

DISPERSIÓN DE SEMILLAS POR MAMÍFEROS EN DOÑANA: BENEFICIOS DEL MUTUALISMO Y CONSECUENCIAS PARA LA CONSERVACIÓN DEL PARQUE NACIONAL

JOSÉ M^a FEDRIANI Y MIGUEL DELIBES

RESUMEN

Debido a que la dispersión de semillas por animales vincula el final del ciclo reproductor de las plantas con el establecimiento de su descendencia, se le atribuyen profundos efectos sobre la sucesión, regeneración y conservación de los hábitats. Mediante una serie de experimentos de campo estudiamos, durante tres años, el papel de los mamíferos en distintos estadios del ciclo reproductor de varios arbustos de frutos carnosos en el Parque Nacional de Doñana. Los principales resultados fueron:

- El gremio de mamíferos semifrugívoros estudiado ingiere y libera semillas viables en gran número y de una alta diversidad de especies de plantas de frutos carnosos de Doñana.
- Al menos en el caso del puerco de mar, la salida del entorno materno facilitada por dichos mamíferos aumenta la supervivencia post-dispersiva de las semillas.
- En dos de las tres especies de plantas estudiadas con detalle, la ingestión de semillas por mamíferos aumentó las tasas de germinación.
- La alta movilidad de estos mamíferos probablemente aumente el flujo génico y facilite la conexión entre poblaciones vegetales, lo cual es primordial en áreas altamente heterogéneas y fragmentadas como Doñana.
- Este proyecto ha revelado una alta diversidad funcional dentro del gremio de mamíferos semifrugívoros. Por ello, ninguna de las especies debe ser considerada redundante ni prescindible en cuanto a su función ecológica.

Palabras clave: *Chamaerops humilis*, *Corema album*, cambio global, diversidad funcional, endozoocoría, estrés hídrico, fragmentación, *Juniperus phoenicea*, *Juniperus oxycedryus macrocarpa*, mutualismos, *Pyrus bourgaeana*, *Rubus ulmifolius*, servicios ecológicos.

SUMMARY

Because seed dispersal links the end of the reproductive cycle of adult plants with the establishment of their offspring, it is widely accepted to have profound effects on succession, regeneration and conserva-

tion of habitats. Using a combination of observational and experimental approaches, we studied during three years the role of mammals on different stages of the reproductive cycle of several fleshy-fruited shrub species in the Doñana National Park. The main results of our project were:

- The target guild of frugivorous mammals dispersed viable a huge amount of seeds belonging to a high diversity of fleshy-fruited shrubs.
- At least for the Iberian pear, the removal from the mother plant by mammals increased the post-dispersal survival of its seeds.
- In two out of three cases studied in detail, the passage throughout mammal's gut increased the percentage of germination.
- The high mobility of these mammals is likely to increase gene flow and facilitate the connection between plant populations, which is crucial in highly heterogeneous and fragmented landscapes such as the Doñana area.
- Our project reveals a high functional diversity within the frugivorous guild studied. Apparently, none mammal species seemed to be redundant or dispensable concerning their ecological role.

Key words: *Chamaerops humilis*, *Corema album*, ecological services, functional diversity, endozoochory, hydric stress, fragmentation, global change, *Juniperus phoenicea*, *Juniperus oxycedryus macrocarpa*, mutualisms, *Pyrus bourgaeana*, *Rubus ulmifolius*.

INTRODUCCIÓN

Hace 150 años DARWIN (1859) escribió: “*Plantas y animales, aun siendo de lo más remoto en la escala natural, están unidos por una compleja maraña de relaciones*”. Hoy sabemos que no son tan remotos en la escala natural, y también hemos aprendido muchas cosas acerca de sus interacciones (e.g., HERRERA Y PELLMYR 2002). Si resulta obvio que a escala ecológica los animales dependen de la productividad de los organismos autótrofos, como las plantas, puede resultar menos evidente la forma en que éstas dependen de aquéllos. Indirectamente, muchos animales aumentan la fertilidad del suelo, facilitando el crecimiento de las plantas. Directamente, otros animales polinizan la mayor parte de las plantas con flores. Algunos, por fin, dispersan las semillas de muchas plantas (e.g., aquéllas con frutos carnosos) y, en ocasiones, facilitan la germinación de esas semillas. En este trabajo nos referimos a la interacción mutualista entre las plantas y los mamíferos dispersores de sus semillas.

Ciertamente, al alejar las semillas del entorno materno, los dispersores proporcionan a las plantas

un servicio central, que además de incentivar el flujo génico, a menudo se traduce en una mayor supervivencia y en la colonización de hábitats vacantes (LEVIN y otros 2003, HOWE y MIRITI 2004, SPIEGEL y NATHAN 2007). Además, las plantas cuyas semillas son dispersadas en el interior de los animales (es decir, plantas endozoócoras) pueden beneficiarse de otros servicios, tales como cambios en la probabilidad y la velocidad de germinación debidos a la escarificación, desinhibición, u otros efectos que tienen lugar durante el procesado y la liberación de las semillas por parte de los vertebrados dispersores (ROBERTSON y otros 2006, TRAVESET y otros 2007).

En general, los distintos animales dispersores de una población vegetal difieren marcadamente tanto en el número de semillas que manipulan (es decir, en la cantidad de dispersión) como en la probabilidad de liberar dichas semillas a) viables, b) en lugares con bajo riesgo de depredación, y c) con altas perspectivas de establecimiento de sus plántulas (es decir, en la calidad de la dispersión; JORDANO y SCHUPP 2000). Aunque can-

tividad y calidad fueron identificadas hace tiempo como componentes de la eficacia de la dispersión (SCHUPP 1993), sigue faltando una evaluación de su variación para la mayoría de los sistemas planta-dispersor. Dicha escasez de estudios es aun más marcada en el caso de vectores animales poco frecuentes, como los mamíferos frugívoros del Orden Carnívora (por ejemplo, muchos mustélidos, cánidos, etc.; HERRERA 2002). Ello limita la capacidad de generalizar nuestros conocimientos sobre dispersión por endozoocoria.

Hemos escogido como sistema modelo de estudio el conformado por las plantas con frutos carnosos y varias especies de mamíferos (unos abundantes, otros escasos) que las dispersan en el Parque Nacional de Doñana. Aunque cabía esperar que el paso por el tracto digestivo de estos mamíferos tendiera a aumentar la cantidad y la velocidad de la germinación, también era predecible que dicho efecto variara entre especies de plantas y dispersores (TRAVESET y VERDÚ 2002, TRAVESET y otros 2008). Así mismo, los mamíferos alejan las semillas del entorno materno, donde hay mayor probabilidad de depredación por vertebrados, ataques por hongos patógenos, alelopatías químicas e inhibición mecánica (JANZEN 1970, AUGSPURGER 1984, ERIKSSON 1995); por ello, predecimos que la salida del entorno materno aumentará el porcentaje de germinación en las especies estudiadas. Por otro lado, el inicio de la germinación puede verse afectado por multitud de factores, tales como la temperatura (THOMPSON y GRIME 1983), la luminosidad (SILVERTOWN 1980) y la humedad (DUBROVSKY 1996), que a menudo varían a pequeñas escalas espaciales. En consecuencia, predecimos una alta idiosincrasia en el efecto de la salida de la planta madre sobre la velocidad de germinación.

En particular, nos planteamos cuatro objetivos principales:

1. Identificación de las especies de plantas cuyas semillas son dispersadas internamente por mamíferos en Doñana y cuantificación de la importancia de éstos como agentes dispersantes.
2. Valoración de una potencial disminución de las tasas de depredación por agentes postdis-

persivos (roedores) relacionada con la salida del entorno materno.

