

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

INGENIEROS DEL PAISAJE EN DOÑANA: EFECTO COMBINADO DE LAS ESTRUCTURAS LINEALES Y LAS INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL SOBRE EL MATORRAL MEDITERRÁNEO

ALBERTO SUÁREZ-ESTEBAN^{*1}, MIGUEL DELIBES¹ Y JOSÉ M. FEDRIANI^{1,2}

RESUMEN

Se evalúan en este estudio los hasta ahora ignorados efectos de las estructuras lineales generadas por la acción humana, como caminos y cortafuegos, en las distintas fases del ciclo vital de los arbustos mediterráneos, desde la producción de semillas hasta el establecimiento de plántulas, plantones y adultos. Se consideran especialmente los efectos mediados por animales, tanto polinizadores como herbívoros y dispersores de semillas, y se toma como área de referencia el Parque Nacional de Doñana.

Los efectos ecológicos de caminos y cortafuegos son probablemente mucho más sutiles que los atribuidos a otras estructuras homólogas como carreteras y autopistas. De ahí que denominemos estas estructuras humanas como «suaves». Considerando la comunidad de arbustos de frutos carnosos en su conjunto, no hemos detectado que caminos y cortafuegos tengan un efecto significativo sobre la depredación post-dispersiva de semillas y sobre la emergencia y supervivencia de plántulas.

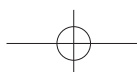
En otras etapas del ciclo vital de las plantas, sin embargo, los caminos y cortafuegos sí tuvieron un efecto significativo. Hemos demostrado que estas estructuras pueden reducir parcialmente el éxito reproductivo de arbustos entomófilos y auto-incompatibles, como el jaguarzo. Por otra parte, hemos descubierto que, mediante su influencia en el comportamiento de algunos mamíferos frugívoros, los bordes de caminos y cortafuegos pueden actuar como focos de recepción de semillas de arbustos de frutos carnosos. Lejos de ser trivial, la llegada diferencial de semillas se traduce aparentemente, en la mayor parte de los casos, en una mayor densidad de arbustos de frutos carnosos a lo largo de estas estructuras. En Doñana, parece que tal dispersión diferencial de semillas favorece la creación de nuevas poblaciones de arbustos, algunos de ellos amenazados. Por lo tanto, incluso hábitats considerados marginales, como los bordes de caminos y cortafuegos, podrían tener papeles importantes en la restauración y la conservación de comunidades vegetales.

Palabras clave: Reforestación, Cortafuegos, Dispersión de semillas, Arbustos mediterráneos, Polinización, Mamíferos, Herbivoría.

¹Departamento de Biología de la Conservación. Estación Biológica de Doñana (CSIC). Américo Vespucio s/n, 41092, Sevilla, Spain.

² Department of Ecological Modelling. Helmholtz Centre for Environmental Research GmbH-UFZ. Permoserstrasse 15, 04318 Leipzig, Germany.

* Información de contacto: Alberto Suárez-Esteban. Tel: + 34 954 466 700 Ext. 1155, fax + 34 954 621 125, e-mail: asua-rez@ebd.csic.es





SUMMARY

Here we assessed the overlooked effects of human linear developments, such as dirt tracks and firebreaks, on the different phases of the life cycles in several Mediterranean shrubs, from seed production to seedling establishment. The ecological effects of trails and firebreaks are probably much weaker than those of paved roads and highways. Thus, we termed them as «soft» linear developments (SLD). Considering the whole shrub community in the Doñana National Park (SW Spain), we did not detect any significant effect of SLD on post-dispersal seed predation, and seedling emergence and survival.

In other phases we certainly detected a significant effect of SLD. Specifically, we found that these structures can reduce the reproductive success of self-incompatible shrubs that are pollinated by insects, such as the spotted yellow sun rose. On the other hand, we have demonstrated that, through their influence on the behavior of some frugivorous mammals, the verges of SLD can receive a sizeable amount of seeds of fleshy-fruit shrubs. Far from being insignificant, such differential seed arrival apparently leads to higher density of fleshy-fruit shrubs along SLD. In Doñana, such seed arrival seems to be a key process in the creation of new shrub populations, including those of some endangered species. Therefore, even marginal habitats such as trail and firebreak verges can hold conservation value.

Key words: Reforestation, Firebreaks, Seed dispersal, Mediterranean shrubs, Pollination, Mammals, Herbivory.

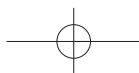
INTRODUCCIÓN

Plantas y animales interactúan de múltiples formas mediadas por el paisaje, al que a su vez condicionan y conforman. Por ello, algunos de ellos son considerados «ingenieros ecológicos» (JONES *et al.*, 1994). Es bien conocido, por ejemplo, que sistemas con déficit de depredadores y elevada herbivoría dan lugar a paisajes muy diferentes de aquéllos donde la presión de herbívoros es reducida (RIPPLE & BESCHTA, 2004, 2006; TERBORGH *et al.*, 2001). En otros casos, una escasez de polinizadores puede afectar al éxito reproductor de muchas especies (KLEIN *et al.*, 2007), y un déficit de dispersores de semillas reducir significativamente el reclutamiento de árboles y arbustos (MCCONKEY *et al.*, 2012).

La omnipresente y elevada influencia humana en la mayor parte de los ecosistemas añade una nueva e importante variable a esta ecuación que relaciona plantas, animales y paisaje. Gran parte de la actividad humana se traduce en cambios en los usos del suelo (KALNAY & CAI 2003), pérdidas directas de biodiversidad (KOH *et al.*, 2004; MACDOUGALL *et al.*, 2013) y alteración

de los ciclos biogeoquímicos (TROMBULAK & FRISSELL, 2000), dando lugar a efectos sobre el entorno, por lo general muy evidentes (VITOUSEK *et al.*, 1997). La construcción de estructuras lineales como carreteras y vías férreas, por ejemplo, no sólo reduce el hábitat disponible para muchas especies (FORMAN & ALEXANDER, 1998), sino que fragmenta el paisaje (ALISA W, 2007), generando efectos barrera y reduciendo el tamaño efectivo de las poblaciones animales y vegetales (SAUNDERS *et al.*, 1991; WIEGAND *et al.*, 2005).

Por regla general, el objetivo de la declaración de espacios naturales protegidos es minimizar los efectos más inmediatos de la acción humana sobre la composición y el funcionamiento de los ecosistemas (ANDO *et al.*, 1998), de ahí que se tiendan a evitar en el interior de los mismos las grandes estructuras lineales (DE LEÓN 2009). Sin embargo, la mayor parte de los espacios naturales protegidos del mundo albergan numerosas estructuras lineales «suaves», tales como caminos, sendas, carreteras no asfaltadas, cortafuegos, etc. (POTO *et al.*, 2008) ¿Cómo afectan estas estructuras lineales suaves (en adelante ELS) a



Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

plantas y animales, a sus interacciones e indirectamente al paisaje? En gran medida lo desconocemos, pues es un tema prácticamente no estudiado hasta la fecha.

Estudios previos en el Parque Nacional de Doñana (Huelva), que dispone de más de 2000 Km de ELS (ROMÁN *et al.*, 2010), nos habían permitido detectar que algunas especies, como por ejemplo el zorro (*Vulpes vulpes*), defecan habitualmente en los bordes de estas estructuras. Dado que el zorro es un importante dispersor de semillas (FEDRIANI & DELIBES, 2009; JUAN *et al.*, 2006), este comportamiento abría la posibilidad de que las ELS funcionaran como receptoras privilegiadas de semillas, y en potencia como áreas de reclutamiento y establecimiento preferencial de nuevas plantas. De confirmarse este hecho, podría tener importantes consecuencias para el manejo y la conservación del matorral mediterráneo, uno de los principales objetivos de

los gestores del Parque Nacional de Doñana desde su creación. Por ejemplo, y entre otras cosas, las ELS podrían ser corredores, más que barreras, para algunas especies dispersadas por el zorro, ayudando así a la recuperación y restauración de áreas deforestadas (SUÁREZ-ESTEBAN *et al.*, 2013); en el mismo sentido, pero con consecuencias no deseadas, las ELS podrían constituir vías de entrada idóneas para especies de plantas invasoras dispersadas por animales (ROST *et al.*, 2012).

Sin embargo, el mero hecho de confirmar que las ELS reciben mayor cantidad de semillas no bastaría para concluir que el reclutamiento también sea más elevado en esas áreas, por cuanto las ELS podrían afectar en sentido diferente en otras fases del ciclo de la planta, desde la polinización a la depredación de semillas o plántones y el crecimiento de plántulas y pies jóvenes (GÓMEZ-APARICIO, 2008).

