va ser experimentalment manipulada en aquests estudis i, així, els recursos alimentaris i l'ombra associats a la vegetació no van ser modificats. Altres estudis han analitzat l'efecte de l'ombra sobre les formigues i altres comunitats animals (Andersen 1992; Perfecto & Snelling 1995; Cerdá *et al.* 1997, 1998c; Retana & Cerdá 2000; Fox *et al.* 2003; Spencer *et al.* 2005), però sense incloure els efectes potencials de la disponibilitat de recursos alimentaris. Aquests treballs no mostren un patró clar dels canvis en l'estructura de les comunitats segons el recobriment vegetal, i sobretot en formigues és molt depenent de la regió biogeogràfica considerada. No existeixen estudis analitzant les conseqüències de l'aportació d'aliment a nivell de comunitat, probablement degut a les dificultats inherents de portar a terme aquest tipus d'estudis.

En aquest estudi analitzem separatament la importància de les variacions en l'ombra i disponibilitat de recursos alimentaris sobre l'estructura i composició de les comunitats de formigues mediterrànies. Fins on sabem, aquest és el primer estudi experimental on aquests dos factors són manipulats al mateix temps, i on els efectes de cada factor són considerats separatament. Contràriament a altres estudis que analitzen els efectes dels recursos alimentaris sobre les comunitats animals (per exemple Brown & Munger 1985; Klenner & Krebs 1991; Predavec 2000; Billick 2001), en els quals es subministrava aliment suplementari, i per tant no es contrastaven els nivells d'aliment proporcionats amb els naturals, nosaltres vam escollir treballar amb els nivells d'aliment i ombra que simulen els que es troben de forma natural en la zona d'estudi i amb la seva disminució. Les nostres hipòtesis són: (i) una disminució en els recursos alimentaris mentre es manté l'ombra resultarà en una disminució de

l'abundància i riquesa de formigues; (ii) una reducció de l'ombra mentre es manté la disponibilitat de recursos alimentaris resultarà en un increment de les espècies subordinades que són tolerants a les altes temperatures; i (iii) en absència tant d'ombra com de recursos alimentaris, esperarem un efecte sinèrgic, amb una reducció total de l'abundància i riquesa de formigues i un increment de les espècies de formigues tolerants a l'estrès.

MATERIALS I MÈTODES

Àrea d'estudi

Aquest estudi es va realitzar en un vessant sud del municipi de Lilla (comarca de La Conca de Barberà, Tarragona, NE Espanya; 1°12', 41°20'), a 498 m per sobre del nivell del mar (Figura 1). El clima és típicament mediterrani, amb temperatures mitjanes anuals de 15°C i precipitacions mitjanes anuals de 625 mm. Aquesta àrea va ser afectada al juliol de 2002 per un incendi forestal que va cremar 478 ha. Abans del foc, la vegetació era una pineda de *Pinus halepensis* que incloïa arbres adults que havien sobreviscut a un incendi anterior (al 1985) i plàntules i juvenils que van emergir després d'aquest foc. Aquest estudi es va portar a terme durant tres anys (2003-2005).

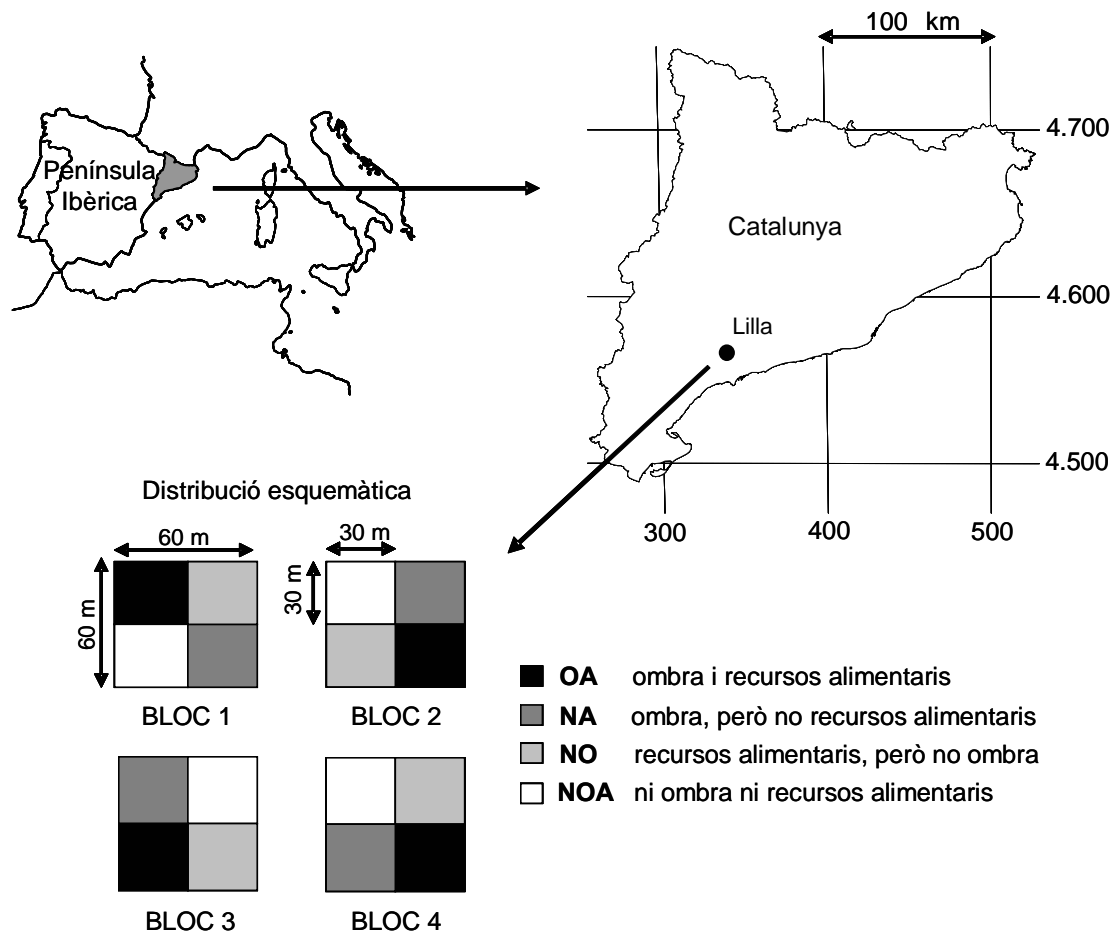


Figura 1. Localització de l'àrea d'estudi, indicant les coordenades UTM (*Universal Transverse Mercator*) i distribució esquemàtica dels tractaments experimentals dins dels blocs.

Disseny experimental

A principis del 2003 vam delimitar a camp quatre quadrats de 60x60 m (3.600 m², a partir d'ara, blocs) i vam eliminar tota la llenya cremada del seu interior. Cada bloc estava dividit en quatre parcel·les de 30x30 m (900 m²). Volíem analitzar l'efecte de dos factors, ombra i recursos alimentaris, sobre l'estructura i composició de les comunitats de formigues. Vam creuar aquests dos factors en un disseny factorial amb quatre combinacions (a partir d'ara, tractaments) repetits en quatre rèpliques (una per bloc). La distribució d'aquests tractaments dins de cada bloc era aleatòria (Figura 1). Els quatre tractaments eren els següents:

- a) Ombra i recursos alimentaris (OA). Aquest era el tractament control, en el qual no alteràvem la vegetació.
- b) Recursos alimentaris però no ombra (NO). Manteníem la parcel·la sense vegetació durant l'estudi i afegíem regularment recursos alimentaris que aproximadament coincidia amb els nivells de recursos alimentaris de les parcel·les control.
- c) Ombra però no recursos alimentaris (NA). Manteníem la parcel·la sense vegetació durant l'estudi i col·locàvem malles per proporcionar un grau d'ombra similar a aquells de les parcel·les control.
- d) Ni ombra ni recursos alimentaris (NOA). Manteníem la parcel·la sense vegetació durant l'estudi. No proporcionàvem aportació suplementària d'aliment ni d'ombra.

Aplicació dels tractaments

Cada mes quantificàvem els nivells d'ombra i de disponibilitat de recursos alimentaris en les quatre parcel·les control. Utilitzàvem els valors mitjans obtinguts per determinar els nivells d'aliment i ombra en les parcel·les NO i NA. Aplicàvem els valors obtinguts en les parcel·les control als tractaments corresponents dels quatre blocs. Els diferents tractaments van començar al juny de 2003. Durant l'estudi utilitzàvem tisores de podar per tallar la vegetació que creixia. Eliminàvem la vegetació amb desbroçadora dues vegades per any. A l'hivern del 2003 i 2004, quan l'activitat de les formigues fora dels nius és gairebé nula (Cros *et al.* 1997), vam aplicar Roundup®, un herbicida sistèmic, el qual no té cap efecte sobre les formigues (Roundup 2005).

Ombra

Per mesurar els nivells d'ombra en les parcel·les control, vam col·locar un transecte de 30 m d'un extrem a l'altre de la parcel·la. Cada m mesuràvem la radiació fotosintèticament activa (PAR) sota i sobre la vegetació amb un ceptòmetre (Decagon, Pullman, Washington). El percentatge de reducció de la PAR en cada punt era calculat com el quocient entre el valor de PAR sota la vegetació i la PAR referència sobre la vegetació, és a dir, (100-%PAR) era l'ombra causada per la vegetació. De les quatre parcel·les control vam obtenir 120 (30x4) valors de

l'ombra que fa el recobriment que vam agrupar en cinc categories: 0-20 %, 20-40 %, 40-60 %, 60-80 % i 80-100 %. La freqüència dels valors en cada categoria d'ombra era considerada com una estima de la proporció de la superfície de la parcel·la amb diferents nivells d'ombra. Vam simular els nivells d'ombra en les parcel·les experimentals NA amb peces (3x6 m, 18 m²) de malles d'ombreig (TS-GIRÓ). No vam aplicar malles en la categoria de 0-20 %, i vam simular les altres quatre categories d'ombra amb malles que reduïen el 30, 50, 70 i 90 % de la radiació de llum incident, respectivament. Les malles que simulaven els diferents nivells d'ombra eren distribuïdes aleatòriament per cada parcel·la. Les malles estaven fixades amb barres de ferro a 30-50 cm del nivell del terra. Cada mes, vam canviar el número i proporció de malles de les diferents intensitats d'ombra d'acord amb els valors de les parcel·les control.

Disponibilitat de recursos alimentaris

Vam mesurar la disponibilitat de recursos alimentaris en les parcel·les control i simulàvem la disponibilitat de recursos alimentaris en les parcel·les experimentals NS aportant una quantitat equivalent d'aquests recursos alimentaris. Els recursos alimentaris eren aportats setmanalment d'abril a octubre, és a dir, el període de més activitat estacional de les formigues mediterrànies (Cros *et al.* 1997), i mensualment de novembre a març. Els recursos alimentaris eren distribuïts aleatòriament per la superfície de la parcel·la.

Llavors

Vam mesurar mensualment la producció de llavors de totes les espècies de plantes presents en un transsecte de 30 m² (30x1 m) situat aleatòriament en cada parcel·la control. En aquests transsectes, comptàvem el número de fruits madurs de les diferents espècies de plantes. De cada espècie de planta, recollíem 50 fruits i estimàvem la mitjana de llavors per fruit. Consideràvem que totes les llavors madures presents en les plantes durant el mostreig eren dispersades durant el següent mes. Les llavors de les diferents espècies eren agrupades en quatre categories de mida i forma (<5 mg i forma arrodonida; < 5 mg i forma allargada; 5-30 mg; i >30 mg), i comptàvem el número de llavors de cada categoria. A partir d'aquestes dades estimàvem el pes de les llavors de cada categoria en la parcel·la. Subministràvem les parcel·les experimentals NO amb els pesos equivalents de les següents llavors comercials: *Brassica rapa* (pes: 2,4 mg; forma arrodonida), *Guizotia abyssinica* (3,6 mg; forma allargada), *Raphanus sativus* (13,8 mg) i *Triticum vulgare* (40,0 mg), respectivament.

Insectes

Fins on sabem, no hi ha estudis que integrin els resultats de l'abundància d'insectes realitzats amb mètodes de mostreig diferents per obtenir els valors totals pel total de la comunitat d'insectes. Els diferents mètodes de mostreig utilitzats per mostrejar la fauna entomològica d'un

lloc (Southwood 1968; Sutherland 1996) recullen una petita porció d'insectes (i normalment diferent), però aquests mètodes no poden ser comparats directament entre ells (Bestelmeyer *et al.* 2000) per obtenir valors sintètics de l'abundància d'insectes. A més, no volíem repetir mensualment en les parcel·les control mètodes de mostreig que podrien reduir l'abundància de formigues. Per aquesta raó, en aquest estudi vam estimar la disponibilitat total d'insectes com a recursos alimentaris per les formigues utilitzant un mètode indirecte que consistia en extrapolar el número d'insectes a partir de dades de recollida d'insectes d'un herbassar similar a l'àrea d'estudi (Cerdá & Retana 1988) del qual tenim informació de la dieta de la majoria d'espècies de formigues (per exemple Cerdá & Retana 1994; Cerdá *et al.* 1988, 1989, 1990; Retana *et al.* 1988; Retana *et al.* 1991; Javier Retana dades no publicades), i de variacions estacionals d'insectes en trampes (Bosch *et al.* 1987) i en la vegetació (Bosch *et al.* 1997). En aquesta comunitat podíem estimar el número d'insectes que les diferents espècies de formigues recollien com a preses durant tot l'any. Amb aquests valors de predació d'insectes per niu i les variacions estacionals d'insectes al llarg de l'any, aproximàvem un número d'insectes per ser distribuïts en les parcel·les NS, encara que no podíem simular, com en el cas dels altres recursos alimentaris, la mateixa abundància d'insectes trobada en les parcel·les control. En la mateixa àrea (mateixes referències que abans, i Javier Retana dades no publicades) una mostra dels insectes transportats als nius era recollida, i els insectes van ser classificats com petits (0 – 2 mg), mitjans (2 – 4 mg) i grans (> 4 mg). La proporció d'insectes de les diferents categories de mida eren 78, 15 i 7 %, respectivament. A partir d'aquesta informació vam estimar la quantitat d'insectes de les diferents mides que distribuïem aleatòriament per l'àrea d'estudi cada mes. Vam utilitzar els següents tipus d'insectes com a recursos alimentaris per les formigues: a) petit (*Drosophila melanogaster*, mitjana pes: 1,1 mg); b) mitjà (*Tribolium confusum*, 2,2 mg); i c) gran (*Blattella germanica*, 55,8 mg; larva de *Calliphora vomitaria*, 55,9 mg; larva de *Tenebrio monitor*, 133,5 mg; *Gryllus bimaculatus*, 398,2 mg).

Nèctar

Vam utilitzar els transectes de les parcel·les control usats per mesurar la producció de llavors per comptar mensualment el número de flors de cada espècie de planta. Quan una espècie de planta tenia moltes flors, comptàvem el número de tiges florals, i calculàvem la mitjana de flors per tija d'una mostra de 20 tiges florals. Els valors de producció de nèctar per flor van ser obtinguts de la literatura (Herrera 1985; Petanidou & Smets 1995; Bosch *et al.* 1997). Per les espècies que no trobàvem referències, els assignàvem valors d'espècies molt pròximes del mateix gènere i/o amb morfologia floral similar. Calculàvem la quantitat total de nèctar produït mensualment per les diferents espècies de plantes en cada parcel·la. Simulàvem aquest recurs alimentari amb mel diluïda amb una quarta part del seu volum en aigua. La producció de nèctar de la literatura venia estimada en microlitres que transformàvem a mg a través del pes específic de la mel (1,18 g/cm³), per facilitar la seva manipulació. Aleatòriament distribuïem aquest recurs per l'àrea d'estudi en plats circulars de 1,5 cm d'alçada i 6 cm de diàmetre.

Melassa

La producció de melassa pels àfids es va estimar comptant el número d'àfids presents en les plantes incloses en sis subparcel·les de 4 m² distribuïdes aleatòriament en el transecte de 30 m² utilitzat per mesurar els altres recursos alimentaris. Per simplificar el mostreig, els grups d'àfids van ser classificats en tres categories: grups petits (5-25 àfids), grups de mida mitjana (26-50 àfids) i grups grans (>50 àfids). Del número total de grups d'àfids de diferents mides vam aproximar el número total d'àfids per subparcel·la i, extrapolant, el número total d'àfids per parcel·la control. Per obtenir mensualment la producció total de melassa, vam multiplicar el número d'àfids per parcel·la per la producció mitjana d'*Aphis fabae*, un dels àfids més representatius i abundants de la zona (Xavier Arnan observació personal), el qual produeix 133 µg de melassa per àfid i hora (Völkl *et al.* 1999). Vam simular aquest recurs alimentari amb mel diluïda amb una quarta part del seu volum en aigua que vam aportar de la mateixa manera que en el cas del nèctar.

Mostreig de la comunitat de formigues

Vam utilitzar trampes de caiguda per mesurar la composició i abundància de les formigues terrestres de cada parcel·la. Les trampes de caiguda consistien en gots de plàstic de 9,5 cm de fondària i 6,5 cm de diàmetre, parcialment omplerts amb una barreja d'aigua, etanol i sabó. Aquestes trampes són una eina comú en estudis de comunitats de formigues (Andersen 1992; Vanderwoude *et al.* 1997; Wolff & Debussche 1999, Rodrigo & Retana 2006). En cada parcel·la vam posar deu trampes de caiguda distribuïdes en dos transectes de 10 m (amb 2 m d'espai entre trampes i 10 m entre transectes). Les trampes es van col·locar en el centre de les parcel·les per reduir els efectes de límit. Els continguts de les deu trampes de cada parcel·la es van agrupar per obtenir una única mostra per parcel·la. Les formigues es van classificar en el laboratori fins a nivell d'espècie (basat en Bernard 1968 i Espadaler 1990, complementat amb la identificació d'alguns espècimens per Xavier Espadaler).

Al juny del 2003, just abans de l'aplicació dels tractaments, vam portar a terme un mostreig pretractaments per conèixer la composició de la formigues un any després del foc. Per analitzar els efectes dels diferents tractaments experimentals, la composició de formigues de les parcel·les van ser mostrejades altra vegada al 2004 i 2005. En aquests anys posttractaments, les trampes van estar exposades durant dos períodes contrastats dins del període normal d'activitat de la majoria d'espècies de formigues mediterrànies (Cros *et al.* 1997): a mitjans de maig (període primaveral) i a mitjans de juliol (període estival). En cada període de mostreig, les trampes van estar actives durant 7 dies. Les mostres dels dos períodes de cada parcel·la es van ajuntar per les anàlisis, és a dir, teníem només una mostra pel període d'activitat de les formigues. Així, les abundàncies de formigues representen el número de formigues per 10 trampes i 7 dies. També vam realitzar dos mostrejors (a mitjans de maig i mitjans de juliol) de la

comunitat de formigues del bosc no cremat que trobem al voltant del lloc experimental per identificar les espècies de formigues suposadament presents abans dels foc de 2002. Vam seleccionar quatre parcel·les no cremades amb pendent, orientació i composició de la vegetació similar a les parcel·les experimentals. Per avaluar la fauna de formigues en aquestes parcel·les, vam seguir la mateixa metodologia utilitzada en les parcel·les experimentals.

Anàlisi de dades

Per analitzar la composició i estructura de les comunitats de formigues en cada parcel·la, es van calcular els següents índexs: a) abundància total de formigues en les trapes; b) riquesa d'espècies (S); c) índex de diversitat de Shannon ($H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, on p_i és la proporció d'obreres de les i espècies en les trapes i S el número d'espècies); i d) índex de dominància numèrica de les dues espècies més abundants ($ID = 100 \cdot (y_1 + y_2 / y)$, on y_1 i y_2 són les abundàncies de les dues espècies més abundants i y és l'abundància total de totes les espècies de formigues en la parcel·la; és a dir, proporció de l'abundància total de formigues contribuïda per les dues espècies més comuns). Els efectes dels dos factors experimentals (ombra i recursos alimentaris) i any (2004 i 2005) sobre les variables que descriuen l'estructura i composició de les comunitats de formigues van ser analitzats utilitzant ANOVAs per blocs de mesures repetides, on ombra i recursos alimentaris eren els factors principals, i els valors de les variables en el primer i segon any després de l'inici de l'experiment eren les mesures repetides. Les dades d'abundància i dominància numèrica van ser transformades amb el logaritme i l'arc sinus de l'arrel quadrada, respectivament.

Les espècies recollides amb les trapes de caiguda van ser classificades en dos grups, dominants i subordinades, d'acord amb la seva posició en les jerarquies de dominància (seguint Cerdá *et al.* 1997; Retana & Cerdá 2000; Javier Retana dades no publicades). Aquests dos grups mostren diferències en presència i abundància depenent del recobriment vegetal, augmentant l'abundància d'espècies subordinades en zones desproveïdes de recobriment (Retana & Cerdá 2000). Per analitzar els efectes dels recursos alimentaris i ombra sobre la proporció d'aquests dos grups, es va portar a terme una ANOVA per blocs de mesures repetides, on ombra i recursos alimentaris eren els factors principals, i el percentatge de subordinades per parcel·la en el primer i segon any després de l'inici de l'experiment eren les mesures repetides. Les dades del percentatge de subordinades van ser transformades amb l'arc sinus de l'arrel quadrada.

La matriu de l'abundància de les espècies de formigues en els diferents tractaments experimentals (agrupant els valors de les quatre parcel·les del mateix tractament) va ser processada utilitzant una anàlisi de correspondències per generar un número petit de factors de les variables originals que explicaven millor la dispersió de les dades (Jongman *et al.* 1995).

Vam eliminar de la anàlisi cinc espècies (de les 21) que només eren presents en un bloc. De les coordenades del primer eix obtingudes en la anàlisi de correspondències, les espècies van ser agrupades en classes mitjançant una anàlisi d'agrupació utilitzant distàncies euclidianes i basat en unions simples (UPGMA) (veure Digby & Kempton 1987).

Per valorar l'efecte dels tractaments a nivell específic es va fer un test χ^2 per cada espècie de formiga amb la suma de l'abundància de les quatre parcel·les d'un mateix tractament al 2005 i els valors esperats si es distribuïssin a l'atzar (és a dir, el mateix nombre de formigues en cada tractament). Aquesta abundància mitjana per tractament s'ha utilitzat com a valor referència per estimar l'efecte de cada tractament sobre l'abundància de les espècies (és a dir, augment, disminució o manteniment de l'abundància respecte la mitjana dels quatre tractaments). Vuit espècies (de les 21) no es van analitzar perquè apareixien en menys de tres dels quatre tractaments; tot i això, es va mostrar l'efecte dels diferents tractaments sobre elles (excepte *M. graminicola*, sense presència en les parcel·les experimentals al 2005).

RESULTATS

Les variacions d'ombra i disponibilitat de recursos alimentaris en les parcel·les control durant els 28 mesos d'aquest estudi es mostren en la Figura 2. L'ombra incrementava molt ràpidament al 80-90 % a l'octubre de 2003, i a partir d'aquí mensualment hi ha variacions molt petites (Figura 2a). La producció de llavors variava al llarg de l'any i entre anys disminuint del 2003 al 2005, amb pics anuals al juliol de 2003, octubre de 2004 i juny de 2005 (Figura 2b). El nèctar i la melassa mostraven pics de producció a l'estiu, i decreixien del 2003 al 2005 (Figures 2c i 2d).

Vam capturar 9.181 obreres de formigues en les parcel·les experimentals, 2.934 (2.225 al maig i 709 al juliol) durant el primer any i 6.247 (4.941 al maig i 1.306 al juliol) durant el segon any després de l'inici de l'experiment. Aquestes formigues pertanyien a 21 espècies de tres subfamílies diferents (Taula 1). Vam trobar 20 espècies en el mostreig de 2003, abans del començament de l'experiment, i onze en les parcel·les no cremades (Taula 1). Tres espècies (*Camponotus lateralis*, *Temnothorax nylander*, *T. rabaudi*) trobades al 2003 i en les parcel·les no cremades no van ser trobades en les parcel·les experimentals al 2004 i 2005.

Taula 1. Llista d'espècies de formigues recollides amb les trapes de caiguda en els diferents mostrejos: parcel·les no cremades, parcel·les experimentals abans de l'experiment i les diferents parcel·les experimentals. Els números representen el número de parcel·les (0 a 4) de cada mostreig on les espècies eren presents. En el cas dels números mostrats pel mostreig realitzat abans de l'experiment, com hi havia 16 parcel·les, per comparar amb els altres mostrejos, vam dividir aquests valors per 4 per obtenir valors relatius entre 0 i 4. S'indica la posició en la jerarquia de dominància de cada espècie. Abreviatures: OA, ombra i recursos alimentaris; NO, recursos alimentaris però sense ombra; NA, ombra però sense recursos alimentaris; i NOA, ni ombra ni recursos alimentaris. Fonts de dades: 1, Cerdá *et al.* 1997, Retana & Cerdá 2000. *M. graminicola* només va ser trobada en una parcel·la experimental (NO), i no es mostra a la taula.

Espècies de formigues	<i>Jerarquia de dominància</i> ¹	<i>Parcel·les no cremades</i>	<i>Abans de l'experiment</i>	<i>Tractaments</i>			
				OA	NO	NA	NOA
Myrmicinae							
<i>Aphaenogaster gibbosa</i>	subordinada	0	0,5	2	1	0	0
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	subordinada	4	2,75	3	3	2	2
<i>Crematogaster scutellaris</i>	dominant	4	0	1	0	0	1
<i>Crematogaster sordidula</i>	subordinada	0	2	2	2	2	2
<i>Messor structor</i>	subordinada	0	0,75	2	3	0	2
<i>Pheidole pallidula</i>	dominant	2	1,5	4	4	4	4
<i>Solenopsis latro</i>	subordinada	0	0	1	0	1	0
<i>Temnothorax nylanderii</i>	subordinada	4	0,25	0	0	0	0
<i>Temnothorax rabaudi</i>	subordinada	4	0,5	0	0	0	0
<i>Temnothorax specularis</i>	subordinada	0	0,75	2	0	0	0
<i>Tetramorium caespitum</i>	dominant	3	1,25	1	0	0	1
<i>Tetramorium semilaeve</i>	dominant	0	0,75	1	2	0	0
Formicinae							
<i>Camponotus aethiops</i>	dominant	0	3,5	4	4	4	3
<i>Camponotus lateralis</i>	subordinada	4	0,5	0	0	0	0

<i>Camponotus piceus</i>	subordinada	0	1,5	4	0	0	2
<i>Camponotus sylvaticus</i>	dominant	2	2,5	4	2	3	3
<i>Cataglyphis ibericus</i>	subordinada	0	0	0	1	0	0
<i>Formica fusca</i>	subordinada	2	2,2	4	1	3	0
<i>Formica gagates</i>	subordinada	4	4	3	3	3	3
<i>Formica subrufa</i>	subordinada	0	0,25	1	1	1	1
<i>Lasius grandis</i>	dominant	0	2,25	4	2	3	2
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	subordinada	4	0,75	4	4	4	4
Dolichoderinae							
<i>Tapinoma nigerrimum</i>	dominant	0	1,25	1	2	1	3

Taula 3. Valors de F, significació (P) i graus de llibertat (g.l.) del test ANOVA per blocs de mesures repetides del efectes de l'ombra, recursos alimentaris i any (mesures repetides) sobre el percentatge de subordinades per parcel·la. Les dades del percentatge de subordinades van ser transformades amb l'arc sinus de l'arrel quadrada.

