

ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN DE INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL

RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN & REGINO ZAMORA
(Editores)



EDITORIAL UNIVERSITARIA

577

E19e Ecología y evolución de interacciones planta-animal /
Rodrigo Medel, Marcelo A. Aizen & Regino Zamora (editores) --
1ª ed.
-- Santiago de Chile : Universitaria, 2009.
399 p.: 75 il. (algs. col.) ; 21,5 x 27 cm. --
(Bicentenario Charles Darwin)
Incluye glosario e índice de términos.
Bibliografía: p.343-399.

ISBN: 978-956-11-2092-1

1. Ecología. 2. Evolución. I. Medel, Rodrigo, ed.
II. Aizen, Marcelo A., ed. III. Zamora, Regino, ed.

© 2009, RODRIGO MEDEL, MARCELO A. AIZEN, REGINO ZAMORA.
Inscripción N° 184.800, Santiago de Chile.

Derechos de edición reservados para todos los países por
© Editorial Universitaria, S.A.
Avda. Bernardo O'Higgins 1050, Santiago de Chile.

editor@universitaria.cl

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos
o electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 978-956-11-2092-1

Se terminó de imprimir esta
PRIMERA EDICIÓN,
en los talleres de Salesianos Impresores S.A.,
General Gana 1486, Santiago de Chile,
en diciembre de 2009.

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN
Yenny Isla Rodríguez
Norma Díaz San Martín

PORTADA

Fotografía Darwin. Reproducida con autorización de John Van Wyhe ed.,
The Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/>)

Fotografía interacción. *Bomarea salsilla* (Alstroemeraceae) visitada por
Mathania leucothea (Pieridae). Crédito: Rodrigo Medel.

AÑO DEL BICENTENARIO
del nacimiento de CHARLES DARWIN.

www.universitaria.cl

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

Contenido

Prólogo de John N. Thompson	6	Sección 2.	
Prefacio	8	Interacciones en un mundo cambiante	195
Autores	10	Capítulo 10.	
Sección 1.		Dinámica de interacciones mutualistas y antagonistas	
Aspectos conceptuales en interacciones planta-animal	13	en ambientes fragmentados	199
Capítulo 1.		Ramiro Aguilar, Lorena Ashworth, Luciano Cagnolo, Mariana Jausoro, Mauricio Quesada y Leonardo Galetto.	
Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal	17	Apéndice 1	226
Pedro Jordano, Diego Vázquez y Jordi Bascompte.		Apéndice 2	228
Capítulo 2.		Apéndice 3	230
Restricciones mecánicas en las interacciones planta-polinizador:		Capítulo 11.	
estudio de casos en plantas polinizadas por esfíngidos	43	Dispersión de semillas y demografía de las plantas en	
Andrea A. Cocucci, Marcela Moré y Alicia N. Sérsic.		un contexto de variabilidad ambiental: el rol de los	
Capítulo 3.		frugívoros sobre el reclutamiento de <i>Cryptocarya alba</i>	
Diversidad de polinizadores, generalización ecológica		(Lauraceae) en el matorral de Chile central	233
y conservación de plantas		Ramiro O. Bustamante.	
José M. Gómez y Francisco Perfectti.	61	Capítulo 12.	
Capítulo 4.		Especies invasoras y mutualismos planta-animal	247
Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral:		Carolina Morales, Anna Traveset y Nelson Ramírez.	
examinando causas y blancos de selección natural	77	Capítulo 13.	
Rodrigo Medel y Julieta Nattero.		La biología reproductiva en la predicción del potencial invasor	
Capítulo 5.		de plantas superiores exóticas	263
Evaluación de los efectos demográficos y evolutivos de las		Ileana Herrera, Nelson Ramírez y Jafet M. Nassar.	
interacciones planta-animal mediante modelos matriciales	95	Capítulo 14.	
María B. García y Johan Ehrlén.		Cambio climático y modificación de interacciones	
Capítulo 6.		planta-animal	287
Variación geográfica y mosaicos de selección en las		José A. Hódar, José Ramón Obeso y Regino Zamora.	
interacciones planta-animal	113	Capítulo 15.	
Pedro J. Rey, Julio M. Alcántara, Antonio J. Manzaneda, José L. Garrido y José M. Ramírez.		Conservación de las interacciones insecto-planta y transferencia	
Capítulo 7.		de conocimientos en la Amazonía	301
La escala espacial de las interacciones planta-animal	133	Marlúcia Bonifácio Martins, Roberta de Melo Valente, Márcia Motta Maués, Francisco Plácido Magalhães, Sarita de Faveri y Adriana Colossio.	
Daniel García, Natacha P. Chacoff, José Manuel Herrera y Guillermo C. Amico.		Capítulo 16.	
Capítulo 8.		Las interacciones planta-animal como servicio ecosistémico:	
Mutualismos planta-animal en islas: influencia en la		el caso del mutualismo de polinización	315
evolución y mantenimiento de la biodiversidad	157	Marcelo A. Aizen y Natacha P. Chacoff.	
Anna Traveset, Manuel Nogales y Luis Navarro.		Glosario	331
9. Interacciones positivas planta-planta, reglas de		Índice de términos	335
ensamblaje y la conservación de la diversidad	181	Referencias	343
Alfonso Valiente-Banuet, Elena Baraza, Regino Zamora y Miguel Verdú.			

CAPÍTULO 7

La escala espacial de las interacciones planta-animal

DANIEL GARCÍA, NATACHA P. CHACOFF, JOSÉ MANUEL HERRERA Y GUILLERMO C. AMICO

7.1. Introducción

La escala espacial es un concepto básico en ecología y se puede definir como la dimensión física de un objeto o proceso ecológico en el espacio (Turner *et al.*, 2001; Wu y Li, 2006). Los ecólogos interesados en las interacciones planta-animal hablamos de granos de polen por centímetro cúbico, de densidades de semillas dispersadas por metro cuadrado, o de dominios vitales de grandes herbívoros de decenas de kilómetros cuadrados. Todos somos conscientes de que distintos elementos ecológicos (granos de polen, semillas, hojas, mariposas, aves dispersantes, unguados ramoneadores, etc.) ocupan extensiones diferentes y que distintos procesos (polinización, herbivoría foliar, depredación de semillas, etc.) tienen distintos radios de acción. Como ha ocurrido en otros campos de la ecología en las últimas décadas (Schneider, 2001; Wu y Li, 2006), existe un creciente interés en saber por qué tanto la forma de los patrones como el funcionamiento de las interacciones planta-animal tienen una escala espacial característica (e.g., Rey, 1995; Schaefer y Messier, 1995; WallisDeVries *et al.*, 1999; Kollmann, 2000; García y Ortiz-Pulido, 2004; Burns, 2004; Leiss y Klinkhamer, 2005). Además de determinar esta escala característica, es importante dilucidar los efectos de escala o la escala-dependencia, es decir, por qué un cambio de escala espacial supone la aparición, la desaparición, el reforzamiento, la dilución o, incluso, la transformación de un determinado proceso de interacción entre plantas y animales. La base mecanicista de los efectos de escala supone que un mismo proceso ecológico puede generar patrones diferentes a distintas escalas, al estar regulado por distintos factores (Wiens, 1989; Levin, 1992). Por ejemplo, un proceso como el ramoneo por unguados sobre distintos individuos de una especie de planta dentro un mismo rodal o parche de hábitat puede depender básicamente de un mecanismo relacionado con las diferencias entre plantas en cantidad de defensas químicas, siendo el patrón de diferencias sólo evidente dentro del parche, de forma que encontramos tasas de herbivoría similares cuando comparamos plantas en distintos parches. Sin embargo, si los rebaños de unguados que visitan cada parche difieren en tamaño, estructura o patrón de movimiento (es decir, si existe un mecanismo que opera a escala amplia), podríamos encontrar que las plantas difieren en su probabilidad de herbivoría sobre todo cuando se sitúan en parches distintos (e.g., WallisDeVries *et al.*, 1999).

¿Por qué es importante determinar la escala-dependencia de las interacciones planta-animal? En primer lugar, es una herramienta útil para conseguir un ajuste empírico entre patrones y mecanismos. Haciendo el camino en sentido inverso con el ejemplo anterior, un análisis de la probabilidad de herbivoría entre distintas plantas de distintos rodales que nos diga que las diferencias principales aparecen entre individuos del

mismo rodal nos sugiere que los ungulados ramonean en función de “algo” que varía “a escala” de la planta individual, como, por ejemplo, su contenido en metabolitos secundarios. En segundo lugar, identificar la escala de actuación de las interacciones es crucial para entender sus efectos ecológicos. En otras palabras, la capacidad de las interacciones para actuar como moduladores demográficos y comunitarios va a depender en gran medida de su escala espacial. Por ejemplo, un frugívoro capaz de operar a escala fina y seleccionar entre distintos frutos dentro de la misma infrutescencia o la misma planta individual afectará la competencia entre hermanos y los patrones de paternidad dentro de la población de plantas (Sallabanks, 1993; Jordano, 1995). A una escala mayor, la frugivoría selectiva entre plantas individuales dentro de una localidad puede filtrar cuantitativa y cualitativamente el aporte de semillas dispersadas en la población, afectando a su dinámica demográfica y genética (Jordano y Godoy, 2002). Este mismo efecto local puede interpretarse en términos de estructuración comunitaria, cuando los frugívoros intervienen en la dispersión de distintas especies de plantas dentro de la misma localidad (García *et al.*, 2005). A escalas aún mayores, aquellos frugívoros capaces de ejercer su papel a través de distintas unidades de paisaje pueden llegar a moldear las dinámicas de metapoblaciones y los patrones de riqueza regional (Jordano, 1993; Fragoso *et al.*, 2003; Márquez *et al.*, 2004; Burns, 2005).

La escala en que ocurren las interacciones puede también influir en su resultado evolutivo. En este sentido, las fuerzas selectivas impuestas por los animales sobre las plantas estarán fuertemente condicionadas por la manera en que los resultados netos de las interacciones se diluyen o no a merced de la variabilidad espacial y temporal (Fleming, 1992; Jordano, 1993, 1995; Rey, 1995; Herrera, 1998; Levey y Benckman, 1999; Thompson, 2002). Por ejemplo, las aves frugívoras dispersantes generaron un gradiente de selección positiva sobre el tamaño del fruto en el espino albar *Crataegus monogyna*, a juzgar por la relación entre la magnitud de la frugivoría y el tamaño del fruto en distintos árboles dentro de un pequeño rodal forestal en la cordillera Cantábrica (N. España, Martínez *et al.*, 2007). Sin embargo, el efecto del tamaño del fruto sobre la probabilidad de ser consumido por los frugívoros dispersores desapareció cuando consideramos la variabilidad fenotípica de dicha especie a escala de paisaje (Martínez, 2007).

Teniendo en cuenta las anteriores consideraciones, desarrollamos el presente capítulo con el objetivo general de evaluar, desde un punto de vista teórico y metodológico, el papel de la escala espacial a la hora de entender las interacciones planta-animal como procesos ecológicos clave en la generación y mantenimiento de la biodiversidad. Como objetivos concretos nos planteamos:

1. Desarrollar un marco teórico para interpretar la importancia de la escala espacial en la comprensión de las interacciones planta-animal.
2. Mostrar distintas aproximaciones metodológicas para evaluar el resultado de las interacciones planta-animal desde perspectivas pluriescalares.
3. Resaltar la importancia de la visión pluriescalar a la hora de determinar la respuesta de las interacciones planta-animal frente a la degradación de los hábitat por causas antrópicas.

7.2. Una aproximación sintética de las interacciones planta-animal y la escala espacial

Un primer paso para entender la importancia de la escala espacial en las interacciones planta-animal es considerar dichas interacciones como filtros demográficos que actúan de forma secuencial a lo largo del ciclo de regeneración de la planta (Herrera *et al.*, 1994; Rey y Alcántara, 2000; García, 2001). Las interacciones con animales determinan distintas probabilidades de transición (entendidas como probabilidad de supervivencia o mortalidad) entre fases consecutivas del ciclo de vida, que se inicia con la etapa de óvulo en la planta madre y acaba con la de adulto reproductor (Figura 7.1). Cada una de las probabilidades de transición determinadas por las interacciones planta-animal, como ocurre con las determinadas por factores abióticos (e.g., la probabilidad de supervivencia de las plántulas frente a la sequía) varían en el espacio de forma particular. Por ejemplo, en muchos sistemas forestales o arbustivos mediterráneos, la probabilidad de sobrevivir a los depredadores postdispersivos suele ser menor bajo la cobertura de arbustos, mientras que la supervivencia de las plántulas frente a los herbívoros ramoneadores y la sequía es mayor en estos puntos (Herrera *et al.*, 1994; Schupp, 1995; Rey y Alcántara, 2000; Rey *et al.*, 2002). Cuando, como en el anterior ejemplo, las distintas probabilidades de transición muestran patrones espaciales diferentes o incluso contrarios, hablamos de que existe desacoplamiento espacial (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995) a lo largo del ciclo de regeneración. No obstante, una gran parte de las diferencias en la heterogeneidad espacial de las distintas probabilidades de transición se debe a que dichas probabilidades varían a escalas diferentes, más que al hecho de que estén desacopladas dentro de la misma escala (Kollmann, 2000; García y Houle, 2005; García *et al.*, 2005). Dicho de otro modo, las interacciones que se suceden a lo largo del ciclo de vida de una planta pueden estar determinadas por animales con distintas escalas espaciales de operatividad ecológica. Por ejemplo, es probable que el radio de acción de una babosa herbívora de plántulas no abarque más allá de unas centenas de metros cuadrados, mientras que un ungulado podrá ejercer su papel ramoneador sobre decenas de kilómetros cuadrados. La escala característica de cada tipo de interactivo ha de depender de su tamaño corporal, de su capacidad de movimiento, del tamaño promedio de su área de aprovisionamiento y de la extensión espacial de sus poblaciones y metapoblaciones (Kotliar y Wiens, 1990; Wiens *et al.*, 1993; Holland *et al.*, 2005; Van de Koppel *et al.*, 2005). Podemos considerar que cada tipo de organismo interactuante tiene, en función de sus rasgos de movilidad y ciclo vital, una escala perceptual específica, un rango de extensiones espaciales donde el organismo es capaz de detectar y hacer frente a la heterogeneidad ambiental (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Holland *et al.*, 2004; Manning *et al.*, 2004). El grado de ajuste entre la escala perceptual del animal interactuante y la escala(s) de heterogeneidad espacial de la planta recurso determinará finalmente la escala espacial de operatividad, o escala funcional, de las interacciones planta-animal (Thies *et al.*, 2003; Tschardtke y Brandl, 2004). Por lo tanto, el segundo paso para entender los efectos de escala en las interacciones es enfrentar la jerarquía demográfica, establecida por las diferencias en importancia demográfica de distintas interacciones a lo largo del ciclo de vida de la planta, a una jerarquía de escala funcional, que represente los gradientes de extensión espacial sobre los que es más frecuente encontrar operativa cada interacción (Figura 7.1). La pregunta que po-

demos plantearnos en este punto es ¿hasta qué punto el comportamiento de ese espacio integrador, definido por jerarquías demográfica y funcional, determina la estructura espacial final de las poblaciones y comunidades vegetales?

