

Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados

R. Perea ¹

(1) Departamento de Silvopascicultura, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes, Universidad Politécnica de Madrid, 28040 Madrid. España.

➤ Recibido el 15 de marzo de 2012, aceptado el 20 de marzo de 2012.

Perea, R. (2012). Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. *Ecosistemas* 21(1-2):224-229.

El ciclo de regeneración: La importancia de la dispersión de semillas

Las semillas son el medio fundamental por el cual las plantas se regeneran y se desplazan en el espacio. Todas las semillas necesitan de agentes externos (bióticos o abióticos) que aseguren su desplazamiento. Entre los agentes bióticos, las especies animales suponen el principal vector de dispersión. Sin embargo, las complejas interacciones entre el mundo vegetal y el animal durante el proceso dispersivo son insuficientemente conocidas como consecuencia de la cantidad de factores que en él participan. Su conocimiento, sin embargo, resulta fundamental para comprender la ecología de las especies, incluyendo procesos como el ciclo de regeneración, la estructura genética y la dinámica de las poblaciones. Por ello, el estudio integral del fenómeno de la dispersión resulta imprescindible y requiere una aproximación multidisciplinar, basada en estudios tanto observacionales como experimentales. En este trabajo se estudia la función que desempeña la fauna en la dispersión y predación de semillas (fundamentalmente bellotas y hayucos) en un bosque mixto templado situado en el Hayedo de Montejo, Madrid (**Fig. 1**), donde dominan robles (*Quercus pyrenaica* y *Q. petraea*) y hayas (*Fagus sylvatica*).



Figura 1. Aspecto del área de estudio: bosque mixto caducifolio donde dominan robles (*Quercus pyrenaica* y *Q. petraea*) y hayas (*Fagus sylvatica*). En la imagen se observa las trampas de recogida de semillas colocadas sistemáticamente con el fin de estimar la producción de frutos del rodal. Hayedo de Montejo (Madrid)

El papel de los roedores

El empleo de cámaras de vídeo con detección de movimiento ha permitido conocer qué especies animales participan en el desplazamiento y consumo de semillas en este sistema, donde el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus* L.) ha resultado ser el principal movilizador de bellotas, incluso desde las ramas del árbol (dispersión primaria). Aves como el arrendajo (*Garrulus glandarius* L.) y el trepador azul (*Sitta europaea* L.) son importantes dispersores de bellotas y hayucos, respectivamente, si bien, en general, el ratón de campo resultó ser el primero en descubrir y movilizar las semillas. Este rápido desplazamiento de semillas, acompañado del hábito almacenador de los roedores (enterrándolas individualmente bajo tierra o entre la hojarasca) ha permitido que las semillas escapen al consumo por otras especies estrictamente predatoras (ungulados p. ej.) o al daño provocado por agentes abióticos que actúan cuando la semilla queda expuesta sobre el suelo (heladas, desecación, etc.). En este trabajo se estudió en profundidad el comportamiento del roedor en el proceso de dispersión de bellotas analizando múltiples factores (p. ej., microhábitat de origen y destino de la semilla, tasas de encuentro y predación, re-dispersión de las semillas, consumo parcial, daño al embrión, profundidad de enterramiento, distancias de dispersión, tasas de germinación y establecimiento en campo). Además se estudió la influencia de la distancia a refugio (cobertura de matorral) y el efecto de la luminosidad lunar en la selección y desplazamiento de bellotas así como las poblaciones de roedores (**Fig. 2**) y la dispersión y posible contribución de bellotas atacadas por gorgojos (*Curculio* spp.) a la regeneración natural de bosques de *Quercus*.



Figura 2. Ejemplar de ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*) capturado en una trampa de vivo. Mediante el método de captura, marcaje y recaptura se estimó la abundancia de estos pequeños roedores en diferentes zonas y años.

El consumo parcial de semillas: ¿predación o dispersión?

Los ratones de campo consumieron un 15% de las bellotas de manera parcial, sin dañar la parte apical que contiene el embrión. Estos fragmentos mostraron distancias de dispersión similares a las bellotas intactas, si bien sus destinos fueron de menor calidad para la supervivencia y germinación (micrositios más expuestos). En nuestro sistema, las semillas de mayor tamaño escaparon más fácilmente al consumo completo y, además, presentaron mayor proporción de cotiledones sin consumir. Estos resultados coinciden con la hipótesis de “saciedad de los predadores” a escala de semilla, la cual se ha puesto de manifiesto en muy pocas ocasiones para los vertebrados. Se considera que la producción de gran cantidad de semillas en determinados momentos (vecería) es el principal, y casi exclusivo, mecanismo para saciar a los consumidores de semillas. Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio nos llevan a sugerir que las semillas de mayor tamaño (hasta 13 g) permiten saciar a los ratones de campo (hasta 36 g de peso) con mayor eficiencia, aumentando la posibilidad de que el embrión permanezca sin dañar. De este modo, las semillas de mayor tamaño ofrecen una posible ventaja evolutiva, no sólo para saciar a insectos frugívoros (Bonal et al. 2007) sino también a pequeños mamíferos.

