

La capacidad de dispersión: factor importante de la riqueza y composición de plantas leñosas en vegetación fragmentada de la campiña sevillana (suroeste de España)

Darío de los Reyes-Lara
Barriada Los Príncipes, Parcela 8, bloque 11, 3º 1-Izquierda, 41008 Sevilla.

Resumen

Correspondencia
D. de los Reyes-Lara
E-mail: dariodelosreyes@yahoo.es
Recibido: 14 junio 2015
Aceptado: 11 diciembre 2016
Publicado on-line: 17 marzo 2016

Se estudiaron 100 fragmentos dentro de la campiña sevillana en relación a la vegetación de la sierra más cercana con el objetivo de identificar los factores que inciden en la riqueza y distribución de las plantas leñosas en comunidades fragmentadas. Los resultados mostraron que la riqueza de especies aumenta con el área y disminuye con el aislamiento. Los fragmentos presentaron un patrón anidado que estuvo correlacionado principalmente con el área mostrando que procesos de relajación son la causa del empobrecimiento. La capacidad de dispersión de las plantas tuvo importancia en la riqueza y composición de los fragmentos siendo las especies no-ornitócoras las más vulnerables a la fragmentación. Estos fragmentos tienden hacia la matorralización dominadas por especies ornitócoras.

Palabras clave: Fragmentación, Ornitocoria, Patrón anidado, Relación especies-área.

Abstract

The dispersal ability: important factor of species richness and composition of woody plants in fragmented vegetation of the countryside of Seville (SW of Spain)

A hundred vegetation fragments were studied in the countryside of Seville in relation to the vegetation of the nearest Sierra in order to identify factors that influence species richness and distribution of woody plants in fragmented communities. The results showed that species richness increases with the area and decreases with isolation. The fragments presented a nested pattern that was mainly correlated with the area showing that relaxation processes are the cause of impoverishment. The dispersal ability of the plants was important for the species richness and composition of the fragments being the non-ornithochorous species the most vulnerable to fragmentation processes. These fragments tend toward woody encroachment dominated by ornithochorous species.

Key words: Fragmentation, Ornithochory, Nested pattern, Species-area relationship.

Introducción

La fragmentación de hábitat es la división progresiva de un hábitat continuo en un conjunto de fragmentos aislados y de menor tamaño, que quedan rodeados de un hábitat degradado, cualitativamente muy diferente al original (Valdés 2011). Cuando este proceso se intensifica en el tiempo el número de los fragmentos aumentan, sus tamaños se reducen y las distancias entre ellos incrementan (Farhing 2003) lo que conduce a un paisaje relicto (sentido McIntyre & Hoobs 1999), altamente modificado y con escasa vegetación original. En la actualidad la fragmentación es considerada uno de los grandes problemas ecológicos y de conservación a escala mundial (Bennet & Saunders 2010) y es muy acusada en aquellas zonas con una intervención humana muy antigua como es la Región Mediterránea.

El aislamiento de los fragmentos produce comunidades empobrecidas, y ese empobrecimiento no es aleatorio, lo que puede conducir a que esos fragmentos presenten disarmonía en su composición con respecto a áreas no fragmentadas, como las encontradas en verdaderas islas, y que suele ser una evidencia del papel de la dispersión (Carlquist 1974). En consecuencia, determinados grupos de especies pueden faltar en las áreas fragmentadas, o ser proporcionalmente diferente que en zonas de bosques sin fragmentar. Ciertos rasgos funcionales de las especies pueden incrementar la vulnerabilidad a la fragmentación tales como la limitación a la dispersión o el mayor requerimiento de hábitats o de especialización ecológica (Ewers & Didham 2006, Hu *et al.* 2011).

Identificar los factores que inciden en la riqueza y distribución de las especies en las comunidades de hábitats fragmentados es muy importante para comprender cómo funciona el ecosistema en estos paisajes fragmentados (Saunders *et al.* 1991). Y es fundamental reconocer si las comunidades de estos fragmentos están compuestas por grupos de especies al azar relegadas allí durante la fragmentación o por procesos determinísticos que han estado operando tras la fragmentación y, por tal, son importantes factores en la configuración de las comunidades a nivel local.

Muchas islas y fragmentos de hábitat presentan una composición de especies con una distribución no aleatoria de patrón anidado (Wright *et al.*

1998, Patterson & Atmar 2000). Un patrón es anidado cuando las especies presentes en los fragmentos más pobres son un subgrupo ordenado de las especies presentes en los fragmentos más ricos (Patterson & Atmar 1986), y esto indica que existe un mecanismo que estructura la comunidad de un modo predecible. Varios mecanismos han sido propuestos para explicar este patrón anidado en la distribución de especies en los fragmentos e islas, (ver Ulrich *et al.* 2009) tales como:

1. Un proceso de “relajación” producto de un mecanismo de extinción selectiva tras la fragmentación (Patterson & Atmar 1986, 2000). Está relacionado con el área e indica que los fragmentos más pequeños pierden selectivamente las especies con menor abundancia debido a procesos estocásticos, que se trata de especies tipo especialistas y tienen mejor oportunidad de persistir en islas grandes.
2. Una colonización diferencial motivada por el diferente aislamiento entre los fragmentos y la distinta capacidad de dispersión de las especies (Butaye *et al.* 2001, Piessens *et al.* 2004). Así los fragmentos más aislados contendrán un subgrupo de las especies presentes en los fragmentos menos aislados y las especies con mayor capacidad de dispersión ocuparán más lugares.
3. Por muestreo pasivo, donde las especies más abundantes en la zona tienen una probabilidad mayor de estar presente en un fragmento simplemente por oportunidad (Cutler 1994, Tellería & Santos 1997). Esta relacionado con la abundancia, con el área y su efecto diana.
4. Por hábitats anidados, donde las especies generalistas ocupan los fragmentos pobres y ricos y las especialistas sólo los lugares más diversos donde existen más variedad de hábitats (Tellería & Santos 1995, Honnay *et al.* 1999). La diversidad de hábitats está correlacionada con el área (Williams 1943).

El test de anidamiento ha sido reconocido como una herramienta muy útil para investigar la composición de los fragmentos, si se distribuyen no-aleatoriamente (Honnay & Hermy 2000, Patterson & Atmar, 2000) e inferir qué mecanismo ecológico causa este patrón (Ulrich 2009, Ulrich *et al.* 2009). El patrón anidado permite conocer el orden en que las especies tienden a desaparecer, qué especies son más vulnerables o sensibles a los procesos de fragmentación (Martínez-Morales

2005, Ulrich 2009) y qué especies y lugares se escapan del patrón anidado (idiosincrático). Investigar sus posibles causas permite además poder idear políticas de conservación y protección.

En este trabajo se estudian 100 pequeños fragmentos de vegetación leñosa natural de la campiña sevillana (Andalucía, SO de España), constituidos en 6 grupos, rodeados y aislados por cultivos herbáceos. Se analiza qué factores inciden en la riqueza y composición de las plantas leñosas en estos pequeños fragmentos a una escala local. La zona ha sido estudiada por Aparicio *et al.* (2008) para fragmentos más grandes y a una escala regional. Se comprueba si:

1. ¿Está la riqueza de especies correlacionada con una variable ambiental o existe un mejor predictor?
2. ¿Afecta el aislamiento al empobrecimiento? ¿Existe disarmonía en los rodales frente a las zonas de vegetación no fragmentadas debido al tipo de dispersión?
3. ¿Es la distribución de especies la de un patrón anidado? Y si es así, ¿qué mecanismo subyace en este patrón?

Material y métodos

Área de estudio

Históricamente, la región mediterránea ha sido una de las zonas más transformadas por la actividad humana (Geri *et al.* 2010). Los cambios de usos del suelo han variado poco, pero su gran escala e intensidad produce un mayor impacto (Jongman 2002), lo que ha llevado a una homogeneización del paisaje. En el SO de España las zonas más llanas y fértiles del Valle del Guadalquivir han sido transformadas en grandes campos agrícolas sin apenas vegetación natural (Fernández-Alés *et al.* 1992) que ha quedado relegada a las zonas de montaña, resultando un paisaje de tipo relicto (Aparicio *et al.* 2008).

La zona de estudio se localiza en los fértiles suelos del Valle del Guadalquivir (SO de España) donde la intervención humana ha transformado el medio natural en grandes extensiones cerealistas, conocido como Campiña (comarca natural en Valdés *et al.* 1987), y próximo a las estribaciones de los Sistemas Béticos. Los últimos grandes cambios de uso del suelo en la zona se han desarrollado en la segunda mitad del siglo pasado con la

tecnificación agrícola (Fernández-Alés *et al.* 1992) quedando recluida la escasa vegetación leñosa natural en aquellos lugares donde las características geológicas y geomorfológicas, de pendiente y rocosidad, dificultan su explotación agrícola. Estas manchas de vegetación son denominadas localmente rodales y constituyen parches de vegetación leñosa rodeadas y aisladas dentro de grandes extensiones de cultivos herbáceos.

El clima es mediterráneo, de inviernos cortos y suaves, con menos de 10 días al año de temperaturas mínimas inferiores a 0 °C de media; y veranos largos y rigurosos (temperaturas máximas diarias cercanas a 40 °C). La precipitación media anual oscila entre los 650 y 800 mm concentrándose en primavera y otoño y sufriendo el verano una fuerte sequía, presentando un termotipo termomediterráneo con un ombrotipo seco-subhúmedo (Valle 2004). Corológicamente, la zona de estudio se enmarca dentro de la Región Mediterránea, Provincia Bética, Sector Hispalense, Distrito Hispalense (Valle *et al.* 2004). La litología de la zona son margas yesíferas del mioceno y margas calizas del eoceno (IGME 1985a, 1985b), sobre las que se desarrollan cambisoles cálcicos con regosoles calcáreos de marcado carácter básico y salino.

La vegetación potencial de la zona corresponde al dominio *Smilaco mauritanicae-Querceto rotundifoliae* S. (Valle *et al.* 2004). La realidad sin embargo es la de una inmensa extensión de cultivos herbáceos sin la presencia de setos. Los rodales suelen presentar un estrato arbóreo de *Olea europaea* L. y en menor medida de *Crataegus monogyna* Jacq. o *Quercus rotundifolia* Lam. con un estrato arbustivo denso de *Pistacia lentiscus* L., *Quercus coccifera* L., *Rhamnus lycioides* subsp. *oleoides* (L.) Jahandiez & Maire, *Phlomis purpurea* L., *Cistus albidus* L. y *Asparagus acutifolius* L., además de un estrato lianoide de *Aristolochia baetica* L., *Rubia peregrina* L. y/o *Smilax aspera* L., y en los rodales más degradados aparecen especies de menor porte propias de las garrigas y tomillares mediterráneos, tales como, *Micromeria graeca* (L.) Bentham ex Reichenb y *Thymra capitata* (L.) Cav.

