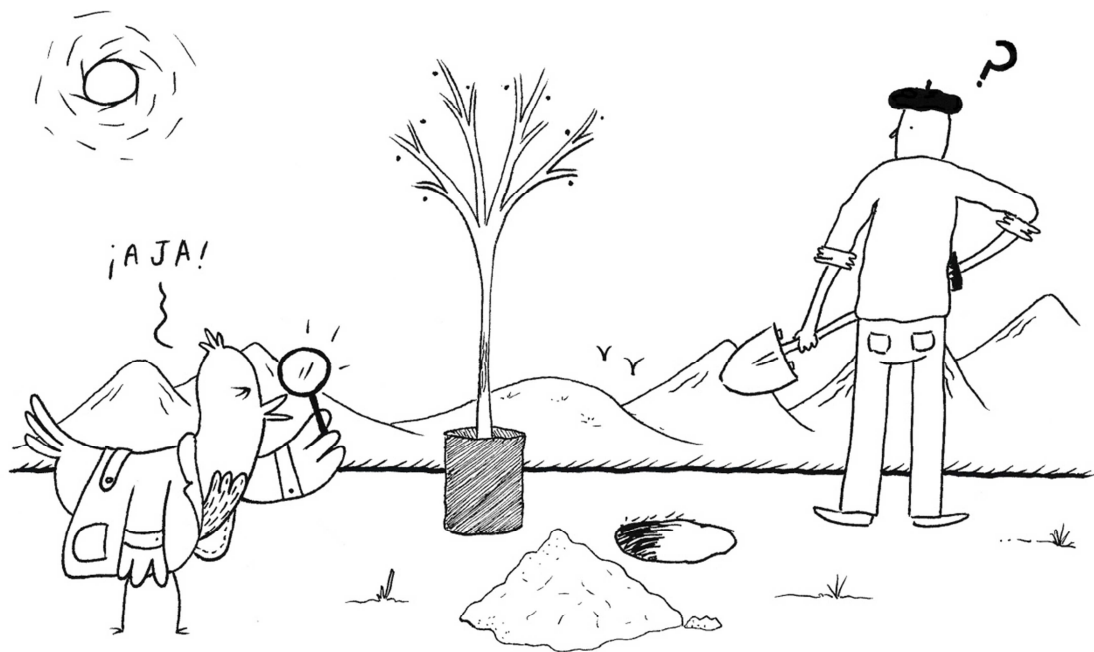


Dispersión del cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb*) en pastizales naturales del sur de la Provincia de Buenos Aires



Martín Raúl Amodeo

Director: Dr. Sergio M. Zalba

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur

2014



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Dispersión del cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb*) en pastizales naturales del sur de la Provincia de Buenos Aires

Martín Raúl Amodeo

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2014

PREFACIO

Esta Tesis se presenta como parte de los requisitos para optar al grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 6 de Octubre de 2009 y el 3 de Julio de 2014, bajo la dirección del Doctor Sergio Martín Zalba. Este escrito incluye cambios y correcciones que fueron sugeridos por los miembros del jurado designado para la evaluación de esta tesis: Dres. Javier López de Casenave, Pedro Blendinger y Pablo Martín.

Martín Raúl Amodeo



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR
Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente Tesis ha sido aprobada el/..../....., mereciendo
la calificación de (.....)

Resumen

La dispersión representa un proceso fundamental para el crecimiento de las poblaciones naturales de plantas y para su expansión por el territorio. Los mecanismos de dispersión pueden actuar a distintas escalas espaciales. Un caso extremo de dispersión a gran escala es el movimiento de especies por fuera de sus áreas originales de distribución mediado por la actividad humana. Este proceso resulta en uno de los agentes de transformación ambiental más significativos, como son las invasiones biológicas. Solo una pequeña proporción de la superficie original de pastizales de la Argentina se encuentra protegida por reservas naturales, entre las cuales el Parque Provincial Ernesto Tornquist constituye una de las unidades de conservación de biodiversidad más importantes de la Provincia de Buenos Aires. Una de las principales amenazas que enfrenta el parque es la proliferación de árboles y arbustos exóticos, entre los cuales se encuentra el cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb* L.), un árbol pequeño de frutos carnosos originario de la región del Mediterráneo. En esta tesis se estudia la dispersión de *Prunus mahaleb* en la zona de Sierra de la Ventana, evaluando las implicancias de este proceso en la dinámica de invasión de la especie. Para ello se analizan aspectos clave de su biología reproductiva que permiten entender la invasividad de esta especie, así como su interacción con los agentes de dispersión locales que resultan relevantes para comprender la invasibilidad del ecosistema. Se registraron en total 20 especies de animales que intervienen en la dispersión de *P. mahaleb*: 17 especies de aves, el zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), el jabalí (*Sus scrofa*) y una especie de hormiga cortadora (*Acromyrmex lundii*). El ensamble completo ofrece servicios de dispersión muy diversos que operan a diferentes escalas espaciales, mostrando variaciones según las características del ambiente. Mediante ensayos de viabilidad y de germinación en condiciones de laboratorio, seminaturales y naturales, se analizaron los efectos del tratamiento de los dispersores y su respuesta frente a diferentes condiciones ambientales. Existen diferencias en los efectos que ejercen los distintos dispersores y pueden ser interpretadas en función de dos procesos fundamentales: diferentes grados de remoción de la pulpa y de limpieza de los carozos y variaciones en el desgaste ejercido sobre el endocarpo. Los microorganismos del suelo y la meteorización propia de la exposición a condiciones climáticas cambiantes parecen tener un efecto importante en el desgaste tanto de la pulpa como del endocarpo. La biología reproductiva de *P. mahaleb* y sus interacciones con los agentes de dispersión explican en gran medida su capacidad invasora en el área de estudio y brindan información de alto valor para planificar su manejo.

Abstract

Dispersal is a key process for the growth and expansion of natural plant populations. These mechanisms may act at different spatial scales and long-distance dispersal events are typically rare but critical for large-scale processes. An extreme case of long-distance dispersal is the movement of species away from their native ranges of distribution caused by human activities. This process leads to one of the most significant drivers of change of the environment, biodiversity, ecosystem dynamics and human economy and health, which are biological invasions. Only a small fraction of the original area occupied by grasslands in Argentina is under protection by natural reserves, among which the Ernesto Tornquist Provincial Park is one of the most important conservation units in Buenos Aires province. One of the major threats in the park is the proliferation of alien woody plants, one of them is St. Lucie's cherry (*Prunus mahaleb* L.), a small fleshy-fruited tree native to the Mediterranean. In this thesis, *Prunus mahaleb* dispersal system is studied, evaluating its implications on the species invasion dynamics. In order to understand *P. mahaleb* invasiveness, some key aspects of its reproductive biology were studied, as well as its interaction with local dispersal agents that are relevant to understand ecosystem invasibility. Twenty animal species were registered contributing to *P. mahaleb* dispersal: 17 birds, Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*), wild boar (*Sus scrofa*), and a leaf-cutting ant (*Acromyrmex lundii*). The entire ensemble offers diverse dispersal services that operate at different spatial scales, and depending on environmental characteristics. By means of viability and germination experiments using controlled, semi-natural and natural conditions, seed germination was compared among seeds exposed to the effects of consumption by different dispersal agents, and seeds exposed to different environmental conditions. Germination responses varied in response to handling by different dispersers, probably also as a result of different levels of pulp removal and variations in endocarp scarification. Soil microorganisms and weathering could have an important effect on both pulp and endocarp degradation and weakening. *P. mahaleb* reproductive biology and its interactions with dispersal agents can explain to a considerable extent its invasive capacity in the study site and offer valuable information for its management.

A Ma y Pa, los autores principales de todo

Todos los análisis estadísticos de esta tesis se llevaron a cabo utilizando software libre
Lamentablemente no puedo decir lo mismo del procesamiento de texto e imágenes

Índice general

PRÓLOGO	1
RESUMEN	2
ABSTRACT	6
INTRODUCCIÓN GENERAL	10
Demografía y dispersión de semillas.....	10
Interacciones planta-animal y dispersión de semillas.....	12
Invasiones biológicas, el humano como dispersor a escala global	14
Estructura y objetivos de esta tesis.....	16
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	18
ÁREA DE ESTUDIO	22
CAPÍTULO 1	28
Introducción	29
Interacciones planta-dispersor en las invasiones biológicas.....	29
Características clave de las plantas en su interacción con los frugívoros	30
El sistema reproductivo de <i>Prunus mahaleb</i>	31
Objetivos e hipótesis de este capítulo	33
Materiales y Métodos	35
Fenología y variación temporal en la oferta de frutos.....	35
Fecundidad y ginodioecia.....	37
Variación interanual en la producción de frutos.....	37
Características de frutos y carozos.....	38
Resultados	40
Fenología y variación temporal en la oferta de frutos.....	40
Fecundidad y ginodioecia.....	44
Variación interanual en la producción de frutos.....	48
Características de frutos y carozos.....	51
Discusión	57
Fenología y variación temporal en la oferta de frutos.....	57
Fecundidad y ginodioecia.....	58
Variación interanual en la producción de frutos.....	62
Características de frutos y carozos.....	63

CAPÍTULO 2.....	66
Introducción	67
Los animales como dispersores de semillas.....	67
Frugivoría y dispersión de semillas	68
Componentes cuantitativos y cualitativos de la efectividad de dispersión	70
La efectividad de dispersión depende del contexto	72
Objetivos, hipótesis y consideraciones metodológicas de este capítulo	72
Materiales y Métodos.....	74
Las aves como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i>	74
Estudio del comportamiento de las aves.....	75
Análisis de restos digestivos de las aves	77
Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes.....	78
Variabilidad en la abundancia de aves frugívoras a lo largo de la temporada de fructificación	81
Los mamíferos como dispersores de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	82
Estudio del comportamiento de los mamíferos	82
Análisis de las heces de mamíferos	82
Las hormigas cortadoras como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	83
Resultados	85
Las aves como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	85
Estudio del comportamiento de las aves.....	85
Análisis de restos digestivos de las aves	94
Características generales del ensamble de aves dispersoras	98
Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes.....	99
Variabilidad en la abundancia de aves frugívoras a lo largo de la temporada de fructificación	115
Los mamíferos como dispersores de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	117
Estudio del comportamiento de los mamíferos	117
Análisis de las heces de mamíferos	118
Las hormigas cortadoras como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	123
Discusión	125
Las aves como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	125
Comportamientos de las aves frugívoras y manipulación de los frutos	125
Comportamientos de las aves frugívoras y lluvia de semillas.....	128
Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes.....	130
Abundancia y actividad de cada especie de ave frugívora	133
Los mamíferos como dispersores de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	136
Las hormigas cortadoras como dispersoras de <i>Prunus mahaleb</i> en el Parque Tornquist	141
Consideraciones generales acerca de los dispersores de <i>P. mahaleb</i> en el Parque Tornquist	143
CAPÍTULO 3.....	146
Introducción	147
La semilla y el ciclo de vida en plantas invasoras con frutos carnosos	147
Mecanismos de dormición	147
Efectos de los dispersores sobre la germinación	149
Germinación y dormición en <i>Prunus</i>	151
Objetivos e hipótesis de este capítulo	153

Materiales y Métodos.....	156
Metodologías utilizadas en laboratorio	156
Germinación bajo condiciones controladas y seminaturales	157
Efecto del género floral y del tamaño de la planta madre sobre la germinación.....	157
Efecto de los dispersores sobre la germinación	157
Germinación bajo condiciones naturales.....	161
Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente	161
Respuesta de los carozos dispersados por zorro	164
Cambios de viabilidad y eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro	164
Respuesta de los carozos dispersados por hormigas	164
Análisis de datos	165
Resultados	166
Germinación bajo condiciones controladas y seminaturales	166
Efecto del género floral y el tamaño de la planta madre sobre la germinación.....	166
Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones controladas	168
Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones seminaturales.....	172
Germinación bajo condiciones naturales.....	174
Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente	174
Respuesta de los carozos dispersados por zorro	177
Cambios de viabilidad y eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro	179
Respuesta natural de los carozos dispersados por hormigas	182
Discusión	185
Efecto del género floral y el tamaño de la planta madre sobre la germinación	185
Efecto de los dispersores sobre la germinación bajo condiciones controladas.....	186
Efecto de los dispersores sobre la germinación bajo condiciones seminaturales	190
Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente.....	193
Respuesta de los carozos dispersados por zorro	194
Eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro	195
Respuesta de los carozos dispersados por hormigas.....	196
Consideraciones sobre el banco de semillas.....	196
CONCLUSIONES GENERALES	198
AGRADECIMIENTOS	202
BIBLIOGRAFÍA	205

Prólogo

La ciencia, como el arte, es un proceso creativo que nos ofrece momentos llenos de alegría y otros cargados de frustraciones. Los humanos somos seres naturalmente curiosos e intentamos permanentemente simplificar el universo que nos rodea y transmutarlo en una idea o creación, y así poder acercarnos un poco más a entenderlo con nuestro limitado cerebro. Para eso tratamos de establecer patrones y de minimizar la complejidad del universo, aislando aquellos procesos que nos interesan circunstancialmente. Eso nos puede llevar a obtener grandes logros, así como a cometer graves errores. No es el objetivo de este prólogo discutir acerca de ese proceso pero sí llamar la atención sobre un punto en particular que subyace en toda esta tesis y fue motivo de grandes frustraciones durante su desarrollo: la falta de una terminología consistente y unificadora a la hora de referirse a los excrementos. Llama la atención que, existiendo al respecto un repertorio de palabras de uso coloquial tan amplio, las expresiones académicas sean limitadas, principalmente teniendo en cuenta que se trata de un componente fundamental en la biología y ecología de los seres vivos. A lo largo de esta tesis, se podrá percibir un esfuerzo por la búsqueda de sinónimos, exigencias propias del proceso de redacción, que ha implicado preocupaciones y serias discusiones. En inglés, existe una diversidad de términos que resuelve este tipo de problemas, pero en la literatura científica de habla hispana, podría decirse que falta un criterio unificador acerca de esta preocupación. Las diferentes disciplinas científicas que se ven involucradas deberían hacer un esfuerzo por fortalecer el uso del lenguaje superando posibles inhibiciones ante este tabú social. Desde que nacemos, nuestras madres utilizan bisílabos asociados a este concepto como sinónimo de desaprobación. Este uso confuso de los términos en etapas tan tempranas podría ser la raíz de este problema que hoy manifiesta sus consecuencias en la escritura de esta tesis.

La ciencia, como el arte, es valiosa, por sobre toda otra razón, por basarse en la observación. La interacción con el fenómeno en estudio y la síntesis de información a través de la interpretación y organización de nuestros sentidos, hacen de la ciencia algo digno de admiración en el ser humano. Esta tesis es el fruto de un proceso de aprendizaje en el cual subyacen caminatas y horas de observación y convivencia con el fenómeno en estudio. Nada de lo que se leerá en este texto puede retratar con total fidelidad lo perfecto e imperfecto del fenómeno natural transcurriendo en su tiempo y espacio. El objetivo que me propongo es contribuir humildemente a nutrir esa curiosidad que nos caracteriza describiendo un proceso natural que representa para mí, algo maravilloso y apasionante.

Resumen extenso

La dispersión representa un proceso fundamental para el crecimiento de las poblaciones naturales de plantas y para su expansión por el territorio. El movimiento de los propágulos desde su lugar de origen hacia sitios alejados ocurre típicamente en forma pasiva, mediante vectores abióticos (gravedad, viento, agua) o bióticos (animales o la misma planta). Estos mecanismos pueden actuar a distintas escalas espaciales, distinguiéndose agentes de dispersión a corta distancia que conducen al crecimiento poblacional, y mecanismos de dispersión a media y larga distancia, que contribuyen a la dispersión a nivel meta-poblacional y a la formación de nuevos núcleos de colonización. Los eventos de dispersión a larga distancia son típicamente raros pero tienen una importancia clave en procesos relevantes a gran escala. Un caso extremo de dispersión a gran escala es el movimiento de especies por fuera de sus áreas originales de distribución mediado por el hombre. Este proceso resulta en uno de los agentes de transformación ambiental más significativos, con efectos sobre la diversidad biológica, el funcionamiento de los ecosistemas, la economía y la salud humanas, como son las invasiones biológicas. Los pastizales naturales constituyen uno de los ecosistemas más disturbados por las actividades humanas y que han recibido menor atención desde el punto de vista de la conservación. La proliferación de plantas leñosas invasoras en pastizales y sabanas del mundo ha sido una de las alteraciones más graves durante el último siglo. Solo una pequeña proporción de la superficie original de pastizales de la Argentina se encuentra protegida por reservas naturales, entre las cuales el Parque Provincial Ernesto Tornquist constituye una de las unidades de conservación de biodiversidad más importantes de la Provincia de Buenos Aires. Una de las principales amenazas que enfrenta el parque es la proliferación de árboles y arbustos exóticos, entre los cuales se encuentra el cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb* L.), un árbol pequeño de frutos carnosos originario de la región del Mediterráneo que invade exitosamente valles y arroyos de la zona, dependiendo de manera significativa de su interacción con agentes bióticos de dispersión. En esta tesis se estudia la dispersión de *Prunus mahaleb* en la zona de Sierra de la Ventana, evaluando las implicancias de este proceso en la dinámica de invasión de la especie. Para ello se analizan aspectos clave de su biología reproductiva que permiten entender la invasividad de esta especie, así como su interacción con los agentes de dispersión locales que resultan relevantes para comprender la invasibilidad del ecosistema.

P. mahaleb presenta un sistema reproductivo funcionalmente ginodioico con autocompatibilidad parcial, es decir que las poblaciones incluyen individuos con flores

hermafroditas y otros sólo con flores androestériles. La fenología de la especie en el área de estudio muestra similitudes con la reportada en poblaciones de su rango nativo, con períodos de corta duración para la floración (19-22 días durante septiembre-octubre) y la fructificación (27-34 días durante noviembre-enero), y un alto grado de sincronismo a nivel poblacional en ambos procesos. La maduración de los frutos ocurre repentina y sincrónicamente, alcanzando la máxima disponibilidad en las copas durante el mes de diciembre. Sobre principios de enero se produce una caída masiva de frutos de las copas que ocurre casi simultáneamente en todos los individuos, aumentando notablemente la oferta de frutos en el suelo. La especie produce un exceso de flores respecto de los frutos que se establecen, sin embargo las proporciones de flores exitosas (19%-29%) sugieren que la performance reproductiva en la población invasora del Parque Tornquist podría ser mejor en comparación con datos de poblaciones de su rango nativo. La cantidad de frutos producidos aumenta considerablemente con el tamaño de la planta, mostrando una variación entre años de hasta el 50%, que se incrementa en árboles de mayor tamaño. El género androestéril es muy poco frecuente en las poblaciones del área de estudio (5% aproximadamente) en contraposición con valores del 50% reportados en su rango nativo. Se hallaron indicios de que la fecundidad en individuos androestériles puede ser mayor que en hermafroditas. La longitud, diámetro ecuatorial y peso fresco de los frutos de la especie en el área de estudio resultaron de 8,57 mm, 8,53 mm y 0,44 g, respectivamente, similares a los reportados en poblaciones nativas del sur de España. Los frutos más grandes parecen tener una mayor proporción pulpa:carozo, por lo tanto representan una recompensa mejor que los frutos pequeños. Por otro lado, se detectó una correlación positiva entre el tamaño de las semillas y la talla de las plantas.

Se registraron en total 20 especies de animales que intervienen en la dispersión de *P. mahaleb*: 17 especies de aves, el zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), el jabalí (*Sus scrofa*) y una especie de hormiga cortadora (*Acromyrmex lundii*). Por otro lado, existen otros animales en la zona que podrían intervenir en eventos accidentales de dispersión como un efecto secundario de la predación de semillas (la paloma *Patagioenas picazuro*, ungulados y roedores). El ensamble completo ofrece servicios de dispersión muy diversos que operan a diferentes escalas espaciales, mostrando variaciones según las características del ambiente. Se demostró que la composición del ensamble de aves frugívoras y su contribución diferencial a la dispersión varía entre ambientes abiertos de pastizal y ambientes con alta densidad de árboles exóticos. Si bien los bosques cerrados formados por otras especies leñosas de gran porte son sitios con una gran abundancia de aves, los ejemplares de *P. mahaleb* ubicados dentro de estos bosques cerrados reciben pocas visitas y sus frutos son raramente consumidos, en

comparación con aquellos ubicados en ambientes abiertos de pastizal. Los árboles situados en ambientes abiertos de pastizal junto al cauce de un arroyo, reciben visitas más frecuentemente y el consumo de sus frutos es más alto. La presencia de árboles aislados, coespecíficos o no, tiene un efecto favorable sobre las tasa de visita y de consumo en las copas de *P. mahaleb*. La presencia de estas plantas en el área favorecería la dispersión de *P. mahaleb* en estos ambientes abiertos, dado que éstas cubrirían los requerimientos de nidificación de muchas aves generalistas que se comportan como dispersoras, como tijereta (*Tyrannus savana*) y calandria grande (*Mimus saturninus*), brindándoles perchas y refugios. Entre los ocho mamíferos que consumen frutos de *P. mahaleb*, el zorro gris pampeano (*L. gymnocercus*) es el principal dispersor. Si bien la mayor parte de las heces de zorro estudiadas en esta tesis se encontró en cercanía de núcleos poblacionales, se hallaron evidencias de que esta especie podría actuar como un dispersor a larga distancia, trasladando ocasionalmente grupos de semillas a sitios alejados (máxima distancia potencial de dispersión: 1091 m). Hasta esta tesis no existían registros de hormigas que dispersaran semillas de *P. mahaleb*. Los resultados obtenidos sugieren que las hormigas cortadoras (*A. lundii*) pueden contribuir de manera significativa con la dispersión de esta especie.

Mediante ensayos de viabilidad y de germinación en condiciones de laboratorio, seminaturales y naturales, se analizó la germinación de carozos provenientes de plantas de distinto tamaño y género floral, los efectos del paso por el tracto digestivo de los dispersores y su respuesta frente a diferentes condiciones ambientales. No se hallaron diferencias en la viabilidad y germinación de carozos provenientes de plantas androestériles y hermafroditas. Por otro lado, los carozos de *P. mahaleb* que no reciben ningún tipo de tratamiento presentan un bajo porcentaje de germinación en laboratorio pero la misma se ve favorecida por la eliminación total de la pulpa del carozo y por la escarificación del endocarpo mediante métodos mecánicos y químicos. Existen diferencias en los efectos que ejercen los distintos dispersores y pueden ser interpretadas en función de dos procesos fundamentales: diferentes grados de remoción de la pulpa y de limpieza de los carozos y variaciones en el desgaste ejercido sobre el endocarpo. Es común que permanezca un poco de pulpa adherida a la superficie de los carozos consumidos por frugívoros, y ésta puede tener efectos inhibitorios sobre la germinación hasta que es lavada por la lluvia o degradada en el suelo. Los máximos porcentajes de germinación en laboratorio fueron obtenidos en carozos regurgitados por la tijereta (*T. savana*) y carozos manipulados por hormigas cortadoras (*A. lundii*), que dejan los carozos totalmente libres de restos de pulpa. La respuesta general de los carozos bajo condiciones seminaturales fue favorable en comparación con los resultados obtenidos en

laboratorio. Los microorganismos del suelo y la meteorización propia de la exposición a condiciones climáticas cambiantes parecen tener un efecto importante en el desgaste tanto de la pulpa como del endocarpo. Este proceso en el suelo podría estar reemplazando en cierta medida al que sucede dentro del tracto digestivo de un dispersor, reduciendo la dependencia de esta interacción para una germinación exitosa en el campo. En condiciones naturales, la respuesta germinativa de los carozos en ambientes húmedos y protegidos (bosque y pastizal intermedio) alcanzó valores más altos que en ambientes abiertos menos protegidos (roquedal y pastizal bajo). Según los resultados de estos ensayos, las plantas leñosas exóticas en la región, no solo favorecerían la dispersión de *P. mahaleb* a través del efecto sobre la abundancia y actividad de las aves, si no también aumentando la disponibilidad de sitios con condiciones favorables para el reclutamiento. Las condiciones microambientales en los pastizales abiertos donde el zorro suele depositar los carozos no son favorables para el reclutamiento pero se hallaron evidencias de que la ocurrencia de disturbios u otros eventos como la dispersión secundaria que permitan el enterramiento de los carozos aumenta la probabilidad de germinación. La germinación de los carozos de *P. mahaleb* puede continuar ocurriendo luego de tres años de estar en el suelo en condiciones naturales, en algunos casos alcanzando porcentajes aún mayores a los del primer año.

La interacción entre los mecanismos de dormición, el efecto variable de los distintos dispersores y el filtro ambiental, estarían definiendo una dinámica del banco de semillas de esta especie que podría aumentar las chances de reclutamiento continuo aún en escenarios de fertilidad discontinua. La biología reproductiva de *P. mahaleb* y sus interacciones con los agentes de dispersión explican en gran medida su capacidad invasora en el área de estudio y brindan información de alto valor para planificar su manejo.

Extended abstract

Dispersal is a key process for the growth and expansion of natural plant populations. The movement of propagules to sites far apart from their origin typically occurs in a passive way by means of abiotic (gravity, wind, water) or biotic (animals or self-propagation) vectors. These mechanisms may act at different spatial scales, with short-distance dispersal leading to population growth, and medium- and long-distance dispersal contributing to meta-population level processes and the colonization of new areas. Long-distance dispersal events are typically rare but critical for large-scale processes. An extreme case of long-distance dispersal is the movement of species away from their native ranges of distribution caused by human activities. This process leads to one of the most significant drivers of change of the environment, biodiversity, ecosystem dynamics and human economy and health, which are biological invasions. Natural grasslands are one of the ecosystems that have suffered the most intense series of human changes and have not received enough conservation efforts. The proliferation of invasive shrubs and trees over grasslands and savannas around the world has been one of their severest modifications during the last century. Only a small fraction of the original area occupied by grasslands in Argentina is under protection by natural reserves, among which the Ernesto Tornquist Provincial Park is one of the most important conservation units in Buenos Aires province. One of the major threats in the park is the proliferation of alien woody plants, one of them is St. Lucie's cherry (*Prunus mahaleb* L.), a small fleshy-fruited tree native to the Mediterranean invading valleys and streams in the region of Sierra de la Ventana, and depending on the interaction with many biotic dispersal agents. In this thesis, *Prunus mahaleb* dispersal system is studied, evaluating its implications on the species invasion dynamics. In order to understand *P. mahaleb* invasiveness, some key aspects of its reproductive biology were studied, as well as its interaction with local dispersal agents that are relevant to understand ecosystem invasibility.

P. mahaleb is gynodioecious, with partial self-compatibility, with population including trees with hermaphrodite flowers and others with only male-sterile (female) flowers. The species phenology in the area matches with the reports from its native range, showing short flowering period (19-22 days from September to October) and fructification period (27-34 days from November to January). Individuals among populations are highly synchronized in both flowering and fructification, and maturation of fruits concentrates in a short time. The maximum offer of fruits on the trees occurs during December, and in early January a massive and synchronized fruit fall occurs, with fallen fruits covering the soil under the canopies. The

species produces an excess of flowers with respect to the number of fruits that it finally set. However, the percentage of successful flowers (19%-29%) suggests that the reproductive performance of the populations at the study area might be better in comparison to populations in its native range. Fruit production increases considerably with tree size, showing a variation up to 50% in fruit production, which is higher in larger trees. Male-sterile trees from the study area represent 5% of the population, a figure lower than the 50% reported for populations at its native range. Evidence was found for fecundity of male-sterile trees being higher than that of hermaphrodites. Length, equatorial diameter and fresh weight of fruits collected at the study area resulted 8.57 mm, 8.53 mm and 0.44 g, respectively, matching values reported for native populations in Southern Spain. Bigger fruits seem to have higher pulp:seed ratios, representing a better reward for frugivores than smaller ones. A positive correlation between seed and plant size was found, and the pulp:seed ratio seems to be lower in fruits from smaller plants.

Twenty animal species were registered contributing to *P. mahaleb* dispersal: 17 birds, Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*), wild boar (*Sus scrofa*), and a leaf-cutting ant (*Acromyrmex lundii*). On the other hand, there are other animals inhabiting the area that could participate in accidental dispersal events as a consequence of seed predation (the pigeon *Patagioenas picazuro*, ungulates and rodents). The entire ensemble offers diverse dispersal services that operate at different spatial scales, and depending on environmental characteristics. It was demonstrated that the composition of the avian ensemble and its differential contribution to dispersal vary between open grassland habitats and shaded environments, like forests of other exotic trees growing in high densities. Although forests of big woody plants represent environments with high bird abundance, *P. mahaleb* individuals located beneath the canopy receive lower visitation rates and fruit consumption, in comparison to those trees growing in open grasslands. Trees located in open grassland habitats near a stream receive the highest rates of visitation and fruit consumption. The presence of other trees, conspecifics or not, in the surroundings, has a beneficial effect on visitation rate and fruit consumption in *P. mahaleb* canopies. The presence of woody plants in the region might be favoring *P. mahaleb* dispersal in those open habitats, probably by providing nidification substrates, as well as perches and refuges, for many generalist birds like fork-tailed flycatcher (*Tyrannus savana*) and chalk-browed mockingbird (*Mimus saturninus*). Among the eight mammals that have been observed consuming *P. mahaleb* fruits, Pampas fox (*L. gymnocercus*) seems to be its main disperser. Although most of its scats were found near *P. mahaleb* populations, evidence was found of this species acting as a long-distance disperser,

occasionally transporting groups of seeds to distant locations (maximum potential dispersal distance: 1091 m). There were no previous reports before this thesis about ants dispersing *P. mahaleb* seeds. Results suggest that leaf-cutting ants can significantly contribute to local seed dispersal.

By means of viability and germination experiments using controlled, semi-natural and natural conditions, seed germination was compared among seeds produced by plants of different size and gender, seeds exposed to the effects of consumption by different dispersal agents, and seeds exposed to different environmental conditions. There were no differences in viability or germination rates between seeds produced by male-sterile and by hermaphrodite plants. Non-treated *P. mahaleb* seeds exhibited low germination rates under controlled conditions, with enhanced rates associated to the total elimination of pulp and to the mechanical and chemical scarification of the endocarp. Germination responses varied in response to handling by different dispersers, probably also as a result of different levels of pulp removal and variations in endocarp scarification. It is common for the seeds to retain some pulp after being consumed by frugivores, and this can have inhibitory effects on germination until it is further removed by the rain or decomposed in the soil. Maximum germination rates under controlled conditions was associated to seeds regurgitated by fork-tailed flycatcher (*T. savana*) and seeds manipulated by ants (*A. lundii*), with handling by these dispersers resulting in the cleanest seed conditions, with no pulp vestiges at all. Seed germination was higher under semi-natural conditions in comparison to laboratory tests. Soil microorganisms and weathering could have an important effect on both pulp and endocarp degradation and weakening. This process in the soil could replace, at a certain point, the scarification that occurs inside the digestive tract of a disperser, thus reducing the dependency on this interaction for germination to occur in the field. Under natural conditions, seed germination in humid and protected habitats (forests and intermediate height grasslands) reached higher values than in open habitats with less protection (rock crevices and low grasslands). According to these results, exotic woody plants in the region could favor *P. mahaleb* dispersal by means of both the above mentioned effects on bird abundance and activity and also by increasing the availability of sites with adequate conditions for recruitment. Microhabitat conditions in open grasslands where Pampas fox (*L. gymnocercus*) most frequently deposit seeds are less favorable for recruitment, but evidence was found that the occurrence of disturbs and other events like secondary dispersal, could result in seed burial, what in turn increases germination. Germination in *P. mahaleb* seeds can occur three

years after dispersal, in some cases reaching percentages even higher than those at the first year.

The interaction between dormancy mechanisms, the variable effects of dispersers and the environmental filter, might be defining a seed bank dynamics that increases chances of continual recruitment, even at scenarios of fluctuating environmental suitability. *P. mahaleb* reproductive biology and its interactions with dispersal agents can explain to a considerable extent its invasive capacity in the study site and offer valuable information for its management.

Introducción general

Demografía y dispersión de semillas

La dispersión, definida como el desplazamiento unidireccional de los individuos fuera de su lugar de nacimiento, es un fenómeno que ocurre en casi todos los organismos vivos (Levin *et al.* 2003; Matthysen 2012; Nathan 2006). En las plantas, así como en otros organismos sésiles, la dispersión ocurre típicamente en forma pasiva mediante vectores que transportan sus propágulos (semillas, frutos o partes vegetativas) lejos de su origen hacia sitios donde pueden establecerse y regenerar un individuo adulto (Kollmann 2000; Matthysen 2012; Nathan *et al.* 2008). Si bien muchas especies pueden esparcirse en estado vegetativo, la dispersión más importante en plantas ocurre típicamente en el estadio de semilla (Levin *et al.* 2003). Es por eso que este estadio posee una gran importancia en el ciclo de vida de las plantas dado que, además de ser el resultado de la reproducción sexual, brindando una forma de multiplicación y generación de variabilidad genética, es la etapa durante la cual generalmente ocurre la dispersión y la colonización de nuevas áreas (Harper 1977). La dinámica de las especies vegetales depende en gran medida de procesos demográficos tales como la producción de semillas y la culminación del ciclo de vida, que juegan un papel clave en la colonización y en el crecimiento de las poblaciones (Jordano *et al.* 2004). El ciclo natural de regeneración de las poblaciones de una planta es definido como una serie concatenada de procesos demográficos (producción de semillas, dispersión, germinación y establecimiento de nuevas plantas reproductivas), que tienen una influencia clave sobre la obtención de nuevos individuos reproductores (Harper 1977; Marañón *et al.* 2004). Esto implica la superación exitosa de los filtros selectivos impuestos por los procesos de dispersión, la predación post-dispersión, la germinación y el establecimiento de plántulas, renovales y finalmente, de adultos reproductivos (Herrera *et al.* 1994; Jordano *et al.* 2004; Rey & Alcantara 2000). Los sistemas de dispersión son el vínculo entre estos eventos demográficos y la expansión de las poblaciones en el espacio, cumpliendo así un rol crítico en muchos procesos ecológicos a nivel poblacional y comunitario (Harper 1977; Jordano *et al.* 2004; Schupp *et al.* 2010; Sebert-Cuvillier *et al.* 2008; Sebert-Cuvillier *et al.* 2009).