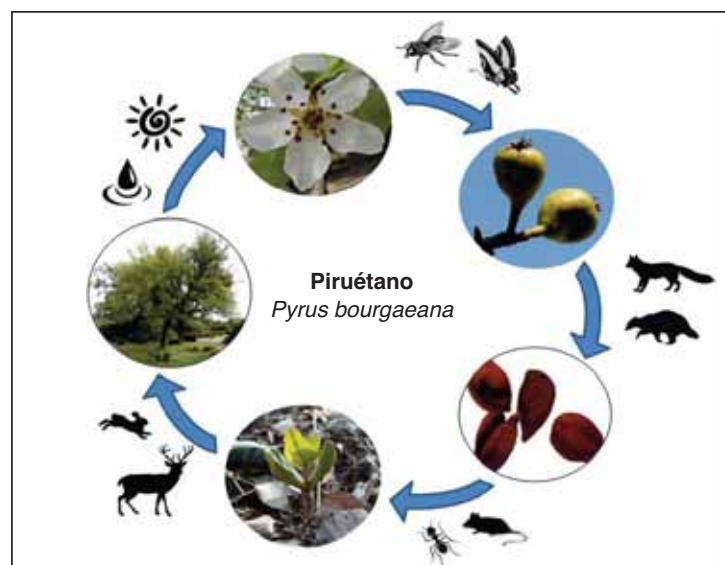


Figura 1. Esquema del ciclo vital del Piruétano (*Pyrus bourgaeana*), con cinco fases (adulto, flor, fruto, semilla y plántula) y los procesos que intervienen en la transición de una fase a otra (polinización por insectos, dispersión de semillas por mamíferos, depredación de semillas por ratones y hormigas, herbivoría por ungulados y lagomorfos, y las condiciones ambientales, importantes en todo el ciclo).

Figure 1. Iberian pear (*Pyrus bourgaeana*) life cycle. five stages (adult, flower, fruit, seed and seedling) and the ecological processes that drive the transition among them (pollination by insects, seed dispersal by mammals, seed predation by rodents and ants, herbivory by ungulates and lagomorphs, and environmental conditions) are shown.

Como se muestra en la Figura 1, el ciclo de vida de una planta tipo como, por ejemplo, el piruétano (*Pyrus bourgaeana*), está muy mediatizado tanto por las condiciones ambientales como por las interacciones con animales, susceptibles de verse afectadas por la presencia de ELS. Así, por ejemplo, la proximidad de ELS podría afectar al éxito de polinización y la consecuente producción de frutos y semillas, al condicionar la abundancia o el comportamiento de los polinizadores (GEERTS & PAUW, 2011; HUANG *et al.*, 2009). Una vez producidos los frutos, los lugares adonde lleguen las semillas dependerán en gran medida (en el caso de las especies endozoócoras) de los lugares donde los dispersores depositen sus excrementos (RODRÍGUEZ-PÉREZ *et al.*, 2012). Distintos animales (e.g. ratones, pájaros, hormigas) de-

predan sobre el banco de semillas, de modo que su actividad, en ocasiones más intensa a lo largo de ELS y estructuras afines que en hábitats circundantes (GEERTS & PAUW, 2011; NEWMARK *et al.*, 1996), también condiciona el éxito potencial del reclutamiento. Asimismo, el éxito de germinación de las semillas supervivientes podría verse afectado por la proximidad a las ELS, pues las condiciones ambientales (humedad, intensidad lumínica, etc.) son habitualmente diferentes allí. Finalmente, tanto las características ambientales como la presión de herbivoría pueden condicionar diferencialmente la supervivencia y capacidad de crecimiento de plántulas y plantones en las ELS, y por tanto la posibilidad de que alcancen la edad reproductora (GÓMEZ-APARICIO *et al.*, 2008; RUHREN & HANDEL, 2003), cerrando de ese modo el ciclo. En concreto, a lo largo de este estudio pretendemos evaluar el efecto de las ELS sobre: (1) El éxito de polinización. Utilizaremos en este caso como especie modelo una cistácea polinizada por insectos, el jaguarzo (*Halimium halimifolium*), (2) la dispersión de semillas, utilizando como especie modelo los arbustos de frutos carnosos cuyas semillas son dispersadas fundamentalmente por mamíferos (véase más adelante), (3) la supervivencia de semillas de esas mismas especies endozoócoras, (4) la emergencia y supervivencia de plántulas, y (5) la densidad y diversidad de arbustos de frutos carnosos ya establecidos.

Área de estudio

Nuestro estudio se realizó entre diciembre de 2009 y diciembre de 2012 en el Parque Nacional de Doñana (510 Km²; 37° 9' N, 6° 26' W; 0-80 m de altitud), situado en la margen oeste de la desembocadura del río Guadalquivir, en Huelva (España). El clima de esta región se caracteriza por veranos secos y calurosos e inviernos húmedos y suaves. La precipitación anual es muy variable, siendo la media (\pm DS) 577 \pm 39 mm (datos del Programa de seguimiento de Procesos Naturales, Estación Biológica de Doñana; www.rbd.ebd.csic.es/Seguimiento/seguiamiento.htm).

La comarca de Doñana alberga una gran variedad de hábitats (marisma, matorral mediterráneo, pinar, dunas fijas y móviles, lagunas

temporales, bosque de ribera). Este proyecto se centra en el matorral mediterráneo, que incluye dos tipos: (1) matorral pirófito dominado por jaras (*Cistus* spp.), jaguarzos (*Halimium* spp.), aulagas (*Stauracanthus* spp), romeros (*Rosmarinus officinalis*) y tomillos (*Thymus mastichina*), y (2) el denominado «matorral noble», compuesto principalmente por especies productoras de frutos carnosos como lentiscos (*Pistacia lentiscus*), palmitos (*Chamaerops humilis*), piruétanos, esparragueras (*Asparagus* spp.), bayones (*Osyris* spp.), olivillas (*Phillyrea angustifolia*), sabinas (*Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata*), mirtos (*Myrtus communis*), enebros marítimos (*Juniperus oxycedrus*), espinos negros (*Rhamnus oleoides*) y albares (*Craetagus monogyna*), torviscos (*Daphne gnidium*), acebuches (*Olea europaea* var. *sylvestris*), zarzamoras (*Rubus ulmifolius*) y camarinas (*Corema album*), entre otros.

Métodos

Como adelantamos en la introducción, compararemos de forma observacional y experimental el resultado de los procesos que regulan las transiciones entre diferentes etapas del ciclo de vida de arbustos mediterráneos en las lindes y lejos (aprox. a 60 m) de ELS.

Para poder extraer conclusiones aplicables a todo el Parque Nacional, los procesos mencionados se estudiaron en tres sitios con comunidades distintas de matorral y distantes entre sí de 3 a 14 Km: «Matasgordas», «La Rocina» y «La Reserva» (Fig. 2). En cada uno de los sitios de estudio se establecieron dos bloques experimentales (réplicas) separados por más de 1 Km. Por lo tanto, realizamos nuestros muestreos en un total de seis bloques distintos.

Polinización

Durante dos primaveras consecutivas (2010 y 2011) evaluamos la posibilidad de un éxito reproductivo (medido como número de frutos y semillas producidos) diferencial del jaguarzo entre las lindes de ELS y el monte adyacente. Estudios previos han sugerido que los herbívoros pueden