3. Valoración del efecto de la endozoocoria sobre el porcentaje de germinación de semillas.
4. Valoración del efecto de la endozoocoria sobre la velocidad de germinación.

ÁREA DE ESTUDIO Y ESPECIES INVOLUCRADAS

El trabajo de campo del proyecto se realizó entre septiembre de 2005 y febrero de 2008 en el Parque Nacional de Doñana (510 km²; 37 ° 9 'N, 6 ° 26' W; 0-80 m de altitud), situado en la orilla derecha del Guadalquivir, en el suroeste de España. El clima es mediterráneo subhúmedo y se caracteriza por veranos (junio-septiembre) calientes y secos e inviernos (octubre-enero) húmedos y suaves. La precipitación anual varía mucho, oscilando en los últimos veinticinco años entre 170-1028 mm (media \pm DS = 583,0 \pm 221,1 mm). Aunque la mayoría de la lluvia (~ 80%) cae entre octubre y marzo, existe una marcada variabilidad interanual de las precipitaciones estacionales.

La comarca de Doñana es muy fragmentada y heterogénea, incluyendo hábitats muy distintos. Dado que algunas de las especies dispersadas por los mamíferos no co-ocurren en las mismas zonas, para este estudio seleccionamos tres hábitats dentro del Parque Nacional (dunas/sabinar, ecotono monte blanco-marisma y ecotono lentiscal-marisma; Figura 1). Además de hacerlo por otras especies de frutos carnosos (véase más adelante; Tabla 1), nuestros sitios de estudio también se caracterizan por una cobertura variable de matorral de *Halimium halimifolium*, *Pistacia lentiscus*, *Ulex* spp. y *Juniperus phoenicea*, y árboles dispersos (e.g., *Quercus suber*, *Pinus pinea*). La floración de las especies objeto de estudio tiene lugar durante la primavera (febrero-mayo; HERRERA 1986) y la maduración de los frutos durante el otoño y el invierno (septiembre-diciembre; FEDRIANI y DELIBES 2009a).

En Doñana, varias especies de mamíferos herbívoros abundantes (e.g., ciervo *Cervus elaphus* [40-

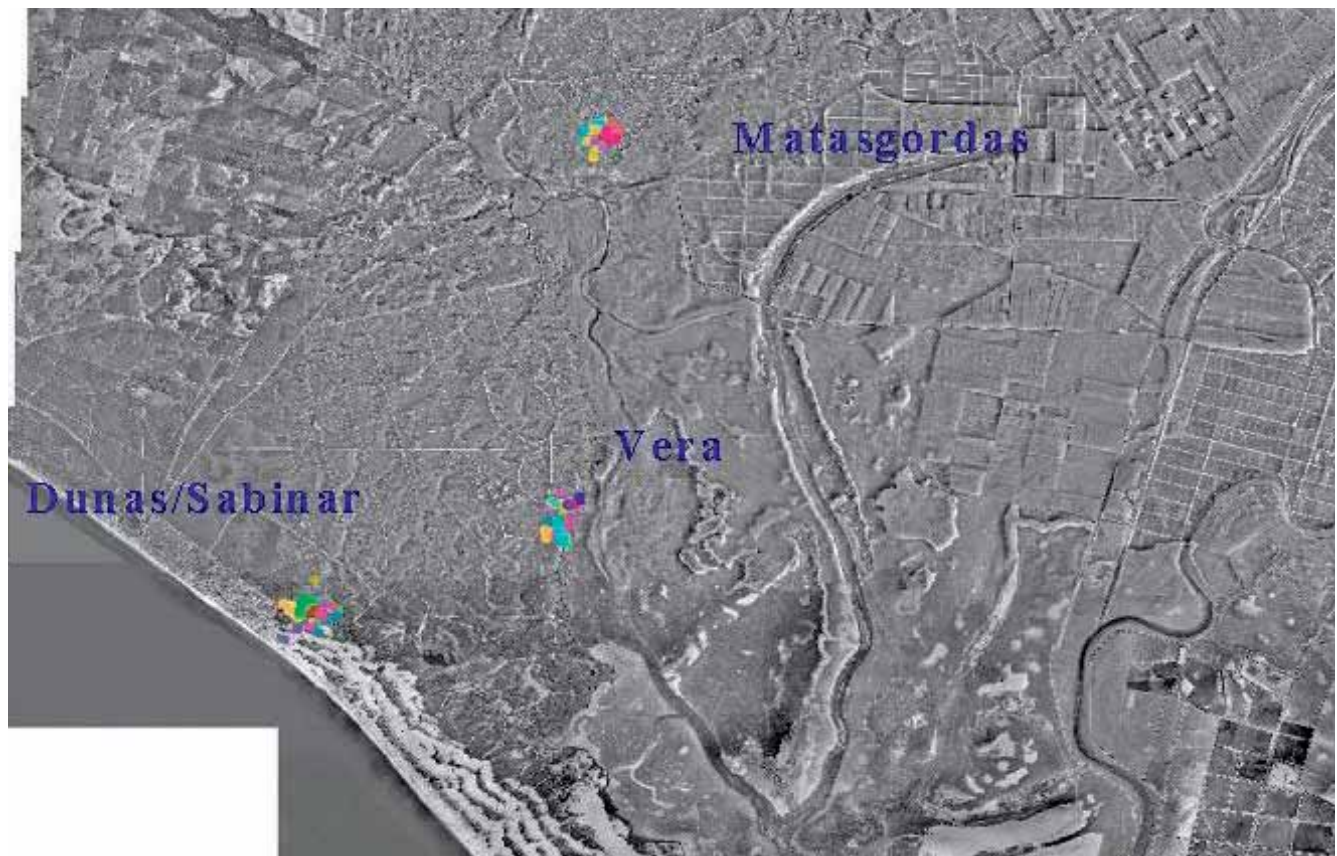


Figura 1. Fotografía aérea del Parque Nacional de Doñana mostrando la localización de nuestros tres sitios de estudio. Los puntos de distintos colores representan la ubicación de muestras fecales colectadas en distintas fechas.

Figure 1. Aerial photograph of the Doñana National Park showing the location of our three study sites. The colors represent locations of fecal samples collected on different dates.

80 kg], jabalí *Sus scrofa* [40-50 kg], conejo *Oryctolagus cuniculus* [~ 1 kg]) y algunos mamíferos carnívoros relativamente escasos (tejón *Meles meles* [6-8 kg], zorro *Vulpes vulpes* [5-7 kg]) consumen con frecuencia los frutos carnosos de numerosas especies de plantas. Las semillas de muchas especies son dispersadas exclusivamente por mamíferos, pero otras, como la zarzamora *Rubus ulmifolius*, incluyen también a las aves entre sus principales dispersores (JORDANO 1984). Como consecuencia de su comportamiento espacial y de marcaje, los mamíferos dispersores a menudo liberan sus heces (con semillas en el interior) tanto bajo como a pocos metros de las plantas madre, en microhabitats abiertos (FEDRIANI y DELIBES 2009b). Las condiciones ambientales bajo las plantas madre (sombra, relativa humedad, abundante hojarasca) contrastan visiblemente con las condiciones presentes en los micrositos abiertos (soleados y secos, poca hojarasca).