La dispersión tiene costos y beneficios que pueden operar en distintas etapas del proceso. El movimiento trae asociados costos energéticos que en el caso de las plantas implican el desarrollo de estructuras que facilitan el movimiento. También existen riesgos asociados al movimiento debido a la exposición a predadores y a hábitats desfavorables

(Matthysen 2012). Se han propuesto varias explicaciones acerca de los beneficios asociados a la dispersión en el ciclo de vida de una planta. Por un lado, se postula que la dispersión de semillas permite que estas eviten la mortalidad asociada a la influencia local de la planta madre y a la densidad de propágulos que caen en su cercanía (hipótesis de escape, Howe & Smallwood 1982). De esta manera, la dispersión reduce los perjuicios de la agregación espacial, como la endogamia y la competencia intraespecífica, aunque también disminuye los posibles beneficios de la cooperación (Matthysen 2012; Willson & Traveset 2000). Por otro lado, la dispersión en el espacio permite que la descendencia de una planta sea capaz de aprovechar ventanas de oportunidad asociadas a disturbios, o cambios ambientales que generan nuevos hábitats para colonizar (hipótesis de colonización, Howe & Smallwood 1982). De esta forma, la dispersión permite a los organismos escapar de condiciones locales desfavorables y alcanzar sitios más apropiados para su desarrollo. A su vez, la dispersión y los mecanismos de dormición en las plantas (*dormancy*, ver una descripción detallada en el Capítulo 3, *Mecanismos de dormición*, p. 147) garantizan una mayor distribución de la descendencia en el espacio y el tiempo, permitiendo alcanzar una mayor variedad de condiciones ambientales y reduciendo el riesgo de fallas en la reproducción a largo plazo (*bet hedging*, Matthysen 2012; Venable 2007; Willson & Traveset 2000). Finalmente, se postula que ciertas adaptaciones y mecanismos de dispersión garantizan que los propágulos alcancen sitios con condiciones locales favorables para el establecimiento y crecimiento (hipótesis de dispersión dirigida, Howe & Smallwood 1982). Estas explicaciones no son mutuamente excluyentes pero pueden diferir en importancia relativa según el caso.

En las plantas, los propágulos pueden ser transportadas mediante mecanismos auto-dispersivos tales como frutos explosivos (autocoria) y mediante vectores abióticos, tales como la gravedad, el viento (anemocoria), el agua (hidrocoria), y mediante vectores bióticos como los animales (zoocoria, Howe & Smallwood 1982; Kollmann 2000; Levin *et al.* 2003; Matthysen 2012; van der Pijl 1982). Existen adaptaciones específicas en las plantas que favorecen un determinado mecanismo de dispersión (Howe & Smallwood 1982). Estos conjuntos de características fenotípicas conforman lo que se denomina síndromes de dispersión (Clobert *et al.* 2012). Debido a esto, la noción de haplocoria (dispersión mediada por un único vector principal) dominó en muchos estudios de dispersión en plantas (Nathan *et al.* 2008). Sin embargo, en términos prácticos los síndromes de dispersión son sólo una herramienta de organización que permite establecer tendencias generales en los sistemas de dispersión pero no existen límites tan marcados entre ellos (Howe & Smallwood 1982). Aun cuando puedan identificarse adaptaciones específicas para determinados vectores, en una misma población

pueden coexistir distintos mecanismos de dispersión que se combinan en un proceso más complejo. Es decir, que las adaptaciones que presenta una planta indican tendencias generales pero no necesariamente predicen el proceso completo de dispersión. Actualmente se distingue entre la dispersión que llevan a cabo los vectores estándar (aquellos para los cuales las plantas presentan adaptaciones específicas), y una dispersión generalizada, llevada a cabo por vectores no estándar (aquellos que dispersan las semillas sin depender de adaptaciones específicas, Nathan *et al.* 2008). Esto cambió el foco de los estudios de dispersión hacia una visión en la que la policoria (dispersión por múltiples vectores), la dispersión generalizada y los eventos raros estocásticos cobran una relevancia especial (Nathan *et al.* 2008). Por ejemplo, los eventos poco frecuentes de dispersión a larga distancia o la dispersión secundaria (diplocoria), en la que múltiples vectores pueden actuar en forma concatenada, transportando una misma semilla secuencialmente, pueden cumplir un rol muy importante para la dispersión de una planta (Jordano 2000; Nathan 2006; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010).

Interacciones planta-animal y dispersión de semillas

La dispersión de semillas mediada por animales (zoocoria) generalmente involucra interacciones de tipo mutualista entre plantas y animales (frugivoría), aunque también puede suceder en comensalismos (exozoocoria) o accidentalmente en relaciones de predación (diszoocoria, ver capítulo 2, Stiles 2000; van Rheede van Oudtshoorn & van Rooyen 1999). La frugivoría se establece entre plantas y animales debido a adaptaciones específicas del fruto que atraen a animales que se alimentan de ellos. Como se mencionó anteriormente, este mutualismo entre plantas y animales tiene costos y beneficios asociados para ambas partes. Por un lado, las plantas, organismos sésiles, reciben un servicio de dispersión en el espacio, invirtiendo grandes cantidades de energía y nutrientes para crear estas estructuras que atraen y recompensan a sus vectores. Por otro lado, los animales reciben una recompensa alimenticia ingiriendo a su vez una gran proporción de materia no aprovechable (semillas, carozos) que pueden acarrearles consecuencias negativas (Abrahamson 1989; Herrera & Jordano 1981; Jordano 2000). En concordancia con la hipótesis de dispersión dirigida, los animales no sólo transportan las semillas lejos de la planta madre, sino que suelen depositarlas en sitios con condiciones locales específicas, que pueden ser favorables para el establecimiento y reclutamiento (Deckers *et al.* 2008; Herrera & Jordano 1981; Sakai *et al.* 2001; Schupp 2007b). Además, se postula que los eventos de dispersión a larga distancia son más frecuentes en la dispersión zoocórica que en otros mecanismo de dispersión (Buckley *et al.* 2006; García *et al.* 2007; Kollmann & Pflugshaupt 2001).

La efectividad de dispersión se define en términos de la contribución de los distintos dispersores en la formación de nuevas plantas adultas (Schupp 1993) y tiene componentes cuantitativos y cualitativos. Los primeros hacen referencia al número de semillas dispersadas, mientras que la calidad se relaciona con la probabilidad de que cada semilla dispersada produzca un nuevo adulto reproductivo (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Los primeros aportes conceptuales al estudio de la frugivoría y la dispersión de semillas se focalizaron en una dicotomía entre interacciones planta-dispersor de tipo especialista y generalista, brindando servicios de dispersión muy eficientes y poco eficientes, respectivamente (Herrera & Jordano 1981; McKey 1975). Desde una perspectiva ecológica clásica, una especie generalista es aquella que puede desarrollarse en una amplia variedad de condiciones ambientales y utilizar una amplia variedad de recursos. Por el contrario, una especie de tipo especialista, puede desarrollarse únicamente en un conjunto reducido de condiciones y utilizar una variedad limitada de recursos (Begon *et al.* 2009). Según este paradigma aplicado a las interacciones planta-frugívoros, los rasgos específicos de un fruto (contenido de agua y de nutrientes, relación pulpa:semilla, tamaño, color), los patrones fenológicos y la especificidad en la interacción con los dispersores, determinan si una planta tiene un síndrome generalista o especialista (Howe 1993; McKey 1975). Plantas que invierten una gran cantidad de recursos para producir frutos con una pulpa de alto valor nutritivo deberían mostrar patrones de fructificación con poco sincronismo a nivel poblacional, ofreciendo frutos durante extensos períodos, de modo de atraer principalmente a dispersores especializados que dependan de manera exclusiva o casi exclusiva de ese recurso y ofrezcan a la planta un servicio de dispersión confiable y eficiente (Jordano 2000). Por otro lado, en una interacción generalista se espera que la planta ofrezca una mayor cantidad de frutos con pulpas con alto contenido de agua y azúcares, pero de bajo valor nutritivo (menor costo de producción), disponibles en períodos de fructificación cortos y sincronizados. De esta manera, numerosos dispersores generalistas se verán atraídos, brindando un servicio de dispersión en masa, aunque individualmente poco eficiente (Herrera & Jordano 1981; Jordano 2000). Las predicciones de este paradigma encontraron poco sustento en estudios posteriores y las evidencias mostraron que la mayoría de las relaciones planta-dispersor son generalizadas, siendo raras las relaciones de tipo especialista (Herrera 1998; Howe 1993). La mayor parte de los sistemas planta-dispersor involucran plantas que comparten múltiples dispersores, y dispersores que visitan múltiples plantas y que se alimentan también de otros organismos de diferentes niveles tróficos (Carlo *et al.* 2007; Gautier-Hion *et al.* 1985; Herrera 2002). A su vez, como fue mencionado anteriormente, en una misma población pueden coexistir diferentes mecanismos de dispersión. Al igual que lo que ocurre con el concepto de síndrome de

dispersión, esta dicotomía entre rasgos especialistas y generalistas en las plantas puede servir para entender tendencias generales y predecir la variedad y cantidad de dispersores con los que puede interactuar una planta (ver Capítulo 1 y Capítulo 2).

Invasiones biológicas, el humano como dispersor a escala global

Los eventos de dispersión a larga distancia son típicamente raros pero tienen una importancia clave en procesos relevantes a gran escala tales como la expansión poblacional, el flujo de individuos entre poblaciones, la colonización de nuevos hábitats y la integración de comunidades locales (Buckley *et al.* 2006; García *et al.* 2007; Gosper *et al.* 2005; Jordano *et al.* 2007; Nathan *et al.* 2008; Sebert-Cuvillier *et al.* 2008; Sebert-Cuvillier *et al.* 2009). Un caso extremo de dispersión a larga distancia se pone en evidencia considerando aquellas especies que se han establecido en regiones separadas de sus rangos nativos de distribución por grandes barreras biogeográficas tales como océanos, cadenas montañosas o desiertos. La mayoría de estos casos puede asociarse a la actividad humana, que conduce a una redistribución global de otras especies incrementando drásticamente la introducción intencional o accidental de plantas y animales en regiones biogeográficas donde no estaban presentes (Mack *et al.* 2000; Mooney *et al.* 2005; Myers & Bazely 2003). Actualmente, la dispersión mediada por el humano es considerada el mecanismo más importante de dispersión a larga distancia en plantas y animales actuando a una escala y con una frecuencia sin precedentes en la historia del planeta (Nathan 2006; Nathan *et al.* 2008).

Un subconjunto de los organismos que son introducidos en un nuevo territorio, establece poblaciones autosustentables que en ocasiones aumentan dramáticamente su abundancia y área de distribución, desarrollando lo que se define como una invasión biológica (Nentwig 2007; Richardson & Pyšek 2006). Pese a que solo una pequeña fracción de las especies que son transportadas invade, la enorme magnitud del traslado de especies y los impactos negativos que producen, hacen que las invasiones biológicas sean reconocidas como una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad y el sustento de las sociedades humanas (Charles & Dukes 2007; Mooney *et al.* 2005; Richardson & Pyšek 2006). Las plantas exóticas invasoras pueden producir grandes transformaciones a nivel de ecosistemas completos, alterando su funcionamiento, la estructura del hábitat, la hidrología, los regímenes de incendios y los ciclos biogeoquímicos, generando cambios irreversibles, con la consecuente pérdida de biodiversidad nativa y de recursos y servicios ecosistémicos de los cuales dependen las poblaciones humanas (Charles & Dukes 2007; Mack *et al.* 2000; Mooney *et al.* 2005; Simberloff *et al.* 2013).

El avance de las especies invasoras implica la superación exitosa de distintas etapas hasta su establecimiento y expansión en el nuevo ambiente, lo cual puede depender de múltiples factores. La superación de estos obstáculos no sólo depende de los rasgos propios de la especie que le permiten invadir un hábitat (invasividad), sino también de las características del hábitat que determinan su susceptibilidad a ser invadido (invasibilidad, Richardson & Pyšek 2006). Se han propuesto varias hipótesis ecológicas y evolutivas para explicar las causas de este fenómeno, las cuales aún presentan un soporte empírico variable y en crecimiento y su aplicabilidad general es discutida (para una revisión detallada de las principales teorías ver Hufbauer & Torchin 2007; Jeschke *et al.* 2012; Richardson & Pyšek 2006). Algunas de estas hipótesis se focalizan sobre las características de la especie invasora y su invasividad (superioridad inherente, la regla de los diez, tiempo de residencia, plasticidad fenotípica, cambio evolutivo rápido, habilidad competitiva aumentada). Otras se focalizan en las características del ecosistema invadido y tratan con determinantes de su invasibilidad (resistencia biótica). Finalmente, otro conjunto de hipótesis se focalizan en la interacción entre el ecosistema y la especie invasora (liberación de enemigos naturales, fusión de invasiones, rasgos novedosos, sinergismos, mutualismos). El establecimiento de relaciones mutualistas en los ambientes invadidos, ya sea con especies nativas como con otras especies exóticas, es un factor clave para entender los procesos de invasión (Richardson *et al.* 2000; Richardson & Pyšek 2006). Otro factor de gran importancia es la actividad humana que generalmente beneficia a las especies invasoras, ya sea mediante la alteración del ambiente que aumenta su susceptibilidad a ser invadido, o proveyendo vías efectivas de dispersión (Bass *et al.* 2006; Deckers *et al.* 2005; Deckers *et al.* 2008; Richardson & Pyšek 2006; Sakai *et al.* 2001). Entre las plantas invasoras más agresivas se encuentran aquellas que producen frutos carnosos y dependen de animales para la dispersión (Buckley *et al.* 2006). Estas especies parecen superar más fácilmente las barreras que limitan la expansión en nuevos hábitats, resultando candidatos más firmes para convertirse en invasoras (Mooney *et al.* 2005). Se ha demostrado así que el éxito de muchas plantas exóticas invasoras se debe a la flexibilidad de su sistema de dispersión mediado por frugívoros que les permite superar más fácilmente las barreras iniciales del proceso de invasión (Deckers *et al.* 2008; Mooney *et al.* 2005; Renne *et al.* 2002). Los frutos de plantas exóticas cultivadas o espontáneas son comúnmente incorporados en la dieta de animales locales, los que a su vez les proveen un servicio de dispersión (Dennis *et al.* 2007; Gosper *et al.* 2005).

Los pastizales naturales constituyen uno de los ecosistemas más disturbados por las actividades humanas y son al mismo tiempo los que han recibido menor atención desde el

punto de vista de la conservación (Bilenca & Miñarro 2004; Hannah *et al.* 1996; Zalba & Villamil 2002). La proliferación de plantas leñosas invasoras en pastizales y sabanas del mundo ha sido una de las alteraciones más graves durante el último siglo, con importantes consecuencias para la biodiversidad y la dinámica ecosistémica (Archer *et al.* 2001; Browning *et al.* 2008; Jurena & Archer 2003; Richardson *et al.* 2014; Van Auken 2009). La presencia de plantas leñosas invadiendo este tipo de ambientes no solo representa la adición de especies, sino también la introducción de una forma de vida completamente nueva en ambientes donde los árboles nativos son raros o están ausentes, con importantes consecuencias sobre diversos procesos a nivel ecosistémico (Richardson *et al.* 2014). El pastizal pampeano es uno de los paisajes más característicos de la República Argentina y, a la vez, uno de los ecosistemas que más ha sufrido las transformaciones originadas por la actividad humana (Bertonatti & Corcuera 2000; Cabrera & Willink 1973). Solo una pequeña proporción de su superficie original se encuentra protegida por reservas naturales, entre las cuales el Parque Provincial Ernesto Tornquist constituye una de las unidades de conservación de biodiversidad más importantes (Bilenca & Miñarro 2004; Zalba & Villamil 2002). Una de las alteraciones ambientales más importantes que afectan a esta reserva es la invasión de especies de árboles y arbustos exóticos, algunos introducidos intencionalmente y otros llegados de manera espontánea desde áreas vecinas, representando una grave amenaza para la conservación de los ecosistemas nativos (Zalba 2001; Zalba & Villamil 2002). Este es el caso del cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb* L.), un árbol pequeño, de frutos carnosos, originario de la región del Mediterráneo, que invade exitosamente valles y arroyos de la zona y cuya dispersión parece depender de manera significativa de su interacción con la fauna silvestre (Amodeo 2008; Zalba 2001).

Estructura y objetivos de esta tesis

El objetivo general de esta tesis es estudiar la dispersión de *Prunus mahaleb* en pastizales naturales de la Sierra de la Ventana y evaluar sus implicancias en la dinámica de invasión de la especie. En el capítulo 1 se analizan aspectos de su biología reproductiva que resultan relevantes para entender su capacidad de invasión, incluyendo la fenología, el sistema reproductivo, la fecundidad, la morfología de frutos y carozos y sus variaciones en respuesta a distintas condiciones ambientales. Los capítulos 2 y 3 se focalizan en las interacciones establecidas con animales locales que conforman el sistema de dispersión de la especie en el área, componentes clave para entender la invasibilidad del ecosistema. Teniendo en cuenta el marco conceptual planteado por Schupp (1993) y desarrollado en revisiones posteriores (Schupp *et al.* 2010), se analizan aspectos cuantitativos y cualitativos de la efectividad de

dispersión de la especie en el área. En el capítulo 2, se describen los agentes de dispersión de *P. mahaleb*, analizando su efectividad en términos cuantitativos (abundancia en el ambiente, frecuencias de visitas y tasas de remoción de frutos), así como algunos aspectos cualitativos, como la manipulación de los frutos en las copas de los árboles, el estado en que los dispersores depositan las semillas y los ambientes donde estas son depositadas. El capítulo 3 profundiza aspectos cualitativos del servicio de dispersión que brindan estos animales, analizando los efectos del paso por el tracto digestivo sobre la viabilidad y la germinación de las semillas, así como la respuesta de estos procesos frente a diferentes condiciones ambientales.

Descripción de la especie

Prunus mahaleb L. (cerezo de Santa Lucía) es un arbusto o árbol pequeño de la familia *Rosaceae* que puede alcanzar entre dos y diez metros de altura. Su área de distribución nativa incluye el centro y sur de Europa, noroeste de África y oeste de Asia central, donde habita suelos pobres y poco profundos, tanto en matorrales cercanos a arroyos como en laderas áridas a altitudes medias (1250-1900 msnm) (Herrera & Jordano 1981; Jordano 1994). Tiene una alta demanda de luz solar y exhibe una forma de crecimiento vertical o postrada, dependiendo de las condiciones locales (Kollmann & Pflugshaupt 2001), aunque en el área de estudio no son raros los renovales creciendo debajo de la canopia de otros árboles de mayor porte (Zalba & Villamil 2002). Su floración tiene lugar en primavera (septiembre-octubre en el área de estudio de esta tesis, Amodeo 2008; mayo-junio en España, Prada & Arizpe 2008) y sus flores son pequeñas, de color blanco, pentámeras y hermafroditas, con numerosos estambres (Gutián, Sánchez & Gutián 1992). Jordano (1993) describió el sistema reproductivo de *P. mahaleb* en poblaciones del sur de España como funcionalmente ginodioico, con autocompatibilidad parcial: las poblaciones incluyen individuos con flores hermafroditas y otros con flores androestériles (ver Capítulo 1, *El sistema reproductivo de Prunus mahaleb*, p. 31). Los individuos androestériles dependen obligatoriamente de la fertilización cruzada (Gutián, Sánchez & Gutián 1992; Jordano 1993). En su rango nativo de distribución, los principales polinizadores son abejas solitarias, la abeja doméstica (Hymenoptera: Andrenidae, Halictidae, Apidae) y moscas (Diptera: Calliphoridae, Tachinidae, Syrphidae, García *et al.* 2007; Gutián, Sánchez & Gutián 1992; Marañón *et al.* 2004). Mediante observaciones casuales en el área de estudio, se detectó una gran abundancia de abejas domésticas (*Apis mellifera*) y de individuos de *Astylus quadrilineatus* (Coleoptera: Melyridae) visitando las flores de *P. mahaleb* y otros insectos menos frecuentes pertenecientes a los órdenes Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera y Coleoptera (Lámina 1).

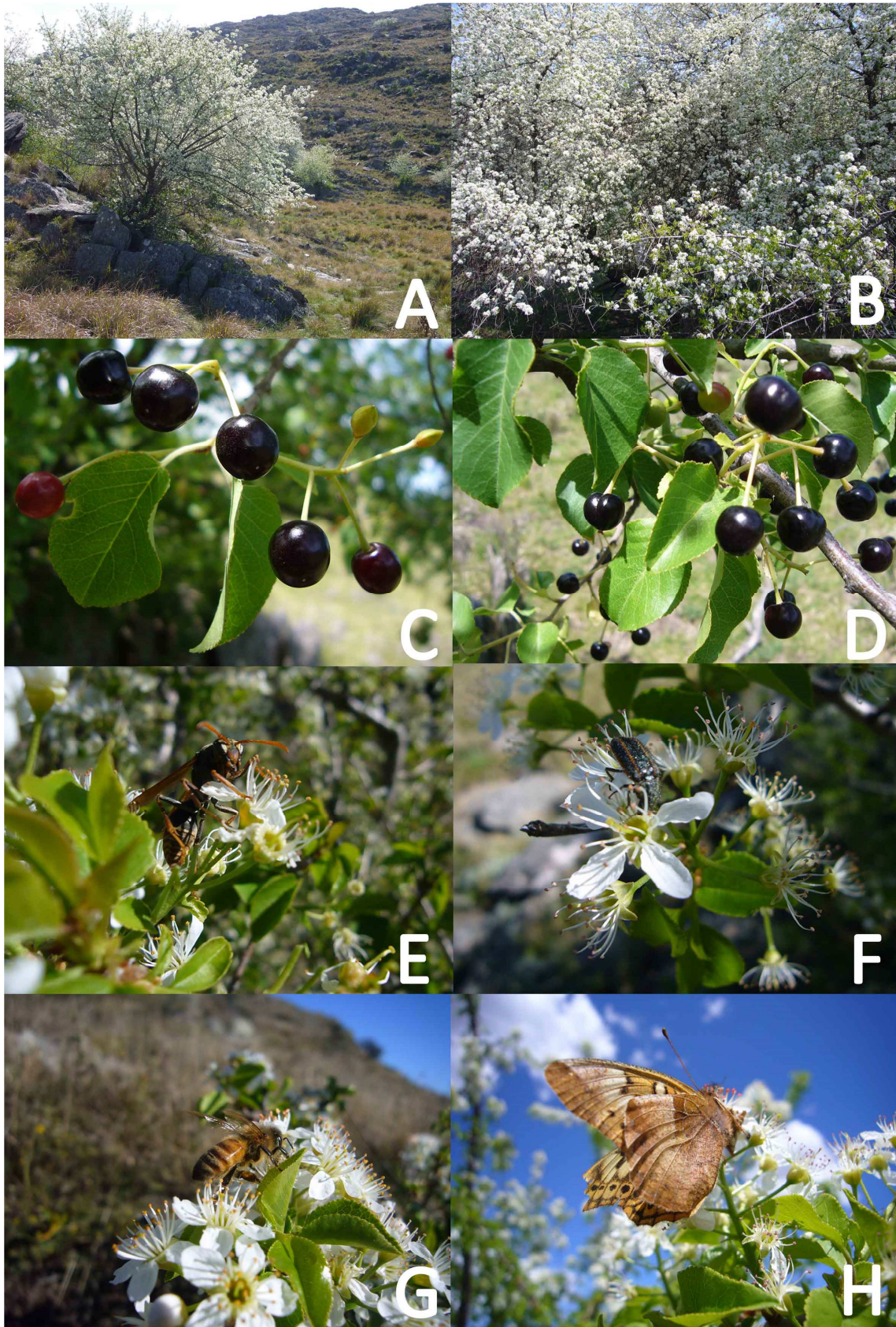


Lámina 1. Ejemplar de *P. mahaleb* creciendo en una grieta de roquedal en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (A), flores (B) y frutos (C y D) de la especie y algunos de sus visitantes florales (E, F, G y H).

La maduración de los frutos ocurre durante el verano (entre diciembre y enero en el área de estudio de esta tesis, Amodeo 2008; entre junio y septiembre en diversas localidades de España, Marañón *et al.* 2004; Prada & Arizpe 2008) y para mediados de la estación su producción declina (García *et al.* 2007). Produce abundantes drupas uniseminadas de unos ocho milímetros de diámetro, de color morado oscuro, brillante cuando están maduras, agrupadas en racimos de hasta diez frutos (Herrera & Jordano 1981). Los frutos tienen una pulpa con gran contenido de agua, rica en carbohidratos pero con bajo contenido de proteínas y grasas (Herrera & Jordano 1981; Jordano 1994), aunque existen registros de contenidos de aceite que superan el 30% (Mariod *et al.* 2009). En muchas especies del género *Prunus*, existen dos grupos de compuestos que producen toxicidad: glucósidos cianogénicos y cumarinas. A pesar de poseer un bajo potencial cianogénico en sus tejidos foliares, *P. mahaleb* acumula cumarinas y otros derivados en sus hojas y semillas que le otorgan gran resistencia al ataque de insectos fitófagos (Al-Said & Hifnawy 1986; Patton *et al.* 1997). Por otro lado, estos compuestos también le confieren cierto nivel de toxicidad a sus semillas (Rameau *et al.* 2008) y son los responsables de las virtudes aromáticas y conservantes por las cuales esta especie forma parte del folklore culinario Árabe (Al-Said & Hifnawy 1986). Dentro de la cubierta carnosa del fruto se encuentra la semilla, cubierta por un endocarpo muy duro, conformando en conjunto el carozo. En esta tesis se utilizará el término propágulo para referirse a frutos, carozos o semillas como unidades de dispersión.

P. mahaleb ha sido el objeto de numerosos trabajos de gran importancia en el estudio de las interacciones planta-animal y la dispersión de semillas (Herrera & Jordano 1981; Jordano 1993; 1994; 1995; Jordano *et al.* 2007; Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993). La dispersión de la especie en el sur de España depende principalmente de la acción de aves y mamíferos, habiéndose registrado un conjunto muy diverso de vertebrados que consumen sus frutos: al menos 28 especies de aves, cuatro de mamíferos (principalmente carnívoros como zorro, tejón y garduña) y un lagarto (lagarto ocelado, Jordano 1995; Marañón *et al.* 2004). Se trata de una especie con un uso muy extendido en horticultura, como pie de injerto en plantaciones de frutales, como planta ornamental y en producción de madera (Bass *et al.* 2006; Grisez *et al.* 2008; Rameau *et al.* 2008). Con este propósito se lo introdujo en distintos países y actualmente existen poblaciones espontáneas en muchos de ellos, siendo considerada una especie exótica invasora en Estados Unidos (Swearingen 2008), Canadá (Brouillet *et al.* 2010), Australia (Bass *et al.* 2006), Nueva Zelanda (Webb *et al.* 1988) y Argentina (Zalba 2001). Sin embargo, existen pocos estudios focalizados en su comportamiento invasor (Bass 1990; Bass *et al.* 2006). En Argentina, mediante observaciones personales se han registrado

poblaciones de la especie en varias localidades del sur de la provincia de Buenos Aires (Sierra de la Ventana, Villa Ventana, Saldungaray, Coronel Pringles, Tandil) y también en la provincia de San Luis (Dique La Florida). En la comarca de Sierra de la Ventana existen registros de esta especie de más de 50 años de antigüedad (Amodeo 2008; Zalba 2001).

Área de Estudio

La región pampeana es la región más densamente poblada y con mayor grado de transformación ambiental de la Argentina. Gran parte del área ocupada originalmente por pastizales ha sido intensamente modificada, especialmente por la actividad agrícola-ganadera y la urbanización (Bertonatti & Corcuera 2000). Al tratarse de un territorio de gran valor agrícola-ganadero, la vegetación original fue sustituida mayormente por cultivos y pasturas, conduciendo a una desaparición casi completa de las comunidades vegetales originales (Cabrera & Willink 1973). Esto resalta la importancia de las áreas protegidas existentes en la región, las que, por otra parte, representan un porcentaje muy bajo de la superficie original de pastizales naturales (Bilenca & Miñarro 2004; Zalba & Villamil 2002). Este estudio fue llevado a cabo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, una de las pocas áreas protegidas destinadas a conservar ecosistemas de pastizal pampeano, y en sus inmediaciones ($38^{\circ} 3,90'S$; $61^{\circ} 58,33'O$, Figura 1). Esta reserva fue establecida en 1942 y representa uno de los últimos relictos de pastizal pampeano que se mantiene en buen estado de conservación en medio de la matriz productiva (Bilenca & Miñarro 2004; de Villalobos & Zalba 2010; Zalba & Villamil 2002). El parque cubre un área de aproximadamente 6700 ha en la zona central del sistema serrano de Ventania, incluyendo algunos de los picos más altos en la región (altitud máxima: 1170 msnm). El clima en la zona es templado, con una temperatura media anual de $14^{\circ}C$ y una gran amplitud térmica diaria y anual, llegando a registrarse una máxima absoluta de alrededor de $40^{\circ}C$ y una mínima absoluta de $-10^{\circ}C$, aproximadamente (Burgos 1968). Durante el período 1993-2012, los valores de precipitación media anual variaron entre 570,5 y 1479 mm, con un promedio de 960,2 mm anuales (ver precipitaciones mensuales promedio en Figura 2, datos tomados en la base del cerro Bahía Blanca y provistos por el Parque Provincial Ernesto Tornquist), siendo normalmente la primavera y parte del verano las épocas más lluviosas (Burgos 1968).

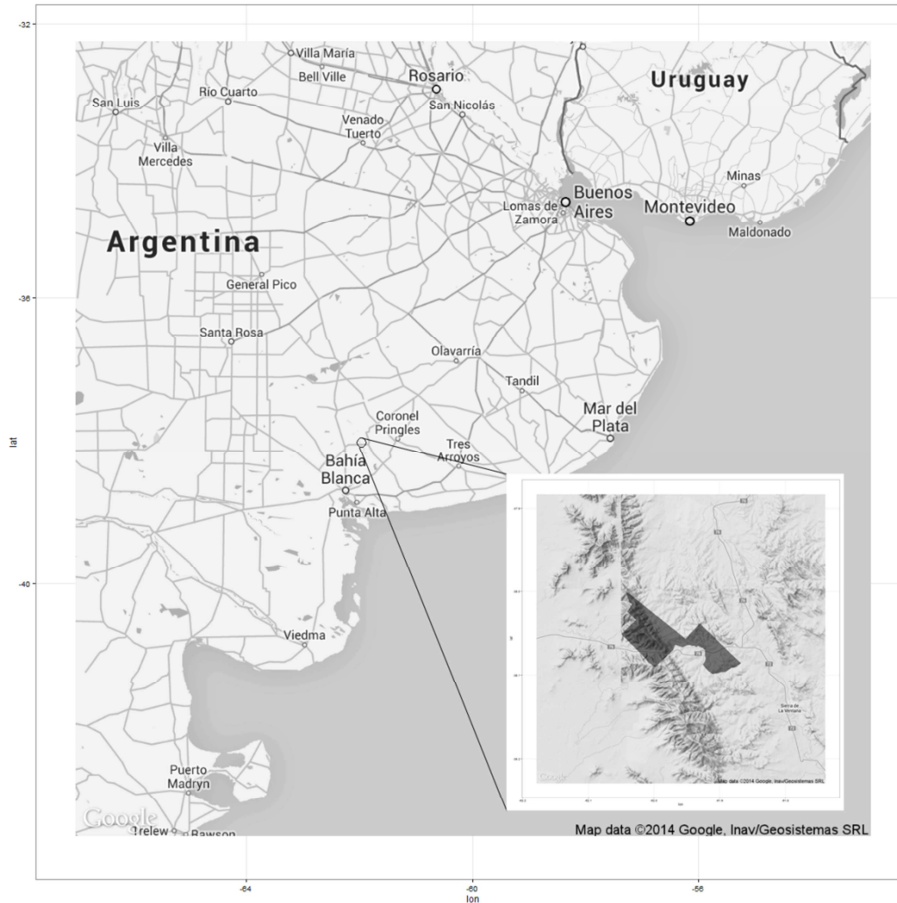


Figura 1. Ubicación geográfica del Parque Provincial Ernesto Tornquist en la región pampeana y en el sistema serrano de Ventania.