Muestreo y análisis de los datos

Se estudiaron 100 rodales constituidos en 6 grupos separados (Fig. 1, Anexo I). Se eligieron aquellos grupos con un número mayor de 10 roda-

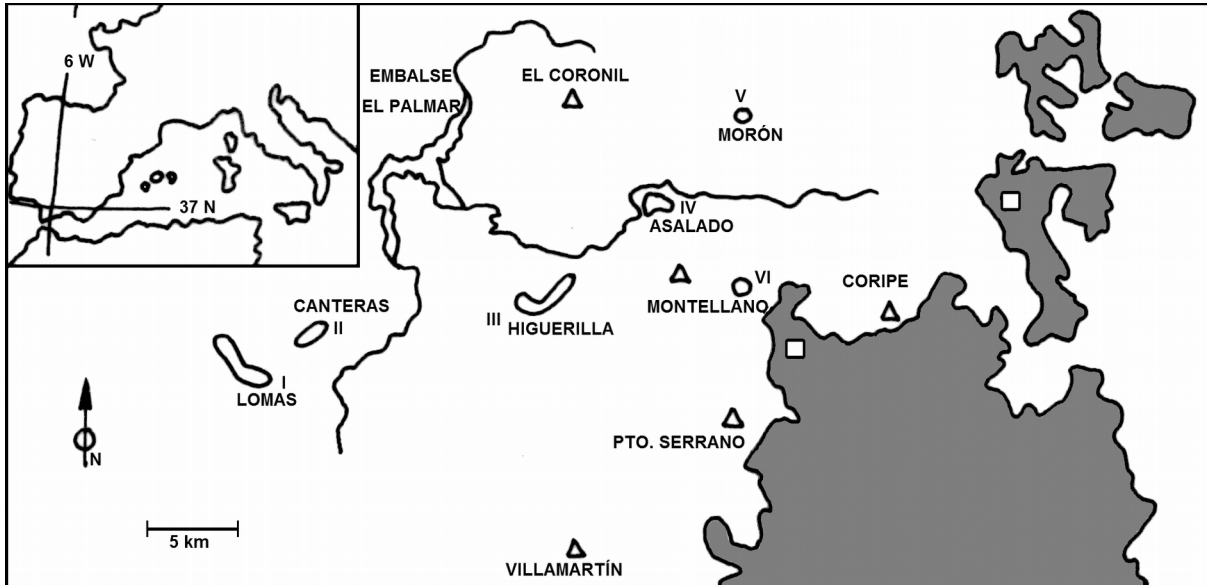


Figura 1. Área del estudio mostrando las localizaciones. Los círculos numerados (I-VI) corresponden a los grupos de rodales donde se encuentran los rodales de vegetación natural dentro del paisaje agrícola de la Campiña sevillana. Las áreas sombreadas representan las zonas más cercanas con vegetación continua y los cuadrados las parcelas muestreadas. Los triángulos representan las localidades de la zona.

Figure 1. Map of the study area showing the locations. The numbered circles (I-VI) correspond to the groups of fragments where the fragments of natural vegetation (rodajes) within the agricultural landscape of the countryside of Seville are found. The shaded areas represent the closest area of the Sierra with unfragmented vegetation and the squares sampled plots. The triangles represent cities.

les que presentaban características similares de fisionomía y cobertura vegetal de especies leñosas, fanerófitos y caméfitos. Los rodales de vegetación leñosas están rodeadas y aisladas por grandes extensiones de cultivos herbáceos. La vegetación de los rodales se comparó con la vegetación de la cercana Sierra de Montellano que se tomó como zona de vegetación continua y de composición florística y fisionómica semejante a la de los rodales y con el mismo bioclima (Valle 2004, Valle *et al.* 2004).

Los rodales se cartografiaron en mapas (1:10.000 y 1:20.000) y se cuantificó en cada rodal su superficie, rocosidad, pendiente, orientación, perturbación y altura de la vegetación. La superficie (AREA) se estimó midiendo en el campo los dos ejes mayores del rodal al presentar forma elíptica producto de la roturación de los cultivos. La rocosidad (ROC) se cuantificó como porcentaje del área del rodal que cubría. La pendiente (PEND) referida a la máxima del rodal medida en grados. Para la orientación se tomó una escala ponderada debido a la incidencia que la exposición puede tener en condicionar la vegetación de la vertiente en este clima con escasa precipitación y fuerte radiación. Se le dio un valor según fuera N (3); NO y NE (2,5); O y E (2); SO y SE (1,5); S y Cima (1). Dos variables fueron

construidas:

ORI1: número de orientaciones de cada rodal.

ORI2: sumatoria de los tipos de orientaciones que se dan en cada rodal.

Se recogió información sobre las perturbaciones que acontecen en los rodales a través de las evidencias de incendio, pastoreo o la existencia de sendas, anotándose presencia/ausencia y elaborándose una variable PERT: sumatoria de los acontecimientos. La altura media del estrato mayor de vegetación (ALTVEG) fue tomada en 87 rodales en intervalos de < 0,5; 0,6-1; 1,1-1,5; 1,6-2; 2,1-2,5; 2,6-3 y > 3 metros. Se construyó una medida artificial de heterogeneidad ambiental realizando un Análisis de Componentes Principales sobre las 6 variables ambientales de los rodales estudiados y los puntos obtenidos del 1er eje se tomaron como índice de heterogeneidad ambiental (HA).

El aislamiento en los rodales se estimó según las siguientes variables:

DIST1: distancia del grupo de rodales a la Sierra (zona de vegetación conservada y sin fragmentar más cercana), tomándose como referencia la localidad de Coripe (igual para todos los rodales del grupo).

DIST2: distancia al grupo más cercano (igual para todos los rodales del grupo).

Debido a que otros rodales pueden estar favoreciendo la colonización a través del efecto rescate (Brown & Kodric-Brown 1977, Piessens *et al.* 2004) se estimaron otras variables de aislamiento como variables de agrupamiento:

DIST3: distancia de un rodal al más cercano.

DIST4: distancia media a los 4 rodales más cercanos.

DIST5: distancia media del rodal a todos los rodales del grupo.

En la sierra aledaña de Montellano (Fig. 1) se muestrearon 3 zonas de vegetación continua sin fragmentar. Se tomaron 10 parcelas circulares en cada lugar (Total 30) para conocer la relación especies-área y la composición de zonas no fragmentadas y compararlas con las encontradas en los rodales. Las parcelas se tomaron alejadas del borde, para evitar el efecto frontera (Laurance 2008). Desde un punto central, se hicieron parcelas concéntricas circulares de radio 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 y 20 m. El catálogo de especies leñosas de los rodales y parcelas de Sierra se realizó a través de la exploración minuciosa de los mismos favorecida por su pequeña superficie, siguiendo la nomenclatura taxonómica de Valdés *et al.* (1987), y anotándose presencia.

Se separaron las especies según dos tipos de mecanismos de dispersión: las especies que presentan frutos carnosos (drupas y bayas principalmente) y con posible dispersión ornitócora frente

al resto, catalogadas como de dispersión no-ornitócora (Herrera 1984, 1992). Estos dos grupos de plantas con diferente tipo de dispersión están relacionadas a dos etapas de sucesión, tardías frente a tempranas (Pérez Latorre & Cabezudo 2002). En las de dispersión ornitócora no se consideraron *Q. rotundifolia*, *Q. coccifera*, *Ceratonia siliqua* L. y *Ficus carica* L. que aunque endozoócoras no son dispersadas por estos vectores y se incluyeron como no-ornitócoras.

Las variables que no mostraron normalidad fueron transformadas logarítmicamente y la variable rocosidad por arcoseno. Con todas las variables obtenidas se realizó una matriz de correlación para conocer las dependencias más significativas (Tabla 1). Para comprobar cuáles de las variables contribuyen a explicar una mayor varianza en el número de especies de los rodales se efectuó un Análisis de Regresión Múltiple paso a paso (en adelante ARM) siguiendo los dos modelos más utilizados en la literatura: exponencial (semilogarítmica) y potencial (doblogarítmica) (Connor & McCoy 1979, Triantis *et al.* 2012) eligiéndose la que más varianza explicara. A la hora de comparar las pendientes de las relaciones especies-área se consideró solo las doblelogarítmicas por ser las consideradas en la literatura, y se tuvo en cuenta comparar los mismos rangos de tamaño de áreas para evitar el efecto área en el valor de la pendiente (Martin 1981, Triantis *et al.* 2012).

	%ORNI	DIST1	DIST3	DIST4	DIST5	DIST2	AREA	PERT	OR1	OR2	PEND	ROC	ALTVG	HA
NºSP	-0,514	-0,277	-0,148	0,059	-0,104	0,229	0,674	0,219	0,401	0,405	0,167	-0,182	0,055	0,404
	%ORNI	-0,013	-0,122	-0,111	-0,179	0,055	-0,500	-0,258	-0,343	-0,276	-0,186	0,215	0,103	-0,355
		DIST1	0,329	0,364	0,541	-0,923	0,196	0,136	0,086	-0,084	-0,255	-0,011	0,467	-0,012
			DIST3	0,646	0,369	-0,399	0,159	0,057	0,079	0,101	0,026	-0,133	0,042	0,125
				DIST4	0,656	-0,317	0,230	0,116	0,126	0,082	0,125	-0,137	0,023	0,151
					DIST5	-0,466	0,293	0,310	0,229	0,107	0,139	-0,227	-0,036	0,260
						DIST2	-0,226	-0,194	-0,071	0,025	0,178	0,088	-0,488	0,065
							AREA	0,407	0,574	0,505	0,144	-0,279	0,192	0,557
								PERT	0,218	0,190	0,243	-0,128	-0,145	0,394
									OR1	0,754	0,210	-0,289	0,158	0,762
										OR2	0,381	-0,436	0,050	0,882
											PEND	-0,368	-0,202	0,588
												ROC	0,095	-0,657
													ALTVG	0,012

Tabla 1. Coeficientes de correlación de Spearman entre las variables utilizadas en la caracterización de cada rodal. Abreviaturas en el texto. Datos transformados salvo ALTVG. N=100 excepto ALTVG con n=87. En negrita las correlaciones significativas para $p < 0,05$.

Table 1: Spearman's correlation coefficients between the variables used in the characterization of each fragment. Abbreviations as in the text. Data transformed not including ALTVG. N=100 except ALTVG with n=87. Significant correlations in bold for $p < 0,05$.

Para analizar cómo afecta la fragmentación a la riqueza de especies, se comparó la relación especies-área de los rodales frente a las parcelas de la Sierra. Y para comprobar la incidencia del tamaño del rodal en la composición de especies y la existencia o no de disarmonía se separaron los rodales por intervalos de tamaño y se representó el porcentaje de ornitoria. Posteriormente, se analizó estadísticamente si el porcentaje de ornitoria difería entre los fragmentos y frente a las parcelas de Sierra. En estos análisis no se compararon los rodales mayores de 1.257 m² por no tener muestras de parcelas de sierra de tamaño similar.

Para valorar si la composición de especies se veía influida por el aislamiento se realizó un test de Mantel entre los grupos y dentro de cada grupo de rodales. Para cada grupo de rodales se elaboraron 2 matrices de semejanza florística (índice cualitativo de Jaccard) considerando separadamente las especies ornitócoras y las especies no-ornitócoras frente a una matriz independiente de distancia entre rodales. También se realizó un test de Mantel intergrupos utilizando, en este caso, un índice cuantitativo de Jaccard y como matriz independiente se tomó la distancia entre los grupos de rodales. Para calcular los índices de semejanza florística se utilizó el programa B-VegAna (De Cáceres *et al.* 2003) y para el test de Mantel se empleó el programa PASSaGE versión 2 (Rosenberg & Anderson 2011).