MATERIAL Y MÉTODOS

Identificación de las especies de frutos carnosos dispersadas por mamíferos en Doñana y cuantificación de la importancia de éstos como agentes dispersantes de semillas

Para abordar este objetivo, durante tres temporadas de fructificación consecutivas (otoño-inviernos de 2005/2006, 2006/2007 y 2007/2008) colectamos muestras fecales de mamíferos (252, 269, 280, 346 y 596 para zorro, tejón, cérvido, jabalí, y conejo, respectivamente) en tres hábitats del Parque Nacional (dunas/sabinar, ecotono monte blanco-marisma y ecotono lentiscal-marisma). Para el análisis de los excrementos e identificación de los frutos y semillas se siguió la metodología estándar (REYNOLDS y AEBISCHER 1991). Las heces fueron secadas a la in-

	Zorro	Tejón	Jabalí	Cérvidos	Conejo
Acebuches (<i>Olea europaea</i> var. <i>sylvestris</i>)	DL	DL	- ¹	PS	DF
Bayón (<i>Osyris quadripartita</i>)	DL	PS ²	-	-	-
Camarina (<i>Corema Album</i>)	DL	DL	DL	DF	DL
Enebro (<i>Juniperus oxycedrus macrocarpa</i>)	DL	DL	-	-	-
Lentisco (<i>Pistacea lentiscus</i>)	-	DL	DL	PS	PS
Mirto (<i>Myrtus communis</i>)	DL	DL	-	DL	DL
Palmito (<i>Chamaerops humilis</i>)	DL	DL	DF	PS	PP
Piruétano (<i>Pyrus bourgaeana</i>)	DL	DL	DF	PS	PS
Sabina (<i>Juniperus phoenicea</i>)	DL	DL	DL	PS	DF
Olivilla (<i>Phillyrea angustifolia</i>)	DL	-	-	-	DL
Torvisco (<i>Daphne nidium</i>)	DL	-	-	-	DL
Zarzamora (<i>Rubus ulmifolius</i>)	DL	DL	DL	DF	DF

Tabla 1. Especies de arbustos de frutos carnosos cuyos restos (semillas, pulpa, etc) aparecieron en heces de mamíferos semifrúvoros. Para algunas especies como el piruétano y palmito, ésta información se complementó con el seguimiento de individuos en fruto para los cuales obtuvimos las tasas de visitas por distintas especies de mamíferos mediante la identificación y cuantificación de sus rastros en el sustrato arenoso. De éste modo se pudo comprobar, por ejemplo, que aunque los conejos no ingieren las semillas de los palmitos (por lo que, prácticamente, no actúan como dispersantes) si consumen la pulpa de sus frutos. DL = dispersante legítimo; DF = dispersante facultativo; PS = predador de semillas; PP = Predador de pulpa. ¹No se encontró evidencias de interacción para los pares de especies marcados con un guión. ²Presencia en una sola muestra y con una sola semilla.

Table 1. Fleshy-fruited shrub species whose remains (seeds, pulp, etc.) appeared in mammal feces. For some shrubs, such as the Iberian pear and the Mediterranean dwarf palm, this information was complemented with the monitoring of individuals for whom we obtained rates of visits by different species of mammals through the identification and quantification of their footprints on the sandy substrate. In so doing, we revealed that, for example, though rabbits feed on the pulp dwarf palm fruit, they practically do not disperse their seeds. DL = legitimate disperser, DF = facultative disperser, PS = seed predator; PP = Pulp predator. ¹No evidence was found for the pairs of interacting species marked with a dash. ²Presence in just one sample (and only a single seed).

temperie y posteriormente pasadas por un tamiz usando una corriente de agua. Las semillas recogidas fueron identificadas con la ayuda de una colección de referencia. Como primera aproximación, todas ellas fueron examinadas con una lupa (20-40x) para evaluar si estaban completas o dañadas (en cuyo caso se asume que no germinarían).

Valoración del efecto de la dispersión sobre las tasas de depredación de semillas por agentes postdispersivos (roedores)

En el caso de este objetivo hemos utilizado como especie modelo al piruétano (*Pyrus bourgaeana*). Habitualmente, los dispersores de las semillas de piruétano (tejones, zorros, y jabalíes) liberan éstas bajo arbustos de lentisco (*Pistacia*) o en lugares abiertos (i.e., con escasa o nula vegetación; FEDRIANI y DELIBES 2009a, FEDRIANI y otros 2009). A priori, se puede esperar que el efecto de los depredadores de semillas (roedores) varíe en estos dos micrositios (e.g., FEDRIANI y MANZANEDA 2005), por lo que ambos fueron considerados en los experimentos de depredación de semillas. Para evaluar el efecto combinado de la

dispersión de semillas y del micrositio, elegimos aleatoriamente 21 árboles adultos, todos los cuales tienen el área bajo su copa ocupada parcialmente por *Pistacia* y por espacio abierto (una circunstancia localmente recurrente). Utilizamos un diseño factorial de 2 x 2, cuyos factores fueron "Árbol" (bajo o fuera [a ~ 20 m] de un árbol reproductor) y "Micrositio" (dentro de *Pistacia* o en zona abierta). Así, cada árbol (bloque aleatorio) contuvo cuatro microhábitats: 1) Bajo árbol (simulando semillas no dispersadas) y dentro de *Pistacia*, 2) Bajo árbol y en el micrositio abierto (a 2-4 m de cualquier *Pistacia*), 3) Alejado de árbol (simulando semillas dispersadas) y dentro de *Pistacia*, y 4) Alejado de árbol y en micrositio abierto. En cada bloque ubicamos un grupo de semillas por micrositio (es decir, cuatro grupos de semillas en cada uno de los 21 bloques; en total, 84 grupos de semillas). Cada grupo de semillas consistió en una placa Petri con diez semillas sanas previamente colectadas de frutos de árboles vecinos. El experimento de campo se llevó a cabo a principios de febrero de 2007, cuando las fuertes lluvias de invierno habían enterrado la mayoría de las semillas dispersadas naturalmente, por lo que las semillas experimentales se ofrecieron en-

terradas (alrededor de 1 cm de profundidad) en sustrato arenoso. Las placas Petri fueron examinadas cada mañana durante tres días consecutivos y el número de semillas no depredadas fue registrado.

Además, con objeto de evaluar el riesgo de depredación de semillas y conocer las especies de roedores granívoros, se realizó un muestro en vivo de ratones en torno a los mismos árboles y siguiendo el mismo diseño factorial que en el experimento anterior. Cuatro trampas Sherman (una por cada micrositio; véase más arriba) se cebaron con manteca de cacahuete y se colocaron en cada uno de los 21 bloques (árboles) durante cuatro noches consecutivas (en total, 336 trampas-noche). Las trampas se revisaron diariamente poco después del amanecer y los ratones capturados fueron marcados individualmente en la cola con tinta indeleble (FEDRIANI 2005) y liberados en sus sitios de captura. Para cada microhábitat se estimó un índice de capturabilidad como: (número total de capturas [es decir, incluyendo recapturas] x 100) / esfuerzo de captura (es decir, número de trampas-noche). Al considerar las recapturas en nuestra estimación, el índice resultante se refiere al uso de los distintos microhábitats por los roedores (i.e., al riesgo de depredación de semillas) y no a la abundancia de las distintas especies capturadas.