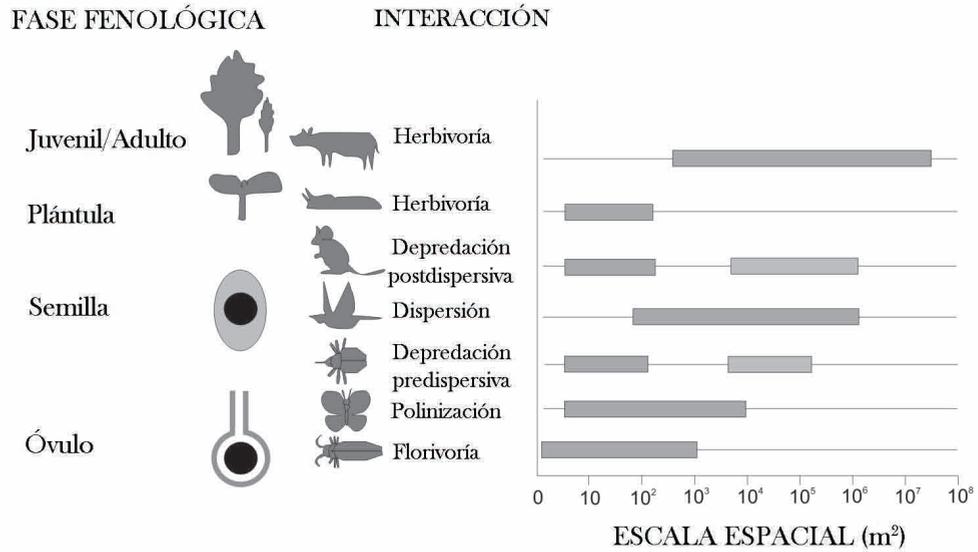


Figura 7.1. Escala espacial de las interacciones de una misma especie de planta con distintos animales, y que se suceden como filtros demográficos a lo largo de distintas fases del ciclo de regeneración natural de la planta. Se representa, con trazo grueso, el radio de acción espacial de cada interactuante (continuo o discontinuo) a lo largo de un gradiente progresivo de extensión espacial (trazo fino).

Para entender los efectos de las diferencias espaciales entre fases demográficas a lo largo del ciclo de regeneración debemos establecer primero las consecuencias del desacoplamiento espacial antes mencionado. El grado de disparidad espacial entre la abundancia de propágulos y las probabilidades de transición a lo largo del ciclo de regeneración de una planta influye, en primer lugar, en la cantidad neta de propágulos que se incorporan a la población de la planta (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995). Por ejemplo, es esperable un reclutamiento más intenso si la mayoría de las semillas son dispersadas a aquellos micrositios donde no actúan los depredadores, donde germinan mejor las semillas, donde sobreviven mejor las plántulas frente a la sequía, etc. (e.g., Wenny, 2000; García, 2001). En segundo lugar, el acoplamiento entre fases refuerza progresivamente los patrones espaciales de la población de la planta, determinando un reclutamiento concordante en el espacio con la distribución de las semillas o, incluso, de los adultos (Schupp y Fuentes, 1995; Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2005). Dicho de otro modo, es esperable encontrar más plántulas y juveniles reclutados en los puntos que reciben más semillas, si dichos puntos son también aquellos que permiten una mayor supervivencia postdispersiva y un mayor establecimiento (e.g., Houle, 1992; Jordano y Herrera, 1995; García *et al.*, 2005).

El resultado demográfico del acoplamiento/desacoplamiento espacial entre la abundancia de propágulos y las probabilidades de transición generadas por distintas interacciones planta-animal puede ser interpretado también a la luz de los efectos de escala. En este sentido, la concordancia espacial entre semillas y reclutas, o incluso entre plantas adultas y sus descendientes, dependerá en gran medida de las diferencias en la escala de operatividad de los distintos filtros demográficos (García *et al.*, 2005, ver García y Ehrlén, este volumen, Figura 7.2). Así, partiendo de un patrón dado de distri-

bución espacial de abundancia de propágulos de la planta en una fase demográfica (e.g., semillas dispersadas), podemos esperar distintos resultados demográficos de una misma interacción planta-animal, entendida como probabilidad de transición (e.g., probabilidad de supervivencia frente a depredadores postdispersivos), que opere a distintas escalas espaciales (Figura 7.2). Cuando la interacción opera a una escala espacial mayor, el filtro demográfico se distribuye, comparativamente a la distribución de propágulos, de forma casi homogénea y genera una distribución de propágulos en la siguiente fase (e.g., semillas supervivientes en condiciones de germinar) en gran medida concordante con la inicial, pero con cierta variación espacial a la escala amplia. Cuando la interacción opera a la misma escala y genera una probabilidad de transición acoplada a la distribución de propágulos, obtenemos una distribución final concordante, que varía a la misma escala y que potencia un mayor reclutamiento neto. Pero si la probabilidad de transición está desacoplada y opera a la misma escala, el resultado será un reclutamiento escaso, con una distribución final discordante y que, paradójicamente, varía primordialmente a una escala espacial menor. Finalmente, el producto de una probabilidad que opere a escala fina será una distribución relativamente discordante y pluriescalar, con la variación espacial repartida entre la escala original y la pequeña escala impuesta por el filtro demográfico. Como vemos, las transiciones demográficas imponen modificaciones en el reparto de variación espacial de la plantilla de propágulos a distintas escalas espaciales.

Dentro de esta visión del conjunto de interacciones planta-animal que generan un filtro demográfico, los mutualismos de polinización y dispersión merecen atención especial puesto que su efecto espacial es doble. En primer lugar, estas interacciones determinan, como ya hemos expuesto, una probabilidad de transición que puede ser heterogénea en el espacio. En este caso, el resultado de la interacción, la fertilización de un óvulo o la dispersión de una semilla, equivale en términos generales a una transición

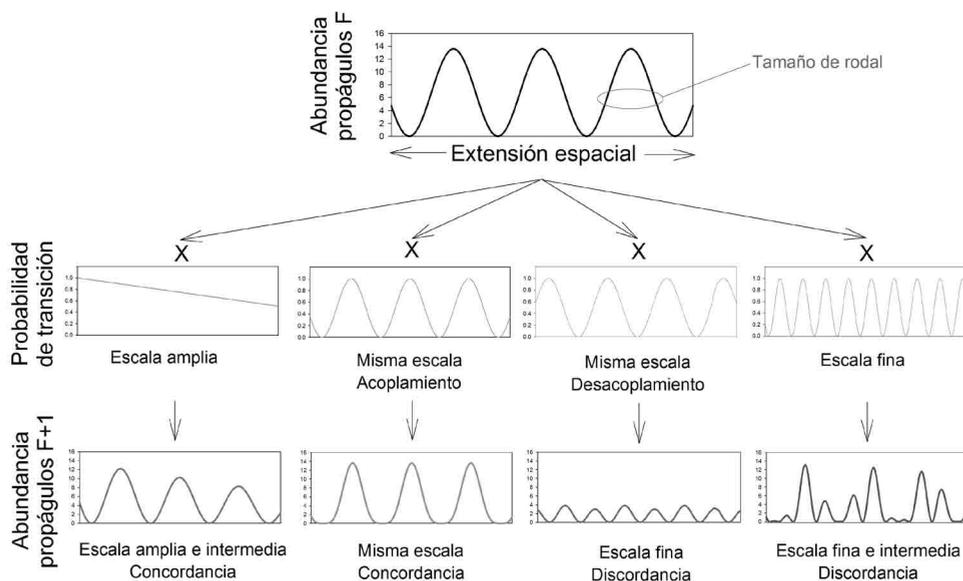


Figura 7.2. Efecto demográfico de una interacción planta-animal, representada como una probabilidad de transición (supervivencia), en función de su estructura y escala espacial, a lo largo de una extensión espacial unidimensional. El producto de la abundancia de propágulos en una fase dada (F; e.g., semillas dispersadas) por distintas distribuciones de una probabilidad de transición dada (e.g., supervivencia frente a depredadores postdispersivos) genera distintas estructuras en la abundancia de propágulos en la fase siguiente (F+1; semillas sobrevivientes en condiciones de germinar). Las distribuciones de la probabilidad de transición se diferencian entre sí en función de su escala relativa y en el grado de similitud espacial, en términos de acoplamiento/desacoplamiento, con la abundancia de propágulos en F. De forma similar, las distribuciones espaciales de la abundancia de propágulos en F+1 se diferencian entre sí en función de su escala y en el grado de concordancia/discordancia con la distribución en F.

tipo “supervivencia”, y no “mortalidad”, como ocurriría en una interacción antagónica (depredación de una semilla, consumo de una plántula, etc.). En segundo lugar, tanto polinización como dispersión de semillas implican además eventos de movilidad rápida de la planta (genes en la polinización, individuos completos en dispersión), que contribuyen de forma desproporcionada a cambiar la estructura espacial de la población vegetal. Imaginemos, en dos ejemplos extremos, una especie de planta cuyas semillas son dispersadas en su mayor parte fuera de la extensión espacial cubierta por la población de adultos establecidos, en eventos de dispersión a larga distancia (e.g., por grandes ungulados como los tapires, Fragoso 1997, 2003), y otra especie cuyas semillas son dispersadas a cortas distancias, dentro de la extensión de la población, pero concentradas en un pequeño rodal (e.g., en la base del dormidero comunitario de murciélagos frugívoros, Schupp *et al.*, 2002, o en una despensa de agutí, Silvius y Fragoso, 2003). En este caso, la interacción con los frugívoros dispersantes impondría claramente un cambio de escala en la estructura espacial de la población (al menos en la fase de semilla), ampliando la escala en la primera especie y reduciéndola en la segunda.

¿Existe una aproximación para abarcar de forma sintética el comportamiento espacial de las interacciones planta-animal, teniendo en cuenta las particularidades anteriores? Tal y como se plantea en términos generales para las interacciones tróficas entre organismos (Van de Koppel *et al.*, 2005), pensamos que es necesario un enfoque basado en las relaciones espaciales entre recursos y consumidores que represente, en primer lugar, la estructura espacial de recurso e interactuante, y, más importante, que exprese el “rastreo del recurso” o grado de ajuste entre la abundancia de recursos proporcionados por las plantas (flores, semillas, hojas, ..., incluso individuos adultos enteros) y la magnitud de interacción con los animales (medida como abundancia de interactuantes, tasas de consumo, resultados en términos reproductivos, etc.) a distintas escalas espaciales. Es esperable que cuanto mayor sea el grado de ajuste espacio-temporal entre las abundancias de organismos consumidores y organismos recurso, más nítidos serán los efectos ecológicos y evolutivos recíprocos (Fleming, 1992; Rey, 1995; Herrera, 1998; Levey y Benckman, 1999; Fauchald *et al.*, 2000; Van de Koppel *et al.*, 2005). Desde la perspectiva del rastreo de los recursos es importante resaltar, finalmente, un aspecto idiosincrásico adicional. El comportamiento espacial de las interacciones planta-animal deriva en gran medida de la respuesta de un interactuante móvil a un recurso sésil y que suele mostrar una distribución espacial agregada, jerárquica y anidada (Kotliar y Wiens, 1990; Inouye, 1999; García y Ortiz-Pulido, 2004). Dicho de otro modo, el animal se encuentra frecuentemente con recursos agregados, que se organizan dentro de agregados mayores (Figura 7.3). Por ejemplo, un frugívoro se encuentra con frutos agregados dentro de infrutescencias, que se agrupan dentro de plantas individuales, que se agrupan en rodales locales (e.g., sectores del hábitat con determinadas condiciones topográficas), que aparecen distribuidos a lo largo del paisaje (e.g., cuencas fluviales en un mismo valle). Estos niveles de heterogeneidad estructural representan, de forma implícita, distintas escalas espaciales a lo largo de un gradiente de extensión donde es presumible que la interacción opere preferentemente.