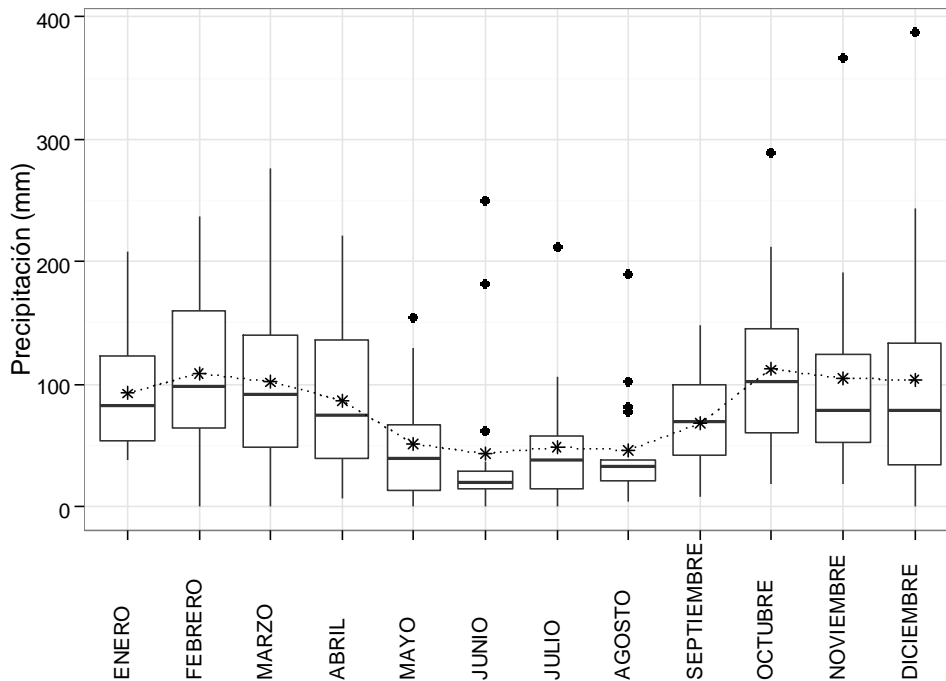


Figura 2. Valores de precipitación mensual promedio del período 1993-2009 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Base del cerro Bahía Blanca). El asterisco y la línea discontinua indican el valor medio de cada mes, los diagramas indican mediana, cuartiles y rango, los puntos superiores indican valores máximos considerados anómalos por el algoritmo. Datos provistos por el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

La reserva se ubica dentro del Distrito Fitogeográfico Pampeano Austral (Cabrera & Willink 1973) y contiene un gran porcentaje de la flora vascular de la Región Pampeana, así como 37 endemismos, lo que la convierte en una unidad de conservación de gran valor para la región (Bilenca & Miñarro 2004; Long & Grassini 1997; Zalba & Villamil 2002). La formación vegetal dominante es la estepa de gramíneas, siendo *Stipa*, *Nassella*, *Piptochaetium*, *Festuca* y *Briza* los géneros más representados, las comunidades arbustivas resultan menos abundantes (de Villalobos & Zalba 2010; Long & Grassini 1997). En esta tesis se hace una distinción entre dos ambientes de pastizal con fisonomía diferente presentes en los valles interserranos de la zona: estepas de gramíneas de poca altura debido al pastoreo de caballos cimarrones (Scorolli 1999; 2007) y pastizales intermedios de *Paspalum quadrifarium* dominantes en zonas bajas, con suelos profundos y buena acumulación de humedad (pastizal bajo e intermedio, respectivamente, en Lámina 8 Capítulo 3). Existen pocas especies de plantas nativas con frutos carnosos como *Cereus spp.*, *Geoffroea decorticans*, *Margyricarpus pinnatus*, cuya abundancia y distribución es muy restringida y sus relaciones de dispersión no han sido estudiadas (Long & Grassini 1997).

La fauna nativa incluye elementos propios de las regiones biogeográficas Pampeana, Chaqueña y del Monte (Luengos Vidal 2009) con varios vertebrados e invertebrados endémicos (ver citas en Scorolli 2007). Entre las aves no se hallan especies endémicas, pero se han detectado 74 especies, 33 de las cuales fueron calificadas como residentes y algunas de especial interés de conservación (Cozzani 2009; Zalba 2001). El único herbívoro nativo de gran tamaño es el guanaco (*Lama guanicoe*), que se encuentra en el área formando poblaciones relictuales pequeñas. La reserva también contiene una población de caballo cimarrón (*Equus caballus*), cuyo pastoreo intensivo tiene graves consecuencias sobre las comunidades nativas de aves y plantas (Cozzani 2002; Loydi & Distel 2010; Loydi & Zalba 2009; Scorolli 1999; 2007; Scorolli & Cazorla 2010; Zalba & Cozzani 2004). También se observan otros vertebrados exóticos como la liebre europea (*Lepus europeus*), el ciervo dama (*Dama dama*) y el jabalí (*Sus scrofa*) (Luengos Vidal 2009; Nabaes 2011; Scorolli 2007). Entre los carnívoros nativos, se hallan el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino común (*Conepatus chinga*), el hurón menor (*Galictis cuja*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) (Birochio 2008; Castillo *et al.* 2011; Luengos Vidal 2009; Manfredi *et al.* 2011). Con respecto a la comunidad de roedores del Parque Tornquist se puede resaltar la presencia de *Oxymycterus rufus*, *Phyllotis xanthopygus* y especies del género *Akodon*. La abundancia de roedores en el área estaría relacionada con la existencia de una buena cobertura vegetal, siendo mayor en zonas bajas

húmedas en asociación con pastizales intermedios de *Paspalum quadrifarium* y en sectores rocosos elevados con baja incidencia del pastoreo por caballos (Birochio 2008).

Una de las alteraciones más importantes que enfrenta la reserva es la presencia de numerosas especies de árboles y arbustos exóticos, algunos introducidos intencionalmente con fines paisajísticos, y otros que avanzaron de manera espontánea desde los alrededores. Algunas de estas especies se comportan como invasoras representando una grave amenaza para la conservación de los ecosistemas nativos: pino de Alepo (*Pinus halepensis*), pino de Monterrey (*Pinus radiata*), aramo (*Acacia dealbata*), álamo blanco (*Populus alba*), falsa acacia blanca (*Robinia pseudoacacia*), retama (*Spartium junceum*) y retamilla (*Genista monspessulana*) (Sanhueza 2012; Zalba 2001; Zalba & Villamil 2002). Entre estas especies, se encuentran algunas plantas de frutos carnosos que muestran una baja abundancia actualmente pero que poseen un gran potencial invasor como *Rosa sp.*, *Rubus ulmifolius* y otra especie de *Prunus*. Estudios previos realizados en el área proponen que *P. mahaleb* posee un gran potencial invasor, beneficiándose a su vez de la facilitación de algunas especies leñosas de mayor porte (Amodeo 2008; Zalba 2001; Zalba & Villamil 2002). Es muy común encontrar ejemplares de *P. mahaleb* en los valles interserranos de la zona, ya sea aislados o formando núcleos poblacionales de distinto tamaño. La mayor densidad de ejemplares se encuentra junto a cursos de agua y en sectores asociados con actividades humanas, pero también se pueden observar grupos aislados en las laderas del cordón serrano. Particularmente se observan individuos creciendo en suelos consolidados en bordes de arroyo, establecidos dentro de las grietas que forman las rocas, debajo de otros árboles de mayor porte y en asociación con alambrados (Amodeo 2008). Esta asociación con estructuras que las aves pueden utilizar como perchas pueden considerarse evidencias de la importancia de las aves en la dispersión de esta especie, como es común observar en otras plantas con frutos carnosos (Buckley *et al.* 2006; Deckers *et al.* 2005; Pausas *et al.* 2006; Verdú & García-Fayos 1996). Teniendo en cuenta estas consideraciones y la heterogeneidad ambiental presente en el área, podría definirse un gradiente ambiental en las poblaciones de *P. mahaleb*, en el cual, por un lado, existen ejemplares aislados o pequeños grupos creciendo en ambientes abiertos, dominados por pastizales, y en el otro extremo, plantas asociadas a ambientes cerrados y sombríos, dentro de masas de otras leñosas exóticas, existiendo situaciones intermedias (Lámina 2).

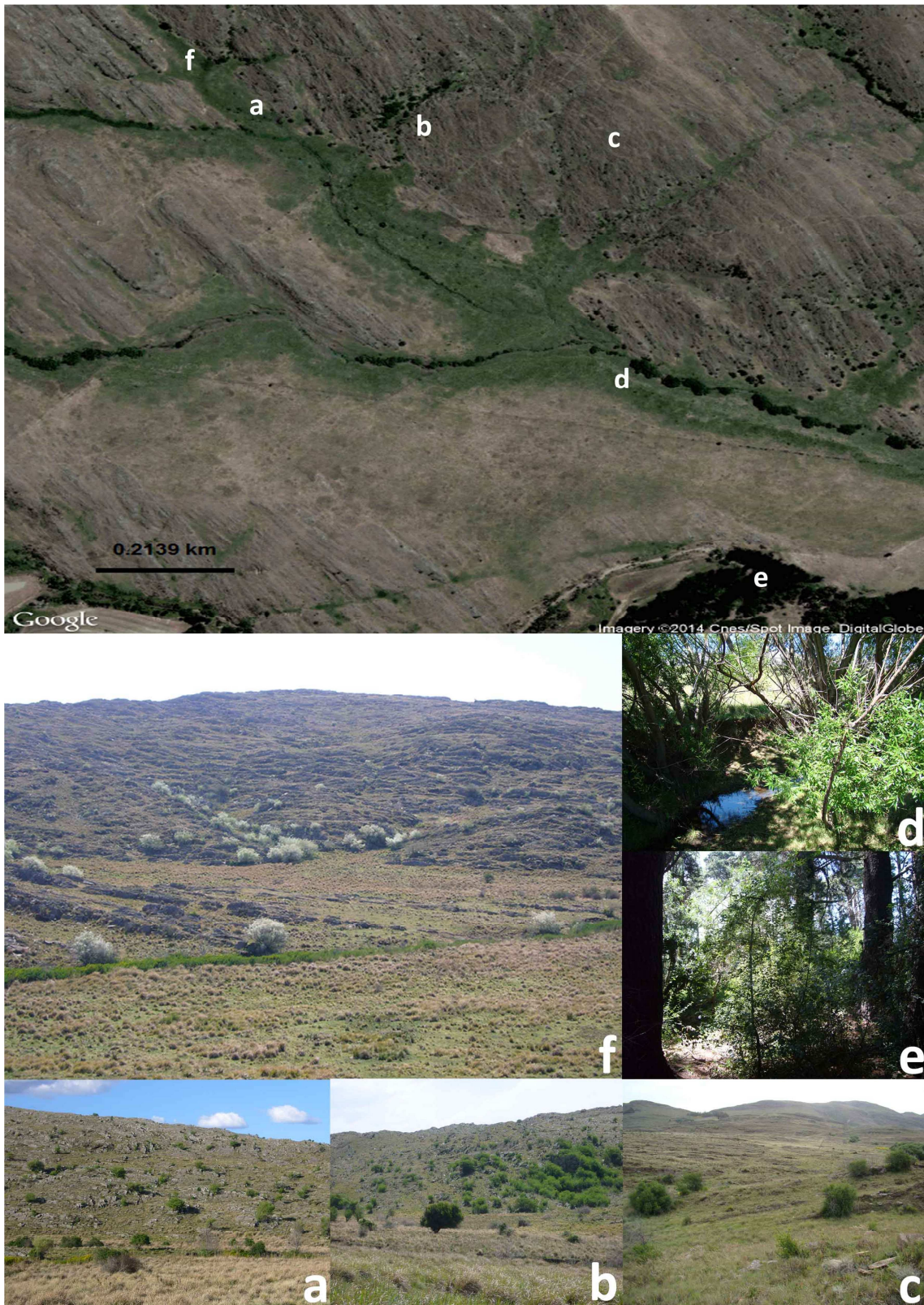


Lámina 2. Imagen aérea de parte del área de estudio en el Parque Provincial Ernesto Tornquist mostrando distintos ambientes donde se hallan poblaciones de *P. mahaleb*: arroyos colonizados por otras especies leñosas (d), ambientes de bosque cerrado (e) y ambientes abiertos de pastizal (a, b, c y f) con densidades medias (a), altas (b) y bajas (c) de *P. mahaleb*.

El trabajo de campo de esta tesis se desarrolló en valles interserranos del Parque Provincial Ernesto Tornquist y en arroyos vecinos a la localidad de Villa Ventana, analizando procesos a diferentes escalas espaciales (paisaje, hábitat y microhábitat según Kollmann 2000). Los ensayos experimentales en laboratorio fueron realizados en dependencias del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia de la Universidad Nacional del Sur y del Centro de Recursos Naturales Renovables de la Zona Semiárida (CERZOS, CONICET Bahía Blanca), mientras que los ensayos de germinación en condiciones seminaturales fueron realizados en el Jardín Botánico Pillahuinco, dentro del Parque Tornquist.

Capítulo 1

Biología Reproductiva de *P. mahaleb* en Sierra de la Ventana



Introducción

Interacciones planta-dispersor en las invasiones biológicas

Como se mencionó en la introducción general de esta tesis, diversas hipótesis ecológicas y evolutivas han sido propuestas para explicar las causas asociadas al éxito o al fracaso de las invasiones biológicas (Hufbauer & Torchin 2007; Jeschke *et al.* 2012; Richardson & Pyšek 2006). Un conjunto de estas hipótesis se focalizan en la interacción entre el ecosistema y la especie invasora, entre ellas la hipótesis de liberación de enemigos naturales. No es extraño que los individuos de especies invasoras muestren una mejor aptitud reproductiva en los ambientes invadidos respecto de lo que ocurre en su rango nativo, y este hecho ha sido relacionado con la ausencia del efecto negativo de predadores, patógenos y otros organismos que controlan su expansión en las áreas de origen (DeWalt *et al.* 2004; Mitchel & Power 2003; Sakai *et al.* 2001; Williamson & Fitter 1996). Por otro lado, el establecimiento de relaciones mutualistas en los ambientes invadidos es un factor clave para entender los procesos de invasión (Richardson *et al.* 2000; Richardson & Pyšek 2006). Como se mencionó anteriormente, las asociaciones planta-frugívoro son típicamente generalizadas (Carlo *et al.* 2007; Herrera 1998; Herrera 2002; Howe 1993) y esto tiene una relevancia clave en el contexto de las invasiones biológicas (Deckers *et al.* 2008; Mooney *et al.* 2005). Es muy común que las aves y mamíferos nativos incluyan frutos de plantas exóticas, cultivadas o espontáneas, en su dieta y que muchos de los frugívoros generalistas locales provean un servicio de dispersión para plantas nativas y exóticas indistintamente (Buckley *et al.* 2006; Dennis *et al.* 2007; Gosper *et al.* 2005; Richardson *et al.* 2000). A pesar de que se demostró que la dicotomía especialistas-generalistas encontró poco sustento empírico, esta funciona como un marco conceptual que permite entender tendencias generales en las relaciones plantas-frugívoros. Si bien existen casos en los cuales las plantas con un síndrome de tipo especialista invaden exitosamente (Markus & Hall 2004), la mayoría de las relaciones entre plantas invasoras y sus dispersores reúnen características ecológicas que concuerdan con un síndrome generalista, según este paradigma (Deckers *et al.* 2008; Gosper *et al.* 2005; Renne *et al.* 2002; Richardson *et al.* 2000). De esta forma, ciertos caracteres generalistas, como los frutos pequeños y altas fecundidades, permitirían que las plantas interactúen con una mayor variedad de dispersores (Corlett 1998; Gautier-Hion *et al.* 1985; Howe 1993), otorgando a estas especies una mayor versatilidad y plasticidad y, por ende, mayores chances de invadir exitosamente distintos ambientes (Buckley *et al.* 2006; Gosper *et al.* 2005; Gosper & Vivian-Smith 2009).

Características clave de las plantas en su interacción con los frugívoros

Los principales rasgos de una planta que condicionan su interacción con los dispersores son, por un lado, aquellos relacionados con los patrones espaciales y temporales de disponibilidad de los frutos y, por otro lado, las características intrínsecas de los frutos como alimento (Jordano 2000). Los frutos son ofrecidos a los dispersores siguiendo patrones temporales y espaciales que condicionan el ensamble de dispersores posibles y la probabilidad de dispersión exitosa de sus semillas. A su vez, esta distribución espacial y temporal de los frutos influye sobre la abundancia de los dispersores en ambientes particulares y sobre sus movimientos de forrajeo (Jordano 2000). Para poder comprender estos procesos es necesario estudiar la fenología y la fecundidad de las plantas y su relación con las características ambientales.

La distribución temporal de muchos eventos fenológicos (aparición de frutos, ruptura de un estadio de dormición, etc.) resulta de una compleja interrelación entre las características genéticas de un organismo y un conjunto de factores ambientales externos. La temperatura, las precipitaciones y el fotoperíodo pueden controlar directamente el tiempo de los eventos biológicos, o alternativamente, actuar como indicadores que disparan el reloj biológico interno de un organismo (Forrest & Miller-Rushing 2010). La dimensión temporal de estos eventos es crítica, dado que determina el estado de desarrollo alcanzado por un organismo o una población en un momento dado, y su interacción con otros componentes del ecosistema donde se encuentra. La fenología es, por lo tanto, un elemento estructurador de gran importancia en la interacción planta-dispersor. Los factores que regulan la fenología a nivel individual contribuyen, a su vez, a los patrones fenológicos a nivel de población (Forrest & Miller-Rushing 2010). Dentro de una población, el sincronismo en los eventos fenológicos puede aumentar las chances de polinización cruzada y la supervivencia de la descendencia, pero también puede incrementar la competencia por recursos (Visser *et al.* 2010). Por otro lado, la corta duración y el sincronismo en la fructificación a nivel poblacional resulta en una oferta superabundante de frutos que puede atraer diversos dispersores generalistas aunque este patrón no ha encontrado un sustento generalizado en la literatura (Howe 1993).

El número y el patrón temporal con el que los propágulos llegan a un determinado sitio (presión de propágulos, *sensu* Simberloff 2009) puede aumentar las chances de que una especie exótica se establezca e invada, aún en ambientes sub-óptimos (Sebert-Cuvillier *et al.* 2009). Por eso es importante conocer la fecundidad de una especie en el área de invasión. A medida que una planta crece, una estrategia clave de su historia de vida es la relación entre la

acumulación de biomasa y su posterior translocación a distintas estructuras y funciones, como la reproducción (Weiner *et al.* 2009). Por otro lado, las plantas con dispersión endozoocórica normalmente muestran variaciones interanuales en la producción de frutos que resultan mucho más bajas que especies con otro sistema de dispersión de semillas (Herrera *et al.* 1998). Sin embargo, se han hallado variaciones interanuales extremas en la producción de frutos carnosos para varias especies de este tipo (Jordano 2000). Para muchas especies, las presiones selectivas son la causa última de este comportamiento, pero el clima y los recursos suelen estar involucrados como causas próximas (Kelly & Sork 2002). Los determinantes fisiológicos de la variación interanual en la oferta de frutos pueden ser inducidos mediante fluctuaciones en las condiciones ambientales o pueden ser el reflejo de una alternancia endógena de la translocación de nutrientes entre tejidos vegetativos y reproductivos (Jordano 1987). Aquellos individuos más grandes, con sistemas radicales más profundos y más biomasa acumulada, podrían verse menos influidos por las fluctuaciones ambientales y por lo tanto, mostrar menor variabilidad entre años.

Los tejidos blandos que rodean a la semilla en un fruto carnoso son adaptaciones asociadas con la atracción de los dispersores. El tamaño, la morfología, la composición y otras características propias de los frutos condicionan los vínculos con los potenciales dispersores debido a limitantes físicas en el proceso de ingestión, influyendo a su vez sobre el tratamiento que recibirán las semillas (Buckley *et al.* 2006). Desde la perspectiva de un animal, el número y el tamaño de las semillas, la relación pulpa:semilla y el contenido de nutrientes y de metabolitos secundarios, influyen sobre el tipo de procesamiento que recibirá el fruto y, en consecuencia, sobre la manera y el estado en que las semillas lleguen al suelo (Jordano 2000). La efectividad de dispersión frecuentemente está correlacionada de manera significativa con el tamaño de los frutos y de los carozos que produce una planta (Herrera *et al.* 1994; Jordano 1995; Sallabanks 1992). De manera similar, existe una relación positiva entre el diámetro de los frutos de muchas especies y el ancho de la boca de las aves que las dispersan (Jordano 2000). Además, la relación de volumen pulpa:carozo es un determinante importante de la atracción de los dispersores, representando la relación entre los beneficios de la recompensa alimenticia y los costos de ingerir materia no aprovechable (Izhaki 2002; Jordano 2000; Sallabanks 1992).

El sistema reproductivo de *Prunus mahaleb*

La ginodioecia es un sistema reproductivo común entre las plantas en el cual, dentro de una población, coexisten pies hermafroditas y femeninos (androestériles). La esterilidad en

el androceo puede darse en varios grados, desde el aborto completo de las anteras, hasta anomalías nucleares en la formación de los granos de polen (Lewis 1941). En las especies que muestran este sistema reproductivo, el fenotipo androestéril tiene evidentes desventajas respecto del hermafrodita, dado que aporta al *fitness* sólo mediante la función femenina y depende estrictamente de aportes externos de polen para que se establezca la fructificación (Bailey & Delph 2007). Distintos modelos teóricos explican las bases genéticas de este sistema. Estos modelos suponen mecanismos diferentes de control de la sexualidad: (1) mutaciones en genes nucleares que producen la androesterilidad (2) mutaciones en genes mitocondriales que inducen la androesterilidad (3) una interacción de factores nucleares y mitocondriales (Bailey & Delph 2007; Dufay & Billard 2012). En este último modelo, se postula que la esterilidad de las anteras tiene su origen en la interacción de genes mitocondriales de esterilidad (herencia materna) y genes nucleares restauradores de la fertilidad (herencia biparental, Bailey *et al.* 2003; Dufay & Pannell 2010). La ginodioecia es de particular interés para la biología evolutiva, debido a que es considerada una de las vías evolutivas más aceptadas para explicar la aparición de los sexos separados (dioecia) a partir del hermafroditismo (Spigler & Ashman 2012). Existen diversas hipótesis que explican el mantenimiento de este polimorfismo en la evolución de las plantas, a pesar de la superioridad del fenotipo hermafrodita (Dufay & Billard 2012; Karron *et al.* 2012). Para que se dé la estabilidad en este sistema, el fenotipo androestéril debe presentar ventajas adaptativas, ya sea en la fecundidad, en el reclutamiento o en la dispersión (Delph *et al.* 2007; Dufay & Billard 2012; Jordano 1993). Es posible que la fecundidad de estas plantas que no producen polen se vea favorecida debido a una mayor disponibilidad de recursos para la producción de semillas, respecto de las plantas hermafroditas que deben invertir también en el desarrollo de las estructuras masculinas de la flor (Horovitz & Beiles 1980) y a la ausencia de efectos pleiotrópicos negativos de ciertos genes restauradores de la fertilidad (Delph *et al.* 2007). Por otro lado, la progenie de individuos androestériles puede resultar favorecida por una fertilización cruzada que permita la producción de semillas más grandes y con mejores características para su supervivencia y establecimiento (Dufay & Billard 2012). La androesterilidad ha sido reportada previamente en rosáceas cultivadas, específicamente en especies del género *Prunus*, como determinada por factores nucleares. En poblaciones naturales de *P. mahaleb*, se ha propuesto evidencia a favor de una situación de ginodioecia estable resultado de la interacción entre factores nucleares y mitocondriales (Jordano 1993).

Objetivos e hipótesis de este capítulo

Análisis previos realizados en el área de estudio aportaron resultados preliminares acerca del crecimiento y la fecundidad de la especie. Según estos resultados, el diámetro del tronco en su base es un buen predictor de la edad de las plantas, estimada mediante el conteo de anillos de crecimiento y esta relación se ve afectada fuertemente por el tipo de sustrato donde crece la planta. Además, los individuos se caracterizan por una abundante producción de semillas desde edades tempranas. La producción de frutos comienza alrededor de los tres años de edad y la cantidad de frutos muestra un aumento drástico en individuos de entre 10 y 15 años. Alrededor de esa edad las plantas pasan de producir cientos de frutos a producir miles (Zalba & Amodeo, datos no publicados, Amodeo 2008). En este capítulo se analizan distintos aspectos de la biología reproductiva de *P. mahaleb* en el área de estudio con los siguientes objetivos e hipótesis:

1. Definir los períodos de floración y fructificación en distintas poblaciones del área de estudio.

Según los antecedentes de la especie en relación a su biología reproductiva, se espera que la fenología se caracterice por un alto grado de sincronismo a nivel poblacional y períodos de corta duración.

2. Determinar la proporción de sexos en el área de estudio y analizar la fecundidad en plantas hermafroditas y androestériles de distinto tamaño a lo largo de distintas temporadas.

En concordancia con resultados anteriores, se espera que los individuos de mayor tamaño produzcan grandes cantidades de frutos de manera sostenida entre distintos años.

Según las hipótesis que explican el mantenimiento de la ginodioecia en la evolución, se espera que los individuos androestériles exhiban una mayor fecundidad con respecto a los hermafroditas.

3. Comparar la fecundidad y su variabilidad interanual con datos reportados para la especie en su rango nativo de distribución.

Según las predicciones de la hipótesis de liberación de enemigos naturales en plantas invasoras, se propone que las poblaciones del área de estudio tienen una mayor fecundidad.

4. Analizar las características y las relaciones morfométricas de los frutos y los carozos, así como su variación en función del tamaño y del género floral de la planta madre.

Debido a una mayor captación y disponibilidad de recursos, se espera que las plantas de mayor tamaño produzcan carozos más grandes que las pequeñas y que estos sean, a su vez, mayores en los individuos androestériles respecto de los hermafroditas.

Materiales y Métodos

Fenología y variación temporal en la oferta de frutos

A nivel poblacional, la fenología de la especie fue analizada mediante visitas sucesivas a cinco transectas asociadas a otras tantas poblaciones de *P. mahaleb* en el Parque Tornquist, durante la primavera de 2010 y el verano 2010-2011. Se relevaron individuos de cuatro poblaciones en ambientes abiertos de pastizal (poblaciones 1, 2, 3 y 5) y de una población que se encontraba en un ambiente cerrado, bajo las copas de un bosque de pinos de gran porte (población 4, para una referencia visual de los tipos de ambiente ver Lámina 2 en Área de Estudio). Durante los meses de septiembre y octubre se recorrieron cada 7-10 días, contando y marcando todos los individuos en flor (más del 10% de sus flores abiertas). Durante la fructificación, las cinco transectas fueron recorridas con una frecuencia de 10-15 días, registrando la cantidad de individuos en cuatro categorías definidas según el estado de los frutos en sus copas: más del 75% de sus frutos verdes (*Fv*), más del 25% de frutos maduros (*Fm*), más del 50% de frutos maduros deshidratados (*Fdsh*) y árboles sin frutos en sus copas sobre el final de la temporada (*Fn*).

A nivel individual, se estudió intensivamente la fenología de fructificación de un conjunto de individuos marcados durante las temporadas 2009-2010 y 2010-2011. Se definieron cinco categorías de tamaño (< 1 m, 1-2 m, 2-4 m, 4-6 m y > 6 m de altura) y se escogieron ocho individuos al azar garantizando que por lo menos uno perteneciera a cada una de las categorías. Se contó periódicamente el número total de frutos en ramas marcadas dispuestas en distintos cuadrantes de la copa (entre dos y seis ramas por individuo según el volumen de la copa, logrando un esfuerzo de muestreo que varió entre 1,7-8,1% de representación del total de la copa en cada árbol). Los frutos fueron categorizados según su estado en: frutos verdes, frutos maduros y frutos maduros deshidratados. Los conteos se realizaron cada 15 días comenzando al final de la primavera, previo al inicio de la maduración de los frutos, y manteniendo los muestreos hasta no encontrar más frutos en las copas. La caída de frutos fue estimada mediante el uso de trampas de frutos colgadas a 1,5-2,5 m de altura y distribuidas aleatoriamente bajo la proyección de la copa. Las trampas consistían en bolsas de arpillera sostenidas por un aro de alambre de 30 cm de diámetro en su abertura (0,070686 m² de superficie). La proyección elíptica horizontal de la copa fue calculada usando el diámetro máximo y su perpendicular. Para asignar un esfuerzo de muestreo proporcional al tamaño de los árboles, se midió el área de la copa (m²) y, aplicando la relación $2 *$

$\log(\text{área copa})^1$, se establecieron el número de trampas y de ramas asignadas para cada árbol (Ratierison & Forget 2011). Entre dos y seis trampas fueron colocadas en cada árbol, cubriendo entre el 0,3% y 3,3% de la proyección horizontal de cada copa. Cada 15 días se contaron y extrajeron todos los frutos contenidos en las bolsas. De esta forma se analizó la variación temporal en la maduración de los frutos y su presencia en las ramas y el suelo bajo la copa a lo largo de la temporada. Además, se estimó el total de frutos producidos por árbol extrapolando el valor de cada rama al total de la copa según la estimación del porcentaje de volumen que ésta representaba. El total de frutos caídos bajo la copa también fue estimado extrapolando el conteo de cada bolsa a la superficie total bajo la copa en cada árbol. Con estos datos se calculó la proporción de frutos totales caídos bajo la copa respecto del total producido inicialmente para cinco de los árboles estudiados, en los cuales el esfuerzo de muestreo superaba el 1% del volumen de copa (ramas) y del área de proyección de la copa (trampas).

Para lograr una interpolación entre las fechas estudiadas, se ajustó un modelo lineal generalizado en el que el valor esperado de las proporciones fue relacionado con el tiempo según una función definida por tramos (*spline*, Fan & Yao 2008). A nivel poblacional, se consideraron dos estados para el período de floración respecto del total de individuos presentes en la población: individuos con flor y sin flor (distribución binomial); y tres estados para el período de fructificación (distribución multinomial): individuos con frutos maduros (*Fm*), con frutos deshidratados (*Fdsh*) y todos aquellos que no pertenecían a las categorías anteriores (*Fv* + *Fn*). Para el subconjunto de plantas cuya fructificación fue analizada individualmente, se consideraron tres estados posibles respecto del total de frutos producidos inicialmente en cada rama: frutos maduros, frutos deshidratados y frutos ausentes o verdes (distribución multinomial). Se interpolaron así los cambios diarios en las proporciones, definiendo a nivel poblacional los períodos totales de floración/fructificación (más del 10% de los individuos de la población con flores/frutos maduros) y el pico de floración/fructificación poblacional (más del 50% de los individuos de la población con flores/frutos maduros); y a nivel individual: el período total de fructificación (más del 10% de los frutos en las ramas estaban maduros) y el pico de fructificación (más del 50% de los frutos en las ramas estaban maduros). Para los cálculos se utilizaron los paquetes *splines*, *stats* (R-Core-Team 2012), *nnet* (Venables & Ripley 2002), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009) del software R.

¹ log= logaritmo natural. En toda la tesis.

Fecundidad y ginodioecia

Durante cuatro temporadas consecutivas (2009-2012) se realizaron conteos de frutos al inicio de la maduración en ramas marcadas de plantas seleccionadas buscando tener una buena representación de ambos sexos y de distintos tamaños de planta (ocho individuos en 2009-2010, 45 en 2010-2011, 17 en 2011-2012 y 25 en 2012-2013). Para ello, se definieron cinco categorías de tamaño (< 1 m, 1-2 m, 2-4 m, 4-6 m y > 6 m de altura) y se escogieron individuos al azar garantizando que por lo menos un individuo de cada género perteneciera a cada una de las categorías. En cada árbol se marcaron entre dos y seis ramas dispuestas en todos los cuadrantes de la copa (esfuerzo proporcional al tamaño de la copa según la relación $2 * \log(\text{área copa})$), registrando el porcentaje estimado del volumen total de copa que representaba cada rama. El volumen de la copa fue dividido sucesivamente en mitades utilizando un metro y una vara de referencia, hasta alcanzar el tamaño de la rama utilizada. De este modo, el valor de conteo de cada rama fue extrapolado para estimar el número total de frutos en la copa de cada individuo y se promediaron las extrapolaciones de todas las ramas en cada árbol. Esto fue utilizado para analizar la variación del número de frutos producidos en función del diámetro del tronco en su base (*BSD* en cm).

Durante el período de floración de 2010 se identificaron los individuos androestériles presentes en cuatro de las poblaciones estudiadas mediante una observación detallada de sus flores bajo lupa y se registró su porcentaje. A su vez, durante las temporadas 2010-2011 y 2012-2013 se realizó un conteo de flores en las ramas marcadas de un subconjunto de individuos hermafroditas y androestériles y se comparó la cantidad total de frutos producidos por árbol y la proporción de flores exitosas (promedio del cociente frutos-flores de cada rama) entre individuos androestériles y hermafroditas con diámetros de tronco comparables (menor de 30 cm). Se ajustaron modelos lineales generalizados con una distribución binomial (proporción de flores exitosas) y Poisson (conteo de frutos) en relación al diámetro basal del tronco ($\log BSD$, transformación logaritmo natural) y el género floral (*GroFL*) como variables predictoras utilizando los paquetes *stats* (R-Core-Team 2012), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009).

Variación interanual en la producción de frutos

Se analizó la variación interanual en la producción de frutos de individuos estudiados durante tres y cuatro temporadas consecutivas (2010-2012, 11 individuos y 2009-2012, ocho individuos). La variabilidad entre años fue determinada a nivel poblacional e individual,

respectivamente, mediante el coeficiente de variación poblacional (*CVp*), calculado sobre el número total de frutos producidos por la población de ocho individuos estudiados en todas las temporadas y mediante la media de los coeficientes de variación individuales (*CVi*), calculados sobre el número de frutos producidos por individuo para un subconjunto de 19 plantas de las que se disponían datos de al menos tres temporadas consecutivas. La producción de frutos de este subconjunto de árboles en cada año fue estandarizada por el promedio de los cuatro años para cada individuo ($\frac{\text{Frutos} - \text{Promedio total}}{\text{Promedio total}}$). El sincronismo de fructificación entre árboles se determinó calculando el promedio de los coeficientes de correlación de Pearson entre los perfiles interanuales de producción de frutos para todos los pares individuo-individuo (Kelly & Sork 2002; Snook *et al.* 2005). El promedio de los coeficientes de correlación fue comparado en tres categorías de tamaño de árboles definidas por el diámetro del tronco en su base: 0-10 cm, 10-30 cm, 30-60 cm. La variabilidad individual fue correlacionada con los datos de precipitación durante la primavera anterior a la temporada de conteo (meses de agosto a noviembre) en el área de estudio (datos correspondientes a la base del cerro Bahía Blanca, provistos por el Parque Provincial Ernesto Tornquist, ver Figura 2, *Área de Estudio*, p. 23). Los análisis se realizaron utilizando los paquetes *stats* (R-Core-Team 2012), *Rmisc* (Hope 2012), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009).