Evaluación del efecto de la endozoocoria sobre el porcentaje y la velocidad de germinación de las semillas

El paso por el tracto digestivo de los mamíferos supone la escarificación o erosión mecánica y/o química de la testa de las semillas, lo que puede influir sobre su germinación y la posterior supervivencia de las plántulas. Para evaluar dicho efecto (i.e., "Escarificación") junto con el de salida, o alejamiento, de la planta madre (i.e., "Salida") sobre la germinación, se sembraron semillas ingeridas y no ingeridas por mamíferos en condiciones naturales (de campo). La siembra tuvo lugar a finales de noviembre de 2005 y las especies de plantas seleccionadas fueron la camarina (*Corema album*), la zarzamora (*Rubus ulmifolius*) y el piruétano. Para obtener semillas control (no ingeridas), en noviembre de 2005 se colectaron frutos maduros de 15-20 pies de cada

especie en sus respectivas áreas de estudio. Las semillas sanas se extrajeron de los frutos recogidos, se limpió la pulpa a mano y, a continuación, fueron almacenadas en bolsas de papel (una bolsa por especie) y mantenidas en la oscuridad a temperatura ambiente hasta el momento de la siembra. Las semillas ingeridas por mamíferos fueron obtenidas de heces frescas (~ 20 heces por especie de dispersante y sitio de estudio) colectadas en campo (e.g., TRAVESET y otros 2001) en la misma época y los mismos sitios que donde se obtuvieron las semillas control. Las heces de mamíferos se identificaron a nivel de especie por su forma, olor y color (e.g., FEDRIANI y otros 1999). Cada muestra se lavó utilizando un tamiz con agua corriente. Las semillas fueron extraídas cuidadosamente y secadas inmediatamente. Luego, fueron examinadas a la lupa (20-40x) y sólo las semillas ilesas (es decir, no aplastadas o fracturadas) se almacenaron en bolsas de papel en la oscuridad a temperatura ambiente hasta la siembra. Los tamaños de muestra para cada pareja planta-dispersante estudiada fueron: semillas de camarina ingeridas por zorro, conejo, jabalí y cérvido (360 semillas por tratamiento); semillas de zarzamora ingeridas por tejón y zorro (360 semillas por tratamiento) y semillas de piruétano ingeridas por tejón (340 semillas). El correspondiente número de semillas control fue utilizado para cada especie de planta.

En cada una de las tres zonas de estudio se eligieron al azar 17-18 individuos reproductivos (o bloques aleatorios) separados por al menos quince metros, y se utilizó un diseño experimental cuyos factores fueron "Escarificación" (ingestión por mamíferos o control) y "Salida" (debajo o alejado ≥ 5 m [en micrositio abierto] de cualquier coespecífico). El micrositio "abierto" fue elegido como referencia porque es claramente el micrositio de llegada más frecuente para semillas dispersadas por mamíferos en Doñana (FEDRIANI y DELIBES 2009b). Dependiendo del número de especies dispersoras consideradas para cada planta (de 1-3, véase más arriba) asociado a cada bloque aleatorio hubo, al menos, las siguientes cuatro combinaciones de tratamiento: 1) Semillas ingeridas por mamífero bajo planta madre, 2) Semillas control bajo planta madre, 3) Semillas ingeridas por mamífero alejadas de

cualquier coespecífico, y 4) Semillas control lejos de cualquier coespecífico. A cada dispersante y en cada bloque se le asignó un grupo de semillas ingeridas y otro grupo control, tanto debajo como alejados de planta madre (por ejemplo, para el piruétano se establecieron solamente cuatro grupos de semillas por bloque, al existir un solo dispersante). Para cada tratamiento se utilizó un vaso de plástico sin fondo (7 cm de diámetro), enterrado parcialmente en la arena (ROBERTSON y otros 2006), donde se sembraron (~ 0,5 cm de profundidad) diez semillas (por ejemplo, para el piruétano fueron sembradas 40 semillas por bloque). El sustrato de los vasos fue tamizado previamente para eliminar las semillas no experimentales. Para evaluar una posible contaminación por semillas no experimentales (e.g., semillas excretadas por aves), en cada bloque se colocaron otros dos vasos siguiendo el mismo procedimiento que arriba, excepto que no se sembró ninguna semilla en ellos. Para excluir a los vertebrados depredadores de semillas (e.g., ratones; FEDRIANI y DELIBES 2009a), los puntos de siembra fueron cubiertos con una malla de 1 cm de luz (28 x 18 x 13 cm). Las siembras se revisaron mensualmente desde enero de 2006 hasta Septiembre de 2007. Al revisar las siembras, colocamos agujas de distintos colores junto a cada plántula emergida, identificando así las distintas cohortes mensuales.

Análisis estadísticos

Gran parte de los datos tomados en este proyecto fueron analizados utilizando modelos lineales generalizados mixtos mediante el macro GLIMMIX SAS (LITTELL y otros 1996). Ello permitió modelar cada variable respuesta de acuerdo con la particular distribución de sus residuos. Estos modelos también permitieron incorporar en el análisis nuestro diseño factorial mixto (i.e., en todos los experimentos el bloque se incluyó como un factor aleatorio). Las medias ajustadas y los errores estándar se calcularon utilizando la opción LSMEANS y fueron luego retrotransformados a escala lineal mediante la serie de Taylor apropiada (LITTELL y otros 1996). Para comparar los efectos de los distintos niveles de cada factor, se calcularon las diferencias entre sus medias ajustadas. Cuando la interacción entre dos factores fue sig-

nificativa, realizamos tests del efecto de un factor en cada nivel del otro factor ("pruebas de efectos principales simples"), utilizando la opción "Slice" de LSMEANS (LITTELL y otros 1996).

Por otra parte, para evaluar los efectos de Escarificación y Salida sobre la velocidad de germinación, utilizamos modelos de regresión de Cox (THERNEAU y GRAMBSCHE 2000) para los datos del número de meses entre la siembra de las semillas y la emergencia de plántulas. Para separar los efectos en la velocidad de germinación de los habidos en el porcentaje de germinación, sólo consideramos los datos de las semillas que habían germinado al final del experimento de campo (SANTAMARÍA y otros 2002). De esta forma, la probabilidad relativa de germinación se puede interpretar en términos de velocidad de germinación (i.e., a mayor probabilidad, más rápida germinación).

Tanto para el porcentaje como para la velocidad de germinación se ajustó un modelo para cada especie de planta (camarina, zarzamora y piruétano). Los resultados estadísticos de estos modelos (objetivos 3 y 4; FEDRIANI y DELIBES 2009b) y también los del experimento de depredación de semillas (objetivo 2) han sido publicados recientemente (FEDRIANI y DELIBES 2009a). Por ello, y por brevedad, no los documentamos aquí en detalle.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Identificación de las especies de frutos carnosos dispersadas por mamíferos en Doñana y cuantificación de la importancia de estos como agentes dispersantes de semillas

En las muestras fecales analizadas (en total, 1743) encontramos algo más de 300.000 semillas de doce especies de frutos carnosos (diez arbustos y dos árboles; Tabla 1), siendo con mucha diferencia la zarzamora la especie más frecuente. La inspección a la lupa nos permitió detectar que zorros, tejones y jabalíes actuaron fundamentalmente como dispersores de semillas, en tanto que los conejos funcionaron como predadores de al-

gunas especies y dispersores de otras, y los cérvidos fueron con más frecuencia predadores (Tabla 1). Además de las especies que aparecen en la Tabla 1, hubo consumo de otras especies cuyos frutos no son carnosos, en concreto bellotas de *Quercus suber* y piñones de *Pinus pinea*. Dicho consumo no debe entenderse como dispersión, sino estrictamente como depredación (todas las semillas se encontraron troceadas).