Este estudio muestra, por primera vez, que las distancias finales de dispersión entre las bellotas intactas y las parcialmente consumidas no varían significativamente. Otros trabajos compararon las distancias entre semillas intactas y totalmente consumidas. Xiao et al. (2005) no encontraron diferencias en las distancias al árbol madre entre las bellotas consumidas por completo y las intactas. Sin embargo, nuestros resultados muestran que las distancias fueron significativamente menores para las bellotas consumidas por completo que para las bellotas intactas. Así, el destino de la semilla (intacta vs. predada) y la distancia de dispersión no son independientes, probablemente debido a la selección de microhábitat por parte de los roedores, es decir, a la selección de lugares protegidos próximos donde poder saciarse.

Asimismo, encontramos que la germinación fue más rápida para las bellotas parcialmente consumidas. Esta rápida germinación se atribuye a ciertas respuestas fisiológicas, como las que provocan el desprendimiento del pericarpo y la rápida entrada de agua en la semilla. El mecanismo de rápida germinación permite que las bellotas parcialmente consumidas toleren más fácilmente los inconvenientes derivados del desprendimiento del pericarpo y la deposición sobre el suelo, reduciendo el tiempo de exposición a agentes nocivos. El establecimiento exitoso de la plántula sólo se vio afectado con niveles elevados de daño a los cotiledones. Las bellotas que fueron dañadas levemente (hasta 1/3 de su longitud) fueron capaces de establecerse y producir una biomasa radicular similar a la de las intactas. Este hecho demuestra que el desproporcionado tamaño de los cotiledones es aprovechado no sólo para la germinación y el establecimiento, sino también como reserva energética complementaria para otros fines (p. ej., saciar a los consumidores).

La importancia de la re-dispersión de semillas

Este estudio muestra que el 70,6% de las bellotas encontradas tras su primer movimiento dispersivo fueron recuperadas por los roedores y dispersadas una segunda vez, alcanzándose hasta cinco movimientos dispersivos y distancias de dispersión que superaron los 130 m (**Fig. 3**). Esta elevada tasa de re-dispersión sugiere que el destino de la bellota (distancia de dispersión, deposición de la semilla y supervivencia de la misma) varía a lo largo del tiempo. Estos resultados coinciden con los de otros estudios que señalan que el re-almacenamiento de semillas (re-caching) es un comportamiento habitual en los roedores (Vander Wall y Joyner 1998). Las conclusiones obtenidas en este trabajo coinciden con las de otras investigaciones que muestran cómo las semillas son dispersadas preferentemente a zonas cubiertas por matorral (Den Ouden et al. 2005). Sin embargo, nuestros resultados destacan que el hecho de que una bellota sea desplazada a zonas de matorral no implica que sobreviva y escape a la predación. Las bellotas que son almacenadas en puntos alejados del matorral presentan una menor probabilidad de ser recuperadas por los roedores, debido a la menor actividad de éstos en microhábitats de claro. Si una bellota depositada lejos de la cobertura de matorral es encontrada por un ratón de campo, presentará mayor probabilidad de ser dispersada de nuevo y menor de ser consumida in situ. Las bellotas serán re-dispersadas en ambientes abiertos, dependiendo de su distancia al matorral. De esta manera, la distancia a zonas seguras (con cobertura de matorral) es el principal factor que determina si una bellota es dispersada hacia el matorral o abandonada en el microhábitat abierto, lo cual genera diferentes probabilidades de supervivencia.