Para comprobar si existe un patrón anidado en

esta comunidad de especies o si las especies se distribuyen de forma aleatoria se sometió cada grupo de rodales a un test de anidamiento. Para estudiar el grado de anidamiento se utilizó el programa ANINHADO (Guimarães & Guimarães 2006) que permite obtener dos métricas de anidamiento: 1) temperatura (T^a), ampliamente utilizado en el análisis de patrones anidados (Atmar & Patterson 1993, 1995) y 2) la métrica NODF, que difiere de T^a en ser independiente de la forma y tamaño de la matriz (Almeida-Neto *et al.* 2008). Atmar & Patterson (1993, 1995) interpretan T^a como una medida termodinámica del desorden con rangos que van de 0 °C a 100 °C, siendo bajo en sistemas ordenados (patrón anidado) y alto en sistemas desordenados. La métrica NODF varía entre 0 y 100, siendo el valor de 100 el de máximo anidamiento. Se utilizaron 2 modelos nulos; el primer modelo nulo (ER) asigna la presencia de las especies aleatoriamente a cada célula de la matriz, el segundo modelo nulo (CE), más conservador, asigna la presencia de especies a un sitio con probabilidad proporcional a la riqueza específica del sitio y al número de sitios en que la especie fue observada.

La causa del anidamiento se investigó relacionando el orden de anidamiento de cada grupo de rodales con las variables ambientales y geográficas, a través de correlación de Spearman, donde una correlación fuerte con una variable puede ser indicativa del mecanismo que causa el patrón anidado (Martínez-Morales 2005, Ulrich 2009).

	MONTELLANO	MORÓN	ASALADO	HIGUERILLA	CANTERAS	LOMAS
AREA (m ²)	1174,1	192,42 ₆	1367,95	770,23	385,21	1604,74 ₂
DIST1 km)	8,4 _{2,3,4,5,6}	13,2 _{1,3,4,5,6}	14,8 _{1,2,4,5,6}	20,4 _{1,2,3,5,6}	31,6 _{1,2,3,4,6}	36,8 _{1,2,3,4,5}
DIST3 (m)	102,21 _{2,6}	55,08 _{1,3,4,5,6}	124,26 _{2,6}	170,41 ₂	149,64 ₂	140,63 _{1,2,3}
DIST4 (m)	166 _{3,4,6}	171,33 _{3,4,6}	340,58 _{1,2}	346,47 _{1,2}	277	391,63 _{1,2}
DIST5 (m)	551,21 _{2,3,4,6}	469,25 _{1,3,4,5,6}	1085,79 _{1,2,4,5,6}	1878,35 _{1,2,3,5,6}	639,43 _{2,3,4,6}	1381,58 _{1,2,3,4,5}
PERT	2,05 _{4,5}	1,75 _{3,4,5}	2,58 ₂	2,82 _{1,2,6}	2,79 _{1,2,6}	2,1 _{4,5}
PEND	26,84 _{2,5,6}	15,42 _{1,3}	32,1 _{2,5,6}	25,88	15,71 _{1,3}	14,74 _{1,3}
ROC	24,21 ₂	64,58 _{1,3,4,6}	23,95 ₂	24,71 ₂	45,36	32,1 ₂
ORI1	0,42 ₄	0,17 ₄	0,95	1,29 _{1,2,5}	0,29 ₄	0,74
ORI2	2,32	1,12 _{3,4}	2,95 _{2,5}	2,97 ₂	1,68 ₃	1,92
ALTVG	1,55 _{5,6}	sin datos	1,58 _{5,6}	1,38 _{5,6}	2,23 _{1,3,4,6}	2,55 _{1,3,4,5}
%ORNITO	64,03 ₃	63,41 ₃	49,34 _{1,2,4,5}	57,71 ₃	62,67 ₃	58,41

Tabla 2. Variables estudiadas para cada grupo de rodales. Se muestran los valores medios no transformados. Los subíndices indican diferencias significativas entre columnas (grupos) para datos transformados, p<0,05.

Table 2. Variables studied for each group of fragments. The mean values untransformed are showed. The sub-indexes indicate significant differences between columns (groups) for data untransformed, p<0,05.

Resultados

Los rodales mostraron un estrato arbóreo de *Ol. europaea* en un 85 %, de *Cr. monogyna* y *Q. rotundifolia* en un 17%, y de *Ce. siliqua* en un 8% (propios de bosques). En el estrato arbustivo, dominaron *Pi. lentiscus* (80% de los rodales), *As. acutifolius* (74%), *Ph. purpurea* (72%), *R. lycioides* subsp *oleoides* (64%), *Q. coccifera* (56%), *Asparagus albus* L. (52%), *Ci. albidus* (49%) y *Daphne gnidium* L. (47%) (propios de lentiscas). Como trepadoras destacaron *Ru. peregrina* (49%), *Ar. baetica* (46%), *S. aspera* (46%) y *Lonicera implexa* Aiton (25%) (Anexo II).

En el grupo de rodales más cercano a la sierra estuvieron más representadas *Q. rotundifolia*, *As. acutifolius*, *Osyris alba* L., *L. implexa*, *Pi. lentiscus*, *Rhamnus alaternus* L. y *S. aspera* (propias de bosques), y en el grupo más alejado *Ol. europaea*. *Ar. baetica* estuvo más representada en el grupo de Canteras, *Chamaerops humilis* L. y *T. capitata* en el grupo de Higuera y *M. graeca* y *Rosmarinus officinalis* L. en el grupo de Arroyo Salado (ASalado)(propias de matorrales).

Los rodales presentaron tamaños entre 9 y

16.242 m². Los grupos de rodales no difirieron en el tamaño de los rodales, salvo Morón con Lomas, y sí en las otras variables ambientales y de distancia (Tabla 2). El número de especies, NSP, mostró correlación positiva significativa con el AREA, ORI1, ORI2, PERT, HA y negativa con DIST1 (Tabla 1). Por otro lado, el AREA presentó correlación positiva con ORI1, ORI2, PERT, HA, DIST5, DIST4 y negativa con DIST2 y ROC.

El análisis de regresión múltiple (Tabla 3) señaló que la riqueza de especies leñosas de los rodales aumenta con el AREA y disminuye con el incremento de la distancia a la zona de Sierra (DIST1) y de la distancia a los otros rodales dentro del grupo (DIST5) ($R^2_{aj}=0,613$, $p<0,001$). El mismo resultado mostró el ARM para la riqueza de especies ornitócoras ($R^2_{aj}=0,494$, $p<0,001$), sin embargo en las no-ornitócoras ($R^2_{aj}=0,54$, $p<0,001$) no tuvo entrada significativa la variable DIST5 (Tabla 4).

En el caso de la riqueza total de especies al eliminar la variable AREA del ARM las variables ambientales ORI1, PERT, ALTVG tuvieron entrada positiva significativa y entrada negativa la variable DIST1 (Tabla 3), aunque explicando una varianza menor ($R^2_{aj}=0,373$, $p<0,001$).

ECUACIÓN DE REGRESIÓN						
GRUPOS	MODELO 1	R ² _{adj}	p-valor	MODELO 2	R ² _{adj}	p-valor
LOMAS (n=19)	S=-5,499+6,088AREA	0,540	0,001	S=8,631+17,089ORI1	0,371	0,003
CANTERAS (n=14)	S=-4,189+6,046AREA	0,352	0,019	S=14,43-44,048ROC	0,286	0,035
HIGUERILLA (n=17)	S=-0,859+3,30AREA+1,816ALTVG	0,753	0,001	S=5,42+0,806ORI1+1,768ALTVG	0,709	0,001
ASALADO (n=19)	S=-6,142+8,373AREA	0,516	0,001	S=12,529+17,376ORI1	0,164	0,048
MORÓN (n=12)	S=3,152+5,341AREA-6,658PERT	0,676	0,003	S=-31,903+28,067ORI1+16,386DIST5	0,629	0,005
MONTELLANO (n=19)	S=-6,532+9,75AREA	0,775	0,001	S=-59,785+34,727PERT+4,489ALTVG+27,109DIST4	0,736	0,001
TODAS (n=100)	S=20,28+7,13AREA-10,49DIST1-3,98DIST5	0,613	0,001	S=21,71+12,11ORI1-14,59DIST1+9,63PERT+2,52ALTVG	0,373	0,001

Tabla 3. Ecuaciones de regresión múltiples *passo a passo* para el conjunto de todos los rodales y para cada grupo de rodales. Modelo 1 considerando todas las variables, modelo 2 excluyendo la variable AREA. Se eliminó la variable DIST2 por colinealidad. Se muestran las variables en orden de entrada significativa. S es abreviatura de riqueza, n el número de fragmentos estudiado en cada grupo, las demás abreviaturas en el texto.

Table 3. Stepwise multiple regression equations for all the fragments and for each group of fragments. Model 1 including all the variables, model 2 excluding the area variable. DIST2 was eliminated for collinearity. The variables are shown in order of significant input. S is abbreviation of species richness, n the number of fragments studied in each group, see in the text the other abbreviations.

Nº ESPECIES	ECUACIÓN DE REGRESIÓN	R ² _{adj}	p-valor
ORNITÓCORAS	S=14,71+2,84AREA-4,50DIST1-3,06DIST5	0,494	0,001
NO-ORNITÓCORAS	S=4,31+4,32AREA-7,09DIST1	0,540	0,001

Tabla 4. Ecuaciones de regresión múltiple *passo a passo* para el conjunto de todos los rodales considerando el número de especies ornitócoras y el número de especies no-ornitócoras. Se muestran las variables en orden de entrada significativa.

Table 4. Stepwise multiple regression equations for all the fragments considering the number of ornithochorous species and the number of non-ornithochorous species. The variables are showed in order of significant input.

Al estudiar cada grupo de rodales por separado, la variable AREA fue la única que explicó significativamente la riqueza de especies en cada grupo. Y cuando se excluyó la variable AREA del ARM otras variables ambientales tuvieron entrada significativa explicando la riqueza de especies, aunque con varianzas menores (Tabla 3).

Las parcelas de Sierra presentaron una relación especies-área significativa ($R^2_{aj}=0,809$, $p<0,001$). Y la representación de la relación especies-área de los rodales frente a las parcelas no fragmentadas de la Sierra reflejó el efecto de la fragmentación (Fig. 2), presentando los rodales menor riqueza de especies que las parcelas del mismo tamaño de la sierra.

Al representar en la misma gráfica la relación especies-área de cada uno de los grupos de rodales se observó el efecto de la distancia en el empobrecimiento de los fragmentos (Fig. 3), donde los rodales de igual tamaño presentaron menor riqueza de especies cuanto más alejados estaban de la Sierra. También mostró que los grupos de rodales presentaban pendientes muy similares pero con valores de mayor empobrecimiento a medida que aumentaba su distancia de la Sierra. Este efecto distancia también se observó en ornitócoras y no-ornitócoras (Tabla 4) y reflejó cómo los grupos de rodales se empobrecen en ambos grupos de plantas a medida que se alejan de la Sierra. Así, en los rodales más cercanos a la Sierra se incrementaron la presencia de *Q. rotundifolia*, *L. implexa*, *Ox. alba*, *Rh. alaternus*, *Coronilla juncea* L., *Rubus ulmifolius* Schott y *Ulex parviflorus* Poret entre otras, y aparecieron novedades como *Arbutus unedo* L., *Viburnum tinus* L., *Myrtus communis* L., *Ruscus aculeatus* L., *Globularia alypum* L y *Ditrichia viscosa* (L) Greuter entre otras (Anexo II).

Pendientes de las regresiones

El valor de z en los rodales fue de 0,264 y en la Sierra de 0,216, no siendo significativamente diferentes ($t=1,0811$, $p=0,2$; Fig. 2). Las pendientes de las rectas de regresión para los grupos de rodales estuvieron entre 0,161 y 0,314 y no mostraron diferencias significativas entre Lomas, Canteras, Higuera y Morón (en todos los casos $p>0,05$) y sí con ASalado y Montellano (en todos los casos $p<0,05$), no aumentando la pendiente con el aislamiento.