Por su alta movilidad, los mamíferos omnívoros de tamaño mediano y grande (por ejemplo, algunos carnívoros y ungulados) son con frecuencia dispersores de semillas a larga distancia (recientemente se ha demostrado que los eventos de dispersión a larga distancia, aunque relativamente infrecuentes, tienen gran influencia en muchos aspectos de la biología de las plantas, incluyendo la respuesta al cambio global; véase NATHAN 2006). Dado que en Doñana los mamíferos estudiados dispersan semillas viables de un gran número de arbustos de frutos carnosos, podrían estar proporcionando un servicio fundamental para estas plantas y condicionando los hábitats terrestres del Parque Nacional y su entorno (FEDRIANI y DELIBES 2008; FEDRIANI y otros 2009). Sin embargo, para poder verificar esta posibilidad es imprescindible considerar otras fases del ciclo biológico (supervivencia post-dispersiva de las semillas, germinación, etc.) de las especies vegetales estudiadas (véase más adelante), pues no siempre existe un ajuste preciso entre la lluvia de semillas y el reclutamiento (e.g., JORDANO y HERRERA 1995, SCHUPP y FUENTES 1995, Rey y ALCÁNTARA 2000; pero véase GARCÍA y otros 2005).

Valoración de una potencial disminución de las tasas de depredación por agentes postdispersivos (roedores) debida a la salida del entorno materno

Durante el trapeo asociado a los 21 pies de piruétano utilizados para los experimentos de depredación de semillas (véase Métodos) capturamos 52 individuos de cuatro especies de roedores granívoros, recapturados 34 veces. Las especies capturadas fueron *Apodemus sylvaticus* (79,0% de las capturas), *Mus spretus* (12,8%), *Rattus norvegicus* (4,7%) y *Eliomys quercinus* (3,5%). Hubo una mayor

capturabilidad de ratones debajo de los árboles madre que lejos de ellos ($p = 0.040$; Fig. 2A). Asimismo, como era de esperar, el micrositio tuvo un efecto significativo ($p = 0,025$), con una mayor capturabilidad de ratones dentro de *Pistacia* que en micrositios abiertos (Fig. 2A). No hubo interacción significativa entre ambos factores ($p = 0,512$), lo que indica que la mayor capturabilidad de ratones debajo de los árboles tuvo lugar en los dos micrositios (con y sin *Pistacia*; Fig. 2A).

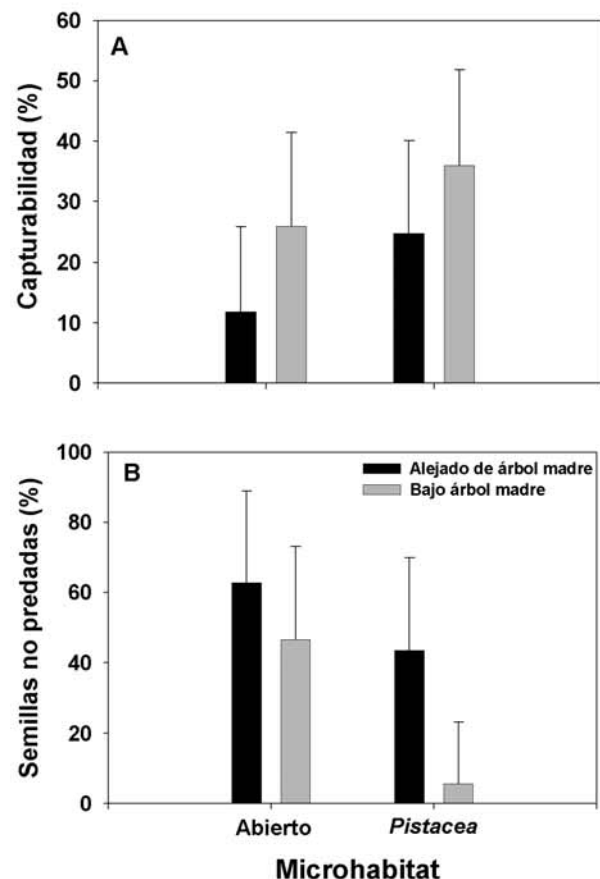


Figura 2: A) Capturabilidad de ratones granívoros bajo y alejado árbol madre en dos microhábitats distinto (abierto y dentro de *Pistacia lentiscus*). B) Porcentaje de semillas no depredadas por ratones en los mismos micrositios.

Figure 2: A) Trappability of granivorous mice beneath parent tree in two different microhabitats (open and *Pistacia lentiscus*). B) Percentage of remaining seeds (i.e., not preyed upon by mice) in the same microsites.

Durante los experimentos de depredación de semillas de piruétano, la presencia de huellas y heces confirmó que los roedores (no los conejos, aves, e invertebrados) fueron los responsables de la desaparición de las semillas. Además, los

frecuentes restos de testa detectados confirmaron que estos roedores actúan como depredadores de semillas y no, o sólo raramente, como dispersores secundarios. Los resultados indicaron que, tras controlar el efecto bloque, los dos factores considerados tuvieron efectos significativos sobre el número de semillas no depredadas ("Árbol", $p < 0,002$; "Micrositio", $p < 0,003$; Fig. 2B). Tal y como predijimos, en general la supervivencia de semillas de piruétano alejadas de los árboles madre (i.e., dispersadas) fue mayor que la de las semillas no dispersadas. Sin embargo, hubo una interacción marginalmente significativa entre "Árbol" y "Micrositio" ($p = 0,063$; Fig. 2B). De hecho, los tests de efectos principales simples indicaron que debajo de los árboles madre la supervivencia de semillas de piruétano fue menor (unas 7,6 veces) en relación con el micrositio abierto ($p < 0,002$). Por el contrario, al alejarnos de los árboles madre, el Micrositio (*Pistacia* vs abierto) no tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de semillas ($p = 0,276$; Fig. 2B).

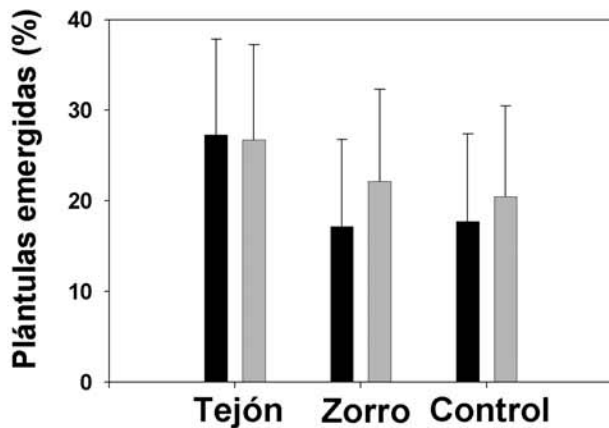
En ambientes donde los patógenos y depredadores postdispersivos de semillas (o plántulas) son abundantes (como es el caso de Doñana; Fig. 2A), la salida del entorno materno puede aumentar la supervivencia de semillas y plántulas (Janzen 1970). La hipótesis de escape de depredadores postula que las semillas dispersadas lejos de los árboles madre escapan de una muerte casi segura debido a la respuesta dependiente de la distancia o de la densidad por parte de los herbívoros (HILLERISLAMBERS y otros 2002), lo que corroboran nuestros resultados. No obstante, estos mismos resultados muestran claramente (Fig. 2B) que la mortalidad post-dispersiva de las semillas también puede responder a otros factores, como la cobertura vegetal, que influyen en el comportamiento de los depredadores de semillas. A pesar de ello, pocos estudios han evaluado el efecto combinado de la dispersión de semillas (debajo y alejada de la planta madre) y el micrositio de deposición sobre la supervivencia (AUGSPURGER 1984). Por tanto, los resultados obtenidos para el piruétano en Doñana ejemplifican la necesidad de considerar esas dos escalas espaciales en la variación de la supervivencia post-dispersiva de las semillas de especies endozoócoras.