Font de variació	Percentatge de subordinades		
	g.l.	F	P
Recursos alimentaris (A)	1	0,8	0,392
Ombra (O)	1	0,3	0,620
Bloc	3	1,8	0,216
A x O	1	1,6	0,231
Any	1	0,0	0,992
Any x A	1	0,0	0,855
Any x O	1	2,7	0,134
Any x A x O	1	0,5	0,514
Error	9		

A través de tècniques d'ordenació i classificació vam identificar diferents grups d'espècies de formigues basat en la seva abundància en els diferents tractaments experimentals aplicats. Els primers dos eixos de la anàlisi de correspondències explicava el 91,3 % de la variació total de les dades (Figura 4). El primer eix separava espècies de formigues que estaven principalment presents en parcel·les amb la presència de només un dels dos factors experimentals d'aquelles que eren presents principalment en parcel·les amb cap o amb els dos factors experimentals. El segon eix separava les espècies que vivien en parcel·les sense ombra o recursos alimentaris dels altres grups d'espècies. El *dendrograma* realitzat amb mètodes de classificació jeràrquics ens permetia identificar tres grups d'espècies. El primer grup incloïa dues espècies de formiga (una dominant i una subordinada) que estaven pròximes al tractament NOA. El segon grup d'espècies reunia quatre espècies (tres subordinades i una dominant) que eren més abundants en els tractaments NO. El tercer grup d'espècies incloïa nou espècies (cinc subordinades i quatre dominants) que estaven principalment presents en àrees ombrejades amb suficients recursos alimentaris (OA). *Camponotus piceus* estava classificada sola i lluny dels diferents tractaments experimentals (Figura 3)

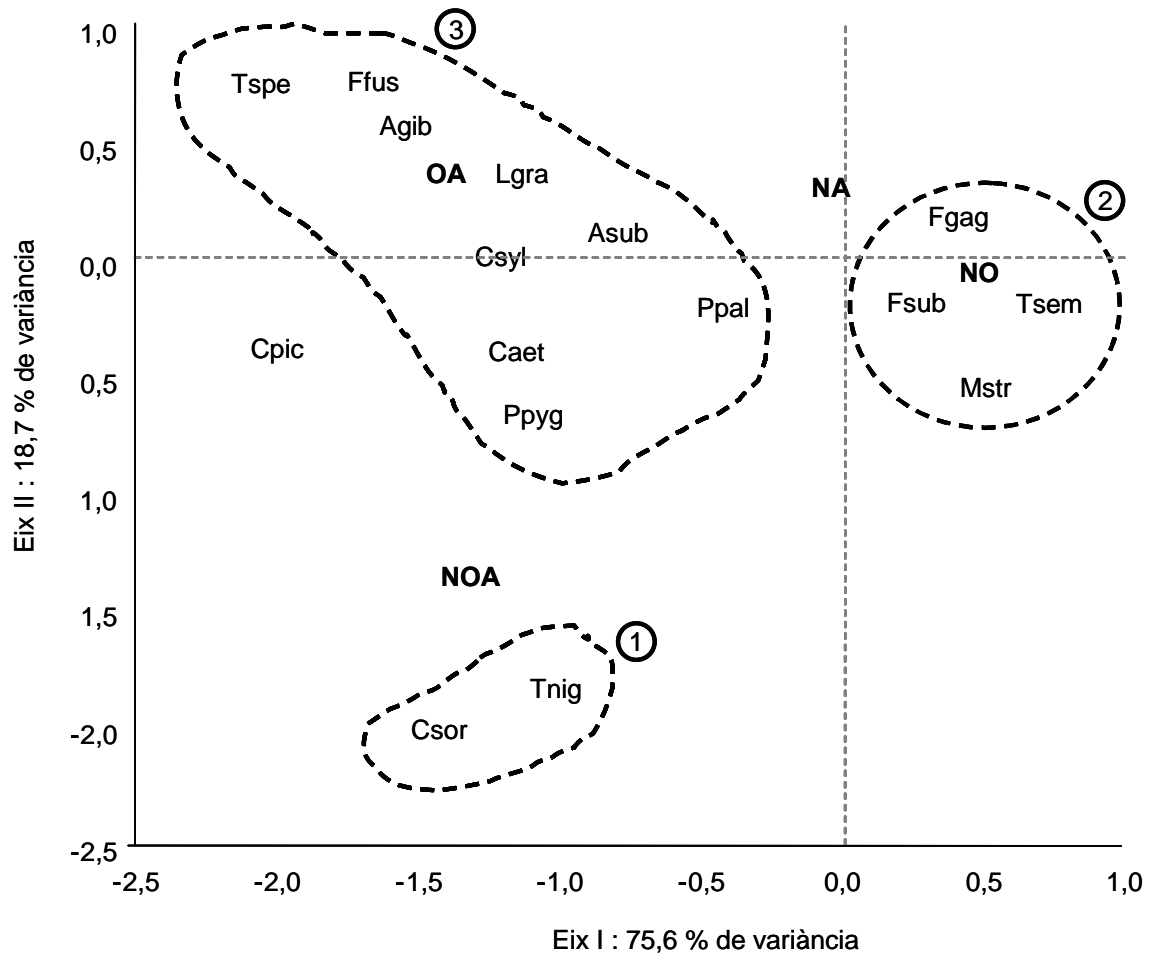


Figura 3. Representació de les espècies de formigues i els tractaments experimentals en els dos primers eixos obtinguts en la anàlisi de correspondències. Les línies trencades identifiquen els tres grups d'espècies definits en el dendrograma obtingut per mètodes de classificació jeràrquica. Abreviatures de les espècies de formigues: Agib (*Aphaenogaster gibbosa*), Asub (*A. subterranea*), Caet (*Camponotus aethiops*), Cpic (*C. piceus*), Csyl (*C. sylvaticus*), Csor (*Crematogaster sordidula*), Ffus (*Formica fusca*), Fgag (*F. gagates*), Fsub (*F. subrufa*), Lgra (*Lasius grandis*), Mstr (*Messor structor*), Ppal (*Pheidole pallidula*), Ppyg (*Plagiolepis pygmaea*), Tnig (*Tapinoma nigerrimum*), Tsem (*Tetramorium semilaeve*), Tspe (*Temnothorax specularis*). Abreviatures dels tractaments experimentals: OA (parcel·les control, recursos alimentaris i ombra no modificats), NO (eliminació de l'ombra), NA (eliminació dels recursos alimentaris), NOA (eliminació dels recursos alimentaris i de l'ombra).

De les tretze espècies analitzades amb tests χ^2 , deu mostraven diferències d'abundància entre els diferents tractaments, i una estava molt a prop de la significació (Taula 4). Cinc espècies augmentaven la seva abundància en el tractament NO (amb aliment però sense ombra), dues eren dominants i tres subordinades; d'aquestes, *F. gagates* també augmentava l'abundància en el tractament NA (amb ombra però sense aliment). Dues espècies veien augmentada la seva abundància en el tractament NOA (ni ombra ni recursos alimentaris). D'aquestes, una era dominant i l'altra subordinada, ambdues considerades com a tolerants a l'estrès. En el tractament OA (amb ombra i recursos alimentaris), quatre espècies incrementaven la seva abundància, de les quals tres eren dominants i una era subordinada; una de les dominants, *L. grandis*, també es veia afavorida en abundància pel tractament NA. De les set espècies que no es van poder testar (descartant *M. graminicola*), quatre espècies augmentaven la seva abundància en el tractament OA, dues en el NO i una en el NA; cap espècie augmentava la

seva abundància en el tractament NOA. En aquestes espècies, en la majoria de casos, més que augmentar la seva abundància en determinats tractaments, aquests eren els únics on estaven presents.

Taula 4. Valor de la χ^2 i la seva significació (P) per les anàlisis aplicades a les espècies de formigues trobades a les parcel·les experimentals. Vuit espècies (de les 21) no es van poder analitzar perquè apareixien en menys de tres dels quatre tractaments. En tots els casos els graus de llibertat eren 3. Es mostren els efectes de cada tractament sobre l'abundància de les espècies: +, abundància superior a la mitjana dels quatre tractaments; =, abundància semblant a la mitjana dels quatre tractaments; i -, abundància inferior a la mitjana dels quatre tractaments. Abreviatures tractaments: OA, ombra i recursos alimentaris; NO, recursos alimentaris sense ombra; NA, ombra sense recursos alimentaris; i NOA, ni ombra ni recursos alimentaris. *M. graminicola* només va ser trobada en una parcel·la experimental (NO) i al 2004, pel que no es mostra a la taula.

Espècie de formiga	χ^2	P	Efecte			
			OA	NO	NA	NOA
Myrmicinae						
<i>A. gibbosa</i>	—	—	+	=	-	-
<i>A. subterranea</i>	2,4	0,490	=	=	=	=
<i>C. scutellaris</i>	—	—	-	+	-	-
<i>C. sordidula</i>	14,7	0,002	=	-	-	+
<i>M. structor</i>	371,7	< 0,0001	-	+	-	-
<i>P. pallidula</i>	21,1	0,0001	=	+	=	-
<i>S. latro</i>	—	—	-	-	+	-
<i>T. specularis</i>	—	—	+	-	-	-
<i>T. semilaeve</i>	26,6	< 0,0001	-	+	-	-
<i>T. caespitum</i>	—	—	+	-	-	-
Formicinae						
<i>C. aethiops</i>	23,9	< 0,0001	+	=	-	=
<i>C. piceus</i>	—	—	+	-	-	=
<i>C. sylvaticus</i>	12,7	0,005	+	=	-	-
<i>C. ibericus</i>	—	—	-	+	-	-
<i>F. fusca</i>	29,5	< 0,0001	+	-	-	-
<i>F. gagates</i>	2096,5	< 0,0001	-	+	+	-
<i>F. subrufa</i>	60,3	< 0,0001	-	+	=	-
<i>L. grandis</i>	395,7	< 0,0001	+	-	+	-
<i>P. pygmaea</i>	4,1	0,253	=	=	=	=
Dolichoderinae						
<i>T. nigerrimum</i>	6,9	0,074	-	=	=	+

Taula 5. Resum del resultat de les prediccions fetes en les hipòtesis d'aquest treball. Abreviatures dels tractaments: NO, eliminació de l'ombra; NA, eliminació dels recursos alimentaris; i NOA, eliminació dels recursos alimentaris i de l'ombra.

Hipòtesi	Predicció	Tractament	Es compleix?
1	Disminució de l'abundància total	NA	No
1	Disminució de la riquesa	NA	Sí
2	Increment de l'abundància de subordinades	NO	No
3	Disminució de l'abundància total	NOA	No
3	Disminució de la riquesa	NOA	No
3	Increment de l'abundància d'espècies tolerants a l'estrès	NOA	Sí

DISCUSSIÓ

Aquest és un estudi pioner que analitza experimentalment els efectes de la vegetació a través de l'aportació d'ombra i aliment sobre l'estructura i composició de les comunitats d'insectes. Donades les dificultats intrínseques d'aquests tipus d'experiments a nivell de comunitat, els estudis trobats en la literatura fan referència als efectes de l'aportació d'aliment sobre la dinàmica de les poblacions d'una determinada espècie d'animal (Brown & Munger 1985; Simons & Martin 1990; Klenner & Krebs 1991; Richardson 1991; Predavec 2000). En el cas de les formigues, els estudis realitzats analitzen la densitat de colònies, la producció de sexuats i el creixement de la colònia en una espècie (Munger 1992; Deslippe & Savolainen 1994, 1995; Herbers & Banschbach 1998, 1999; Billick 2001), però mai avaluen l'estructura i composició de tota la comunitat. Els resultats obtinguts en aquest estudi parcialment confirmen la nostra primera hipòtesi (Taula 5), perquè hi ha una disminució en el número d'espècies de formigues quan no hi ha aportació de recursos alimentaris per la vegetació (Taula 2). En general, s'espera que el número d'espècies incrementi quan l'espectre de recursos alimentaris augmenta. Quan els recursos alimentaris de la vegetació no estan disponibles, les espècies ja presents tindran més dificultats per sobreviure, mentre aquelles arribades de nou no trobaran les condicions adequades per establir-se. La segona part d'aquesta hipòtesi no és confirmada pels nostres resultats (Taula 5), perquè no vam trobar una disminució en el número de formigues en l'àrea sense recursos alimentaris de la vegetació. Està acceptat que recursos alimentaris addicionals permet un increment del número d'individus en diferents grups animals (Lack 1954; Boutin 1990; Holloway & Schnell 1997; Predavec 2000; Johnson & Sherry 2001). En les formigues, alguns estudis constaten que l'aportació de recursos alimentaris addicionals incrementa el número d'obreres per niu (Herbers & Banschbach 1998, 1999; però veure Billick 2001), la

densitat de nius (Deslippe & Savolainen 1994) i el número d'espècies de formigues. No obstant, altres estudis suggereixen que la nova biomassa generada a partir d'aquest aliment addicional és assignat a la producció de noves reines fundadores (Deslippe & Savolainen 1994), és a dir, les colònies sobrealimentades podrien invertir més els recursos alimentaris en la reproducció (producció de sexuals) que en el creixement de la colònia (producció d'obreres).

Els resultats també mostren que la reducció d'ombra causava una disminució en la riquesa d'espècies de formigues (Taula 2). En els ecosistemes mediterranis, la temperatura és un factor limitant per l'activitat de recol·lecció de les espècies de formigues (Cros *et al.* 1997; Cerdá *et al.* 1998b). Nosaltres no hem mesurat les condicions ambientals, però el recobriment vegetal pot ser utilitzat com una mesura indirecta d'humitat i temperatura (Beer 1987), és a dir que la temperatura és més baixa i la humitat és més alta quan el percentatge d'ombra augmenta. No obstant, no esperàvem aquest resultat de disminució en la riquesa d'espècies en els hàbitats sense ombra. En les comunitats mediterrànies obertes, un ample rang tèrmic augmenta la diversitat d'espècies, perquè les diferents espècies són afavorides per diferents tipus de condicions tèrmiques, és a dir que canvis temporals en l'abundància de recol·lecció de les espècies (Cerdá *et al.* 1998c; Cros *et al.* 1997) permet un increment en l'abundància d'espècies i, consegüentment, en la diversitat d'espècies (Cerdá *et al.* 1997; Retana & Cerdá 2000). Per altra banda, en les comunitats amb ombra, el rang tèrmic disminueix i les espècies subordinades tolerants a les altes temperatures no poden explotar els recursos alimentaris a diferents temps que les dominants i són eliminades (Retana & Cerdá 2000). El número més gran d'espècies en aquests llocs ombrejats pot ser explicat utilitzant dos arguments: (i) és possible que les espècies subordinades tolerants a les altes temperatures encara no s'hagin establert en l'àrea, perquè dos o tres anys no és un llarg període de temps quan les formigues tenen que dispersar-se des de llocs llunyans; (ii) algunes espècies subordinades són críptiques i preferiblement viuen en hàbitat freds i humits (veure més endavant). El resultat global a nivell de comunitat és que el número d'espècies és encara més gran en les parcel·les amb ombra que les no ombrejades. Trobem també variacions interanuals en la riquesa d'espècies i l'abundància de formigues (Taula 2), de manera que la riquesa d'espècies i l'abundància total de formigues augmenta del primer al segon any d'experiment. Aquest patró podria estar relacionat amb la inherent variabilitat interanual de les comunitats de formigues, donat que no segueix el dels recursos alimentaris, els quals decreixen del primer al tercer any després del foc (Figura 2). Tot i això, les formigues podrien mostrar un major número d'obreres per un efecte de decalatge entre anys, obtenint més abundància l'any següent a un any de bonança. La disminució interanual de l'aliment podria ser la resposta de la vegetació a les variacions meteorològiques entre anys perquè, en particular el tercer any d'estudi va ser un any molt sec (Servei Meteorològic de Catalunya 2005). A més de la reducció d'aliment per condicions climàtiques adverses, hi ha també la reducció de les llavors i el nèctar seguint el patró successional de disminució al llarg del temps des de la pertorbació (Andersen 1988; Wolff & Debussche 1999).

Per altra banda, els nostres resultats no donen suport a la nostra segona hipòtesi (Taula 5) de trobar un increment d'espècies de formigues subordinades quan el percentatge d'ombra disminueix (veure Retana & Cerdá 2000). Aquest resultat podria mostrar que aquestes comunitats estan en un pas inicial del procés successional que no permet l'existència de jerarquies de dominància evidents. Els mostrejors en les parcel·les experimentals van ser realitzats dos o tres anys després del foc, quan els efectes de la pertorbació sobre tot el sistema són encara molt forts i els efectes de la competència sobre l'abundància de formigues encara no ha aconseguit els valors normals en aquests tipus d'hàbitats. D'altra banda, existeix algun estudi dels efectes de la fragmentació de l'hàbitat sobre la distribució espacial, densitat i persistència de nius de formigues (Braschler & Baur 2003) on es fan parcel·les quadrades experimentals més petites que les nostres. No troben diferències amb els controls al cap de tres anys de l'inici dels tractaments, però sí al cap de sis anys. En el nostre estudi, tres anys possiblement tampoc són suficients per apreciar-hi els efectes propis dels tractaments.

La primera part de la tercera hipòtesi sembla que no es compleix (Taula 5). Segons l'anàlisi de la variància no observem un efecte sinèrgic de l'ombra i els recursos alimentaris en la reducció del número d'espècies i/o abundància de formigues (Taula 2), tot i que es podria intuir un lleuger efecte segons els tests χ^2 aplicats a cada espècie i la anàlisi de correspondències. S'aprecia com en el tractament NOA hi ha un número inferior d'espècies que veien afavorida la seva abundància respecte els altres tractaments, exceptuant el tractament NA (Figura 3 i Taula 4). Encara que les variables que defineixen l'estructura de les comunitats de formigues gairebé no difereixin entre tractaments experimentals (Taula 2), la composició de formigues canviava considerablement (Taula 1). Altres estudis també mostren canvis en la composició de comunitats de formigues entre diferents tipus d'hàbitats (Lassau & Hochuli 2004; Lassau *et al.* 2005; Rodrigo & Retana 2006; Arnan *et al.* 2006). Aquests autors expliquen aquestes diferències per competència inter i intraespecífica per recursos alimentaris i de nidificació (Hölldobler & Wilson 1990) entre les espècies que han sobreviscut al foc i aquelles que intenten recolonitzar l'àrea. Els resultats obtinguts en la nostra àrea d'estudi ens permet definir tres grups d'espècies. Per una banda, hi ha dues espècies, *T. nigerrimum* i *C. sordidula*, que són abundants en àrees sense ombra i sense recursos alimentaris de la vegetació. Aquestes espècies augmenten la seva abundància en aquest tractament (Taula 4). Això confirma la segona part de la tercera hipòtesi (Taula 5), ja que són espècies típicament oportunistes amb una dieta generalista (Tinaut 1981; Cerdá & Retana 1988) que viuen en àrees obertes, pedregoses i solellades (Bernard 1968; Cros *et al.* 1997), és a dir, espècies tolerants a l'estrès. De les espècies aparegudes en aquest estudi, aquestes dues eren les úniques que les podem considerar tolerants a l'estrès, i la seva abundància era afavorida en el tractament NOA. El segon grup inclou quatre espècies que estaven associades a àrees obertes que reben recursos alimentaris (Figura 4). Aquestes espècies o (1) toleren les altes temperatures típiques d'aquests llocs sense ombra (Retana & Cerdá 2000), o (2) tenen una dieta total o parcialment

composada per llavors (Retana *et al.* 1991; Wolff & Debussche 1999), que són un recurs comú en aquests hàbitats oberts (Andersen 1988; Wolff & Debussche 1999). Les quatre espècies eren afavorides en aquest tractament NO (Taula 4). En el tercer grup, hi ha tant espècies subordinades com dominants amb requeriments més grans d'ombra i/o recursos alimentaris. Així, hi ha dues espècies de *Camponotus*, *C. sylvaticus* i *C. aethiops*, que són dominants en la jerarquia de dominància i tenen una dieta molt especialitzada basada en la melassa dels àfids (Retana *et al.* 1988, 1989). *Pheidole pallidula* és també una espècie dominant molt abundant en boscos (Cerdá *et al.* 1997) però també en altres tipus de vegetació (Arnan *et al.* 2006). En aquest grup hi ha també algunes espècies subordinades (*T. specularis*, *P. pygmaea*, *A. gibbosa* i *A. subterranea*) però amb diferents característiques d'aquelles trobades en el segon grup. Són espècies críptiques que no recol·lecten a temperatures elevades i viuen en àrees ombrejades, on coexisteixen amb dominants evitant-les. Una altra espècie d'aquest grup, *Formica fusca*, també és subordinada però té una mida més gran que les espècies críptiques i, com a diferència amb les altres espècies de *Formica* presents a l'àrea, és una formiga comú en els boscos centreeuropeus (Vepsäläinen *et al.* 2000). Algunes d'aquestes espècies mostraven poca presència entre els tractaments experimentals (Taula 1), especialment les considerades críptiques, pel que no van ser analitzades amb el test χ^2 , però veiem que pràcticament només apareixien en el tractament OA, el més proper al tercer grup d'espècies segons l'anàlisi de correspondències. Totes les espècies d'aquest grup analitzades amb la χ^2 , excepte una, mostraven augment de la seva abundància en el tractament OA (Taula 4).

Per concloure, és amplament acceptat que l'estructura i composició de les comunitats de formigues depèn de l'estructura de la vegetació (Roth *et al.* 1994; Perfecto & Snelling 1995; Retana & Cerdá 2000; Wang *et al.* 2001; Lassau & Hochuli 2004), però és molt difícil separar els diferents factors que estan inclosos dins del terme "vegetació" i analitzar els seus efectes sobre les formigues. Fins on sabem, aquest és el primer estudi que separa experimentalment l'ombra i els recursos alimentaris i analitza els seus efectes sobre tota la comunitat de formigues. Aquests factors afecten de manera diferent el número d'espècies presents en un lloc, i la proporció d'aquestes espècies, depèn de les seves característiques ecològiques. Els efectes dels dos factors són independents, i quan ambdós són presents no hi ha un efecte sinèrgic. Junt amb els recursos alimentaris i l'ombra, hi ha altres factors relacionats amb la vegetació que afectarien també les comunitats de formigues. Com a exemple, en l'àrea d'estudi hi ha tres espècies, *Temnothorax nylanderii*, *T. rabaudi* i *C. lateralis*, les quals eren presents en parcel·les no cremades i just abans de l'experiment (mostreig de 2003), però van desaparèixer en els mostrejos realitzats al 2004 i 2005 en les parcel·les experimentals. Les dues primeres espècies necessiten estructures relacionades amb la vegetació com a llocs de nidificació (Vepsäläinen *et al.* 2000; Foitzik *et al.* 2003) tant sigui en cavitats de les tiges, en aglans o pinyes com en branques en descomposició sobre el terra, mentre que la tercera encara que nidifica al terra, necessita d'estructures vegetals per recol·lectar (Redolfi *et al.* 1999). Aquestes espècies estan encara presents just després del foc (Taula 1), però l'absència de condicions

ambientals que elles troben en el bosc finalment determina que desapareguin de l'escenari postincendi. En les parcel·les experimentals, encara que el recobriment vegetal incrementa molt ràpidament després del foc (Figura 2a), la complexitat estructural és encara considerablement inferior que la de les àrees no cremades (dades no publicades), especialment degut a l'absència d'un estrat arbori ben constituït, que normalment aporta llocs de nidificació (Kaspari 1996). Estudis recents (Dunn 2000; Reyes-López et al. 2003; Philpott & Foster 2005; però Bestelmeyer & Schooley 1999) mostren com la riquesa i/o diversitat d'espècies és superior en zones amb arbres que en zones desproveïdes de recobriment. Això seria indicatiu que altres factors associats a la vegetació però diferents a l'ombra i als recursos alimentaris afectarien també les comunitats de formigues mediterrànies.

Referències

- Andersen, A.N. (1988) Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation of southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **13**, 285-293.
- Andersen, A.N. (1990) The use of ant communities to evaluate change in Australian terrestrial ecosystems: a review and a recipe. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **16**, 347-357.
- Andersen, A.N. (1992) Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *American Naturalist*, **140**, 401-420.
- Andersen, A.N. & Yen, A.L. (1985) Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, **10**, 25-30.
- Arnan, X., Rodrigo, A. & Retana, J. (2006) Post-fire recovery of Mediterranean ground ant communities' follows vegetation and dryness gradients. *Journal of Biogeography*, in press.
- Banks, P.B. & Dickman, C.R. (2000) Effects of winter food supplementation on reproduction, body mass, and numbers of small mammals in montane Australia. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1775-1783.
- Beer, J. (1987) Advantages, disadvantages and desirable characteristics of shade trees for coffee, cacao and tea. *Agroforestry Systems*, **5**, 3-13.
- Bernard, F. (1968) *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale. Collection Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen*. Masson, Paris.
- Bestelmeyer, B.T. & Schooley, R.L. (1999) The ants of the southern Sonoran desert: community structure and the role of trees. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 643-657.
- Bestelmeyer, B.T. & Wiens, J.A. (1996) The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine chaco. *Ecological Applications*, **6**, 1225-1240.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, A., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr., W.L., Delabie, J.H.C. & Silvestre, R. (2000) Field techniques for the study of ground-dwelling ants. *Ants: standard*

- methods for measuring and monitoring biodiversity*. (eds. Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Shultz, T.R.), pp. 122-144. Smithsonian Institution Press, Washington DC.
- Billick, I. (2001) Density dependence and colony growth in the ant species *Formica neorufibarbis*. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 895-905.
- Blüthgen, N., Stork, N.E. & Fiedler, K. (2004) Bottom-up control and co-occurrence in complex communities: honeydew and nectar determine a rainforest ant mosaic. *Oikos*, **106**, 344-358.
- Bosch, J., Retana, J. & Cerdá, X. (1997) Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, **109**, 583-591.
- Bosch, J., Alsina, A., Cerdá, X. & Retana, J. (1987) Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une fourmi. *Vie Milieu*, **37**, 237-242.
- Boutin, S. (1990) Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems, and the future. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 203-220.
- Braschler, B. & Baur, B. (2003) Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology*, **28**, 651-658.
- Brown, J.H. & Munger, J.C. (1985) Experimental manipulation of a desert rodent community: food addition and species removal. *Ecology*, **66**, 1545-1563.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1988) Descripción de la comunidad de hormigas de un prado sabanoide en Canet de Mar (Barcelona). *Ecología*, **2**, 333-341.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1994) Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants (*Messor bouvieri* and *Messor capitatus*, Hymenoptera: Formicidae) from Spain. *Journal of Applied Entomology*, **117**, 268-277.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998a) Prey size reverses the outcome of interference interactions of scavenger ants. *Oikos*, **82**, 99-110.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998c) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, **12**, 45-55.
- Cerdá, X., Retana, J. & Manzaneda, A. (1998b) The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, **117**, 404-412.
- Cerdá, X., Bosch, J., Alsina, A. & Retana, J. (1988) Dietary spectrum and activity patterns of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera, Formicidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, **24**, 69-75.
- Cerdá, X., Retana, J., Bosch, J. & Alsina, A. (1989) Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu*, **39**, 207-212.
- Cerdá, X., Retana, J., Bosch, J. & Alsina, A. (1990) Exploitation of food resources by the ant *Tapinoma nigerrimum*. *Acta Oecologia, Oecologia Generalis*, **10**, 419-429.