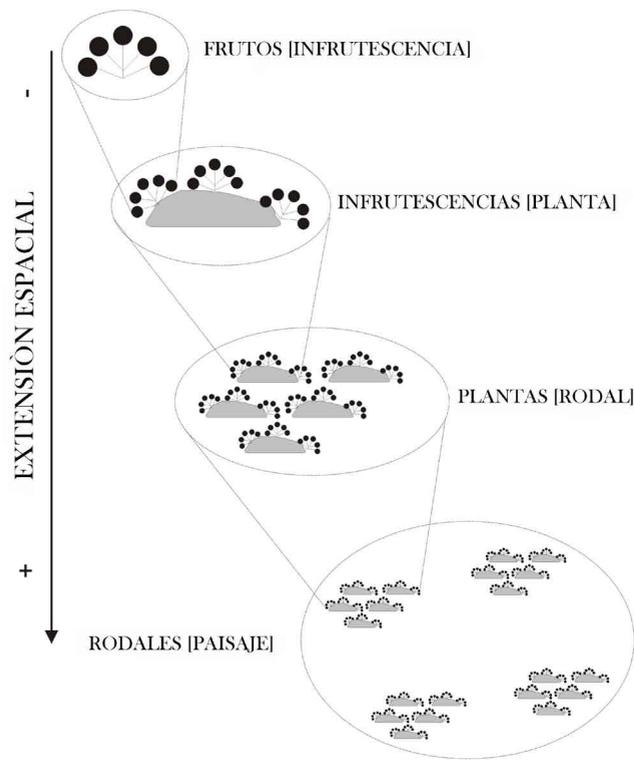


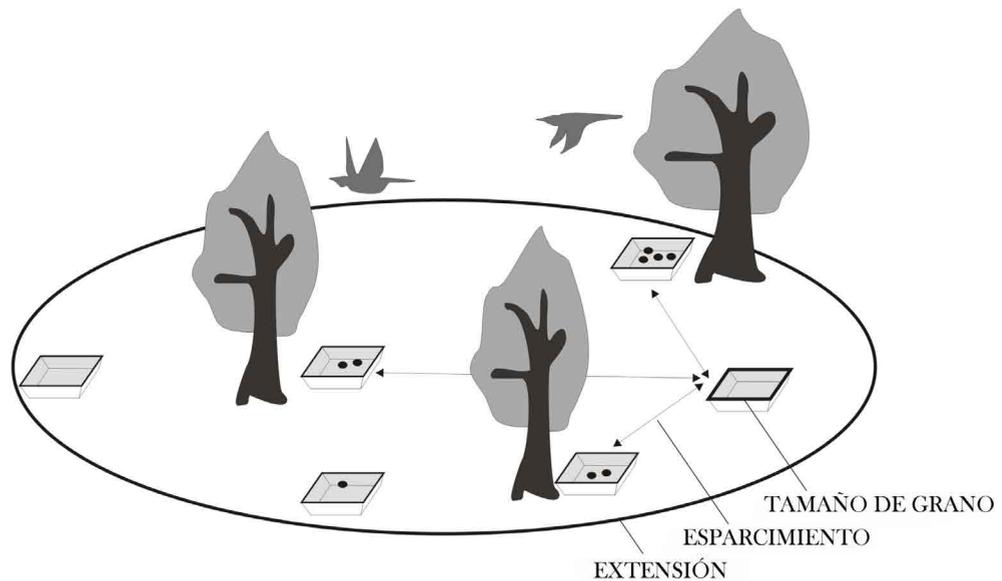
Figura 7.3. Estructura espacial jerárquica anidada del recurso vegetal. Un frugívoro consumidor de frutos ha de hacer frente a distintos niveles de agregación en el recurso frutos a lo largo de distintos niveles de heterogeneidad estructural (frutos, infrutescencias, plantas individuales, rodales, paisaje) que se ordenan sobre un gradiente de extensión espacial.

7.3. Una visión metodológica de la escala-dependencia de las interacciones planta-animal

En esta sección vamos a profundizar en el modo de evaluar la capacidad de rastreo del recurso planta por parte de los animales interactuantes a distintas escalas espaciales. Antes de comenzar a describir distintos procedimientos, repasaremos algunos conceptos básicos relacionados con la escala espacial desde un punto de vista metodológico. Para evaluar la importancia de la escala espacial en el análisis de las interacciones necesitamos descomponer el concepto de escala en tres dimensiones (Dungan *et al.*, 2002), ecológica, de muestreo y analítica. La escala ecológica representa, como antes expusimos, la dimensión real de los fenómenos ecológicos. Los ecólogos inferimos esta escala a través del muestreo y el posterior análisis. La escala de muestreo hace referencia a la extensión del área de observación y a las características espaciales de las unidades de muestreo. Por ejemplo, el área cubierta por una trampa para recolectar semillas dispersadas por aves frugívoras, o la disposición de esas trampas en una retícula mayor (Figura 7.4). La escala analítica refleja las características espaciales de las unidades de muestreo en términos de análisis, por ejemplo, cómo se distribuye la varianza de la abundancia de semillas dispersadas a lo largo de esas unidades de muestreo. Tanto la escala de muestreo como la analítica pueden definirse en términos de grano, la unidad mínima de resolución espacial que utilizamos en un estudio (Figura 7.4), extensión, la dimensión espacial máxima cubierta por el muestreo, y espaciamiento, la dimensión de la separación espacial entre una muestra y otra. Como expondremos posteriormente,

el tamaño de grano puede hacer referencia a una dimensión espacial explícita, pero también a un nivel de heterogeneidad estructural con una dimensión implícita, como puede ser una planta individual dentro de un rodal local (extensión, Figura 7.3). Nuestra capacidad de inferencia dependerá en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la escala real del fenómeno ecológico. Dedicaremos el resto de este bloque a exponer, a través de diversos casos de estudio, distintas aproximaciones para evaluar el rastreo de recursos por los animales mediante enfoques pluriescales, utilizando siempre como sistema focal la interacción entre plantas productoras de fruto carnoso y aves frugívoras dispersantes.

Figura 7.4. Parámetros que definen la escala espacial en un estudio de distribución de semillas en la dispersión. El tamaño de grano representa la dimensión espacial de la unidad de muestreo (trampa de semillas), mientras que la extensión es la suma espacial de todas las unidades de muestreo, o bien una superficie cubierta a grandes rasgos por la disposición de todas las unidades. El espaciamiento representa la distancia, regular o irregular, de separación entre puntos de muestreo.



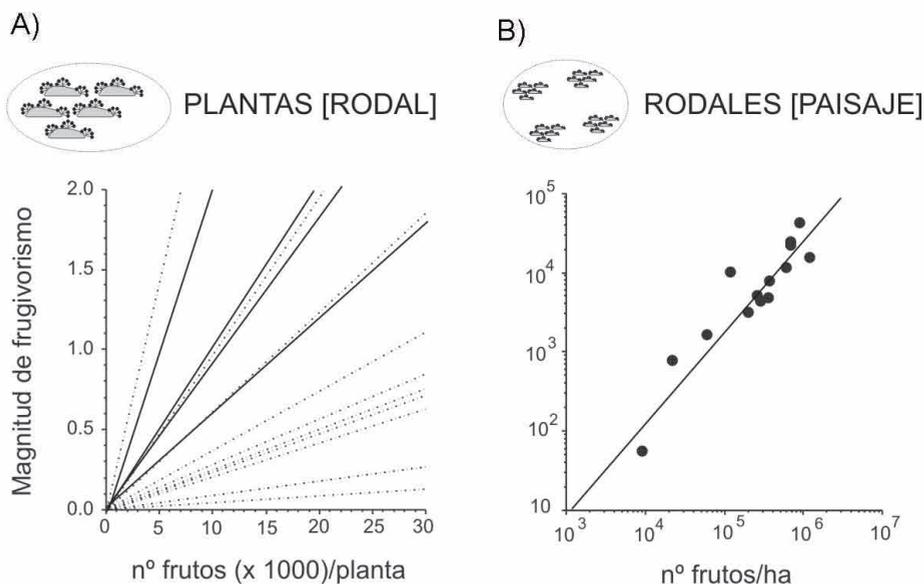
7.4. Trabajando con niveles de heterogeneidad estructural: Enebros y mirlos capiblanco en las montañas mediterráneas

El enebro común *Juniperus communis* es una gimnosperma dominante en formaciones maduras de matorral de la alta montaña en las Sierras Béticas (SE España). Cada otoño produce grandes cosechas de conos carnosos consumidos por zorzales migradores, principalmente el mirlo capiblanco *Turdus torquatus*, que dispersan las semillas en sus excrementos (Jordano, 1993). Para evaluar si la magnitud de la interacción con los frugívoros dispersores respondía positivamente a la abundancia de frutos a distintas escalas espaciales, medimos ambas variables en una treintena de plantas de un total de 14 rodales de enebreal distribuidos sobre distintas laderas de varias Sierras (ver detalles metodológicos en García *et al.*, 2001; García y Ortiz-Pulido, 2004). Nuestras escalas de muestreo fueron por lo tanto los niveles estructurales de plantas dentro de rodal y de rodales dentro de paisaje (para diseños similares con otras interacciones ver e.g., WallisDeVries *et al.*, 1999; Inouye, 1999, 2005; Rabasa *et al.*, 2005). Para transformar las unidades de muestreo de la planta individual al rodal local, se consideró el promedio de todas las plantas de cada rodal para ambas variables, además de la cobertura relativa de

plantas fructificantes en cada rodal de estudio. De esta manera, se consideró el efecto de las diferencias locales en abundancia de plantas a la hora de evaluar la variación regional en cantidad de recurso (García y Ortiz-Pulido 2004). Los resultados mostraron que el rastreo de recursos a escala fina era raro, y tan sólo en algunos rodales las plantas con más frutos soportaban una mayor intensidad de interacción (Figura 7.5A). Sin embargo, las aves parecieron capaces de rastrear, de forma muy ajustada, la abundancia de frutos a escala de paisaje, de forma que en aquellos rodales con mayor densidad de frutos, la mayoría de las plantas eran muy visitadas por los frugívoros (Figura 7.5B). Este caso nos muestra que el patrón de ajuste planta-frugívoro se diluye al descender a lo largo de la jerarquía de escalas espaciales. ¿A qué se debe la pérdida de efecto de la abundancia de frutos a escala fina? Probablemente se debe a que, dentro de cada rodal, la magnitud de interacción estuvo más determinada por las características del entorno inmediato de las plantas individuales que por su tamaño de cosecha. En concreto, en varios rodales encontramos un efecto positivo de la abundancia de posaderos de vigilancia (como rocas prominentes) y de la abundancia de frutos de otras especies leñosas (como el agracejo *Berberis vulgaris*) en un radio de 25 m alrededor de la planta focal (García *et al.*, 2001; ver también Fuentes *et al.*, 2001, para efectos del entorno en la composición del gremio de frugívoros). Estos resultados animan a considerar el peso de la estructura del hábitat y vecindad ecológica (presencia de otros organismos interactores en el entorno inmediato de los organismos focales, Carlo *et al.*, 2007) en el comportamiento de los frugívoros como un factor generador de desajustes entre plantas recurso y animales interactuantes a lo largo de los gradientes de escala espacial.

El anterior diseño pluriescalar, como otros trabajos con objetivos parecidos pero que consideran el espacio de forma explícita (e.g., Saracco *et al.*, 2004; Leiss y Klinkhamer, 2005), está sometido a una limitación analítica derivada de las diferencias de tamaño de muestreo entre escalas. Conforme se asciende en el gradiente de escalas suele reducirse considerablemente el tamaño de muestreo, por razones logísticas (es más complicado

Figura 7.5. Relación entre la abundancia de frutos de *Juniperus communis* y la magnitud de interacción con las aves frugívoras dispersoras (*Turdus torquatus*) en las Sierras Béticas (S España), considerando distintas escalas espaciales (modificado de García y Ortiz-Pulido 2004). (A) Frugivoría en distintas plantas respecto al tamaño de cosecha de cada planta, para distintos rodales (cada línea representa el ajuste de regresión de cada rodal, indicándose en tramo continuo cuando el ajuste es $P < 0.05$). (B) Frugivoría respecto a la abundancia local de frutos (regresión lineal, $P < 0.001$). Cada punto representa un rodal. La magnitud de la frugivoría se estimó a partir del recuento de excrementos de aves dispersantes bajo el dosel y en el entorno inmediato de las plantas focales.



muestrear rodales completos que plantas dentro de rodal) o de procedimiento (la extensión de muestreo es finita, y cuanto más aproximamos la dimensión del grano de muestreo a la extensión total de estudio menos muestras diferentes tendremos disponibles para estimar la variación, Fortin y Dale, 2005; Wu y Li, 2006). En términos analíticos, la reducción del tamaño de muestreo con la escala aumenta la probabilidad de cometer error de tipo II, al dejar de detectarse estadísticamente efectos que son realmente significativos. Por tanto, este tipo de diseños y análisis puede hacer que el ajuste entre plantas e interactuantes sea “menos verificable” conforme ampliamos la escala espacial.