Evaluación del efecto de la endozoocoria sobre el porcentaje y la velocidad de germinación

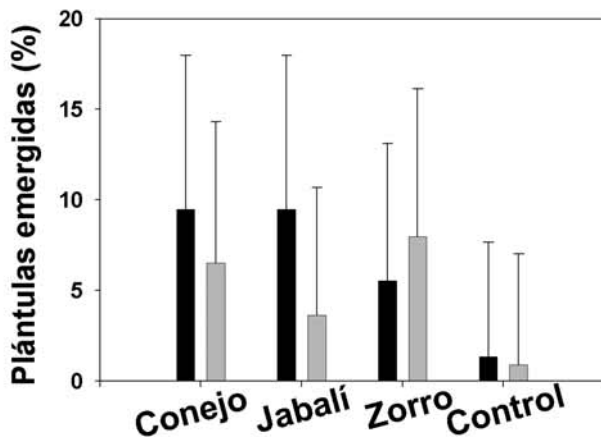
Como se dijo, en este caso las especies de plantas seleccionadas fueron la camarina, la zarzamora y el piruétano. La emergencia de plántulas fue baja para todas ellas, siendo la zarzamora y la camarina las especies con mayor y menor porcentaje de germinación, respectivamente (Fig. 3). En total, solo germinó el 15,8% de las semillas (504 de 3.200 sembradas). Por especies, los porcentajes de germinación fueron 23,6% (255 de 1080), 22,5% (153 de 680), y 6,7% (96 de 1440) para la zarzamora, el piruétano y la camarina, respectivamente. Los vasos control (sin semillas) mostraron con claridad que la contaminación por semillas no experimentales fue insignificante.

El análisis para el piruétano reveló que hubo un porcentaje significativamente mayor de germinación de las semillas control que de las semillas ingeridas por tejón (Escarificadas, $p < 0,0001$; Fig. 3). Además, las semillas de piruétano germinaron en mayor proporción debajo de los árboles madre que alejadas de ellos (Salida, $p < 0,0001$; Fig. 3). Para zarzamora encontramos un importante efecto positivo de la Escarificación sobre el porcentaje de germinación de semillas (Fig. 3). En concreto, las semillas ingeridas por tejones germinaron en mayor proporción que las ingeridas por zorros, y también que las semillas control ($p < 0,020$; Fig. 3). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las semillas ingeridas por zorros y las control ($p = 0,867$). No se observaron efectos de la Salida del entorno materno ni de su interacción con Escarificación para zarzamora. Para la camarina encontramos un efecto altamente significativo de la Escarificación ($p < 0,0001$), indicando que las semillas ingeridas por los tres mamíferos germinaron en una proporción mayor que las semillas control. Sin embargo, no hubo diferencias interespecíficas en los porcentajes de germinación de semillas ingeridas por los distintos mamíferos (conejo, jabalí y zorro; $p > 0,224$; Fig. 3). Asimismo, Escarificación mostró una interacción significativa con Salida ($p < 0,055$), ya que las semillas ingeridas por jabalíes germinaron con mayor frecuencia alejadas de la planta madre ($p = 0,008$; Fig. 3), mientras que para el resto de tratamientos (conejo, zorro y con-

A) *Rubus ulmifolius*



B) *Corema album*



C) *Pyrus bourgaeana*

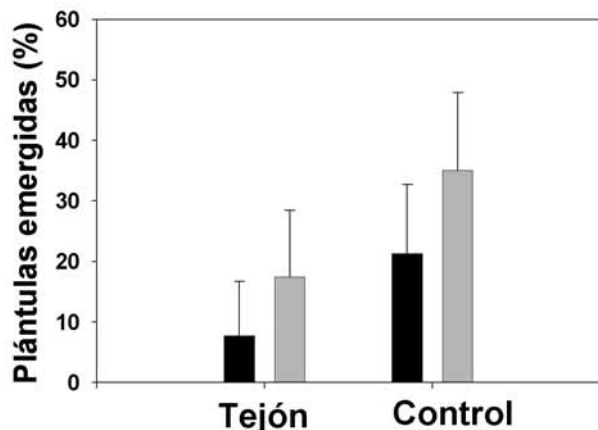


Figura 3. Porcentajes de emergencia de plántulas para las tres especies de frutos carnosos de Doñana estudiadas en más detalles (A, B y C, respectivamente) en función de la especie de dispersante y el microhábitat de siembra.

Figure 3. Percentage of seedling emergence for three fleshy-fruited species studied in more detail (A, B and C, respectively) in Doñana for each disperser and microhabitat.

trol) no hubo diferencias relacionadas con esa salida del entorno materno ($p > 0,208$).

Mientras que en los casos del piruétano y la zarzamora la emergencia de plántulas se limitó a los primeros meses tras la siembra (enero-abril de 2006), la germinación en la camarina abarcó un período más largo, mostrando dos picos, en la primera y en la segunda temporada de lluvias, respectivamente (Fig. 4). Para el piruétano, no encontramos efectos significativos de ningún factor (Escarificación, Salida) sobre la velocidad de la germinación ($p > 0,121$), probablemente debido a que más del 90% de las semillas germinaron en el segundo mes tras la siembra (Fig. 4). Para la zarzamora, sin embargo, hubo importantes efectos en la velocidad de la germinación tanto de Escarificación como de Salida ($p < 0,05$). Aunque la mayoría de las semillas de zarzamora germinaron entre el segundo y cuarto mes tras la siembra, las ingeridas por tejones y zorros germinaron 1,5 y 1,4 veces, respectivamente, más rápido que las semillas control (Fig. 4). Además, las semillas de zarzamora alejadas de congéneres germinaron 1,4 veces más rápido que las sembradas debajo de ellos. Para la camarina también hubo un efecto significativo de la Escarificación ($p < 0,05$), mostrando que, en general, las semillas ingeridas por conejos y zorros germinaron más rápido que las semillas control. Sin embargo, Escarificación y Salida mostraron una interacción marginalmente significativa ($p < 0,055$), indicando que las semillas ingeridas por los zorros germinaron más rápido bajo congéneres (Fig. 4), mientras que en el resto de tratamientos (conejo, jabalí, y el control) no hubo diferencias relacionadas con la salida de la planta madre.

Tal y como predijimos, el efecto de Escarificación dependió no solo de las especies de mamíferos sino del par planta-mamífero en concreto (FEDRIANI y DELIBES 2009b). Por ejemplo, en el caso de *Rubus* el paso por el tracto digestivo del tejón aumentó la germinación con respecto a las semillas control, mientras que para el zorro no hubo efectos significativos. Estos contrastes entre dispersores podrían deberse a las diferencias interespecíficas en la morfología y fisiología de sus tractos digestivos, así como a distintos tiempos de retención y/o al tipo de alimentos in-