- Cros, S., Cerdá, X., & Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4**, 269-278.
- Deslippe, R.J. & Savolainen, R. (1994) Role of food supply in structuring a population of *Formica* ants. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 756-764.
- Deslippe, R.J. & Savolainen, R. (1995) Sex investment in a social insect: the proximate role of food. *Ecology*, **76**, 375-382.
- Digby, P. G. N. & Kempton, R. A. (1987) *Multivariate analysis of ecological communities*. Chapman & Hall, London.
- Dixon, A.F.G. (1975). Aphids and translocation. *Transport in Plants. I. Phloem Transport* (eds. Zimmermann, M.H. & Milburn, J.A.) Encyclopaedia of Plant Physiology 1, pp. 154-170. Springer, Berlin.
- Dunn, R.R. (2000) Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation*, **95**, 317-321.
- Espadaler, X. (1990) Claus per identificar les formigues (obreres) (Hymenoptera, Formicidae) del Vallès (Catalunya). *El medi Natural del Vallès. II Col·loqui de Naturalistes Vallesans*, pp. 117-127, ADENC-CEEM.
- Foitzik, S., Strätz, M. & Heinze, J. (2003) Ecology, life history and resource allocation in the ant, *Leptothorax nylanderii*. *Journal of Evolutionary Biology*, **16**, 670-680.
- Folkerts, G.W., Deyrup, M.A. & Sisson, D.C. (1993) Arthropods associated with xeric longleaf pine habitats in southeastern United States: a brief overview. *Proceedings of the Tall Timber Fire Ecology Conference, No. 18, the Longleaf Pine Ecosystems. Ecology, Restoration and Management* (ed. Hermann, S.M.), pp. 159-203. Tall Timbers Research Station, Tallahassee, Florida.
- Fox, B.J., Taylor, J.E. & Thompson P.T. (2003) Experimental manipulation of habitat structure: a retrogression of the small mammal succession. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 927-940.
- Gardner, S.M., Cabido, M.R., Valladares, G.R. & Diaz, S. (1995) The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 349-356.
- Gill, A. M., Groves, R. H. & Noble, I. R. (1981) *Fire and the Australian biota*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Hansen, R.A. (2000) Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, **81**, 1120-1132.
- Herbers, J.M. & Banschbach, V.S. (1998) Food supply and reproductive allocation in forest ants: repeated experiments give different results. *Oikos*, **83**, 145-151.
- Herbers, J.M. & Banschbach, V.S. (1999) Plasticity of social organization in a forest ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45**, 451-465.
- Herrera, J. (1985) Nectar secretion patterns in southern Spanish Mediterranean scrublands. *Israel Journal of Botany*, **34**, 47-58.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Springer, Berlin.

- Holloway, A.K. & Schnell, G.D. (1997) Relationship between numbers of the endangered American burying beetle *Nicrophorus americanus* Olivier (Coleoptera: Silphidae) and available food resources. *Biological Conservation*, **81**, 145-152.
- Hughes, L., Westoby, M. & Jurado, E. (1994) Convergence of elaiosome and insect prey: evidence from ant foraging behaviour and fatty acid composition. *Functional Ecology*, **8**, 358-365.
- Humphrey, J.W., Hawes, C., Peace, A.J., Ferris-Kaan, R. & Jukes, M.R. (1999) Relationships between insect diversity and habitat complexity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, **113**, 11-21.
- Johnson, M.D. & Sherry, T.W. (2001) Effects of food availability on the distribution of migratory warblers among habitats in Jamaica. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 546-560.
- Jongman, R.H.G., Ter Braak, C.J.F., & van Tongeren, O.F.R. (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kaspari, M. (1996) Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos*, **76**, 443-454.
- Klenner, W. & Krebs, C.J. (1991) Red squirrel population dynamics. I. The effect of supplemental food on demography. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 961-978.
- Lack, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford.
- Lassau, S.A. & Hochuli, D.F. (2004) Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, **27**, 157-164.
- Lassau, S.A., Cassis, G., Flemons, P.K.J., Wilkie, L. & Hochuli, D.F. (2005) Using high-resolution multi-spectral imagery to estimate habitat complexity in open-canopy forests: can we predict ant community patterns? *Ecography*, **28**, 495-504.
- Munger, J.C. (1992) Reproductive potential of colonies of desert harvester ants (*Pogonomyrmex desertorum*): effects of predation and food. *Oecologia*, **90**, 276-282.
- Naveh, Z. (1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, **29**, 199-208.
- Ne'eman, G., Lahav, H. & Izhaki, I. (1995) Recovery of vegetation in a natural east Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel as affected by management strategies. *Forest Ecology and Management*, **75**, 17-26.
- New, K.C. & Hanula, J.L. (1998) Effect of time elapsed after prescribed burning in longleaf pine stands on potential prey of the red-cockaded woodpecker. *Southern Journal of Applied Forestry*, **22**, 175-183
- Ordoñez, J.L., Franco, S. & Retana, J. (2004) Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience*, **11**, 296-304.
- Perfecto, I. & Snelling, R. (1995) Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications*, **5**, 1084-1097.
- Petanidou, T. & Smets, E. (1995) The potential of marginal lands for bees and apiculture: nectar secretion in Mediterranean shrublands. *Apidologie*, **26**, 39-52.

- Philpott, S.M. & Foster, P.F. (2005) Nest-site limitation in coffee agroecosystems: artificial nests maintain diversity of arboreal ants. *Ecological Applications*, **15**, 1478-1485.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S. & Willmer, P. (2003) Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, **101**, 103-112.
- Predavec, M. (2000) Food limitation in Australia desert rodents: experiments using supplementary feeding. *Oikos*, **91**, 512-522.
- Redolfi, I., Tinaut, A., Pascual, F. & Campos, M. (1999) Qualitative aspects of myrmecocenosis (Hym., Formicidae) in olive orchards with different agricultural management in Spain. *Journal of Applied Entomology*, **123**, 621-627.
- 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.
- Retana, J., Cerdá, X. & Espadaler, X. (1991) Coexistence of two sympatric ant species, *Pheidole pallidula* and *Tetramorium semilaeve* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, **17**, 29-40.
- Retana, J., Cerdá, X., Alsina, A. & Bosch, J. (1988) Field observations of the ant *Camponotus sylvaticus* (Hym. : Formicidae): diet and activity patterns. *Acta Oecologica*, **9**, 101-109.
- Retana, J., Cerdá, X., Cavia, V., Arnal, J. & Company, D. (1989) La comunidad de hormigas del Boalar de Jaca (Huesca). *Lucas Mallada*, **1**, 133-150.
- Reyes-López, J., Ruiz, N. & Fernández-Haeger, J. (2003) Community structure of ground-ants: the role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica*, **24**, 195-202.
- Richardson, J.S. (1991) Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. *Ecology*, **72**, 873-887.
- Rodrigo, A. & Retana, J. (2006) Post-fire recovery of ant communities in submediterranean *Pinus nigra* forests. *Ecography*, **29**, 1-9.
- Roth, D.S., Perfecto, I. & Ratchke, B. (1994) The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications*, **4**, 324-436.
- Roundup (2005) www.roundup.com
- Servei Meteorològic de Catalunya (2005) www.meteocat.com/butlleti/resum/resum0405.pdf
- Simons, L.S. & Martin, T.E. (1990) Food limitation of avian reproduction: an experiment with the cactus wren. *Ecology*, **71**, 869-876.
- Southwood, T.R.E. (1968) *Insect Abundance*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Spencer, R.J., Cavanough, V.C., Baxter, G.S. & Kennedy, M.S. (2005) Adult free zones in small mammal populations: response of Australian native rodents to reduced cover. *Austral Ecology*, **30**, 876-884.
- Sutherland, W.J. (1996) *Ecological census techniques. A Handbook*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tinaut, A. (1981) *Estudio de los Formícidos de Sierra Nevada*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, Granada.

- Vanderwoude, C., Andersen, A.N. & House, A.P.N. (1997) Community organisation, biogeography and seasonality of ants in an open forest of south-eastern Queensland. *Australian Journal of Zoology*, **45**, 523-537.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, J. & Vilén, J. (2000) Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici*, **37**, 135-149.
- Völkl, W., Woodring, J., Fischer, M., Lorenz, M.W. & Hoffman, K.H. (1999) Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia*, **118**, 483-491.
- Wang, C., Strazanac, J.S. & Butler, L. (2001) Association between (Hymenoptera: Formicidae) and habitat characteristics in oak-dominated mixed forests. *Environmental Entomology*, **30**, 842-848.
- Wolff, A. & Debussche, M. (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, **84**, 443-452.

CAPÍTOL IV

EFFECTES DE LA PREDACIÓ I DISPERSIÓ PER PART DE FORMIGUES GRANÍVORES SOBRE EL RECLUTAMENT DE TRES ESPÈCIES DE PLANTES MEDITERRÀNIES

INTRODUCCIÓ

El reclutament és un dels principals condicionants de la dinàmica de les poblacions i comunitats vegetals (Harper 1977; Silvertown & Lovett Doust 1993). El resultat final del reclutament de les espècies de plantes ve determinat per diferents processos, com són la producció de llavors, la dispersió abiòtica i la predació pre i postdispersió d'aquestes llavors, la seva germinació, i finalment l'establiment, supervivència i creixement de plàntules. Inicialment, la variabilitat interanual en la producció de llavors (Herrera *et al.* 1998; Greenberg 2000) i el patró de distribució dels adults implica importants fluctuacions temporals i espacials en el reclutament. El següent component crític de les variacions espacials en el reclutament de plàntules són els patrons de dispersió de llavors. Les variacions en el reclutament entre poblacions també depenen de la depredació pre i postdispersió per animals, que poden alterar substancialment la quantitat i distribució de les llavors disponibles (Schupp 1988, 1995; Willson & Whelan 1990), i poden determinar la carència de reclutament en moltes espècies (Crawley 1992; Schupp 1995; Schupp & Fuentes 1995). Finalment, el reclutament també depèn de la capacitat de germinació de les llavors supervivents i posteriorment de la supervivència i el creixement de les plàntules, processos que venen condicionats per la disponibilitat de microhàbitats favorables. Cada un d'aquests processos està condicionat per diferents factors biòtics i abiòtics (per exemple Reader 1993; Ostfeld *et al.* 1997; Blate *et al.* 1998).

Les formigues poden jugar un paper important en la dinàmica de les comunitats de plantes actuant com a agents depredadors i dispersius de llavors. La majoria d'estudis sobre la dispersió de llavors per formigues s'han centrat en la dispersió de llavors de plantes típicament mirmecocòriques que tenen llavors amb elaiosoma que són atractives per les formigues (Beattie 1985; Ohkawara & Higashi 1994; Boyd 1996; Manzaneda *et al.* 2005). No obstant, l'efecte de les formigues en la dispersió de les plantes no està restringit a les plantes mirmecocòriques, ja que llavors que no tenen elaiosoma i que són recollides per formigues poden finalment ser dispersades lluny de la planta mare (Levey & Byrne 1993; Detrain & Tasse 2000; Retana *et al.* 2004). Així, l'eliminació de llavors després de la dispersió pot ser predació de llavors però pot també representar el pas següent en un procés de dispersió de llavors en diferents etapes (Vander Wall *et al.* 2005a), ja que les llavors perdudes de camí al niu i aquelles extretes del niu i acumulades en piles de rebuig normalment eviten la competència parental i la predació dependent de la densitat i freqüentment són dipositades en microllocs favorables per la germinació (Levey & Byrne 1993; Ohkawara *et al.* 1996; Kalisz *et al.* 1999; Wang & Smith 2002).

L'acció de les formigues granívores sobre les llavors pot ser positiva o negativa depenent del balanç dels efectes dels seus processos de predació i dispersió sobre les poblacions de plantes. L'efecte de la predació es considerava que era negatiu perquè es menjaven les llavors (Andersen 1988; Schupp 1990; Díaz 1992; Auld & Denham 1999) i en general es pot

considerar que la depredació per formigues pot tenir un impacte negatiu en el reclutament de les plantes (Andersen 1987; Brown & Human 1997). No obstant, l'impacte de la predació de llavors sobre la mida de les poblacions de plantes pot ser molt variable depenent de les característiques pròpies de la planta: per plantes que tenen una baixa disponibilitat de llavors, la depredació pot limitar considerablement el seu establiment, mentre que per espècies amb una gran producció de llavors, la depredació d'un percentatge elevat de llavors no impedeix l'establiment d'un número suficient de plàntules que garantitzi la regeneració de l'espècie, doncs existeix un fenomen de saturació de les formigues que no són capaces de depredar totes les llavors (Andersen 1987; Ohkawara *et al.* 1996). Un altre factor important a l'hora de valorar l'impacte de la predació sobre la mida de les poblacions són les pròpies característiques del medi, en concret la disponibilitat d'hàbitats favorables per la germinació i establiment (Andersen 1989; Eriksson & Ehrlén 1992; Schöning *et al.* 2004). Així, quan la disponibilitat d'hàbitats és baixa i la producció de llavors és alta, hi pot haver una saturació d'hàbitats a on es poden establir les llavors, el que fa que la predació de les llavors restants no tingui importància en la dinàmica de les poblacions de plantes.

Per la seva part, no totes les llavors depredades són menjades, i per tant, són dispersades. Encara que les formigues granívores aconseguen curtes distàncies de dispersió (Davidson & Morton 1981; Davison 1982; Cerdan 1989), poden influir la distribució i desenvolupament de les plantes donat que redistribueixen les llavors a nous ambients, canviant les característiques ambientals en què la planta es desenvoluparà. Aquesta nova ubicació de les llavors pot beneficiar les plantes en molts sentits, però també pot tenir efectes negatius (Bond & Stock 1989; Feldman *et al.* 1999). Així, els hàbitats de destí de les llavors podria beneficiar un estadi del cicle de vida de la planta però no altres (Jordano & Herrera 1995; Schupp 1995; Zavala *et al.* 2000), i és per això que la dispersió podria ocasionar un conflicte entre les necessitats de dispersió de la planta, com l'escapament de la predació i evitar la competència parental (Holl Dobler & Wilson 1990) i els requeriments per un reclutament amb èxit en microhàbitats favorables per la germinació i establiment (Dean & Yeaton 1993; Kalisz *et al.* 1999; Wang & Smith 2002; Vander Wall *et al.* 2005a). La idoneïtat d'un hàbitat per les plantes difereix tant en factors abiòtics (per exemple en el règim de llum, nutrients, disponibilitat hídrica i propietats físiques del sòl) i biòtics (per exemple en l'abundància de predadors de llavors, patògens i competidors) (Maron 1997; Jinks & Mason 1998; Battaglia *et al.* 2000; Herrera 2002; Beckage & Clark 2003; Schafer & Kotanen 2004), l'efecte conjunt dels quals és el que influencia el reclutament i establiment de plàntules (Jordano & Herrera 1995). Així, en una comunitat vegetal trobem variacions espacials determinades per la proporció i característiques dels diferents hàbitats que hi trobem. A més, el grau d'idoneïtat d'un determinat hàbitat difereix entre les diferents espècies de plantes (Zavala *et al.* 2000; Flores & Briones 2001). Les formigues a través de predació de llavors, que acostuma a ser selectiva (Brown & Human 1997; Andersen *et al.* 2000; Detrain & Pasteels 2000; MacMahon *et al.* 2000; Willott *et al.* 2000; Azcárate *et al.* 2005), i la dispersió de llavors mitjançant la seva redistribució en diferents hàbitats a través de

la pèrdua de llavors de retorn al niu (Detrain & Tasse 2000; Retana *et al.* 2004) i l'acumulació de llavors a les piles de rebuig (Levey & Byrne 1993; Brown & Human 1997; Retana *et al.* 2004) a distàncies més llargues, poden afavorir o perjudicar el reclutament i establiment de les plantes.

En aquest estudi analitzem la relació entre els processos de predació i dispersió existents entre formigues granívores (*Messor barbarus* L., *M. bouvieri* Bond. i *M. capitatus* L.) i tres espècies de plantes que formen banc de llavors persistent (*Coronilla minima* L., *Dorycnium pentaphyllum* S. i *Fumana ericoides* C.) en un ambient heterogeni caracteritzat per diferents hàbitats que apareixen després d'un incendi. Aquestes espècies apareixen just després del foc i les seves poblacions en un primer moment depenen fonamentalment del banc de llavors creat abans de l'incendi. Aquestes tres espècies de plantes són coetànies ocupant estadis inicials en la successió postincendi però tenen una ocupació espacial diferent, no produeixen les mateixes quantitats de llavors i tenen distàncies de dispersió també diferents. Seguim els posteriors patrons de germinació i supervivència de plàntules d'aquestes espècies en els diferents hàbitats presents a la zona d'estudi per veure els efectes que té una redistribució de les llavors per part d'aquestes formigues. Per a analitzar això, seguim des de la producció de llavors, la dispersió abiòtica, la predació de llavors i la dispersió biòtica per formigues, a la germinació de les llavors i la supervivència de les plàntules, i integrem tots aquests estadis en un model demogràfic que permet veure com canvien les quantitats de llavors d'una fase a una altra del cicle vital de les plantes en els diferents hàbitats que trobem a l'àrea d'estudi. Amb aquest model volem valorar els efectes que poden ocasionar les formigues granívores sobre les poblacions d'aquestes espècies de plantes amb diferents propietats de dispersió i ocupació espacial.

MATERIAL I MÈTODES

Espècies de plantes i formigues estudiades

Les tres espècies vegetals estudiades són plantes que fan banc de llavors resistent al foc i que són capaces de germinar després d'un incendi (Thanos *et al.* 1992; Rodrigo & Retana 2000). Les tres espècies coexistien en l'àrea d'estudi en el moment que es va fer el treball de camp. *Fumana ericoides* (Cav.) Gandg. (Cistaceae) és l'espècie més petita de les tres estudiades. És una mata llenyosa més o menys laxa que no sobrepassa els 40 cm i que la trobem en brolles i pastures seques, bàsicament calcàries. Les flors són axil·lars. El fruit és una càpsula ovoide, amb 8 a 12 granes (pes llavor: 2,2 mg; dimensions llavor: 1,5 x 2 mm), sense cap mecanisme conegut de dispersió caient per gravetat després de la dehiscència del fruit. La floració i fructificació d'aquesta espècie és bimodal, amb un primer període de febrer a juliol, i un segon de setembre a octubre (Bolós *et al.* 1993). *Coronilla minima* L. (Fabaceae) és una mata més o menys llenyosa de no més de 45 cm d'alçada que també habita en pastures seques i brolles

calcàries. Les flors s'agrupen en inflorescències umbel·lifformes de 5 a 15 flors. El fruit és una llegum recta de 1-4 cm dividit en 2-5 segments amb una llavor transversovoide en cada cavitat (pes: 10,0 mg; dimensions: 1,0 x 3,5 mm); la dispersió es produeix per gravetat al trencar-se el fruit pels segments. La floració i fructificació va de maig a agost (Bolós *et al.* 1993). *Dorycnium pentaphyllum* Scop. (Fabaceae) és una mata llenyosa molt ramificada de 10-150 cm típica de matollars i pastures mediterrànies poc salines. Les flors s'agrupen en glomèruls de 5 a 15 flors. El fruit és una llegum oblongovoide amb 1(2) grana ovoide i maculada (pes: 3,2 mg; dimensions: 1,5 x 2,3 mm) que es dispersa per explosió bal·lística del fruit. La floració i fructificació d'aquesta planta dura 5 mesos, començant a florir a l'abril fins a l'agost (Bolós *et al.* 1993). Les llavors d'aquestes tres espècies estan dins el rang de mides de llavors que agafarien les formigues del gènere *Messor* (Detrain & Pasteels 2000; Detrain *et al.* 2000; Willott *et al.* 2000; Azcárate *et al.* 2005), i per tant, podem garantir la interacció entre els dos grups.

En l'àrea d'estudi hem trobat tres espècies de formigues granívores: *Messor barbarus*, *M. bouvieri* i *M. capitatus*. Aquestes espècies tenen una àmplia distribució mediterrània, principalment en hàbitats oberts i solellats (Bernard 1968). La seva dieta es compon bàsicament de llavors i, en menor mesura, d'algunes restes vegetals, cadàvers d'insecte, excrements i restes inorgàniques (Cerdá & Retana 1994, Azcárate *et al.* 2005). Aquestes espècies difereixen en el sistema físic de castes: mentre que *M. bouvieri* presenta un petit polimorfisme, *M. barbarus* i *M. capitatus* són espècies altament polimòrfiques (Retana & Cerdá 1994, Heredia & Detrain 2005). A l'hora de buscar aliment, aquestes tres espècies tenen estratègies diferents, tot i que les tres espècies poden utilitzar estratègies de recol·lecció mixtes que consisteixen en recol·lecció individual i formant pistes. Mentre que *M. barbarus* acostuma a formar un sistema complex de pistes estretes permanents (López *et al.* 1993, 1994) amb una llargada de fins a uns 25 m (Detrain *et al.* 2000), les obreres de *M. bouvieri* també acostumen a formar pistes estretes però aquestes són temporals de 1,5-10 m que roten al voltant del niu depenent de la densitat de llavors (Cerdá & Retana 1994; Retana *et al.* 2004); per la seva part, les obreres de *M. capitatus* acostumen a utilitzar més freqüentment una recol·lecció d'aliment individual (Cerdá & Retana 1994). L'activitat estacional de les colònies d'aquestes tres espècies de formigues granívores s'estén al llarg de tot l'any, tot i que de desembre a abril només es veuen ocasionalment obreres fora dels nius (Cerdá & Retana 1994). L'activitat més gran de les formigues granívores fora del niu és a la tardor (Cros *et al.* 1997).

Àrea d'estudi i caracterització dels tipus d'hàbitats considerats

Aquest treball es va realitzar durant els anys 2004 i 2005 en una zona que es va cremar l'estiu de 2003 a Castellbell i el Vilar, Barcelona (NE Espanya; 1°51', 41°39'), situat a 260 m per sobre del nivell del mar. El clima és típicament mediterrani, amb 564,5 mm de precipitació mitjana anual, i unes temperatures mensuals mitjanes amb un màxim de 29,3 °C a l'agost, i un mínim de 1,4 °C al gener. La vegetació anterior a l'incendi era un bosc de *Pinus halepensis*, amb pins

que havien estat replantats feia 16 anys després d'un altre gran incendi. El foc va ser de gran intensitat i va eliminar tota la vegetació al llarg de 394 ha. La vegetació resultant en els dos primers anys després del foc, en els quals es realitzà l'estudi, era una alternança de zones nues, amb herbassars bàsicament dominats per *Brachypodium phoenicoides* i *Aphyllantes monspeliensis*, i zones caracteritzades per la presència d'arbustos de mida petita (per exemple *Pistacia lentiscus*, *Rosmarinus officinalis* i *D. pentaphyllum*) i de mates (per exemple *Thymus vulgaris* i *C. minima*). La comunitat de formigues granívores que trobem en la zona d'estudi està caracteritzada per *Messor barbarus*, *M. bouvieri* i *M. capitatus*, tot i que també hi ha la presència de *Pheidole pallidula* i *Tetramorium caespitum*, espècies omnívores que esporàdicament poden agafar algunes llavors.

La zona d'estudi es podia caracteritzar bàsicament per la presència de quatre microhàbitats diferents:

- Sòl nu. Vegetació pràcticament nul·la. Era el majoritari després del foc i es va mantenir en algunes zones per haver-s'hi implantat molt poques plantes.
- Vegetació baixa. Zones ocupades principalment per estrat herbaci i/o individus amb poca alçada (<40 cm) de mates i/o arbustos que feia poc temps que s'havien implantat. La seva presència no era uniforme, quedaven molts espais nus. Estava dominat principalment per individus dispersos de *F. ericoides*, *Coris monspeliensis*, *Anagallis arvensis* i/o altres plantes anuals.
- Vegetació baixa densa. Com l'anterior, però creant pocs espais nus; hi havia més densitat de plantes o les que hi havia aportaven un important recobriment en amplada. Estava dominat principalment per espècies com *A. monspeliensis*, *C. minima* i/o espècies llenyoses que encara no havien assolit una alçada considerable.
- Vegetació alta. Qualsevol tipus de vegetació que sobrepassava els 40 cm. Estava dominat principalment pel fenàs (*B. phoenicoides*) i/o altres gramínies, i en menor grau per espècies llenyoses que ja tenien una mida considerable, com *P. lentiscus*, *Quercus coccifera*, *Q. ilex* i *D. pentaphyllum*.

Per caracteritzar els diferents microhàbitats es van analitzar una sèrie de característiques ambientals que poden influir en el comportament de les formigues i en la germinació i/o presència de les espècies vegetals estudiades:

- Llum. Vam mesurar la reducció de la radiació fotosintèticament activa (PAR) mitjançant un ceptòmetre (Decagon). Les mesures es realitzaven a nivell de terra, i per cada una es prenia també un valor de PAR de referència per sobre de la vegetació. El valor de PAR de cada microhàbitat era el percentatge de PAR que arribava a nivell de terra respecte al valor referència. Es van mostrejar 5 rèpliques per cada hàbitat. Les mesures es van fer a la primavera i a l'estiu de 2005.
- Temperatura. Vam utilitzar el registrador continu de temperatures *Stow Away Tidbit Temp Logger*. Els registradors van romandre durant 10 dies a la primavera (del 20 al 30

de maig) i a l'estiu (del 3 al 13 d'agost) de 2005 a camp, i es programaren perquè efectuassin registres a intervals de mitja hora. Es van realitzar 3 rèpliques per cada hàbitat. L'estrès tèrmic que pateixen les plantes i/o les formigues en cada tipus d'hàbitat es va calcular com la proporció de registres amb valors superiors a 35 °C (Ordoñez *et al.* 2004).