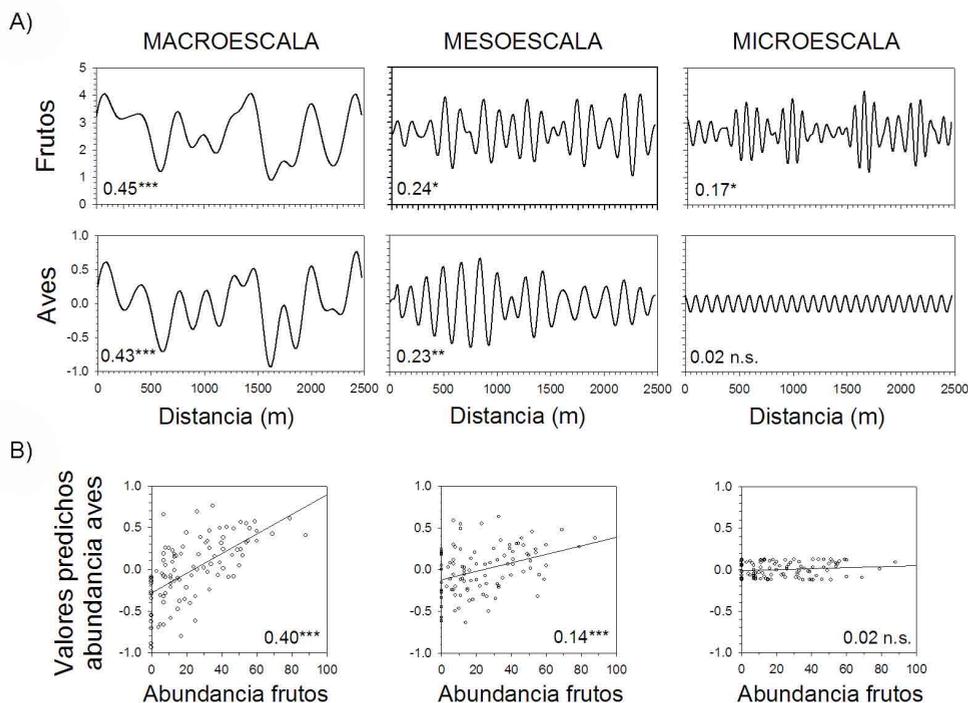
7.5. Trabajando con el espacio de forma explícita: árboles ornitócoros y aves frugívoras en bosques cantábricos

Para comprobar la covariación entre la abundancia de frutos carnosos y la magnitud de interacción con las aves a distintas escalas espaciales, hemos recurrido al denominado Análisis de Coordenadas Principales de Matrices de Vecinos (ACPMV, Borcard y Legendre, 2002; Borcard *et al.*, 2004; García, 2008). Este método permite desglosar la variación espacial de una variable respuesta (en nuestro caso la magnitud de interacción) a distintas escalas espaciales, y relacionarla posteriormente con una variable predictora (la abundancia de frutos), manteniendo en todo momento la misma potencia estadística. El procedimiento comienza por establecer, para un marco espacial de muestreo dado (e.g., un transecto lineal o una retícula de puntos equidistantes), una serie de vectores de coordenadas principales, a modo de vectores propios (eigenvectors) extraídos, mediante un método de ordenación, de una matriz de distancias euclidianas truncadas entre los puntos de muestreo (Borcard y Legendre, 2002). Estos vectores representan todas las posibles estructuras espaciales periódicas que podemos establecer a partir de nuestro conjunto espacialmente explícito de puntos de muestreo. Cuando, mediante un análisis de regresión múltiple, contrastamos los vectores frente a un parámetro respuesta medido sobre el marco de muestreo, éstos actúan como “plantillas” espaciales capaces de recoger, a distintas escalas, la variabilidad de dicho parámetro respuesta, y generar una serie de valores predichos que representarían la variación del parámetro respuesta exclusivamente a una escala espacial concreta.

Hemos aplicado este método de análisis a los datos de abundancia de frutos y aves frugívoras obtenidos sobre un transecto de 2.500 m que recorría una sucesión de bosques secundarios y pastizales de un área montana de la cordillera Cantábrica (Sierra de Peña Mayor, N España). Estos bosques montanos están dominados por árboles productores de frutos carnosos (principalmente acebo *Ilex aquifolium*, espino albar *Crataegus monogyna* y tejo *Taxus baccata*), que en otoño e invierno son consumidos por hasta seis especies de zorzales residentes y migradores (*Turdus* sp.). El ACPMV sobre el transecto, dividido en 100 unidades equidistantes de 25 m, proporcionó 67 vectores de coordenadas principales que fueron clasificados equitativamente para generar tres submodelos espaciales a macro-, meso- y microescala. Estos submodelos explicaron casi el 90% de la varianza espacial predecible en la abundancia de frutos y cerca del 70% en la abundancia de aves frugívoras, y mostraron que la estructura espacial de estos parámetros se hace menos predecible conforme vamos reduciendo la escala de observación (Figura 7.6A). La representación de los valores predichos por los distintos submodelos

espaciales en las distintas unidades de muestreo a lo largo del transecto nos describe el tamaño de los agregados espaciales y su estructura anidada, en ambas variables. Por ejemplo, en la representación a macroescala, se distinguen tres grandes rodales de unos 400-500 m de radio, dentro de cada uno de los cuales aparecen varios rodales de unos 100 m de radio (Figura 7.6A). Para evaluar el rastreo de recursos a distintas escalas espaciales relacionamos, mediante modelos de regresión simple, los valores predichos de la abundancia de aves a las distintas escalas espaciales, con los valores brutos de la abundancia de frutos. Estos análisis muestran un ajuste positivo entre ambas variables, el que va perdiendo fuerza conforme vamos descendiendo en la jerarquía de escalas (Figura 7.6B). Como ocurría en el caso anterior, las aves frugívoras realizan un evidente rastreo a escala de paisaje, aumentando su actividad en aquellos grandes rodales forestales con más frutos, pero cuando consideramos una escala fina, más aproximada a la extensión y el entorno inmediato de la planta individual, su abundancia se hace cada vez más impredecible por parte de la cosecha de frutos. No obstante, podemos considerar que el patrón mantiene su estructura al menos en las dos escalas espaciales más amplias, macro- y mesoescala. Esta constancia pluriescalar parece explicada por un esquema de movimiento jerárquico por parte de los zorzales, capaces de realizar, en primera instancia, desplazamientos largos en grandes bandos, y a cierta altura por encima del dosel forestal, para seleccionar los rodales paisajísticos, y, una vez dentro de los rodales, desplazamientos individuales o en pequeños grupos, en trayectos cortos y a la altura del dosel forestal, mediante los que accederían a rodales con pequeños grupos de árboles con abundantes frutos.

Figura 7.6. (A) Desglose de varianza espacial de la abundancia de aves frugívoras y la abundancia de frutos carnosos, a distintas escalas, sobre un transecto de 2.500 m dividido en 100 unidades de muestreo, en bosques secundarios montanos de la cordillera Cantábrica en otoño-invierno de 2004-2005. Se representan, a distintas escalas, los valores predichos por submodelos espaciales generados mediante ACPMV (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste de regresión de cada submodelo; n.s. $P > 0.05$, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$). (B) Ajuste de regresión de los valores predichos de abundancia de aves de cada submodelo a diferentes escalas espaciales frente a la abundancia de frutos (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). Cada punto representa una unidad de muestreo en el transecto.



7.6. Rastreo de recursos y estructura del hábitat: arbustos ornitócoros y aves dispersoras en bosques templados patagónicos

Utilizando un método analítico similar al del apartado anterior, evaluamos el ajuste de la abundancia de aves frugívoras a distintas escalas espaciales con la abundancia de frutos carnosos y la estructura del hábitat en un sistema forestal algo más complejo que el anterior. Se trata de un área de bosque templado patagónico (Bosque de Llao-Llao, Río Negro, Argentina), donde el dosel arbóreo está compuesto por coihue *Nothofagus dombeii* y ciprés *Austrocedrus chilensis* y las plantas productoras de fruto carnoso son arbustos (principalmente maqui *Aristotelia chilensis* y laura *Schinus patagonicus*) que forman, junto con otras especie arbustivas y la caña *Chusquea culeou*, un denso sotobosque de 4-8 m de altura. Los frutos son consumidos por dos passeriformes, que ejercen de dispersores de semillas, el migrador ño-ño *Elaenia albiceps* y el residente zorzal magallánico *Turdus falcklandii* (Amico y Aizen 2005). En este caso, cuantificamos la abundancia de frutos y aves frugívoras, así como las coberturas arbórea y arbustiva y la abundancia de ramas caídas, sobre un transecto de 1.500 m dividido en 75 unidades contiguas de 20 m. Un ACPMV generó submodelos espaciales a macro, meso y microescala que recogieron cerca del 60% de la variación espacial de la abundancia de frutos y de la abundancia de aves frugívoras (Figura 7.7A). También esta vez el submodelo a macroescala acaparó siempre más varianza espacial, pero de forma más repartida entre macro y mesoescala que en el muestreo de la Cordillera Cantábrica (ver Figura 7.6). Relacionamos, mediante modelos de regresión múltiple, los valores predichos de abundancia de aves frugívoras a distintas escalas (variables respuesta) con, simultáneamente, la abundancia de frutos, la cobertura arbórea, la cobertura arbustiva y la abundancia de ramas caídas (variables predictoras). La respuesta positiva de la abundancia de aves a la abundancia de frutos sólo emergió a mesoescala, puesto que a macroescala la abundancia de aves dependió más de la cobertura arbórea (las aves fueron más abundantes en sectores de bosque denso) que de la abundancia de frutos (que tiene, no obstante, un papel marginal, Figura 7.7B). En resumen, este análisis espacialmente explícito muestra también un rastreo de recurso escala-dependiente en la interacción planta-frugívoro, y, además, corrobora el papel de la estructura del hábitat como factor de desajuste espacial entre la planta y el animal a escala de paisaje. Como se planteó en la introducción, y suponiendo que la abundancia de aves sea un buen indicador de la magnitud de interacción, un mismo proceso (frugivoría) sería capaz de generar distintos patrones (presencia/ausencia de rastreo de recurso) a distintas escalas espaciales, al estar controlado por distintos mecanismos (respuesta a la abundancia de recurso versus efectos estructurales).

7.7. Distinguiendo los patrones acumulados mediante grano y extensión: espinos y zorzales en la cordillera Cantábrica

A lo largo de los anteriores casos de estudio, hemos podido comprobar cómo el papel de la abundancia de recurso como factor regulador de la magnitud de interacción sólo se hace patente sobre ciertas escalas concretas, desapareciendo en otras por los efectos de la estructura del hábitat, generando lo que puede denominarse una situación de discordancia entre escalas en el patrón de interacción (Figura 7.8A). Pero también hemos visto cómo dicho papel podía mantenerse a lo largo de un sector más o menos amplio

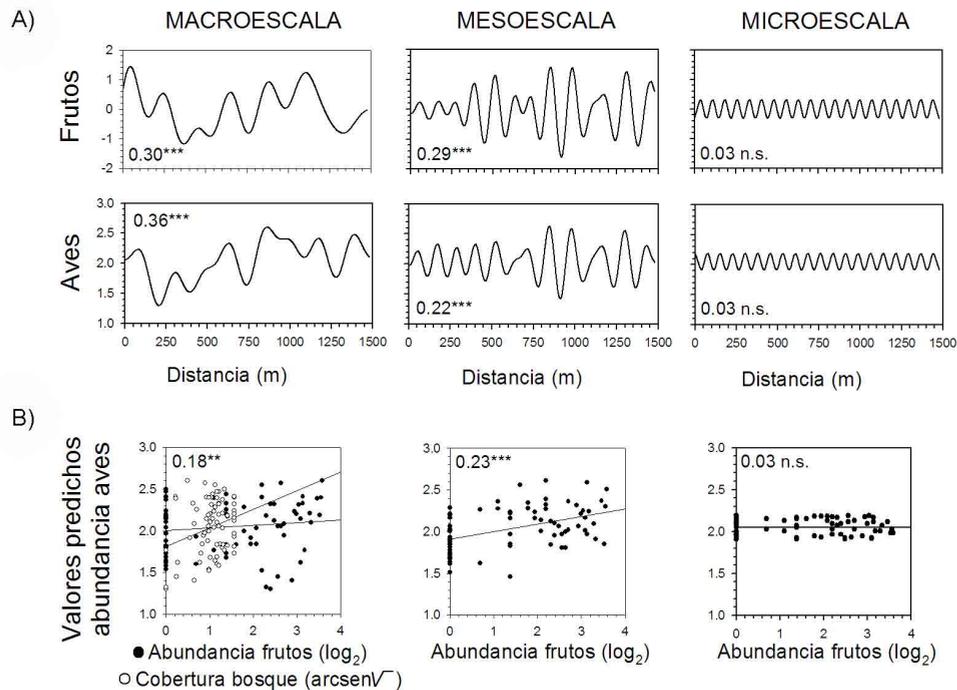
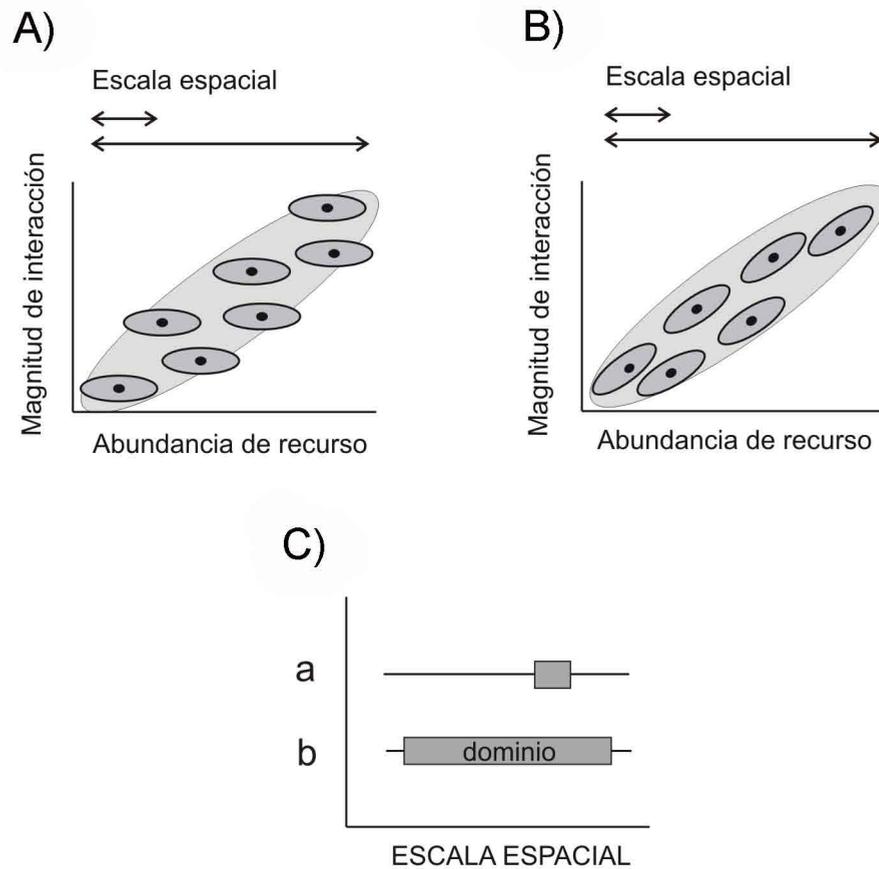


Figura 7.7. (A) Desglose de varianza espacial de la abundancia de aves frugívoras y la abundancia de frutos carnosos, a distintas escalas, sobre un transecto de 1.500 m dividido en 75 unidades de muestreo, en un bosque templado patagónico en verano de 2005. Se representan los valores predichos, a distintas escalas, por submodelos espaciales generados mediante ACPMV (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste de regresión de cada submodelo; n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). (B) Ajuste de regresión múltiple de los valores predichos de abundancia de aves de cada submodelo a diferentes escalas espaciales frente a la abundancia de frutos, la cobertura arbórea, la cobertura arbustiva y la abundancia de ramas caídas (se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación del ajuste global y se representan las variables predictoras; n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$). Cada punto representa una unidad de muestreo en el transecto.