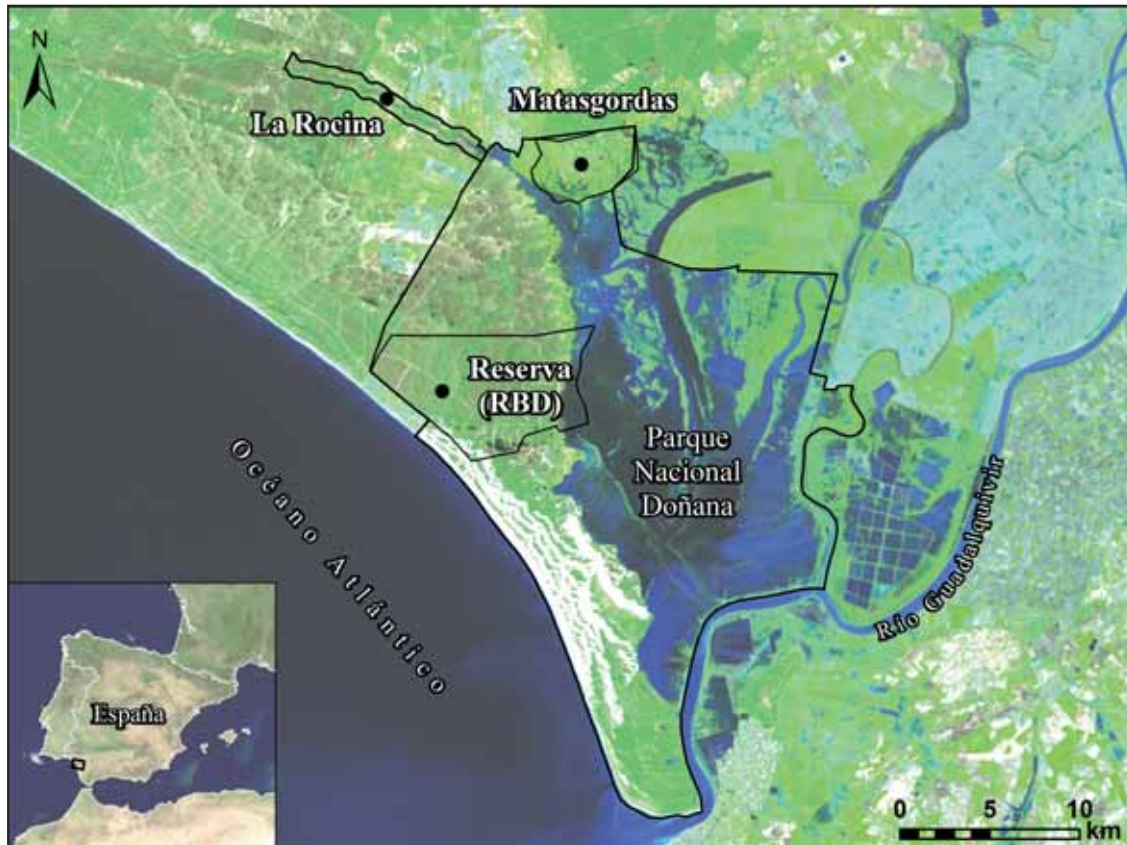


Figura 2. Esquema de la distribución espacial de los tres sitios de estudio dentro del Parque Nacional de Doñana.

Figure 2. Spatial distribution of our three study sites within the Doñana National Park.

interferir en esta fase de la reproducción de las plantas (HERRERA *et al.*, 2002). Por ello, en cada bloque experimental (ELS *vs.* matorral; Fig. 3), establecimos dos parcelas, una abierta (accesible a todos los herbívoros) y otra cercada (no accesible a los ungulados herbívoros).

En poblaciones naturales, el éxito reproductivo de las plantas suele estar limitado por la llegada de polen (AIZEN & HARDER, 2007). Para evaluar si las ELS alteraban la llegada de polen (y por tanto el éxito reproductivo del jaguarzo), utilizamos tres tratamientos: (i) limitación total de polen (embolsando inflorescencias, evitando el acceso de los polinizadores), (ii) sin limitación de polen (añadiendo manualmente polen en exceso) y (iii) polinización natural (mediante el seguimiento de flores a las que no se les aplicó ningún

tratamiento; Fig. 3). Todos los tratamientos fueron aplicados en los dos tipos de parcelas (con y sin acceso de ungulados herbívoros), lo que nos permitió estimar el efecto combinado de ambos factores.

La adición de polen puede desencadenar una reasignación de recursos entre flores (desde las que reciben menos hacia las que reciben más; HAIG & WESTOBY, 1988), lo que alteraría nuestros resultados. Para comprobar si existía tal reasignación, por cada flor polinizada manualmente marcamos tres flores control (Fig. 3): una en la misma inflorescencia (Control intra-inflorescencia), otra en una inflorescencia vecina en el mismo individuo (Control inter-inflorescencia) y otra en un individuo fuera de la parcela (Control externo).

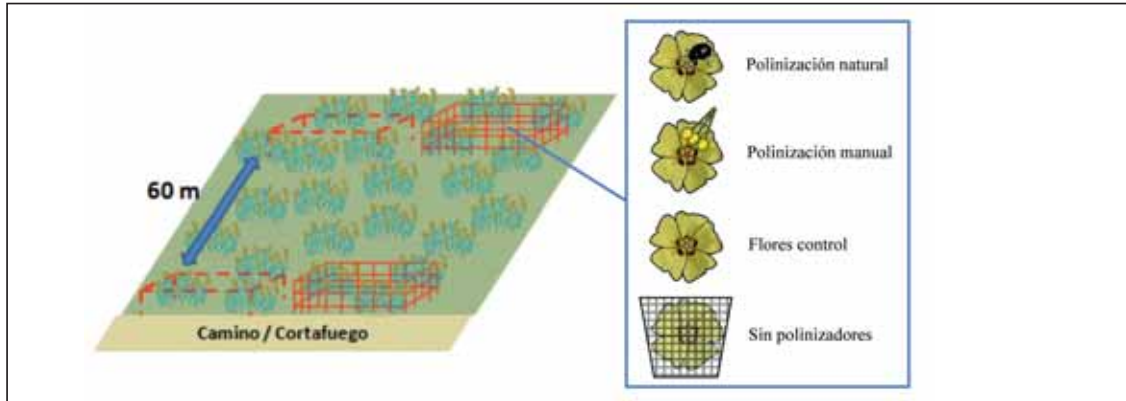
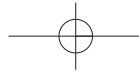


Figura 3. Esquema del diseño experimental y los tratamientos de polinización para la evaluación del efecto de las ELS sobre el éxito reproductivo del jaguarzo (*H. halimifolium*) realizado en cada bloque experimental.

Figure 3. Experimental design and pollination treatments implemented to assess the effect of soft linear developments on the reproductive success of *H. halimifolium* shrubs implemented in each experimental block.

Dispersión de semillas

Para evaluar si las ELS actúan como focos de recepción de semillas dispersadas por algunos mamíferos, en cada uno de nuestros seis bloques experimentales (dos en cada sitio de estudio) muestreamos semanalmente dos transectos de 500 metros cada uno entre septiembre y diciembre de dos años consecutivos (2009 y 2010). Uno de los transectos transcurría por la linde de ELS y el otro paralelo a éste pero a 60 metros, en el interior del matorral (Fig. 4).

A lo largo de los transectos anotamos la posición y recogimos todos los excrementos de los mamí-

feros frugívoros presentes en Doñana (zorro, tejón *Meles meles*, conejo *Oryctolagus cuniculus*, ciervo *Cervus elaphus*, gamo *Dama dama* y jabalí *Sus scrofa*; FEDRIANI & DELIBES, 2009; PEREA *et al.*, 2013). Los excrementos fueron analizados en el laboratorio para la identificación y cuantificación de las semillas que contenían (tanto intactas como dañadas), utilizando para ello una colección de semillas de referencia.

Supervivencia de semillas

Para estimar el potencial efecto de las ELS sobre la supervivencia post-dispersiva de semillas de ar-

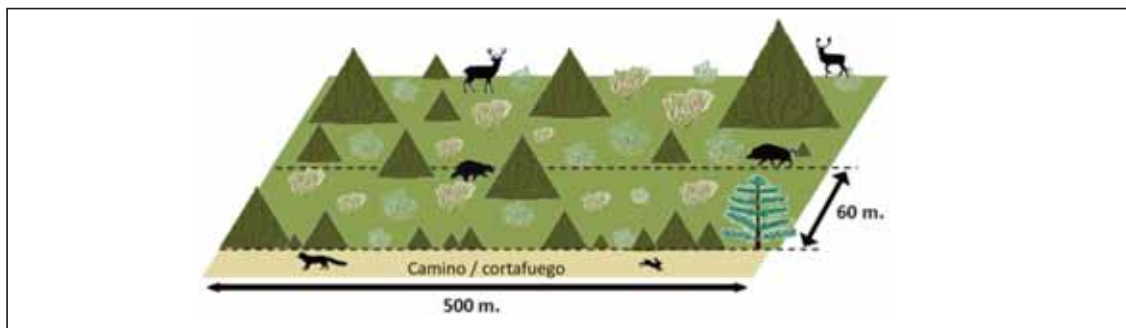
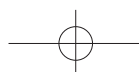


Figura 4. Esquema del diseño de muestreo de excrementos de mamíferos aplicado en cada bloque experimental.

Figure 4. Sampling design used in each of our six experimental blocks for the collection of mammal fecal samples.





Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

bustos mediterráneos, en los otoños de 2010 y 2011 establecimos cinco subbloques, separadas entre sí por 100 m. a lo largo de cada uno de los transectos especificados en el apartado anterior (Fig. 5).

En cada subbloque realizamos ofrecimientos de 10 semillas (liberadas previamente de la pulpa del fruto) de las especies más frecuentes en las heces de mamíferos en cada área. Así, en Matasgordas ofrecimos piruétano, lentisco y palmito; en La Rocina zarzamora y palmito; y en La Reserva olivilla, sabina, enebro marítimo, camarina y zarzamora.