- Humitat del sòl. Es van realitzar mesures amb TDR (Tektromix 1502 CTRD) utilitzant sondes fixes de 20 cm de profunditat. Les mesures es van fer en tres dies consecutius a la primavera i a l'estiu de 2005. Es van mesurar 5 rèpliques per cada hàbitat.
- Pes sec de la vegetació herbàcia. Junt amb la llum (PAR) ens dona una idea de la densitat de la vegetació, que està relacionada amb la quantitat de recursos disponibles en termes de quantitat de llavors i altres materials vegetals que podrien aprofitar les formigues granívores (López *et al.* 1994). A principis d'estiu de 2005, la vegetació herbàcia de 5 quadrats de 0,25 m² (0,5 x 0,5 m) per cada hàbitat es va tallar, assecat i pesar.

Per observar com es diferenciaven els diferents microhàbitats segons aquestes variables vam realitzar una ANOVA de dos factors (tipus d'hàbitat i època de mostreig) per cada variable, excepte pel pes sec on es va fer una ANOVA d'un sol factor (tipus d'hàbitat). En el cas de la PAR i el pes sec les dades es van transformar mitjançant l'arc sinus de l'arrel quadrada i el logaritme neperià respectivament. Els resultats obtinguts mostraven diferències en aquestes característiques entre els hàbitats que detallem a continuació.

- Llum. L'anàlisi de la variància mostra diferències en els diferents hàbitats respecte a la llum fotosintèticament activa (PAR) que hi penetra (F=33,6; p<0,0001; g.ll.=3), de manera que els quatre hàbitats difereixen, essent en sòl nu on hi arriba més llum, després en vegetació baixa, seguida per vegetació alta, i en vegetació baixa densa és on hi ha menys llum (Figura 1a). No hi ha efecte de l'època de mostreig (F=0,4; p=0,540; g.ll.=1), però sí de la interacció amb el factor hàbitat (F=3,4; p=0,020; g.ll.=3): en sòl nu no hi ha diferències entre l'època de mostreig, en canvi sí en la vegetació baixa i vegetació alta penetrant més llum al maig que a l'agost mentre que en la vegetació baixa densa succeeix el contrari.
- Temperatura. S'ha trobat diferències significatives entre els diferents hàbitats (F=9,0; p=0,001; g.ll.=3): el percentatge de valors de temperatura per sobre de 35°C en sòl nu és igual que en vegetació baixa i és superior que en la vegetació baixa densa que no difereix de la vegetació alta (Figura 1b). No s'ha trobat diferències entre l'època de mostreig (F=4,0; p=0,063; g.ll.=1). No hi ha efecte de la interacció entre hàbitat i mostreig (F=0,9; p=0,450; g.ll.=3).
- Humitat del sòl. Existeixen diferències en la humitat del sòl entre mostrejors (F=7,2; p=0,012; g.ll.=1) de manera que al maig (mitjana ± E.E.: 0,024 ± 0,005 m³/m³) la humitat del sòl és superior que a l'agost (-0,029 ± 0,005 m³/m³). No hi ha diferències

entre hàbitats ($F=1,1$; $p=0,350$; $g.l.l.=3$) ni de la seva interacció amb mostreig ($F=0,6$; $p=0,637$; $g.l.l.=3$).

- Pes sec de la vegetació herbàcia. Existeixen diferències en el pes sec de la vegetació dels diferents hàbitats ($F=60,7$; $p<0,0001$; $g.l.l.=3$). En vegetació alta i vegetació baixa densa hi ha més pes sec que en vegetació baixa, i aquí n'hi ha més que en sòl nu (Figura 1c).

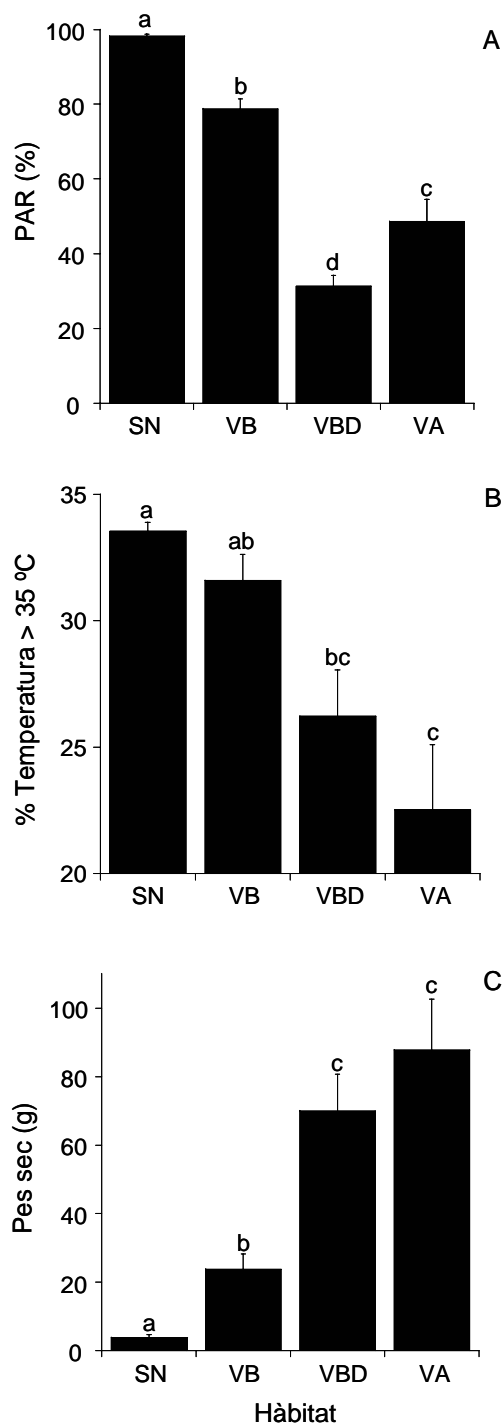


Figura 1. Valors mitjans (+ E.E.) en cada hàbitat de: a) PAR (%); b) temperatura superior a 35°C; i c) pes sec de la vegetació herbàcia (en grams). Abreviatures: SN, sòl nu; VB, vegetació baixa; VBD, vegetació baixa densa; i VA, vegetació alta. Les lletres indiquen diferències significatives entre hàbitats segons la prova *a posteriori* de Tukey ($p<0,05$).

Mostreig de camp i anàlisi de les dades

Caracterització de l'àrea d'estudi: proporció d'hàbitats i distribució d'individus de les espècies vegetals

Dins l'àrea d'estudi es va mapejar una àrea de 1.700 m² en un sistema de coordenades, dividint el total de l'àrea en una xarxa de quadrats de 0,25 m² (0,5 x 0,5 m). Cada quadrat es va caracteritzar segons el tipus d'hàbitat (sòl nu, vegetació baixa, vegetació baixa densa i vegetació alta), per la presència o absència de les diferents espècies de plantes estudiades (*C. minima*, *D. pentaphyllum* i *F. ericoides*) i per la presència o absència de sortides de nius d'alguna de les tres espècies de *Messor* estudiades. Aquest mostreig es va fer a finals de juny de 2005. L'àrea mapejada constava d'un total de 7.066 cel·les de 0,25 m². A través d'una anàlisi de contingència múltiple vam analitzar si l'àrea d'estudi estava més representada per uns determinats hàbitats i si les espècies de plantes tenien una ocupació diferencial d'aquests hàbitats. En la anàlisi vam introduir tres factors (espècie de planta, hàbitat i presència/absència de plantes) i les freqüències eren el número de quadrats. Observàvem que aquesta àrea estava representada en major grau per vegetació baixa i alta, seguides de vegetació baixa densa, i el sòl nu tenia poca representació (Taula 1). L'espècie que ocupava més hàbitats era *F. ericoides*, seguida de *C. minima*, i *D. pentaphyllum* tenia baixa presència (Taula 1). *F. ericoides* i *C. minima* les trobàvem sobretot en hàbitats de vegetació baixa, i *D. pentaphyllum* en hàbitats de vegetació alta (Taula 1). Dins aquests 1.700 m² trobàvem 15 colònies de *M. barbarus*, 7 de *M. capitatus* i 5 de *M. bouvieri*.

Taula 1. Caracterització de l'àrea mapejada segons els diferents tipus d'hàbitats i la presència de les tres espècies de plantes en ells. Poden existir cel·les sense la presència de cap espècie o amb la presència de més d'una.

Espècie de planta	Sòl Nu	Vegetació Baixa	Vegetació Baixa Densa	Vegetació alta	TOTAL cel·les
<i>Coronilla minima</i>	103 (5 %)	823 (41 %)	534 (26 %)	566 (28 %)	2.026 (29 %)
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	24 (3 %)	255 (29 %)	199 (22 %)	402 (46 %)	880 (13 %)
<i>Fumana ericoides</i>	276 (8 %)	1.482 (44 %)	599 (18 %)	1.009 (30 %)	3.366 (48 %)
Cap	399 (16 %)	659 (26 %)	302 (12 %)	1.159 (46 %)	2.519 (36 %)
TOTAL cel·les	761 (11 %)	2.514 (35 %)	1.183 (17 %)	2.608 (37 %)	7.066 (100 %)

Producció de llavors i densitat d'individus

La producció de llavors la vam mesurar agafant 10 individus de cada espècie de planta per hàbitat i comptant el número de fruits en el pic de màxima producció per cada espècie. Vam agafar 50 fruits a l'atzar entre diferents individus i vam calcular una mitjana de llavors per fruit. També es va comptar el número d'individus d'adults de cada espècie en 50 quadrats (0,5 x 0,5 m, 0,25 m²) de cada tipus d'hàbitat, per saber la densitat de cada espècie en cada hàbitat. La producció de llavors d'una espècie en la zona la vam calcular extrapolant a partir de la producció de llavors per individu en cada tipus d'hàbitat i de la densitat d'individus i abundància d'hàbitats mesurada a partir del mostreig del mapa de la zona. Per veure si la producció de llavors diferia entre espècies i hàbitats, es va fer una ANOVA de dos factors on els dos factors principals eren espècie i hàbitat i la variable depenent el número de llavors per individu. Es va fer una altra ANOVA de dos factors per veure si la densitat d'individus era diferent entre espècies i hàbitats. En els dos casos, les dades es van normalitzar amb el $\ln x + 1$.

Dispersió abiòtica de les llavors

Cinc plantes de cada espècie al camp es varen envoltar per la base amb un plàstic circular de 1,5 m de radi col·locat al terra i impregnat de Tanglefoot (The Tanglefoot Company, Michigan, USA) per tal de recollir les llavors que cauen i evitar la seva depredació per formigues granívores. Un mes després, es va retirar el plàstic i al laboratori es va mesurar la distància a què estaven totes les llavors de la base de la planta. Aquest estudi es va realitzar en moments diferents per cada espècie, essent el moment òptim quan la majoria de fruits de la planta estan arribant a la maduresa. Les corbes mitjanes de dispersió de les tres espècies es van comparar mitjançant una khi quadrat.

Taxa de predació de llavors

Per avaluar la taxa de predació de les llavors de les tres espècies vegetals en els diferents hàbitats per part de les formigues granívores, vam utilitzar tubs de plàstic de 7 mm de diàmetre (6 de llum) i 6 cm de llargada, on s'hi va col·locar una llavor en el punt mig del seu interior. En aquests tubs només hi podien accedir petits invertebrats, amb el què s'evitava la predació per part de ratolins i ocells, grups d'animals que junt amb les formigues granívores poden tenir un gran impacte sobre l'abundància de llavors en les comunitats vegetals (Vander Wall *et al.* 2005a, b), tot i que aquests vertebrats no solen menjar llavors tan petites. Per cada un dels 4 hàbitats es van fer 4 rèpliques, i en cada una es van col·locar 10 tubs, amb la corresponent llavor, arran de terra i subjectats a aquest mitjançant filferro; això feia un total de 160 llavors per espècie. Aquest mostreig es va fer en dos moments diferents dins el període d'activitat de les tres espècies de *Messor*, a l'estiu (juliol de 2005) i a la tardor (setembre-octubre de 2004), i van ser revisades 30 dies després. Les llavors ofertes es van recol·lectar a l'àrea d'estudi. Es va fer

una ANOVA de tres factors (època de mostreig, tipus d'hàbitat i espècie de planta) per analitzar si la taxa de predació després de 30 dies per part de les formigues granívores diferia segons aquests tres factors. Les dades es van transformar mitjançant l'arc sinus de l'arrel quadrada.

Dispersió per pèrdua de llavors en les pistes de les formigues

Per avaluar el percentatge de llavors que eren agafades per les formigues i que eren dispersades (no menjades i allunyades de la planta mare) i la distància de dispersió, vam quantificar les pèrdues de llavors per part de les obreres de *M. barbarus*, *M. bouvieri* i *M. capitatus* que retornaven carregades al niu. Les formigues agafaven tant llavors com fruits, però a partir d'ara sempre ens referirem a llavor, ja que majoritàriament agafaven aquest recurs. Es van seguir obreres que portaven llavors d'alguna de les tres espècies vegetals estudiades des del moment que agafaven la llavor (espontàniament o oferta per l'observador) fins que arribaven al niu o la perdien. Les llavors ofertes es van recol·lectar a l'àrea d'estudi. Es mesurava la distància a què es movia la llavor (al niu o al lloc de pèrdua). A més, cada 25 cm s'anotava el tipus d'hàbitat pel que passava la formiga i en el cas de perdre la llavor, en quin hàbitat la perdia. Per cada combinació d'espècie de planta i espècie de formiga es van realitzar aproximadament 50 mesures en 5 nius diferents (aproximadament 250 mesures). Així, vam seguir 2.251 formigues carregades amb llavors, 898 formigues de *Messor barbarus*, 749 de *M. bouvieri* i 604 de *M. capitatus*, que corresponien a 821 mesures amb *Coronilla minima*, 708 amb *Dorycnium pentaphyllum* i 722 amb *Fumana ericoides*. Aquestes mesures es van fer en diferents èpoques al llarg dels anys 2004 i 2005, amb una duració total del període d'observació d'unes 400 hores. Per observar si les tres espècies de formigues granívores perdien de manera diferencial les tres espècies de llavors, es va fer una ANOVA de dos factors on els factors principals eren l'espècie de formiga i de planta i la variable dependent era el percentatge de pèrdua d'aquestes llavors. Les rèpliques eren els cinc nius. Es va realitzar una taula de contingència múltiple per analitzar si la pèrdua de llavors era diferencial entre els diferents tipus d'hàbitats segons les característiques d'aquests, i observar si el patró diferia per espècie de formiga i/o de planta. Els factors que vam entrar en aquesta taula eren espècie de formiga (F), espècie de planta (P), tipus d'hàbitat (H), pèrdua/no pèrdua (D) i les freqüències eren el número de quadrats per on passaven les formigues i perdien o no perdien la llavor. Les distàncies de dispersió degudes a aquestes pèrdues també van ser analitzades per veure si diferien entre espècies de formigues i/o espècies de plantes. Es va fer una ANOVA de dos factors, on eren espècie de formiga i espècie de planta els factors principals i la distància de pèrdua la variable dependent. Les rèpliques eren totes les llavors perdudes. En aquest cas les dades es van transformar mitjançant l'arrel quadrada. Es van comparar les corbes de dispersió degudes a les pèrdues de llavors per part de les tres espècies de formiga amb un test de khi quadrat per les corbes de dispersió de les formigues i un altre per les corbes de dispersió de les plantes. Per avaluar si l'efecte que poden tenir aquestes pèrdues en la zona estudiada es dona a l'atzar o es dona més en algunes zones determinades, és a dir, si les formigues

granívores formen les seves pistes o fan recol·lecció individual per uns determinats tipus d'hàbitats enloc de seguir trajectes aleatoris, es va fer un test khi quadrat per cada espècie de formiga amb les dades de les tres espècies de plantes. En aquestes anàlisis en una columna teníem el número d'hàbitats de cada tipus per on les formigues passaven i en l'altra columna el número d'hàbitats de cada tipus per on no havien passat les formigues del total de l'àrea estudiada (donat que els hàbitats de pas mesurats de les formigues eren de 0,06 m² i els hàbitats mesurats en l'àrea d'estudi eren de 0,25 m², per equiparar la unitat de mesura vam multiplicar el número d'hàbitats de cada tipus de l'àrea d'estudi per quatre).

Dispersió per eliminació de llavors viables en les piles de rebuig

Per avaluar el número de llavors de cada una de les tres espècies de plantes estudiades dipositades en les piles de rebuig dels nius de *M. barbarus*, *M. bouvieri* i *M. capitatus*, i per tant no consumides i amb germinació potencial, es va netejar l'entrada de 5 nius de cada espècie de formiga. Deu dies després les piles de rebuig produïdes en aquests nius eren recollides i portades al laboratori, on es comptava el número de llavors i fruits de cada una d'aquestes espècies vegetals. Aquest mostreig es va repetir en diferents èpoques de l'any (juny, agost i octubre), incidint en els diferents moments de fructificació de les tres espècies de plantes per tal de tenir dades de totes. Per determinar les distàncies potencials a les quals les llavors podrien ser dispersades si són tretes a les piles de rebuig, vam mesurar a camp la longitud de les pistes temporals de diferents nius de les tres espècies de formigues durant dies no consecutius al llarg de tot l'any.

Per estimar el percentatge de llavors de les dues espècies de plantes tretes a les piles de rebuig dels nius de les tres espècies de formigues respecte el total recol·lectat, vam relacionar el número de llavors trobades en les piles de rebuig amb el total de llavors entrades al niu durant els 10 dies en els quals es van generar les piles de rebuig que nosaltres vam analitzar. El número total de llavors de cada espècie (NLL_i) transportades al niu durant aquest període de temps el vam calcular com:

$$NLL_i = NOT \times \% ETLL \times \% LL_iD \times 10 \text{ dies}$$

on NOT és el número total d'obreres tornant al niu per dia i niu, % ETLL és l'eficiència en el transport de llavors (proporció d'obreres carregades), i LL_iD és la proporció de llavors de l'espècie *i* en la dieta dels nius de l'espècie de formiga considerada. Aquestes mesures es van realitzar en 5 nius diferents per cada espècie de formiga. En cada niu, durant 3 dies aleatoris (dels 10) es va mesurar l'activitat i la importància de cada una de les llavors estudiades en la dieta d'aquestes espècies de formigues. L'activitat es va mesurar comptant el número d'obreres carregades i no carregades retornant al niu durant dos minuts per hora durant tot el període d'activitat diari. Els valors per hora són obtinguts per extrapolació, i els valors diaris els obtenim amb la suma dels valors de totes les hores. Pel que fa a la importància en la dieta de les tres espècies de formigues granívores, 50 objectes portats al niu per les obreres de cada niu van

ser recollits per una posterior identificació al laboratori. Vam calcular la proporció de llavors de cada una de les espècies de plantes.

Amb l'objectiu d'analitzar si existien diferències entre espècies de formigues i de plantes en la taxa de sortida de llavors, es va fer una ANOVA de dos factors, on els factors principals eren espècie de formiga i espècie de planta i la variable depenent era la taxa de sortida de llavors. Els diferents nius eren les rèpliques. Les dades es van normalitzar mitjançant l'arc sinus de l'arrel quadrada. Per observar si podia existir un efecte diferencial de l'eliminació de llavors viables en les piles de rebuig entre els diferents hàbitats i les diferents espècies de formiga, vam localitzar tots els nius possibles de *M. barbarus* (98), *M. bouvieri* (35) i *M. capitatus* (31) en una àrea més gran que l'estudiada i vam anotar en quin tipus d'hàbitat estaven. Mitjançant un test de khi quadrat vam testar les diferències en presència de niu en els diferents hàbitats de les tres espècies de formiga estudiades. Per analitzar si existien diferències entre espècies de formigues en la longitud de les seves pistes es va fer una ANOVA d'un factor (espècie de formiga) amb la longitud de les pistes com a variable depenent. Les dades es van normalitzar amb l'arrel quadrada.

Taxa de germinació de llavors

Per avaluar la taxa de germinació de les diferents espècies vegetals i en els diferents tipus d'hàbitats, vam utilitzar torretes Teku (11 x 11 x 12 cm) foradades en els seus costats, que les vam enterrar deixant-les 2 cm per sobre del nivell del terra. Aquestes torretes s'omplien fins a nivell de terra (deixant 2 cm sense omplir) amb el mateix substrat extret per col·locar-les, i en elles s'hi va dipositar 26 llavors, 10 per cada espècie vegetal, excepte *D. pentaphyllum* amb només 6 llavors (per baixa disponibilitat en el moment d'aquest mostreig). Aquestes llavors van ser recol·lectades prèviament a l'àrea d'estudi. Totes les torretes estaven tapades amb una malla metàl·lica de 5 mm de forat per evitar la predació per vertebrats i grans invertebrats (Ordoñez & Retana 2004); a més, els 2 cm de superfície exterior de la torreta que no quedaven enterrats estaven impregnats amb Tanglefoot (The Tanglefoot Company, Michigan, USA) per impedir l'accés de petits invertebrats, principalment formigues granívores. Es van col·locar 10 rèpliques i un control per cada un dels 4 hàbitats, fent un total de 44 torretes. En el control no hi posàvem llavors per observar si podia existir germinació gràcies a llavors que ja estaven en la terra que posàvem dins. Donat que la germinació en aquests controls era insignificant, no vam fer cap correcció en les taxes de germinació observades. Les torretes es van col·locar a principis d'octubre, i les llavors es van posar a germinar el 29 d'octubre de 2004, un cop la terra s'hagués assentat. Periòdicament durant 8 mesos (de novembre a juny) es va anar revisant el número de llavors germinades, que un cop reconegudes i anotades eren arrancades. Les llavors germinades eren considerades ja com a plàntules establertes. Per avaluar si existien diferències significatives en la taxa de germinació entre les diferents espècies de plantes i en els diferents tipus d'hàbitats es va fer una ANOVA de dos factors, on els factors eren tipus

d'hàbitat i espècie de planta i la variable depenent era el percentatge de germinació de cada espècie. Les dades es van transformar mitjançant l'arc sinus de l'arrel quadrada.

Taxa de supervivència de plàntules

Es van marcar plàntules establertes de cada una de les tres espècies de plantes (15 de *C. minima*, 53 de *D. pentaphyllum* i 70 de *F. ericoides*) repartides entre els diferents tipus d'hàbitats que es van seguir durant un any per calcular la seva taxa de supervivència. Per analitzar estadísticament si aquesta taxa diferia entre els diferents hàbitats per cada espècie de planta, es va fer un test de khi quadrat per cada espècie comparant les plàntules que sobreviuen amb les que no ho feien en cada hàbitat.

Efecte de niu en el reclutament de plàntules

Per analitzar si el reclutament de plàntules era diferent sota la influència de niu de formiga granívora, es van seleccionar 136 quadrats de 50 x 50 cm, 94 amb niu i 42 sense niu, on vam anotar el número de plàntules establertes de cada una de les tres espècies de plantes estudiades. Aquest mostreig es va realitzar al febrer i al maig de 2005, després del període de germinació de tardor i primavera respectivament. El mostreig corresponent a la germinació de tardor de 2004 es va retardar fins al febrer de 2005 degut a què les pluges pròpies d'aquesta època també ho van fer. Per analitzar si hi havia diferències en l'establiment de plàntules entre hàbitats amb niu i sense niu es va fer una ANOVA de dos factors, on presència de niu i espècie de planta eren els factors principals i el número de plàntules (sumant els dos períodes de mostreig) era la variable depenent. Les abundàncies de plàntules es van normalitzar amb el $\ln x+1$. L'efecte de niu sobre el reclutament de plantes l'hem analitzat amb l'estadi de plàntula donat que en els primers moments d'aquest estadi els individus encara no han estat exposats a la forta competència que es genera entre ells a les piles de rebuig dels nius donada la gran quantitat de llavors que hi arriben i germinen (Gorb & Gorb 1999).

Model demogràfic de les poblacions de plantes segons interaccionen amb les formigues granívores o no

El número de plantes de cada espècie reclutades en cada hàbitat s'ha estimat mitjançant un model demogràfic que integra tots els passos en la regeneració de les espècies de plantes (Figura 2) analitzats en els apartats anteriors i permet obtenir una mesura de l'èxit en el reclutament potencial de les poblacions d'aquestes plantes en els diferents hàbitats. S'ha calculat el nombre de llavors (individus) per hàbitat en cada estadi des de la producció de llavors fins el reclutament d'adults d'un any, seguint l'esquema de la Figura 2, multiplicant les llavors produïdes per les probabilitats de pas d'un estadi a un altre. Els valors en cada hàbitat fan referència a una mitjana dels hàbitats del mateix tipus, on hi ha un flux de sortida i entrada

de llavors. En aquest model suposem: a) tots els diferents processos són independents; b) la presència d'una espècie de planta en un quadrat és independent que n'hi hagi una altra; c) el flux de llavors entre quadrats és isotròpic, és a dir, que va en totes les direccions possibles; d) les plantes estan situades sempre en el punt mig de la cel·la i la llavor que surt d'un hàbitat ho fa des del punt mig d'aquest, no tenint en compte així variabilitat espacial dins de la cel·la; i e) la quadrícula de cel·les es simplifica com una sèrie de punts que es reparteixen isotròpicament en anells al voltant de la cel·la central (cada punt és un quadrat) on la distància des del punt d'origen als altres punts dins un mateix anell és la mateixa tant sigui en línia recta o diagonal (amb aquest fet obviem la dificultat de considerar les cel·les com a quadrades la distància de les quals a altres cel·les depèn de la posició relativa entre elles). La producció de llavors en cada tipus d'hàbitat (N_{ij}) es va estimar com el producte dels individus/hàbitat, fruits/individu, llavors/fruit i probabilitat de tenir en l'hàbitat l'espècie de planta considerada (e_{ij}). La dispersió abiòtica redistribueix aquestes llavors entre els 4 hàbitats, segons la següent fórmula:

$$A_{ij} = \sum_{n=1}^{N_A} d_{jn} \times \sum_{k=1}^4 N_{ik} \times e_{ik} \times S_{jkn}$$

on A_{ij} és el número de llavors disponibles de l'espècie i en l'hàbitat j després de la dispersió abiòtica, d_{jn} és la probabilitat de dispersar una llavor de l'espècie j a una distància n , N_{ik} és la mitjana de llavors produïdes per l'espècie i en l'hàbitat k , e_{ik} és la probabilitat de trobar una espècie i en un hàbitat k , S_{jkn} és el número de cel·les de l'hàbitat k que es troben en l'anell n al voltant de l'hàbitat j i N_A és el número d'anells. El percentatge de llavors que arribaven a les diferents distàncies (d_{jn}) correspon als valors observats a camp (figura 4) ajustats a una funció exponencial negativa integrada en anells d'increment de radi constant (en el cas de *C. minima* i *F. ericoides*, espècies que tenen dispersió per barocòria); la corba de dispersió de llavors de *D. pentaphyllum* (espècie amb dispersió bal·lística) no s'ha pogut ajustar a cap funció, i donat que no vam observar la caiguda de llavors en la seva corba de dispersió, vam suposar que la baixada començava als 150 cm arribant 0 llavors als 200 cm, seguint el patró observat per una espècie de la mateixa família amb el mateix tipus de dispersió (López-Vila & García-Fayos 2005). Es va utilitzar la pluja de llavors com a mesura de disponibilitat de recursos per les formigues granívores ja que aquestes recullen bàsicament llavors de nova producció, més que aquelles del banc de llavors (Gordon 1993; Price & Joiner 1997; Willott *et al.* 2000). La quantitat de llavors trobades en cada hàbitat (A_{ij}) es multiplicava per la probabilitat de ser predades per formigues granívores (p_{ik}). Les llavors predades podien ser perdudes en el transport fins al niu o no. Les llavors que perdien es repartien a diferents distàncies per hàbitats diferents segons la següent fórmula:

$$C_{ij} = \sum_{n=2}^{N_A} r_{in} \times \sum_{k=1}^4 A_{ik} \times p_{ik} \times S_{jkn}$$

on C_{ij} és el número de llavors depredades de l'espècie i perdudes de camí al niu en l'hàbitat j , p_{ik} és la probabilitat de predació de llavors de l'espècie i en l'hàbitat k i r_{in} és la probabilitat de pèrdua d'una llavor de l'espècie i a una distància n de camí al niu (per S_{jkn} veure amunt). En aquest cas, el percentatge de llavors que arribaven a les diferents distàncies (C_{ij}) també

corresponien als valors observats a camp (Figura 9) ajustats a una funció exponencial negativa integrada en anells d'increment de radi constant. Les llavors no predades arribaven al niu i existia un percentatge d'aquestes llavors que es menjaven (llavors que desapareixen definitivament del model) i la resta eren extretes fora del niu a les piles de rebuig. Per calcular el nombre de llavors tretes a les piles de rebuig es va fer el producte entre les llavors predades, percentatge de llavors no perdudes en les pistes, taxa de sortida de llavors de l'espècie analitzada, probabilitat que en un hàbitat hi hagi niu, i probabilitat que aquest niu estigui en l'hàbitat considerat. Es van sumar les llavors rebutjades a les piles de rebuig, les perdudes i les que no havien estat predades per cada tipus d'hàbitat, obtenint una distribució de llavors en els diferents hàbitats. Aquesta valors es van multiplicar per la taxa de germinació en cada hàbitat, i seguidament per la taxa de supervivència en un any en cada hàbitat obtenint el valor total d'adults d'un any reclutats en els diferents hàbitats. En el cas de la taxa de supervivència els valors de cada hàbitat corresponen als de la Taula 2, excepte quan el percentatge es va calcular amb menys de 5 individus, aplicant llavors la mitjana dels altres hàbitats.