del gradiente potencial de escalas espaciales, en una situación de concordancia (Figura 7.8B). En este caso, podríamos considerar que ese sector del gradiente de escalas es un dominio de escala (sensu Wiens, 1989; ver también Schaefer y Messier, 1995 para herbívoros ramoneadores), o una región dentro del espectro de escalas donde el patrón ecológico permanece constante e independiente de los cambios de escala que se realicen (Figura 7.8C). A la hora de explicar los mecanismos que subyacen al dominio de escala, en el caso de los frugívoros que ajustaban su actividad a la abundancia de frutos carnosos, hemos considerado un punto de vista jerárquico, con el rastreo a escala superior condicionado por un tipo de movimiento de aprovisionamiento, frente al rastreo a escala inferior determinado por una respuesta de aprovisionamiento diferente. Es decir, hemos inferido que el patrón de rastreo estaba generado por unos mecanismos que, aunque respondían a un denominador común (la respuesta a la abundancia de recurso), tenían, en cierto modo, funcionamientos idiosincrásicos propios de cada escala espacial. Sin embargo, también podríamos plantearnos que si un animal interactuante es capaz de responder positivamente a la abundancia de recursos a escala fina, por ejemplo, la de la planta individual, sería esperable encontrar mayor concentración de interactuantes, y mayor magnitud de interacción promedio, en aquellos sectores del paisaje donde hay una mayor abundancia o cobertura de plantas. En este caso, encontraríamos un ajuste recurso-interactuante a escala superior que está explicado principalmente por un mecanismo que opera a escala inferior, y podríamos considerar que la concordancia entre escalas se deriva de una acumulación progresiva de patrones a lo largo del gradiente espacial (Wu y Loucks, 1995; Fauchald *et al.*, 2000; García y Ortiz-Pulido, 2004; Herrera y García, 2008).

Figura 7.8. Representación teórica de la respuesta lineal de la magnitud de una interacción planta-animal a la abundancia de recurso ofrecido por las plantas, a dos escalas espaciales (modificado de García y Ortiz-Pulido 2004, Herrera y García 2008). Las elipses representan las nubes de puntos sobre los que se establece un ajuste lineal, correspondiendo las oscuras a la escala fina y las claras a la escala amplia (determinadas por la posición de los puntos negros, que representan los valores promedio de cada uno de los niveles de la escala fina). En (A) se representa un fenómeno de discordancia entre escalas, con la aparición de un patrón de respuesta positiva a escala amplia a pesar de no existir dicho patrón a escala fina. En (B) se representa una situación de concordancia entre escalas, con un patrón de respuesta positiva que se traslada de una escala a otra y que puede venir motivado en gran parte por una acumulación de patrones desde la escala inferior a la superior. En (C) se representa el dominio de escalas (modificado de Wiens 1989) cubierto por el patrón de respuesta positiva de la interacción a la abundancia de recurso, en los casos (A) y (B).



Para tratar de identificar la aparición de estos patrones acumulativos en las tendencias pluriescales de las interacciones planta-animal, desarrollaremos una aproximación basada en un sencillo juego de cambio de grano y extensión en el proceso de escalamiento (Herrera y García 2008). Esta vez el sistema focal será la interacción entre el espino albar (*Crataegus monogyna*), una especie ornitócora del bosque secundario cantábrico, y sus frugívoros dispersores de semillas (6 especies de aves del género *Turdus*). El marco de muestreo comprendió 58 árboles distribuidos a lo largo de una superficie de unas 30 ha en la Sierra de Peña Mayor (Asturias, España). En cada árbol se estimó la magnitud de interacción con los zorzales dispersantes a lo largo del período de dispersión de semillas, así como su tamaño de cosecha y la disponibilidad de frutos maduros en todos los árboles de frutos carnoso en un área circular de radio 10 m alrededor de cada árbol focal (Figura 7.9). El estudio se desarrolló durante el otoño-invierno de 2005, un año donde *C. monogyna* fue prácticamente la única especie que produjo cosechas importantes de frutos carnosos en los bosques estudiados. Para realizar un análisis pluriescalar seleccionamos 12 de estos árboles y calculamos para ellos la disponibilidad de frutos en un área circular de 50 m de radio a su alrededor, a partir de los muestreos sobre el total de árboles (Figura 7.9). Esto nos permitió establecer 12 sectores de paisaje espacialmente independientes (no sobrepuestos) que extendían la escala de observación a partir de los árboles focales.

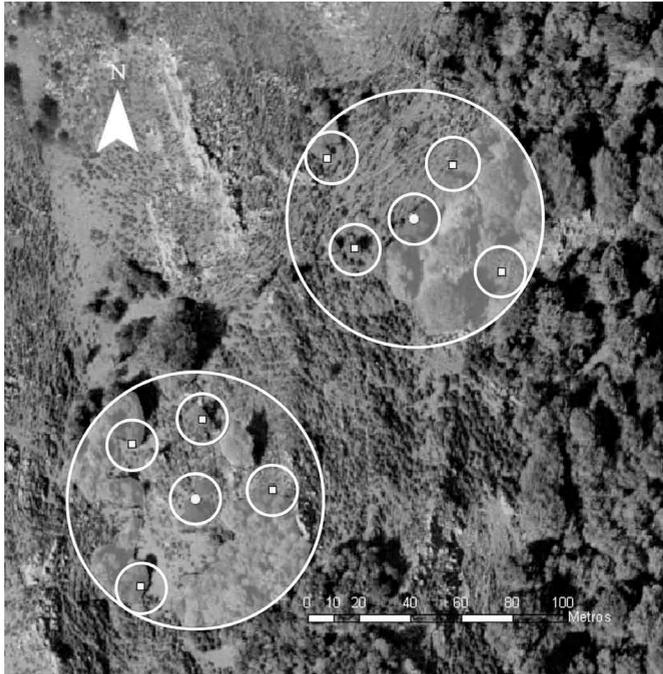


Figura 7.9. Diseño de muestreo utilizado para evaluar la relación entre la magnitud de frugivoría en *Crataegus monogyna* y la abundancia de frutos carnosos a distintas escalas espaciales, en un bosque secundario montano de la cordillera Cantábrica. Se representan árboles focales (círculos y cuadrados blancos) en los que se evaluó la frugivoría y la disponibilidad de frutos carnosos en el propio árbol focal (tamaño de cosecha) y en un área circular de radio 10 m a su alrededor. Posteriormente, alrededor de algunos de estos árboles focales se delimitaron sectores circulares de paisaje de radio 50 m, en los que se calculó la magnitud de interacción y la abundancia de frutos a partir de los valores promedio de los árboles focales contenidos y de la cobertura forestal.

Verificamos, en primer lugar, el ajuste entre la magnitud de la interacción y la abundancia del recurso a escala fina, considerando la interacción del árbol focal y la disponibilidad de frutos en el radio de 10 m. Para comprobar el ajuste a escala superior, utilizamos como valores de magnitud de interacción y de disponibilidad de frutos, los valores promedio obtenidos a partir de todos los árboles (incluido el focal) que se incluían en cada sector paisajístico de radio 50 m. De esta manera, el escalamiento consistió en un aumento del tamaño de grano simultáneo al aumento de extensión. Además, la disponibilidad de frutos a la escala de radio 50 m fue corregida por la cobertura forestal presente en la superficie del sector paisajístico, para incorporar los efectos de las diferencias en abundancia de plantas productoras de frutos en las diferencias paisajísticas en disponibilidad de frutos. Por último, para tratar de identificar un potencial caso de acumulación de patrones entre escalas, relacionamos la magnitud de interacción de los individuos focales con la disponibilidad de frutos en el radio de 50 m, excluyendo de esta medida de disponibilidad paisajística la producción aportada por el propio árbol focal. Una relación positiva en esta última prueba nos indicaría la presencia de un efecto intrínsecamente paisajístico en la magnitud de interacción que soporta una planta individual.

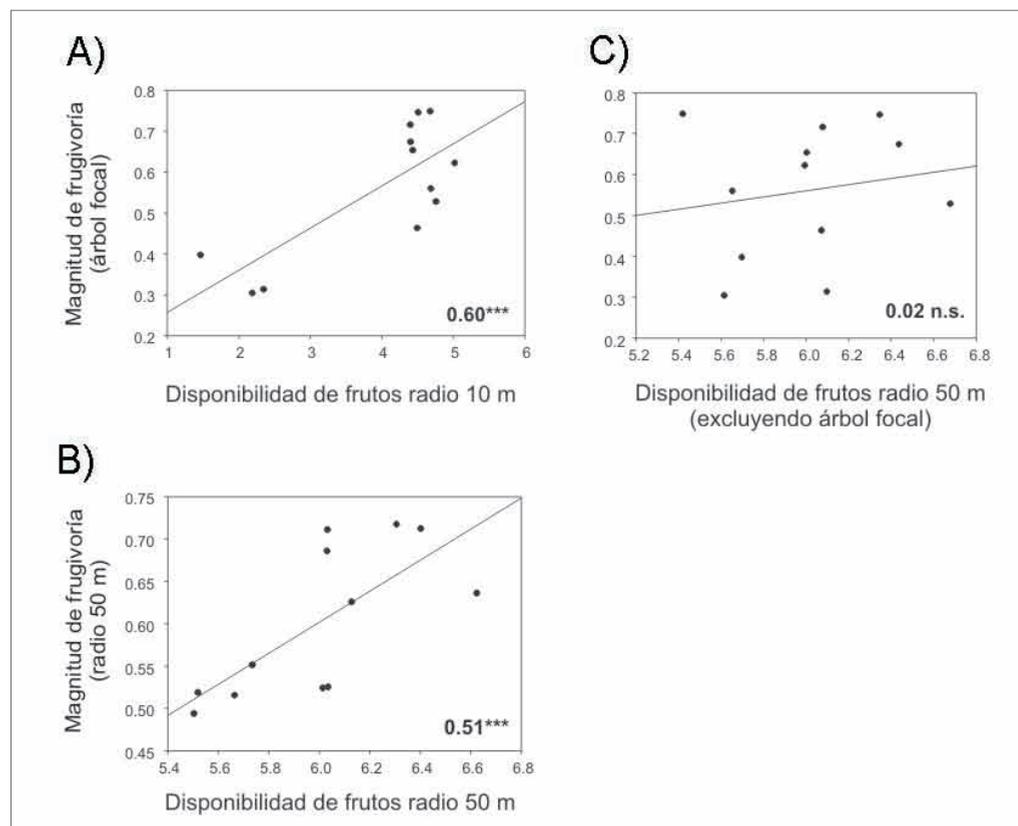
La relación entre la magnitud de interacción de los árboles focales y la abundancia de frutos a escala fina, en el radio de 10 m, fue positiva, indicando que el tamaño de cosecha individual de *C. monogyna* probablemente determinó una mayor tasa de visita por las aves frugívoras dispersantes (Figura 7.10A). Por otra parte, el ajuste entre abundancia de recursos y magnitud de interacción también fue muy marcado cuando se consideraron los sectores paisajísticos de radio 50 m como unidades de muestreo, en un patrón concordante con la escala inferior (Figura 7.10B). Sin embargo esta relación positiva desaparece al relacionar la interacción soportada por los árboles focales con la disponibilidad de frutos en un radio de 50 m, pero esta vez eliminando la cosecha del

árbol focal (Figura 7.10C). En otras palabras, la intensidad de frugivoría de la planta individual dependió de la cantidad de recursos aportada por dicha planta, pero no de la cantidad de recursos aportada por el contexto paisajístico. Basándonos exclusivamente en la relación entre los valores promedio de interacción y los de abundancia de recurso en las extensiones más amplias de muestreo concluiríamos que las aves están ejerciendo un rastreo a escala paisajística, además de un rastreo in situ de las plantas con mayores cosechas de frutos. Sin embargo, nuestro juego de grano y extensión en el escalamiento nos permite concluir que, en este caso, el patrón paisajístico no es sólo consecuencia de un “mecanismo paisajístico”, sino que deriva en gran parte de la acumulación del efecto de rastreo de frutos a una escala inferior. Este efecto está probablemente condicionado por una alta conectividad estructural en este sistema de estudio, en tanto que las aves serían capaces de desplazarse con facilidad, mediante vuelos cortos, entre distintos árboles dentro de ciertos sectores del paisaje, de forma que el rastreo secuencial de los árboles en fruto determinaría finalmente una mayor magnitud de interacción en aquellos sectores del paisaje con mayor densidad o cobertura de la especie ornitócora.

7.8. La importancia de la escala espacial en la respuesta de las interacciones a la degradación del hábitat

Una vez expuestos los fundamentos del funcionamiento espacial multi-escala de las interacciones planta-animal, pretendemos evaluar las repercusiones de dicho funcionamiento en la respuesta de las interacciones a la degradación de los hábitats naturales.

Figura 7.10. Juego de grano y extensión en un diseño pluri-escalar para evidenciar patrones acumulativos a lo largo de los gradientes de escalas. (A) Respuesta lineal de la magnitud de frugivoría (medida mediante el recuento de frutos con marcas de pico de los frugívoros, caídos bajo su dosel) en árboles focales a la abundancia de frutos a escala fina (área circular de radio 10 m alrededor del árbol focal). (B) Respuesta lineal de la frugivoría a la abundancia de frutos a escala amplia (promedios de árboles contenidos en áreas circulares de radio 50 m alrededor de los árboles focales de (A)). (C) Relación entre ella frugivoría en árboles focales y la abundancia de frutos a escala amplia (excluyendo el tamaño de cosecha del árbol focal). Se indica el coeficiente de determinación y el grado de significación de cada ajuste de regresión (n.s. $P > 0.05$, *** $P < 0.001$).