En cuanto a la vagilidad, las pendientes de la

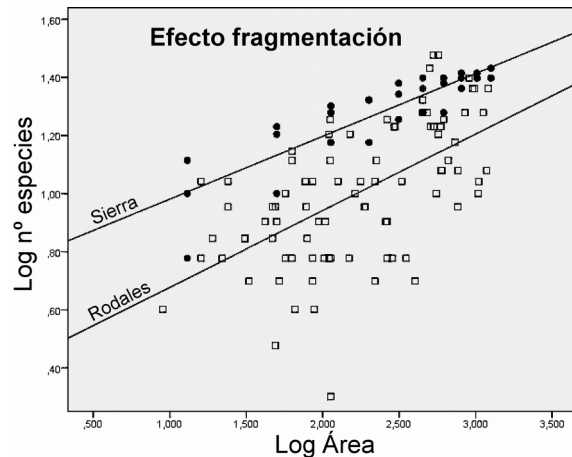


Figura 2. Efecto fragmentación. Relación especies-área en rodales frente a parcelas de Sierra. Se comparan tamaños de áreas similares excluyéndose los rodales mayores. $N=87$ rodales y parcelas de sierra $n=30$. $p<0,001$ para ambas regresiones.

Figure 2. Fragmentation effect. Species-area relationship in fragments (rodales) versus plots of Sierra. Areas of similar sizes are compared excluding the larger fragments. $N=87$ rodales and $n=30$ plots of sierra. $p<0,001$ for both regressions.

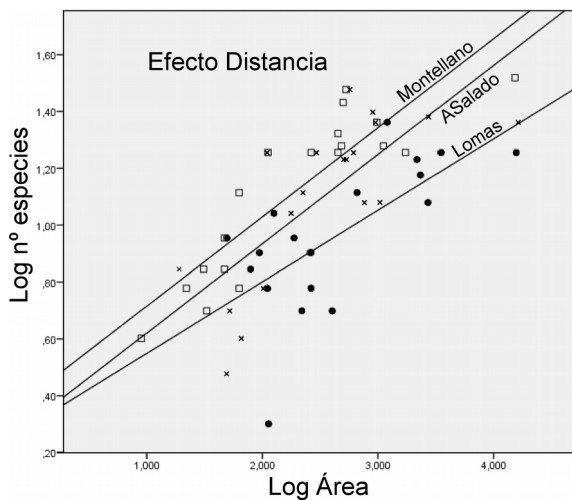


Figura 3. Efecto distancia. Relación especies-área en diferentes grupos de rodales. $p<0,001$ para todas las regresiones. Ver en tabla 2 y figura 1 la distancia entre los grupos y la Sierra.

Figure 3. Distance effect. Species-area relationship in different groups of fragments. $p<0,001$ for all the regressions. See in table 2 and figure 1 the distance between the groups and the Sierra.

relación especies-área para las especies no-ornitócoras fueron mayores que las de ornitócoras para todos los grupos de rodales pero sólo mostraron significación en Lomas ($t=4,319$, $p<0,001$), Higuera ($t=3,717$, $p<0,001$), Morón ($t=2,083$, $p<0,025$) y Montellano ($t=3,634$, $p<0,001$) y no mostraron diferencias significativas en Canteras ($t=0,182$, $p>0,4$) y ASalado ($t=1,194$, $p>0,1$), ni tampoco en la zona no fragmentada de la Sierra ($t=0,311$, $p>0,6$).

Composición

El porcentaje de plantas leñosas ornitócoras en la Sierra fue de 41,45% (SD= 8,39, N=30) y no varió con el tamaño de las parcelas ($\chi^2=0,875$, $p=0,831$). En los rodales el porcentaje medio de ornitocoria fue de 58,83% (SD=16,4, N=100) y no hubo diferencias significativas entre los grupos de rodales excepto en ASalado ($U<89,0$, $p<0,021$) (Tabla 2). Sin embargo, el porcentaje de ornitocoria en los rodales decreció con el incremento del área ($r_s=-0,500$, $p<0,001$; Tabla 1). Los rodales más pequeños tuvieron un porcentaje de ornitocoria de 69,22% (SD=17,4, N=32) siendo significativamente mayor que el porcentaje de los rodales de tamaños mayores (en todos los casos $p<0,012$). Y el porcentaje de ornitocoria en los rodales fue mayor que los encontrados en las parcelas de sierra para todos los tamaños (en todos los casos $p<0,048$; Fig. 4). La figura 5 muestra el número medio de especies ornitócoras por intervalos de área en rodales frente a las parcelas de Sierra, y la figura 6 manifiesta el efecto de la distancia en el empobrecimiento de especie ornitócoras en los grupos de rodales que ya evidenció el ARM (Tabla 4).

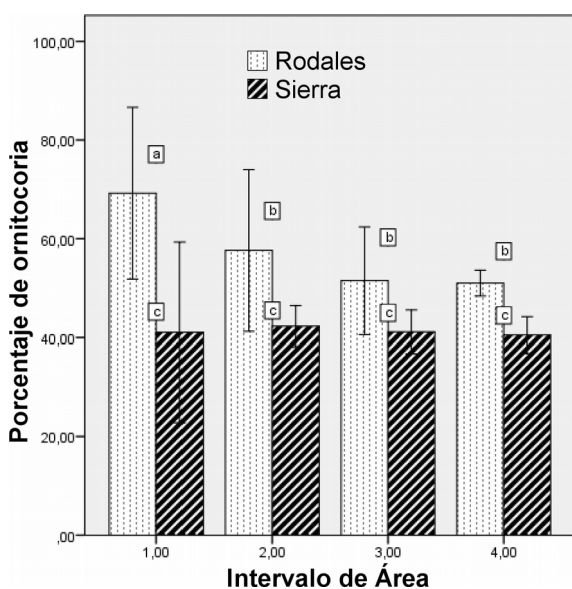


Figura 4. Porcentaje de ornitocoria (media \pm desviación estandar) por intervalos de área en rodales versus parcelas de Sierra. Los intervalos de área representados son: 1 \leq 100 m², 2 entre 101 y 500 m², 3 entre 501 y 1.000 m² y 4 entre 1.001 y 1.257 m². Letras diferentes indican diferencias significativas $p<0,05$.

Figure 4. Percentage of ornithochory (mean \pm standard deviation) by intervals area in fragments versus plots of sierra. The intervals area represented are: 1 \leq 100 m², 2 between 101 and 500 m², 3 between 501 and 1.000 m² and 4 between 1.001 and 1.257 m². Different letters indicate significant difference $p<0,05$.

	TEST DE MANTEL		
	TODAS LAS ESPECIES	ORNITÓCORAS	NO ORNITÓCORAS
ENTRE GRUPOS	-0,441 n.s.	-0,520 *	-0,255 n.s.
LOMAS	-0,371 **	-0,308 **	-0,289 *
CANTERAS	0,088 n.s.	-0,020 n.s.	0,180 n.s.
HIGUERILLA	-0,265 **	-0,170 n.s.	-0,234 *
ASALADO	-0,183 n.s.	-0,091 n.s.	-0,238 n.s.
MORÓN	-0,040 n.s.	-0,032 n.s.	-0,060 n.s.
MONTELLANO	-0,082 n.s.	0,148 n.s.	-0,112 n.s.

Tabla 5. Test de Mantel. Coeficientes de correlación entre la similitud florística y la distancia, entre los grupos de rodales y dentro de cada grupo de rodal. *** significativo para $p<0,001$; ** $p<0,01$; * $p<0,05$; ns no significativo.

Table 5. Mantel's test. Correlation coefficients (Spearman) among floristic similarity and the distance, between and within each group of fragments. *** significant for $p<0,001$; ** $p<0,01$; * $p<0,05$; ns non-significant.

El test de Mantel (Tabla 5) reflejó que la semejanza florística entre los grupos de rodales está correlacionada negativamente con la distancia sólo cuando se consideran las especies ornitócoras ($r=-0,520$, $p=0,043$) y no para las especies no-ornitócoras ($r=-0,255$, $p=0,359$). Así la distancia entre los grupos de rodales mostró ser una barrera insalvable para las especies no-ornitócoras, donde cada grupo de rodal presentó una composición diferente, y un filtro para las ornitócoras que presentaron mayor semejanza.

Sin embargo, el análisis de Mantel dentro de cada grupo de rodal fue no significativo en la mayoría de los casos ($p>0,05$), mostrando que la semejanza florística entre los rodales dentro de un grupo de rodales no está correlacionada con la distancia. Sólo el grupo Lomas presentó correlación negativa con la distancia para las dos categorías ($r=-0,308$, $p=0,005$ en ornitócoras; $r=-0,289$, $p=0,025$ en no-ornitócoras) e Higuierilla para la categoría no-ornitócoras ($r=-0,234$, $p=0,012$; Tabla 5). Cuando se comprobó si en estos grupos de rodales existía correlación entre las variables AREA y DIST solo se encontró correlación en Lomas con la variable DIST 5 ($r_s=-0,566$, $p=0,012$), lo que indicaba que los rodales más grandes eran los más cercanos entre sí y podían explicar la semejanza florística más que como un reflejo de la distancia como causa del tamaño del rodal.

Anidamiento

El programa ANINHADO mostró en todos los grupos de rodales un patrón anidado para los dos

tipos de métricas T^a y NODF (Tabla 6), significativa frente a los dos modelos nulos. Al considerar dentro de cada grupo de rodal las dos categorías de dispersión, ornitócoras y no-ornitócoras, la Temperatura fue más baja y el valor de NODF más alta indicando mayor grado de anidamiento cuando estas dos categorías se separaban. En ASalado y Montellano las especies no-ornitócoras presentaron T^a más altas, menor anidamiento, que considerando todas las especies juntas, pero significativas. Y en Lomas y ASalado los valores de NODF fueron más bajos para las no-ornitócoras pero aún significativa, indicando menor anidamiento que cuando se consideran todas las especies juntas.

La tabla 7 muestra las variables que fueron correlacionadas con el orden de anidamiento para cada grupo de rodales. Todos los grupos de rodales presentaron correlación con el AREA (en todas $p < 0,05$). Higuierilla, ASalado y Montellano mostraron correlación muy alta con la variable AREA (en todas $p < 0,001$), pero también Higuierilla presentó correlación muy alta con ORI1 ($p < 0,001$) y Montellano con PERT ($p < 0,001$). Lomas presentó correlación más alta con ORI1 ($p < 0,001$) y Cantera con ROC ($p = 0,017$). Cuando se correlacionaron los patrones anidados de los grupos de rodales considerando las dos categorías de dispersión, ornitócoras y no-ornitócoras, los resultados fueron los mismos, salvo para las ornitócoras de Lomas y Morón que no presentaron correlación con ninguna variable (en ambas $p > 0,05$).

El anexo II señala las especies que aparecieron como idiosincrásicas, donde podemos destacar tres categorías: especies idiosincrásicas con representación muy alta en el grupo de rodales (*As. acutifolius*, *Pi. lentiscus*), con representación muy

escasa (*Ab. unedo*, *Phyllirea angustifolia* L., *Phyllirea latifolia* L., *Q. rotundifolia* entre otras) y con representación intermedia (*Anagyris foetida* L., *Ar. baetica*, *Mi. graeca*, *Phagnalon sordidum* (L.) Rchb. entre otras).