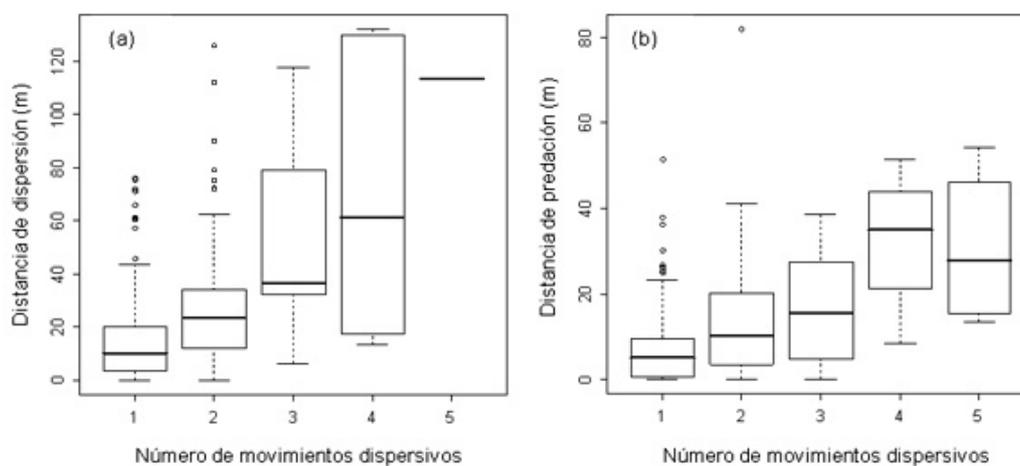


Figura 3. Diagrama de cajas y bigotes para el número de movimientos dispersivos en relación con (a) las distancias de las bellotas dispersadas y (b) las distancias de las bellotas predadas. Distancias referidas siempre al punto inicial de ofrecimiento de bellotas. Las cajas representan la mediana (línea central) y el primer y tercer cuartil (bordes de la caja). Los bigotes representan los valores máximo y mínimo dentro de 1,5 veces el rango intercuartílico.

Dispersión de bellotas atacadas por insectos: ¿Mejor con o sin larva?

Los roedores fueron capaces de distinguir las bellotas sanas de las infestadas con *Curculio* sp., incluso cuando la larva se encontraba desarrollándose aún en el interior (**Fig. 4**). Las infestadas con la larva ya emergida fueron rechazadas, abandonadas sobre el suelo, parcialmente consumidas o dispersadas y no enterradas. Aunque en laboratorio las bellotas infestadas con larva ya emergida pueden germinar y establecerse, su contribución real a la regeneración exitosa de robles en campo es prácticamente nula (0% de plántulas en el experimento en campo) debido a su trato desfavorable (rechazo) por parte de los roedores. Las bellotas con la larva aún en el interior no fueron claramente rechazadas y mostraron una viabilidad y capacidad para germinar y establecerse similares a las sanas. Sin embargo, sus distancias de dispersión fueron menores, el porcentaje de afectadas por consumo parcial fue mayor y sus condiciones de deposición, de peor calidad, lo que llevó a reducir su contribución real a la regeneración exitosa: 1,8% de plántulas producidas en la primavera siguiente procedentes de bellotas sanas frente a 0,7% para las infestadas (**Fig. 5**). En esencia, los resultados obtenidos subrayan que, aunque las bellotas infestadas con la larva en el interior son menos preferidas que las sanas, no llegaron a mostrar diferencias significativas en muchas de las etapas del proceso dispersivo (destino inicial, daño al embrión, pérdida de masa cotiledonar, microhábitat de destino, frecuencia y profundidad de enterramiento y capacidad potencial para producir plántulas). Sin embargo, sí se encontraron importantes diferencias en la selección, tasa de consumo parcial, número de movimientos dispersivos (re-dispersión), distancias de dispersión y proporción de bellotas depositadas entre la hojarasca. A esto cabe añadir la menor tasa de establecimiento exitoso en campo. Estas premisas nos permiten llegar a la conclusión de que las bellotas infestadas con la larva aún en el interior pueden contribuir, no sólo potencialmente sino en el campo, a la regeneración natural de los robles aunque en menor proporción, ya que sufren una predación mayor (total y parcial) y se encuentran más expuestas a agentes nocivos (ungulados, heladas, desecación).