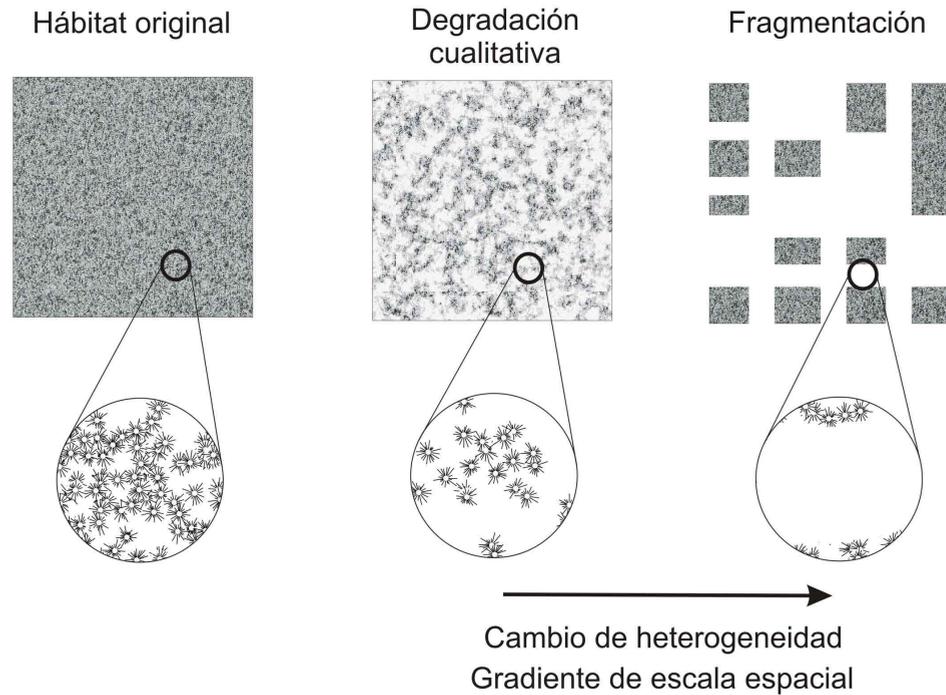


Para ello, definiremos degradación ambiental como el desorden estructural y/o funcional de un sistema ecológico ocasionado por la modificación antropogénica de los atributos de individuos, poblaciones y/o comunidades naturales. Desde un punto de vista espacial, interpretaremos los procesos de degradación como modificaciones en la configuración de las poblaciones y comunidades y en la heterogeneidad de los mosaicos de hábitat (Wiens *et al.*, 1993; Wiens, 2002; Lindenmayer y Fisher, 2006). Clasificaremos, además, los tipos de degradación en función del tamaño de grano del proceso de modificación. Así, consideraremos como degradación cualitativa aquellas modificaciones de la estructura interna de los hábitats, a pequeña escala, y que no se asocian necesariamente a una alteración patente de su representatividad a escala de paisaje (Figura 7.11). En otros hábitats, sin embargo, hablamos de degradación cuantitativa para referirnos al conjunto de procesos conocidos como fragmentación, y que implican modificaciones de la cantidad neta del hábitat principal y de la configuración espacial de los hábitats remanentes (Haila, 2002; Fahrig, 2003; pero ver Lord y Norton, 1990, Kattan y Murcia, 2003; para el concepto de fragmentación estructural, Figura 7.11). Desde el punto de vista de las interacciones planta-animal, proponemos que la aproximación a los procesos de degradación de hábitats se base en evaluar cómo los cambios escala-dependientes en la estructura espacial de las poblaciones de animales y plantas afectan al resultado de las interacciones. Visto desde la perspectiva del rastreo de recurso, trataremos de determinar cómo los animales, en función de sus escalas perceptuales particulares, son capaces de responder a esos nuevos marcos de heterogeneidad espacial impuestos por la degradación ambiental, tanto en el recurso “planta” como en las características estructurales del contexto inmediato de dicho recurso. Además, la alta agregabilidad espacial a diferentes escalas propia de los sistemas de interacción planta-animal (ver Figura 7.3) supone ya, de algún modo, cierto grado de “fragmentación natural” en tanto que el recurso se encuentra distribuido en rodales separados por un espacio sin recurso, y en tanto que las distancias relativas entre rodales de recurso determinan considerablemente la dinámica de interacción local y regional. Por lo tanto, la estructura espacial “natural” de las interacciones predispone a que cualquier modificación estructural de los hábitats tienda a imponer efectos biológicos clasificables como procesos de fragmentación, al exacerbar los efectos de configuración espacial.

7.9. Fragmentación, escala e interacciones planta-animal

El proceso de fragmentación se define como la disgregación de un hábitat original, de extensión relativamente continua, en un conjunto de rodales o fragmentos, progresivamente empequeñecidos y aislados entre sí por un hábitat degradado denominado matriz (Haila, 2002; Fahrig, 2003). Las interacciones planta-animal, como muchos otros procesos ecológicos, se ven afectadas cuantitativa y cualitativamente por la fragmentación a través de sus tres efectos biológicos principales. En primer lugar, la fragmentación provoca una pérdida neta de hábitat que cercena las poblaciones de plantas y polinizadores, dispersores de semillas y herbívoros (e.g., Aizen y Feinsinger, 1994a; Cordeiro y Howe, 2001; Arnold y Asquith, 2002). En segundo lugar, la fragmentación incrementa el aislamiento espacial entre subpoblaciones de plantas y animales, alterando sus dinámicas de dispersión y colonización (e.g., Aizen y Feinsinger, 1994; Steffan-Dewenter y Tschardt, 1999; Cordeiro y Howe, 2003; Aguilar *et al.*, 2006). Y en tercer lugar, la

Figura 7.11. La degradación de un hábitat natural original (izquierda, e.g., un bosque) puede ser cualitativa (centro, bosque aclarado), cuando altera su estructura interna sin modificar su representatividad ni configuración a escala espacial amplia, o cuantitativa (derecha, bosque talado a matarrasa), cuando modifica mayormente su representatividad y su configuración espacial a escala amplia (fragmentación). Observados a escala fina (detalle sobre área circular interior que identifica la posición de organismos individuales, e.g., árboles) ambos tipos de degradación pueden considerarse como procesos de fragmentación (cambios en la heterogeneidad, agregación y distancias relativas entre los árboles) a lo largo de un gradiente de espacial (el aclareo aumenta las distancias promedio y el aislamiento entre árboles, la tala deja fragmentos con la misma distancia promedio entre individuos pero impone grandes distancias entre fragmentos).



fragmentación incrementa el efecto de borde, provocando un aumento del contacto relativo entre el hábitat original y el matricial, que determina la imposición de condiciones típicas de la matriz desde el borde de los fragmentos hacia su interior y que incide negativamente en los ciclos de vida de los organismos de los fragmentos (Murcia, 1996; Laurance *et al.*, 2002). La alteración de las interacciones debida a los efectos de borde puede ser de tipo indirecto, cuando se reduce el *fitness* de las plantas o los animales de los fragmentos como resultado de la modificación de factores físicos (e.g., mortalidad de plantas por desecación, Laurance *et al.*, 2002) lo cual altera posteriormente el resultado de las interacciones, o bien de tipo directo, cuando el incremento de contacto con la matriz provoca, *per se*, un aumento en la intensidad de las interacciones antagónicas entre animales propios de la matriz (depredadores de semillas, herbívoros, etc.) y plantas de los fragmentos (e.g., Jules y Rathcke, 1999; Kollmann y Buschor, 2002; Donoso *et al.*, 2003; Lienert y Fischer, 2003).

Como sugerimos anteriormente, todo proceso de fragmentación de hábitats puede entenderse como un cambio de configuración espacial que se produce a una escala determinada. Los efectos biológicos de la fragmentación van a depender, por tanto, del nuevo grano de heterogeneidad espacial impuesto por el proceso de degradación, de la escala perceptual de los organismos y de su capacidad para hacer frente a ese nuevo escenario (Keitt *et al.*, 1997; D'Eon *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; García y Chacoff, 2007). Podemos predecir que los efectos de la fragmentación tendrán diferente magnitud en función del tamaño de grano de fragmentación (tamaño de grano promedio de los rodales degradados y/o de los fragmentos remanentes) y de las escalas de percepción y respuesta de los distintos organismos de los fragmentos (Figura 7.12). Es esperable que los efectos negativos sean más patentes cuando la escala de fragmenta-

ción sea superior a la escala perceptual y de respuesta de los organismos, de forma que la pérdida del hábitat suponga una disminución importante del número de individuos de una población y que, además, imponga distancias entre los fragmentos del hábitat que sean difícilmente abarcables por los organismos remanentes (Keitt *et al.*, 1997; D'Eon *et al.*, 2002). Sin embargo, no todos los efectos biológicos de la fragmentación variarán del mismo modo a lo largo de un gradiente de tamaño de grano. Al aumentar el grano sería esperable que incrementasen los efectos de la pérdida neta de hábitat y, especialmente, los efectos de cambio de configuración espacial (Figura 7.12). Por el contrario, los efectos de borde serían más probables en esquemas de fragmentación de grano fino e intermedio, que promoverían una mayor cantidad de borde para una misma superficie de hábitat original (Figura 7.12). No obstante, los efectos de tamaño de grano son complejos de predecir, dada la interacción entre la cantidad de área y los efectos de borde a lo largo de los gradientes de pérdida de hábitat (Fahrig, 2003; Ewers *et al.*, 2007).

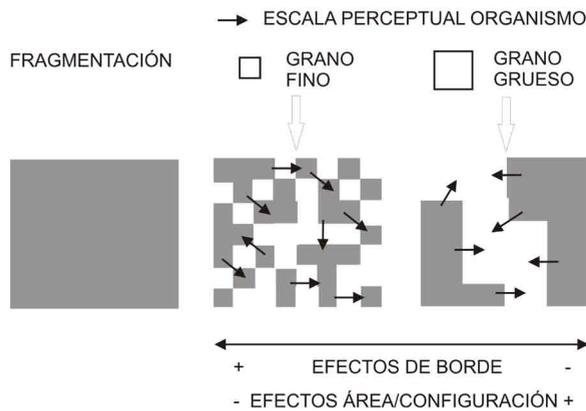


Figura 7.12. Escenarios de fragmentación de grano fino (centro) y grueso (derecha.) a partir de un mismo hábitat original continuo (izquierda). Los efectos negativos de la fragmentación dependerán del ajuste entre el tamaño de grano de fragmentación y la escala perceptual y de respuesta de los organismos. Para un organismo con la escala perceptual representada, el escenario de grano fino no colapsaría su desplazamiento y su aprovisionamiento a lo largo de toda la extensión del hábitat, pero no así el de grano grueso, que impondría aislamiento biológico entre fragmentos. No obstante, el escenario de grano fino promoverá los efectos de borde en mayor medida que el de grano grueso que favorecerá los efectos de pérdida de área y aumento de aislamiento.

¿Qué evidencias tenemos sobre la escala-dependencia de los efectos negativos de la fragmentación sobre las interacciones planta-animal? Tal y como mostramos en otras secciones de este capítulo, se pueden utilizar dos tipos de aproximaciones metodológicas para evaluar la dependencia de la escala. En primer lugar, y bajo una consideración implícita del espacio, se pueden comparar simultáneamente los efectos de la fragmentación sobre niveles estructurales progresivamente más amplios (e.g., Bowers y Dooley, 1993, 1999; Stephens *et al.*, 2004), a escala “de borde” (a lo largo de un gradiente de distancia al borde o comparando el interior del fragmento con el exterior matricial), a escala “de fragmento” (a lo largo de un gradiente de tamaños de fragmento) o a escala “de paisaje” (a lo largo de un gradiente de contextos paisajísticos con distinto grado de cobertura de hábitat). En segundo lugar, podemos detectar la escala a la que se hacen evidentes los efectos de la fragmentación relacionando la respuesta biológica de unidades muestrales concretas (individuos, poblaciones) con las características espaciales de un contexto fragmentado (e.g., disponibilidad de hábitat, tamaño promedio de fragmentos, cantidad de borde, etc.) que se mide sobre extensiones espaciales progresivamente mayores (e.g., en áreas concéntricas de radios crecientes, Ricketts *et al.*, 2001; Holland *et al.*, 2004). El segundo tipo de aproximación ha sido el más utilizado para

evidenciar que las interacciones planta-animal sufren los efectos de la fragmentación a escalas espaciales concretas (e.g., Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Thies *et al.*, 2003; García y Chacoff, 2007). Por ejemplo, Thies y colaboradores (2003) evaluaron la herbivoría floral por escarabajos especialistas en individuos de la crucífera *Brassica napus*, en 15 localidades que representaban distintos contextos paisajísticos. Los autores relacionaron la intensidad de herbivoría con la proporción de hábitat natural en el contexto paisajístico, midiendo dicha proporción en áreas circulares concéntricas progresivamente mayores, desde 0.5 a 6 kilómetros de radio. Encontraron una relación negativa, que indicaba una mayor incidencia de la herbivoría en los paisajes más degradados y fragmentados, y esta relación fue mucho más marcada cuando se asoció con la proporción de hábitat en el radio de 1.5 kilómetros, indicando la escala funcional de la fragmentación sobre la herbivoría.