Características de frutos y carozos

En 2010-2011 se recolectó una muestra de diez frutos por árbol para un subconjunto de 28 individuos de distintas edades y géneros florales. Se tomaron las siguientes medidas del fruto y carozo en fresco: longitud máxima (*L*), diámetro máximo (*D1*), diámetro perpendicular al máximo (*D2*) y peso húmedo. Para tomar estas medidas se utilizó un calibre Vernier digital (resolución 0,01 mm) y una balanza digital (resolución 0,0001 g). A partir de estas mediciones, se calcularon el volumen del fruto y del carozo considerando una forma elipsoidal según la fórmula $V = \frac{\pi * L * D1 * D2}{6}$. La relación entre fruto y carozo fue analizada comparando sus formas a través de la relación longitud:diámetro (*L/D1*), sus relaciones volumétricas totales y las relaciones pulpa:carozo en volumen y peso húmedo. Estas últimas fueron calculadas como el cociente entre el volumen/peso correspondientes a la pulpa (el del fruto menos el del carozo) y el volumen/peso del carozo. Se analizó también la variación de estos cocientes en función del tamaño del fruto.

Por otro lado, se analizó la variación del volumen y peso del fruto y del carozo y las relaciones pulpa:carozo en función del tamaño de la planta madre (estimado mediante el

diámetro del tronco en su base) y de su género floral. Tanto para el carozo como para el fruto se ajustó un modelo de crecimiento de Von Bertalanffy por el método de máxima verosimilitud (V_{max}, k) $\{y = V_{max} * (1 - \exp(-k * x))\}$ entre el valor medio de cada árbol y el diámetro de tronco en su base (BSD). Este modelo fue escogido debido a que es comúnmente utilizado para representar el crecimiento en tamaño a lo largo del tiempo y, en este caso, el diámetro del tronco es una variable altamente correlacionada con el tiempo (Amodeo & Zalba 2013; Amodeo 2008). La heterocedasticidad fue contemplada en el modelo pesando el ajuste por la inversa de la variable dependiente. Se construyeron intervalos de confianza basados en perfiles de verosimilitud para cada parámetro del modelo. Se analizó el comportamiento de los modelos de Von Bertalanffy en el valor de BSD al cual el modelo alcanza la estabilidad (93,75% del valor asintótico calculado como $Y_{max} * (4 * \log(2)/k)$). Para los cálculos se utilizaron los paquetes *stats* (R-Core-Team 2012), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009), *nlstools* (Baty & Delignette-Muller 2012).

Resultados

Fenología y variación temporal en la oferta de frutos

En las poblaciones de ambientes abiertos (1, 2 y 3), el período de floración se extendió durante 19-22 días, desde mediados de septiembre (16-22/09) hasta principios de octubre (7-11/10). En el caso de la población 4, que se encontraba en un sotobosque de pinos de gran porte, la floración fue más prolongada (35 días) iniciándose antes (11/09) y extendiéndose hasta mediados de octubre (16/10). El pico de floración (más del 50% de la población exhibiendo flores abiertas) se extendió durante 13 a 16 días para las poblaciones de ambientes abiertos y durante 21 días para la población ubicada en el sotobosque de pinos. Este período transcurrió desde alrededor del 20 de septiembre hasta alrededor del 10 de octubre (Tabla 1, Figura 3). Según observaciones focalizadas sobre un subconjunto de árboles marcados se pudo determinar que la floración a nivel individual dura aproximadamente 14-15 días para aquellas poblaciones en ambientes abiertos y 21-22 días para los individuos de la población en ambiente cerrado.

El período de fructificación a nivel poblacional se extendió durante 29-38 días, desde fines de noviembre (19-26/11) hasta fines de diciembre (25-28/12) en las poblaciones de ambientes abiertos (1, 2, 3 y 5). En el caso de la población 4, la fructificación fue más prolongada (49 días) iniciándose más tarde (3/12) y extendiéndose hasta finales de enero (21/01). El pico de fructificación (más del 50% de la población con frutos maduros) se extendió durante 24-31 días, desde fines de noviembre (23-29/11) hasta el 22-25 de diciembre, excepto para la población 4, para la que se extendió entre el 10 de diciembre y el 13 de enero (Tabla 1). Hacia finales de diciembre se encontró una gran proporción de frutos deshidratados en las copas y para principios de enero se redujo drásticamente la cantidad total de frutos, quedando sólo algunos frutos deshidratados en las plantas hasta mediados y fines de enero en las poblaciones (13 y 28 de enero). Hacia principios de febrero ya no se encontraron plantas con frutos en sus copas (Tabla 1, Figura 3).

	Población	Período total			Pico masivo		
		Inicio	Fin	Duración (días)	Inicio	Fin	Duración (días)
Flores	1	16/09	08/10	22	20/09	05/10	15
	2	22/09	11/10	19	25/09	08/10	13
	3	17/09	07/10	20	19/09	05/10	16
	4	11/09	16/10	35	19/09	10/10	21
Frutos maduros	1	22/11	28/12	36	26/11	25/12	29
	2	23/11	25/12	32	26/11	22/12	26
	3	19/11	27/12	38	23/11	24/12	31
	4	03/12	21/01	49	10/12	13/01	34
	5	26/11	25/12	29	29/11	23/12	24
Frutos deshidratados	1	22/12	13/01	22	26/12	09/01	14
	2	21/12	19/01	29	24/12	11/01	18
	3	22/12	26/01	35	26/12	14/01	19
	4	11/01	03/02	23	-	-	-
	5	21/12	28/01	38	24/12	18/01	25

Tabla 1. Períodos de floración y de fructificación en cinco poblaciones de *P. mahaleb* estudiadas durante la temporada reproductiva 2010-2011 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se indican las fechas de inicio y de finalización de los períodos de floración y fructificación (más del 10% de la población) y los picos correspondientes a cada estado fenológico (más del 50% de la población).

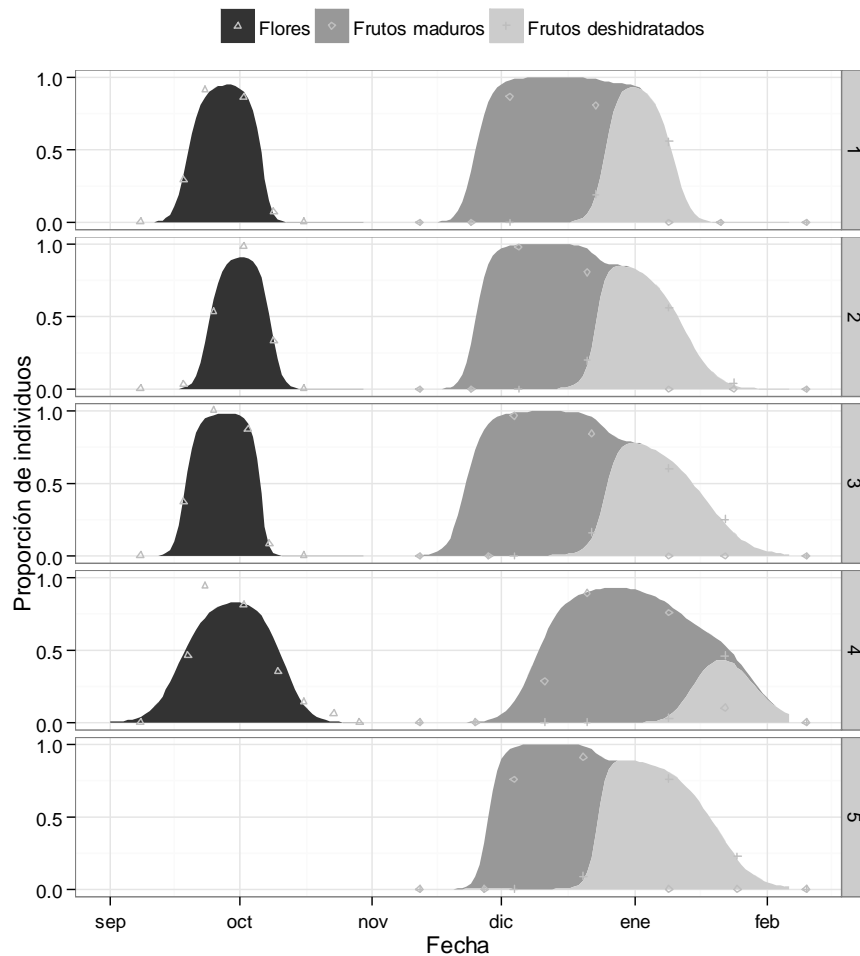


Figura 3. Variación en las proporciones modeladas de individuos con flor (área negra), frutos maduros (área gris oscuro) y frutos deshidratados (área gris claro) a lo largo de la temporada reproductiva 2010-2011 en cinco poblaciones de *P. mahaleb* del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Los rombos, cruces y triángulos indican los valores de proporción registrados en cada fecha.

El diámetro basal del tronco de los árboles considerados para estudiar la fenología de fructificación a nivel individual varió entre 9 y 50 cm, mostrando números de frutos totales de entre 5000 y más de 59000 (Tabla 2).

Árbol	BSD (cm)	U.M.	Esfuerzo de muestreo Ramas	Esfuerzo de muestreo Trampas	Frutos totales	ES	Área copa (m ²)	Densidad (fr/m ²)	ES
1	12	3	8,1%	1,3%	13752	(5229)	16,3	537,6	(261)
2	50	6	1,8%	0,3%	59035	(15142,4)	151,6	523,4	(151,7)
3	9,5	2	1,7%	1,6%	12780	(4860)	9,1	976,2	(424,4)
4	20	3	2,5%	0,5%	32973	(9816)	44,3	547	(188,5)
5	18	2	3,5%	1,5%	8928	(720)	9,2	742,7	(205,1)
6	9	2	4,9%	2,9%	5034	(822)	4,9	205,1	(35,4)
7	42	5	2,8%	0,6%	28488	(7413,4)	62,1	721,5	(119,5)
8	9	2	5,9%	3,3%	5026	(194)	4,2	1082,3	(21,2)

Tabla 2. Descripción de los ejemplares de *P. mahaleb* utilizados para estudiar la fenología de fructificación de la especie en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. BSD= diámetro basal del tronco (cm), U.M.= número de unidades muestrales (ramas/trampas). Los esfuerzos de muestreo fueron calculados según el porcentaje del volumen de copa (ramas) y superficie bajo la copa (trampas) cubierto por las U.M.

Los primeros frutos comenzaron a madurar sobre finales del mes de noviembre (18/11-02/12), perdurando en las ramas durante 32-49 días, hasta principios de enero (29/12-09/01) (Tabla 3). El pico de fructificación (más del 50% de los frutos producidos inicialmente se encontraban maduros) transcurrió durante 20-32 días dentro del mes de diciembre para todos los árboles estudiados (Tabla 3, Figura 4). La duración del pico de fructificación guardó una relación logarítmica marginalmente significativa con el área total de la copa (Regresión lineal simple: $DUR = 20,55 + 2,31 * \log(Areacopa)$, $F_{(1,6)}=5.827$, $p=0,0523$, $R^2=0,41$). Sobre principios de enero (29/12-09/01), la proporción de frutos maduros presentes en la copa se redujo drásticamente a menos de un 10% del total producido inicialmente. La gran mayoría de estos frutos cayeron debajo de la copa. Durante la segunda mitad de diciembre y hasta los primeros días de enero (16/12-06/01) la densidad de frutos caídos bajo la copa mostró un pico, alcanzando entre el 42 y el 86% (media=55,96%, ES=5,1%, n=8) respecto del total de frutos caídos en toda la temporada (Figura 4). La presencia de frutos bajo la copa de los árboles se extendió hasta finales de enero (22/01–30/01). Para esa fecha aún perduraban frutos deshidratados en las copas. En cinco de los árboles estudiados, cerca del 1% de los frutos producidos inicialmente perduró en la copa en estado deshidratado hasta fines de enero, principios de febrero (28/01–05/02).

Árbol	Período total			Pico de fructificación		
	Inicio	Fin	Duración (días)	Inicio	Fin	Duración (días)
1	18/11	06/01	49	29/11	31/12	32
2	18/11	02/01	45	27/11	28/12	31
3	25/11	29/12	34	01/12	25/12	24
4	22/11	29/12	37	29/11	25/12	26
5	30/11	09/01	40	07/12	03/01	27
6	29/11	07/01	39	06/12	01/01	26
7	22/11	05/01	44	29/11	31/12	32
8	02/12	03/01	32	09/12	29/12	20

Tabla 3. Períodos de oferta de frutos maduros en ocho ejemplares de *P. mahaleb* estudiados durante la temporada reproductiva 2009-2010 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se indican las fechas correspondientes al inicio y final del período total de fructificación (más del 10% de los frutos producidos inicialmente se hallaban maduros) y del pico de fructificación (más del 50% de los frutos producidos inicialmente se hallaban maduros).

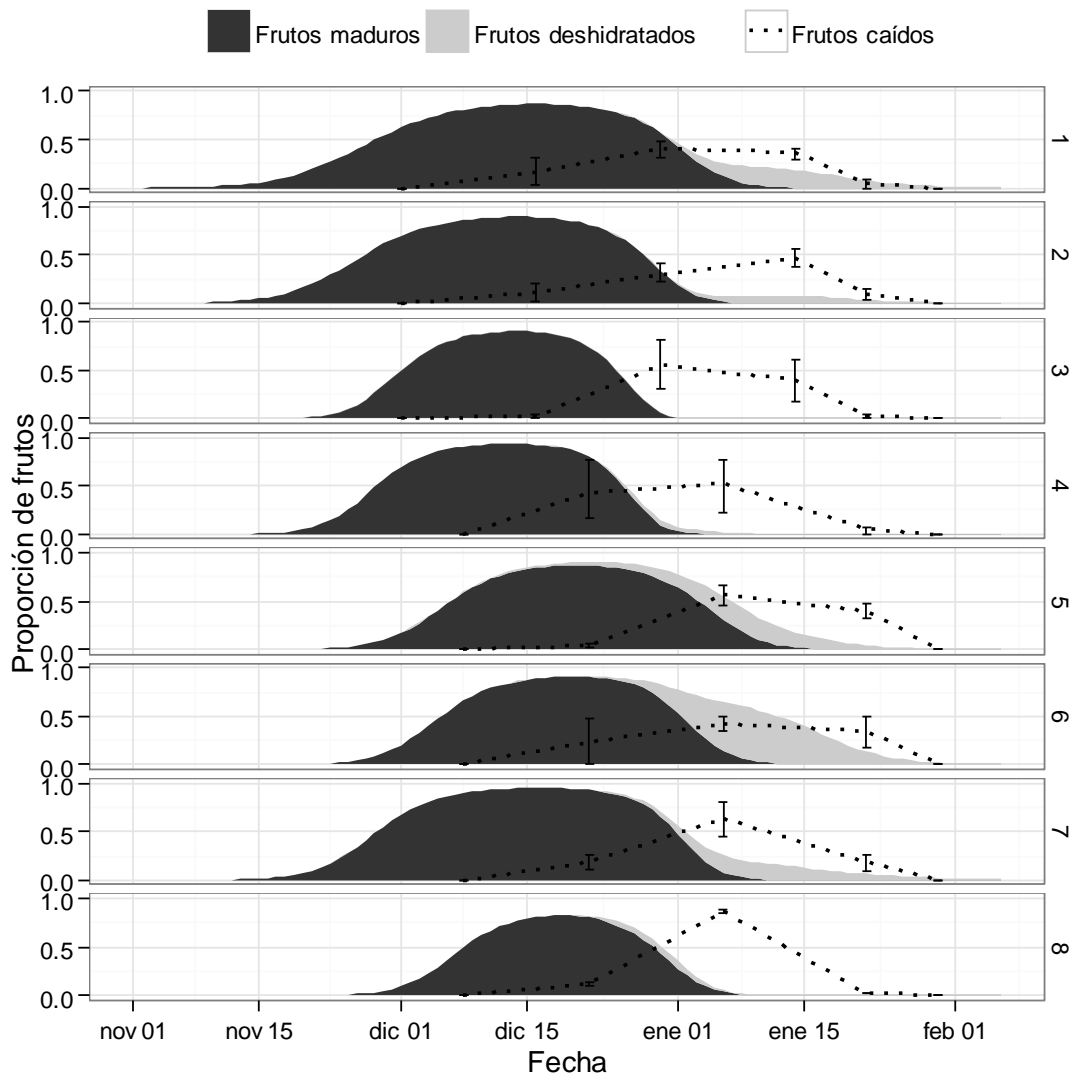


Figura 4. Variación temporal en la cantidad de frutos maduros (área negra) y deshidratados (área gris) en las ramas y de la densidad relativa de frutos caídos bajo la copa (línea punteada) de ocho ejemplares de *P. mahaleb* estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante la temporada 2009-2010. Los valores se expresan como proporciones respecto del número inicial de frutos producidos y respecto del total caído en toda la temporada, respectivamente. Las barras indican el error estándar de las extrapolaciones de cada trampa.

Entre un 20% y un 91% de los frutos producidos inicialmente por cada árbol cayó debajo de la copa a lo largo de toda la temporada (64,25% en promedio, ES=11,9%, n=5). El porcentaje restante de los frutos habrían sido consumidos directamente en la copa. Se hallaron evidencias de que el porcentaje de frutos caídos aumenta de manera significativa con el tamaño de la planta (Regresión logística %Frutos_Caídos ~ BSD, Likelihood Ratio Test, Res.Dev.= 6322,2, g.l.=3, p<0,0001) pero este efecto parece muy pequeño (odds ratio= 1,07).

Fecundidad y ginodioecia

El número de frutos producidos por árbol aumenta con el diámetro basal del tronco (BSD) según una función potencial (Tabla 4, Figura 5). Los valores máximos de conteo de frutos fueron 49035 (BSD= 50 cm), 278208 (BSD= 35 cm), 115603 (BSD= 35 cm) y 299977 (BSD= 50 cm) en las temporadas 2009-2010, 2010-2011, 2011-2012 y 2012-2013, respectivamente. La varianza en la estimación del número medio de frutos en la copa de los árboles se incrementa fuertemente en árboles más grandes. Los modelos tienen un buen ajuste y muestran una tendencia a sobreestimar la cantidad media de frutos producidos por árboles muy grandes (BSD> 30 cm).

	Coeficiente	Estimación	ES	Sig.	IC _{95%} Inf.	IC _{95%} Sup.
2009-2010	a	7,098	0,012	***	7,074	7,122
	b	0,947	0,004	***	0,940	0,955
2010-2011	a	3,713	0,006	***	3,701	3,723
	b	2,275	0,002	***	2,272	2,279
2011-2012	a	5,808	0,009	***	5,791	5,825
	b	1,451	0,003	***	1,446	1,456
2012-2013	a	3,645	0,007	***	3,630	3,659
	b	2,261	0,002	***	2,257	2,265

Tabla 4. Estimación de parámetros de los modelos lineales generalizados según una distribución de Poisson ($\log(\lambda) \sim \log(\text{BSD})$) para el número de frutos producidos por individuo de *Prunus mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante las temporadas 2009 a 2012, en función del diámetro basal del tronco. a=ordenada al origen, b=pendiente.

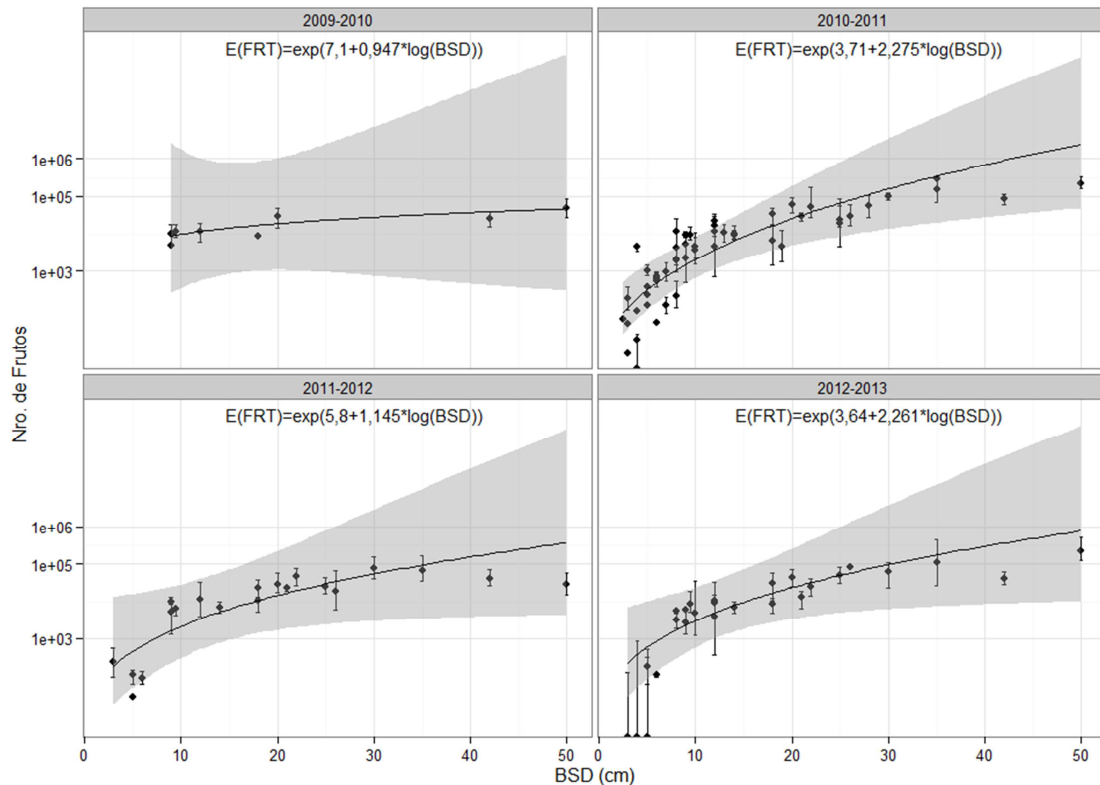


Figura 5. Producción individual de frutos de *P. mahaleb* en relación al diámetro basal del tronco (*BSD*) para conjuntos de árboles estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante las temporadas 2009 a 2012. Los puntos representan el promedio de las extrapolaciones realizadas a partir de cada rama (esta variabilidad no fue incluida en el modelo pero se muestra en el gráfico con barras de error). La curva indica los valores esperados según una distribución de Poisson ($\log(\lambda) \sim \log(\text{BSD})$) y las áreas grises indican el intervalo de confianza al 95%.

El fenotipo androestéril representó, en promedio, un 5,23% (ES=2,23%) en las poblaciones estudiadas (Tabla 5). Esta proporción corresponde a una relación 1:19 ($\chi^2 < 3,39$, $p > 0,05$). Existe una gran variación en el tamaño, color y número de anteras de las flores de *P. mahaleb* en el área de estudio y es posible distinguir a simple vista las flores hermafroditas de las androestériles. Mientras las primeras presentan anteras globosas llenas de polen con colores amarillos, naranjas y rojos, las androestériles también muestran estambres completos pero con sus anteras vacías, encogidas, de color rosa claro y sin polen en su interior (ver Lámina 3).

Población	1	2	3	4	TOTAL
Fenotipo androestéril	2,60%	1,85%	11,63%	4,84%	5,23%
N	79	110	48	65	302

Tabla 5. Representación del fenotipo androestéril en cuatro poblaciones de *P. mahaleb* del Parque Provincial Ernesto Tornquist estudiadas en la primavera de 2010.

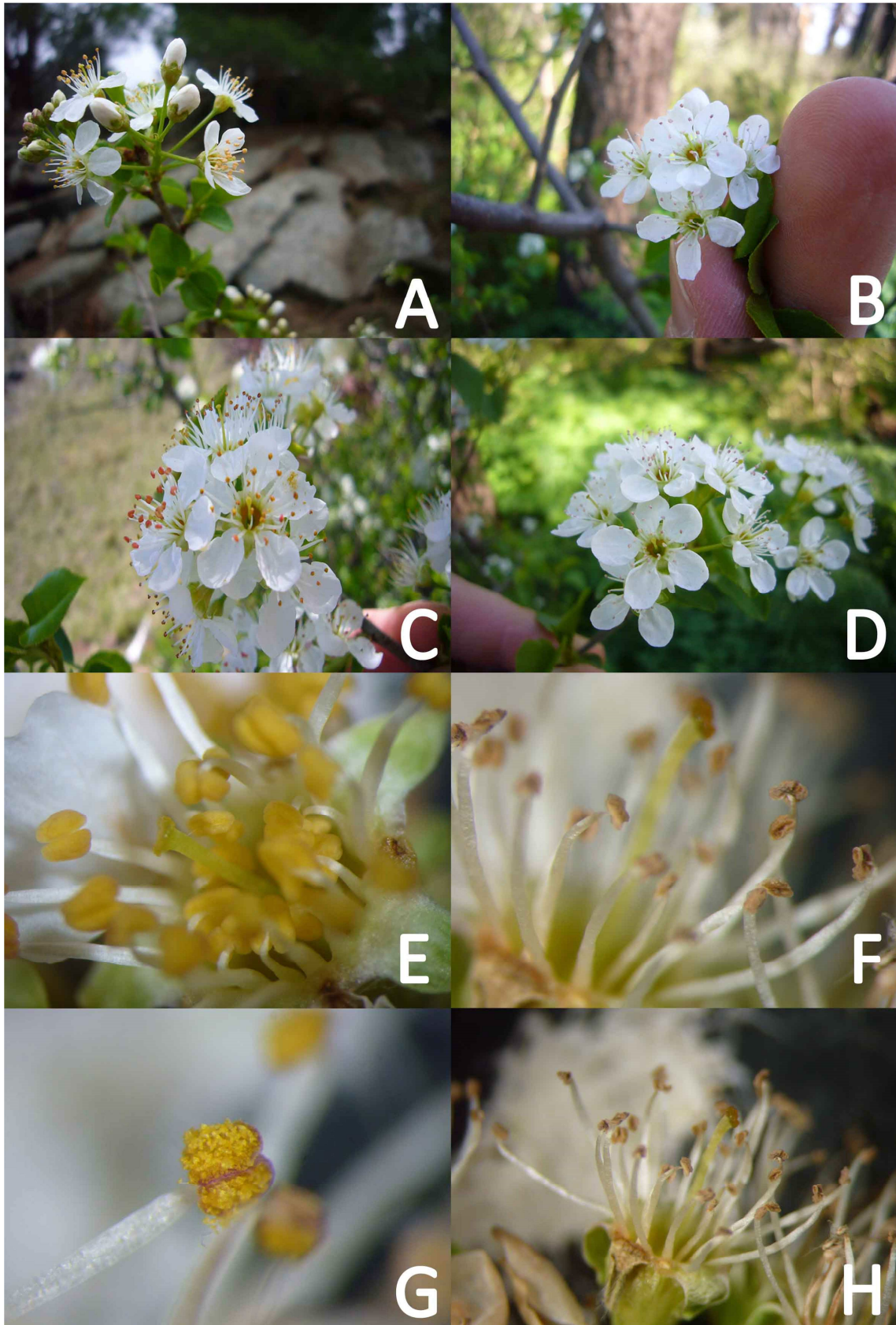


Lámina 3. Flores de individuos de *P. mahaleb* hermafroditas (A, C, E, G) y androestériles (B, D, F, H) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

Al incorporar el género floral al modelo de producción de frutos se encontraron diferencias significativas en su relación con el diámetro basal del tronco (Tabla 6). Como puede observarse en la Figura 6, los individuos androestériles mostraron una fecundidad levemente mayor, siendo más marcada la magnitud de estas diferencias en la temporada 2010-2011.

2010-2011					
Modelo	g.l.	Desviación	g.l. residuales	Desviación residual	P
Nulo	-	-	28	750756	-
logBSD	1	629390,8	27	121365,2	2,2e-16
GroFL	1	16827,28	26	104538	2,2e-16
logBSD:GroFL	1	1200,558	25	103337,4	2,2e-16

2012-2013					
Modelo	g.l.	Desviación	g.l. residuales	Desviación residual	P
Nulo	-	-	13	336278,4	-
logBSD	1	270991,1	12	65287,32	2,2e-16
GroFL	1	799,7259	11	64487,6	2,2e-16
logBSD:GroFL	1	333,3538	10	64154,24	2,2e-16

Tabla 6. Resultados del *Likelihood Ratio Test* sobre el modelo de producción individual de frutos teniendo en cuenta la interacción entre el diámetro basal del tronco (logBSD) y el género floral de la planta (GroFL) de un subconjunto de individuos de *P. mahaleb* estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante las temporadas 2010-2011 y 2012-2013.

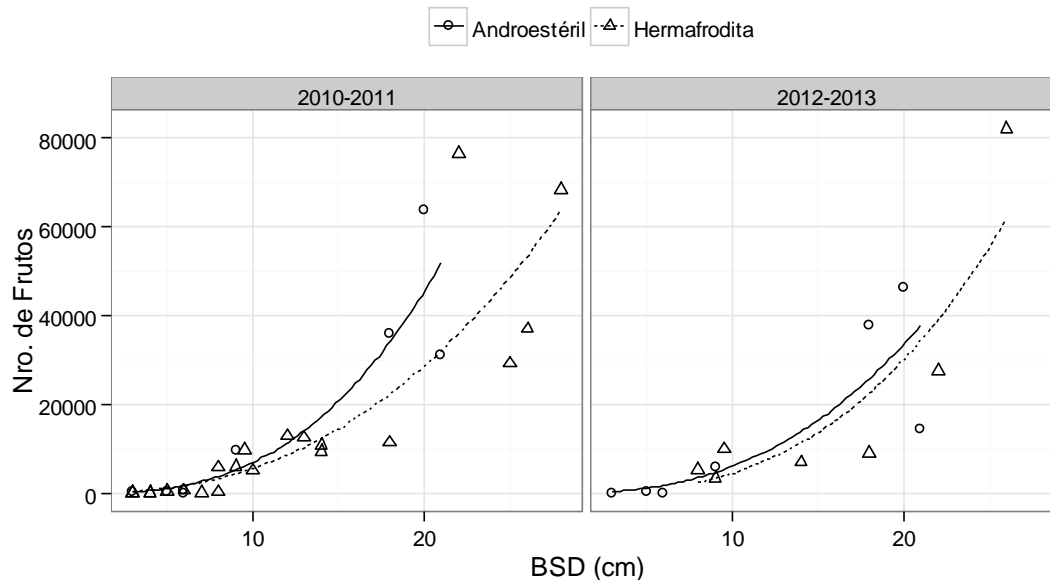


Figura 6. Cantidad total frutos producidos por individuos hermafroditas y androestériles de *Prunus mahaleb* creciendo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, en relación al diámetro basal de tronco para las temporadas 2010-2011 y 2012-2013.

La variación en la proporción de flores exitosas respecto del diámetro del tronco fue significativa, pero su magnitud despreciable (Regresión logística, temporada 2010-2011:

pendiente=0,0072, ES=0,0003, $p<0,0001$; temporada 2012-2013: pendiente=-0,0056, ES=0,0004, $p<0,0001$). Por lo tanto se comparó el valor promedio para todos los árboles hermafroditas y androestériles estudiados con un diámetro de tronco basal menor de 30 cm en ambas temporadas. No se encontraron diferencias significativas en el valor medio de la proporción de flores exitosas entre ambos géneros (Temporada 2010-2011: ANOVA $F_{(1,30)}=0,0024$, $p=0,96$, $N=31$, media total=19,36%; Temporada 2012-2013: ANOVA $F_{(1,12)}=0,302$, $p=0,59$, $N=13$, media total=29,06%, Figura 7).

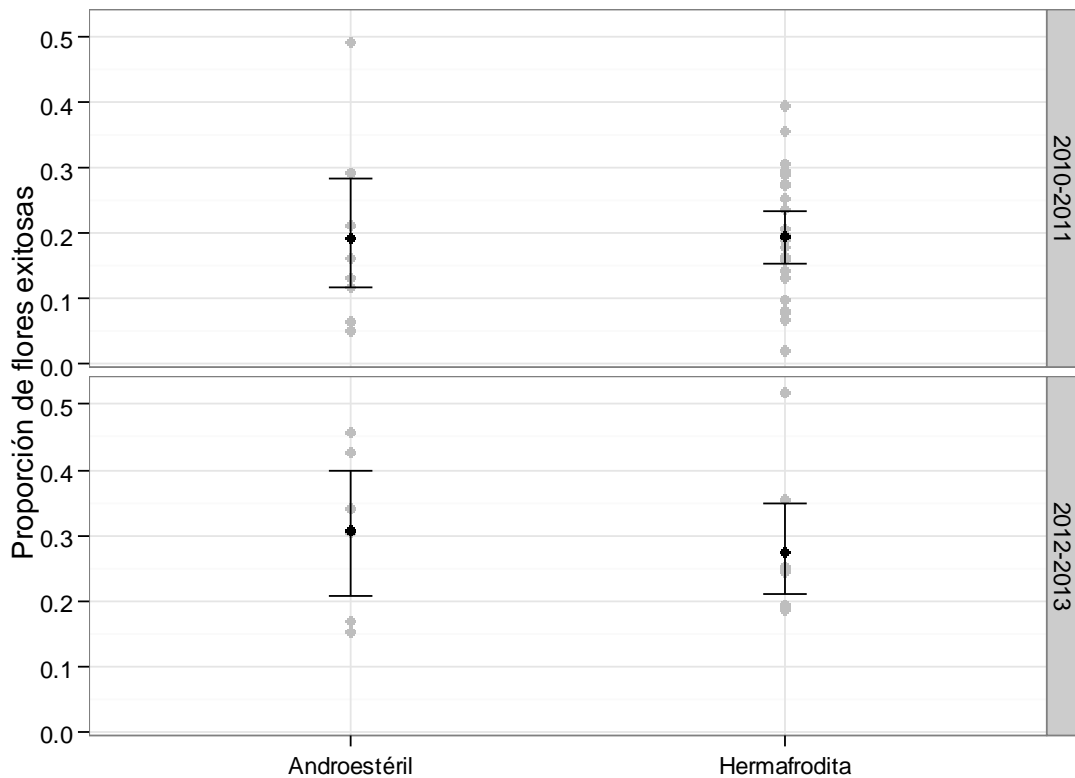


Figura 7. Proporción de flores exitosas en individuos de *P. mahaleb* androestériles y hermafroditas con un diámetro basal de tronco menor de 30 cm estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante las temporadas 2010-2011 y 2012-2013. Se indica el valor medio y un intervalo de confianza del 95% (puntos negros y barras de error) así como los valores correspondientes a cada individuo (puntos grises).