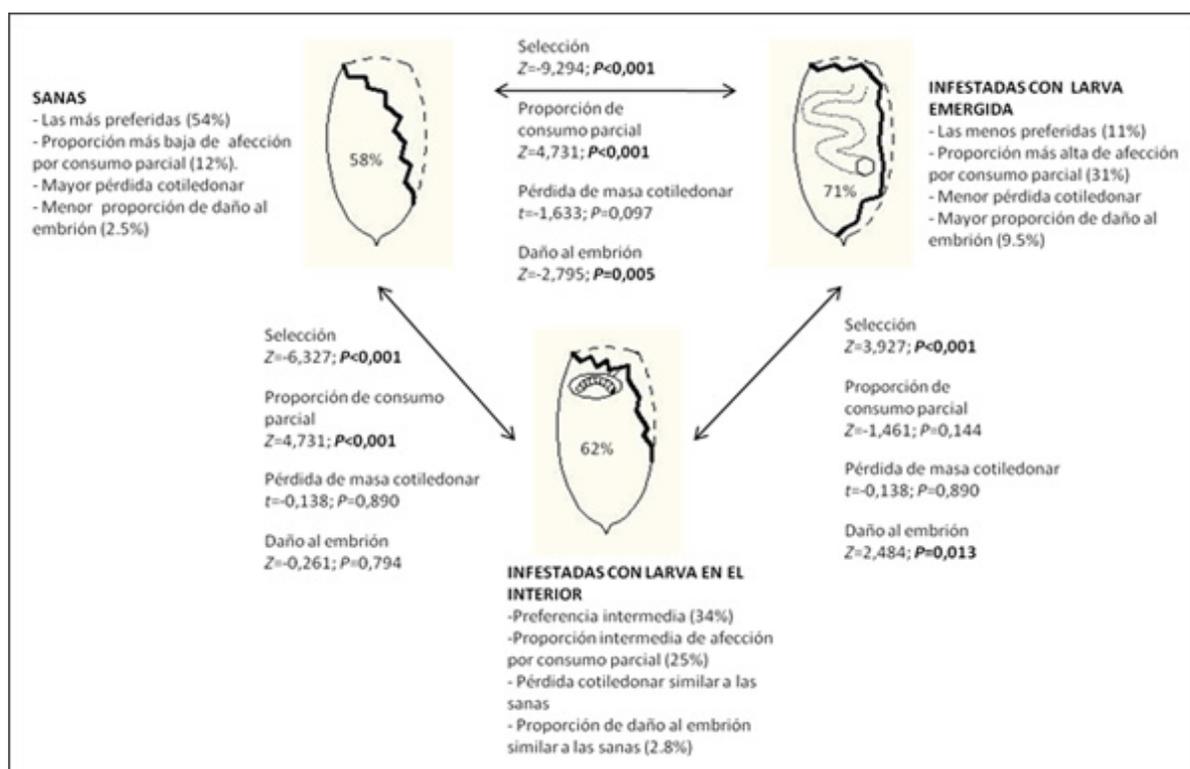


Figura 4. Esquema de los resultados sobre selección y consumo parcial de bellotas sanas e infestadas (con y sin larva en el interior). La selección hace referencia al porcentaje de bellotas que fueron desplazadas o consumidas in situ el primer día. La proporción de consumo parcial se muestra como porcentaje de bellotas relocalizadas que fueron parcialmente comidas durante los ensayos. Los porcentajes dentro de los dibujos de las bellotas indican el volumen restante del cotiledón (media) tras el consumo parcial al final de los ensayos. La línea punteada representa la bellota original (antes del consumo parcial) y las líneas en negrita reflejan las partes más afectadas por el consumo parcial (marcas de roer). Los valores junto a las flechas muestran las diferencias estadísticas entre las tres categorías de bellota con valores resaltados en negrita para las diferencias significativas ($P < 0,05$).