Los grupos de 10 semillas de cada especie fueron ofrecidos en placas Petri independientes (una por especie de planta) con tres tipos de exclusiones selectivas que permitieron la identificación de los depredadores de semillas: una placa abierta (accesible a cualquier potencial depredador), otra con una placa invertida a modo de techo a 2-3 cm de altura (para impedir el acceso de aves granívoras) y otra con una caja de malla metálica alrededor (para impedir el acceso de aves y roedores; Fig. 5). La depredación de semillas por hormigas fue estimada de forma indirecta, ya que por razones logísticas ningún tratamiento impedía su acceso. Cada temporada, revisamos diariamente las placas y anotamos el número de semillas desaparecidas durante una semana. Gracias a un experimento piloto, descartamos que factores ambientales como el viento pudieran alterar nuestros resultados.

Algunas aves y pequeños mamíferos granívoros almacenan las semillas para consumirlas

posteriormente. En ocasiones, olvidan la localización de esas reservas, pudiendo actuar como dispersores de semillas (e.g. VANDER WALL *et al.*, 2005). Aunque en nuestro caso no pudimos discernir entre depredación y dispersión, asumimos que al menos la mayoría de las semillas desaparecidas fueron depredadas. Dicha asunción se basa en el relativo pequeño tamaño de muchas de las semillas ofrecidas (lo que las hace poco adecuadas como alimento de reserva) así como en evidencias de depredación, tales como restos de semillas encontrados junto a los bloques experimentales (e.g. FEDRIANI *et al.*, 2004).

Emergencia y supervivencia de plántulas

Para evaluar posibles diferencias en el reclutamiento temprano de arbustos entre las lindes de ELS y el matorral adyacente, en el otoño de 2010 realizamos siembras experimentales en cada área de las mismas especies de planta y en los mismos lugares donde se dispusieron los subbloques del apartado anterior (Fig. 5). En cada subbloque depositamos 10 semillas por especie, que fueron previamente extraídas de frutos colectados en los sitios de estudio. Para evitar el acceso de granívoros y herbívoros, cubrimos las siembras con cajas de malla metálica. Revisamos y anotamos mensualmente la emergencia y supervivencia de plántulas en los bordes de ELS y en el matorral hasta la fecha de finalización del proyecto (diciembre de 2012).

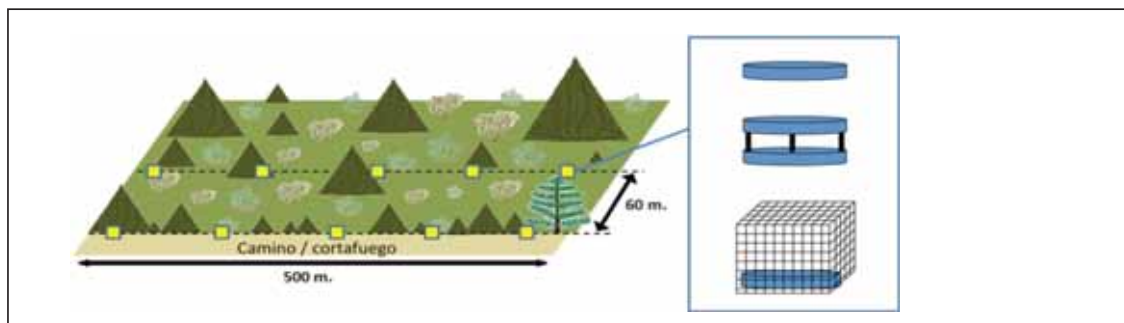
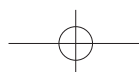
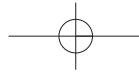


Figura 5. Esquema del diseño experimental empleado para la valoración del efecto de las ELS sobre la supervivencia de semillas.

Figure 5. Sampling design used in each of our six experimental blocks for the seed survival assessment.





Densidad y diversidad de arbustos de frutos carnosos

Para comprobar si las ELS influían en la densidad, diversidad y estructura de tamaños de los arbustos de frutos carnosos, en la primavera de 2011 establecimos 15 parcelas de 6 m de largo por 2 m de ancho (separadas entre sí por unos 27 m) a lo largo de cada uno de los transectos muestreados (Fig. 4). En las parcelas contamos y medimos (para establecer clases de tamaños) todos los arbustos de frutos carnosos. Asimismo, también registramos el número de individuos de todas las especies de cistáceas (*Halimium* spp. y *Cistus* spp.). Para estas últimas especies no esperábamos un efecto de las ELS dado que, generalmente, no son dispersadas por mamíferos (BASTIDA & TALAVERA, 2002), por lo que las utilizamos como especies «control».

Los datos obtenidos en cada uno de los apartados fueron analizados estadísticamente utilizando modelos lineales generalizados mixtos, mediante el programa SAS 9.2 (LITTELL *et al.*, 2006). En todos los modelos incluimos el hábitat (ELS vs matorral) así como su interacción con otras variables (e.g. especie de dispersor, tratamiento de polinización, es-

pecie de planta, exclusión de herbívoros / depredadores de semillas) como factores fijos. Las réplicas espaciales y temporales (e.g. año, sitio de estudio, bloque, parcela) fueron incluidas en los modelos como factores aleatorios, para controlar posibles variaciones espacio-temporales. La distribución de los errores se eligió en base a la naturaleza de las variables analizadas (e.g. Poisson y negativa binomial para conteos; normal para variables continuas; binomial y beta para proporciones acotadas). Las gráficas presentadas fueron generadas con Sigmaplot 11.0, utilizando los valores de las medias ajustadas obtenidas en los modelos.

RESULTADOS

Polinización

El cuajado de las flores polinizadas naturalmente fue un 15% mayor en el interior del matorral en comparación con las lindes de ELS ($F_{1,887} = 6.67$; $P = 0,01$; Fig. 6). Además, encontramos un efecto de la exclusión de herbívoros en el matorral ($F_{1,887} = 4.08$; $P = 0,04$; Fig. 6). En cambio, el número de

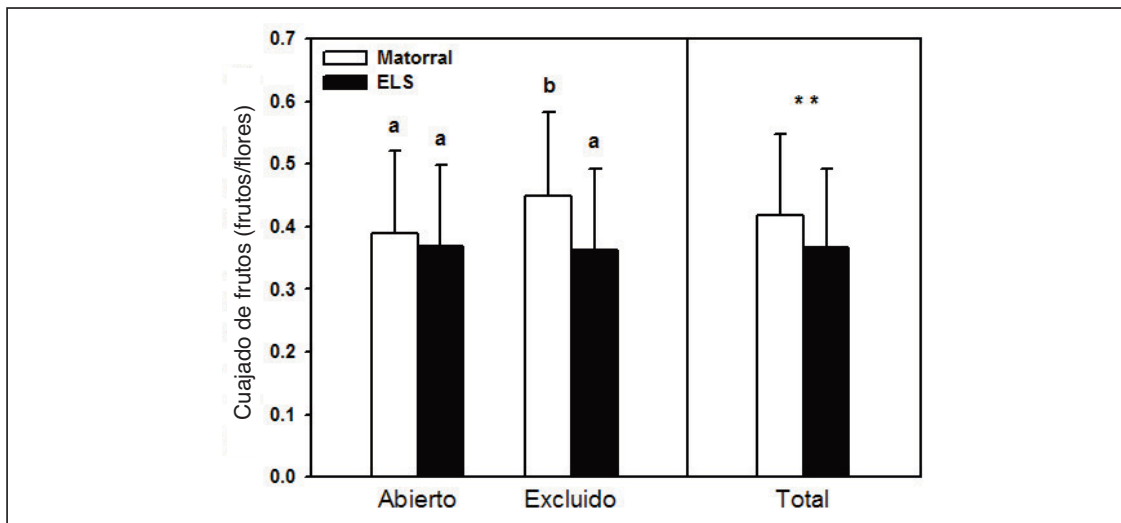
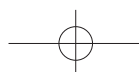


Figura 6. El efecto de la exclusión de herbívoros sobre el cuajado de frutas sólo fue significativo en el matorral, donde los herbívoros pasan más tiempo (SUÁREZ-ESTEBAN, *et al.* 2013). En total (sumando las plantas excluidas y no excluidas de los herbívoros), el cuajado de frutos fue superior en el matorral.

Figure 6. Herbivores exclusion only had an effect on the fruit set in the scrubland, where herbivores spend most of the time (SUÁREZ-ESTEBAN, *et al.* 2013). Overall (considering all plants, either fenced or not), the fruit set was higher in the scrubland as compared with SLD.



Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

semillas producidas por flores polinizadas naturalmente no se vio afectado por el hábitat ni por la exclusión de herbívoros ($F_{1,2491} < 2.0$; $P > 0.16$).

Por otra parte, el cuajado de las flores bajo adición manual de polen fue el doble que el de las flores polinizadas naturalmente ($F_{3,4003} = 128.06$; $P < 0.0001$; Fig. 7). Asimismo, las flores sin limitación de polen produjeron aproximadamente seis semillas más de media que las flores polinizadas naturalmente. Por el contrario, las flores sin polinizadores (embolsadas) rara vez dieron lugar a frutos, lo que sugiere que el éxito reproductivo (tanto la producción de frutos como la de semillas) del jaguarzo está fuertemente limitado por la llegada de polen, tanto en el matorral como en las lindes de ELS (la interacción tratamiento*hábitat no fue significativa en ningún caso; $F_{1,1369} < 3.74$; $P > 0.05$).

No encontramos diferencias significativas entre controles en el cuajado de frutos (Fig. 7), ni en el número de semillas por fruto, sugiriendo que la adición de polen no alteró la asignación de recursos entre flores a ninguna de las escalas evaluadas.

Dispersión de semillas

Los distintos dispersores utilizaron de manera diferencial el espacio a la hora de depositar sus excrementos. Mientras que ungulados (ciervos, gamos y jabalíes) y tejones defecaron mayoritariamente en el matorral, los conejos y los zorros seleccionaron positivamente las lindes de caminos y cortafuegos para defecar (Fig. 8, donde tejones y zorros están agrupados como «Carnívoros»).

El 77% de todas las semillas contabilizadas fue dispersado a lo largo de las lindes de caminos y cortafuegos (Fig. 9), debido a que el número de semillas

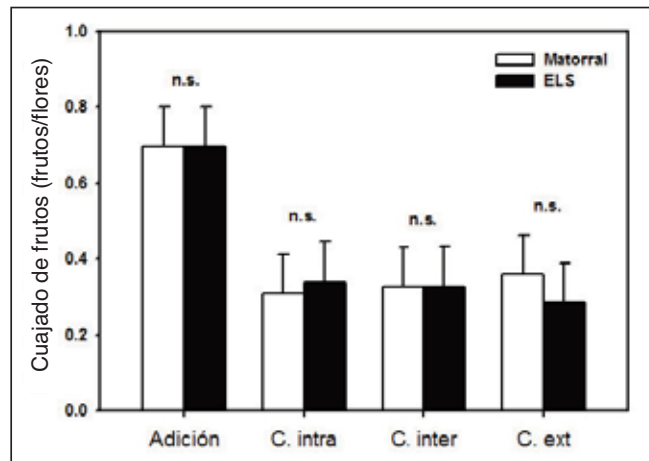


Figura 7. Mientras que el cuajado de flores polinizadas manualmente osciló entorno al 70%, el cuajado de las flores control fue alrededor del 35%, no habiendo diferencias significativas entre los distintos controles. Esto demuestra que el cuajado de frutos depende fuertemente de la polinización. C. intra = control intra-inflorescencia, C. inter = Control inter-inflorescencia, C. ext = Control externo (véase Métodos)

Figure 7. The fruit set by pollen-supplemented flowers varied around the 70%, whereas the fruit set by all control flowers varied around 35%. This suggests that the fruit set strongly depends on pollination. C. intra = intra-inflorescence control, C. inter = inter-inflorescence control, C. ext = external control (see Methods).

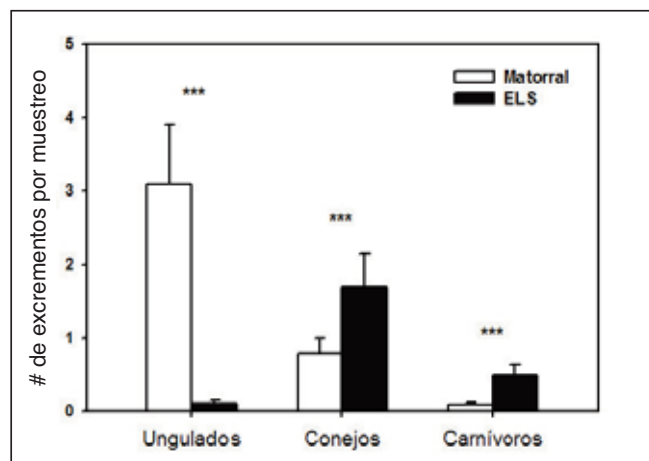


Figura 8. Mientras que los ungulados defecaron fundamentalmente en el interior del matorral, conejos y carnívoros depositaron la mayor parte de sus excrementos en las lindes de caminos y cortafuegos, lo que repercutió positivamente en el número de semillas encontrado en este hábitat (Fig. 9). Los asteriscos muestran el nivel de significación de las diferencias (***) $P < 0.0001$

Figure 8. Ungulates deposited their feces mainly in the scrubland, whereas rabbits and carnivores positively selected soft linear developments verges for defecation. This had a significant effect on the number of seeds found in each habitat (Fig. 9). P-values of the test of slices indicating whether the differences were significant are shown (***) $P < 0.0001$.

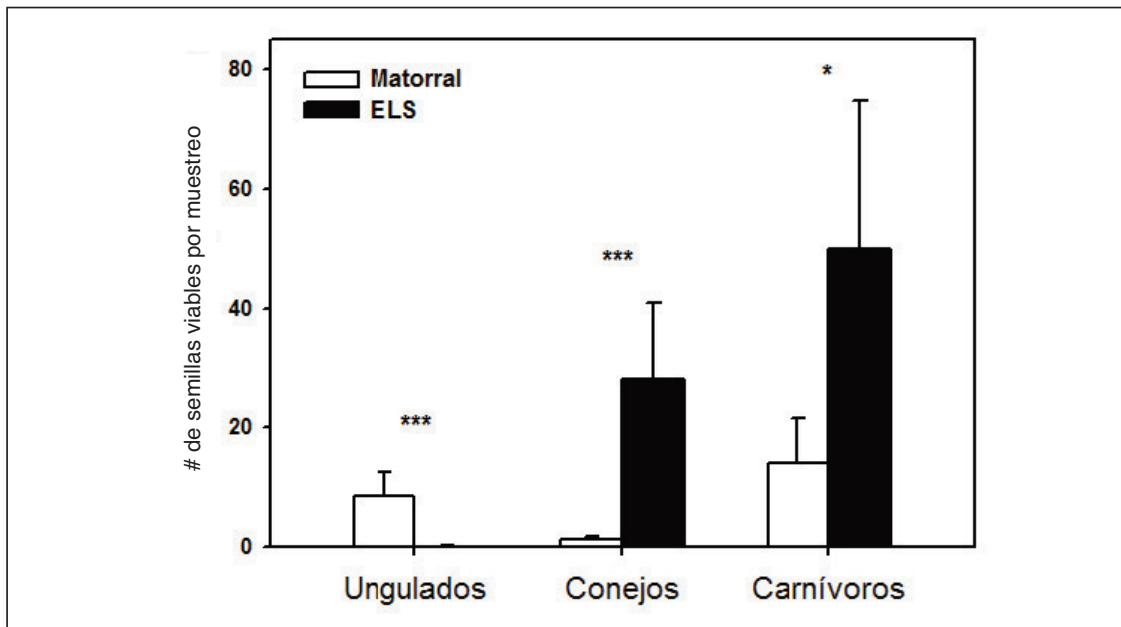


Figura 9. Una vez considerada la proporción de semillas viables dentro de los excrementos (lo realmente importante desde la perspectiva de la planta), la lluvia de semillas fue más intensa en los bordes de caminos y cortafuegos en comparación con el matorral, especialmente la de las especies dispersadas por conejos y carnívoros. Los asteriscos muestran el nivel de significación de las diferencias (* $P < 0,05$; *** $P < 0,0001$)

Figure 9. Given that ungulates damaged the majority of seeds they ingested, seed rain was more intensive along soft linear development verges than in the scrubland, especially for those plant species dispersed by rabbits and carnivores. P-values of the test of slices indicating whether the differences were significant are shown (* $P < 0.05$; *** $P < 0.0001$).