Aquest model s'ha simulat en tres escenaris diferents: a) el primer escenari fa referència al model complet segons la Figura 2 que és el que més s'aproxima a la realitat tenint en compte els processos de predació i dispersió per part de formigues granívores (predació i dispersió per formigues); b) el segon escenari simula la presència de formigues granívores però sense efecte dispersiu d'aquestes, considerant que no tenen pèrdues de llavors de retorn al niu ni rebutgen llavors a les piles rebuig (predació però no dispersió per formigues); i c) el tercer escenari simula els diferents estadis del cicle de les plantes sense la presència de formigues granívores eliminant l'efecte d'aquestes considerant predació zero (ni predació ni dispersió per formigues). Aquests tres escenaris s'han aplicat a cada una de les tres espècies de plantes. La comparació dels tres models permet veure els efectes de la predació i/o dispersió per part de les formigues granívores sobre el reclutament final de les poblacions de les tres espècies de plantes estudiades. El model no discrimina entre les tres espècies de formigues per separat, sinó que els valors utilitzats en els diferents processos que intervenen les formigues són mitjanes que simulen l'efecte conjunt de les tres espècies.

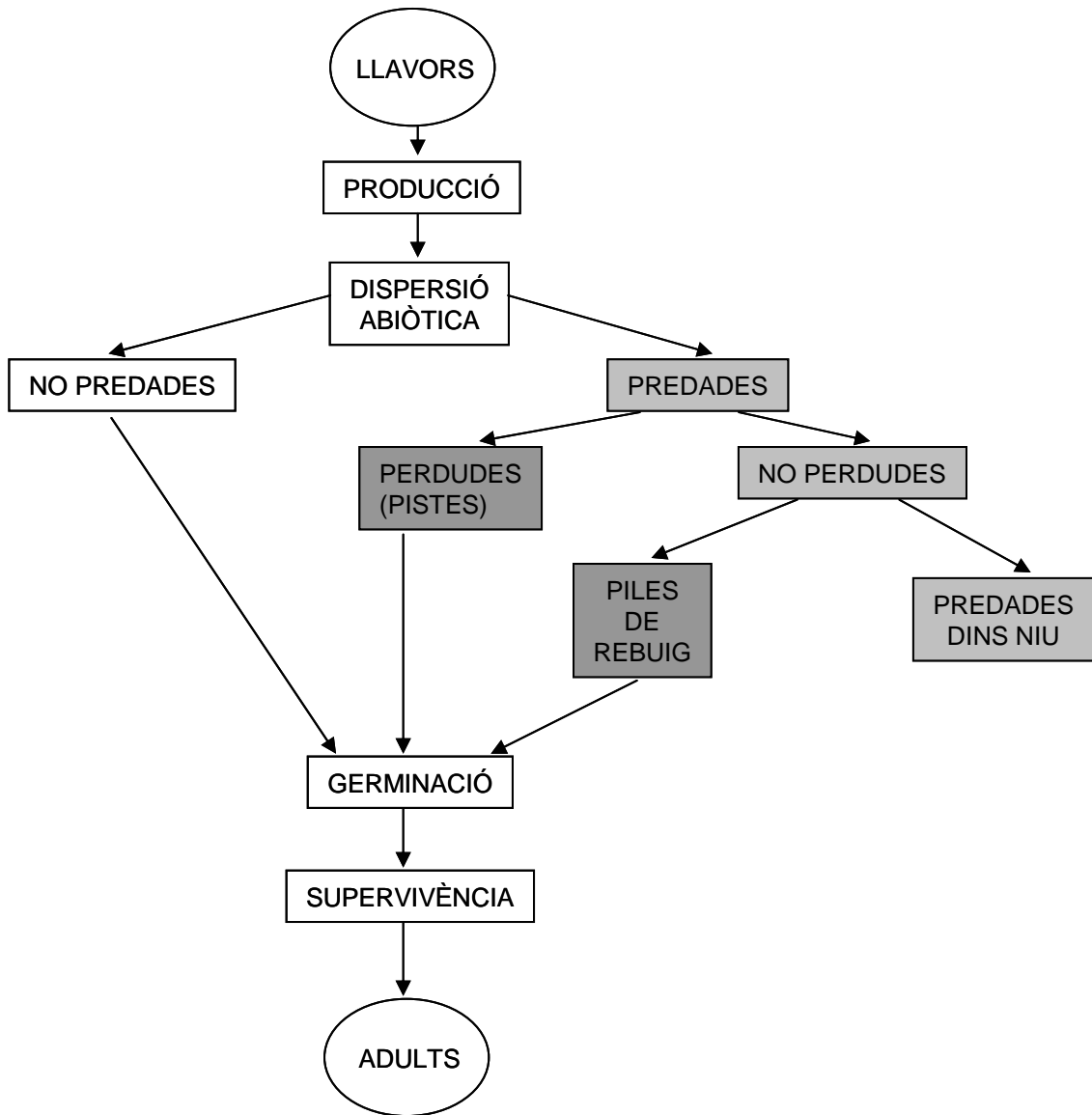


Figura 2. Esquema del procés de regeneració d'una espècie de planta que interacciona amb formigues granívores. Els cercles corresponen al punt de partida (llavors) i al punt final (adults d'un any) de tot el procés. Els quadrats fan referència als diferents processos on es produeix un canvi del nombre de llavors (individus) en cada hàbitat. En gris són els processos relacionats amb l'acció de les formigues granívores. Tot l'esquema fa referència al l'escenari del model complet (predació i dispersió biòtica); descartant els estadis en gris fosc el model es refereix a l'escenari amb predació però sense dispersió; i considerant només els estadis en blanc fa referència a l'escenari sense formigues (sense predació ni dispersió biòtica).

RESULTATS

Producció de llavors i densitat d'individus

L'anàlisi de la variància indica que no hi ha diferències en la producció de llavors entre espècies ($F=0,1$; $p=0,934$; g.ll.=2) però sí entre hàbitats ($F=6,6$; $p<0,0001$; g.ll.=3), de manera que la producció de llavors és molt baixa en sòl nu (mitjana \pm E.E.: 14 ± 7 llavors/individu) i difereix de la producció en vegetació baixa (98 ± 34 llavors/individu), baixa densa (81 ± 33

llavors/individu) i alta (829 ± 332 llavors/individu). Trobem efecte de la interacció entre espècie i hàbitat ($F=9,7$; $p<0,0001$; g.ll.=6): en sòl nu totes les espècies produeixen poques llavors, en vegetació baixa la producció de *F. ericoides* i *C. minima* és més alta que la de *D. pentaphyllum* que és molt baixa; en vegetació baixa densa les tres espècies tenen un producció de llavors intermitja semblant, i en vegetació alta *C. minima* i *F. ericoides* tenen produccions baixes però la de *D. pentaphyllum* és molt elevada (Figura 3a). El número d'individus de cada espècie de planta per cel·la és diferent ($F=96,4$; $p<0,0001$; g.ll.=2), de manera que *F. ericoides* té densitats més elevades ($3,0 \pm 0,2$ individus/cel·la), seguida de *C. minima* ($1,0 \pm 0,1$ individus/cel·la), i *D. pentaphyllum* és l'espècie amb menys densitat d'individus per cel·la ($0,5 \pm 0,1$ individus/cel·la). La densitat també és diferent segons el tipus d'hàbitat ($F=13,7$; $p<0,0001$; g.ll.=3), trobant densitats més elevades en vegetació baixa densa ($2,1 \pm 0,2$ individus/cel·la), densitats intermitges en vegetació baixa i alta ($1,9 \pm 0,3$; $1,4 \pm 0,2$ individus/cel·la, respectivament), i les densitats més baixes en sòl nu ($0,6 \pm 0,1$ individus/cel·la). També hi ha efecte de la interacció d'aquests dos factors ($F=10,3$; $p<0,0001$; g.ll.=6): *F. ericoides* és l'espècie amb més individus en tots els tipus d'hàbitats, *C. minima* té la densitat d'individus més elevada en vegetació baixa densa i té valors superiors a *D. pentaphyllum* en tots els hàbitats excepte en vegetació alta on s'igualen les densitats de les dues espècies (Figura 3b). La producció total de llavors de *Fumana ericoides*, *Coronilla minima* i *Dorycnium pentaphyllum* en els 1.700 m^2 de l'àrea mostrejada és de 315.426, 308.716 i 1.011.947 llavors respectivament.

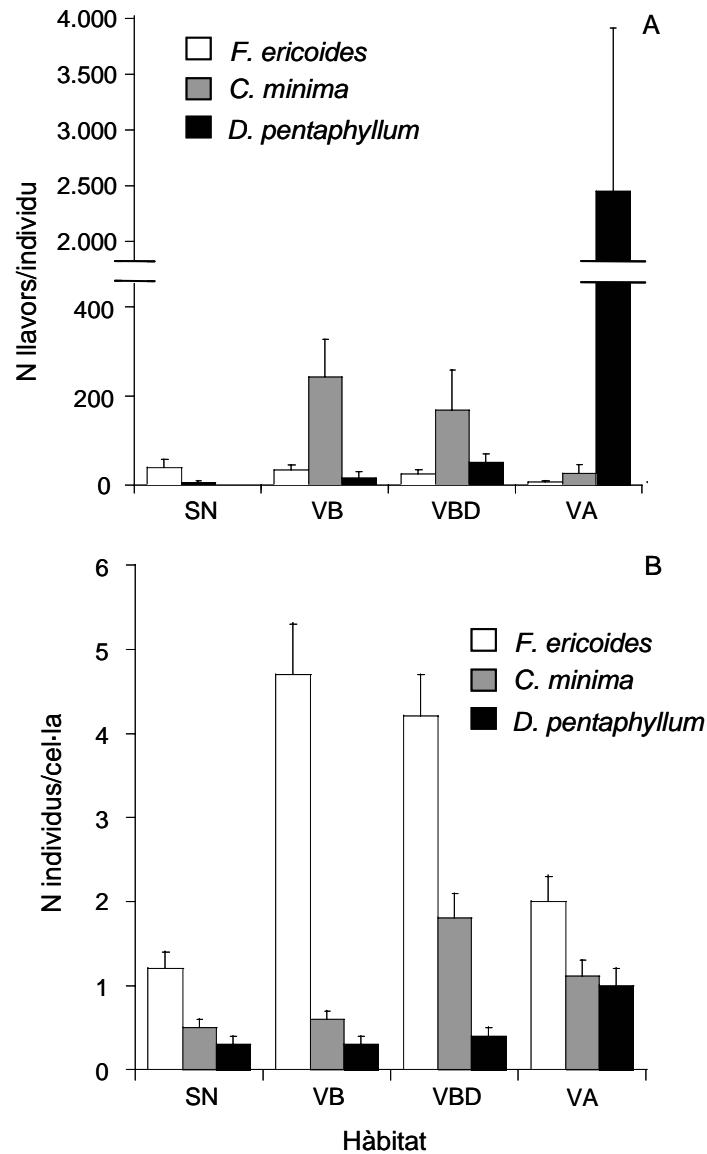


Figura 3. Valors mitjans de a) producció de llavors per individu (mitjana + E.E.); i b) número d'individus per cel·la (0,25 m²), de les tres espècies de plantes (*F. ericoides*, en blanc; *C. minima*, en gris; i *D. pentaphyllum*, en negre) en els quatre hàbitats estudiats. Abreviatures: SN, sòl nu; VB, vegetació baixa; VBD, vegetació baixa densa; i VA, vegetació alta.

Dispersió abiòtica de les llavors

Les corbes de dispersió de les tres espècies de plantes en absència de formigues són diferents ($\chi^2 > 64,7$; $p < 0,0001$; g.l.=28). Pel que fa a *F. ericoides* (Figura 4a), la majoria de llavors (90 %; valor mitjà de 5 plantes, amb N=79 llavors recollides) van ser trobades a menys de 40 cm de la planta mare, mentre que la distància mitjana era de $14,0 \pm 1,5$ (rang: 0-70 cm). En el cas de *C. minima* (Figura 4b) la majoria de llavors (84 %; valor mitjà de 4 plantes, amb N=608 llavors recollides) arribaven a menys de 50 cm de la planta mare, mentre que la distància mitjana era de $37,6 \pm 1,2$ (rang: 0-150 cm). Per la seva part, i observant la corba de dispersió de *D. pentaphyllum* (Figura 4c), tot i que cauen moltes llavors dins dels primers 150 cm (dades de 3 plantes, amb N=1.796 llavors recollides), existeix una part de llavors que va més enllà.

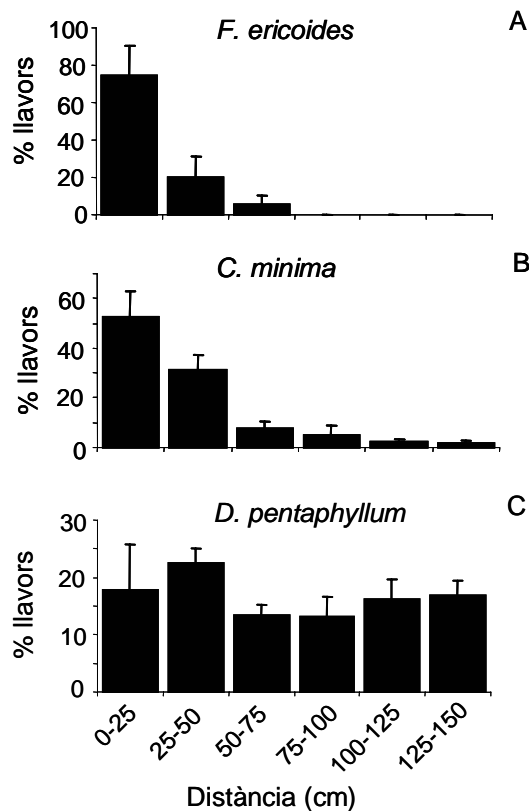


Figura 4. Percentatge (mitjana + E.E.) de llavors de: a) *F. ericoides* (5 plantes mostrejades, 81 llavors), trobades a diferents distàncies del peu de la planta mare; b) *C. minima* (4 plantes mostrejades, 608 llavors); i c) *D. pentaphyllum* (3 plantes mostrejades, 1.796 llavors).

Predació de llavors

L'anàlisi de la variància indica que hi ha efecte dels tres factors principals sobre la taxa de predació (Taula 2). Així, la predació és més elevada al juliol que a l'octubre (mitjana \pm E.E.: $89,4 \pm 2,9$ i $50,0 \pm 4,4$ % de llavors predades, respectivament). En quant als hàbitats, en sòl nu és on existeix una predació més gran per part de formigues granívores, els altres hàbitats tenen una taxa de predació similar entre ells i més baixa que en sòl nu (Figura 5a). Pel que fa a les espècies de plantes, les llavors de totes tenen taxes de predació elevades (superiors al 80 %) excepte les de *C. minima* que estan al voltant del 50 % (Figura 5b).

Taula 2. Valors F, significació (P) i graus de llibertat (g.ll.) de l'ANOVA de dos factors dels efectes de l'època de mostreig, tipus d'hàbitat i espècie de planta sobre la taxa de predació de llavors. Les dades de predació van ser transformades mitjançant l'arc sinus de l'arrel quadrada.

Font de variació	Taxa de predació (%)		
	g.ll.	F	P
Època de mostreig (E)	1	84,8	<0,0001
Hàbitat (H)	3	3,8	0,014
Espècie de planta (P)	2	17,9	<0,0001
E x H	3	1,0	0,412
H x P	6	0,7	0,656
E x P	2	0,7	0,522
E x H x P	6	1,2	0,336
Error	72		

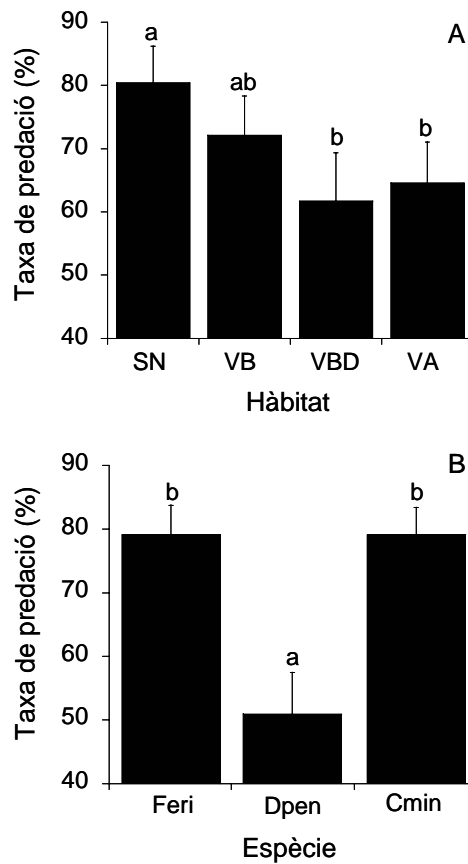


Figura 5. Valors mitjans (+ E.E.) de la taxa de predació a) en els diferents hàbitats; i b) de les diferents espècies de plantes. Abreviatures: SN, sòl nu; VB, vegetació baixa; VBD, vegetació baixa densa; VA, vegetació alta; Feri, *F. ericoides*; Cmin, *C. minima*; i Dpen, *D. pentaphyllum*. Les lletres indiquen diferències significatives entre hàbitats segons la prova *a posteriori* de Tukey (a $p < 0,05$).

Dispersió per pèrdua de llavors en les pistes de les formigues

No hi ha efecte de l'espècie de formiga ($F=1,0$; $p=0,384$; $g.ll.=2$) ni de l'espècie de planta ($F=2,8$; $p=0,071$; $g.ll.=2$) sobre la taxa de pèrdua de les llavors, però sí de la seva interacció ($F=3,8$; $p=0,010$; $g.ll.=4$): les llavors de *F. ericoides* són perdudes en molt poques ocasions per *M. bouvieri* i *M. capitatus* però *M. barbarus* té una elevada taxa de pèrdua d'aquesta llavor; en canvi, les tres espècies de formigues tenen taxes de pèrdua intermitges respecte a les llavors de *C. minima*, i aquestes taxes es mantenen en el cas de *M. barbarus* i *M. capitatus* per les llavors de *D. pentaphyllum* però *M. bouvieri* perd molt més les llavors d'aquesta espècie (Figura 6). L'anàlisi de la taula de contingència múltiple ens mostra que el millor model per explicar la variabilitat de les dades és el format per FPD + FHD, on F és espècie de formiga, P espècie de planta, H tipus d'hàbitat i D pèrdues. El primer component del millor model corrobora que la pèrdua de llavors és resultat de la interacció espècie de formiga – espècie de planta (veure amunt). El segon component indica que les pèrdues són diferencials entre hàbitats segons l'espècie de formiga granívora que perd la llavor. *M. barbarus* perd més llavors en vegetació baixa densa i vegetació alta, *M. bouvieri* ho fa més en sòl nu i *M. capitatus* perd menys en vegetació baixa (Figura 7), un cop hem corregit per si passa més per un determinat tipus d'hàbitat. Pel que fa a les distàncies de dispersió degudes a aquestes pèrdues de llavors, observem que aquestes distàncies són diferents entre les espècies de formigues ($F=3,3$; $p=0,040$; $g.ll.=2$) i entre les espècies de plantes ($F=14,0$; $p<0,0001$; $g.ll.=2$), però no hi ha efecte de la seva interacció ($F=1,5$; $p=0,209$; $g.ll.=4$). *M. barbarus* perd la majoria de llavors (83 %, amb $N=129$) a menys de 500 cm des d'on l'agafen, mentre que la distància mitjana era de 286 ± 27 (rang: 10-1.650 cm); *M. bouvieri* perd la majoria de llavors (80 %, amb $N=85$) a menys de 600 cm des d'on l'agafen, essent la distància mitjana de 378 ± 42 (rang: 15-1.680 cm); i *M. capitatus* perd la majoria de llavors (83 %, amb $N=54$) a menys de 250 cm des d'on l'agafen, mentre que la distància mitjana era de 170 ± 17 (rang: 25-630 cm) (Figura 8). Tot i això, les corbes de dispersió biòtica per pèrdues de les tres espècies de formigues no difereixen significativament ($\chi^2=31,2$; $p=0,149$; $g.ll.=24$). Pel que fa a les espècies de plantes, la majoria de llavors de *F. ericoides* (82 %, amb $N=71$) eren perdudes a menys de 400 cm d'on eren recollides, mentre que la distància mitjana era de 266 ± 37 (rang: 10-1.620) (Figura 9); la majoria de llavors de *C. minima* (82 %, amb $N=90$) eren perdudes a menys de 250 cm des d'on eren agafades, mentre que la distància mitjana era de 168 ± 16 (rang: 20-740 cm); i les llavors de *D. pentaphyllum* eren perdudes majoritàriament (81 %, amb $N=107$) a menys de 650 cm des d'on les agafaven les formigues, amb una distància mitjana de 413 ± 36 (rang: 15-1.680). Les corbes de dispersió biòtica entre espècies de plantes resultaren ser diferents ($\chi^2=58,8$; $p=0,0002$; $g.ll.=26$). Finalment es va trobar com les pistes de recol·lecció d'aliment o la recol·lecció individual per part d'obreres de *M. barbarus* ($\chi^2=842$; $p<0,0001$; $g.ll.=3$), *M. bouvieri* ($\chi^2=1158$; $p<0,0001$; $g.ll.=3$) i *M. capitatus* ($\chi^2=1576$; $p<0,0001$; $g.ll.=3$) no seguien trajectes aleatoris a través de l'àrea d'estudi, sinó que tenien preferència pels hàbitats amb sòl nu i evitaven els hàbitats amb vegetació alta.

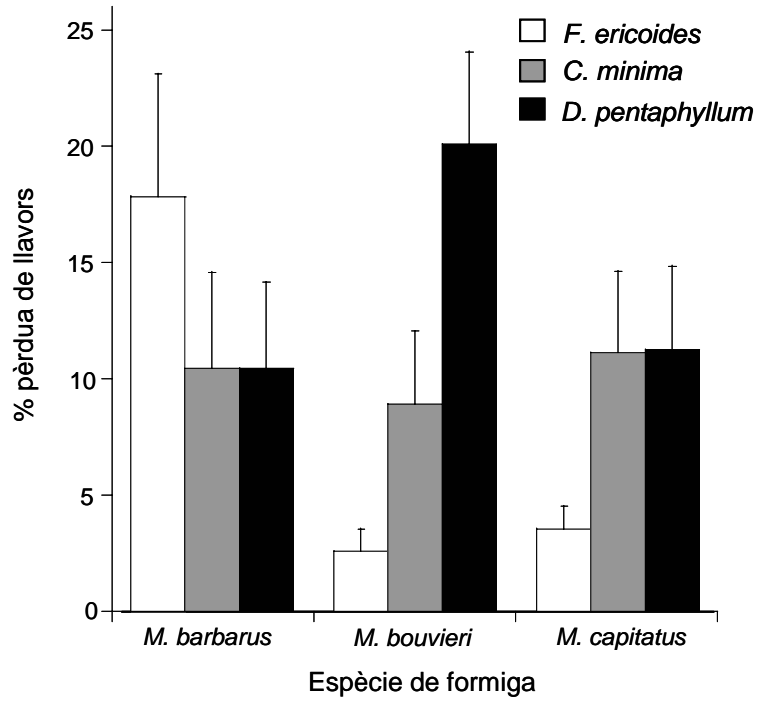


Figura 6. Percentatge de pèrdua de llavors (+ E.E.) de les tres espècies de plantes (*F. ericoides*, en blanc; *C. minima*, en gris; i *D. pentaphyllum*, en negre) per part de les tres espècies de formigues granívores de la comunitat estudiada.