Discusión

Relación especies-área

El ARM muestra que la riqueza de especies leñosas en los rodales aumenta con el incremento del AREA y disminuye con el aislamiento (DIST1, DIST5). Si analizamos cada grupo de rodal por separado observamos que la riqueza de especies aumenta con relación a una o más variables ambientales (Tabla 3), pero cuando incluimos la variable AREA en la regresión esta siempre explica una varianza mayor. Esto indica que en cada grupo de rodal existe la influencia de una variable ambiental, sin embargo, el área es el mejor predictor en todos los casos.

	TODAS LAS ESPECIES		ORNITÓCORAS		NO ORNITÓCORAS	
	T^a	NODF	T^a	NODF	T^a	NODF
LOMAS	18,23	56,74	11,28	60,1	17,53	46,02
CANTERAS	19,39	35,71	17,31	55,85	9,2	56,43
HIGUERILLA	28,7	32,07	23,39	56,12	26,39	32,24
ASALADO	15,54	60,63	11,26	63,25	22,11	31,67
MORÓN	35,93	24,99	27,08	45,87	26,02	31,58
MONTELLANO	19,58	30,4	20,59	53,66	22,62	39,77

Tabla 6. Valores de anidamiento (T^a y NODF) en los grupos de rodales para todas las especies, ornitócoras y no-ornitócoras. Todos los valores son significativos para los dos modelos nulos (ver texto) $p < 0,05$.

Table 6. Values of nestedness (T^a and NODF) in the groups of fragments for all the species, ornithochorous and non-ornithochorous species. All the values are significant for the two null models (see text) $p < 0,05$.

	AREA	ORI1	ORI2	ROC	DIST5	PERT	HA
LOMAS	-0,634**	-0,686***	-0,505*	n.s.	n.s.	n.s.	-0,642**
CANTERAS	-0,594*	n.s.	n.s.	0,624*	n.s.	n.s.	n.s.
HIGUERILLA	-0,757***	-0,820***	-0,752**	n.s.	n.s.	n.s.	-0,824***
ASALADO	-0,754***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
MORÓN	-0,715**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
MONTELLANO	-0,897***	n.s.	n.s.	n.s.	-0,543*	-0,762***	n.s.

Tabla 7. Resultados de la correlación de Spearman entre el orden de anidamiento y las variables estudiadas. *** significativo para $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns no significativo.

Table 7. Spearman's results correlation between the order of nestedness and the variables studied. *** significant for $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ns non-significant.

La relación especies-área es una de las pocas leyes aceptadas en ecología y en biogeografía aunque su causa es discutida (véase Gotelli & Graves 1996, Connor & McCoy 2001). La hipótesis de diversidad de hábitats (Williams 1943) postula que al aumentar el área aumenta el número de hábitats y con ello el número de especies que soporta cada hábitat. Nuestro estudio refleja que el AREA es un buen predictor de la heterogeneidad ambiental y que al aumentar el tamaño del rodal aumenta el número de orientaciones, disminuye la rocosidad aumentando el suelo disponible, y también incrementa la perturbación de ese rodal debido al uso humano.

La hipótesis de muestreo pasivo (Connor & McCoy 1979) está relacionada con que la probabilidad de que un individuo o especie se presente en un fragmento es proporcional al tamaño del fragmento y a la abundancia de las especies en la zona. Sin embargo, en este estudio las especies leñosas más representadas en los rodales son las de dispersión ornitócoras mientras que las más representadas en la Sierra son las de dispersión no-ornitócoras (Fig. 4).

La hipótesis del equilibrio (MacArthur & Wilson 1967) indica que la riqueza de especies es un equilibrio dinámico consecuencia de la extinción dependiente del área y de la inmigración dependiente del aislamiento. Nuestros datos corroboran tales dependencias del área y del aislamiento pero se requieren otras evidencias para aceptar la hipótesis (Gilbert 1980, Brown & Dinsmore 1988).

Aislamiento

La representación gráfica de la relación especies-área de los rodales frente a las parcelas no fragmentadas de la Sierra evidencia el efecto de la fragmentación (Fig. 2) y como los rodales están empobrecidos en relación a la Sierra. El efecto distancia (DIST1) es observable cuando representamos la relación especies-área de los diferentes grupos de rodales en la misma gráfica (Figs. 3 y 6) y observamos como los grupos de rodales se empobrecen a medida que están más alejado de la Sierra. El ARM muestra, además, la influencia positiva del agrupamiento de los rodales (DIST5) en la riqueza.

Es presumible que la variable DIST1 esté relacionada con el tiempo en que se originó la fragmentación, y por tanto, a mayor distancia mayor tiempo desde la fragmentación y de aislamiento

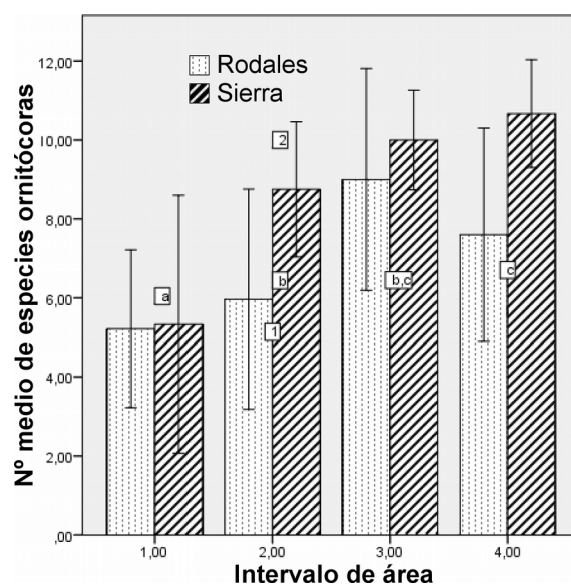


Figura 5. Número medio de especies ornitócoras (\pm desviación estándar) por intervalos de área en rodales y parcelas de sierra. En los rodales el intervalo 3 presentó diferencia significativa con 1 y 2. Letras diferentes indican diferencias significativas entre intervalos de área de sierra. Números diferentes indican diferencias significativas entre rodales y sierra para el mismo intervalo de área.

Figure 5. Average number of ornithochorous species (\pm standard deviation) by intervals area in fragments and plots of sierra. In the fragments the interval 3 showed significant difference with 1 and 2. Different letters indicate significant differences between intervals area of sierra. Different numbers indicate significant differences between fragments and sierra for the same interval area.

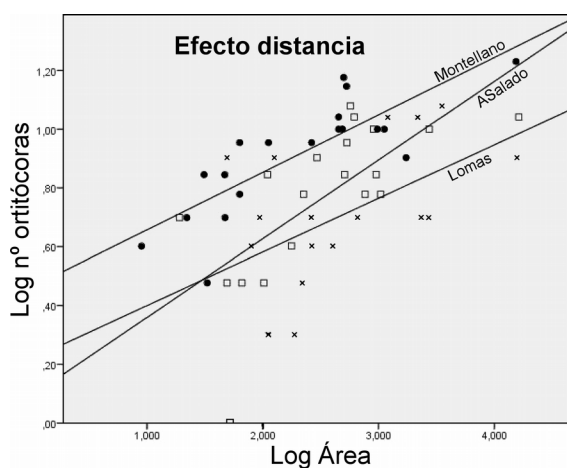


Figura 6. Efecto distancia en la riqueza de especies ornitócoras. Relación especies ornitócoras-área en diferentes grupos de rodales. $P < 0,025$ para todas las regresiones. Ver en tabla 2 y figura 1 la distancia entre los grupos y la Sierra.

Figure 6. Distance effect in ornithochorous species richness. Ornithochorous species-area relationship in different groups of fragments. $P < 0,025$ for all the regressions. See in table 2 and figure 1 the distance between groups and Sierra.

del grupo de rodales, donde han estado operando los procesos de extinción y de limitada colonización que han conducido al empobrecimiento. La variable DIST5 está relacionada con el agrupamiento de los rodales y el efecto rescate entre los fragmentos, así los rodales menos agrupados están más empobrecidos en especies leñosas.

Las pendientes de las relaciones especies-área de los diferentes grupos de rodales no mostraron que el valor de z aumentara con el aislamiento como postula el modelo de MacArthur & Wilson (1967), como tampoco que fuera mayor la pendiente en los rodales que en las zonas sin fragmentar de la Sierra (Lomolino 84, Brown & Lomolino 1998) lo que evidencia que no se verifica la hipótesis de equilibrio de M-W (1967) a pesar de la correlación de la riqueza con el área y el aislamiento.

Composición

Se ha argumentado que la vagilidad de los organismos, su mayor capacidad de moverse entre los fragmentos o islas, lleva a suavizar el valor de z (Lomolino 84, Wilcox *et al.* 1986). Cuando se separan las plantas leñosas según la capacidad de dispersión, las ornitócoras presentaron valores de z más bajos que las especies no-ornitócoras en todos los grupos de rodales, confirmando la hipótesis.

En la Sierra el porcentaje de plantas ornitócoras no varió con el tamaño de la parcela muestreada y fue menor que en los rodales de igual tamaño. Los grupos de rodales presentaron un porcentaje de ornitocoria similar, salvo ASalado con un valor menor posiblemente debido a un menor aislamiento al estar cercano a una ribera, posible fuente de origen de las especies no-ornitócoras. El porcentaje de ornitocoria en los rodales no estuvo correlacionado con la distancia pero sí negativamente con el AREA de los fragmentos.

Los rodales más pequeños presentaron porcentajes de ornitocoria mayores que se van diluyendo con el aumento del tamaño del rodal. El hecho de que las especies con una dispersión por aves estén favorecidas en los rodales frente a aquellos taxones que tienen otro tipo de dispersión es debido a que en un campo de herbáceas donde prácticamente no hay sombra, cobijo o posadero, la existencia de una mancha de vegetación perenne es fácilmente visible y visitada por aves (Alcántara *et al.* 2000), principales vectores de dispersión

(Herrera 2001, 2004). La época de fructificación de estas especies vegetales coinciden principalmente con el periodo otoño-invierno (Valdés *et al.* 1987, Pérez Latorre & Cabezudo 2002), época en que los campos de cultivos están arados y la campiña presenta un paisaje desértico sin una brizna de hierba, y donde los recursos alimenticios de artrópodos para las aves invernantes son escasos. Así, mientras que las aves granívoras se concentran en esta estación en las zonas agrícolas donde explotan el banco de semillas, las aves invernantes de dieta insectívoras-omnívoras se refugian en zonas de matorral (Tellería *et al.* 1992) desarrollando un cambio en la dieta donde la frugivoría tiene un papel destacado para su supervivencia (Herrera 2004, Hernández 2007). Los rodales más pequeños se han formado bajo la copa de un árbol que funciona como posadero u oteadero de aves, encontrando en ellos generalmente especies vegetales ornitócoras. A esto hay que sumar la baja probabilidad de llegada de especies con otro tipo de dispersión al ser áreas pequeñas y donde un campo de herbáceas (en la época de fructificación de otras especies como las anemócoras, etc.) puede estar funcionando además de como barrera como pantalla. Por todo esto, la ornitocoria está más representada en los rodales que en la Sierra, no porque lleguen más especies ornitócoras que en la Sierra (Fig. 5) sino porque llegan menos especies no-ornitócoras. Se ha documentado por Herrera & García (2009) que los árboles aislado poseen un papel importante en el mantenimiento de las interacciones planta-animal en paisajes fragmentados. Y son, además, importantes núcleos de generación por el alto número de semillas que superan el filtro de la depredación post-dispersiva (Bonet & Pausas 2004, Pausas *et al.* 2006). Estos árboles desempeñan papel de corredores a través del paisaje fragmentado y diluye el grado de aislamiento (Herrera & García 2009) donde la densidad del follaje siempre verde y los frutos promueven la llegada de los frugívoros (Alcántara *et al.* 2000).