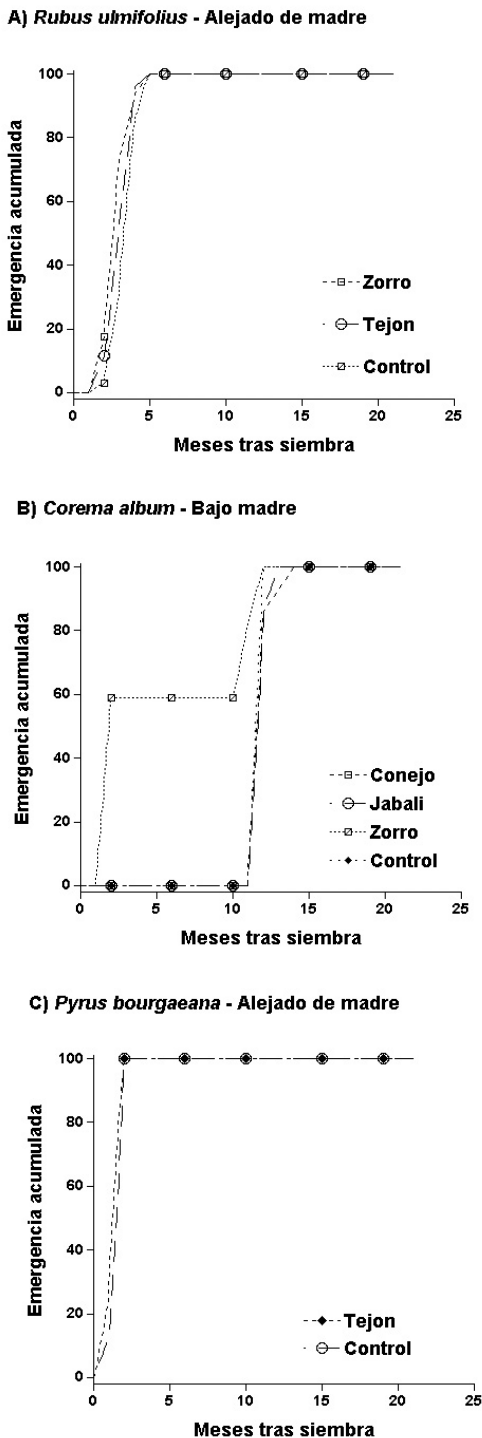


Figura 4. Porcentaje de emergencia acumulada a lo largo de los 21 meses de estudio para plántulas de las tres especies de frutos carnosos de Doñana estudiadas en más detalles. Por brevedad, en unos casos representamos solo la germinación bajo planta madre y en otros solo alejado de planta madre.

Figure 4. Percentage of accumulated emergency over the 21 months of study for seedlings of three fleshy-fruited species studied more detail in Doñana. For the sake of brevity, in some cases we represent rates of germination beneath the mother plant and, in other case, germination away from the mother plant.

gerido junto con las semillas (LEVEY y KARASOV 1992, CHARALAMBIDOU y otros 2005).

Los resultados experimentales también mostraron un marcado efecto de la salida de la planta madre sobre la germinación. Por ejemplo, en el caso de *Corema* el porcentaje de germinación fue dependiente tanto de la especie de dispersor como del micrositio donde se depositaron las semillas ingeridas (Fig. 3B). En general, el paso por el tracto digestivo de los mamíferos tuvo un mayor efecto en el porcentaje y velocidad de la germinación que la salida del entorno materno; sin embargo, para algunas especies ambos factores fueron igualmente influyentes. Por ello, el efecto conjunto de estos dos componentes en diferentes aspectos de la germinación debería ser considerado en futuros estudios del proceso de dispersión.

Por último, aunque queda fuera del marco de este estudio es importante considerar el potencial efecto de la endozoocoria sobre la supervivencia de las plántulas. Para dos de las tres especies estudiadas en detalle (piruétano, camarina), un año después de realizar el experimento no había sobrevivido ninguna de las 270 plántulas que llegaron a emerger. Para la zarzamora, la especie con mayor tasa de germinación, de las 219 plántulas emergidas sólo sobrevivieron cinco (cuatro provenientes de heces de mamíferos y la otra de una semilla 'control'). Algo muy distinto parece ocurrir con otras especies de frutos carnosos presentes en Doñana y dispersadas por mamíferos, tales como el palmito *Chamaerops humilis*. En concreto, un análisis preliminar de los datos de una siembra de campo con semillas ingeridas y no ingeridas por mamíferos sugiere una alta tasa de supervivencia (>40%) de las plántulas emergidas procedentes de ambos tratamientos (FEDRIANI y DELIBES *en preparación*).

La causa de mortalidad de la inmensa mayoría de las plántulas de todas las especies estudiadas fue el estrés hídrico (deseccación) durante el primer verano tras su emergencia, fenómeno característico de ecosistemas áridos y semiáridos como los mediterráneos (THOMPSON 2005, PUGNAIRE y VALLADARES 2007). En este sentido, las notables diferencias interespecíficas en las tasas de supervivencia de las plántulas pueden

ser relevantes en el contexto de cambio global en que nos encontramos. Especies como el palmito probablemente esté mejor adaptada que otras, como el piruétano, a los previsibles incrementos en la temperatura ambiente y el estrés hídrico estival. Por tanto, el palmito parece ser un modelo de especie a la que vectores altamente móviles, como el zorro y el tejón, dispersan con eficacia, contribuyendo positivamente al refuerzo de su importancia poblacional en Doñana. ¿Se expandirá el área del palmito en las próximas décadas, tal y como ha ocurrido en Europa con algunas palmeras introducidas (e.g., *Trachycarpus fortunei*; WALTER y otros 2007)? ¿Qué otros cambios en el ecosistema caben esperar de la presumible “africanización” del sur de España y la consiguiente alteración de los patrones de precipitación y temperatura? Estudios específicamente diseñados para responder estas cuestiones son claramente necesarios en ambientes mediterráneos fragmentados, tales como el Parque Nacional de Doñana (véase más adelante).

Aplicación al manejo y conservación de Doñana

Los resultados muestran claramente que los mamíferos considerados tienen un papel destacado en la dispersión de plantas de frutos carnosos en Doñana. Por ello, de alguna manera podrían ser considerados “ingenieros del paisaje” en el Parque Nacional. Por otra parte, los efectos de las distintas especies varían, de forma que unas y otras cumplen servicios ecológicos complementarios (e.g., SPIEGEL y NATHAN 2007). Ello pone en cuestión, o al menos obliga a replantearse, la conveniencia del control de algunas especies de mamíferos generalistas, como el zorro y el jabalí. Sin duda, ambos contribuyen al mantenimiento de muchas poblaciones vegetales, así como a la colonización de nuevas áreas. Esto último es especialmente trascendente en un lugar como Doñana, altamente heterogéneo y fragmentado. De hecho, los distintos ‘parches’ de matorral mediterráneo en Doñana están aislados unos de otros por distintas barreras (franja dunar, cultivos, infraestructuras lineares, etc.) y, por tanto, zorros y jabalíes pudieran aminorar dicho aislamiento gracias a sus altas movilidades. De

ser necesario el control de poblaciones, el énfasis debería ponerse en especies exóticas, como perros y gatos asilvestrados, de los que no se conoce servicio ecológico particular, al menos en Doñana. También sería conveniente tener cierta cautela con la instalación de exclusiones de ungulados, colocadas generalmente con objeto de facilitar la supervivencia y establecimiento de plántulas de algunas especies de árboles. Esta práctica de manejo, tan ampliamente extendida en numerosos parques nacionales (incluido el de Doñana), puede constituir una ‘espada de doble filo’. Por una parte, bajo ciertas circunstancias, puede favorecer el reclutamiento bajo el entorno de los árboles madre. Sin embargo, dichas exclusiones probablemente también impiden el acceso de los dispersantes de larga distancias (e.g., muchos carnívoros) limitando así procesos de (re)colonización, tan esenciales en paisajes fragmentados.