7.10. Efectos escala-dependientes de la fragmentación sobre distintas interacciones en la cordillera Cantábrica

El estudio de los efectos de la fragmentación sobre las interacciones planta-animal se complica al considerar el carácter secuencial de las interacciones sobre el ciclo de vida de las plantas. Un mismo paisaje fragmentado puede afectar negativamente a interacciones de distinto signo, atenuando un mutualismo (como la polinización) pero también reduciendo simultáneamente la importancia de un antagonismo (como la depredación, e.g., Aizen y Feinsinger, 1994a; Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Chacoff *et al.*, 2004). En este caso, los efectos globales de la fragmentación en términos de eficacia biológica y potencial de regeneración de la planta pueden llegar a ser inocuos, al compensarse los efectos sobre las distintas interacciones sucesivas. Por el contrario, cuando las interacciones afectadas son del mismo signo, podemos esperar que los efectos de la fragmentación sean aditivos (e.g., Valladares *et al.*, 2006). También en este contexto, es importante considerar las cuestiones de escala, pues es esperable que distintos interactores tengan distintas escalas de respuesta a la fragmentación. En este sentido, Steffan-Dewenter y colaboradores (2001) evaluaron, mediante un diseño espacialmente explícito similar al descrito anteriormente, la respuesta a la fragmentación a distintas escalas espaciales de los polinizadores (abejas silvestres, abejas melíferas y abejorros) y los depredadores predispersivos de semillas (larvas de microlepidópteros y de dípteros tefrítidos) de la hierba perenne *Centaurea jacea*. Encontraron ciertas diferencias en la respuesta a la fragmentación de polinizadores y depredadores, en tanto que en los polinizadores se producía sólo a escala fina mientras que en los depredadores abarcaba todo el abanico de escalas considerado en el muestreo. Como resultado aparente de esta coincidencia espacial de efectos negativos sobre interacciones de distinto signo, encontraron que el éxito reproductivo de la planta era independiente del grado de fragmentación del contexto paisajístico. En este caso, esa coincidencia de escalas se vio probablemente favorecida por las similitudes en ciclo de vida, tamaño corporal y movilidad entre los dos tipos de interactores.

En el ejemplo anterior hemos considerado dos tipos de animales interactores con una misma especie de planta, que compartían semejanzas biológicas es escala perceptual y de respuesta a la heterogeneidad. Sin embargo, en la mayoría de los casos, y como hemos expuesto reiteradamente, es esperable que distintos animales interactores

tengan escalas perceptuales muy diferentes. Para comprobar la escala funcional de la fragmentación en interactores de diferente signo biológico y perceptualmente muy dispares, realizamos un estudio centrado en la red que el espino albar *Crataegus monogyna*, mantiene con sus polinizadores (moscas, sírfidos y abejas), sus dispersantes de semillas (zorzales frugívoros) y sus depredadores postdispersivos de semillas (roedores del género *Apodemus* que consumen las semillas dispersadas por los zorzales), en la cordillera Cantábrica (García y Chacoff, 2007). Estos animales difieren fuertemente en tamaño de área de aprovisionamiento y capacidad de movimiento, por lo que predijimos que la escala funcional de la fragmentación sería progresivamente mayor en roedores, insectos y aves. El diseño de muestreo consistió en evaluar la magnitud de las tres interacciones en 60 árboles distribuidos a lo largo de una extensión de 80 ha y relacionar dicha magnitud con el grado de fragmentación (porcentaje de cobertura forestal) en el entorno, considerando tres extensiones concéntricas alrededor de cada árbol focal, con radios de 10 m, entre 20 y 50 m, y entre 50 y 100 m. Encontramos que la fragmentación afectó a todas las interacciones, con un efecto negativo aditivo en términos de eficacia biológica de la planta. Así, la tasa de producción de frutos, una medida de eficacia cuantitativa y cualitativa de la polinización, y la intensidad de visita por aves frugívoras disminuyeron considerablemente al disminuir la cobertura forestal en el entorno de las plantas focales (Figura 7.13). Por el contrario, la tasa de depredación postdispersiva respondió negativamente a la cobertura forestal, indicando que las semillas dispersadas bajo plantas en contextos más fragmentados sufrieron mayor ataque por los roedores (Figura 7.13). La escala funcional de los efectos de la fragmentación difirió, como esperábamos, entre in-

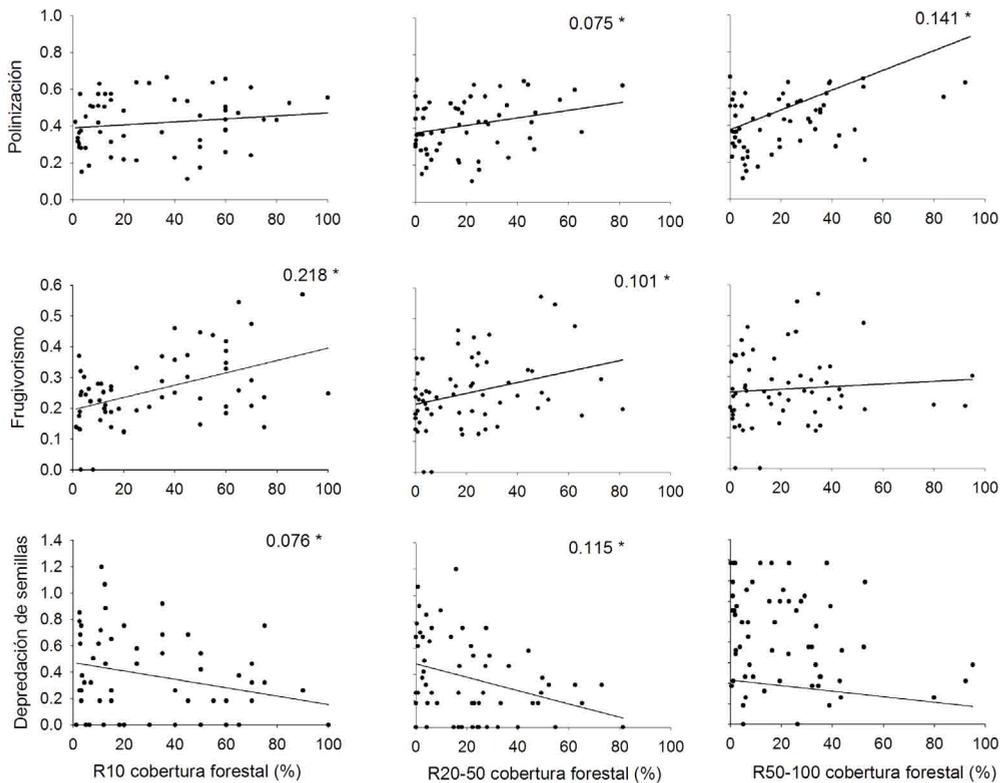


Figura 7.13. Magnitudes de polinización, frugivoría y depredación postdispersiva de semillas en árboles de *Crataegus monogyna*, en función del porcentaje de cobertura forestal en el entorno de dichos árboles, medido en tres áreas circulares concéntricas de radio 10 m. 20-50 m y 50-100 m (modificado de García y Chacoff 2007). La polinización se evaluó mediante la proporción de flores que maduran fruto (tasa de cuajado de frutos), la frugivoría mediante la proporción de frutos con marcas de pico de los frugívoros bajo el dosel respecto al total de frutos caídos, y la depredación mediante la proporción de semillas consumidas por los roedores de soportes experimentales bajo el dosel. Se indica el valor del coeficiente de determinación (R^2) en aquellos ajustes de regresión lineal significativos (* $P < 0.05$).

teracciones. Sin embargo, no se cumplieron todas nuestras expectativas en el ranking de escalas y, sorprendentemente, los efectos de la fragmentación sobre la frugivoría fueron mucho más patentes a escala fina, desapareciendo a escala amplia (Figura 7.13). Gracias a su gran capacidad de rastreo de recurso a escala paisajística (ver apartado Árboles ornitócoros y aves frugívoras en bosques cantábricos) las aves frugívoras parecen no verse afectadas por las discontinuidades de hábitat a escala de paisaje. No obstante, una vez dentro de los rodales forestales, las aves parecen preferir aprovisionarse en aquellos árboles que ofrecen, en su entorno inmediato, frutos adicionales y doseles protectores, viendo su actividad afectada por la fragmentación estructural. Por otra parte, las escalas fina e intermedia fueron las más importantes en el caso de la depredación de semillas, mientras que los efectos de la fragmentación sobre la polinización sólo fueron evidentes a escala amplia. En resumen, este caso ejemplifica que distintas interacciones secuenciales sobre la misma especie de planta sufren los efectos de la fragmentación a distintas escalas espaciales, lo que complica enormemente nuestra capacidad de predicción sobre el efecto global de la degradación del hábitat sobre el potencial de regeneración de la planta.

7.11. Consideraciones finales

La capacidad del hombre para modificar, degradar y destruir los sistemas naturales abarca todas las escalas espaciales donde opera la biodiversidad en nuestro planeta, desde la escala microscópica donde se organizan proteínas y ácidos nucleicos, a la escala macroecológica global donde se regulan los ciclos biogeoquímicos. Por lo tanto, el conocimiento de la escala espacial donde emergen los patrones y funcionan los procesos ecológicos parece un requisito fundamental para desarrollar la biología de la conservación (Noss, 1992; Wiens, 2002). La escala, un “concepto unificador no reduccionista en ecología” (Peterson y Parker, 1998), nos ayuda, en primer lugar, a entender mejor cómo actúan los principales factores de pérdida de biodiversidad y, en segundo lugar, a establecer propuestas de gestión y restauración basadas en el grado de ajuste entre la estructura espacial requerida para el mantenimiento de poblaciones y comunidades naturales viables y la estructura real del paisaje modificado. A lo largo de este capítulo hemos tratado de mostrar la importancia de la escala espacial a la hora de comprender el funcionamiento y el resultado de las interacciones planta-animal. Las interacciones planta-animal tienen una escala funcional, un rango de extensiones espaciales donde sus efectos son más patentes, que difiere entre distintos tipos de interactores. Esta escala funcional parece depender en gran medida de la respuesta de rastreo de los interactores sobre los recursos ofrecidos por las plantas, y del papel de la estructura del hábitat como condicionante escala-dependiente de dicho rastreo de recursos. Como en cualquier otro proceso ecológico (Noss, 1992), la conservación de las interacciones planta-animal ha de reconocer que su funcionamiento depende de distintos factores actuando a distintas escalas espaciales y temporales. Por ejemplo, como vimos anteriormente, la abundancia de aves frugívoras del bosque templado patagónico parece depender, a una escala paisajística, de la disponibilidad de bosque, mientras que dentro del bosque, a una escala más fina, está determinada por la abundancia de frutos en el sotobosque. Por tanto, hemos de ser conscientes de que nuestras decisiones de manejo y conservación deberán abarcar cuestiones muy

diversas, desde cómo se estructuran las plantas individuales dentro de un rodal hasta cómo se configura el hábitat común de plantas e interactores a lo largo de los paisajes regionales (ver también Grand y Mello, 2004; Tellería *et al.*, 2005). En otras palabras, la gestión ha de plantearse mediante una perspectiva pluriescalar y, a menudo, jerárquica, con actuaciones idiosincrásicas de cada escala espacial.

En este capítulo también hemos ejemplificado cómo los efectos de la degradación ambiental pueden depender del modo en que los animales interactores, en función de sus escalas particulares de percepción ambiental, son capaces de responder a esos nuevos escenarios de heterogeneidad, tanto en la cantidad de recurso como en la estructura del hábitat, generados por los cambios cualitativos y cuantitativos del hábitat. Los efectos ecológicos de la degradación pueden, en gran medida, evaluarse desde la perspectiva de cómo las modificaciones de hábitats y paisajes regionales desajustan espacialmente a los consumidores de sus recursos y por lo tanto modifican los efectos recíprocos en las redes tróficas (Van de Koppel *et al.*, 2005). Por lo tanto, las aproximaciones pluriescales son una herramienta fundamental para comprender el efecto de la estructura del paisaje en el rol de las interacciones bióticas como moduladores de las dinámicas locales de poblaciones y comunidades (ver también Steffan-Dewenter *et al.*, 2001; Tewksbury *et al.*, 2006).

Como conclusión, queremos plantear algunas cuestiones hacia las que pensamos debería orientarse la investigación en la escala espacial de las interacciones planta-animal y su aplicación en la respuesta de las interacciones a la degradación ambiental. Una primera cuestión es evaluar si existen tendencias generalizables en las escalas funcionales de distintas interacciones planta-animal, que puedan explicarse en función de las características de las plantas, los distintos tipos de interactores y la estructura del paisaje. Para ello, necesitamos estudios espacialmente explícitos en sistemas que incluyan distintos tipos de interactores alrededor de una misma especie de planta focal (o pequeños grupos de especies de plantas con interactores compartidos). Estos diseños pueden replicarse en distintas áreas geográficas que ofrezcan sistemas de interacciones que, aunque muestren disparidad taxonómica, sean estructuralmente similares (por ejemplo, tanto las especies focales de la cordillera Cantábrica como las del bosque templado patagónico son plantas polinizadas por himenópteros y dípteros, productoras de frutos carnosos de tamaño medio, dispersadas por aves de tamaño pequeño-medio y cuyas semillas dispersadas son depredadas fundamentalmente por pequeños roedores). El estudio comparado de sistemas geográficamente dispares puede contribuir a poner de manifiesto el peso de la estructura interna de los hábitats en el ajuste espacial entre plantas e interactores, pues frecuentemente la fisionomía del hábitat tiene una fuerte componente local o regional. Por otra parte, el estudio de la respuesta de las interacciones a los gradientes espaciales de degradación ambiental requiere también de visiones integradoras capaces de determinar la importancia del encaje espacial de distintas interacciones mutualistas y antagónicas. No sólo es importante identificar cuál es el “tamaño de grano” de los efectos de distintos tipos de degradación ambiental sobre distintas interacciones planta-animal, sino también llegar a estimar cómo el colapso funcional de las interacciones se traduce en desbarajustes demográficos, escala-dependientes, en las poblaciones, metapoblaciones, comunidades y metacomunidades de plantas.

Agradecimientos

Algunos de los resultados aquí expuestos forman parte de un trabajo de investigación más amplio, realizado en colaboración con Regino Zamora, Luis Matías y Mariano Rodríguez-Cabal. Las investigaciones que sintetiza este trabajo se han financiado con los proyectos BIOCON03-162 (Fundación BBVA) y CGL2004-2936/BOS (Ministerio Español de Educación y Ciencia) a DG, el proyecto CYTED XII-6 (coordinado por Regino Zamora), un contrato del Programa Ramón y Cajal (MEC-Fondo Social Europeo) a DG, una beca de la Fundación Carolina y una beca post-doctoral de CONICET a NPC, una beca de FPI (MEC) a JMH, y una beca de movilidad de la Universidad de Oviedo a GCA. Susana García, Daniel Martínez, Mariano Rodríguez-Cabal y Alicia Valdés colaboraron en los muestreos en la cordillera Cantábrica y el bosque templado patagónico. Marcelo Aizen proporcionó apoyo logístico en el Laboratorio Ecotono de Bariloche. Pedro J. Rey y M. Begoña García hicieron acertados comentarios sobre una versión inicial del texto.