Por tanto, para las especies leñosas ornitócoras una matriz dura (sentido Herrera *et al.* 2011), con una fisionomía, estructura, color y recursos muy diferentes, favorece la conectividad entre rodales por los frugívoros y que funcionen como vectores. El mayor beneficio de la endozoocoria no será el aumentar la germinación al pasar por el tracto digestivo sino el transporte a distancia (Santamaría *et al.* 2008), el de un transporte dirigido con

destino a un rodal mientras que las que no tienen este vector tendrán un destino muy azaroso y sin apenas posibilidad de colonización.

Esto explica que los grupos de rodales muestren una semejanza florística de las especies ornitócoras con la distancia, pero no cuando consideramos las especies no-ornitócoras que son muy dispares entre los grupos de rodales. Sin embargo, cuando observamos esa semejanza florística entre los rodales dentro de cada grupo no encontramos correlación con la distancia y eso se debe a que la distancia entre rodales es muy pequeña y el tamaño del rodal afecta en la composición en mayor medida.

Así, nosotros encontramos que los rodales presentan un efecto diana (Whitehead & Jones 1969) y a medida que aumenta el área incrementa la posibilidad de llegada de especies no-ornitócoras debido al mayor uso humano del rodal, por la llegada de ganado que también puede estar funcionando como vector (Ramos *et al.* 2006) o simplemente por la mayor posibilidad de llegada.

Anidamiento

Por tanto, los rodales presentan comunidades empobrecidas y es importante descubrir si es debido a procesos aleatorios o por procesos determinísticos que han operado desde la fragmentación. El test de anidamiento ha probado ser una importante herramienta para inferir patrones ecológicos, permitiendo identificar los gradientes que más influyen en la ocupación ordenada del lugar por las especies e identificar las especies que se desvían (idiosincráticas) de ese gradiente (Ulrich 2009).

En este estudio, todos los grupos de rodales presentan un patrón anidado y las especies de los rodales más pobres son un subgrupo, no aleatorio, de las especies encontradas en los rodales más ricos (Atmar & Patterson 1993, Patterson & Atmar 2000).

Una correlación del orden de anidamiento con el área ha sido considerado producto del proceso de "relajación" de los parches tras la fragmentación consecuencia de un mecanismo de extinción selectivo donde los fragmentos más pequeños pierden selectivamente las especies menos abundantes debido a procesos estocásticos (Patterson & Atmar 1986, 2000). También puede estar relacionado con la hipótesis de muestreo pasivo, donde las especies más abundantes tienen una mayor probabilidad de estar presentes en un rodal

simplemente por oportunidad (Cutler 1994, Tellería & Santos 1997). Sin embargo, el hecho de que las especies más representadas en los rodales (ornitócoras) corresponden a las especies menos frecuentes en las zonas de Sierra sugiere que esta hipótesis no se está dando. Otra causa relacionada con el área es la heterogeneidad ambiental. El hecho de que el orden de anidamiento en los grupos de rodales presente una correlación alta con algunas variables ambientales, y de ser el área un buen predictor de la heterogeneidad ambiental hace que esta hipótesis sea plausible. Por ello, nosotros esperaríamos que los rodales con menor diversidad ambiental estuvieran ocupados por especies generalistas y sólo en los rodales con mayor heterogeneidad ambiental aparecieran las especialistas (Honnay & Hermy 2000). Sin embargo, en los rodales más pequeños con una relación perímetro/área muy alta y un importante efecto frontera donde esperaríamos especies de estados sucesionales tempranos las que encontramos son especies ornitócoras que están asociadas a estados sucesionales tardíos (Pérez Latorre & Cabezedo 2002), no validando la hipótesis.

Que en los rodales exista una sobrerrepresentación de las especies ornitócoras con respecto a la Sierra y que las especies menos frecuentes sean las que tienen menor capacidad dispersiva sugiere la existencia de un efecto distancia. Patterson & Atmar (1986) creen que los procesos de colonización no pueden producir anidamiento, y Patterson (1990) que aunque se genere un patrón anidado debido a la colonización esto quedaría oscurecido en el tiempo por las sucesivas colonizaciones y/o extinciones. Sin embargo, Kadmon (1995) y Butaye *et al.* (2001) estudiando plantas han encontrado que la diferente capacidad de dispersión y de aislamiento de los fragmentos generan patrón anidado. Así, nosotros esperaríamos patrones de anidamiento sólo entre los taxones de pobre movilidad, es decir, en las no-ornitócoras. Sin embargo, ambos tipos de plantas generaron patrón anidado en los grupos de rodales y el orden de los anidamientos no presentaron correlación con las variables de aislamiento y sí con las variables ambientales y el AREA. Esto es debido a que la variable AREA es el factor principal que determina la composición y riqueza del rodal y los grupos de rodales están constituidos por rodales de diferentes tamaños. Para que el patrón anidado se debiera al aislamiento sería necesario que los rodales del grupo fueran del mismo tamaño, o

como en Montellano, donde la variable DIST5 está correlacionada con AREA y de ahí que muestre también correlación el orden de anidamiento con esta variable. Por tanto, en nuestro estudio los dos grupos de plantas se encuentran afectados por la extinción, desapareciendo del rodal las menos abundantes y siendo las más dispersivas las que se encuentran en más fragmentos debido al efecto rescate.

Las especies no-ornitócoras más representadas en los rodales fueron las especies más abundantes en la Sierra (*Q. coccifera*, *Ph. purpurea* y *Ci. albidus*) (obs. personal) y la hipótesis de muestreo pasivo podría explicar el patrón anidado. Los rodales más grandes parecen actuar como principales fuentes de dispersión pero hay ciertas especies que sólo aparecen en los rodales más próximos, tales como, *Pg. sordidum*, *T. capitata*, *Q. coccifera*, *Ar. baetica* y *Vinca difformis* Pourr. y que determinan su carácter idiosincrático.

En el caso de las especies ornitócoras, el patrón anidado puede ser debido a que las aves dispersantes concentran sus visitas en los rodales más grandes donde hay más recursos y cobijo, visitando menos los rodales pequeños donde la sobrerrepresentación de ornitócoras es por la escasez de las no-ornitócoras que no llegan. Así, los rodales más grandes son las principales fuentes de dispersión, donde las especies más productivas pueden ser las que más se dispersen y lleguen a más lugares estableciéndose allí donde escapan de la predación postdispersiva. Otra causa puede ser la preferencia de los dispersantes por los frutos de ciertas especies en detrimento de otras y que puede tener importancia en la configuración de las comunidades vegetales (Verdú & García-Fayos 2003, Hernández 2007) determinando su distribución desigual en este paisaje fragmentado.

Por tanto, en nuestro estudio las plantas difieren en su respuesta a la fragmentación y la capacidad de dispersión tiene importantes implicaciones. Las especies con dispersión a larga distancia son favorecidas para colonizar fragmentos y establecerse en ellos. De hecho, Montoya *et al.* (2008) han documentado para la península ibérica que las especies de árboles dispersados por animales son menos vulnerables a la deforestación que las dispersadas por viento. Y en el Valle del Guadalquivir Aparicio *et al.* (2008) han mostrado que las especies leñosas con dispersión a larga distancia son menos sensibles a la fragmentación, aunque

estos autores no discriminan entre vectores abiótico y biótico. Por el contrario, Alados *et al.* (2010), en ambiente semiáridos del sureste de la península ibérica, han encontrado que las especies dispersadas por vectores bióticos son las más sensibles a la fragmentación debido posiblemente a la falta de dispersores en los fragmentos pequeños a causa de la escasez de atrayentes. Sin embargo, estos últimos autores encontraron en los fragmentos más aislados mayor abundancia de las especies que tienen un tipo de dispersión más restringida y que corresponde con las más comunes en esos ecosistemas semiáridos.

En nuestro estudio, son las plantas leñosas dispersadas por pájaros las menos vulnerables a la fragmentación y eso es debido a que la dispersión de semillas por estos vectores son dirigidas a los ambientes adecuados frente a la azarosidad de las dispersadas por viento. Estos dispersores permiten aumentar la conectividad entre los fragmentos a pesar de la distancia (Herrera & García 2009). Entre los árboles el único que presentó individuos jóvenes en los rodales fue *Ol. europaea* evidenciando que los demás árboles no estaban siendo reclutados y que la tendencia en el tiempo apunta hacia rodales matorralizados con la única presencia de esta especie arbórea.

Idiosincrásicas

Las especies idiosincrásicas son aquéllas que hacen decrecer el grado de anidamiento (Atmar & Patterson 1993), bien por aparecer en parches pobres donde no se esperan o por estar ausentes en los parches más ricos, desviándose del gradiente ecológico que explica el patrón anidado (Ulrich 2009). Puede deberse a requerimientos ecológicos y aparecer en esos lugares donde las características ambientales lo posibilitan (Florencio *et al.* 2011, Sebastián *et al.* 2012). En este estudio, sin embargo, encontramos tres tipos de especies idiosincrásicas (Anexo II): a) especies muy abundantes en el grupo de rodales, b) especies muy escasas y, c) especies con representación intermedia.

a) Entre las especies idiosincrásicas con alta representación en el grupo de rodales encontramos *As. acutifolius* y *Pi. lentiscus*. Son especies que aparecen en casi todos los rodales pero también en los rodales más pequeños del grupo donde no son esperados y que los caracterizan como idiosincrásicas. Esto puede ser debido a la cercanía que posibilita su colonización inde-

pendientemente del tamaño del rodal y a las altas capacidades dispersivas de estas especies.

- b) Entre las especies idiosincrásicas con muy poca representación en el grupo de rodales encontramos *Ab. unedo*, *Py. angustifolia*, *Py. latifolia*, *Q. rotundifolia* y *Rh. alaternus*. Son especies que al estar poco representada en el grupo de rodales sólo se esperarían en los rodales más grandes pero que aparecen en los de otro tamaño, lo que indican que son especies vestigiales de la fragmentación, remanentes de edad longevas y con nula capacidad de colonización a pesar de poseer dispersión ornitócora.
- c) Entre las especies idiosincrásicas con representación intermedia aparecen *An. foetida*, *Ar. baetica*, *Asparagus aphyllus* L., *Mi. graeca*, *Pg. sordidum*, *Q. coccifera*, *V. difformis*, *Clematis cirrhosa* L., *Ci. albidus* y *T. capitata*. Estas especies sólo aparecieron en rodales cercanos entre sí independientemente del tamaño del rodal e indican dispersión a corta distancia o que son vestigiales de un fragmento único más grande. La mayoría de estas especies han sido catalogadas en otros estudios (Alados *et al.* 2009, 2010) de dispersión restringida al carecer de adaptaciones para dispersión a larga distancia. En el caso de *Pg. sordidum* y *Cl. cirrhosa*, el tipo de dispersión por viento las hace muy azarosa y de ahí que las encontremos en los rodales más cercanos entre sí. Y, en el caso de *Q. rotundifolia*, sólo aparecieron adultos, lo que evidencia que no se esté dando procesos de regeneración, por lo que deben ser especies vestigiales muy vulnerables a la fragmentación.