Variación interanual en la producción de frutos

Se detectó una diferencia apreciable entre la producción de frutos alcanzada en los distintos años, la que resultó significativa al incorporar la temporada como un factor en el modelo de producción de frutos ajustado anteriormente (modelo lineal generalizado con distribución de Poisson incluyendo la interacción entre los factores $FRT \sim \log(BSD) * Temporada$, $p<0,0001$, Tabla 7).

Modelo	g.l.	Desviación	g.l. residuales	Desviación residual	p
Nulo			94	6220896	-
log(BSD)	1	4717518	93	1503378	2,2e-16
Temporada	3	404188,8	90	1099189	2,2e-16
log(BSD):Temporada	3	153760,2	87	945429,2	2,2e-16

Tabla 7. Resultados del *Likelihood Ratio Test* sobre el modelo de producción individual de frutos teniendo en cuenta la interacción entre el diámetro basal del tronco (logBSD) y la temporada de estudio para los individuos de *P. mahaleb* estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist entre 2009 y 2012.

El coeficiente de variación interanual a nivel poblacional (CV_p) resultó de un 48,6% para los ocho individuos estudiados durante las cuatro temporadas, y el coeficiente de variación individual promedio (CV_i), fue del 45,1% (ES=2,3%, n=19). Esto demuestra una moderada variabilidad en la oferta de frutos entre años. Como puede observarse en la Figura 8, se detectó una marcada tendencia del CV_i a aumentar en plantas de mayor tamaño (Regresión lineal simple: $R^2=0,558$, $F_{(1;15)}=21,21$, $p=0,0003$). Dos *outliers* escapan de esta tendencia entre años y corresponden a dos individuos pequeños, androestériles, que mostraron una gran variabilidad en la producción de frutos y fueron excluidos del modelo.

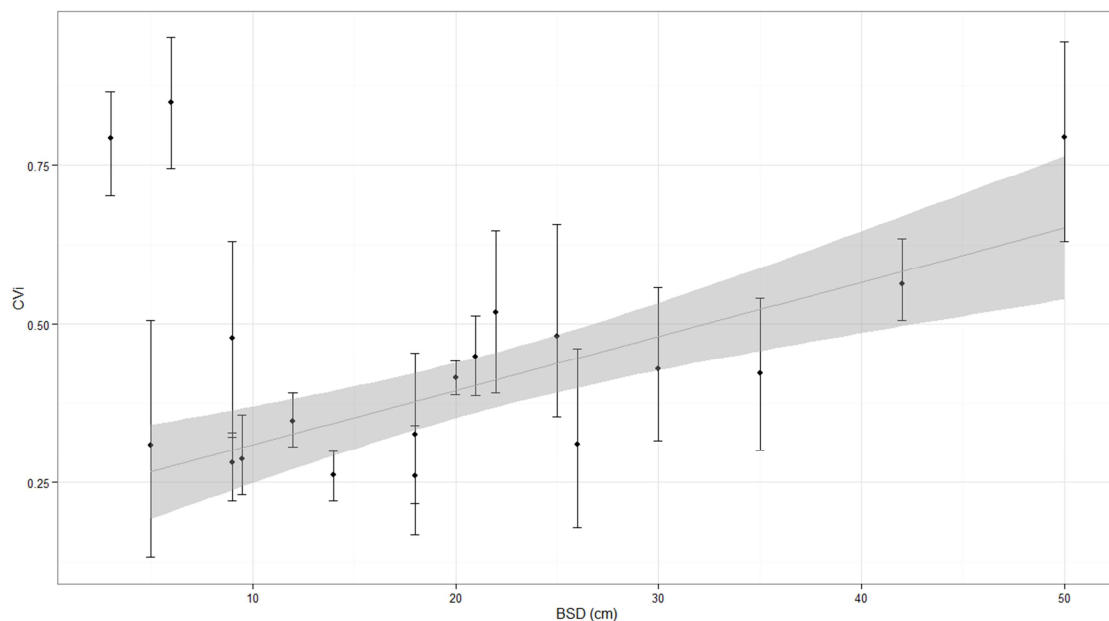


Figura 8. Relación entre el coeficiente de variación individual en la producción de frutos de *P. mahaleb* a lo largo de cuatro temporadas consecutivas y el diámetro basal de tronco de las plantas (BSD) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Los puntos indican el valor promedio de cada árbol a lo largo de las cuatro temporadas, la barra indica un intervalo de confianza del 95%. El área gris indica un intervalo de confianza del 95% en torno al valor esperado por el modelo. Dos individuos pequeños no fueron incluidos en el modelo (ver texto).

La variabilidad interanual en la producción de frutos de árboles pequeños estuvo poco sincronizada y mostró escasa relación con las precipitaciones (Figura 9). Por otro lado, la alta variabilidad encontrada en los árboles mayores parece mostrar un alto sincronismo entre individuos, manifestado en mayores coeficientes de correlación, positivos en todos los casos

(ver rango en Tabla 8). Estos últimos muestran también una relación marcada entre el perfil interanual de producción de frutos y la precipitación primaveral. La variabilidad en individuos intermedios parece ser menor y su sincronía y relación con las precipitaciones resultó difusa (Tabla 8, Figura 9).

Categoría BSD (cm)	Variación interanual CV_i	Sincronismo (r_{ij})	Correlación PP (r_{i-PP})
0-10	0,488 [0,256 - 0,848]	0,0005 [-0,976 - 0,996]	-0,039 [-0,828 - 0,987]
10-30	0,375 [0,141 - 0,522]	0,356 [-0,896 - 0,999]	0,398 [-0,88 - 0,999]
30-60	0,603 [0,391 - 0,821]	0,567 [0,334 - 0,999]	0,86 [0,688 - 0,997]

Tabla 8. Variación en la producción de frutos individual entre temporadas, sincronismo y correlación con la precipitación primaveral para 19 ejemplares de *P. mahaleb* estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante las temporadas 2009-2012. r_{ij} =coeficiente de correlación de Pearson entre individuos, r_{i-PP} =coeficiente de correlación de Pearson con el valor de precipitación primaveral.

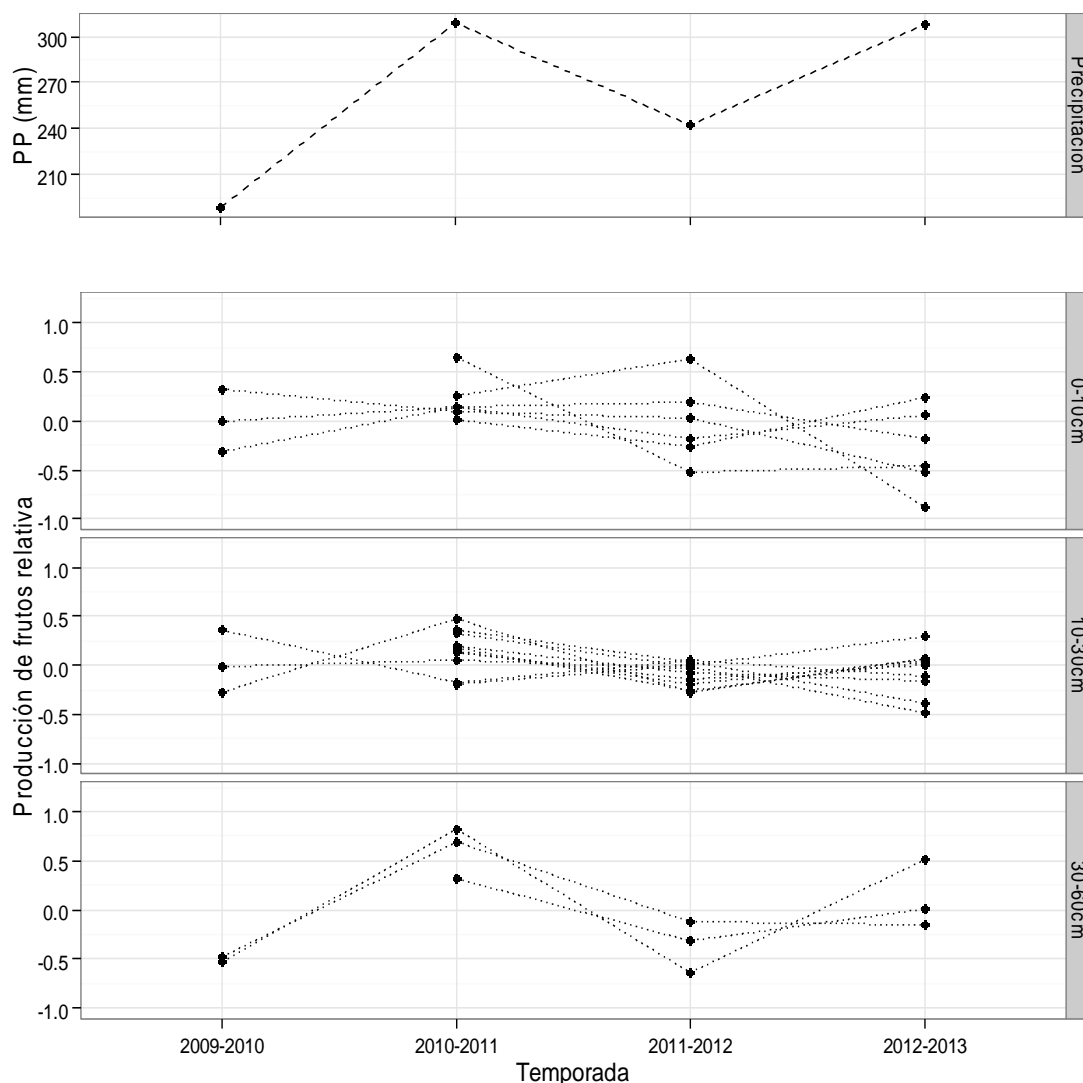


Figura 9. Variación en la producción de frutos a lo largo de las cuatro temporadas para una población de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y valores de precipitación primaveral (agosto-noviembre, PP) de cada año. La producción de frutos relativa se indica como la producción individual en cada año en relación al promedio de los cuatro años ((FRT-Mediatotal)/Mediatotal).

Características de frutos y carozos

Según la relación longitud:diámetro promedio, los frutos de *P.mahaleb* tienen una forma esférica (Cociente $L/D=1,007$, rango=[0,84-1,25]) con un diámetro de aproximadamente 8 mm (Tabla 9). Sin embargo los carozos resultan ligeramente elipsoidales (Cociente $L/D=1,28$, rango=[1,06-1,55]) con un largo y diámetro promedio de 6,99 mm y 5,48 mm, respectivamente (Tabla 9). El carozo ocupa la mayor parte de la longitud total del fruto (82%, $ES=0,04\%$), pero representa apenas un 31% ($ES=0,01\%$) del volumen y un 22% ($ES=0,03\%$) del peso del fruto. La relación pulpa:carozo es de 2,44 en volumen, y 3,85 en peso húmedo (Tabla 9).

		Longitud (mm)	Diámetro (mm)	Volumen (mm ³)	Peso húmedo (g)
Fruto	Media	8,57	8,53	314,7	0,443
	(ES)	(0,04)	(0,04)	(4,2)	(0,006)
	Rango	[6,8 – 10,8]	[6,4 - 10,9]	[131,4 - 525,9]	[0,248 - 0,703]
Carozo	Media	6,99	5,48	91,4	0,092
	(ES)	(0,03)	(0,02)	(0,87)	(0,001)
	Rango	[5,78 – 8,56]	[4,7 – 6,5]	[59,4 - 132,2]	[0,048 - 0,138]
Relación Pulpa:Carozo	Media	0,22	0,56	2,44	3,85
	(ES)	(0,004)	(0,006)	(0,03)	(0,05)
	Rango	[0,07 – 0,38]	[0,21 – 0,85]	[1,05 – 4,3]	[2,32 - 7,7]

Tabla 9. Dimensiones, peso húmedo y relación pulpa:carozo de 280 frutos pertenecientes a 28 individuos de *P. mahaleb* de distinto tamaño estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante la temporada 2010-2011.

En todos los árboles se halló una relación significativa e isométrica entre los volúmenes del fruto y del carozo (ANCOVA, interacción no significativa con el factor *Árbol*, $F_{(223;250)}=1,02$, $p=0,44$; modelo de rectas paralelas: $F_{(28;250)}=53,19$, $R^2=0,8563$, $p<0,0001$), con una pendiente del modelo que no difiere significativamente de uno ($t=0,281$, $p=0,7786$) (Figura 10).

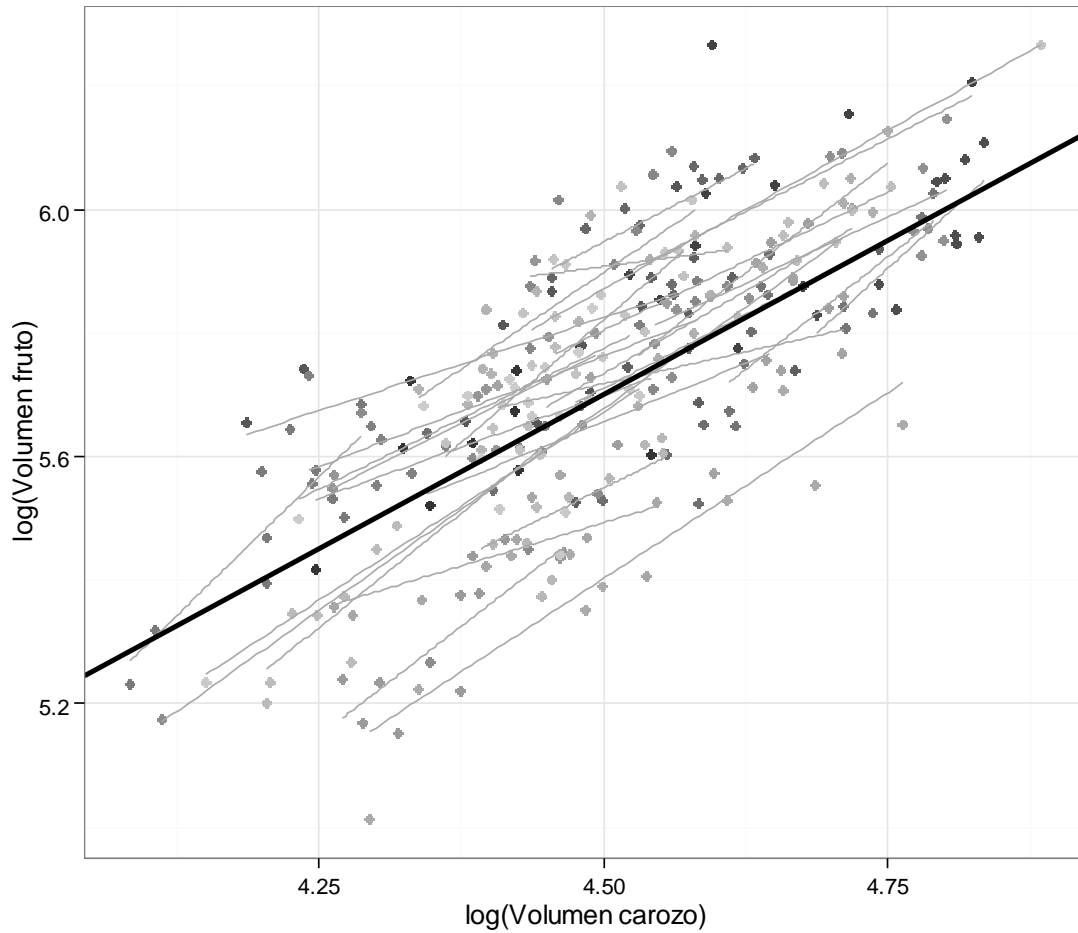


Figura 10. Relación entre el volumen del fruto y del carozo en 28 ejemplares de *P. mahaleb* estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (280 frutos en total). La línea negra muestra la curva correspondiente a una relación isométrica 1:1. Las curvas grises muestran las relaciones obtenidas en los frutos de cada árbol.

Al analizar en detalle la relación pulpa:carozo, tanto en volumen como en peso húmedo, se observó una tendencia creciente en frutos más grandes (regresiones lineales log-log, Volumen: $F_{(1,277)}=327,9$, $p<0,0001$, $R^2=0,54$; Peso: $F_{(1,277)}=193,1$, $p<0,0001$, $R^2=0,41$; Figura 11).

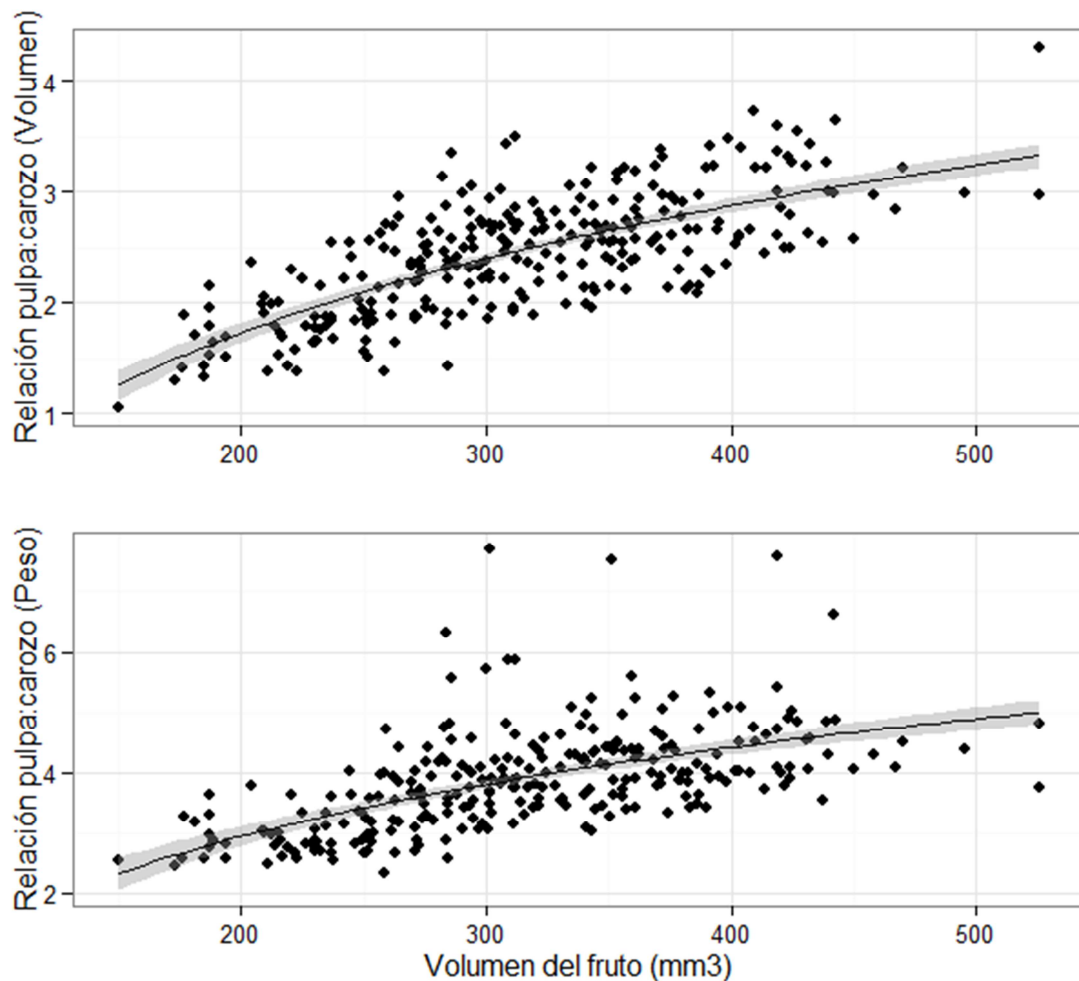


Figura 11. Relación pulpa:carozo (en volumen y en peso húmedo) con respecto al volumen total del fruto para un conjunto de 280 frutos de *P. mahaleb* recolectados de 28 ejemplares creciendo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestra el modelo ajustado por regresión lineal simple (log-log). El área gris indica un intervalo de confianza del 95% en torno al valor esperado por el modelo.

El modelo de crecimiento de Von Bertalanffy mostró un buen ajuste para el volumen y peso húmedo, tanto de carozos como frutos, así como para la relación pulpa:carozo con respecto al diámetro del tronco de la planta madre (Tabla 10). El tamaño y el peso húmedo promedio mostraron gran variabilidad en plantas pequeñas, aumentando su valor con el tamaño de los árboles hasta estabilizarse en un valor máximo (Y_{max}). Sin embargo, como puede observarse en la Figura 12, la curvatura de los modelos difiere entre carozos y frutos. Los frutos alcanzan un volumen estable a un diámetro basal de tronco mayor que los carozos (12,04 cm y 7,38 cm, respectivamente). Además, dentro de este rango de tamaños, el volumen del fruto aumenta un 66,1% mientras que el del carozo aumenta sólo un 28%. Del mismo modo, el peso húmedo de los frutos alcanza su estabilidad a un diámetro basal de tronco levemente mayor que los carozos (10,67 cm y 6,25 cm, respectivamente) mostrando un aumento del 54,7% y 20,4%, respectivamente. Estas diferencias se reflejan en la relación

pulpa:carozo, que mostró mayor variabilidad en plantas pequeñas, estabilizándose en valores promedio superiores en plantas grandes (parámetro Y_{max} en Tabla 10, Figura 12).

		Volumen	Peso húmedo
Fruto	$Y_{max} =$	351,6 (316,7-386,6)	0,486 (0,443-0,529)
	$k =$	0,23 (0,15-0,31)	0,26 (0,17-0,35)
Carozo	$Y_{max} =$	94,8 (88,5-101,2)	0,094 (0,087-0,1)
	$k =$	0,38 (0,23-0,52)	0,44 (0,21-0,67)
Relación pulpa:carozo	$Y_{max} =$	2,68 (2,39-2,96)	4,31 (3,91-4,72)
	$k =$	0,27 (0,14-0,39)	0,24 (0,15-0,34)

Tabla 10. Parámetros estimados por máxima verosimilitud para los modelos de Von Bertalanffy relacionando el volumen y peso húmedo de carozos y frutos, así como la relación pulpa:carozo con respecto al diámetro de tronco de la planta madre en 280 frutos de *P. mahaleb* recolectados de 28 ejemplares creciendo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Entre paréntesis se indican los extremos del intervalo de confianza del 95%.

No se hallaron diferencias significativas en el peso de los carozos de plantas hermafroditas y androestériles de tamaños similares (para plantas con un BSD menor de 22 cm, ANCOVA, interacción $\log(BSD):GroFL$ no significativa: $F_{(1,19)}=1,029$, $p=0,32$).

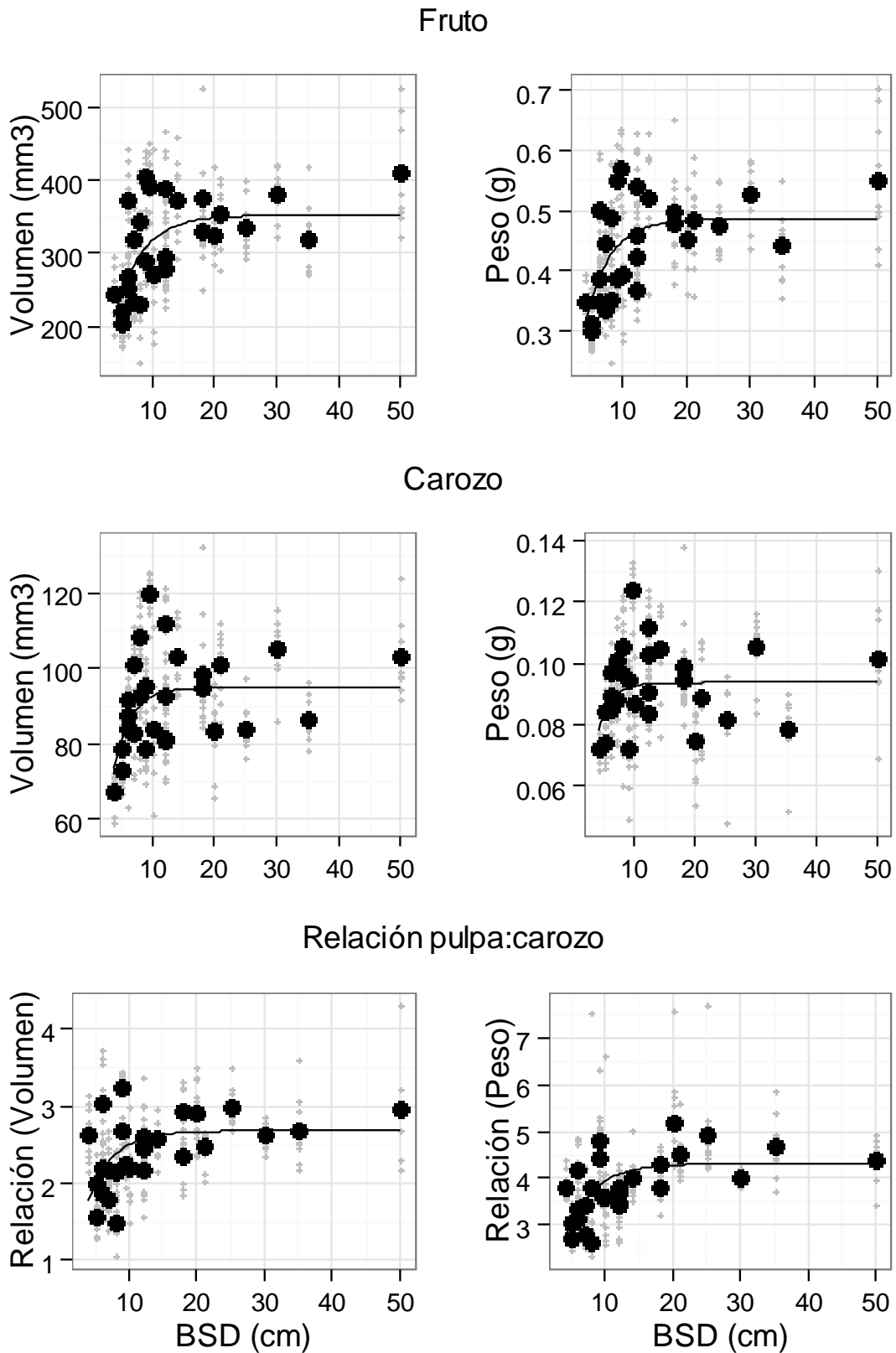


Figura 12. Relaciones entre volumen y peso húmedo de carozos y frutos y de la relación pulpa:carozo, respecto del diámetro del tronco de la planta madre (BSD) para 280 frutos (puntos grises) de *P. mahaleb* recolectados de 28 ejemplares en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Los puntos negros mayores representan el valor medio para cada árbol.

Discusión

Fenología y variación temporal en la oferta de frutos

En concordancia con los antecedentes de la especie y el calendario fenológico en el rango nativo (Gutián, Sánchez & Rodríguez-Gutián 1992; Jordano 1993), la fenología de *P. mahaleb* en el área de estudio se caracteriza por una corta duración y un alto grado de sincronismo a nivel poblacional tanto en floración como fructificación. Si bien muchos frutos permanecen en las copas de algunos árboles durante más tiempo, la concordancia entre el pico de fructificación en cada árbol demuestra un alto sincronismo con el período de disponibilidad de frutos a nivel poblacional. La maduración de los frutos de *P. mahaleb* ocurre repentina y sincrónicamente, alcanzando la máxima disponibilidad en las copas durante el mes de diciembre. Esta situación concuerda con los datos disponibles para otras especies de frutos carnosos en bosques templados que fructifican en verano-otoño, las que generalmente muestran una duración del período de fructificación menor de un mes y medio (promedio=0,6-1,3 meses, Jordano 2000). Algunas muestran una fructificación corta y sus frutos son consumidos inmediatamente, como es el caso de las especies del género *Prunus*, mientras que otras exhiben frutos persistentes que son consumidos lentamente durante el invierno (Howe & Smallwood 1982). En muchos casos, la corta duración y sincronismo de estos períodos han sido asociados a una estrategia de tipo generalista que permite maximizar las probabilidades de polinización cruzada en la floración y, por otro lado, la atracción de muchos agentes dispersores generalistas durante la fructificación (Howe 1993; Jordano 2000).

La mayor parte de los frutos que produce una planta terminan cayendo debajo de su copa. Sobre principios de enero existe un punto clave en la fenología de fructificación de la especie, en el cual la oferta de frutos se reduce drásticamente debido a una caída masiva de frutos que ocurre casi simultáneamente en todos los individuos, aumentando notablemente la oferta de frutos en el suelo (Figura 4). Este fenómeno fue observado aproximadamente en la misma época en todas las temporadas de fructificación entre 2009 y 2012 y posiblemente tenga relación con un aumento considerable en las temperaturas medias del día y con el momento en que la estación estival se vuelve más seca en la región debido a un fuerte aumento en la evapotranspiración. Menos de un 10% de los frutos producidos inicialmente, en su mayoría deshidratados, se mantienen en las copas y, si bien estos frutos podrían resultar menos atractivos para los dispersores, se detectaron numerosos consumos por parte de aves durante este período, principalmente en el interior de las copas más grandes. Sin embargo, la oferta de frutos durante este período ocurriría principalmente en el piso debajo de los árboles

y, como se verá en el capítulo siguiente, esto podría promover un aumento en el consumo por mamíferos.

Se encontraron indicios de que, tanto la floración como la fructificación son más prolongadas en ambientes reparados y protegidos por otras especies leñosas de mayor porte. La oferta de frutos maduros en el ambiente cerrado inició más tarde, posiblemente debido a un efecto retardador de la sombra sobre la maduración, y se prolongó durante más tiempo que en las poblaciones de ambientes abiertos. Es común que las especies muestren plasticidad fenotípica en su fenología en respuesta a las condiciones ambientales (Visser *et al.* 2010). A nivel individual, los árboles de mayor porte (árboles 2 y 7, Tabla 2) mostraron un pico de fructificación levemente más prolongado que aquellos más pequeños y se observó que en enero estos árboles mantenían más frutos en el interior de sus copas que en la parte externa. El interior de las copas de árboles grandes podría brindar mayor protección frente a la insolación y el viento, lo que permitiría que los frutos permanezcan en las ramas durante más tiempo. Estos resultados sugieren que el resguardo de otros árboles o la protección que ofrece la misma copa del árbol cuando alcanza un tamaño considerable, permitirían que los frutos se mantengan sanos y estén disponibles para los frugívoros durante más tiempo.

Fecundidad y ginodioecia

En concordancia con lo esperado según resultados anteriores (Amodeo 2008), se encontró que la producción de frutos aumenta considerablemente con el tamaño de la planta y que este patrón se mantiene a lo largo de distintos años con cierta variación. En esta tesis, se lograron construir modelos más precisos y más representativos de la producción de frutos de la especie en distintas temporadas. Sin embargo, dada la heterocedasticidad implícita en el modelo y la tendencia a sobreestimar la cantidad de frutos para tamaños de árbol muy grandes, estos modelos deberían utilizarse con precaución para fines predictivos en árboles con diámetros de tronco mayores de 30 cm. Según los resultados previos citados, el diámetro basal del tronco es un buen predictor de la edad de las plantas con una pendiente diferente según el tipo de suelo donde crece la planta: grietas de roquedal, suelos sin confinamiento, suelos profundos en borde de arroyos (Amodeo & Zalba 2013; Amodeo 2008; Zalba & Amodeo, en prep.). Este modelo evidencia que las plantas, según las condiciones de los sitios donde estén creciendo, tardan distinto tiempo en alcanzar un determinado tamaño, y esto condiciona la cantidad de frutos que pueden producir. Por otro lado, tanto la edad a la primera madurez, como el número total de frutos producidos, podrían verse afectados por el tipo de suelo y por las condiciones del sitio donde crece la planta (Zalba & Amodeo, en prep.). Se

considera que estos efectos son una función del tamaño de la planta (Weiner 2004) y muchos procesos ecológicos, así como los cambios ontogenéticos asociados a ellos, son mejor comprendidos en términos de crecimiento en tamaño que en función de la edad de los individuos (Climent *et al.* 2008). Las características biológicas de un individuo evolucionan a través de la ontogenia, definiendo estadios de desarrollo. La duración promedio de estos estadios está fijada genéticamente, pero dado que las condiciones ambientales suelen variar, distintos individuos pueden alcanzar un determinado estadio a diferentes edades cronológicas (Gatsuk *et al.* 1980). La alta producción de frutos desde edades tempranas sería un factor determinante del comportamiento invasor de esta especie a través de la presión de propágulos que afecta fuertemente su tasa de expansión espacial (Sebert-Cuvillier *et al.* 2009).