Referencias Capítulo 7

- Amico, G. C. y M. A. Aizen. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral* **15**: 89-100.
- Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto, y M. A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters* **9**:968-980.
- Aizen, M. A., y P. Feinsinger. 1994. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco serrano". *Ecological Applications* **4**:378-392.
- Arnold, A. E., y N. M. Asquith. 2002. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatun, Panama. *Biodiversity Conservation* **11**:1663-1680.
- Borcard, D., y P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**:51-68.
- Borcard, D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet, y H. Tuomisto. 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* **85**:1826-1832.
- Bowers, M. A., y J. L. Dooley Jr. 1993. Predation hazard and seed removal by small mammals: microhabitat versus patch scale effects. *Oecologia* **94**:247-254.
- Bowers, M. A., y J. L. Dooley Jr. 1999. A controlled, hierarchical study of habitat fragmentation: responses at the individual, patch, and landscape scale. *Landscape Ecology* **14**:381-389.
- Burns, K. C. 2004. Scale and macroecological patterns in seed dispersal mutualisms. *Global Ecology and Biogeography* **13**:289-293.
- Burns, K. C. 2005. A multi-scale test for dispersal filters in an island plant community. *Ecography* **28**:552-559.
- Carlo, T. A., J. E. Aukema, y J. M. Morales. 2007. Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. Páginas 369-390 *en* Dennis A. J., R. J. Green, y E. W. Schupp, editores. *Seed dispersal theory and its application in a changing world*. CABI Publishing.
- Chacoff, N. P., J. M. Morales, y M. d. P. Vaquera. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco serrano. *Biotropica* **36**:109-117.
- Cordeiro, N. J., y H. F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in african forest fragments. *Conservation Biology* **15**:1733-1741.
- Cordeiro, N. J., y H. F. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Science* **100**:14052-14056.
- D' Eon, R. G., S. M. Glenn, I. Parfin, y M. J. Fortin. 2002. Landscape connectivity as a function of scale and organism vagility in a real forested landscape. *Conservation Ecology* (on line) **6**:10. URL: <http://www.consecol.org/vol16/iss12/art10/>

- Donoso, D. S., A. A. Grez, y J. A. Simonetti. 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* **115**:63-70.
- Dungan, J. L., J. N. Perry, M. R. T. Dale, P. Legendre, S. Citron-Pousty, M.-J. Fortin, A. Jakomulska, M. Miriti, y M. S. Rosenberg. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography* **25**:626-640.
- Ewers, R. M., S. Thorpe, y R. K. Didham. 2007. Synergistic interactions between edge and area effects in a heavily fragmented landscape. *Ecology* **88**:96-106.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **34**:487-515.
- Fauchald, P., K. E. Erikstad, y H. Skarsfjord. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* **81**:773-783.
- Fleming, T. H. 1992. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? Páginas 355-391 *en* M. D. Hunter, T. Ohgushi, y P. W. Price, editores. *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. Academic Press.
- Fortin, M. J., y M. R. T. Dale. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fragoso, J. M. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* **85**: 519-529.
- Fragoso, J. M. V., K. M. Silvius, y J. A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* **84**:1998-2006.
- Fuentes, M., J. Guitián, P. Guitián, T. Bermejo, A. Larrinaga, P. Amézquita, y S. Bongiorno. 2001. Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruit-eating birds. *Plant Ecology* **157**:69-75
- García, D. 2001. Effects of seed dispersal on *Juniperus communis* recruitment on a Mediterranean mountain. *Journal of Vegetation Science* **12**:839-848.
- García, D. 2008. El concepto de escala y su importancia en el análisis espacial. Páginas 35-73 *en* F. Maestre, Escudero, A. y A. Bonet, editores. *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*. URJ-AEET-CAM.
- García, D., y N. P. Chacoff. 2007. Scale-dependent effects of habitat fragmentation on hawthorn pollination, frugivory and seed predation. *Conservation Biology* **21**:400-411.
- García, D., y G. Houle. 2005. Fine-scale spatial patterns of recruitment in red oak (*Quercus rubra*): what matters most, abiotic or biotic factors?. *Ecoscience* **12**:223-235.
- García, D., I. Martínez, y J. R. Obeso. 2007. Seed transfer among bird dispersed trees and its consequences for post-dispersal seed fate. *Basic and Applied Ecology* **8**:533-543.
- García, D., J. R. Obeso, y I. Martinez. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* **93**:693-704.

- García, D., y R. Ortiz-Pulido. 2004. Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* **27**:187-196.
- García, D., R. Zamora, J. M. Gómez, y J. A. Hódar. 2001. Frugivory at *Juniperus communis* depends more on population characteristics than on individual attributes. *Journal of Ecology* **89** 639-647.
- Grand, J., y M. J. Mello. 2004. A multi-scale analysis of species-environment relationships: rare moths in a pitch pine-scrub oak (*Pinus rigida-Quercus ilicifolia*) community. *Biological Conservation* **119**:495-506.
- Haila, Y. 2002. A Conceptual Genealogy of Fragmentation Research: From Island Biogeography to Landscape Ecology. *Ecological Applications* **12**:321-334.
- Herrera, C. M. 1998. Long-term dynamics of Mediterranean frugivorous birds and fleshy fruits: a 12-year study. *Ecological Monographs* **68**:511-538.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. López-Soria, y J. A. Amat. 1994. Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* **64**:315-344.
- Herrera, J. M., y D. García. 2008. ¿Es posible diferenciar los patrones acumulativos en los cambios de escala? Un caso práctico con interacciones planta-frugívoro. Páginas 605-616 *en* F. Maestre, Escudero, A. y A. Bonet, editores. Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones. URJ-AEET-CAM.
- Holland, J. D., D. G. Bert, y L. Fahrig. 2004. Determining the spatial scale of species' response to habitat. *Bioscience* **54**:227-233
- Holland, J. M., C. F. G. Thomas, T. Birkett, S. Southway, y H. Oaten. 2005. Farm-scale spatiotemporal dynamics of predatory beetles in arable crops. *Journal of Applied Ecology* **42**:1140-1152.
- Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* **80**:99-108.
- Inouye, B., D. 2005. Scaling up from local competition to regional coexistence across two scales of spatial heterogeneity: insect larvae in the fruits of *Apeiba membranacea*. *Oecologia* **145**:187-195.
- Inouye, B. D. 1999. Integrating nested spatial scales: implications for the coexistence of competitors on a patchy resource. *Journal of Animal Ecology* **68**:150-162.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thruses. *Vegetatio* **107/108**:85-104.
- Jordano, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos* **71**:479-491.

- Jordano, P., y J. A. Godoy. 2002. Frugivory-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. Páginas 305-321 *en* D. J. Levey, W. R. Silva, and M. Galetti, editores. Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. CABI Publishing.
- Jordano, P., y C. M. Herrera. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Écoscience* **2**:230-237.
- Jules, E. S., y B. J. Rathcke. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology* **13**:784-793.
- Keitt, T. H., D. L. Urban, y B. T. Milne. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* (online) **1**:4.
- Kattan, G. H., y C. Murcia. 2002. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. Páginas 183-200 *en* G. A. Bradshaw y H. A. Mooney, editores. How landscapes change: human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas. Springer-Verlag.
- Kollmann, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **3**:29-51.
- Kollmann, J., y M. Buschor. 2002. Edges effects on seed predation by rodents in deciduous forests of northern Switzerland. *Plant Ecology* **164**:249-261.
- Kotliar, N. B., y J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* **59**: 253-260.
- Laurence, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurence, y E. Sampaio. 2002. Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology* **16**:605-618.
- Leiss, K. A., y P. G. L. Klinkhamer. 2005. Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology* **6**:317-324.
- Levey, D. J., y C. W. Benkman. 1999. Fruit-seed disperser interactions: timely insights from a long-term perspective. *Trends in Ecology and Evolution* **14**:41-43.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* **73**:1943-1976.
- Lienert, J., y M. Fischer. 2003. Habitat fragmentation affects the common wetland specialist *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology* **91**:587-599.
- Lindenmayer, D. B., y J. Fischer. 2006. Landscape change and habitat fragmentation. Island Press, Washington, D.C.
- Lord, J. M., y D. A. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* **4**:197-202.

- Manning, A. D., D. B. Lindenmayer, y N. A. Nix. 2004. Continua and Umwelt: novel perspectives on viening landscapes. *Oikos* **104**:621-628.
- Márquez, A. L., R. Real, y J. M. Vargas. 2004. Dependence of broad-scale geographical variation in fleshy-fruited plant species richness on disperser bird species richness. *Journal of Biogeography* **13**:295-304.
- Martínez, D. 2007. Variabilidad espacial y selección fenotípica del tamaño del fruto de plantas ornitócoras por aves frugívoras: una aproximación pluriescalar. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oviedo.
- Martínez, I., D. García, y J. R. Obeso. 2007. Allometric allocation in fruit and seed packaging conditions the conflict among selective pressures on seed size. *Evolutionary Ecology* **21**: 517-533.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* **10**:58-62
- Noss, R. F. 1992. Issues of scale in conservation biology. Páginas 239-252 *en* P. L. Fiedler y S. K. Jain, editores. *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman & Hall.
- Peterson, D. L., y V. T. Parker. 1998. *Ecological Scale: Theory and Applications*. Columbia University Press.
- Rabasa, S. G., D. Gutiérrez, y A. Escudero. 2005. Egg laying by a butterfly on a fragmented host-plant: a multilevel approach. *Ecography* **28**:629-639.
- Rey, P. J. 1995. Spatio-temporal variation in fruit and frugivorous bird abundance in olive orchards. *Ecology* **76**:1625-1635.
- Rey, P. J., y J. M. Alcantara. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* **88**:622-633.
- Rey P. J., J. L. Garrido, J. M. Alcántara, J. M. Ramírez, A. Aguilera, L. García, A. J. Manzaneda y R. Fernández. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate dispersed seeds. *Functional Ecology* **16**:773-781.
- Ricketts, T., G. C. Daily, P. R. Ehrlich, y J. P. Fay. 2001. Country-side biogeography of moths in a fragmented landscape: biodiversity in native and agricultural habitats. *Conservation Biology* **15**:378-388.
- Sallabanks, R. 1993. Hierarchical mechanisms of fruit selection by an avian frugivore. *Ecology* **74**:1326-1336.
- Schaefer, J. A., y F. Messier. 1995. Habitat selection as a hierarchy: the spatial scales of winter foraging by musk oxen. *Ecography* **18**:333-344.
- Schneider, D. C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* **51**:545-553.

- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **82**:399-409
- Schupp, E. W., y M. Fuentes. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* **2** 267-275.
- Schupp, E. W., T. Milleron, y S. E. Russo. 2002. Dissemination limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forest. Páginas 19-33 *en* D. J. Levey, W. R. Silva, y M. Galetti, editores. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CABI Publishing.
- Steffan-Dewenter, I., U. Munzenberg, C. Burger, C. Thies, y T. Tscharntke. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology* **83**:1421-1432.
- Steffan-Dewenter, I., U. Munzenberg, y T. Tscharntke. 2001. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society of London. B.* **268**:1685-1690.
- Steffan-Dewenter, I., y T. Tscharntke. 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* **121**:432-440.
- Stephens, S. E., D. N. Koons, J. J. Rotella, y D. W. Willey. 2004. Effects of habitat fragmentation on avian nesting success: a review of the evidence at multiple spatial scales. *Biological Conservation* **115**:101-110.
- Tellería, J. L., A. Ramírez, y J. Pérez-Tris. 2005. Conservation of seed-dispersing migrant birds in Mediterranean habitats: Shedding light on patterns to preserve processes. *Biological Conservation* **124**:493-502.
- Tewksbury, J. J., L. Garner, S. Garner, J. D. Lloyd, V. Saab, y T. E. Martin. 2006. Alternative hypotheses of landscape influence on nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. *Ecology* **87**:759-768.
- Thies, C., I. Steffan-Dewenter, y T. Tscharntke. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos* **101**:18-25.
- Thompson, J. N. 2002. Plant-animal interaction: future directions. Páginas 236-247 *en* C. M. Herrera y O. Pellmyr, editores. *Plant-animal interactions, an evolutionary approach*. Blackwell Science.
- Tscharntke, T., y R. Brandl. 2004. Plant-Insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* **49**:405-430.
- Turner, M., R. H. Gardner, y R. V. O'Neill. 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer-Verlag, New York.
- Valladares, G., A. Salvo, y L. Cagnolo. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conservation Biology* **20**:212-217.

- Van Koppel, J., R. Bardgett, J. Bengtsson, C. Rodriguez-Barrueco, M. Rietkerk, M. Wassen, y V. Wolters. 2005. The effects of spatial scale on trophic interactions. *Ecosystems* **8**:801-807.
- WallisDe Vries, M. F., E. A. Laca, y M. W. Demment. 1999. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia* **121**:355-363.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical Montane Tree. *Ecological monographs* **70**:331-351.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**:385-397.
- Wiens, J. A., Van Horne, B., y B. R. Noon. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* **66**:369-380.
- Wiens, J. A. 2002. Central concepts and issues in landscape ecology. Páginas 3-21 *en* K. J. Gutzwiller, editor. *Applying landscape ecology in biological conservation*. Springer.
- Wu, J., y H. Li. 2006. Concepts of scale and scaling. Páginas 3-15 *en* J. Wu, K. B. Jones, H. Li, y O. L. Loucks, editores. *Scaling and uncertainty analysis in ecology: methods and applications*. Springer.
- Wu, J., y O. L. Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology* **70**:439-466.