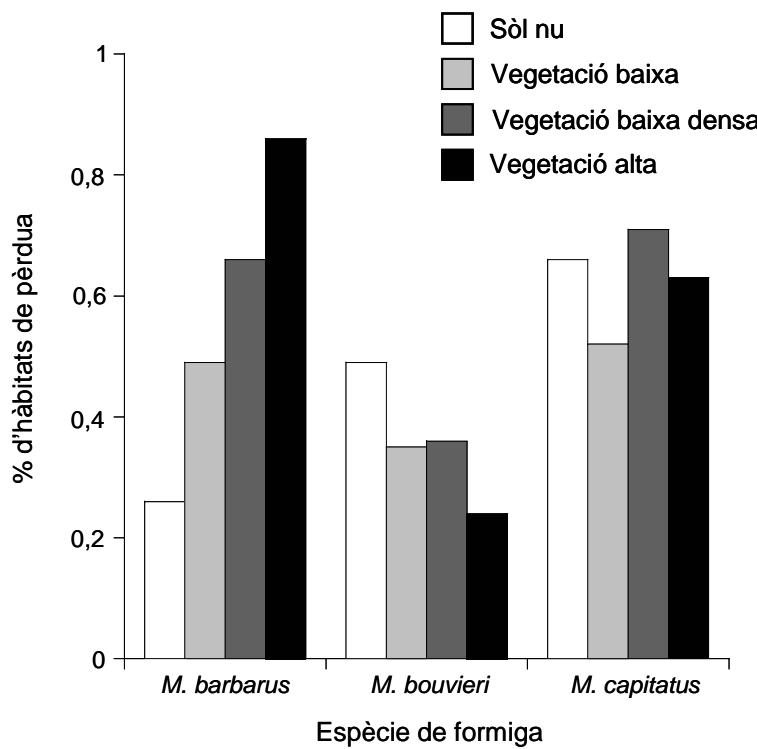


Figura 7. Percentatge d'hàbitats on perden llavors les formigues granívores del total d'hàbitats del mateix tipus per on passen les formigues.

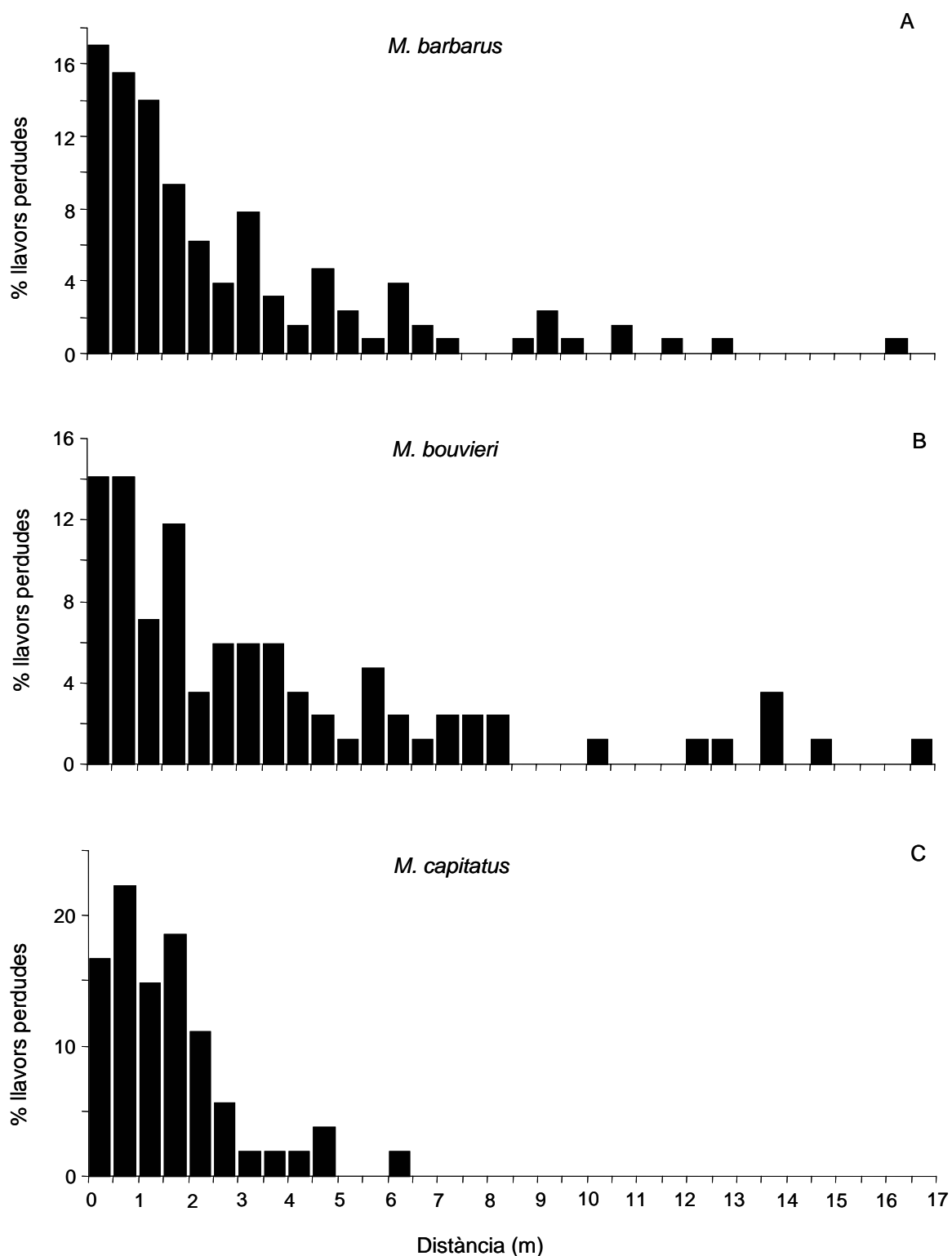


Figura 8. Percentatge de llavors perdudes (del total de llavors perdudes de les tres espècies de plantes) per part de: a) *M. barbarus* (129 llavors perdudes); b) *M. bouvieri* (85 llavors perdudes); i c) *M. capitatus* (54 llavors perdudes), a diferents distàncies (en metres) des d'on les agafen.

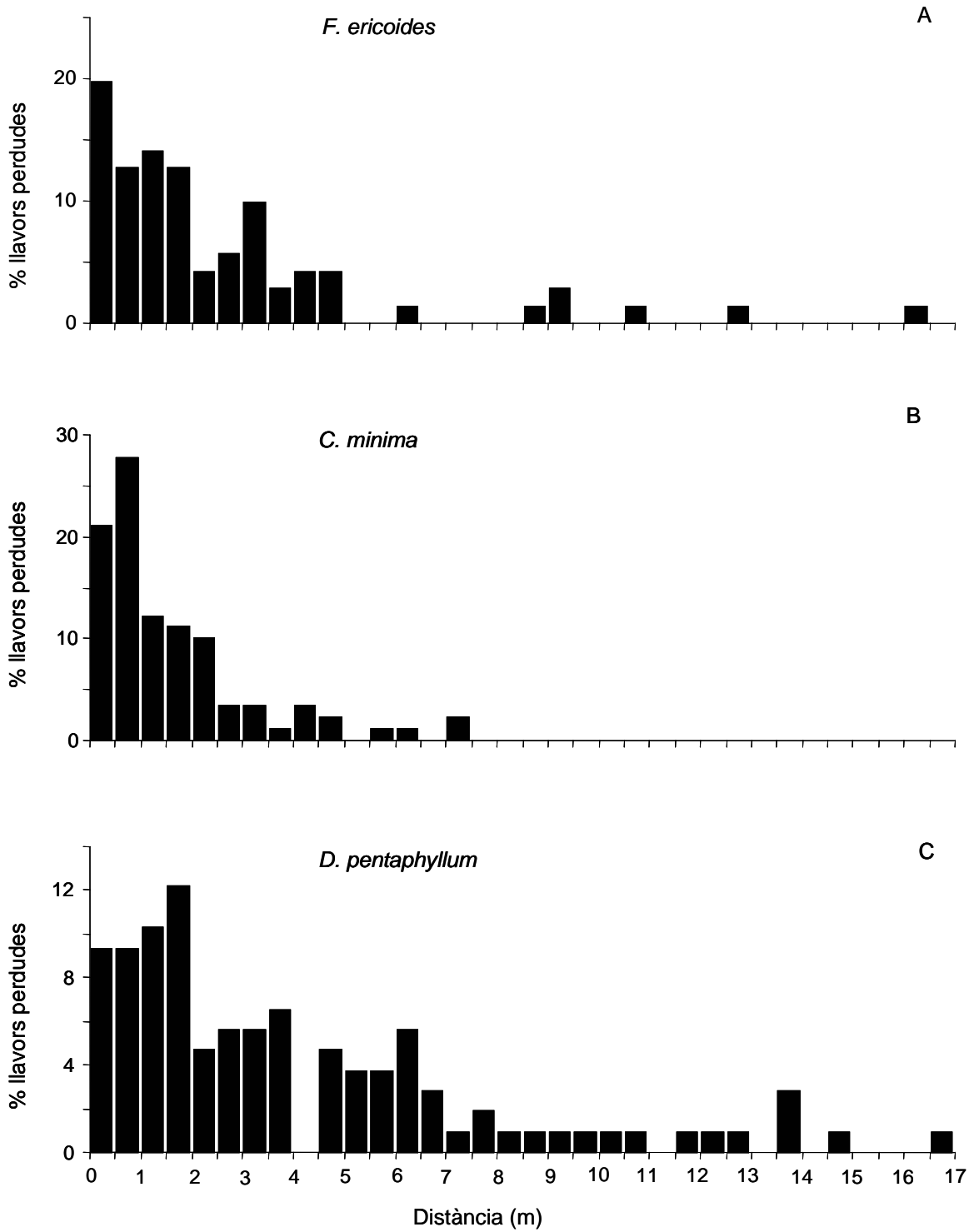


Figura 9. Percentatge de llavors (del total de llavors perdudes) de: a) *F. ericoides* (71 llavors perdudes); b) *C. minima* (90 llavors perdudes); i c) *D. pentaphyllum* (107 llavors perdudes), que les formigues granívores perden a diferents distàncies (en metres) des d'on les agafen.

Dispersió per eliminació de llavors viables en les piles de rebuig

Les taxes de sortida de llavors no eren iguals en les tres èpoques de mostreig, només trobant interacció entre les tres espècies de plantes i les tres espècies de formigues a l'agost. Tot i que

vam enregistrar sortida de llavors i/o fruits de les tres espècies de plantes a les piles de rebuig, en el cas de *D. pentaphyllum* només vam trobar fruits que al ser oberts vam observar que eren buits. Així, en l'anàlisi només vam fer servir el mostreig d'agost i es va eliminar *D. pentaphyllum*. L'anàlisi de la variància indica que a l'agost hi ha diferències en la taxa de sortida de llavors a les piles de rebuig entre formigues ($F=5,3$; $p=0,013$; g.ll.=2), de manera que *M. barbarus* és l'espècie de formiga que té una taxa de sortida de llavors més baixa (mitjana \pm E.E.: $0,04\% \pm 0,04$), *M. capitatus* té valors intermitjos ($24,97\% \pm 12,10$) i *M. bouvieri* la que la té més alta ($59,53\% \pm 14,99$). No trobem efecte del factor espècie de planta ($F=0,2$ $p=0,885$ g.ll.=1) ni de la seva interacció amb espècie de formiga ($F=0,0$; $p=0,985$; g.ll.=2). La distància mitjana de les pistes de recol·lecció és diferent entre les espècies de formigues ($F=9,4$; $p<0,001$; g.ll.=2), de manera que *M. barbarus* (mitjana \pm E.E.: 675 ± 33 cm, rang: 70-2700, $N=225$) i *M. bouvieri* (636 ± 28 cm, rang: 50-2600, $N=255$) tenen longituds de pistes més grans que *M. capitatus* (390 ± 40 cm, rang: 90-1500, $N=51$). Existeixen diferències entre les espècies de formigues en el tipus d'hàbitats on col·loquen les sortides dels seus nius (és a dir, on localitzen la seva pila de rebuig) ($\chi^2=23,1$; $p=0,0008$; g.ll.=6), de manera que *M. barbarus* té preferència per fer les sortides dels seus nius en vegetació alta, *M. bouvieri* tant en vegetació baixa com alta, i *M. capitatus* en vegetació baixa (Figura 10).

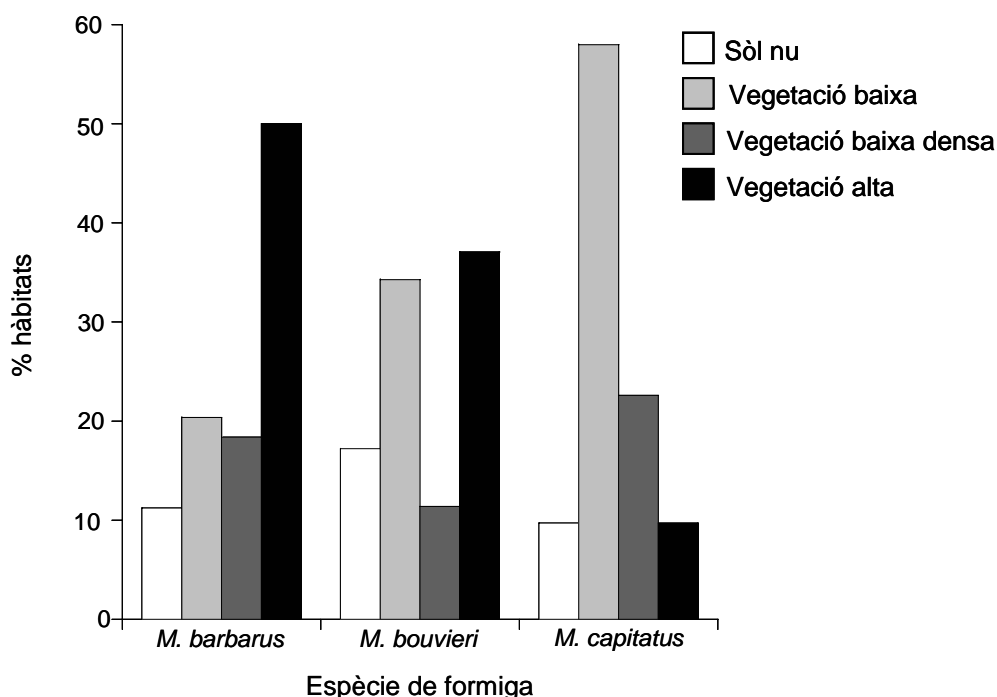


Figura 10. Percentatge d'hàbitats (sòl nu, en blanc; vegetació baixa, en gris clar; vegetació baixa densa, en gris fosc; i vegetació alta, en negre) del total d'hàbitats amb niu on les formigues granívores estudiades (*M. barbarus*, 98 nius; *M. bouvieri*, 35 nius; i *M. capitatus*, 31 nius) situen les sortides dels seus nius.

Taxa de germinació de llavors

El percentatge de germinació és diferent segons l'espècie ($F=44,1$; $p<0,0001$; g.l.=2), de manera que *C. minima* té les taxes de germinació més elevades (Figura 11). No existeixen diferències significatives en la germinació entre hàbitats ($F=2,1$; $p=0,106$; g.l.=3) ni efecte de la interacció entre els factors hàbitat i espècie sobre la taxa de germinació ($F=0,6$; $p=0,707$; g.l.=6).

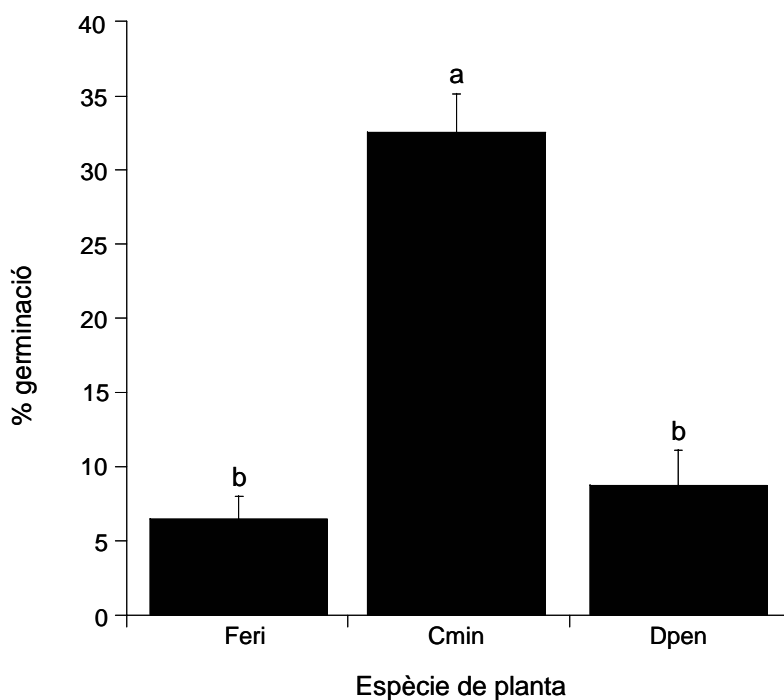


Figura 11. Valors mitjans (+ E.E.) del percentatge de germinació de les tres espècies de plantes estudiades. Abreviatures: Feri, *F. ericoides*; Cmin, *C. minima*; i Dpen, *D. pentaphyllum*.

Taxa de supervivència de plàntules

No hi ha diferències entre hàbitats en la taxa de supervivència de ninguna de les tres espècies de plantes estudiades (*F. ericoides*, $\chi^2=3,7$; $p=0,294$; g.l.=3; *C. minima*, $\chi^2=0,9$; $p=0,829$; g.l.=2; i *D. pentaphyllum*, $\chi^2=2,8$; $p=0,429$; g.l.=3). El baix nombre de plàntules trobades en alguns hàbitats, principalment en sòl nu, no ens permetia comparar les tres espècies de plantes entre elles. A més, aquesta escassetat de dades no fa molt fiable els resultats d'aquesta anàlisi. Tot i això, en la Taula 3 es mostren els percentatges de supervivència de les plàntules de les diferents espècies de plantes en els diferents hàbitats i els seus totals. La taxa de supervivència de les plàntules de cada espècie és superior en els hàbitats més ocupats pels adults d'aquestes espècies (Taula 1 i 3).

Taula 3. Taxa de supervivència de les diferents espècies de plantes en cada hàbitat i els totals. Els valors corresponen al percentatge de plàntules vives i amb creixement del total de plàntules marcades (entre parèntesi) en l'establiment en cada cas.

Espècie de planta	Sòl Nu	Vegetació Baixa	Vegetació Baixa Densa	Vegetació alta	TOTAL
<i>Coronilla minima</i>	- (0)	33,3 % (9)	25 % (4)	50 % (2)	33,3 % (15)
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	33,3 % (3)	28,6 % (21)	12,5 % (24)	40 % (5)	22,6 % (53)
<i>Fumana ericoides</i>	0 % (2)	35,7 % (14)	15,4 % (39)	13,3 % (15)	18,6 % (70)
TOTAL	20 % (5)	31,8 % (44)	14,9 % (67)	22,7 % (22)	22,0 % (138)

Efecte de niu en el reclutament de plàntules

Hem trobat un efecte significatiu del factor niu (ANOVA, $F=12,9$; $p<0,0001$; g.ll.=1), espècie de planta ($F=12,7$; $p<0,0001$; g.ll.=2) i de la seva interacció ($F=8,1$; $p<0,0001$; g.ll.=2) sobre el reclutament de plàntules. Trobem més plàntules en hàbitats sense niu (mitjana \pm E.E.: $1,2 \pm 0,3$ plàntules/cel·la) que en hàbitats amb niu de formiga granívora ($0,3 \pm 0,1$ plàntules/cel·la). *F. ericoides* és l'espècie que té més plàntules per quadrat ($0,9 \pm 0,2$ plàntules/cel·la), seguida de *D. pentaphyllum* ($0,7 \pm 0,2$ plàntules/cel·la) i *C. minima* ($0,2 \pm 0,1$ plàntules/cel·la). *F. ericoides* i *D. pentaphyllum* tenen més plàntules en hàbitats sense niu, contràriament a *C. minima* que en té més en hàbitats amb niu (Figura 12).

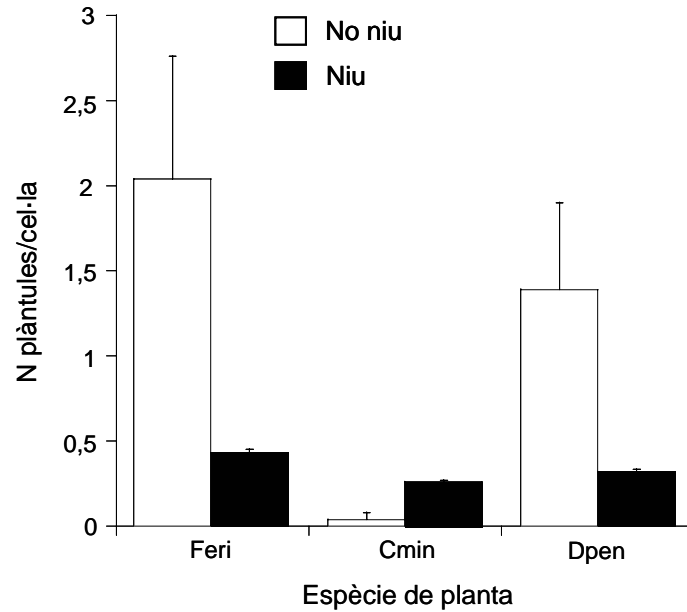


Figura 12. Valors mitjans (+ E.E.) del número de plàntules establertes en cada cel·la (0,25 m²) de les tres espècies de plantes en hàbitats sense niu (en blanc) i amb niu (en negre). Abreviatures: Feri, *F. ericoides*; Cmin, *C. minima*; i Dpen, *D. pentaphyllum*.

Model demogràfic de les poblacions de plantes segons interaccionen amb les formigues granívores o no

Analitzant pas a pas tot el procés segons el model complert (Figura 2), en el cas de *F. ericoides*, es produeixen més llavors en vegetació baixa i baixa densa. La dispersió abiòtica no produeix una important redistribució de llavors entre hàbitats, degut possiblement a les curtes distàncies de dispersió d'aquesta espècie (Figura 13a). En vegetació alta i sòl nu les llavors produïdes i dispersades són molt més baixes que en els altres dos hàbitats però després de la predació aquestes diferències no són tan grans, i després de la germinació són pràcticament inexistent. Pel que fa a *C. minima*, produccions de llavors més grans en vegetació baixa densa fan que després de la distribució de llavors entre hàbitats per dispersió abiòtica les llavors en vegetació baixa densa disminueixin i en els altres hàbitats augmentin (Figura 13b), però sempre seguint el mateix patró (n llavors: vegetació baixa densa > vegetació baixa > vegetació alta > sòl nu) i que amb unes taxes constants entre hàbitats en els diferents estadis fa que es mantingui igual fins al reclutament final, tot i que aquí els valors s'equiparen i són molt baixos. Per la seva banda, *D. pentaphyllum* produeix moltes llavors en vegetació alta i molt poques en els altres hàbitats però després de la dispersió abiòtica i degut a les llargues distàncies de dispersió, comparades amb les altres dues espècies de plantes, hi ha una sortida molt gran de llavors d'aquest hàbitat cap als altres, tot i que la vegetació alta continua sent l'hàbitat amb més llavors seguit de vegetació baixa, baixa densa i sòl nu, patró que es manté fins a la germinació on aquí els valors són molt baixos en tots els hàbitats i encara més després de la supervivència (Figura 13c).

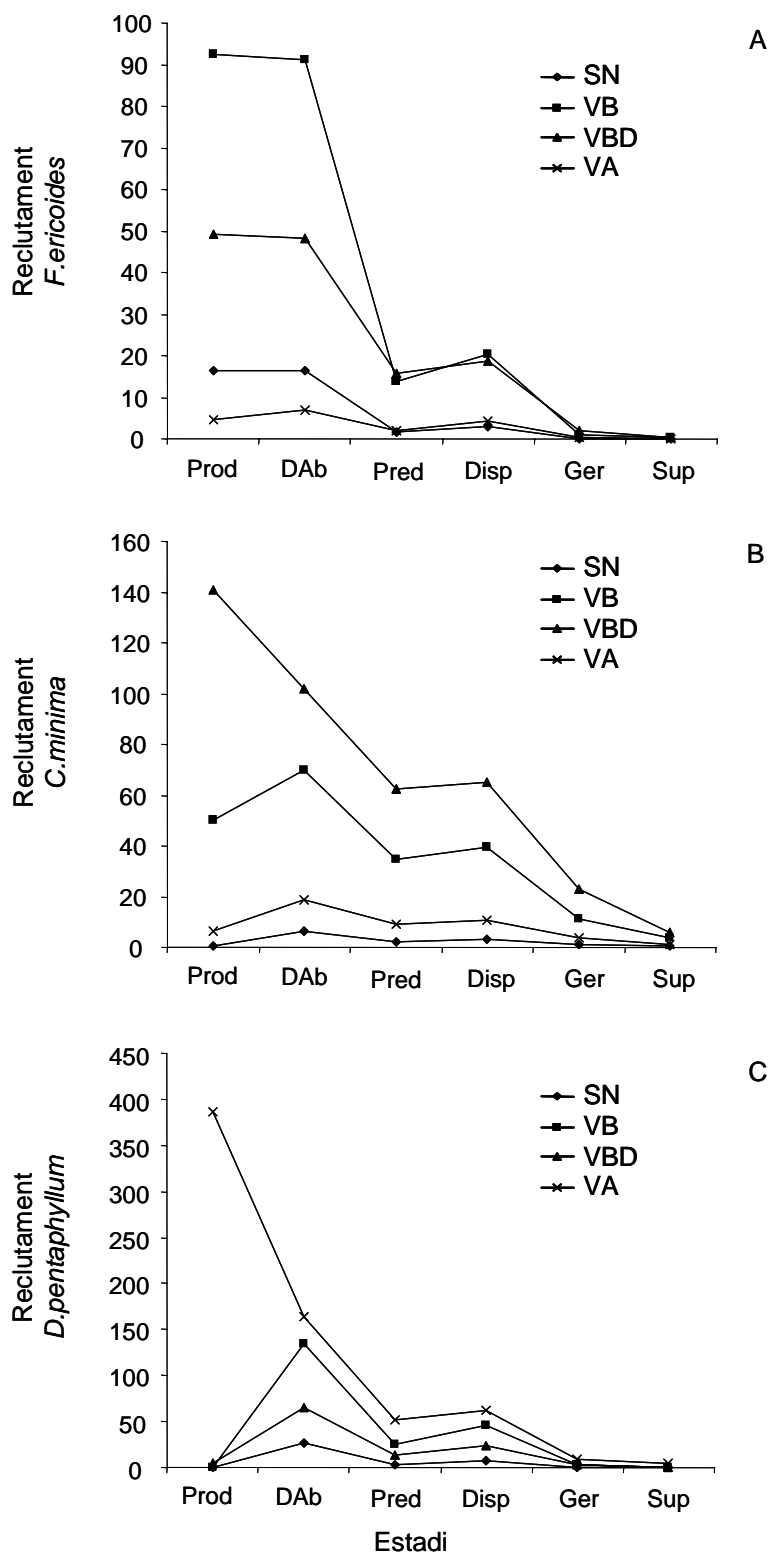


Figura 13. Reclutament de llavors (o individus) de a) *Fumana ericoides*; b) *Coronilla minima*; i c) *Dorycnium pentaphyllum* per cada hàbitat i en cada estadi del procés regeneratiu d'un espècie de planta des de la producció de llavors per part dels adults fins el reclutament d'adults. En cada hàbitat trobem un fluxe d'entrada i sortida de llavors que dependrà de l'estadi on ens trobem. Abreviatures: SN, sòl nu; VB, vegetació baixa; VBD, vegetació baixa densa; VA, vegetació alta; Prod, producció; DAb, dispersió abiòtica; Pred, predació; Disp, llavors disponibles; Ger, germinació; i Sup, supervivència.