Conservación

Nuestros resultados demuestran que las especies arbóreas con dispersión no-ornitócora no están siendo reclutadas y los fragmentos tienden hacia la matorralización. Las especies leñosas con dispersión no-ornitócora son las más vulnerables a la fragmentación debido a la impredecibilidad de su dispersión. Y los fragmentos de vegetación más grandes aunque guardan una mayor diversidad de especies no presentan la totalidad, y algunas especies tras la fragmentación han quedado recluidas en los parches de vegetación más pequeños y están destinadas a desaparecer debido a su limitada capacidad dispersiva. Por ello, se sugiere la protección de estos fragmentos al guardar remanentes de la vegetación primigenia y que por tanto, tiene

gran valor conservacionista y biogeográfico.

Agradecimientos

Este estudio se inició en los años de estudiante en la Universidad de Sevilla, en la asignatura de Geobotánica del profesor Dr. Juan Arroyo, con la colaboración de Daniel Reyes y Jesús Fernández sin los cuales no hubiera sido posible realizarlo. Agradezco a Leónidas, Rebeca y a un revisor anónimo sus útiles aportaciones a este texto.

Referencias

- Alados CL, Navarro T, Komac B, Pascual V, Martínez F, Cabezudo B & Pueyo Y. 2009. Do vegetation patch spatial patterns disrupt the spatial organization of the species?. *Ecological Complexity* 6: 197-207.
- Alados CL, Navarro T, Komac B, Pascual V & Rietkerk M. 2010. Dispersal abilities and spatial patterns in fragmented landscapes. *Biological Journal of the Linnean Society* 100: 935-947.
- Alcántara JM, Rey PJ, Valera F & Sanchez-La Fuente AM. 2000. Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. *Ecology* 81: 1937-1950.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD & Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 177: 1227-1239.
- Aparicio A, Albaladejo RG, Olalla-Tárraga MA, Carillo LF & Rodríguez MA. 2008. Dispersal potentials determine responses of woody plant species richness to environmental factors in fragmented Mediterranean landscapes. *Forest Ecology and Management* 253: 2894-2906.
- Atmar W & Patterson BD. 1993. The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia* 96: 373-382.
- Atmar W & Patterson BD. 1995. The Nestedness Temperature Calculator: visual basic program, including 294 presence absence matrices. AICS Research, Inc., Chicago: University Park, NM and the Field Museum.
- Bennett AF & Saunders DA. 2010. Habitat fragmentation and landscape change. En *Conservation Biology for all* (Sodhi NS & Ehrlich PR, eds). Oxford: Oxford University Press, pp. 88-104.
- Bonet A & Pausas JG. 2004. Species richness and cover along a 60-year chronosequence in old-fields of southeastern Spain. *Plant Ecology* 174: 257-270.
- Brown JH & Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- Brown JH & Lomolino MV. 1998. *Biogeography*. 2nd edn. Massachusetts: Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Brown M & Dinsmore JJ. 1988. Habitat islands and the equilibrium theory of island biogeography: testing some predictions. *Oecologia* 75: 426-429.

- Butaye J, Jacquemyn H & Hermy M. 2001. Differential colonization causing non-random forest plant community structure in a fragmented agricultural landscape. *Ecography* 24: 369-380.
- Carlquist S. 1974. *Island biology*. New York: Columbia University Press.
- Connor EF & McCoy ED. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113: 791-833.
- Connor EF & McCoy ED. 2001. Species-area relationships. En *Encyclopedia of biodiversity*, Vol. 5, (Levin SA, ed). San Diego: Academic Press, pp. 393-411.
- Cutler AH. 1994. Nested biotas and biological conservation: metrics, mechanisms, and meaning of nestedness. *Landscape and Urban Planning* 28: 73-82.
- De Cáceres M, Font X, García R & Oliva F. 2003. B-VegAna, un paquete de programas para la gestión y análisis de datos ecológicos. VII Congreso Nacional de la Asociación Española de Ecología Terrestre. Barcelona. Julio, 2003. pp 1484-1497. Disponible en: <http://www.biodiver.bio.ub.es/vegana/catala/index.html>.
- Ewers RM & Didham RK. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81: 117-142.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Fernández-Alés R, Martín A, Ortega F & Alés E. 1992. Recent changes in landscape structure and function in a mediterranean region of SW Spain (1950-1984). *Landscape Ecology* 7: 3-18.
- Florencio M, Díaz-Paniagua C, Serrano L & Bilton DT. 2011. Spacio-temporal nested patterns in macroinvertebrate assemblages across a pond network a wide hydroperiod range. *Oecologia* 166: 469-483.
- Geri F, Amici V & Rochini D. 2010. Human activity impact on the heterogeneity of a Mediterranean landscape. *Applied Geography* 30: 370-379.
- Gilbert FS. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography* 7: 209-235.
- Gotelli NJ & Graves GR. 1996. *Null models in ecology*. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Guimarães PR & Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for a large of metrics. *Environmental Modelling and Software* 21:1512-1513. Disponible en <http://www.guimaraes.bio.br>.
- Hernández A. 2007. Alimentación de aves frugívoras en setos y bordes de bosques del norte de España: importancia de algunas especies de plantas en invierno y primavera. *Ecología* 21: 145-156.
- Herrera CM. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Herrera CM. 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in mediterranean woody plants. *The American Naturalist* 140: 421-446.
- Herrera CM. 2001. Dispersión de semillas por animales en el Mediterráneo: ecología y evolución. En *Ecosistemas Mediterráneos. Análisis funcional* (Zamora R & Puignare FI, eds). Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas, pp. 125-152.
- Herrera CM. 2004. Ecología de los pájaros frugívoros ibéricos. En *La ornitología hoy. Homenaje al Profesor Francisco Bernis Madrazo* (Tellería JL., ed.). Madrid. Universidad Complutense, pp. 127-153.
- Herrera JM & García D. 2009. The role of remnant trees in seed dispersed through the matrix: being alone is not always so sad. *Biological Conservation* 142: 149-158.
- Herrera JM, García D, Morales JM. 2011. Matrix effects on plant-frugivore and plant-predator interactions in forest fragments. *Landscape Ecology* 26: 125-135.
- Honnay O, Hermy M & Coppin P. 1999. Nested plant communities in deciduous forest fragments: species relaxation or nested habitats?. *Oikos* 84: 119-129.
- Honnay O & Hermy M. 2000. Nested subset analysis as a tool for characterizing plant community composition in Flemish woodlands. *Proceedings IAVS symposium*: 357-360.
- Hu G, Feeley KJ, Wu J, Xu G & Yu M. 2011. Determinants of plant species richness and patterns of nestedness in fragmented landscapes: evidence from land-bridge islands. *Landscape Ecology* 26: 1405-1417.
- IGME. 1985a. Mapa geológico de España (1:50.000) El Coronil-1020. IGME. Madrid. Disponible en <http://www.info.igme.es/cartografia/magna50.asp?hoja=1020> (accedido el 29-XI-2015).
- IGME. 1985b. Mapa geológico de España (1:50.000) Montellano-1035. IGME. Madrid. Disponible en <http://www.info.igme.es/cartografia/magna50.asp?hoja=1035> (accedido el 29-XI-2015).
- Jongman RHG. 2002. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and Urban Planning* 58: 211-221.
- Kadmon R. 1995. Nested species subsets and geographic isolation: a case study. *Ecology* 76: 458-465.
- Laurance WF. 2008. Theory meets reality: how habitat fragmentation research has transcended island biogeographic theory. *Biological Conservation* 141: 1731-1744.
- Lomolino MV. 1984. Mammalian island biogeography: effects of area, isolation and vagility. *Oecologia* 61: 376-382.
- MacArthur RH & Wilson EO. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.
- Martin TE. 1981. Species-area slope and coefficients: a caution on their interpretation *The American Naturalist* 118: 823-837.
- Martínez-Morales MA. 2005. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: the case of cloud forests birds. *Oikos* 108: 634-642.
- McIntyre S & Hobbs R. 1999. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology* 13: 1282-1292.
- Montoya D, Zavala MA, Rodríguez MA & Purves DW.

2008. Animal versus wind dispersal and robustness of tree species to deforestation. *Science* 320: 1502-1504.
- Patterson BD. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of specie composition. *Oikos* 59: 330-342.
- Patterson BD & Atmar W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 65-82.
- Patterson BD & Atmar W. 2000. Analyzing species composition in fragments. En *Isolated vertebrate communities in the tropics* (Rheimual G, ed). Bonn: Bonner Zoologisches Monographien, pp. 93-108.
- Pausas JG, Bonet A, Maestre FT & Climent A (2006) The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica* 29: 346-352.
- Pérez Latorre AV & Cabezudo B. 2002. Use of monocharacteristic growth forms and phenological phases to describe and differentiate plant communities in Mediterranean-type ecosystems. *Plant Ecology* 161: 231-249.
- Piessens K, Honnay O, Nackaerts K & Hermy M. 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue effect?. *Journal of Biogeography* 31: 1683-1692.
- Ramos ME, Robles AB & Castro J. 2006. Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (Cistaceae): from seed ingestion to early seedling establishment. *Plant Ecology* 185: 97-106.
- Rosenberg MS & Anderson CD. 2011. Pattern analysis, spatial statistics and geographic exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2: 229-232. Disponible en www.passagesoftware.net.
- Santamaría L, Larrinaga AR & Rodríguez-Pérez J. 2008. La ecología espacial como punto de encuentro entre la ecología animal y vegetal. Modelos espacialmente explícitos de dispersión endozoócora. En *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones* (Maestre FT, Escudero A & Bonet A, eds). Madrid: Universidad Rey Juan Carlos, pp. 450-493.
- Saunders DA, Hobbs R & Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32
- Sebastián-González E, Molina JA & Paracuellos M. 2012. Distribution patterns of a marsh vegetation metacommunity in relation to habitat configuration. *Aquatic Biologic* 16: 277-285.
- Tellería JL, Alcántara M & Santos T. 1992. Estudio comparado de las comunidades de aves y micromamíferos en campos de cereales del centro de España. *Doñana, Acta Vertebrata* 18: 133-148.
- Tellería JL & Santos T. 1995. Effects of forest fragmentation on a guild of wintering passerines: the role of habitat selection. *Biological Conservation* 71: 61-67.
- Tellería JL & Santos T. 1997. Seasonal and interannual occupation of a forest archipelago by insectivorous passerines. *Oikos* 78: 239-248.
- Triantis KA, Guillaumov F & Whittaker RJ. 2012. The island species-area relationship: biology and statistics. *Journal of Biogeography* 39: 215-231.
- Ulrich W. 2009. Nestedness analysis as a tool to identify ecological gradients. *Ecological Questions* 11: 27-34.
- Ulrich W, Almeida-Neto M & Gotelli NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Valdés A. 2011. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Ecosistemas* 20: 11-20.
- Valdés B, Talavera S, Galiano EF (eds). 1987. *Flora vascular de Andalucía Occidental*. Barcelona: Ketres.
- Valle Tendero, F. (coord.), 2004. *Datos botánicos aplicados a la Gestión del Medio Natural Andaluz II: Series de Vegetación*. Sevilla: Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente.
- Valle Tendero, F., Navarro Reyes, F.B. & Jiménez Morales, M.N. (coord.), 2004. *Datos botánicos aplicados a la Gestión del Medio Natural Andaluz I: Bioclimatología y Biogeografía*. Sevilla: Junta de Andalucía, Consejería de Medio Ambiente.
- Verdú M & García-Fayos P. 2003. Frugivorous birds mediate sex-biased facilitation in a dioecious nurse plant. *Journal of Vegetation Science* 14: 35-42.
- Whitehead DR & Jones CE. 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* 23:171-179.
- Wilcox BA, Murphy DD, Ehrling PR & Austin GT. 1986. Insular biogeography of the montane butterfly faunas in the Great Basin: comparison with birds and mammals. *Oecologia* 69: 188-194.
- Williams CB. 1943. Area and number of species. *Nature* 152: 264-267.
- Wright DH, Patterson BD, Mikkelson GM, Cutler AH & Atmar W. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia* 113: 1-20.