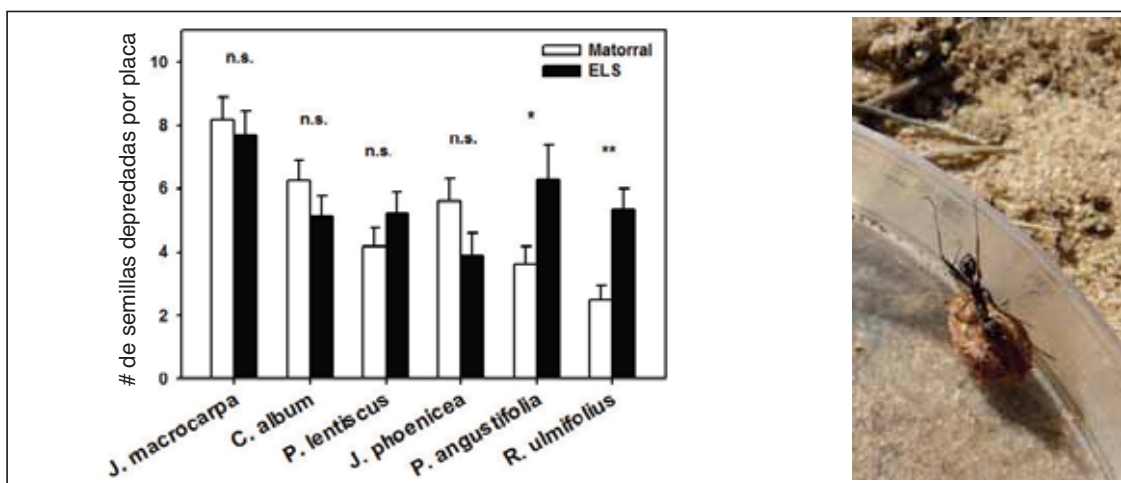
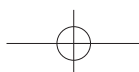


Figura 10. Diferencias entre hábitats en el número de semillas depredadas de cada especie, que solo fueron significativas (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$) en el caso de la olivilla y la zarzamora. Las hormigas resultaron ser los principales depredadores de semillas (en la imagen una hormiga del género *Aphaenogaster* sacando una semilla de enebro marítimo de la placa petri).

Figure 10. Differences between habitats in the number of predated seeds of each species. We only found them to be significant (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$) in the case of *P. angustifolia* and *R. ulmifolius*. Ants were the main seed predators in our study sites (the picture is showing one *Aphaenogaster* ant removing one *J. macrocarpa* seed from the petri dish).



Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

viabiles en los excrementos de ungulados fue mucho más bajo que en los de conejos y carnívoros ($F_{2,190} = 36,45$; $P < 0,0001$; PEREA *et al.*, 2012). Este patrón fue especialmente acentuado en aquellas especies de arbustos dispersadas predominantemente por zorros y conejos (como la olivilla, la sabina, la zarzamora, el enebro marítimo y la camarina). En sentido opuesto, entre el 75% y el 93% de las semillas de las especies de arbustos de frutos carnosos habitualmente dispersados por ungulados y tejones (como el lentisco y el palmito) fueron localizadas en el matorral. En total, encontramos semillas de 13 especies de arbustos de frutos carnosos dispersadas por mamíferos. De ellas, cuatro (sabina, enebro marítimo, parra silvestre y madroño) fueron exclusivamente dispersadas en las lindes de ELS, dos fueron únicamente dispersadas en el matorral (la esparraguera y el acebuche), y siete (palmito, piruétano, zarzamora, camarina, lentisco, olivilla y mirto) fueron encontradas en ambos hábitats. Por lo tanto, no encontramos diferencias significativas en la diversidad de semillas entre hábitats ($F_1 < 3,81$; $P > 0,05$).

Supervivencia de semillas

Los resultados preliminares indican que en total la depredación de semillas fue similar en los dos hábitats ($P > 0,05$). Sin embargo, dicho patrón varió marcadamente dependiendo de la especie de planta ($F_{5,282} = 4,58$; $P < 0,001$). Por ejemplo, en las lindes de ELS fueron depredadas, en promedio, 2,5 más semillas de zarzamora que en el matorral (Fig. 10A). En cambio, en el caso de la sabina la depredación de semillas fue 1,74 veces más intensa en el matorral que en las lindes, aunque las diferencias no fueron significativas. Esa ausencia de significación se repite para la mayoría de las especies (Fig. 10A). No encontramos diferencias significativas entre la cantidad de semillas depredadas entre tipos de exclusiones

($F_{2,282} = 1,93$; $P = 0,15$). Dicha falta de diferencias se mantuvo en los dos hábitats. Este resultado, al igual que nuestras observaciones de campo (Fig. 10B), sugiere que las hormigas, no excluidas en ningún tratamiento, fueron los principales depredadores de semillas en ambos hábitats.

Emergencia y supervivencia de plántulas

Considerando conjuntamente todas las especies de plantas sembradas, no encontramos diferencias significativas en cuanto a la emergencia total entre hábitats ($F_{1,157} = 2,25$; $P = 0,14$; véase «Total» en Fig. 11). En cambio, sí que hubo diferencias significativas entre especies ($F_{6,157} = 15,28$; $P < 0,001$), siendo el piruétano, el palmito, la olivilla y la sabina las especies que emergieron con mayor éxito (Fig. 11). La interacción entre hábitat y especie de planta no fue significativa ($F_{6,157} = 1,31$; $P = 0,26$), lo que sugiere que, en términos generales, la ausencia de diferencias entre hábitats es consistente

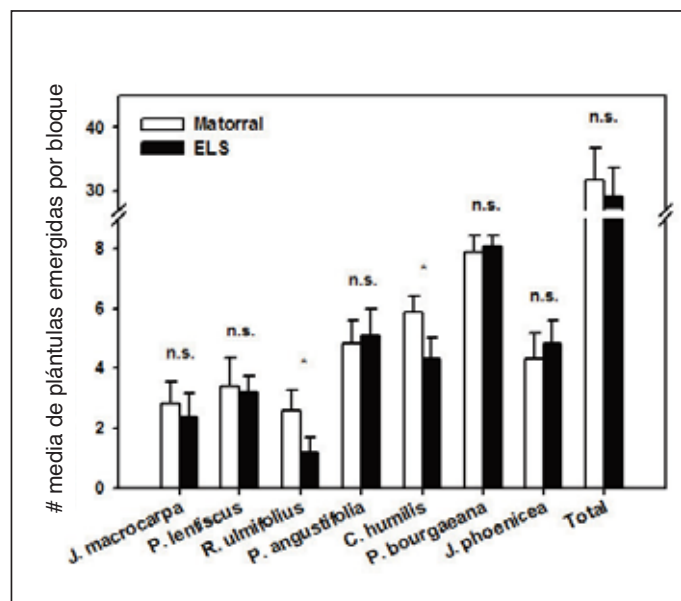


Figura 11. Diferencias entre hábitats en el número de plántulas emergidas de cada especie de arbusto, que sólo fueron significativas (* $P < 0,05$) en el caso de la zarzamora y el palmito. No obstante, esas pequeñas diferencias entre hábitats desaparecieron al considerar la supervivencia.

Figure 11. Differences between habitats in the number emerged seedlings of each shrub species. We only found them to be significant (* $P < 0,05$) in the case of *C. humilis* and *R. ulmifolius*. However, such slight differences between habitats disappeared regarding seedling survival.

SUÁREZ, A. Y COLS.

«Ingenieros del paisaje en Doñana»

en todas las especies (aunque la emergencia de plántulas de zarzamora y palmito fue ligeramente superior en el matorral; Fig. 11).

En cuanto a la supervivencia de plántulas, los resultados fueron muy similares a los anteriores, detectándose únicamente diferencias significativas entre especies. El palmito y el piruétano fueron las especies que sobrevivieron en mayor proporción, mientras que las plántulas de sabinas, enebro, olivilla, zarzamora y lentisco apenas sobrevivieron. Cabe destacar que estos resultados son aun preliminares.

Densidad y diversidad de arbustos de frutos carnosos

La densidad total de arbustos de frutos carnosos fue mayor en los bordes de caminos y cortafuegos en comparación con el matorral, mientras que la de cistáceas fue similar en los dos hábitats (Fig. 12). No obstante, los resultados variaron entre especies

dependiendo de su principal dispersor ($F_{3,623} = 4,70$; $P < 0,01$; Fig. 12). Tanto la composición como la diversidad de especies no variaron significativamente entre hábitats ($F_{1,56} = 1,66$; $P = 0,09$).