La Figura 13 indica que la disminució més gran del nombre de propàguls en el model complet (predació i dispersió per formigues) és en les fases de predació i germinació. Després de la predació hi ha un petit augment del nombre de llavors degut a les llavors predades que les formigues granívores perden i/o rebutgen a les piles de rebuig. Semblaria que la dispersió abiòtica s'encarrega de redistribuir les llavors entre els diferents hàbitats a partir dels hàbitats on hi ha més producció, i això és possible en els casos en què l'espècie es dispersa a més de 25 cm (distància que permet un canvi d'hàbitat), com és el cas de *D. pentaphyllum*, i en menor grau, *C. minima* també. En l'espècie que es dispersa abiòticament a més curtes distàncies (< 25 cm), com és *F. ericoides*, la dispersió abiòtica no produeix una redistribució de les llavors entre hàbitats, i és la dispersió biòtica la que té més pes comparat amb les altres dues espècies a l'hora de redistribuir les llavors entre tots els hàbitats. Sembla que l'augment per pèrdues i de llavors tretes a les piles de rebuig en el cas de *F. ericoides* és més considerable que en les altres dues espècies. També observem que en els hàbitats que es produeixen més llavors és en els que tenen una taxa d'èxit final més baixa.

Els valors de reclutament d'adults en tots els hàbitats segons el model complet (predació + dispersió) són molt baixos en el cas de *F. ericoides* i *D. pentaphyllum*, tot i que en vegetació alta hi ha reclutament més alt d'adults de *D. pentaphyllum*; *C. minima* té valors una mica superiors que les altres dues espècies (Figura 14). Si comparem el model amb predació i dispersió per formigues respecte el model amb predació però sense dispersió biòtica s'observa que els valors difereixen lleugerament essent superior en el primer cas, pel que les llavors perdudes a les pistes i rebutjades a les piles de rebuig suposarien un lleuger augment del nombre de propàguls per hàbitat que poden acabar donant un adult, i les diferències (encara que molt petites) sembla que es fan més evidents per cada espècie en l'hàbitat que ocupa més (Figura 14, Taula 1). Comparant aquests dos models amb el model sense predació ni dispersió, el nombre d'adults potencials per hàbitat augmenten extraordinàriament (Figura 14), pel que la predació de llavors fa disminuir l'abundància potencial d'adults en els diferents hàbitats.

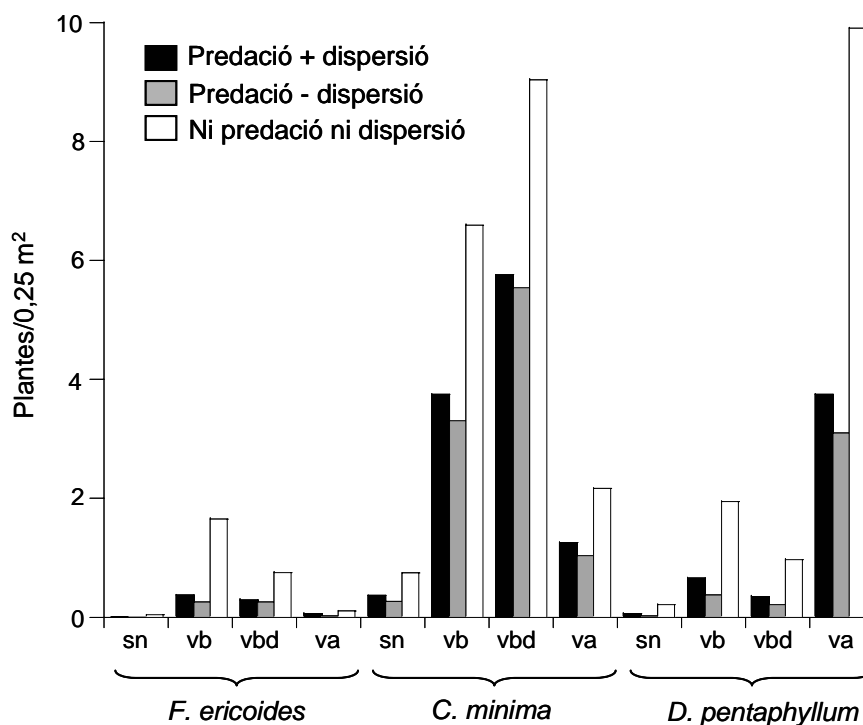


Figura 14. Valor mitjà del número de plantes reclutades per cada espècie de planta en cada hàbitat segons el model considerat: model complet, amb predació i dispersió per formigues (en negre), model on les formigues granívores no tenen pèrdues de llavors en les seves pistes ni rebutgen llavors a les piles de rebuig, és a dir, model amb predació però no dispersió per formigues (en gris) i model sense formigues granívores, és a dir, sense predació ni dispersió biòtica (en blanc).

DISCUSSIÓ

En aquest treball hem analitzat el cicle vital de tres espècies de plantes que formen banc de llavors, fent més incidència en aquells estadis on les formigues granívores poden intervenir-hi, principalment en la predació i/o dispersió de les llavors. La producció de llavors i la dispersió abiòtica són els primers passos d'aquest cicle, que condicionen el patró espacial inicial de distribució de les llavors d'aquestes espècies. Les tres espècies de plantes mostren diferències entre elles en aquestes dues primeres etapes. *F. ericoides* produeix poques llavors en tots els hàbitats, tot i això en sòl nu la producció és superior que la de les altres espècies. La baixa producció de llavors és compensada amb la seva gran densitat (Figura 3b) i presència (Taula 1), sobretot en vegetació baixa i baixa densa, i això fa que la producció global a la zona s'equipari amb la de *C. minima*. Aquesta segona espècie té produccions baixes en sòl nu degut a que els individus són molt petits; en canvi en vegetació baixa és on millor es desenvolupa aquesta espècie (Taula 1), ja que no té la competència que tindria en vegetació baixa densa i vegetació alta amb altres espècies que aquí agafen una mida considerable, i produeix més llavors. Finalment, *D. pentaphyllum* té gran producció de llavors en vegetació alta, un ordre de magnitud per sobre dels altres hàbitats i espècies de plantes. La producció és mínima en sòl nu i vegetació baixa, ja que els individus que trobem aquí no són reproductius. En vegetació alta és on trobem més individus de *D. pentaphyllum* (Taula 1) i aquests són més grans i

reproductius. La producció en vegetació alta de *D. pentaphyllum* serà la que es dispersarà per tots els altres hàbitats. Els hàbitats de producció i les distàncies de dispersió abiòtica condicionaran el patró de distribució espacial de les llavors. Dispersió a curtes distàncies (< 25 cm) faria que les llavors no sortissin dels hàbitats de producció fent que les llavors es concentrassin més en uns tipus d'hàbitats més associats amb la producció (Figura 13). Aquest és el cas de *F. ericoides*, en què la dispersió abiòtica no redistribueix les llavors entre hàbitats perquè els seus propis mecanismes dispersius no li permeten (Figura 4), i la disponibilitat de llavors en un determinat hàbitat vindrà determinada per la presència d'individus reproductius i de la seva producció de llavors. *C. minima*, tot i que no es dispersa molt més lluny, algunes llavors poden superar els 25 cm que suposen un canvi d'hàbitat i hi pot haver certa translocació de llavors dels hàbitats de més producció a on n'hi ha menys. *D. pentaphyllum* té distàncies de dispersió més llargues, cosa que fa què encara que la major part de llavors només es produeixin en vegetació alta, després de la dispersió abiòtica hi ha redistribució en tots els hàbitats. En les espècies on és més difícil un canvi del patró de distribució espacial de les llavors degut a les seves curtes distàncies de dispersió abiòtica, les formigues granívores podrien tenir més importància per la dispersió a distàncies més llargues i translocant les llavors entre diferents tipus d'hàbitats. Per la seva part, distàncies més curtes de dispersió fan que les llavors quedin més agregades i més a prop de la planta mare, i a la vegada, llavors més agregades tenen més probabilitat d'interaccionar amb les formigues ja que augmenta la probabilitat de ser predades (O'Dowd & Hay 1980; Azcárate & Peco 2003; Guarino *et al.* 2005).

Les interaccions entre les espècies de formigues *Messor* i les espècies de plantes comença amb la predació (Azcárate *et al.* 2005). Les formigues granívores tenen preferències per unes determinades espècies de llavors (Andersen *et al.* 2000; Willott *et al.* 2000; Azcárate *et al.* 2005), cosa que es reflexa en diferències en la taxes de predació de les espècies de plantes estudiades (Figura 5b), resultant en una major predació de les llavors de *F. ericoides* i *D. pentaphyllum* respecte les de *C. minima*. Tot i això en tots els casos aquesta predació és molt important (del 50 al 80 %). La selecció de llavors pot ser deguda a característiques morfològiques de l'espècie de formiga (Brown *et al.* 1979), a l'abundància relativa, qualitat nutritiva, morfologia, viabilitat i mida de la llavor (MacMahon *et al.* 2000) i a la distància del niu a les llavors (Detrain *et al.* 2000). Unes poques espècies són molt preferides, però quan aquestes esdevenen no disponibles les formigues freqüentment poden recollir fàcilment llavors no preferides (Andersen *et al.* 2000). Les nostres espècies tot i que no ho hem testat, semblen no ser les més preferides, ja que al fer els experiments d'oferiment de llavors era difícil fer-ho a la tardor perquè la presència de llavors de gramínies (com *Brachypodium* spp. i altres) feia que no agafessin les ofertes; en altres èpoques sense llavors de gramínies les nostres llavors eren recollides fàcilment per les formigues. Probablement per aquest motiu trobem més predació de les llavors estudiades a l'estiu que a la tardor. A més aquesta predació és superior en els hàbitats més oberts que tancats (Figura 5a), coincidint amb estudis d'anàlisi espacial dels patrons de predació de llavors per part de formigues granívores (Azcárate & Peco 2003; però

Ordoñez & Retana 2004) on troben que el risc de predació per formigues granívores és superior en zones descobertes. En el nostre estudi les pistes de *Messor* tenen tendència a passar més per sòl nu que pels altres hàbitats, possiblement perquè tenen més facilitat de pas i de trobar llavors. El pes sec de la vegetació podria ser una mesura de la quantitat d'obstacles pel pas de les formigues i/o de llocs on poden trobar resguard les llavors, i aquest és menor en sòl nu que en els altres hàbitats (Figura 1d).

Però no totes les llavors predades acaben essent consumides, sinó que algunes són perdudes en el seu transport cap al niu i donen lloc aleshores a llavors dispersades. Les pèrdues que trobem van d'un 3 a un 22 % de les llavors que agafen les formigues, i serien dades comparables amb el 17 % que troben Retana *et al.* (2004). Aquestes pèrdues són importants, i poden donar lloc a dispersió efectiva. Tot i això, Detrain & Tasse (2000) descriuen que *M. barbarus* recupera en menys de 24 hores la totalitat de les llavors perdudes. Nosaltres no creiem en aquest fet, donat que dependrà de varis factors com per exemple la mida de la llavor, així en el nostre cas com les llavors són petites, al perdre's es poden escolar per llocs de difícil accés per les formigues (Xavier Arnan observació personal). La possible recuperació de llavors estaria relacionada amb el sistema de pistes que formen les diferents espècies (López *et al.* 1993, 1994; Cerdá & Retana 1994), amb *M. barbarus* formant pistes més permanents que *M. bouvieri* que són bastant canviants, pel que les taxes de recuperació serien inferiors. *M. capitatus* no és molt propensa a formar pistes, pel que les seves pèrdues podrien ser encara més efectives de cara a la dispersió que les de les altres dues espècies. Les corbes de dispersió biòtica deguda a les pèrdues de llavors de les tres espècies de formigues no difereixen entre elles, però sí que difereixen en la longitud de les seves pistes, suggerint que el patró de pèrdua de llavors entre formigues es manté amb més pèrdues als primers metres de recorregut que quan s'apropen al niu, però la forma de la cua de la curva s'allarga (Figura 8) quan les pistes són més grans, cosa que fa que la dispersió d'unes poques llavors es més gran quan les llavors interaccionen amb *M. barbarus* i *M. bouvieri* (amb pistes més llargues) que amb *M. capitatus*. Les pèrdues es produeixen més en els primers metres, coincidint amb altres estudis (Detrain & Tasse 2000), possiblement degut a que aquí és on hi ha més robatoris (passades) entre obreres germanes i baralles amb formigues de colònies veïnes (Xavier Arnan observació personal) que acaben ocasionant la pèrdua de la llavor, o potser, perquè la inversió que fa la formiga en assegurar-se la llavor és més gran quan ja s'apropa al niu perquè si la perdés la distància a recórrer per tornar a l'àrea de recol·lecció és més gran que si la perd abans, doncs la majoria de formigues que perden la llavor tornen a l'àrea de recol·lecció (Detrain & Tasse 2000, Xavier Arnan observació personal).

Les corbes de dispersió biòtica deguda a les pèrdues de les llavors de les tres espècies de plantes són diferents, no tan sols en la distància sinó també en el patró de pèrdues (Figura 9). Aquests patrons podrien ser resultat de la interacció específica amb les espècies de *Messor*, que depenent de l'espècie de formiga perd més unes llavors que altres (Figura 6) i aquestes

espècies de formiga tenen diferents distàncies de dispersió. Així, les espècies de plantes amb llavors dispersades biòticament per formigues a distàncies més llargues serà degut a què són més perdudes per espècies de formigues amb longituds de les seves pistes també més grans, com és el cas de *M. barbarus* amb *F. ericoides* i *M. bouvieri* amb *D. pentaphyllum* (Figures 6, 8 i 9). *C. minima* no té una interacció molt específica amb alguna espècie de formiga granívora en quant a les pèrdues, però aquesta espècie té taxes de pèrdua mitjanes sense tenir valors elevats per cap espècie de formiga i una curta corba de dispersió biòtica, suggerint que quan les pèrdues augmenten aquestes es distribueixen més al llarg de la corba de dispersió, i quan les pèrdues no són tan abundants es concentrarien més en els primers metres del recorregut al niu. D'altra banda, els nostres resultats indiquen que les pèrdues de les llavors de les diferents espècies de plantes no són diferents entre hàbitats, però sí que ho són depenent de l'espècie de formiga (Figura 7). Així, un canvi en la composició de la comunitat de formigues pot modificar les taxes de pèrdues de les llavors de les diferents espècies de plantes d'una comunitat vegetal i/o el patró espacial de distribució d'aquestes llavors.

Un cop les llavors són transportades al niu, una petita part de les llavors són extretes fora sense pregar i per tant són dispersades. Tot i que trobem molt pocs estudis que analitzin la taxa de sortida de llavors dels nius de formigues granívores (Retana *et al.* 2004), les nostres taxes de sortida de llavors en la majoria de casos serien molt més elevades que la que ells observen (0,9 %). En l'estudi de Retana i col·laboradors (2004) les formigues troben producció de llavors de *Lobularia maritima* tot l'any i existeix una forta interacció formiga-planta, pel que les llavors són part important de la dieta de les formigues granívores al llarg de tot l'any. En el nostre estudi, per poder comparar entre espècies de plantes, es va utilitzar només una època de mostreig en la anàlisi, amb l'inconvenient que no coincidien els pics de producció de les tres espècies de planta. Així, ens trobem davant una limitació de la metodologia utilitzada, on les llavors que rebutjaven podien ser degudes més a les reserves que no a les llavors recollides en els dies propers, trobant així valors molt elevats i no lògics comparant les entrades i sortides de llavors dels nius. Tot i això, una alta concentració de llavors en aquests nius tampoc implica un alt establiment, ja que s'esperaria una gran mortalitat de plàntules per competència. Per tant, la dispersió al voltant dels nius és interessant pel fet que la planta es pot dispersar a distàncies més grans (fins uns 25 m depenent de l'espècie de formiga), i pot haver-hi una translocació de llavors entre hàbitats (als hàbitats on les espècies de formigues fan els seus nius). A més, pel fet que hi hagi un niu aquestes plantes es poden desenvolupar diferent que en hàbitats sense niu (Dean & Yeaton 1993; Peters *et al.* 2005). En el nostre cas, la dispersió en aquests microllocs seria un benefici per les poblacions de *C. minima* i no tan bona per *F. ericoides* que té un major establiment en els hàbitats sense niu. Pel que fa a *D. pentaphyllum*, no trobem dispersió per formigues al voltant dels nius, i trobem menys establiment que en els hàbitats sense niu. Altres estudis troben menys plantes natives al voltant dels nius que en les zones properes, existint més plantes exòtiques al voltant dels nius (Brown & Human 1997; Guarino *et al.* 2005).

Hem mostrat que les característiques microclimàtiques difereixen entre hàbitats (% PAR i % de registres amb temperatures >35 °C, però no en la humitat del sòl; Figura 1). Aquestes característiques poden tenir influència en la germinació i supervivència de les espècies de plantes (Baskin & Baskin 1989; Jordano & Herrera 1995; Battaglia *et al.* 2000), pel que esperaríem trobar diferències en la taxa de germinació i supervivència entre hàbitats. Però aquest fet no es reflecteix en els nostres resultats, donat que aquestes diferències probablement no són prou grans per generar un canvi en la taxa de germinació i/o supervivència de les plantes. D'altra banda, sí trobem diferent germinació entre espècies de plantes. Les característiques de les llavors, com la mida (Lehtila & Ehrlén 2005), pot fer que *C. minima* tingui taxes de germinació més elevades que les altres dues espècies (30 i 10 % respectivament). Aquestes taxes són força baixes, però són concordants amb les d'altres estudis (Levey & Byrne 1993; Maron & Simms 1997; Battaglia *et al.* 2000; Herrera 2002). En quant a la taxa de supervivència d'aquestes plantes germinades tampoc s'aprecien diferències entre els diferents hàbitats, i es situa al voltant del 30 %.

La majoria de llavors de *F. ericoides* i *C. minima* són dispersades dins les proximitats de la planta mare; *D. pentaphyllum* tot i que no arriben molt més lluny tenen la capacitat de sobrepassar un o dos hàbitats al voltant de l'hàbitat dispersiu. La distància mitjana a la que arriben les llavors de *F. ericoides* i *C. minima* per dispersió abiòtica és de 14 i 38 cm amb un màxim de 70 i 150 respectivament (la distància màxima a la que arriben les llavors de *D. pentaphyllum* és de 200 cm), mentre que aquestes llavors dispersades per les formigues granívores en la comunitat estudiada aconseguen distàncies mitjanes d'uns 266 i 168 cm respectivament i màximes de 1.650 i 750 cm respectivament de la planta mare (pel *D. pentaphyllum* la distància mitjana per dispersió biòtica és de 413 i la màxima d'uns 1.700 cm). Això té unes avantatges per aquestes llavors, com la reducció de la competència parental i amb individus de la mateixa cohort (Andersen 1988; Holldobler & Wilson 1990), la reducció de la probabilitat de predació (O'Dowd & Hay 1980; Guarino *et al.* 2005) i la colonització de nous ambients. Aquestes avantatges són més grans en el cas de les pèrdues, ja que són més heterogènies en l'espai provocant que les llavors quedin repartides més homogèniament per tota la zona, a diferència de les piles de rebuig que suposa un espai més localitzat on trobem altra vegada un cúmul de llavors que estaran sotmeses a alta competència i/o predació, tot i que la idoneïtat d'aquest ambient dependrà de l'espècie de planta. Aquestes avantatges degudes a l'increment de les distàncies de dispersió podrien haver provocat que les característiques de les llavors d'aquestes espècies de plantes hagin evolucionat per augmentar la seva interacció amb les formigues granívores i ser així dispersades. Al no trobar diferències significatives entre hàbitats en la taxa de germinació i supervivència, resta cert valor als canvis del patró espacial de distribució de les llavors degut a les pèrdues i/o extracció de llavors a les piles de rebuig.

Integrant tots els processos del cicle vital d'aquestes tres espècies de plantes en un model demogràfic hem vist que l'acció de les formigues com a depredadores és molt important, fent disminuir considerablement les poblacions potencials de llavors, i conseqüentment, d'adults reclutats (Figura 14). Però, en realitat, sembla que aquestes elevades taxes de predació no tindrien efectes en l'abundància d'individus adults en la zona. Així, experiments d'exclusió de formigues granívores (Davidson 1993; Brown & Human 1997), no troben diferències entre l'abundància de plantes de la zona amb exclusió i sense, possiblement degut a: a) saturació d'hàbitats favorables per l'establiment (Andersen 1989; Schöning *et al.* 2004); b) la predació no evita l'establiment d'un gran banc de llavors potencialment capaç d'explotar condicions temporals favorables pel reclutament (Andersen 1989), banc de llavors que excedeix la quantitat de llavors recollides per les poblacions de formigues i exerceix control sobre el creixement de les plàntules (Levassor *et al.* 1990); i c) l'efecte no és significatiu però existiria essent petit i acumulatiu apreciand-se a llarg termini (Brown & Human 1997). Tots aquests estudis es van fer en comunitats madures, i no en una situació postpertorbació com és el nostre cas. Així, en una comunitat postincendi el banc de llavors podria estar molt reduït per la gran germinació que hi pot haver dels bancs de llavors d'aquestes espècies després del foc (Westoby *et al.* 1988; Pierce & Cowling 1991) i rarament trobaríem saturació de tots els hàbitats favorables pel seu reclutament, suggerint-nos que en la nostra zona d'estudi la predació pugui tenir un fort impacte negatiu sobre l'abundància de les tres espècies de plantes estudiades. D'altra banda, no podem afirmar que les pèrdues i llavors tretes a les piles de rebuig tinguin efecte en l'abundància d'individus en els diferents hàbitats, possiblement degut al fet que no hi ha diferències significatives entre taxes de germinació i supervivència entre els diferents tipus d'hàbitats. Tot i això, sembla que les pèrdues augmenten l'abundància d'individus potencials però en quantitats molt baixes (Figura 14). Aquestes diferències són lleugerament superiors en els hàbitats que els individus adults de les espècies de planta tenen més tendència per ocupar (Taula 1), insinuant un lleuger efecte de les formigues granívores sobre el patró espacial de distribució de les plantes.

En aquest estudi hem descrit interaccions molt específiques espècie de formiga – espècie de planta degudes possiblement a característiques intrínseques de les espècies de formigues i de plantes i molt relacionat amb les preferències de llavors entre espècies. Aquestes interaccions podrien proporcionar una sèrie de beneficis per les poblacions de plantes, a través de les avantatges que proporciona l'augment de la distància de dispersió i un lleuger efecte dels canvis en el patró espacial de distribució de les poblacions de plantes. Tot i això, els efectes quantitius negatius de la predació sobre l'abundància de les poblacions de plantes amb dispersió a curtes distàncies podrien ser molt més importants que un possible benefici de la dispersió per les pèrdues de llavors en les pistes de les formigues i rebuig de llavors a l'exterior dels nius sobre l'abundància d'aquestes poblacions de plantes. En aquest treball demostrem el doble paper de les formigues com a depredadores i dispersives, però intuïm que les formigues granívores respecte les espècies de plantes tenen un pes més important com a depredadores

que com a dispersives, donat que la redistribució de les llavors en diferents hàbitats no té conseqüències perquè les taxes de germinació i supervivència en cadascun d'ells són similars en la nostra àrea d'estudi.

Referències

- Andersen, A.N. (1987) Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos*, **48**, 171-174.
- 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. (1989) How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia*, **81**, 310-315.
- Andersen, A.N., Azcárate, F.M. & Cowie, I.D. (2000) Seed selection by an exceptionally rich community of harvester ants in the Australian seasonal tropics. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 975-984.
- Auld, T.D. & Denham, A.J. (1999) The role of ants and mammals in dispersal and post-dispersal seed predation of the shrubs *Grevillea* (Proteaceae). *Plant Ecology*, **144**, 201-213.
- 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.M. & Peco, B. (2003) Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor Forel*) in mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux*, **50**, 120-126.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (1989) Physiology of dormancy and germination. *Ecology of soil seed banks* (eds. Leck, M.A., Palmer, V.T. & Simpson, R.L.). Academic Press, San Diego, California, pp 53-66.
- Battaglia, L.L., Foré, S.A. & Sharitz, R.R. (2000) Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology*, **88**, 1041-1050.
- Beattie, A.J. (1985) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beckage, B. & Clark, J. (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology*, **84**, 1849-1861.
- Bernard, F. (1968) *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale*. Collection Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. Masson, Paris.
- Blate, G.M., Peart, D.R. & Leighton, M. (1998) Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. *Oikos*, **82**, 522-538.
- Bolós, O. de, Vigo, J., Masalles, R.M. & Ninot, J.M. (1993) *Flora manual dels Països Catalans*. Editorial Pòrtic, Barcelona.

- Bond, W.J. & Stock, W.D. (1989) The costs of leaving home: ants disperse myrmecochorous seeds to low nutrient sites. *Oecologia*, **81**, 412-417.
- Boyd, R.S. (1996) Ant-mediated seed dispersal of the rare chaparral shrub *Fremontodendron decumbens* (Sterculiaceae). *Madroño*, **43(2)**, 299-315.
- Brown, J.H., Reichman, O.J. & Davidson, D.W. (1979) Granivory in desert ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 201-227.
- Brown, M.J.F. & Human, K.G. (1997) Effects of harvester ants on plant species distribution and abundance in a serpentine grassland. *Oecologia*, **112**, 237-243.
- Cerdá, X. & Retana, J. (1994) Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants (*Messor bouvieri* and *Messor capitatus*, Hymenoptera: Formicidae) from Spain. *Journal of Applied Entomology*, **117**, 268-277.
- Cerdan, P. (1989) *Etude de la Biologie, de l'Ecologie et du Comportement des Fourmis Moissonneuses du Genre Messor (Hymenoptera, Formicidae) en Crau*. PhD thesis, Université de Provence, Marseille.
- Crawley, M.J. (1992) Seed predators and plant population dynamics. *Seeds, the ecology of regeneration in plant communities* (ed. Fenner, M.), pp. 167-182. CAB International.
- Cros, S., Cerdá, X. & Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4**, 269-278.
- Davidson, D.W. (1993) The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, **68**, 25-35.
- Davidson, D.W. & Morton, S.R. (1981) Myrmecochory in some plants (F. Chenopodiaceae) of the Australian arid zone. *Oecologia*, **50**, 1038-1051.
- Davison, E.A. (1982) Seed utilization by harvester ants. *Ant-Plant Interactions* (ed. Buckley, R.C.), pp 1-6. Dr W. Junk Publishers, The Hague, the Netherlands.
- Dean, W.R.J. & Yeaton, R.I. (1993) The influence of harvester ant *Messor-capensis* nest-mounds on the productivity and distribution of some plant-species in the Southern Karoo, South-Africa. *Vegetatio*, **106**, 21-35.
- Detrain, C. & Pasteels, J.M. (2000) Seed preferences of the harvester ant *Messor barbarus* in a Mediterranean mosaic grassland (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, **35**, 35-48.
- Detrain, C. & Tasse, O. (2000) Seed drops and caches by the harvester ant *Messor barbarus*: do they contribute to seed dispersal in Mediterranean grasslands? *Naturwissenschaften*, **87**, 373-376.
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M. & Pasteels, J.M. (2000) A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns and seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, **47**, 56-62.
- Díaz, M. (1992) Spatial and temporal patterns of granivorous ant seed predation in patchy cereal crop areas of central Spain. *Oecologia*, **91**, 561-568.
- Eriksson, O. & Ehrlén, J. (1992) Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia*, **91**, 360-364.