El gran porcentaje de frutos que caen debajo de las copas durante una temporada (65%) evidencia una saturación de los dispersores que actúan en la copa, como las aves. A pesar de esto, se postula que la fecundidad tiene una influencia muy fuerte sobre la dispersión y que los procesos relativos (proporción de semillas dispersadas) raramente compensan las diferencias en términos absolutos. Es decir, las plantas más fecundas dispersarían una gran cantidad de propágulos a pesar de que aquellos que resultan efectivamente dispersados representen sólo una pequeña proporción de los producidos inicialmente (Jordano 1987; Jordano & Schupp 2000; Sallabanks 1992).

La proporción de flores exitosas resultó muy baja en los individuos estudiados, variando entre el 2% y el 51,7% (19,36% y 29,06% en promedio para las temporadas 2010-2011 y 2012-2013, respectivamente). Es decir, se necesitan entre 3,4 y 5,1 flores para producir un fruto. Si bien los modelos lineales encontraron diferencias estadísticamente significativas en esta proporción para individuos de distinto tamaño, la magnitud de estas diferencias fue considerada despreciable desde el punto de vista biológico. Según estudios realizados en su rango nativo de distribución, *P. mahaleb* se caracteriza por producir un exceso de flores respecto de la producción de frutos (Guitián 1993; 1994; Guitián, Sánchez & Guitián 1992). En un estudio de cuatro años realizado con poblaciones nativas españolas, el nivel de fructificación varió entre 12% y 22% (entre 4,5 y 8,3 flores por cada fruto producido, Guitián 1993). Otros miembros del género *Prunus* presentan niveles de fructificación similarmente bajos (*P. amygdalus* 30%, *P. cerasus* 36,8%, *P. persica* 26,6%) o aún menores (*P. domestica* 6,9%, Sutherland & Delph 1984). En este tipo de plantas, una gran cantidad de recursos son invertidos en la producción de flores que no llegan a traducirse en la producción de frutos. Varias hipótesis han sido planteadas para explicar este fenómeno y se postula que en *P. mahaleb* el aborto selectivo y la conservación de ovarios serían las causas más plausibles para

explicar este exceso relativo de flores (Guitian 1993; 1994). La primera establece que la presencia de flores en exceso permite a la planta abortar selectivamente frutos de baja calidad. La segunda postula que el exceso de flores puede constituir una reserva de ovarios en caso de que exista una alta mortalidad durante el período de floración y así poder mantener una producción mínima de frutos. Ambas hipótesis están relacionadas y no serían mutuamente excluyentes para explicar esta baja proporción observada en la especie (Guitian 1993; 1994).

Las proporciones de flores exitosas reportadas por Guitian (12%-22%, 1993) son levemente menores a las calculadas en esta tesis (19%-29%), lo cual sugiere que *P. mahaleb* podría tener una mejor performance reproductiva en la población invasora del Parque Tornquist con respecto a lo que ocurre en su rango nativo. A su vez, la comparación de la dinámica de producción de frutos en el área de estudio con un modelo desarrollado en el rango nativo también sugiere que las plantas de esta población invasora superan ampliamente el número de frutos producidos por los individuos de una población nativa del sur de España (Amodeo 2008, Zalba & Amodeo, en prep.; Jordano & Schupp 2000). En su rango nativo, *P. mahaleb* exhibe producciones individuales de frutos de entre 700 y 30000, alcanzando un máximo reportado de 80000, asociado a árboles muy grandes creciendo con buena exposición a la luz (Herrera & Jordano 1981; Jordano 1995). En esta tesis, se registraron valores máximos cercanos a 300000 frutos en árboles de gran tamaño, en dos de las temporadas donde se realizaron conteos. Sin embargo, las diferencias mencionadas en la producción de frutos en el rango nativo y el área de estudio deben ser tomados con cuidado, considerando las posibles variaciones espaciales y temporales. Para brindar más sustento a estas comparaciones y a la hipótesis planteada inicialmente sobre una mayor fecundidad en la población invasora, se requieren mediciones de múltiples años en diferentes localidades del rango nativo e invasor. Aun así, no es extraño que los individuos de especies invasoras muestren una mejor aptitud reproductiva en los ambientes invadidos respecto de lo que ocurre en su rango nativo, y este hecho ha sido asociado a diferentes causas, entre ellas la hipótesis de liberación de enemigos naturales (Deckers *et al.* 2005; DeWalt *et al.* 2004; Mitchel & Power 2003; Sakai *et al.* 2001; Williamson & Fitter 1996). Las poblaciones en proceso de colonización y expansión típicamente exhiben altos niveles de translocación de biomasa y energía hacia las estructuras reproductivas (Climent *et al.* 2008). Como contrapartida, se ha reportado que la fecundidad de esta especie puede verse afectada por causas genéticas y por endogamia (Guitián, Sánchez & Guitián 1992; Pflugshaupt *et al.* 2002) y es razonable asumir que las poblaciones de *P. mahaleb* en el área de estudio fueron originadas a partir de un stock inicial reducido y, eventualmente

sujeto al efecto del entrecruzamiento entre individuos emparentados. Los datos obtenidos en esta tesis no parecen revelar efectos negativos de un efecto fundador o depresión por endogamia, al menos con respecto a la producción de frutos.

Las anteras de árboles hermafroditas y androestériles fueron diferenciadas fácilmente por su tamaño, forma y color, mediante la observación detallada de las flores en el campo y bajo lupa. El fenotipo androestéril representa apenas un 5% de los individuos en las poblaciones estudiadas, mientras que estudios previos dentro del rango nativo de la especie revelaron una proporción de sexos 1:1 (Jordano 1993). Como se mencionó, las poblaciones del área de estudio debieron originarse a partir de un stock inicial reducido y es posible que esta diferencia en la proporción de sexos se deba a un efecto fundador (proporción inicial de sexos) y no a procesos de endogamia, que con frecuencia aumentan la androesterilidad en especies cultivadas (Lewis 1941). En concordancia con la hipótesis planteada al inicio sobre una ventaja adaptativa del fenotipo androestéril, en esta tesis se hallaron indicios de que la fecundidad en individuos androestériles puede ser mayor que en aquellos hermafroditas. Usualmente las plantas androestériles muestran una mayor fecundidad que se debe principalmente a un aumento en el porcentaje de óvulos convertidos en semilla, más que a un cambio en el valor absoluto de la cantidad de flores iniciales producidas (Jordano 1993). Jordano (1993) halló un comportamiento diferente entre ambos géneros según las condiciones climáticas durante el momento de floración en distintos años. En un año con buenas condiciones de polinización, la proporción de flores exitosas fue similar en ambos géneros, sin embargo en un año con condiciones adversas para la polinización, la proporción de flores se redujo en ambos géneros, siendo esta reducción significativamente más marcada en individuos androestériles. La ventaja que les confiere la polinización cruzada a los individuos androestériles dependerá del balance entre los beneficios de la autopolinización en entornos desfavorables, y los efectos negativos de la depresión por endogamia en la descendencia derivada de la autopolinización en hermafroditas (Jordano 1993; Lewis 1941). La ventaja reproductiva del fenotipo androestéril podría manifestarse ocasionalmente dependiendo de las condiciones ambientales dominantes en el período de floración y de formación del fruto. La proporción de flores exitosas medida en esta tesis no mostró diferencias significativas entre plantas androestériles y hermafroditas, aunque sí se observaron proporciones levemente menores en 2012-2013 respecto de 2010-2011 para ambos géneros.

Variación interanual en la producción de frutos

La mayoría de las plantas leñosas policárpicas muestran patrones de alternancia entre años de gran producción y años de baja producción de frutos (Herrera *et al.* 1998; Kollmann & Pflugshaupt 2001), y esto es particularmente común en las plantas con frutos carnosos (Deckers *et al.* 2008; Jordano 1987). La producción de frutos por árbol muestra una moderada variabilidad entre años en el área de estudio: a nivel poblacional no supera el 50%, y a nivel individual ronda el 45%. En el rango nativo de *P. mahaleb* se han reportado coeficientes de variación interanual a nivel poblacional de entre el 12 y el 65% (Jordano & Guitián en Herrera *et al.* 1998) y Jordano & Schupp (2000) encontraron una marcada variación interanual en la intensidad de fructificación. La variabilidad interanual en el área de estudio no alcanza valores tan altos como los máximos reportados en esos trabajos, aunque como contrapartida, los registros mínimos en Europa resultan menores que los registrados en el área invadida. La variabilidad interanual en la producción de frutos de plantas endozoocóricas está sujeta a un conflicto de presiones selectivas: una mayor variabilidad puede resultar reproductivamente favorable dado que dificulta que los predadores de semillas sostengan grandes poblaciones y su consumo se ve saturado, pero simultáneamente disminuye el éxito de dispersión como consecuencia de la saturación de los agentes más eficientes de dispersión en años de alta productividad (Herrera *et al.* 1998). Si estas fluctuaciones son determinadas principalmente por las condiciones ambientales, es de esperarse que la liberación de enemigos naturales tenga consecuencias sobre la amplitud o frecuencia de esas fluctuaciones. En regiones de Estados Unidos donde *P. mahaleb* invade, se ha reportado que la especie muestra temporadas de gran producción de frutos con alta frecuencia (Grisez *et al.* 2008) siendo este comportamiento (temporadas frecuentes con grandes producciones de frutos) característico de muchas plantas invasoras (Mooney *et al.* 2005; Myers & Bazely 2003). La posible ausencia de predadores especializados en el área de estudio podría permitir menores fluctuaciones interanuales en la producción de frutos de *P. mahaleb* respecto de lo que ocurre en su rango nativo. Sin embargo, las poblaciones de *P. mahaleb* en el área de estudio no parecen ser lo suficientemente antiguas para haber permitido una respuesta evolutiva ante la relajación de las presiones selectivas impuestas por los predadores.

En oposición con lo esperado, la variabilidad en la producción de frutos parece incrementarse en árboles de mayor tamaño. En la Figura 9 puede observarse que el sincronismo promedio entre los individuos parece aumentar con el tamaño de las plantas. La producción de frutos varía año a año en los individuos pequeños de manera independiente unos de otros, mientras que, a medida que el tamaño de la planta es mayor, esta variación se

hace más sincronizada y más correlacionada con las precipitaciones primaverales de cada año. Esto podría deberse a que, en los primeros estadios reproductivos, las condiciones ambientales locales (tipo y profundidad del suelo, cercanía a un arroyo, sombra) podrían tener un efecto preponderante sobre la fecundidad, tal como se observó en estudios anteriores (Amodeo 2008, Zalba & Amodeo, en prep.), mientras que en los individuos más grandes, las dimensiones del sistema radical y la acumulación de biomasa podrían independizarlos de estos factores locales, siendo influidos más uniformemente por las condiciones climáticas.

Características de frutos y carozos

Las dimensiones y el peso de los frutos en el área de estudio (8,57 mm, 8,53 mm y 0,44 g de longitud, diámetro ecuatorial y peso fresco promedio, respectivamente) resultó levemente mayor que lo reportado previamente para poblaciones nativas del sur de España (8 mm, 8,3 mm y 0,38 g, respectivamente, Herrera & Jordano 1981). El peso húmedo de los carozos, por su parte, mostró valores similares a los reportados por dichos autores (0,09 g y 0,1 g de peso fresco en el área de estudio y en España, respectivamente). Se postula que la influencia ambiental durante el desarrollo juega un rol más importante en la determinación del peso, mientras que la variabilidad genética resulta en un mayor control sobre las dimensiones (Michaels *et al.* 1988; Shankar & Synrem 2012). El tamaño de las semillas representa un compromiso fundamental dentro de las estrategias adaptativas de las plantas, entre producir muchas semillas pequeñas o pocas semillas grandes a partir de una cantidad determinada de recursos destinados a la reproducción (Leishman *et al.* 2000). Idealmente, una planta debería producir semillas similares en tamaño para optimizar recursos, sin embargo los datos muestran una gran variación en el peso de frutos y semillas que contradice este óptimo teórico (Shankar & Synrem 2012). Según Parciak (2002b), es de esperarse que las semillas más pequeñas de *Prunus* se vean beneficiadas por absorber agua más rápido que las semillas grandes y que, por lo tanto, germinen más rápido. Sin embargo, las semillas grandes tienen mayor cantidad de reservas disponibles para el desarrollo posterior de las plántulas, aunque esto también las vuelve más susceptibles a la predación (Parciak 2002a; b).

Cuando un animal consume un fruto debe ingerir una cantidad considerable de materia no aprovechable que puede entorpecer su locomoción, aumentando la probabilidad de ser predado (Herrera & Jordano 1981). Los tamaños del fruto y del carozo son medidas clave en la interacción de una planta con sus dispersores. En esta tesis se encontró que el fruto y el carozo difieren en su forma, de manera semejante a como fue descrito para otras especies del género (Shankar & Synrem 2012). Mientras los frutos son esféricos, los carozos tienen una

forma elipsoidal, con una longitud cercana a la del fruto, pero un diámetro proporcionalmente menor. Una relación pulpa:carozo relativamente grande es un importante atractivo de los dispersores (Sallabanks 1992), pero el tamaño máximo de un fruto establece limitantes a la hora de ser consumido. Así, la presión de selección que ejercen los dispersores podría favorecer a aquellos frutos que crecen más en largo que en ancho, debido a las limitaciones del tamaño de la boca al momento de ingerirlos (Jordano 1987; Parciak 2002a; Wheelwright 1993). El tamaño del fruto puede condicionar el costo de manipulación por parte de los dispersores, principalmente para aquellas especies de tamaño corporal pequeño. En términos generales, el crecimiento de los carozos es isométrico respecto al de los frutos, de esta forma, cuando un dispersor selecciona frutos grandes también ingiere carozos grandes, y viceversa. Si bien la relación entre los volúmenes del fruto y del carozo no difiere significativamente de una relación isométrica, es interesante notar que los frutos más grandes parecen tener una mayor proporción pulpa:carozo, por lo tanto al ingerir un fruto grande la recompensa en relación al material no aprovechable será relativamente mayor que al ingerir un fruto pequeño. Este resultado se contrapone a lo hallado por Jordano (1995; 2000) en poblaciones naturales de *P. mahaleb* en España, quienes postulan que los frutos más pequeños ofrecen proporcionalmente más pulpa que los frutos grandes. A pesar de la elevada relación pulpa:carozo (3,8:1), el alto contenido de agua (82,9%) en la pulpa de *P. mahaleb* conduce a que esta misma proporción sea menor en el caso del peso seco (0,62:1) (Herrera & Jordano 1981). Esta última relación representa cuánta materia seca puede ser aprovechada por el dispersor por cada semilla que ingiere (Izhaki 2002). Con cada fruto de *P. mahaleb* ingerido, un dispersor estará absorbiendo una gran cantidad de agua y muy poca materia seca aprovechable. Dados los altos niveles de insolación y evapotranspiración que caracterizan a la zona de estudio durante la época en que *P. mahaleb* fructifica, es posible que los dispersores encuentren en sus frutos, además de azúcares, una importante fuente de agua de fácil acceso.

En concordancia con la hipótesis planteada inicialmente, existe un rango de tamaños de la planta madre para los cuales los frutos y carozos aumentan su tamaño, pero éstos alcanzan un valor máximo y estable en plantas con diámetros de tronco por encima de 10 a 12 cm. Esta correlación positiva entre el tamaño de las semillas y la talla de las plantas ha sido reportada en otras especies vegetales (Leishman *et al.* 2000). Por otro lado, la relación pulpa:carozo tiende a ser menor en frutos de plantas pequeñas, aumentando con el tamaño de la planta, hasta estabilizarse en tallas de 10 a 20 cm de diámetro de tronco. Esto podría deberse a una diferencia alométrica en el desarrollo del carozo con respecto al fruto que se puede observar al analizar el comportamiento de los modelos generados. En individuos

pequeños, las dimensiones del carozo son cercanas a su valor definitivo, el que alcanzan rápidamente. La pulpa del fruto, por su parte, continúa creciendo a medida que la planta aumenta de tamaño, alcanzando su máximo desarrollo en ejemplares más grandes. Como se postuló inicialmente, esta diferencia podría deberse a las ventajas de contar con sistemas radicales más desarrollados que permiten una mejor absorción de nutrientes en el caso de las plantas mayores, permitiendo un aumento en el contenido de pulpa de los frutos. Durante el período inicial del desarrollo de las plantas, el carozo es proporcionalmente más grande y esto podría tener implicancias importantes en cuanto a la selección de frutos por parte de los dispersores y al funcionamiento de su sistema de dispersión. Los individuos pequeños representan, así, una fuente de frutos con mayor proporción de materia no aprovechable, mientras que los árboles grandes ofrecen frutos con una mejor recompensa.

No se hallaron diferencias claras en el peso húmedo de los carozos entre los dos géneros florales, probablemente debido a una pobre representación del género androestéril y a una gran variabilidad en los datos. Además, el peso seco podría representar una mejor variable para comparar el desarrollo de los carozos en las plantas. Jordano (1995) encontró grandes diferencias en el peso seco de las semillas de individuos hermafroditas y androestériles, siendo mayor en estos últimos. En este sentido, el fenotipo androestéril podría beneficiarse por el efecto de la polinización cruzada, cuyo beneficio dependerá de si las condiciones para la polinización son favorables (Jordano 1993).

En este capítulo de la tesis se comprobó que *P. mahaleb* reúne características reproductivas y fenológicas que lo asocian con un síndrome de dispersión generalista, según la concepción clásica en frugivoría y dispersión de semillas. La producción masiva de frutos en grandes cantidades y a lo largo de períodos cortos y sincronizados, el tamaño de los frutos y la pequeña fracción ocupada por la semilla son características que generalmente se asocian con la interacción con un ensamble abundante y diverso de animales locales que resulta en una alta capacidad invasiva. En el capítulo siguiente se identifican los agentes de dispersión que interactúan con *P. mahaleb* en el área de estudio y se analizan componentes clave de su efectividad.

Capítulo 2

Dispersores de *P. mahaleb* en Sierra de la Ventana



Introducción

Los animales como dispersores de semillas

La dispersión de semillas mediada por animales es un proceso de importancia central en diversos ecosistemas donde sustenta la dinámica de una fracción significativa de sus especies vegetales (Bascompte & Jordano 2007; Jordano 2000; Jordano *et al.* 2010; Marañón *et al.* 2004). Existen dos tipos principales de interacción a través de las cuales los animales, principalmente los vertebrados y las hormigas, pueden contribuir a la dispersión de las semillas (Stiles 2000). Por un lado las interacciones de granivoría, en las que el agente dispersor consume y destruye la gran mayoría de las semillas y sólo algunas son abandonadas intactas por accidente (diszoocoria, Milesi & Lopez de Casenave 2004; Stiles 2000; van Rheede van Oudtshoorn & van Rooyen 1999). Por otro lado, las interacciones de frugivoría que contribuyen de manera directa y considerable con la dispersión de semillas (Jordano *et al.* 2010).

La dispersión accidental de semillas en relaciones de predación (diszoocoria) se observa principalmente en roedores (Rodentia, familias Sciuridae, Heteromyidae, Cricetidae, Muridae), los que acumulan semillas en determinados sitios a modo de reservas alimenticias, algunas de las cuales no son consumidas y permanecen en condiciones de germinar y desarrollarse (Loayza *et al.* 2014; Stiles 2000; van der Pijl 1982). Muchos ungulados (Perissodactyla y Artiodactyla) son también grandes consumidores de semillas, usualmente como una consecuencia de ingerir partes vegetativas de las plantas. Generalmente, muchas semillas son destruidas por estas especies, pero la dispersión de semillas no dañadas también puede ocurrir (Cosyns *et al.* 2005; Gill & Beardall 2001; Stiles 2000). Existen especies de aves (órdenes Passeriformes, Columbiformes, Psittaciformes, Galliformes, Tinamiformes y Rheiformes) que también son principalmente predadoras de semillas, pero que en determinadas situaciones contribuyen a su dispersión (Stiles 2000). La frugivoría, por otro lado, es una forma de alimentación típica de una gran variedad de organismos. Entre los vertebrados, muchas aves (órdenes Passeriformes, Columbiformes, Piciformes y Casuariiformes), mamíferos (órdenes Primates, Chiroptera, Carnivora, Proboscidea y Marsupialia) y algunos reptiles (lagartos y lagartijas de los subórdenes Iguania, Gekkota, Scincomorpha y tortugas de las familias Emydidae y Testudinidae) muestran comportamientos de frugivoría y han sido citados como agentes de dispersión de semillas (Stiles 2000; Valido & Olesen 2007). Las hormigas constituyen el único gran grupo de invertebrados para el que se ha reportado una contribución importante en el consumo de frutos y la dispersión de semillas

(Christianini & Oliveira 2009; Milesi & Lopez de Casenave 2004; Rico-Gray & Oliveira 2007), existiendo unos pocos casos de semillas dispersadas por moluscos y por anélidos (Stiles 2000). Algunas plantas exhiben una estructura asociada a la semilla y especialmente adaptada para la dispersión por hormigas, conocida como elaiosoma, de la que estos insectos se alimentan al tiempo que actúan como dispersores (mirmecocoria). Por otro lado, las hormigas también pueden actuar como dispersoras como un efecto secundario de la frugivoría, consumiendo tejidos del fruto o por fallas en la predación de las semillas, como fue mencionado anteriormente (diszoocoria, Milesi & Lopez de Casenave 2004; Rico-Gray & Oliveira 2007).

Frugivoría y dispersión de semillas

Si bien la pulpa de los frutos carnosos es un componente importante de la dieta de muchos animales, la frugivoría estricta es un hábito alimenticio poco común. Muy pocos vertebrados dependen de los frutos como único recurso y muchas especies son parcialmente frugívoras, consumiendo frutos junto con otros tipos de alimento (Jordano 2000; Stiles 2000). El término frugívoro se utiliza entonces para referirse a animales que consumen frutos, ya sea como único componente de su dieta (frugívoros estrictos) o como un componente más entre otros (frugívoros parciales, Jordano 2000). Como se discutió en el Capítulo 1, el avance en el conocimiento de las relaciones de dispersión entre plantas y animales ha permitido entender que la mayor parte de las interacciones planta-frugívoro son generalizadas, es decir que las plantas pueden ser beneficiadas por múltiples dispersores y cada agente puede interactuar con varias especies de plantas (Gautier-Hion *et al.* 1985; Herrera 1998; Herrera 2002; Schupp 2007a). Por lo tanto, se postula que la configuración eco-morfológica de un animal es una pre-adaptación que permite o condiciona el consumo de frutos, y que son las predisposiciones funcionales y comportamentales, en lugar de las adaptaciones específicas, las que dominarían la evolución de este tipo de interacción entre plantas y animales (Herrera 1984a; Jordano 2000). Esto tiene una gran relevancia en el contexto de las invasiones biológicas ya que es muy común que las aves y mamíferos locales incluyan frutos de plantas exóticas en su dieta, brindando servicios de dispersión de variada calidad (Buckley *et al.* 2006; Dennis *et al.* 2007; Gosper *et al.* 2005; Gosper & Vivian-Smith 2009). En este contexto, es de esperar que los rasgos generalistas descritos para *P. mahaleb* en el capítulo anterior (grandes producciones de frutos, períodos de fructificación cortos y sincronizados, frutos pequeños y de bajo valor nutritivo) permitan el establecimiento de relaciones de dispersión con una variedad de animales locales, beneficiándose así de la complementariedad de sus servicios.

Entre los frugívoros pueden definirse tres clases principales en relación a sus potenciales consecuencias sobre la dispersión de semillas. En primer lugar, los dispersores legítimos son aquellos que ingieren los frutos enteros y defecan o regurgitan las semillas sin dañarlas. En segundo lugar, los consumidores de pulpa son aquellos que extraen porciones de pulpa mientras el fruto permanece en la rama o manipulan el fruto en su boca, ingiriendo sólo la pulpa y desechando la semilla. Finalmente, los predadores de semillas son aquellos que destruyen la semilla, ya sea extrayéndola del fruto e ingiriendo su contenido o ingiriendo el fruto entero y digiriendo tanto la pulpa como la semilla (Jordano 2000). Desde la perspectiva de la planta, estas categorías definen interacciones ecológicas y servicios de dispersión muy distintos, y un frugívoro puede mostrar comportamientos diferentes en distintos contextos, sin que existan límites muy claros entre estas categorías (Jordano 2000; Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010).

En el caso particular de las aves, se han observado distintos comportamientos en las copas de los árboles que han sido clasificados en tres categorías (Schupp 1993). El ave visitante puede consumir el fruto entero, actuando como dispersor legítimo o predador de semillas según la condición en que deposita las semillas luego de manipularlas e ingerirlas. Por otro lado, existen aves que manipulan el fruto en la boca e ingieren la pulpa, pudiendo tragar o no la semilla, dependiendo de su tamaño. Estas aves, que serían principalmente consumidores de pulpa, son propensas a dispersar semillas pequeñas y no semillas grandes. Finalmente, el visitante puede picotear los frutos sin separarlos de la rama, removiendo pequeñas porciones de pulpa o extraer los frutos y manipularlos, consumiendo sólo la pulpa. En este caso las semillas no son ingeridas y sólo son dispersadas eventualmente cuando un individuo acarrea un fruto hacia otro sitio para allí manipularlo (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993). Las aves de mayor tamaño corporal son, en general, más propensas a ingerir el fruto entero y las especies más pequeñas tienden a ser consumidores de pulpa (Herrera 1984a; Schupp 1993). Sin embargo, el hecho de que un frugívoro se comporte como dispersor legítimo, consumidor de pulpa o predador de semillas no solo depende de su ecomorfología y comportamiento, sino también de las características específicas del fruto y la semilla (Jordano 2000). Como se mencionó en el Capítulo 1, el tamaño corporal y la forma del pico de un ave, así como el tamaño y la forma del fruto y de las semillas, son determinantes fundamentales de su comportamiento en la copa y del procesamiento que recibirán las semillas (Herrera *et al.* 1994; Jordano 1995; Sallabanks 1992).

En cuanto a los mamíferos, como se mencionó anteriormente, existen grupos asociados con la predación de semillas que pueden conducir a la dispersión accidental por

diszoocoria, como sucede en roedores y ungulados (Cosyns *et al.* 2005; Gill & Beardall 2001; Loayza *et al.* 2014; Stiles 2000; van der Pijl 1982). Por otro lado, muchas especies de primates, quirópteros, marsupiales y carnívoros consumen frutos y actúan como dispersores eficientes de semillas (Stiles 2000; Valido & Olesen 2007). Muchos de estos animales tienen una dieta variada, lo que resulta especialmente evidente en mamíferos carnívoros, que incorporan frutos en su dieta de manera estacional (Herrera 1989; Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007). Como se discutirá más adelante, los mamíferos generalmente intervienen en eventos de dispersión a distancias mayores que las aves en su interacción con plantas de frutos carnosos (Jordano *et al.* 2007; Nathan 2006; Nathan *et al.* 2008).

Como se mencionó anteriormente, las hormigas pueden dispersar semillas como un efecto secundario del consumo de los tejidos del fruto, fenómeno que ha sido reportado en hormigas cortadoras de hojas (Christianini *et al.* 2007; Christianini & Oliveira 2009; Leal & Oliveira 1998; Milesi & Lopez de Casenave 2004; Pizo & Oliveira 2000). Las hormigas cortadoras del género *Acromyrmex* concentran grandes cantidades de tejido vegetal en el interior del nido, en cámaras donde cultivan un hongo que degrada este material y del cual se alimentan las larvas (Farji-Brener 2000; Farji-Brener & Ghermandi 2004). Los residuos que no son degradados por el hongo, son depositados fuera del nido, formando montículos en la superficie (Farji-Brener 2000). Las hormigas cortadoras de hojas comúnmente recolectan frutos de los alrededores de sus nidos y descartan las semillas en estos basureros, donde tienen buenas chances de germinar y crecer (Farji-Brener & Medina 2000).

Componentes cuantitativos y cualitativos de la efectividad de dispersión

Los frugívoros pueden descartar, regurgitar o defecar las semillas lejos de la planta madre, cumpliendo un rol fundamental en la demografía de las poblaciones vegetales ya que vinculan la etapa de reproducción con el reclutamiento y el establecimiento de nuevas plantas en el espacio (Carlo *et al.* 2007; Jordano 2000; Jordano *et al.* 2004). Como se mencionó en la introducción general de esta tesis, la efectividad de dispersión se define en términos de la contribución que realizan los dispersores al reclutamiento de nuevas plantas e incluye componentes cuantitativos y cualitativos (Schupp 1993). La cantidad hace referencia al número de semillas dispersadas y la calidad, al hecho de que una semilla dispersada resulte en la incorporación de un nuevo adulto reproductivo a la población o no (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Este marco conceptual fue inicialmente propuesto por Schupp (1993), y una revisión posterior amplió el concepto (Schupp *et al.* 2010), comprendiendo que la efectividad de dispersión puede ser analizada desde dos perspectivas:

desde el punto de vista de la planta (la efectividad global de todos los servicios de dispersión que recibe la planta) y de cada agente de dispersión (la contribución de cada especie de frugívoro a la dispersión de una planta, Jordano & Schupp 2000; Schupp *et al.* 2010). Además, desde la perspectiva de la planta, tanto el número absoluto de semillas dispersadas, como la proporción que ésta representa respecto del total de frutos producidos, son importantes componentes del éxito de su interacción con los frugívoros (Jordano & Schupp 2000). Los componentes cuantitativos dependen de la frecuencia con la que los frugívoros visitan una planta y de la cantidad de frutos que son ingeridos y dispersados en cada visita (Schupp 1993). La abundancia de los dispersores en el ambiente, sus hábitos alimenticios y de desplazamiento, así como su comportamiento en la copa, son factores que intervienen en esta componente cuantitativa de su efectividad (Jordano & Schupp 2000; Schupp *et al.* 2010). Los componentes cualitativos incluyen, por un lado, la probabilidad de que una semilla sobreviva al tratamiento que sufre en la boca y en el tracto digestivo de los dispersores (calidad del tratamiento) y, por otro lado, la probabilidad de que una semilla viable sobreviva, germine, y produzca un nuevo adulto reproductivo (calidad de la deposición, Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). En referencia a esto último, la efectividad de la dispersión depende fuertemente de dónde son depositadas las semillas, es decir de las condiciones bióticas y abióticas que enfrentarán los potenciales nuevos reclutas en el sitio en que son llevados los propágulos (Schupp 2007b). De esta manera pueden definirse dos etapas en esta interacción: una fase de dispersión y una fase post-dispersión. La fase de dispersión depende directamente de la actividad del frugívoro e incluye la visita a la copa y la secuencia de actividades post-consumo que resultan en el traslado de la semilla. La fase post-dispersión, por su parte, incluye todos aquellos procesos que intervienen en la continuación del ciclo de regeneración (permanencia de la semilla en el suelo, germinación, establecimiento de la plántula, crecimiento y supervivencia de las plántulas, Jordano *et al.* 2004; Jordano & Schupp 2000).

Los animales que conforman el ensamble de dispersores de una planta presentan diferentes grados de efectividad. La acción combinada de todos los agentes de dispersión crea complejas sombras de semillas (la distribución espacial de las semillas dispersadas alrededor de su fuente, Willson & Traveset 2000), gracias al uso diferencial del hábitat y a las distintas distancias de desplazamiento, afectando la dispersión y la colonización de nuevos ambientes (Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009; Jordano 2000; Schupp *et al.* 2010; Spiegel & Nathan 2007; 2010).

La efectividad de dispersión depende del contexto

Todas estas componentes de la efectividad de dispersión son contexto-dependientes y pueden variar considerablemente a lo largo de un rango de escalas espaciales y temporales, considerando tanto la perspectiva de la planta como la de cada agente dispersor (Schupp 2007b; Schupp *et al.* 2010). La abundancia y el comportamiento de los dispersores pueden variar en distintos ambientes y en función de cambios estacionales, pudiendo resultar en una mayor o menor intensidad de remoción y de traslado de semillas (Fuentes *et al.* 2001; Jordano 1994; Schupp *et al.* 2010). Estos cambios pueden responder a condiciones ambientales heterogéneas, como es el caso en el área de estudio de esta tesis, donde la presencia de núcleos forestados y de pequeños grupos de especies leñosas distribuidos en la matriz de pastizal dominante (de Villalobos & Zalba 2010) generan condiciones ambientales variables que afectan la composición de las comunidades de aves (Zalba & Villamil 2002). Estudios anteriores en la región postulan que el avance de plantas leñosas exóticas sobre ambientes de pastizal se vería favorecido por un proceso de facilitación, en el cual los árboles exóticos ya establecidos generan condiciones apropiadas para el establecimiento de nuevos invasores (Zalba & Villamil 2002), así como fue planteado por Simberloff y Von Holle (1999). Este proceso puede darse por un aumento en la disponibilidad de sitios con condiciones favorables para muchas de estas especies exóticas o también, en el caso particular de *P. mahaleb* y de otras exóticas con frutos carnosos presentes en el área, por una retroalimentación positiva entre plantas exóticas y aves generalistas dispersoras que aprovechan las condiciones ambientales que estas les brindan (Zalba 2001; Zalba & Villamil 2002).