La distribución de clases de tamaño entre hábitats también varió dependiendo del principal dispersor de la especie de planta ($F_{2,1513} = 3,73$; $P < 0,05$). En concreto, las plántulas de especies dispersadas por aves, así como las plántulas y los adultos de especies dispersadas principalmente por conejos y zorros, alcanzaron densidades significativamente mayores en los bordes de caminos y cortafuegos, mientras que en el resto de los casos las densidades fueron similares en ambos hábitats.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que estructuras lineales humanas como caminos y cortafuegos, pese a que pueden afectar de forma negativa a ciertos organismos, también asumen papeles ecológicos re-

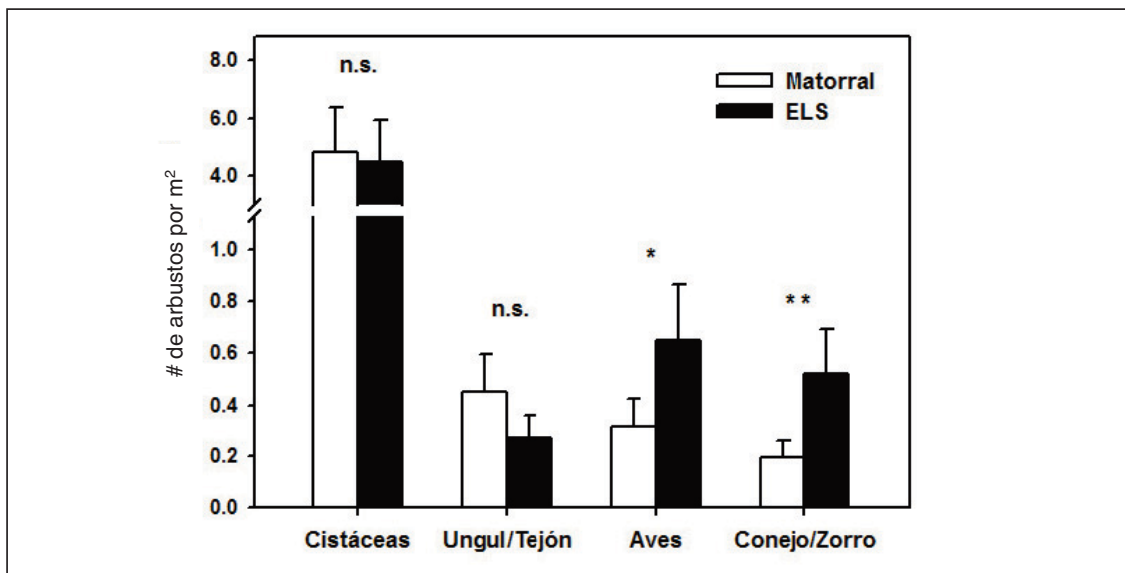


Figura 12. Mientras que las cistáceas y los arbustos de frutos carnosos dispersados por ungulados y tejones (e.g. lentisco, palmito) mostraron densidades similares en ambos hábitats, los arbustos de frutos carnosos dispersados principalmente por aves (e.g. *Rubia* spp., *Daphne gnidium*), conejos y zorros (e.g. sabinas, olivilla) alcanzaron densidades significativamente (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$) mayores en los bordes de caminos y cortafuegos.

Figure 12. Cistaceae and fleshy-fruit shrubs dispersed by ungulates and badger (e.g. *P. lentiscus* and *C. humilis*) showed similar densities in both habitats, whereas fleshy-fruit shrubs dispersed by birds (e.g. *Rubia* spp., *D. gnidium*), rabbits and foxes (e.g. *J. phoenicea* and *P. angustifolia*) reached greater densities (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$) along soft linear development verges than in the scrubland.

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

levantes, y hasta ahora desconocidos, mediante su interacción con mamíferos frugívoros. Hemos demostrado que estos animales actúan como jardineros naturales, determinando en gran medida la configuración espacial de las comunidades de arbustos de frutos carnosos (DAMSCHEN *et al.*, 2008). Además, al alejar las semillas del entorno materno incrementan su probabilidad de supervivencia y su capacidad de colonización (SCHUPP *et al.*, 2010). Por lo tanto, la conservación de los dispersores de semillas es absolutamente necesaria para el desarrollo y el mantenimiento de poblaciones de matorral noble. Recomendamos que éste valioso servicio ecosistémico sea considerado a la hora de manejar las poblaciones de éstos mamíferos, cruciales tanto en Doñana como en otros ecosistemas (STONER *et al.*, 2007).

Pese a que caminos y cortafuegos pueden afectar negativamente a la producción de semillas, este efecto probablemente se compensa sobradamente por una llegada diferencial de semillas mediada por mamíferos frugívoros como el zorro

y el conejo. La supervivencia (y la capacidad germinativa) de semillas y plántulas en los bordes de caminos y cortafuegos no difirió a la encontrada en los parches de matorral continuo. Por lo tanto, la mayor densidad de arbustos de frutos carnosos a lo largo de las lindes de caminos y cortafuegos indica que la dispersión de semillas es el factor fundamental que explica la distribución espacial de arbustos en relación a estas estructuras. Tales resultados concuerdan con nuestras predicciones iniciales y también con los resultados de algunos estudios sobre dispersión endozoócora a lo largo de estructuras similares a las ELS (LEVEY *et al.*, 2005; TEWKSBURY *et al.*, 2002).

El hecho de que los bordes de caminos y cortafuegos sean focos no sólo de recepción de semillas, sino de reclutamiento de arbustos de frutos carnosos, los convierte en potenciales corredores o frentes de colonización para arbustos autóctonos, algunos de los cuales ostentan categorías de amenaza (e.g. enebro marítimo, en Doñana; Fig. 13). Este efecto, potencialmente beneficioso, abre nue-



Figura 13. Hilera de arbustos de frutos carnosos a lo largo del borde de un camino en el Parque Nacional de Doñana. En primera línea, un enebro marítimo (*J. macrocarpa*), seguido de multitud de sabinas (*J. phoenicea turbinata*). Foto: Alberto Suárez-Esteban.

Figure 13. Fleshy-fruit shrub hedgerow along a trail verge within Doñana National Park. In the frontline, a maritime juniper (*J. macrocarpa*), followed by several Mediterranean junipers (*J. phoenicea turbinata*). Photo credits: Alberto Suárez-Esteban.

SUÁREZ, A. Y COLS.

«Ingenieros del paisaje en Doñana»

vas e insospechadas oportunidades para la restauración y el manejo de la vegetación (SUÁREZ-ESTEBAN *et al.* En prensa).

No obstante, los efectos de las ELS sobre las comunidades vegetales deben estar condicionados por el contexto ecológico. Así, por ejemplo, en ecosistemas poco densos (e.g. dunas), donde los frugívoros puedan moverse, alimentarse y marcar su territorio con la misma eficacia a través de los hábitats circundantes que a lo largo de ELS, estas estructuras probablemente reciban una proporción similar de semillas que el resto de los hábitats. Tampoco esperaríamos una llegada diferencial de semillas a las lindes de ELS en ecosistemas pobres en aquellos frugívoros que las seleccionan positivamente para defecar (como el zorro y el conejo en Doñana). Dado su intensidad de uso, no creemos que este efecto sea extrapolable a otros tipos de estructuras lineales humanas, como carreteras o autopistas, susceptibles de actuar como barreras en lugar de corredores (FORMAN & ALEXANDER 1998).

En otros contextos, las ELS pueden tener efectos negativos sobre las comunidades vegetales, al favorecer la erosión y las perturbaciones humanas (e.g. caza de frugívoros, deforestación; LAURANCE *et al.*, 2009), y la expansión de especies exóticas, dispersadas tanto por la acción humana como por frugívoros silvestres (ROST *et al.*, 2012). En dichas situaciones, recomendamos el cierre de ELS, tanto para paliar sus efectos negativos como para reconducir la lluvia de semillas de especies invasoras y así poder concentrar y elevar la eficacia de los esfuerzos de erradicación.

Dada la elevada densidad de ELS en el Parque Nacional de Doñana (ROMÁN *et al.*, 2010), así como en otras áreas protegidas de España y de otras partes del mundo, considerar y sopesar todos sus potenciales efectos es un requerimiento imprescindible para diseñar y manejar las ELS con precisión y éxito. Este estudio ofrece una base metodológica para evaluar los efectos de ELS sobre las comunidades vegetales, aplicable en todo el mundo. Cuando las ELS actúen como corredores para especies nativas, como en el caso de Doñana, recomendamos su utilización para la reforestación natural (y gratuita) de áreas degradadas, así como para la creación y conexión de poblaciones de arbustos. Esto requiere que los márgenes de las ELS sean manejados con cautela, ya que perturbaciones como los desbroces y la aplicación de herbicidas reducen o ralentizan el crecimiento de la vegetación, a la vez que favorecen a especies invasoras (SPOONER *et al.*, 2004).

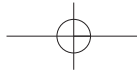
AGRADECIMIENTOS

Este proyecto de investigación ha sido posible gracias a la financiación del Organismo Autónomo Parques Nacionales (070/2009) y del Ministerio de Educación (beca FPU a Alberto Suárez-Esteban), y a la colaboración de numerosas personas de la Reserva Biológica, del Parque Nacional y de la Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC). Ha sido especialmente relevante la aportación de Gemma Calvo y de numerosos voluntarios en las variadas labores de campo y laboratorio. Asimismo, estamos en deuda con los doctores Pedro Jordano, José M^a Gómez y Daniel García por su inestimable asesoramiento.

Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

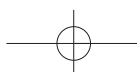
- AIZEN, M. A. & HARDER, L. D. 2007. Expanding the limits of the pollen-limitation concept: Effects of pollen quantity and quality. *Ecology* 88: 271-281.
- ALISA W, C. 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396-406.
- ANDO, A., CAMM, J., POLASKY, S. & SOLOW, A. 1998. Species Distributions, Land Values, and Efficient Conservation. *Science* 279: 2126-2128.
- BASTIDA, F. & TALAVERA, S. 2002. Temporal and spatial patterns of seed dispersal in two *Cistus* species (Cistaceae). *Annals of Botany* 89: 427-434.
- DAMSCHEN, E. I., BRUDVIG, L. A., HADDAD, N. M., LEVEY, D. J., ORROCK, J. L. & TEWKSBURY, J. J. 2008. The movement ecology and dynamics of plant communities in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 19078-19083.
- DE LEÓN, R. B. 2009. Road development in Podocarpus national park: An assessment of threats and opportunities. *Journal of Sustainable Forestry* 28: 735-754.
- FEDRIANI, J. M. & DELIBES, M. 2009. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: A field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* 32: 983-992.
- FEDRIANI, J. M. & DELIBES, M. 2009. Seed dispersal in the iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: A role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16: 311-321.
- FEDRIANI, J. M., REY, P. J., GARRIDO, J. L., GUITIÁN, J., HERRERA, C. M., MEDRANO, M., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M. & CERDÁ, X. 2004. Geographical variation in the potential of mice to constrain an ant-seed dispersal mutualism. *Oikos* 105: 181-191.
- FORMAN, R. T. T. & ALEXANDER, L. E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- GEERTS, S. & PAUW, A. 2011. Easy technique for assessing pollination rates in the genus *Erica* reveals road impact on bird pollination in the Cape fynbos, South Africa. *Austral Ecology* 36: 656-662.
- GÓMEZ-APARICIO, L. 2008. Spatial patterns of recruitment in Mediterranean plant species: Linking the fate of seeds, seedlings and saplings in heterogeneous landscapes at different scales. *Journal of Ecology* 96: 1128-1140.
- GÓMEZ-APARICIO, L., ZAMORA, R., CASTRO, J. & HÓDAR, J. A. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172.
- HAIG, D. & WESTOBY, M. 1988. On limits to seed production. *American Naturalist* 131: 757-759.
- HERRERA, C. M., MEDRANO, M., REY, P. J., SÁNCHEZ-LAFUENTE, A. M., GARCÍA, M. B., GUITIÁN, J. & MANZANEDA, A. J. 2002. Interaction of pollinators and herbivores on plant fitness suggests a pathway for correlated evolution of mutualism- and antagonism-related traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 16823-16828.
- HUANG, B. Q., SUN, Y. N., YU, X. H., LUO, Y. B., HUTCHINGS, M. J. & TANG, S. Y. 2009. Impact of proximity to a pathway on orchid pollination success in Huanglong National Park, South-West China. *Biological Conservation* 142: 701-708.
- JONES, C. G., LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- JUAN, T., SAGRARIO, A., JESUÏ S, H. & CRISTINA, C. M. 2006. Red fox (*Vulpes vulpes* L.) favour seed dispersal, germination and seedling survival of Mediterranean Hackberry (*Celtis australis* L.). *Acta Oecologica* 30: 39-45.
- KALNAY, E. & CAI, M. 2003. Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature* 423: 528-531.

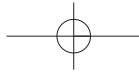


SUÁREZ, A. Y COLS.

«Ingenieros del paisaje en Doñana»

- KLEIN, A.-M., VAISSIÈRE, B. E., CANE, J. H., STEFFAN-DEWENTER, I., CUNNINGHAM, S. A., KREMEN, C. & TSCHARNTKE, T. 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 303-313.
- KOH, L. P., DUNN, R. R., SODHI, N. S., COLWELL, R. K., PROCTOR, H. C. & SMITH, V. S. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* 305: 1632-1634.
- LAURANCE, W. F., GOOSEM, M. & LAURANCE, S. G. W. 2009. Impacts of roads and linear clearings on tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 659-669.
- LEVEY, D. J., BOLKER, B. M., TEWKSBURY, J. J., SARGENT, S. & HADDAD, N. M. 2005. Ecology: Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309: 146-148.
- MACDOUGALL, A. S., MCCANN, K. S., GELLNER, G. & TURKINGTON, R. 2013. Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. *Nature* 494: 86-89.
- MCCONKEY, K. R., PRASAD, S., CORLETT, R. T., CAMPOS-ARCEIZ, A., BRODIE, J. F., ROGERS, H. & SANTAMARIA, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146: 1-13.
- NEWMARK, W. D., BOSHE, J. I., SARIKO, H. I. & MAKUMBULE, G. K. 1996. Effects of a highway on large mammals in Mikumi National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 34: 15-31.
- PEREA, R., DELIBES, M., POLKO, M., SUÁREZ-ESTEBAN, A. & FEDRIANI, J. M. 2013. Context-dependent fruit-frugivore interactions: Partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122: 943-951
- POTOČNIK, I. 2006. Road traffic in protected forest areas - Case study in Triglav National park, Slovenia. *Croatian Journal of Forest Engineering* 27: 115-121.
- RIPPLE, W. J. & BESCHTA, R. L. 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *BioScience* 54: 755-766.
- RIPPLE, W. J. & BESCHTA, R. L. 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation* 133: 397-408.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ, J., WIEGAND, T. & SANTAMARIA, L. 2012. Frugivore behaviour determines plant distribution: a spatially-explicit analysis of a plant-disperser interaction. *Ecography* 35: 113-123.
- ROST, J., PONS, P. & BAS, J. M. 2012. Seed dispersal by carnivorous mammals into burnt forests: An opportunity for non-indigenous and cultivated plant species. *Basic and Applied Ecology* 13: 623-630.
- RUHREN, S. & HANDEL, S. N. 2003. Herbivory constrains survival, reproduction and mutualisms when restoring nine temperate forest herbs. *Journal of the Torrey Botanical Society* 130: 34-42.
- SAUNDERS, D. A., HOBBS, R. J. & MARGULES, C. R. 1991. Biological Consequences of Ecosystem Fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SCHUPP, E. W., JORDANO, P. & GÓMEZ, J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: A conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- SPOONER, P. G., LUNT, I. D. & BRIGGS, S. V. 2004. Spatial analysis of anthropogenic disturbance regimes and roadside shrubs in a fragmented agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 7: 61-70.
- STONER, K. E., RIBA-HERNÁNDEZ, P., VULINEC, K. & LAMBERT, J. E. 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39: 316-327.
- SUÁREZ-ESTEBAN, A., DELIBES, M. & FEDRIANI, J. M. 2013. Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 50: 767-774.
- SUÁREZ-ESTEBAN, A., DELIBES, M. y FEDRIANI, J. M. Unpaved road verges as hotspots of fleshy-fruited shrub recruitment and establishment. *Biological Conservation*. En prensa.
- TERBORGH, J., LOPEZ, L., NUÑEZ, P., RAO, M., SHAHABUDDIN, G., ORIHUELA, G., RIVEROS, M., ASCANIO, R., ADLER, G. H., LAMBERT, T. D. & BALBAS, L. 2001. Ecological Meltdown in Predator-Free Forest Fragments. *Science* 294: 1923-1926.





Proyectos de investigación en parques nacionales: 2009-2012

- TEWKSBURY, J. J., LEVEY, D. J., HADDAD, N. M., SARGENT, S., ORROCK, J. L., WELDON, A., DANIELSON, B. J., BRINKERHOFF, J., DAMSCHEN, E. I. & TOWNSEND, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 12923-12926.
- TROMBULAK, S. C. & FRISSELL, C. A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- VANDER WALL, S. B., KUHN, K. M. & BECK, M. J. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86: 801-806.
- VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A., LUBCHENCO, J. & MELILLO, J. M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- WIEGAND, T., REVILLA, E. & MOLONEY, K. A. 2005. Effects of habitat loss and fragmentation on population dynamics. *Conservation Biology* 19: 108-121.
- YOUNGS, Y. L. Y. L., WHITE, D. D. & WODRICH, J. A. 2008. Transportation systems as cultural landscapes in national parks: The case of Yosemite. *Society and Natural Resources* 21: 797-811.