- Feldman, R., Tomback, D.F. & Koehler, J. (1999) Cost of mutualism: competition, tree morphology, and pollen production in limber pine clusters. *Ecology*, **80**, 324-329.
- Flores, J. & Briones, O. (2001) Plant life-form and germination in a Mexican inter-tropical desert: effects of soil water and temperature. *Journal of Arid Environments*, **47**, 485-497.
- Gorb, S.N. & Gorb, E.V. (1999) Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): Implications for distance dispersal. *Acta Oecologica*, **20**, 509-518.
- Gordon, D.M. (1993) The spatial scale of seed collection by harvester ants. *Oecologia*, **95**, 479-487.
- Greenberg, C.H. (2000) Individual variation in acorn production by five species of southern Appalachian oaks. *Forest Ecology and Management*, **132**, 199-210.
- Guarino, R., Ferrario, B. & Mossa, L. (2005) A stochastic model of seed dispersal pattern to assess seed predation by ants in annual dry grasslands. *Plant Ecology*, **178**, 225-235.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, Londres.
- Heredia, A. & Detrain, C. (2005) Influence of seed size and seed nature on recruitment in the polymorphic harvester ant *Messor barbarus*. *Behavioural Processes*, **70**, 289-300.
- Herrera, C.M. (2002) Topsoil properties and seedling recruitment in *Lavandula latifolia*: stage-dependence and spatial decoupling of influential parameters. *Oikos*, **97**, 260-270.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. (1998) Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist*, **152**, 576-594.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Springer, Berlin.
- Jinks, R. & Mason, B. (1998) Effects of seedling density on the growth of Corsican pine (*Pinus nigra* var. *maritima* Melv.), Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) in containers. *Annales des Sciences Forestières*, **55**, 407-423.
- Jordano, P. & Herrera, C.M. (1995) Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, **2**, 230-237.
- Kalisz, S., Hanzawa, F.M., Tonsor, S.J., Thiede, D.A. & Voigt, S. (1999) Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of *Trillium grandiflorum*. *Ecology*, **80**, 2620-2634.
- Lehtila, K. & Ehrlén, J. (2005) Seed size as an indicator of seed quality: a case study of *Primula veris*. *Acta Oecologica*, **28**, 207-212.
- Levassor, C., Ortega, M. & Peco, B. (1990) Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 339-344.
- Levey, D.J. & Byrne, M.M. (1993) Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology*, **74**, 1802-1812.
- López, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M. (1993) Responses of the trunk routes of a harvester ant to plant density. *Oecologia*, **93**, 109-113.

- López, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M. (1994) Guerrilla vs. phalanx strategies of resource capture: growth and structural plasticity in the trunk trail system of the harvester ant *Messor barbarus*. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 127-138.
- López-Vila, J.R. & García-Fayos, P. (2005) Diplochory in *Ulex parviflorus* Pourr. *Acta Oecologica*, **28**, 157-162
- MacMahon, J.A., Mull, J.F. & Crist, T.O. (2000) Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 265-291.
- Manzaneda, A.J., Fedriani, J.M. & Rey, P.J. (2005) Adaptive advantages of myrmecochory: the predator-avoidance hypothesis tested over a wide geographic range. *Ecography*, **28**, 583-592.
- Maron, J.L. (1997) Interspecific competition and insect herbivory reduce bush lupine (*Lupinus arboreus*) seedling survival. *Oecologia*, **110**, 284-290.
- Maron, J.L. & Simms, E.L. (1997) Effect of seed predation on seed bank size and seedling recruitment of bush lupine (*Lupinus arboreus*). *Oecologia*, **111**, 76-83.
- O'Dowd, D.J. & Hay, M.E. (1980) Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*, **61**, 531-540.
- Ohkawara, K. & Higashi, S. (1994) Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Oecologia*, **100**, 135-140.
- Ohkawara, K., Higashi, S. & Ohara, M. (1996) Effects of ants, ground beetles and the seed-fall patterns on myrmecochory of *Erythronium japonicum* Decne. (Liliaceae). *Oecologia*, **106**, 500-506.
- 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.
- Ordoñez, J.L., Franco, S. & Retana, J. (2004) Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience*, **11**, 296-304.
- Ostfeld, R.S., Mason, R.H. & Canham, C.D. (1997) Effects of rodents on tree invasion of old fields. *Ecology*, **78**, 1531-1542.
- Peters, H.A., Chiariello, N.R., Mooney, H.A., Levin, S.A. & Hartley, A.E. (2005) Native harvester ants threatened with widespread displacement exert localized effects on serpentine grassland plant community composition. *Oikos*, **109**, 351-359.
- Pierce, S.M. & Cowling, R.M. (1991) Dynamics of soil-stored seed banks of six shrubs in fire-prone dune fynbos. *Journal of Ecology*, **79**, 731-747.
- Price, M.V. & Joiner, J.W. (1997) What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology*, **78**, 764-773.
- Reader, R.J. (1993) Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology*, **81**, 169-175.
- Retana, J. & Cerdá, X. (1994) Worker size polymorphism conditioning size matching in two sympatric seed harvesting ants. *Oikos*, **71**, 261-266.

- Retana, J., Picó, F.X. & Rodrigo, A. (2004) Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non-myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos*, **105**, 377-385.
- Rodrigo, A. & Retana, J. (2000) *Heterogeneidad del banco de semillas de suelo después de un gran incendio forestal*. Congreso Ibérico de Ecología, Santiago de Compostela.
- Schafer, M. & Kotanen, P.M. (2004) The influence of soil moisture on losses of buried seeds to fungi. *Acta Oecologica*, **24**, 255-263.
- Schöning, C., Espadaler, X., Hensen, I. & Roces, F. (2004) Seed predation of the tussock-grass *Stipa tenacissima* L. by ants (*Messor* spp.) in south-eastern Spain: the adaptive value of trypanocarp. *Journal of Arid Environments*, **56**, 43-61.
- Schupp, E.W. (1988) Seed and early seedling predation in the forest understory and in tree fall gaps. *Oikos*, **51**, 71-78.
- Schupp, E.W. (1990) Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology*, **71**, 504-515.
- Schupp, E.W. (1995) Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, **82**, 399-409.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M. (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.
- Silvertown, J.W. & Lovett Doust, J. (1993) *Introduction to plant population biology*. Blackwell Science, Oxford.
- Thanos, C.A., Georghiou, K., Kadis, C. & Pantazi, C. (1992) Cistaceae: a plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany*, **41**, 251-263.
- Vander Wall, S.B., Kuhn, K.M. & Beck M.J. (2005a) Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology*, **86**, 801-806.
- Vander Wall, S.B., Kuhn K.M. & Gworek, J.R. (2005b) Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. *Oecologia*, **145**, 282-287.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 379-385.
- Westoby, M., Rice, B., Griffin, G. & Friedel, M. (1988) The soil seed bank of *Triodia basedowii* in relation to time since fire. *Australian Journal of Ecology*, **13**, 161-169.
- Willott, S.J., Compton, S.G. & Incoll, L.D. (2000) Foraging, food selection and worker size in the seed harvesting ant *Messor bouvieri*. *Oecologia*, **125**, 35-44.
- Willson, M.F. & Whelan, C.J. (1990) Variation in survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos*, **57**, 191-198.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. & Retana, J.M. (2000) Constraints and trade-offs in mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. *The Botanical Review*, **66**, 119-149.

DISCUSSIÓ GENERAL

Aquesta tesi descriu la recuperació de les comunitats de plantes i formigues mediterrànies després del foc i les interaccions entre plantes i formigues que podrien tenir importància en la dinàmica postincendi dels dos grups. En els dos primers capítols s'analitza per separat la recuperació postincendi de les comunitats de formigues i de plantes mediterrànies a escala regional, en funció d'un gradient de diferents tipus de vegetació caracteritzats per diferents espècies arbòries o arbustives dominants, les quals tenen diferent capacitat de recuperació després del foc, i en funció d'un gradient ambiental caracteritzat pel dèficit hídric a l'estiu, un dels principals factors determinant la dinàmica de la vegetació mediterrània. En el tercer capítol s'analitza separatament l'efecte de dos factors estretament relacionats amb la vegetació, l'ombra i els recursos alimentaris, sobre l'estructuració i composició de les comunitats de formigues mediterrànies en un escenari postincendi a una escala més local. Finalment, en l'últim capítol s'analitzen a escala local els efectes de les formigues (en aquest cas de les formigues granívores) mitjançant mecanismes de predació i dispersió de llavors sobre la dinàmica de les poblacions de plantes mediterrànies que fan banc de llavors resistent al foc i que tenen força importància en els primers estadis postincendi.

En els dos primers capítols es mostra com la recuperació postincendi de les comunitats de plantes i de formigues de les principals comunitats forestals de Catalunya depèn de la recuperació de les principals espècies arbòries i/o arbustives, mostrant així un paral·lelisme en la recuperació postincendi d'ambdós grups. Quan la principal espècie arbòria o arbustiva es recupera, també ho fa tota la comunitat de plantes associada a aquesta, i paral·lelament ho fan les comunitats de formigues d'aquests ambients. El restabliment del recobriment vegetal de la principal espècie arbòria i/o arbustiva determina que es restableixin bona part de les condicions ambientals i els nínxols ecològics preincendi. Això fa que les espècies de plantes presents abans de l'incendi, pocs anys després del foc trobin les condicions necessàries per mantenir-se en la comunitat o recolonitzar-la de nou permetent que la comunitat pre i postincendi siguin semblants. Amb el restabliment de la comunitat vegetal, es restableix la disponibilitat de recursos i microhàbitats i les relacions de competència entre espècies de formigues, i per tant, la comunitat de formigues postincendi també tindrà valors semblants als preincendi. En canvi, si l'espècie arbòria dominant no es recupera, les condicions ambientals de l'escenari postincendi canvien, essent diferents els nínxols disponibles per les plantes. En aquest cas, les espècies de formigues que en un primer moment han sobreviscut al pas del foc (és a dir, les que nidifiquen al terra) troben durant força temps unes característiques diferents, i només sobreviuran les que els hi vagi bé les noves condicions, i en canvi poden arribar espècies que abans no hi eren i que les noves condicions els hi siguin favorables. Fins que no es restableixen els arbres, les espècies arborícoles no tornaran a la zona; si els arbres no es restableixen, doncs les espècies arborícoles tampoc podran recolonitzar la zona, i ho faran espècies de llocs més obertes i més adaptades a viure en el nou hàbitat creat, creant comunitats de formigues molt diferents.

En aquest sentit, tant els patrons obtinguts per les comunitats de plantes com de formigues segueixen els patrons de recuperació després del foc de les espècies dominants en la coberta forestal. En el capítol 1 veiem que la recuperació de les comunitats de formigues es més alta en aquelles comunitats on la principal espècie arbòria es recupera més ràpid, segons Rodrigo *et al.* (2004), com és el cas dels matollars, pinedes de pi blanc, i sobretot la sureda. Les comunitats de plantes d'aquestes comunitats també es recuperen segons un patró molt semblant, tal com veiem en el capítol 2. En canvi, en el cas de l'alzinar, tot i que Rodrigo *et al.* (2004) troben una bona recuperació de les seves cobertes forestals, la recuperació de les comunitats de formigues no va en aquest sentit, i el mateix observem en el cas de la comunitat de plantes. A una escala de temps més gran, aquestes comunitats de plantes i de formigues podrien arribar a mostrar una bona recuperació, molt relacionada amb el restabliment del recobriment arbori, ja que tot i que l'alzina rebrota, tarda més en tancar el vol del bosc que per exemple el suro. Això permetrà l'establiment de la comunitat de plantes i de formigues inicial. En canvi, la pinassa, no té una bona recuperació després del foc (Ordoñez *et al.* 2004), i tampoc s'espera una recuperació de les comunitats de plantes ni de formigues a llarg termini en aquest tipus de bosc (Rodrigo & Retana 2006).

Un cop s'ha demostrat un clar efecte de la vegetació sobre les formigues en un escenari postincendi, en el capítol 3 s'ha volgut veure com dos factors molt estretament relacionats amb la vegetació, com són l'ombra i els recursos alimentaris associats al recobriment vegetal, condicionen l'estructura i composició de les comunitats de formigues després del foc i a escala més local. S'observa que la vegetació augmenta el número d'espècies de formigues tant a través de l'aportació d'ombra com d'aliment, però no trobem un efecte sinèrgic dels dos factors. A més, hi ha un canvi de composició de formigues depenent de la combinació d'aquests factors, molt relacionat amb les característiques ecològiques de les espècies de formigues i la competència que s'estableix entre les espècies que han sobreviscut al foc i les que intenten colonitzar la zona de nou (Hölldobler & Wilson 1990) pels recursos tant d'ombra o aliment com de nidificació. Aquesta situació creada per la pertorbació fa que l'estructuració de les comunitats de formigues de zones cremades no segueixi els patrons d'estructuració de les comunitats de formigues presents en comunitats vegetals madures. Així, en aquest capítol veiem que els canvis de recobriment en una situació postincendi no segueixen el patró esperat d'estructuració de les comunitats de formigues segons jerarquies competitives, no trobant un esperat augment d'espècies subordinades quan l'ombra que proporciona el recobriment disminueix segons treballs de Cerdá *et al.* (1997, 1998). De la mateixa manera, tampoc trobem diferències en la diversitat entre tractaments amb diferent grau d'ombra i aquests patrons no estan d'acord amb el de comunitats madures on la diversitat és superior en les zones més obertes (Retana & Cerdá 2000); tot i això, en el primer capítol trobem una major diversitat en les parcel·les no cremades que en les cremades amb menys recobriment vegetal. Aquests fets suggereixen que en els primers anys postincendi els efectes de la pertorbació sobre el sistema són encara molt forts, de manera que la dinàmica de la vegetació de les àrees cremades és

molt més ràpida que aquella d'altres àrees no afectades recentment per una pertorbació. Per tant, les relacions de competència interespecífica encara no s'han establert, fent que els seus efectes sobre l'abundància de les diferents espècies encara no assoleixin els valors normals de comunitats madures de característiques similars i l'estructuració d'aquestes comunitats serà diferent i difícil de predir. Possiblement l'estructuració i composició de les comunitats de formigues postpertorbació serà molt diferent de la de comunitats madures, ja que en una comunitat postincendi els diferents factors que poden afectar les comunitats de formigues (principalment recursos alimentaris, ombra i llocs de nidificació), són molt variables en el temps i durant els primers anys després del foc van patint variacions importants.

En els dos primers capítols també es mostra que la recuperació de les comunitats de plantes i de formigues segueixen un gradient climàtic caracteritzat pel dèficit hídric a l'estiu, essent la recuperació superior en àrees més seques que humides. En el cas de la vegetació, aquest efecte és indirecte ja que mostrem que la recuperació de les comunitats de plantes depèn de la proporció de germinadores obligades i rebrotadores obligades, fent que una proporció superior de germinadores obligades permeti una recuperació més ràpida de la comunitat de plantes original pocs anys després del foc. Això és degut a les característiques que defineixen les germinadores obligades, com són una tolerància superior a la llum, cicles de vida més curts amb una elevada taxa de producció de llavors, millors mecanismes de dispersió i taxes de creixement més altes (Pausas 1999; Pausas *et al.* 2004), i a l'escala de temps considerada, vuit anys després del foc. La proporció de les diferents estratègies varia a través del gradient climàtic (augmentant la proporció de germinadores obligades amb la sequera) i implica una millor recuperació de la vegetació en zones més seques que humides. Per la seva part, les comunitats de formigues de zones més seques es recuperen millor perquè en aquestes zones hi ha més espècies característiques d'ambients oberts, els quals són hàbitats similars a aquells generats pel foc. A la vegada està també relacionat amb la vegetació, ja que aquestes espècies de formigues típiques de zones més seques no estan relacionades amb els arbres, i en canvi en els ambients més humits existeixen més espècies de formigues que es recuperen malament després del foc perquè van molt lligades a la vegetació llenyosa per la seva nidificació i/o alimentació, i aquesta vegetació llenyosa en aquests llocs més humits no es recupera tan ràpid per la baixa proporció en germinadores obligades de tota la comunitat vegetal.

Aquestes zones més seques de la Conca Mediterrània, amb un recobriment més obert (Kutiel *et al.* 2000), és l'àrea de distribució típica de les formigues del gènere *Messor* (Bernard 1968) i de la majoria d'espècies que part de la seva dieta es compon de llavors (*Goniomma*, *Tetramorium*, *Pheidole*, ...). Per tant, podríem pensar que hi ha una coincidència de distribució d'espècies de plantes germinadores obligades i espècies granívores, que ens pot suggerir que aquestes espècies han evolucionat en uns mateixos ambients i possiblement les seves interaccions tinguin conseqüències importants, tant per les poblacions d'aquestes espècies de formigues com per les poblacions de plantes en la recuperació postincendi. En aquests

ambients més secs i oberts, la producció de llavors explotades per formigues granívores és més gran (Andersen 1988), degut a la major presència de germinadores obligades que produeixen moltes més llavors que les rebrotadores (Pausas 1999), cosa que fa més important la interacció amb aquest grup. A més, les rebrotadores obligades no requereixen gairebé de llavors per a l'èxit de les seves poblacions en l'escenari postincendi (Kutiel 1997). Les llavors són el component principal de la dieta de les formigues granívores. Tot i que a través de la tesi observem que l'estructuració i composició de les comunitats de formigues és una inèrcia que ve determinada per la comunitat de plantes (capítols 1 i 3), a la vegada, les formigues també podrien estar condicionant el resultat de l'estructuració i composició de les comunitats de plantes, i a l'hora la seva recuperació postincendi. En el capítol 4 es mostra com les formigues granívores augmenten les distàncies de dispersió i canvien el patró espacial de distribució de llavors d'aquestes espècies de plantes, que generalment tenen curtes distàncies de dispersió conseqüència dels seus propis mecanismes dispersius. Aquestes espècies de plantes fan el banc de llavors a prop de la planta mare, però la translocació de llavors per formigues granívores permetrà a les plantes una distribució més homogènia per la zona. Això pot permetre que un cop aquestes plantes hagin germinat del banc de llavors després del foc i esdevinguin ja reproductives, les formigues granívores facin que aquestes espècies de plantes es distribueixin més per la zona. Això podria facilitar l'èxit de les germinadores obligades en els primers anys després del foc. En aquest sentit, en diferents estudis s'ha suggerit que les formigues granívores podrien tenir efectes en la successió en determinades comunitats vegetals (Reader 1997; Wolff & Debussche 1999), tot i que no ha pogut ser provat. Malgrat això, les relacions entre plantes i formigues semblen ser asimètriques en el cas de formigues granívores. Així, López i col·laboradors (2000) troben que la vegetació té un efecte més gran sobre l'estratègia de recol·lecció de *M. barbarus*, que els efectes d'aquesta espècie de formiga granívora sobre la dinàmica de la vegetació.

En aquesta tesi es constata clarament l'existència d'interaccions entre les comunitats de plantes i de formigues mediterrànies en un escenari postincendi. Podem afirmar que la recuperació postincendi de les comunitats de plantes condiona la recuperació de les comunitats de formigues a través de les espècies clau, però la recuperació de les comunitats de formigues no depèn només de la de la vegetació, essent també important la inèrcia anterior al foc. D'altra banda, i a escala més petita, demostrem que les formigues poden condicionar la dinàmica d'algunes espècies de plantes. Tot i que aquest efecte sembla petit, podria ser que amb els anys durant el procés de successió postincendi es vagi acumulant i tenir importants repercussions en la recuperació postincendi d'algunes espècies de plantes i conseqüentment de les seves comunitats.

Referències

- Andersen, A. N. (1988) Immediate and longer-term effects of fire on seed predation by ants in sclerophyllous vegetation of southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **13**, 285-293.
- Bernard, F. (1968) *Les fourmis (Hymenoptera Formicidae) d'Europe Occidentale et Septentrionale*. Collection Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen. Masson, Paris.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997) Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363-374.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1998) Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, **12**, 45-55.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Springer, Berlin.
- Kutiel, P. (1997) Spatial and temporal heterogeneity of species diversity in a Mediterranean ecosystem following fire. *International Journal of Wildland Fire*, **7**, 307-315.
- Kutiel, P., Kutiel, H. & Lavee, H. (2000) Vegetation response to possible scenarios of rainfall variations along a Mediterranean-extreme arid climatic transect. *Journal of Arid Environments*, **44**, 277-290.
- López, F., Acosta, F.J. & Serrano, J.M. (2000) Asymmetric interactions between plants and seed-harvesting ants in a Mediterranean pasture. *Ecological Research*, **15**, 449-452.
- Ordoñez, J.L., Franco, S. & Retana, J. (2004) Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Ecoscience*, **11**, 296-304.
- Pausas, J.G. (1999) Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Plant Ecology*, **140**, 27-39.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, **85**, 1085-1100.
- Reader, R.J. (1997) Potential effects of granivores on old field succession. *Canadian Journal of Botany*, **75**, 2224-2227.
- 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.
- Rodrigo, A. & Retana, J. (2006) Post-fire recovery of ant communities in submediterranean *Pinus nigra* forests. *Ecography*, **29**, 1-9.
- Rodrigo, A., Retana, J. & Picó, F.X. (2004) Direct regeneration is not only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology*, **85**, 716-729.
- Wolff, A. & Debussche M. (1999) Ants as seed dispersers in a Mediterranean old-field succession. *Oikos*, **84**, 443-452.

AGRAÏMENTS

Suposo que escriure aquests agraïments representa que s'ha acabat una etapa. I realment és això, s'ha acabat una etapa de quatre anys on he estat treballant amb gent molt maca i on m'ho he passat molt bé, i crec que ha sigut molt constructiva tant per la meua vida professional com personal. També hi ha hagut moments difícils, per què no dir-ho, però quan veus totes les coses bones que has guanyat, doncs aquests moments difícils ja no els recordes tant. Són moltes les persones a qui dec moltes coses, que m'han ajudat moltíssim en aquests quatre anys. A tota aquesta gent li estic immensament agraït. M'agradaria poder nomenar a tothom, però estic segur que em deixaré algú, la veritat és que sóc bastant despistat.

Primer de tot, a les dues persones que més han contribuït a les coses bones d'aquest treball i que més m'han patit: els meus directors, Javi i Anselm. Em sento afortunat d'haver pogut treballar al vostre costat, i considero que he après molt tant professional com personalment. Admiro la vostra capacitat de motivar en la feina i a la vegada saber escoltar les preocupacions d'un. Moltes i moltes gràcies, i desitjo de tot cor que això no acabi aquí.

Seguidament, moltíssimes gràcies a tota la gent amb qui he compartit camp, passant moments durs però també de molt bons dels quals en guardo grans records: Teresa, Olga, Helena, Rebeca, Montse, Laia C, Carme, Francesc, Laia M, Isaac, Joan Marc, Cunyi, Roger, Juli, Jose, Oscar, Cristina, Patricia, Bernat, Carlos, Iván, Kristina, Beltran, Elisabeth, Glòria, Laura i Carla. Espero que no em maleïu per algunes males estones que vam passar!

A tots els companys de feina d'aquí la Unitat d'Ecologia/CREAF, que sense excepció alguna, sempre que he tingut algun problema o dubte he trobat algú disposat a ajudar-me, moltes gràcies. A la gent del despatx i del grup de treball: Nacima, Iraima, Belén, Jose Luis, Roberto, Lluís, Berta, Pilar, Rosa Maria, Tete, Marc, Jordi, Abde, Lúdia, Xavi P. A la colla d'impressables: Xavi D, David T, Wilson, Gerardo, Nando, Giorgio. A uns altres impressables: Marcia, Loles, Helena, Angi, Imma, Patrícia, Rogers, Víctor, Carolina, Nacho, Salvador, ... Als informàtics, Carles i Joan (quins personatges!). A vosaltres: Miquel, Maria, Paco, Ferran, Jaume, Joseps, Joans, Montses, Josep Maria, Oriol, Pilar, Lola, ... A la penya Miramon: Lluís, Edus, Xavier, Ivette, Gerard, Teresa, ... A la gent de secretaria i administració: Marta, Cristina, Charo, Núria, Sílvia i Ramón. Voldria fer una menció especial al Lluís Comas i al Jose Luis Ordoñez, per tot el que heu fet per mi, sou uns cracks.

Vull agrair al Xavier Espadaler la determinació d'alguns espècimens de formigues i converses interessantíssimes que hem tingut sobre determinats aspectes de les formigues. En Josep Girbal també mereix una menció especial, sobretot per ajudar-me en la determinació de plantes.

A aquells que han ajudat a millorar alguns dels capítols d'aquest treball: Xim Cerdà, Juli G. Pausas, Paco Lloret i Jordi Bosch, moltes gràcies.

A la gent de Genètica, Montse Sales, Maria Jesús, Sònia i Ester, que m'han aguantat tot aquest temps ajudant-me a cultivar *Drosophila* per alimentar les formigues. Moltes gràcies. Igualment, gràcies a la gent de Zoologia, especialment al Manolo, per ajudar-me en el cultiu d'insectes que utilitzava com a menjar per les formigues.

Vull donar les gràcies als meus pares, que sempre han fet tot el possible perquè jo pogués realitzar els meus estudis. I a la meva germana, tots tres sou molt especials per mi, i sense vosaltres res seria el mateix. Us estimo!

A la meva princesa, molt petita però a la vegada la coseta més gran per mi, qui m'ha fet volar i viure coses inimaginables. Molt i sempre!

Als meus col·legues del poble, que són pocs, però els millors. Carles i Oriol gràcies. I al meu company inseparable de carrera, en Jordi.

Ja per acabar, voldria agrair als directors dels Parcs Naturals del Garraf i del Montseny per permetre'm treballar dins d'aquests Parcs i als propietaris que m'han permès muntar els meus experiments en les seves propietats, en especial, a Josep Maria Cortès que no només ens va cedir per tres anys part de les seves propietats sinó que en moltes ocasions ens oferí la seva ajuda desinteressada per qualsevol cosa que necessitèssim.

Aquest treball ha estat realitzat gràcies a una beca predoctoral per a la formació de personal investigador (FI) per part de l'Agència de Gestió d'Ajuts Universitaris i de Recerca de la Generalitat de Catalunya i gràcies al finançament del projecte InterPIAnt "Factores que afectan a la variabilidad de las comunidades de hormigas y plantas después del fuego: Efecto de las interacciones entre ambos grupos en su dinámica postincendio" (CICYT REN2001-2500/GLO).