Objetivos, hipótesis y consideraciones metodológicas de este capítulo

En este capítulo se describen las especies de animales que interactúan con *P. mahaleb* en el área de estudio, analizando su efectividad como dispersores en términos cualitativos y cuantitativos. Por un lado, la calidad de cada especie como dispersora es abordada mediante el estudio del comportamiento de los visitantes en las copas de los árboles, el análisis de sus heces (calidad de tratamiento) y la caracterización de los ambientes en los que suelen desplazarse típicamente y donde probablemente sean depositadas las semillas (calidad de deposición). Se analizan también componentes cuantitativos de la efectividad de los dispersores a partir del estudio de sus comportamientos (número de frutos que remueven), el análisis de sus restos digestivos (número de propágulos defecados o regurgitados) y, en el caso particular de las aves, a través del estudio de su abundancia y actividad frugívora en distintos tipos de ambiente. Dado que la abundancia de aves frugívoras y sus comportamientos varían a

diferentes escalas espaciales, fundamentalmente en función de las condiciones ambientales (Kollmann 2000; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010), se estudia la variación espacial en la composición del ensamble de aves frugívoras, así como su contribución a las visitas y consumos realizados sobre los árboles en distintos tipos de ambiente. En primer lugar se analiza la efectividad global de dispersión desde la perspectiva de la planta en los distintos ambientes y luego se evalúa la importancia relativa de cada especie del ensamble en cada ambiente. En este capítulo se analizan, entonces, componentes del mecanismo de dispersión por aves, mamíferos y hormigas en poblaciones espontáneas de *P. mahaleb* creciendo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, con los siguientes objetivos:

1. Identificar los animales que consumen frutos de *P. mahaleb* en el área de estudio y analizar su comportamiento.

Los rasgos reproductivos típicamente generalistas presentes en P. mahaleb permiten el establecimiento de relaciones de dispersión con una gran variedad de animales locales, conformando un ensamble diverso y con variados comportamientos de frugivoría.

2. Determinar la abundancia y composición del ensamble de aves en distintos ambientes y su efectividad global de dispersión, así como la importancia relativa de cada ave en ambientes abiertos de pastizal y en zonas forestadas a lo largo de la temporada de fructificación.

La presencia de árboles promueve una mayor abundancia de aves frugívoras, favoreciendo así la efectividad de dispersión global del ensamble.

La composición del ensamble de aves frugívoras y la contribución de cada especie a la dispersión varían entre ambientes abiertos de pastizal y ambientes con alta densidad de árboles exóticos.

La abundancia y composición del ensamble de aves frugívoras varía a lo largo de la temporada de fructificación.

3. Cuantificar la frecuencia de visitas que recibe una planta por parte de las aves frugívoras en relación a su tamaño y a la oferta de frutos.

Los individuos de P. mahaleb de mayor porte reciben un número mayor de visitas por las aves frugívoras, experimentando una mayor remoción de frutos respecto a los más pequeños, debido al efecto atractivo de la mayor oferta de frutos.

Materiales y Métodos

Las aves como dispersoras de *Prunus mahaleb*

Como se mencionó anteriormente, existe una heterogeneidad ambiental en el sistema de estudio dada por la variedad de ambientes y la presencia de especies leñosas exóticas que modifican la estructura del paisaje, lo cual tiene consecuencias importantes para las comunidades de aves (Zalba 2001). Esto plantea cierta complejidad a la hora de abordar estudios de frugivoría, dado que la actividad de los frugívoros y la detectabilidad de las diferentes especies varían a lo largo de este gradiente ambiental (Bibby & Burgess 2000). Es por ello que los análisis del ensamble de aves utilizados en esta tesis combinan dos métodos que brindan información complementaria: conteos en transectas (*line transects*) y conteos en puntos focales (*point transects*, Bibby 2004; Bibby & Burgess 2000; Gregory *et al.* 2004). Las transectas permiten obtener estimaciones de abundancia más exactas (Bibby & Burgess 2000) y una idea más generalizada de lo que sucede en el ambiente completo, independizándose de la influencia local de cada árbol. Los recorridos permiten abarcar un área mayor y registrar una mayor cantidad de eventos comportamentales por tiempo de muestreo (Gregory *et al.* 2004, Jordano, comunicación personal). Las transectas son particularmente útiles en ambientes abiertos y extensos, con baja abundancia de aves como pueden ser los pastizales bajos (Bibby & Burgess 2000; Gregory *et al.* 2004). Sin embargo, el constante movimiento del observador puede tener un mayor grado de interferencia con la actividad de las aves y esto sesga el registro de eventos menos conspicuos. Los puntos focales permiten estimar frecuencias de visitas, registrar detalladamente eventos de consumo y lograr un entendimiento más detallado de lo que sucede en torno a cada árbol como foco de atracción. Esta metodología es recomendada en ambientes cerrados como bosques y matorrales (Gregory *et al.* 2004). Por otro lado, los puntos pueden ser ubicados fácilmente en espacios cerrados y además, dado que el observador permanece quieto, se logra una mejor detectabilidad de las aves poco conspicuas y se reduce la interferencia sobre su actividad. Los conteos simples dentro de un radio arbitrario como los utilizados en esta tesis, a diferencia de las transectas, presentan menor exactitud para cuantificar la abundancia de aves, proveyendo más bien de índices relativos de abundancia (Bibby & Burgess 2000). Aunque no existe una distinción rígida entre muestreos y censos, en este capítulo se utiliza el término *censo* para referirse a conteos totales desarrollados en un área determinada (Bibby 2004; Gregory *et al.* 2004).

Estudio del comportamiento de las aves

Durante cuatro años consecutivos (2009-2012), en la temporada de fructificación de *P. mahaleb*, se observó el comportamiento de las aves que visitaban árboles mediante recorridos en transectas y observaciones focalizadas sobre árboles individuales, seguimientos de aves individuales y encuentros fortuitos con los dispersores en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Los registros se distribuyeron a lo largo de todo el día, desde el amanecer (5:00) hasta el atardecer (21:00). En cada visita se registraron, en la medida en que era posible, las siguientes variables: duración total de la visita, número de frutos afectados por comportamientos dispersivos y no dispersivos (frutos ingeridos, acarreados, picoteados, despulpados o tirados, ver descripciones más adelante), sector de la copa donde ocurría el consumo (centro superior, externo superior, externo inferior o interno, Figura 13) e interferencias con otros visitantes simultáneos. Los comportamientos observados en la copa fueron clasificados en cinco categorías según el destino de los frutos luego de la manipulación por parte del ave. Los comportamientos que podrían conducir a una dispersión legítima del carozo incluyeron la ingesta del fruto entero (ingeridos) y el traslado del fruto entero en el pico hacia otro sitio fuera de la copa (acarreados). Los comportamientos no dispersivos incluyeron la extracción de pulpa y jugo sin desprender el fruto de la rama (picoteados), el desprendimiento y manipulación del fruto con el pico, consumiendo la pulpa pero descartando el carozo (despulpados) y las acciones que, ya sea por una dificultad de manipulación con el pico o debido al golpe de las alas sobre las ramas acababan con el fruto entero cayendo al piso bajo la copa (tirados). En base a esta información las aves fueron calificadas como:

- Consumidor de fruto entero (F): aves que consumían frutos enteros en el 70% o más de los registros.
- Consumidor de pulpa (P): aves para las que no se observaba consumo de frutos enteros en ninguno de los registros, siendo en su totalidad consumos de pulpa solamente.
- Consumidor de pulpa/fruto entero (F/P): aves que consumían frutos enteros en menos del 70% de los registros, ingiriendo sólo la pulpa en el resto de los casos.

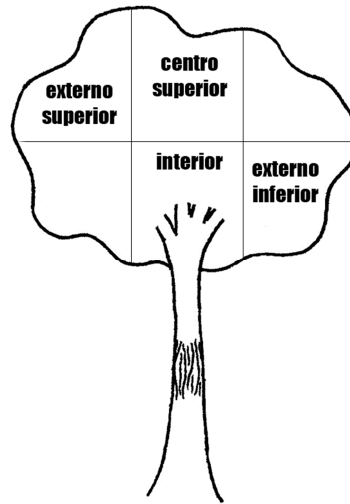


Figura 13. Sectores de la copa donde se registró el consumo de frutos por parte de las aves frugívoras en individuos de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

Una vez que el ave abandonaba la copa, se registraba la distancia del primer vuelo desde el árbol donde ocurrió el consumo y la distancia de los vuelos subsiguientes, así como la estructura sobre la cual se posaba el ave y el tipo de ambiente que se hallaba debajo de dicha estructura, donde eventualmente podrían caer los carozos en caso de ser defecados o regurgitados. Para ello se definieron cuatro categorías de perchas: ejemplar de *P. mahaleb*, otra vegetación leñosa exótica (árbol o arbusto), vegetación nativa (pasto o arbusto nativo de bajo porte) y roca o suelo; y cinco categorías de ambiente: pastizal bajo, roquedal, pastizal intermedio (dominado por *Paspalum quadrifarium*), bosque o matorral de leñosas exóticas y cauce de arroyo (ver descripción de los ambientes en *Área de Estudio* p. 22, para una referencia visual ver la Lámina 2 en dicha sección y la Lámina 8 en el Capítulo 3). Cuando fue posible, el seguimiento del individuo y el registro de distancias, perchas y ambientes, se extendió hasta 20 minutos luego de que abandonara la copa. Complementando esta información, durante las temporadas 2011-2012 y 2012-2013 se llevaron a cabo monitoreos individuales para seis de las especies frugívoras en las cuales era posible mantener el seguimiento sistemáticamente durante 40 minutos debido a sus movimientos a corta y media distancia (*Pitangus sulphuratus*, *Tyrannus savana*, *Hymenops perspicillatus*, *Mimus saturninus*, *Embernagra platensis* y *Zonotrichia capensis*). Los monitoreos se realizaron a la mañana (5:00-9:00), mediodía (10:00-17:00) y tarde (17:00-21:00), registrando eventos de frugivoría, distancias, perchas y microambientes visitados luego del consumo. Al analizar los datos de desplazamientos posteriores al consumo, *P. maculosa* y *P. picazuro* fueron tratadas en conjunto dado que mostraron similares patrones de uso de ambientes y estructuras visitados.

Análisis de restos digestivos de las aves

Se analizaron heces y regurgitaciones de aves halladas en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist conteniendo carozos o pulpa de *P. mahaleb* (fácilmente detectables debido a la coloración típica que les otorga la pulpa, y por la ausencia de otras plantas con coloración de pulpa similar que fructifiquen simultáneamente en el área). En cada hez y regurgitación, se contó el número total de carozos enteros y se registró la presencia de carozos rotos y de restos de cáscara. Además, se caracterizó el ambiente que circundaba a cada deposición y la presencia de perchas asociadas (en un radio de 25 cm) utilizando las mismas categorías que en los estudios de comportamiento (para las perchas: ejemplar de *P. mahaleb*, otra vegetación leñosa exótica, vegetación nativa y roca o suelo; para los ambientes: pastizal bajo, roquedal, pastizal intermedio, bosque o matorral de leñosas exóticas y arroyo). Para un subconjunto de las aves frugívoras, se logró identificar las características distintivas de sus heces y regurgitaciones gracias a observaciones detalladas y al seguimiento de individuos. De esta forma, se analizó mediante *boxplots* el número de carozos contenidos en cada hez o regurgitación para las especies identificadas y se las calificó como predador de semillas (más del 90% de las heces/regurgitaciones encontradas contenían sólo restos de carozos rotos) o dispersor legítimo (más del 90% de las heces/regurgitaciones encontradas contenían carozos enteros y pocos o nulos restos de carozos rotos). Se utilizaron dichas categorías dado que no se hallaron casos intermedios de especies con cantidades similares de heces con carozos rotos y enteros, ni heces conteniendo proporciones de carozos rotos y enteros menores al 90%. Todos los carozos recolectados fueron conservados en bolsas de papel y utilizados posteriormente en ensayos de germinación (ver Capítulo 3).

Para cinco de las especies de aves se llevó a cabo un análisis detallado del tamaño de los carozos defecados/regurgitados en relación al de los frutos disponibles en zonas circundantes a los sitios de deposición. Para ello, se seleccionó al azar un subconjunto de 100 carozos extraídos de heces/regurgitaciones de cada especie, se midió la longitud máxima (L), diámetro máximo ($D1$) y el diámetro perpendicular al máximo ($D2$) de cada carozo utilizando un calibre digital Vernier (resolución 0,01 mm). A partir de estas mediciones, se calculó el volumen del carozo, considerando una forma elipsoidal, según la fórmula $V = \frac{\pi * L * D1 * D2}{6}$. Por otro lado, se recolectó una muestra aleatoria de frutos ($N=100$) que fueron recolectados de la copa de los árboles que se hallaban dentro de un radio de 50 m alrededor de donde eran halladas las heces y regurgitaciones. Se utilizó un mismo conjunto de carozos provenientes de árboles circundantes a los sitios donde fueron recolectadas las heces de *Patagioenas*

maculosa, *Pitangus sulphuratus* y *Mimus saturninus*. Para el caso de *Tyrannus savana*, se utilizó un conjunto distinto de carozos provenientes de árboles que circundaban las heces estudiadas, así como para *Pyrocephalus rubinus*, para la que solo se hallaron 14 carozos provenientes de las heces y 50 provenientes de un conjunto diferente de árboles que las circundaban. Mediante histogramas se comparó la distribución de frecuencias de los tamaños de los carozos depositados por cada especie, respecto de los carozos disponibles en los alrededores. El volumen promedio de los carozos presentes en las heces y regurgitaciones se comparó con el de los frutos de los árboles circundantes mediante ANOVA simple y pruebas *t* de Student.

Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes

Se estudió la abundancia de aves frugívoras, así como las visitas a las copas de los árboles y el consumo de frutos mediante transectas (diciembre de 2010) y puntos focales (diciembre de 2012). Este período coincidió con la época de mayor disponibilidad de frutos en las copas de *P. mahaleb* (ver *Fenología y variación temporal en la oferta de frutos*, p. 40, Capítulo 1).

Transectas

Entre el 4 y el 23 de diciembre de 2010 se analizó la abundancia de aves en 21 transectas ubicadas en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist y la localidad de Villa Ventana, abarcando sitios con diferentes densidades de *P. mahaleb* (incluyendo algunas transectas donde no estaba presente). La longitud de las transectas varió entre 400 m y 700 m y fueron recorridas a paso normal, observando con binoculares 7 x 50, durante las primeras tres horas del día (5:00-8:00) para evitar las horas de mayor temperatura en las que la actividad de las aves se reduce considerablemente (Zalba 2001). Durante los recorridos que se extendían entre 30 y 50 minutos, se registraron todas las aves presentes en una faja de 40 m a ambos lados de la trayectoria y esta información fue utilizada para estimar la abundancia de cada especie de ave frugívora (individuos/km). Por otro lado, cada transecta fue caracterizada utilizando cuatro puntos distribuidos en forma equidistante a lo largo del recorrido. En cada punto se registró la abundancia de individuos de *P. mahaleb* (distinguiendo a los árboles adultos como aquellos con más de 1 m de altura) y de otras plantas leñosas (mayores de 5m de altura) en un radio de 40 m. Además, se midió la distancia al grupo de especies leñosas (superficie cubierta mayor de 500 m², altura mayor de 8 m) y al arroyo más cercanos. El ambiente circundante a cada punto fue caracterizado estimando el porcentaje del paisaje ocupado en cuatro líneas de 40 m en dirección a cada punto cardinal, considerando

cuatro categorías: pastizal bajo, pastizal intermedio, roquedal y bosque. Con el fin de complementar la información de abundancia con datos de uso de los ambientes para nidificar, se registraron las especies de aves para las cuales se encontraron nidos activos a lo largo del recorrido, identificando a su vez nidos activos y no activos construidos sobre ejemplares de *P. mahaleb*.

En 11 de las transectas donde *P. mahaleb* se hallaba presente en una densidad mayor de 10 individuos/ha, se registraron a su vez la cantidad de visitas observadas a los árboles y los eventos de frugivoría. Para eso, el primer recorrido de la transecta fue complementado con dos pasadas más de igual duración que se extendieron a lo largo de la mañana y mediodía (8:00-14:00), en las cuales se registraron las visitas y los eventos de consumo observados sobre ejemplares de *P. mahaleb*, deteniendo la marcha en los puntos donde se detectaba actividad durante el tiempo que duraba el comportamiento de consumo hasta que el ave abandonaba la copa (Bibby & Burgess 2000; Gregory *et al.* 2004).

Puntos focales

Entre el 8 y el 29 de diciembre de 2012 se realizaron observaciones en 23 puntos focales que incluían ejemplares de *P. mahaleb* de distintos tamaños ubicados en diferentes ambientes del área de estudio. Los períodos de observación duraron 40 minutos en total y fueron llevados a cabo durante la mañana (entre las 5:00 y las 9:00). Durante los primeros 10 minutos (Gregory *et al.* 2004), se registraron todas las aves presentes en el ambiente en un radio de 40 m, y además, se registraron las visitas y eventos de consumo (ingestión de al menos un fruto o consumo de pulpa) ocurridos durante el período completo (40 minutos). Cuando fue posible, se observaron entre dos y siete árboles a la vez, procurando abarcar distintos tamaños de copa, registrando la actividad en todos ellos para hacer comparaciones dentro de cada grupo (ver descripción del análisis más adelante). Por otro lado, para realizar los análisis de visitas y consumos y las comparaciones entre puntos, se seleccionó el árbol más visitado como representante del sitio. De esta manera se estimó la abundancia de cada ave frugívora en el ambiente (individuos/hectárea) así como la frecuencia de visitas y eventos de consumo de frutos (número/hora) llevados a cabo por las aves sobre la copa del árbol seleccionado. A su vez, en cada punto se registró la abundancia de individuos de *P. mahaleb* (distinguiendo adultos como aquellos con más de 1 m de altura) y de otras plantas leñosas (mayores de 5 m de altura) en un radio de 40 m. Además, se midió la distancia al grupo de leñosas (superficie cubierta mayor de 500 m², altura mayor de 8 m) y al arroyo más cercanos. El ambiente circundante a cada punto fue caracterizado estimando el porcentaje del paisaje

ocupado por cuatro categorías de ambiente (pastizal bajo, pastizal intermedio, roquedal, y bosque) en cuatro transectas de 40 m direccionadas hacia cada punto cardinal. Finalmente, se registró la presencia de nidos activos en el sitio, identificando la especie a la que pertenecían.

Análisis de datos

Definición de las categorías ambientales

La información sobre el ambiente en cada unidad de muestreo (puntos focales y transectas), fue resumida calculando el promedio de las variables medidas en todos los puntos de registro. Luego fueron agrupados por su similitud en cuatro categorías representando ambientes diferenciados. Para ello se consideraron cuatro variables ambientales definiendo cuatro categorías de ambientes diferentes. Las variables ambientales utilizadas fueron: distancia al bosque y al arroyo más cercanos, densidad de ejemplares adultos de *P. mahaleb* y densidad de otras leñosas.

Efectividad global de dispersión en distintos ambientes

Mediante Análisis de Correlación, se analizó la relación entre la abundancia total de aves y las variables ambientales, a las cuales se les aplicó la transformación raíz cuadrada (distancia al bosque y al arroyo más cercanos, densidad de ejemplares adultos de *P. mahaleb* y densidad de otras leñosas). Este análisis se realizó para todas las transectas (n=21) y para los puntos focales (n=23) por separado. Por otro lado, se comparó mediante ANOVAs simples y tests de Tukey, la abundancia total de aves y el número de visitas y de consumos registrados por sitio entre las cuatro categorías ambientales definidas inicialmente. Este análisis fue llevado a cabo utilizando las 11 transectas donde se estudió la actividad de los frugívoros, y para los 23 puntos focales por separado.

En los puntos focales donde fue posible observar simultáneamente varios árboles cercanos entre sí, se los clasificó en cuatro clases de tamaño en base a clasificaciones realizadas en trabajos previos acerca de la producción de frutos (individuos pre-reproductivos y renovales reproductivos iniciales: < 1 m de altura, 0-100 frutos, renovales reproductivos pequeños: 1-2 m de altura, 100-1000 frutos, adultos reproductivos clase 1: 2-4 m de altura, 1000-8000 frutos, adultos reproductivos clase 2: 4-6 m de altura, 8000-30000 frutos, adultos reproductivos clase 3: > 6 m de altura, 30000-60000 frutos, Amodeo & Zalba 2013; Amodeo 2008). En aquellos sitios donde se observaron simultáneamente al menos tres árboles abarcando al menos tres tamaños diferentes, se calculó la proporción de visitas ocurridas en

cada árbol en relación al total de visitas registradas en el sitio. Se evaluó la variación en la proporción de visitas en función del tamaño de cada árbol mediante un modelo lineal generalizado con una distribución binomial.

Efectividad específica de cada dispersor

Utilizando diagramas de rango-abundancia, se comparó la abundancia proporcional de las distintas especies de aves frugívoras en el ambiente y su contribución diferencial a las visitas y eventos de consumo. Aquellas especies que no fueron detectadas durante los censos de abundancia (el primer recorrido en las transectas, primeros 10 minutos en los puntos focales) y que sí fueron registradas visitando las copas o consumiendo frutos posteriormente, fueron incluidas en los diagramas (en color gris) pero no en los análisis estadísticos. Se calculó el porcentaje del total de eventos de consumos correspondientes a cada especie de frugívoro en todos los registros de transectas y puntos focales por separado. Finalmente, para los datos obtenidos mediante puntos focales se llevó a cabo un análisis de correlación entre los valores de abundancia, frecuencia de visitas y eventos de consumo correspondientes a cada especie en los distintos sitios. Los datos de las transectas no fueron incluidos en este análisis debido a posibles interferencias del desplazamiento del observador sobre los movimientos de los visitantes.

Variabilidad en la abundancia de aves frugívoras a lo largo de la temporada de fructificación

En cinco de las transectas que fueron estudiadas durante la temporada 2010-2011, se realizaron censos de abundancia semanales durante un período de 40 días a lo largo de la temporada de fructificación 2009-2010. Las transectas se ubicaron en poblaciones de *P. mahaleb* con una densidad moderada a alta (entre 100 y 240 individuos/kilómetro) y fueron visitadas seis veces en total registrando, en cada recorrido, todas las aves presentes en el ambiente, abarcando una faja de 40 m a ambos lados de la trayectoria. Los recorridos fueron realizados a paso normal, observando con binoculares 7 x 50. La longitud de las transectas varió entre 400 y 700 m y la duración fue de aproximadamente 50 minutos. El recorrido de las fajas se realizó por la mañana (6:00-10:00) y por la tarde (17:00-21:00). El ambiente en cada población fue caracterizado mediante cuatro puntos equidistantes a lo largo de cada transecta (ver descripción detallada en *Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes*, pag. 78).

Mediante diagramas de rango-abundancia se analizó la abundancia proporcional de las distintas especies de aves frugívoras. Para analizar la variabilidad temporal en la abundancia de

cada especie a lo largo de la temporada de fructificación, se calculó el promedio del coeficiente de variación de su abundancia en un mismo sitio en las distintas fechas censadas. De esta forma, se obtuvo una estimación de la constancia de la presencia de cada especie en el área (sólo en algunas especies se pudo constatar que se trataba de los mismos individuos gracias a la presencia de nidos). Se incluyeron *boxplots* en los diagramas de rango-abundancia mostrando la variabilidad de la abundancia de cada especie a lo largo de las visitadas sucesivas.

Los mamíferos como dispersores de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Las descripciones del comportamiento de los mamíferos respecto de los frutos de *P. mahaleb* se basaron en encuentros fortuitos con los animales consumiendo frutos en el campo y en el análisis de sus heces. De esta forma, cada especie fue identificada como dispersora o predadora de semillas.

Estudio del comportamiento de los mamíferos

El estudio del comportamiento se basó en observaciones casuales de los animales consumiendo frutos en el campo y en comentarios personales de habitantes de la zona. En las observaciones se determinó si los frutos eran consumidos de las ramas o en el piso debajo del árbol, y si ingerían tejidos vegetativos junto con los frutos o no.

Análisis de las heces de mamíferos

Se analizaron 290 heces de mamíferos (*Lycalopex gymnocercus*, *Equus caballus*, *Capra hircus*, *Dama dama*, *Sus scrofa*) halladas en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist con carozos o pulpa de *P. mahaleb* (fácilmente detectables debido a la coloración típica que les otorga la pulpa y a la ausencia de otras plantas con coloración de pulpa similar que fructifiquen simultáneamente en el área). La identificación de las heces fue llevada a cabo mediante observaciones detalladas de las características distintivas de cada especie (Dr. Diego Castillo y Dr. Diego Birochio, Grupo de Ecología Comportamental de Mamíferos, Laboratorio de Fisiología Animal, Dpto. de Biología, Bioquímica y Farmacia, UNS, comunicación personal). En cada hez encontrada se registró el número de carozos enteros y se estimó la cantidad de carozos rotos en base a los restos de endocarpo observados que equivaldrían a un carozo.

Para el zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), se llevó a cabo un análisis detallado de sus heces. Se contó el número de carozos sanos y de restos de carozos rotos en cada hez y se realizó una caracterización del ambiente donde se encontraban y de las

distancias mínimas de dispersión, considerando la distancia al árbol o conjunto de árboles de *P. mahaleb* más cercano. En total, se analizaron 220 heces de zorro, algunas de las cuales fueron recolectadas, analizadas en laboratorio y utilizadas para realizar ensayos de germinación en laboratorio, y otras fueron estudiadas en el campo, marcadas con estacas y geo-referenciadas para llevar a cabo análisis *in situ* de germinación y supervivencia (*Respuesta de los carozos dispersados por zorro*, p. 174, Capítulo 3). Para cada hez, se caracterizó la vegetación circundante en el sitio donde se hallaba y la dureza del suelo fue estimada subjetivamente utilizando tres categorías según la resistencia de la superficie (blando, medio, muy duro), según la resistencia que el suelo ejercía a un objeto punzante. Además, se estimó el tiempo transcurrido desde su deposición en base a la coloración y al aspecto general de heces de antigüedad conocida (para una descripción detallada de los cambios asociados al envejecimiento de las heces ver Tabla 31, Capítulo 3) empleando seis categorías: menos de un día, de uno a tres días, de tres a diez días, de diez a 30 días, más de 30 días y heces de temporadas anteriores. Mediante el uso de un GPS, se midieron las distancias de cada hez al ejemplar o grupo de ejemplares de *P. mahaleb*, al bosque de leñosas (superficie mayor de 500 m², altura mayor de 8 m de altura) y al arroyo más cercanos. En una sub-muestra de 17 heces analizadas en laboratorio, se calculó el porcentaje del volumen del excremento que era ocupado por los carozos, disgregándolos por completo y desparramando su contenido en forma pareja en una bandeja, estimando así el porcentaje de superficie cubierto por los carozos. Finalmente, se calculó la cantidad de heces recientes con carozos (con menos de tres días desde su deposición) que fueron encontradas en cada jornada de muestreo para inferir la variación en el consumo de frutos de *P. mahaleb* por parte del zorro a lo largo de toda la temporada de fructificación. Se consideraron recorridos diarios sobre una base de esfuerzo equivalente (entre cuatro y siete km).

Las hormigas cortadoras como dispersoras de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Se estudiaron 20 nidos de hormigas cortadoras (*Acromyrmex lundii*) con carozos de *P. mahaleb* en su entrada, caracterizando el ambiente donde se encontraban y registrando la distancia al árbol de donde provenían los carozos, siguiendo la trayectoria de las hormigas. Entre el 4 y el 22 de diciembre de 2010 se estimó la tasa de acumulación diaria de carozos en la entrada de tres de los hormigueros estudiados, mediante conteos y remociones diarias de los carozos acumulados. Todos los carozos recolectados fueron almacenados en bolsas de papel para llevar a cabo un ensayo de germinación en condiciones de laboratorio. Por otro lado, otros 17 hormigueros fueron dejados intactos, marcados y geo-referenciados para

evaluar la emergencia de plántulas en el campo (estos análisis se muestran en el Capítulo 3, *Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones controladas*, p. 168, *Respuesta natural de los carozos dispersados por hormigas*, p. 182).

Todos los análisis y gráficos de este capítulo fueron realizados utilizando los paquetes *stats* (R-Core-Team 2012), *scales* (Wickham 2012), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009).

Resultados

Las aves como dispersoras de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Estudio del comportamiento de las aves

Se registraron comportamientos de frugivoría sobre individuos de *P. mahaleb* en 21 especies de aves pertenecientes a ocho familias (Tabla 11, Lámina 4). Del total de especies, 14 (58,3%) fueron calificadas como consumidoras de fruto entero ("F" en Tabla 11). Para el caso de *Mimus triurus* y *Colaptes campestris*, se dispone de un único registro, pero de todos modos fueron calificados como consumidores de fruto entero debido a dichas observaciones y al comportamiento de las especies congénicas más abundantes. Cuatro especies (20,8%) fueron calificadas como consumidores de pulpa, detectadas ya sea picoteando la pulpa de los frutos directamente en las ramas o tomándolos, extrayendo la pulpa y dejando caer el carozo ("P" en Tabla 11). Para cuatro de las especies (17%), se observaron tanto consumos de fruto entero como de pulpa sola, alternadamente ("F/P" en Tabla 11). Para el caso de *Hymenops perspicillatus*, se observaron diferencias en el comportamiento de machos adultos respecto del de hembras y juveniles, mostrando el primero siempre comportamientos dispersivos (consumo de fruto entero y acarreo), mientras que hembras y juveniles mostraron con frecuencia comportamientos no dispersivos debidos a la manipulación dificultosa del fruto (en la Tabla 11 se muestran los valores de la especie sin distinguir entre sexos). Por otro lado, *Hymenops perspicillatus* y *Zonotrichia capensis* fueron observados ocasionalmente acarreamo el fruto en el pico para manipularlo en un sitio fuera de la copa, dispersando la semilla cuando la dejaban caer allí. La mayor parte de los comportamientos descriptos fueron observados en la copa de los árboles, pero también se observó el consumo o el picoteo de frutos caídos debajo de la copa para *Patagioenas picazuro*, *Turdus falcklandii* y *Zonotrichia capensis*. En la Tabla 11 se excluyeron dos especies para las cuales se dispone sólo de observaciones casuales y de comentarios personales de terceros. En la localidad de Villa Ventana se observaron individuos de *Passer domesticus* (gorrión, Ploceidae) picoteando frutos en el piso debajo de un árbol y comentarios personales (Rodolfo Sarria, Gekko, Grupo de Estudios en Conservación y Manejo, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, UNS) aseguran que esta especie consume ocasionalmente frutos enteros. Además, para *Coccyzus melacoryphus* (cuclillo canela, Cuculidae) se cuenta con un único registro de noviembre de 2009 en el cual se observó, dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist, un individuo manipulando frutos de *P. mahaleb* de los cuales sólo ingirió la pulpa, dejando caer el carozo a un metro de la planta madre.

Familia	Especie	Tipo de consumidor	Comportamientos dispersivos		Comportamientos no dispersivos			Nro. de observaciones
			Ingeridos	Acarreados	Picoteados	Despulpados	Tirados	
Columbidae	<i>Patagioenas picazuro</i> (paloma picazuro)	F	92%	-	4%	-	4%	24
	<i>Patagioenas maculosa</i> (paloma manchada)	F	74%	-	13%	-	13%	23
Psittacidae	<i>Myiopsitta monachus</i> (cotorra)	P	-	-	-	50%	50%	2
Cuculidae	<i>Guira guira</i> (pirincho)	F	100%	-	-	-	-	9
Picidae	<i>Colaptes campestris</i> (carpintero campestre)	F	100%	-	-	-	-	1
	<i>Colaptes melanochloros</i> (carpintero real)	F	96%	-	-	-	4%	23
Tyrannidae	<i>Elaenia parvirostris</i> (fiofio pico corto)	F/P	69%	7%	17%	-	7%	30
	<i>Hymenops perspicillatus</i> (pico de plata)	F/P	70%	7%	7%	3%	13%	30
	<i>Pitangus sulphuratus</i> (benteveo)	F	100%	-	-	-	-	50
	<i>Pyrocephalus rubinus</i> (churrinche)	F/P	33%	-	67%	-	-	3
	<i>Serpophaga subcristata</i> (piojito común)	P	-	-	100%	-	-	7
	<i>Tyrannus savana</i> (tijereta)	F	98%	-	2%	-	-	61
Turdidae	<i>Tyrannus melancholicus</i> (suirirí real)	F	92%	-	8%	-	-	24
	<i>Turdus falcklandii</i> (zorzal patagónico)	F	100%	-	-	-	-	38
Mimidae	<i>Turdus rufiventris</i> (zorzal colorado)	F	100%	-	-	-	-	9
	<i>Mimus saturninus</i> (calandria grande)	F	92%	-	5%	-	3%	64
Emberizidae	<i>Mimus triurus</i> (calandria real)	F	100%	-	-	-	-	1
	<i>Catamenia analis</i> (piquito de oro)	P	-	-	100%	-	-	3
	<i>Embernagra platensis</i> (verdón)	F	88%	-	-	13%	-	16
	<i>Sporophila caerulea</i> (corbatita negra común)	P	-	-	100%	-	-	1
	<i>Zonotrichia capensis</i> (chingolo)	F/P	9%	6%	24%	28%	33%	54

Tabla 11. Aves frugívoras detectadas consumiendo frutos o pulpa de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Para cada especie se indica el tipo de consumidor (F=consumidor de fruto entero, P=consumidor de pulpa, F/P=ambos comportamientos) y la frecuencia de casos observados según el tratamiento que realizan sobre el fruto (ingeridos, acarreados, picoteados, despulpados y tirados). Cada observación corresponde a un individuo diferente. Número total de observaciones=475.