Anexo I

Geolocalización/Geolocation

GRUPOS	LATITUD	LONGITUD
LOMAS	36.95209	-5.836401
CANTERAS	36.95843	-5.807251
HIGUERILLA	36.97410	-5.658367
ASALADO	37.02048	-5.598135
MORÓN	37.06621	-5.536476
MONTELLANO	36.98809	-5.531874

GRUPOS	LATITUD	LONGITUD
SIERRA1	36.97159	-5.508694
SIERRA2	36.97104	-5.508367
SIERRA3	37.00888	-5.425272

Anexo II

Catálogo de las especies encontradas en rodales y Sierra
Catalogue of the species found in fragments and Sierra

	Lomas	Canteras	Higuerilla	ASalado	Morón	Montellano	Sierra	Forma crecimiento	Dispersión
n.º rodales	19	14	17	19	12	19	-	-	-
<i>Anagyris foetida</i> L.	5 idio	3 idio	6	3 idio	1	6 idio		Matorral	No-ornitóc
<i>Anthyllis cytisoides</i> L.	3	1	2	7	0	3		Matorral	No-ornitóc
<i>Arbutus unedo</i> L.	0	0	0	0	0	1 idio		Árbol	Ornitócora
<i>Aristolochia baetica</i> L.	10	12 ** idio	6 idio	10 idio	2 *	6 idio	Si	Trepadora	No-ornitóc
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	10 idio	14 ** idio	9 idio	15 idio	10 idio	16 ** idio	Si	Pequeño matorral	Ornitócora
<i>Asparagus albus</i> L.	8	9	16	10	3 idio	6		Pequeño matorral	Ornitócora
<i>Asparagus aphyllus</i> L.	3 idio	0	1 idio	4 idio	1 idio	10 *** idio		Pequeño matorral	Ornitócora
<i>Asperula hirsuta</i> Desf.	4	0 **	8	4 idio	8 **	5	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Cerantia siliqua</i> L.	2	0	0	3	0	3	Si	Árbol	No-ornitóc
<i>Chamaerops humilis</i> L.	3 *	2 *	13 ***	11 * idio	3 idio	6	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Cistus albidus</i> L.	9	5	5	13	7 idio	10	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Cistus monspeliensis</i> L.	0	0	0	1 idio	0	0	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Cistus salvifolius</i> L.	0	0	1	5	0	4	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Clematis cirrhosa</i> L.	1 idio	4 *** idio	0	1	0	0		Matorral	No-ornitóc
<i>Clematis flammula</i> L.	0	0	0	0	0	1		Trepadora	No-ornitóc
<i>Colutea atlantica</i> Browicz.	0	0	1	1	0	1		Matorral	No-ornitóc
<i>Coronilla juncea</i> L.	2	0	0	0	0	5 ***	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	5	1	4	2 idio	1	4	Si	Árbol	Ornitócora
<i>Cytisus baeticus</i> (Webb) Steudel	0	1	0	0	0	1		Matorral	No-ornitóc
<i>Daphne gnidium</i> L.	10	3	9	7	7	11 idio	Si	Pequeño matorral	Ornitócora
<i>Ditrichia viscosa</i> (L.) Greuter	0	0	0	0	0	4 idio		Matorral	No-ornitóc
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	0	0	0	1	3 ***	0	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Ficus carica</i> L.	0	0	0	0	0	1		Árbol	No-ornitóc
<i>Fumana ericoides</i> (Cav.) Gand.	0	0	0	1	0	0		Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach ex Webb	0	0	5	1 idio	1	1		Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Genista hirsuta</i> Vahl	0	0	0	0	0	0	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Globularia alypum</i> L.	0	0	0	0	0	1		Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Halimium atriplicifolium</i> (Lam.) Spach	0	0	0	0	0	1		Matorral	No-ornitóc
<i>Jasminum fruticans</i> L.	7	9	0	6	0	1	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Lavandula stoechas</i> L.	0	0	0	4	1	2	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	0 **	2	1 * idio	1 **	9 *** dio	12 ***	Si	Trepadora	Ornitócora
<i>Micromeria graeca</i> (L.) Bentham ex Reichenb	2	1	0	7 *** idio	1 idio	2 idio	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Myrtus communis</i> L.	0	0	0	0	2	0		Matorral	Ornitócora
<i>Olea europaea</i> L.	19 *	14	14 idio	16	10	12 **	Si	Árbol	Ornitócora
<i>Osyris alba</i> L.	1 idio	0	0 *	2 idio	2	13 *** idio	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Phagnalon saxatile</i> (L.) Cass.	3	0	0	2	0	3	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Phagnalon sordidum</i> (L.) Reichenb.	7	5 idio	3 idio	7	5 idio	2	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Phillyrea angustifolia</i> L.	2	2 idio	0	0	0	0		Matorral	Ornitócora
<i>Phillyrea latifolia</i> L.	0	1 idio	0	0	1	2 idio	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Phlomis purpurea</i> L.	14	13	13	13	9	10	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	17 idio	11 idio	6 *** idio	17	12 **	17	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Quercus coccifera</i> L.	11	7	8 idio	14	8 idio	8	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Quercus rotundifolia</i> Lam.	3 idio	1	1	3 idio	0	9 ***	Si	Árbol	No-ornitóc
<i>Retama shaerocarpa</i> (L.) Boiss	0	0	0	11	4	6	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Rhamnus alaternus</i> L.	1 idio	6	0 **	1 idio	7 *	11 **	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Rhamnus lycioides</i> L.	13	7	13	13	9	9	Si	Matorral	Ornitócora
<i>Rosa pouzini</i> Tratt.	0	0	0	1	0	0		Trepadora	Ornitócora
<i>Rosa sempervirens</i> L.	0	0	0	1	0	4		Trepadora	Ornitócora
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	0 *	1	1	9 ***	0	6	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Rubia peregriana</i> L.	7	3	4	16 idio	9 idio	10 idio	Si	Trepadora	Ornitócora
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	0	0	0	0	0	6 idio		Matorral	Ornitócora
<i>Ruscus aculeatus</i> L.	0	0	0	0	0	1		Pequeño matorral	Ornitócora
<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	2	0	0	3	0	1		Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Smilax aspera</i> L.	3	2	0 **	7	5 idio	16 *** idio	Si	Trepadora	Ornitócora
<i>Tamarix africana</i> Poiret	1 idio	0	1	0	0	0		Matorral	No-ornitóc
<i>Teucrium fruticans</i> L.	3	0	5 *	6 *	1	6 *	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Thymra capitata</i> (L.) Cav.	0	0	7 **	6	1	1		Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Thymus mastichina</i> L.	4	0	0	3	2	1 idio	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc
<i>Ulex parviflorus</i> Pourret	0	0	0	1	1 idio	6	Si	Matorral	No-ornitóc
<i>Viburnum tinus</i> L.	0	0	0	0	0	1		Árbol	Ornitócora
<i>Vinca difformis</i> Pourret	1 idio	0	0	6 * idio	0	7 ** idio	Si	Pequeño matorral	No-ornitóc

* Indica diferencias significativas en la abundancia de especie en el grupo en relación al total.

* Indicates significance levels in the abundance of species in the group in relation to total.

Anexo III

Tamaño de los rodales, número de especies totales y de especies ornitócoras.
Size of vegetation fragments, total number of species and ornithochorous species.

RODALES	ÁREA (m ²)	Nº ESPECIES	Nº ORNITÓCORAS
LOMAS 1	79	7	4
LOMAS 2	126	11	8
LOMAS 3	15708	18	8
LOMAS 4	264	8	5
LOMAS 5	2337	14	5
LOMAS 6	1205	23	11
LOMAS 7	94	8	5
LOMAS 8	49	9	8
LOMAS 9	188	9	2
LOMAS 10	3520	18	12
LOMAS 11	2714	12	5
LOMAS 12	660	13	5
LOMAS 13	113	2	2
LOMAS 14	220	5	3
LOMAS 15	264	6	4
LOMAS 16	2177	17	11
LOMAS 17	59	8	5
LOMAS 18	110	6	2
LOMAS 19	403	5	4
CANTERAS 1	220	11	7
CANTERAS 2	352	6	4
CANTERAS 3	731	15	7
CANTERAS 4	104	8	5
CANTERAS 5	50	8	4
CANTERAS 6	163	10	6
CANTERAS 7	2212	15	9
CANTERAS 8	149	6	5
CANTERAS 9	86	11	7
CANTERAS 10	86	6	4
CANTERAS 11	86	5	3
CANTERAS 12	570	16	11
CANTERAS 13	298	17	10
CANTERAS 14	286	6	4
HIGUERILLA 1	1178	12	6
HIGUERILLA 2	2529	12	7
HIGUERILLA 3	1037	10	5
HIGUERILLA 4	594	12	7
HIGUERILLA 5	190	9	3
HIGUERILLA 6	763	9	6
HIGUERILLA 7	16	6	3
HIGUERILLA 8	57	6	4
HIGUERILLA 9	603	12	8
HIGUERILLA 10	553	10	6
HIGUERILLA 11	2724	14	8
HIGUERILLA 12	2463	17	8
HIGUERILLA 13	113	6	4
HIGUERILLA 14	78	9	6
HIGUERILLA 15	77	11	6
HIGUERILLA 16	88	4	2
HIGUERILLA 17	31	7	6
ASALADO 1	16242	23	11
ASALADO 2	225	13	6
ASALADO 3	766	12	6
ASALADO 4	509	17	7
ASALADO 5	1046	11	6
ASALADO 6	534	17	9
ASALADO 7	52	5	1
ASALADO 8	572	31	13
ASALADO 9	177	11	4
ASALADO 10	294	17	8
ASALADO 11	955	23	7
ASALADO 12	110	16	7
ASALADO 13	19	7	5
ASALADO 14	102	6	3
ASALADO 15	66	4	3
ASALADO 16	49	3	3
ASALADO 17	616	18	11
ASALADO 18	2749	23	10
ASALADO 19	908	25	10
MORÓN 1	24	9	5
MORÓN 2	50	8	5
MORÓN 3	330	11	6
MORÓN 4	57	10	8
MORÓN 5	24	11	7
MORÓN 6	63	14	9
MORÓN 7	16	11	7
MORÓN 8	848	19	9
MORÓN 9	42	8	5
MORÓN 10	151	16	11
MORÓN 11	592	17	10
MORÓN 12	112	13	8
MONTELLANO 1	531	30	14
MONTELLANO 2	15362	33	18
MONTELLANO 3	980	23	10
MONTELLANO 4	501	27	15
MONTELLANO 5	452	21	11
MONTELLANO 6	1735	18	8
MONTELLANO 7	112	18	9
MONTELLANO 8	264	18	9
MONTELLANO 9	484	19	10
MONTELLANO 10	1120	19	10
MONTELLANO 11	452	18	10
MONTELLANO 12	63	13	9
MONTELLANO 13	47	9	6
MONTELLANO 14	47	7	5
MONTELLANO 15	33	5	3
MONTELLANO 16	22	6	5
MONTELLANO 17	9	4	4
MONTELLANO 18	63	6	6
MONTELLANO 19	31	7	7