Por último, los resultados sugieren una elevada mortandad de plántulas debido a la sequía estival, y sin lugar a dudas también a la herbivoría (FEDRIANI y DELIBES, *datos inéditos*). Una evaluación detallada del efecto combinado de las sequías estivales y la herbivoría sobre la dinámica, reclutamiento, y distribución de especies endozoócoras relativamente tolerantes (e.g., el palmito; FEDRIANI y DELIBES, *en preparación*) y no tolerantes (e.g., el piruétano; FEDRIANI y DELIBES 2009b) a ambos factores de mortalidad ayudaría a revelar algunos de los cambios esperables en el paisaje de Doñana a consecuencia del cambio climático. Es un campo de estudio en el que se debe perseverar. El caso de Cazorla, donde el estudio continuado durante décadas de las interacciones entre plantas y animales ha sido fundamental para orientar la gestión (véase ALONSO y otros 2005), es un magnífico espejo en el que mirarse.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido financiada por el Ministerio de Medio Ambiente (proyecto 15/2003) y el Ministerio de Educación y Ciencia (CGL2007-63488/BOS). Numerosas personas de la Reserva Biológica, del Parque Nacional, y de la Estación Biológica de Doñana (CSIC) hicieron posible y

grata nuestra investigación. Agradecemos sinceramente a Gema Calvo, Mónica Váz e innumerable voluntarios por su dedicación y esfuerzo en

las variadas labores de campo y laboratorio. A Carlos M. Herrera le agradecemos su estímulo y asesoramiento.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO C, GARRIDO JL y HERRERA CM 2004. Investigaciones sobre plantas y animales en las Sierras de Cazorla, Segura y Las Villas. 25 años de estudios por el CSIC. Consejería de Medio Ambiente, Junta de Andalucía, Sevilla. 133pp.
- AUGSPURGER CK 1984. Seedling survival of tropical tree species - interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- CHARALAMBIDOU, I. SANTAMARIA, L., JANSEN, C., y NOLET, B. 2005. Digestive plasticity in Mallard ducks modulates dispersal probabilities of aquatic plants and crustaceans. *Functional Ecology* 19: 513-519.
- DARWIN, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (1st ed.), Londres.
- DUBROVSKY, J.G. 1996. Seed hydration memory in Sonora Desert cacti and its ecological implication. *Am. J. Bot.* 83: 624-632.
- ERIKSSON, O. 1995. Seedling recruitment in deciduous forest herbs: the effects of litter, soil chemistry and seed bank. *Flora* 190: 65-70.
- FEDRIANI, J.M. 2005. Do frugivorous mice choose where or what to feed on? *Journal of Mammalogy* 86: 576-586.
- FEDRIANI J.M., DELIBES M., y PALOMARES F. 1999. Niche relations among three sympatric mediterranean carnivores. *Oecologia* 121: 138-148.
- FEDRIANI, J.M. y MANZANEDA, A.J. 2005. Pre- and post-dispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology* 16: 1018-1024.
- FEDRIANI, J.M. y M. DELIBES, 2008. ¿Quién siembra los arbustos en Doñana? - *Quercus* 271: 22-28.
- FEDRIANI, J.M. y DELIBES. M. 2009a. Seed dispersal in the Iberian pear *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16: 311-321.
- FEDRIANI J.M. y DELIBES M 2009b. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: a field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* DOI 10.1111/j.0906-7590.2009.05925.x
- FEDRIANI J.M. y M. DELIBES (*en preparación*). Interaction between the Mediterranean dwarf palm and mammals: dangerous liaisons?
- FEDRIANI J.M., WIEGAND T, y M. DELIBES 2009. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear. *Ecography*, DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.06052.x
- GARCÍA, D., OBESO JR., MARTÍNEZ, I 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: Does scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- HERRERA, J. 1986 Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain *Vegetatio* 68: 91-98.
- HERRERA, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. In: Herrera, C. M. and Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary perspective*. Blackwell Science, Oxford.
- HERRERA, C. M. y PELLMYR O (eds.) 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary perspective*. Blackwell Science, Oxford.
- HILLIS LAMBERS, J., CLARK, JS, y BECKAGE, B. 2002. Density dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417: 732-735.
- HOWE, H.F. y M. N. MIRITI. 2004. When seed dispersal matters. *Bioscience* 54:651-660.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.

- JORDANO, P. 1984. Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. Ph.D. University of Seville.
- JORDANO, P. y HERRERA, C. M. 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* 2: 230-237.
- JORDANO, P. y SCHUPP E. W. 2000. Seed dispersal effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. – *Ecol. Mon.* 70: 591-615.
- LEVEY, D. J. y KARASOV, W. H. 1992. Digestive modulation in a seasonal frugivore, the American robin (*Turdus migratorius*). *Am. J. Physiol.* 262: 711-718.
- LEVIN SA, MULLER-LANDAU HC, NATHAN R, CHAVE J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Ann. Rev. Ecol. Systema.* 34: 575-604.
- LITTELL, RC, MILLIKEN GA, STROUP WW, Y WOLFINGER RD. 1996 SAS system for mixed models. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- NATHAN R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313:786-788.
- PUGNAIRE, F. I. Y VALLADARES, F. 2007. Functional plant ecology. CRC publishers. 744 pp.
- REY, P. J. Y ALCÁNTARA J. M. 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. - *Journal of Ecology* 88: 622–633.
- REYNOLDS JC y AEBISCHER NI 1991. Comparison and quantification of carnivore diet by faecal analysis, a critique, with recommendations, based on the study of the red fox *Vulpes vulpes*. *Mamm. Rev.* 21: 97-122.
- ROBERTSON, AW., TRASS, A., LADLEY, J.J., y KELLY D. 2006. Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of deinhibition effect. *Functional Ecology* 20: 58-66.
- SANTAMARÍA L, CHARALAMBIDOU, I., FIGUEROLA J., y GREEN, A.J. 2002. Effect of passage through duck gut on germination of fennel pondweed seeds. *Archiv für Hydrobiolog.* 156: 11-22.
- SCHUPP E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetation* 107/108: 15-29.
- SCHUPP, E. W. y M. FUENTES. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. - *Écoscience* 2: 267-275.
- SILVERTOWN, J. W. 1980. Leaf-canopy-induced seed dormancy in a grassland flora. - *New Phytologist* 85: 109-118.
- SPIEGEL, O. y NATHAN, R. 2007. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in patchy environments. *Ecology Letters* 10: 718-728.
- THERNEAU, T. M. y GRAMBSCH, P. M. 2000. Modeling Survival Data: Extending the Cox Model. Springer, 350 pp.
- THOMPSON, K. y GRIME, J. P. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *J. Appl. Ecol.* 20: 141-156.
- THOMPSON, J. D. 2005. Plant evolution in the Mediterranean. Oxford University Press.
- TRAVESET, A. y VERDÚ, M. 2002. A meta-analysis on the effect of gut treatment on seed germination. In: Levey, D. y otros (eds), *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological, Evolutionary and Conservation Issues*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 339-350.
- TRAVESET A., RIERAN., y MAS R.E. 2001. Passage through bird guts causes interespecific differences in seed germination characteristics. *Funct. Ecol.* 15: 669–675.
- TRAVESET, A., ROBERTSON AW y RODRIGUEZ-PEREZ J. 2007. A review of the role of endozoochory on seed germination. - In: Dennis, A. J. y otros (eds), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* CAB International. 79-103 pp.
- TRAVESET, A., RODRÍGUEZ-PÉREZ J., PÍAS B. 2008. Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth. *Ecology* 89: 95-106.
- WALTHER, GR., EMMANUEL S., BERGER, S., HICKLER, T., TANG, Z., SYKES, MT. 2007. Palms tracking climate change. *Global Ecology and Biogeography* 16: 801-809.