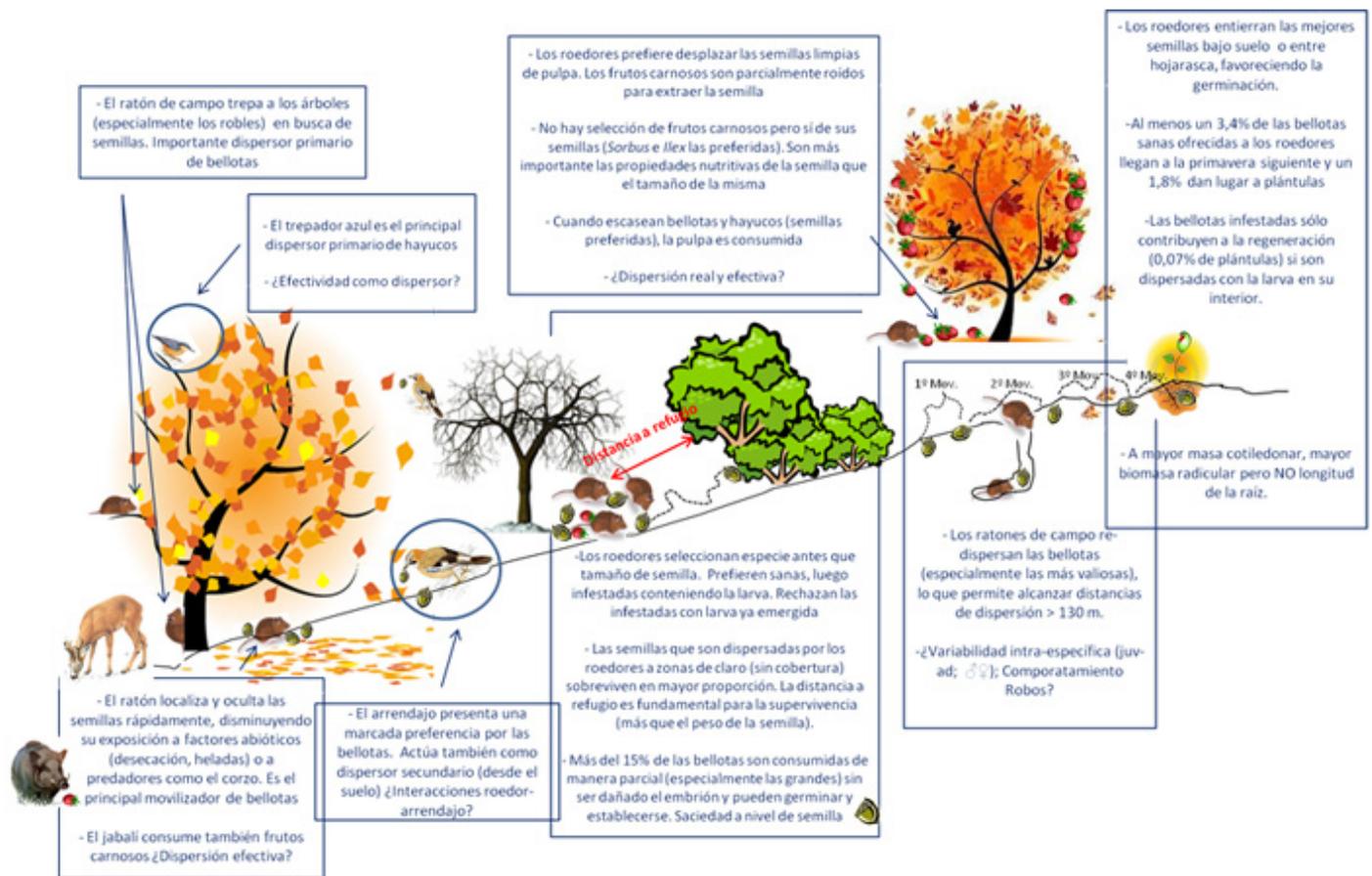


Figura 5. Esquema ilustrativo de las principales aportaciones de la tesis doctoral. Entre signos de interrogación se indican algunos aspectos por estudiar.

Referencias

- Bonal, R., Muñoz, A., Díaz, M. 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology* 21:67-380.
- Den Ouden, J., Jansen P.A., Smit, R. 2005. Jays, Mice and Oaks: Predation and Dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. En: Forget, P.-M., Lambert J., Hulme, P., Vander Wall, S. (eds.). *Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment*, pp 223-240. CABI Publishing, Wallingford, UK.
- Vander Wall, S.B., Joyner, J.W. 1998. Recaching of Jeffrey pine (*Pinus jeffreyi*) seeds by yellow pine chipmunks (*Tamias amoenus*): potential effects on plant reproductive success. *Canadian Journal of Zoology* 76:154-162.
- Xiao, Z., Zhang, Z., Wang, Y. 2005. Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica* 28:221-229.

RAMÓN PEREA GARCÍA-CALVO

Dispersión y predación de semillas por la fauna: Implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados

Tesis Doctoral

Programa de Investigación Forestal Avanzada. Universidad Politécnica de Madrid

Octubre de 2011

Dirección: Drs. Alfonso San Miguel Ayanz y Luis A. Gil Sánchez

Publicaciones resultantes de la Tesis:

Perea, R., López, D., San Miguel, A., Gil, L. 2012. Incorporating insect infestation into rodent seed dispersal: Better if the larva is still inside. *Oecologia* 00:000. Doi.: 10.1007/s00442-012-2350-8.

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology* 99:194-201.

Perea, R., González, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Moonlight and shelter cause differential seed removal and selection by rodents. *Animal Behaviour* 84:717-723.

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Flying vs. climbing: factors controlling arboreal seed removal in oak-beech forests. *Forest Ecology and Management* 262:1251-1257.

Perea, R., San Miguel, A., Martínez-Jáuregui, M., Valbuena-Carabaña, M., Gil, L. 2011. Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *European Journal of Forest Research* 131:623-631.

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Acorn dispersal by rodents: the importance of re-dispersal and distance to shelter. *Basic and Applied Ecology* 12:432-439.

Perea, R., San Miguel, A., Gil, L. 2011. Disentangling the factors controlling fruit and seed removal by rodents in temperate forests. *Seed Science Research* 21:227-234.