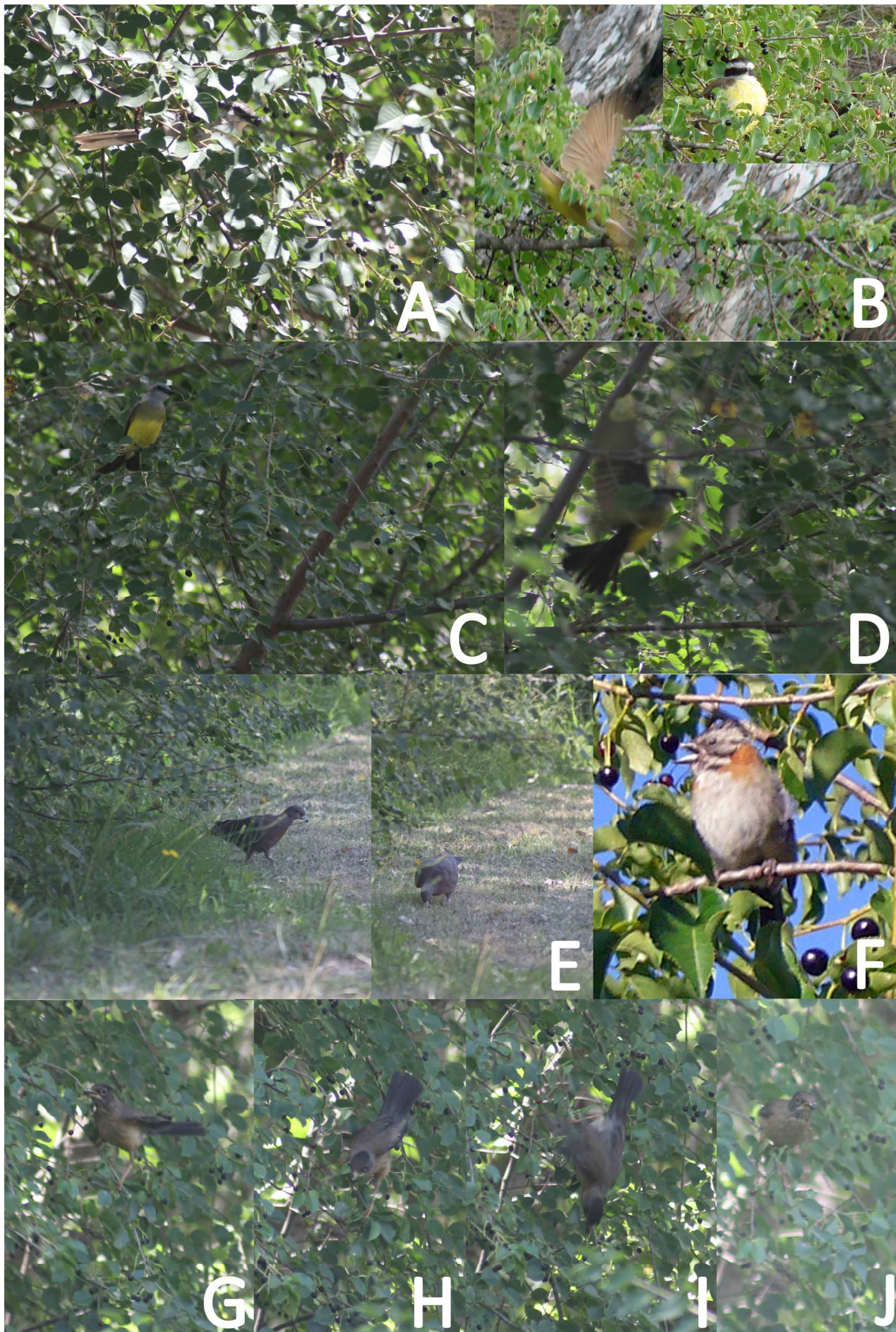


Lámina 4. Aves frugívoras consumiendo frutos en las copas de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y la localidad de Villa Ventana. *Mimus saturninus* (calandria grande, A), *Pitangus sulphuratus* (benteveo, B), *Tyrannus melancholicus* (suirirí real, C y D), *Patagioenas picazuro* (paloma picazuro, E), *Zonotrichia capensis* (chingolo, F), *Turdus flacklandii* (zorzal patagónico, G, H, I, y J).

La forma en que las aves tomaban el fruto de la planta varió entre las distintas especies, pudiéndose reconocer dos técnicas diferentes. *P. sulphuratus*, *S. subcristata*, *T. savana*, *T. melancholicus* y *H. perspicillatus* macho tomaron los frutos mayormente en vuelo, pasando rápidamente o suspendiéndose frente a un racimo. El resto de las aves tomaron los frutos perchando en una rama cercana al racimo. Entre estos, *T. falcklandii* fue la especie que mostró mayor destreza a la hora de alcanzar frutos distantes, trepando y colgándose aún en ramas pequeñas (secuencia de imágenes G, H, I y J en Lámina 4), mientras *M. saturninus* y *M. triurus* generalmente realizaron muchos recorridos dentro de las copas, siempre posadas en una rama firme, al igual que *P. picazuro* y *P. maculosa*, estas últimas sin alejarse más de unos pocos centímetros del punto de arriba a la copa. Aquellos comportamientos que involucraron la manipulación del fruto y la extracción de la pulpa (despulpados) siempre afectaron a uno o dos frutos durante una visita, mientras que el número de frutos afectados por picoteo de la pulpa, sin ser extraídos de las ramas, varió entre uno y cuatro frutos por visita. En ciertas ocasiones entre uno y cinco frutos terminaron cayendo debajo de la copa de la planta, ocurriendo esto de dos maneras: aves de mayor tamaño que golpeaban los frutos en las ramas provocando su caída (*P. maculosa* y *P. picazuro*, *M. monachus*, *C. melanochloros*) o aves de menor tamaño corporal que dejaban caer los frutos de sus picos, posiblemente debido a la dificultad de manipulación (*H. perspicillatus*, *E. parvirostris*, *Z. capensis*). Por otro lado, la cantidad de frutos ingeridos enteros en cada visita varió considerablemente entre los frugívoros (Figura 14). Los máximos valores corresponden a *P. picazuro* y *P. maculosa*, llegando ocasionalmente a consumir hasta 86 y 47 frutos en una visita, respectivamente. También se observaron consumos de más de un fruto, que alcanzan valores máximos de alrededor de diez frutos por visita, para *C. melanochloros*, *P. sulphuratus*, *T. falcklandii* y *M. saturninus*, y de alrededor de cinco frutos por visita para *G. guira*, *T. rufiventris*, *E. platensis*. El resto de las especies consumieron típicamente un fruto por visita y ocasionalmente hasta tres frutos: *E. parvirostris*, *H. perspicillatus*, *P. rubinus*, *T. savana*, *T. melancholicus*, *Z. capensis*.

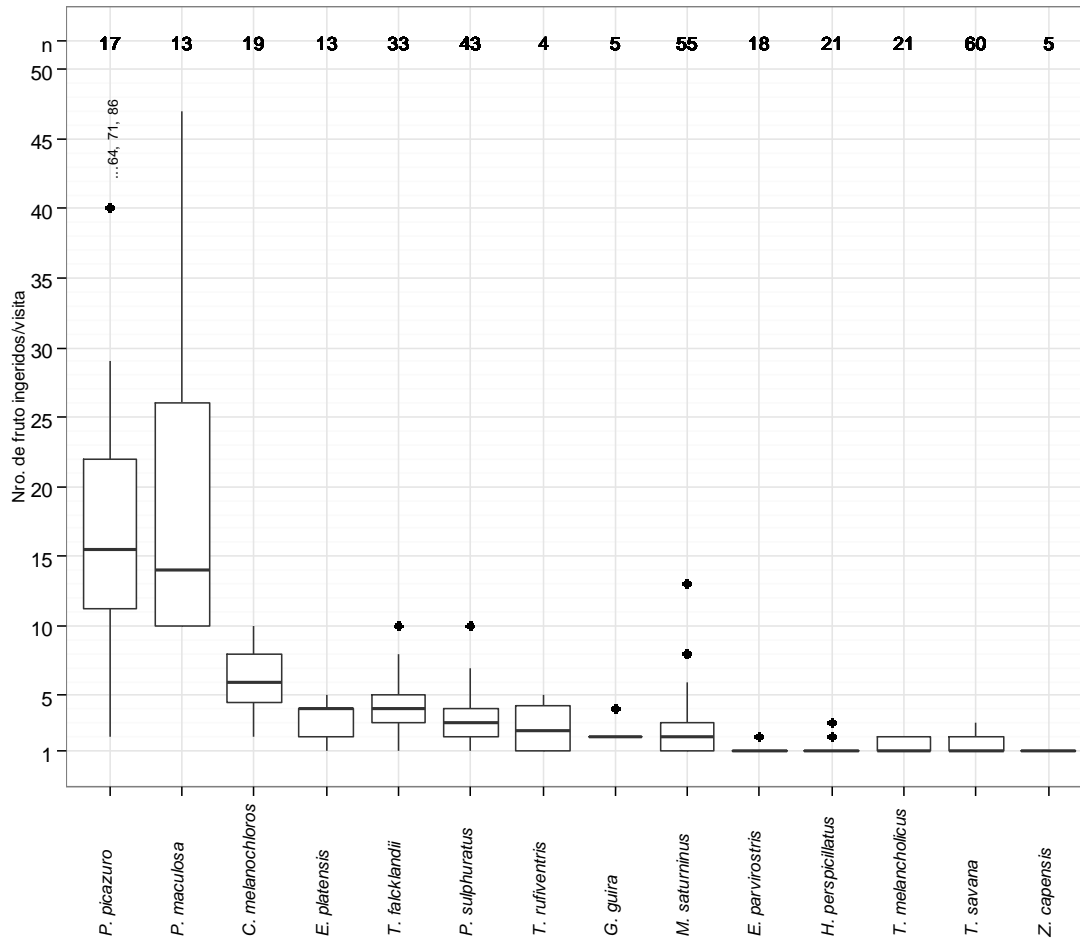


Figura 14. Número de frutos de *P. mahaleb* ingeridos durante una visita por las aves consumidoras de fruto entero en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. El diagrama indica mediana, cuartiles, rango y outliers (puntos negros) de los distintos registros. Las especies fueron rankeadas de acuerdo a las medianas de consumo. Para *H. perspicillatus*, se distinguen los valores correspondientes a machos (M) y hembras (H).

Las visitas en las que se registró ingesta de frutos completos duraron entre un segundo y diez minutos, variando entre las distintas especies de ave (Figura 15). Las visitas más prolongadas corresponden a aves que permanecieron en el árbol utilizándolo como percha o refugio luego del consumo, y por otro lado, a aves de mayor tamaño, como *P. picazuro* y *P. maculosa*, que pasaron mucho tiempo desplazándose entre ramas buscando frutos en visitas de hasta nueve minutos.

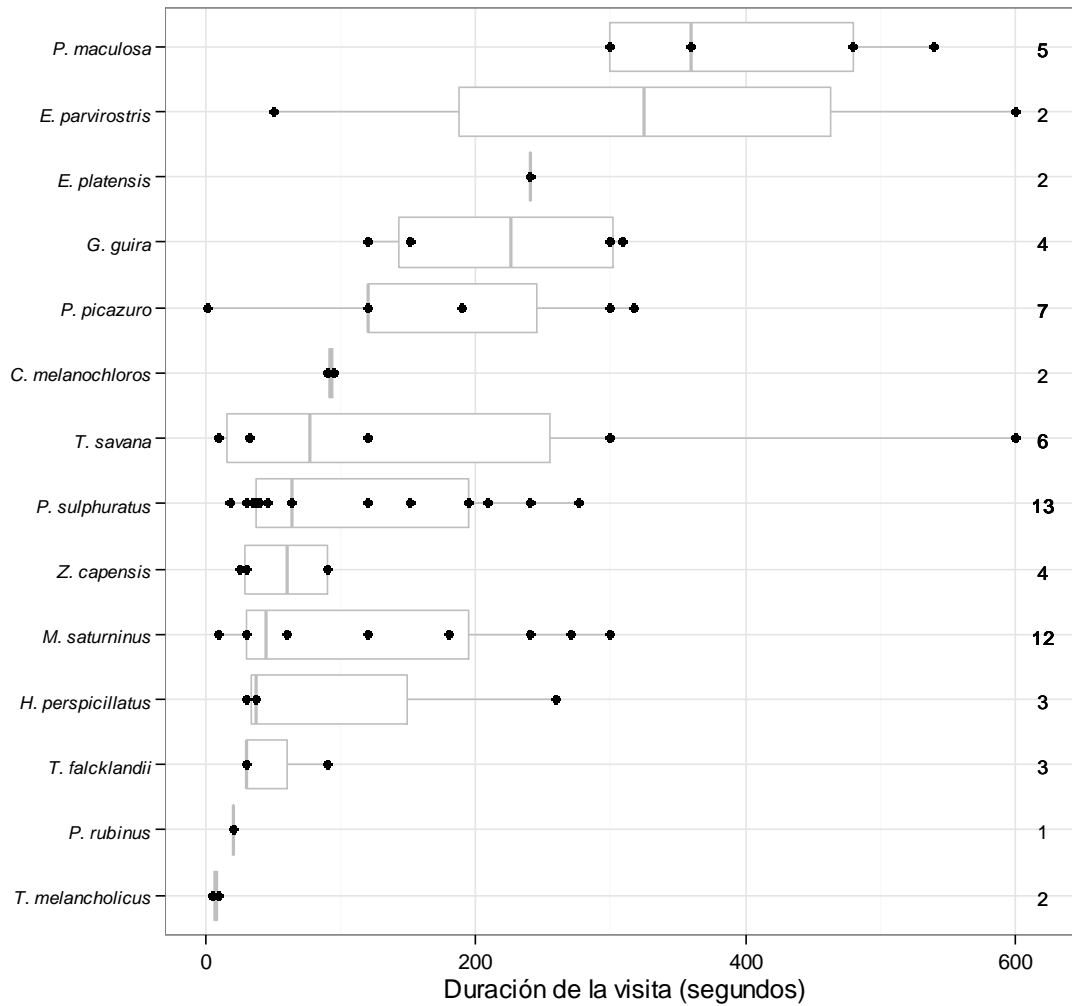


Figura 15. Duración de las visitas de distintas aves frugívoras a ejemplares de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Sobre el margen derecho se indica el número de registros disponibles. El diagrama indica mediana, cuartiles y rango de los distintos registros. Las especies fueron rankeadas según la mediana de duración.

Se detectó un uso diferencial de los distintos sectores de la copa entre las diferentes especies de aves monitoreadas (Tabla 12). Más del 60% de los registros correspondientes a *P. picazuro* y *P. maculosa*, así como a *T. melancholicus*, fueron en el sector central superior de la copa. Por el contrario, el 50% de los registros correspondientes a *H. perspicillatus* se produjeron sobre los márgenes externos inferiores de la copa. Más del 60% de los registros correspondientes a *E. parvirostris*, *T. falcklandii* y *T. rufiventris* se realizaron en la parte interna de la copa. *M. saturninus*, *P. sulphuratus*, *T. savana*, y *Z. capensis* mostraron un uso más homogéneo de la copa. A su vez, se observaron interferencias entre las aves cuando visitaban la copa de un mismo árbol en forma simultánea. *M. saturninus*, *T. savanna*, *G. guira* y *P. sulphuratus* mostraron comportamientos agresivos hacia individuos de otras especies en el 25% (n=58), 15% (n=60), 12,5% (n=8) y 4,1% (n=49) de los registros, respectivamente. Las especies que recibieron las agresiones fueron *P. picazuro*, *P. maculosa*, *C. melanochloros*, *Z.*

capensis, *E. parvirostris*, *T. melancholicus*, *E. platensis* e incluso *G. guira* y *T. savana*, con frecuencias que variaron entre 3% y 12,5% de los registros correspondientes a cada especie.

Especie	Parte central superior (%)	Parte externa superior (%)	Parte externa inferior (%)	Parte interna (%)	Número de observaciones
<i>P. picazuro</i>	89	5	-	5	19
<i>P. maculosa</i>	95	5	-	-	19
<i>G. guira</i>	50	10	-	40	10
<i>C. melanochloros</i>	11	22	11	56	9
<i>E. parvirostris</i>	18	12	6	65	17
<i>H. perspicillatus</i>	28	11	50	11	18
<i>P. sulphuratus</i>	28	14	16	42	43
<i>T. savana</i>	36	46	14	4	28
<i>T. melancholicus</i>	71	14	7	7	14
<i>T. falcklandii</i>	-	-	29	71	17
<i>T. rufiventris</i>	13	-	13	75	8
<i>M. saturninus</i>	45	17	10	29	42
<i>E. platensis</i>	-	67	22	11	9
<i>Z. capensis</i>	16	28	9	47	32

Tabla 12. Uso de la copa por las distintas aves frugívoras durante sus visitas a individuos de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestra el porcentaje de registros en la parte central superior, externa superior, externa inferior y parte interna de la copa. Cada observación corresponde a un individuo diferente.

Luego de abandonar la copa, la distancia alcanzada por las aves durante los minutos posteriores al consumo mostró patrones diferentes en las distintas especies de aves (Figura 16). Algunas especies se mantuvieron dentro de un radio cercano a la planta donde ocurrió el consumo de frutos (mayoría de los movimientos dentro de un radio de 50 m), este es el caso de *E. parvirostris*, *H. perspicillatus*, *Z. capensis*, *E. platensis*, *T. savana* y *M. saturninus*. Otro conjunto de especies se movieron en distancias mayormente similares, pero retirándose ocasionalmente a cientos de metros (hasta 500 m) del árbol fuente. Este comportamiento fue observado para *P. sulphuratus*, *T. melancholicus*, *T. falcklandii* y *G. guira*. Finalmente, *P. picazuro* y *P. maculosa*, así como *C. melanochloros*, se desplazaron por distancias que en su mayoría superaban los 100 m, alcanzando ocasionalmente valores mayores a los 500 m. En ambas especies de paloma se obtuvieron registros extremos de distancias de entre 1,5 y 1,8 km luego que las aves abandonaban la copa.

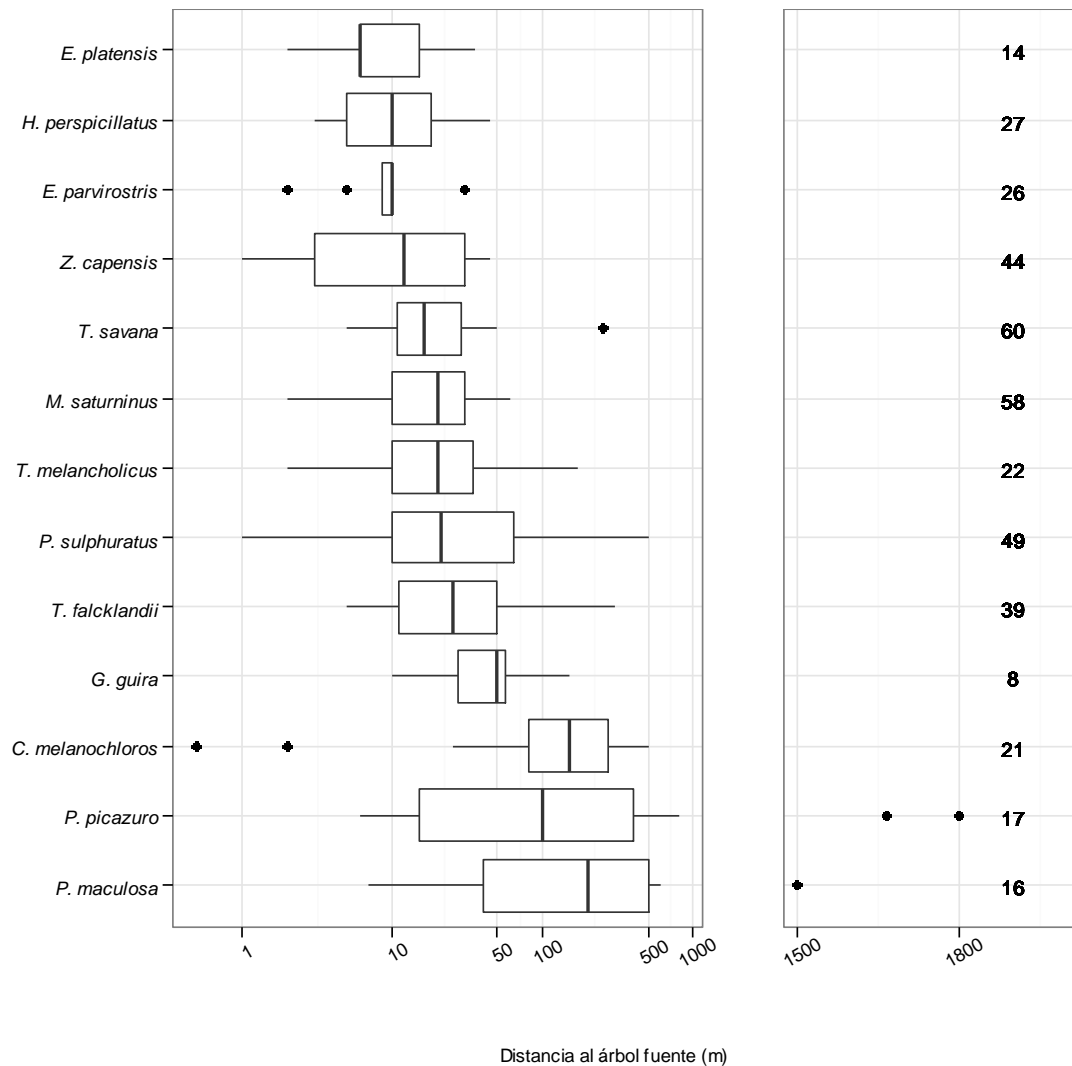


Figura 16. Distancias alcanzadas por las distintas especies de aves durante los movimientos que siguieron al consumo de frutos en ejemplares de *P. mahaleb* del Parque Provincial Ernesto Tornquist y Villa Ventana. Sobre el margen derecho se indica el número de observaciones sobre el que se basa el análisis. El diagrama indica mediana, cuartiles, rango y *outliers* (puntos negros). Las especies fueron rankeadas según la mediana de distancia.

Durante los movimientos que siguieron al consumo, las especies mostraron diferentes patrones de uso del espacio en cuanto a las estructuras utilizadas como perchas y el tipo de ambiente que visitaron (Figura 17, Figura 18). Para la mayor parte de las especies de aves, el destino más visitado luego de abandonar la copa donde ocurría el consumo de frutos fueron otros individuos de *P. mahaleb* aledaños o inclusive el retorno al mismo árbol luego de unos pocos desplazamientos. *E. platensis*, por el contrario, visitó con mayor frecuencia ambientes de pastizal intermedio, posándose sobre matas de *Paspalum quadrifarium*. *P. maculosa*, *T. falcklandii*, *T. melancholicus*, *C. melanochloros*, *P. sulphuratus* y *G. guira* visitaron con alta frecuencia vegetación leñosa exótica, manteniéndose en ambientes de bosque cerrado (principalmente las primeras tres especies mencionadas) o en grupos de grandes leñosas ubicadas sobre arroyos (las seis especies). Las últimas tres especies mencionadas también

visitaron con alta frecuencia ambientes de roquedal, posándose sobre árboles o directamente sobre la roca. Finalmente, *T. savana*, *M. saturninus*, *H. perspicillatus* y *Z. capensis* visitaron con mayor frecuencia ambientes de roquedal luego del consumo de frutos, ya sea posándose en ejemplares de *P. mahaleb*, en pequeños arbustos nativos o directamente sobre las saliencias de la roca.

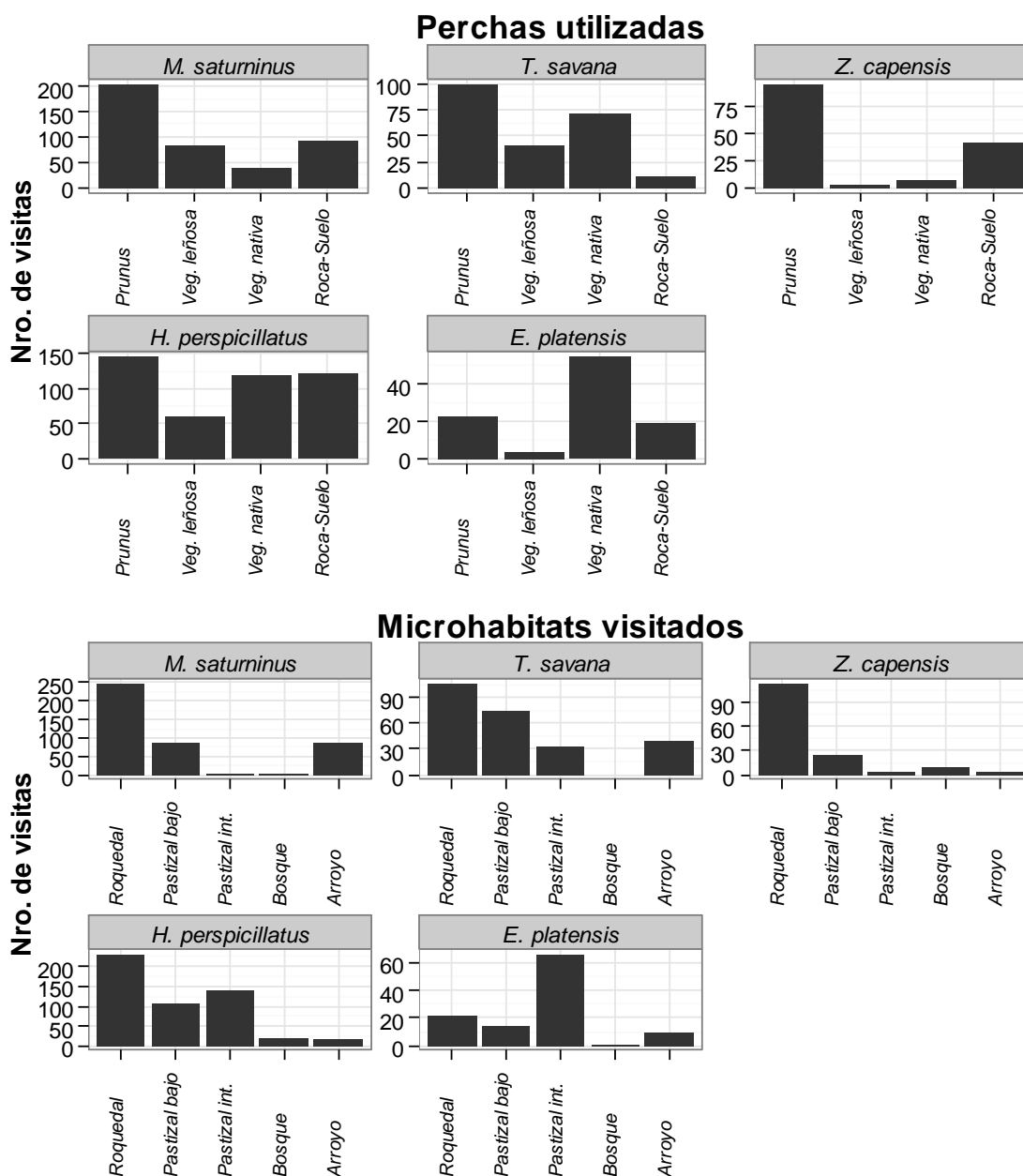


Figura 17. Distribución de frecuencias de las perchas y los ambientes asociados utilizados por cinco especies de aves en el Parque Provincial Ernesto Tornquist durante los 40 minutos posteriores al consumo de frutos de *P. mahaleb* en las temporadas 2011-2012 y 2012-2013. Datos obtenidos mediante monitoreos sistemáticos.

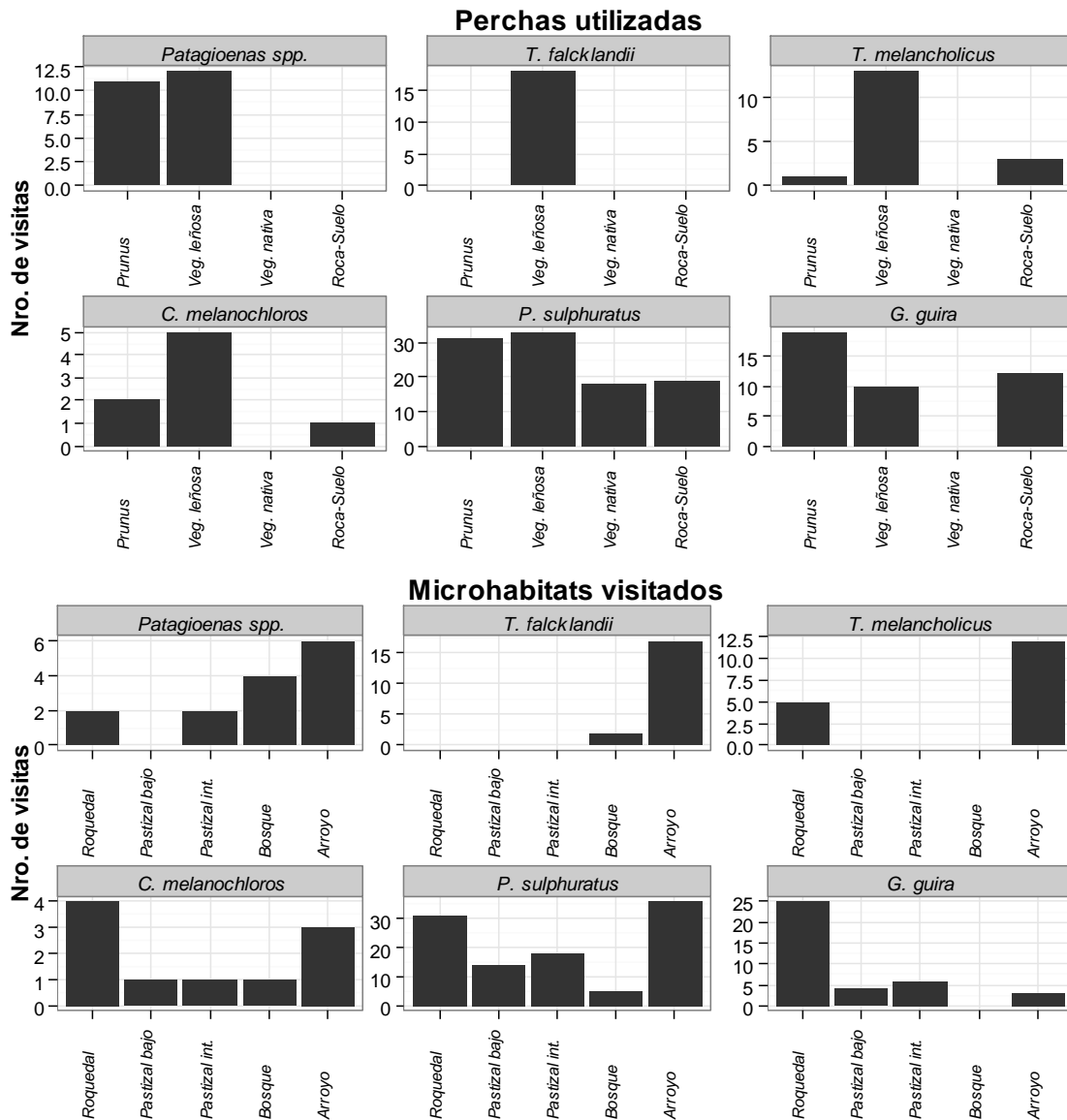


Figura 18. Distribución de frecuencias de las perchas y los ambientes asociados utilizados por seis especies de aves en el Parque Provincial Ernesto Tornquist hasta 20 minutos después del consumo de frutos de *P. mahaleb* durante cuatro temporadas de fructificación (2009 a 2012). Datos obtenidos a partir de encuentros fortuitos.

Análisis de restos digestivos de las aves

Mediante la observación directa de heces y regurgitaciones en el campo se pudo confirmar que seis de las especies que consumen frutos enteros estarían actuando como dispersores legítimos de semillas. Las heces de *P. maculosa*, *H. perspicillatus*, *M. saturninus* y *P. rubinus* contenían carozos enteros sanos, *T. savana* y *T. melancholicus* regurgitaban los carozos enteros individualmente y *P. sulphuratus* lo hacía formando grandes bolos con varios carozos (Lámina 5). El número de carozos encontrado en cada hez o regurgitación varió entre uno y 14, mostrando diferencias entre las especies estudiadas (Figura 19). Las únicas en que se hallaron restos de carozos rotos corresponden a *P. picazuro* (Lámina 5). La mayor parte de las heces de esta paloma (92,6%, n=27) contenían una gran cantidad de restos de carozos destruidos, sin

presentar carozos enteros. Ocasionalmente se encontraron hasta tres carozos sanos en sus heces, por lo que esta especie actuaría principalmente como un predador de semillas.



Lámina 5. Heces y regurgitaciones de aves con carozos y restos de pulpa de *P. mahaleb* hallados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se pueden observar heces de *Patagioenas picazuro* (paloma picazuro, A), *Patagioenas maculosa* (paloma manchada, B), *Mimus saturninus* (calandria grande, E y F) y carozos regurgitados por *Tyrannus savana* (tijereta, C) y *Pitangus sulphuratus* (benteveo, D).

El 100% de las heces de *P. maculosa* (n=76) y de *P. picazuro* (n=27) fueron halladas en el suelo, debajo de la copa de plantas leñosas grandes en bosques cerrados, principalmente debajo de sus dormideros. El 100% (n=34) de las regurgitaciones de *P. sulphuratus* fueron halladas bajo la copa de sauces grandes y de otras especies leñosas de gran porte que formaban galerías al borde de arroyos. El total de heces de *M. saturninus* analizadas (n=63)

fueron halladas en sitios cercanos a sus nidos, estando el 61,9% y el 34,9% ubicadas dentro de grietas en roquedales y sobre el suelo en pastizales abiertos, respectivamente. Sólo el 1,6% fue hallado debajo de la copa de individuos de *P. mahaleb* y otro porcentaje aún menor, debajo de alambrados. En el caso de *T. savana* y de *T. melancholicus*, se observó que una gran cantidad de carozos eran depositados individualmente en roquedales debajo de plantas leñosas y en arroyos debajo de árboles exóticos, respectivamente. Es así que el 100% (n=247) de los carozos regurgitados por *T. savana* fueron recolectados debajo de los nidos de esta especie, los que comúnmente habían sido construidos en individuos de *P. mahaleb* (ver Tabla 21 en *Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes*).

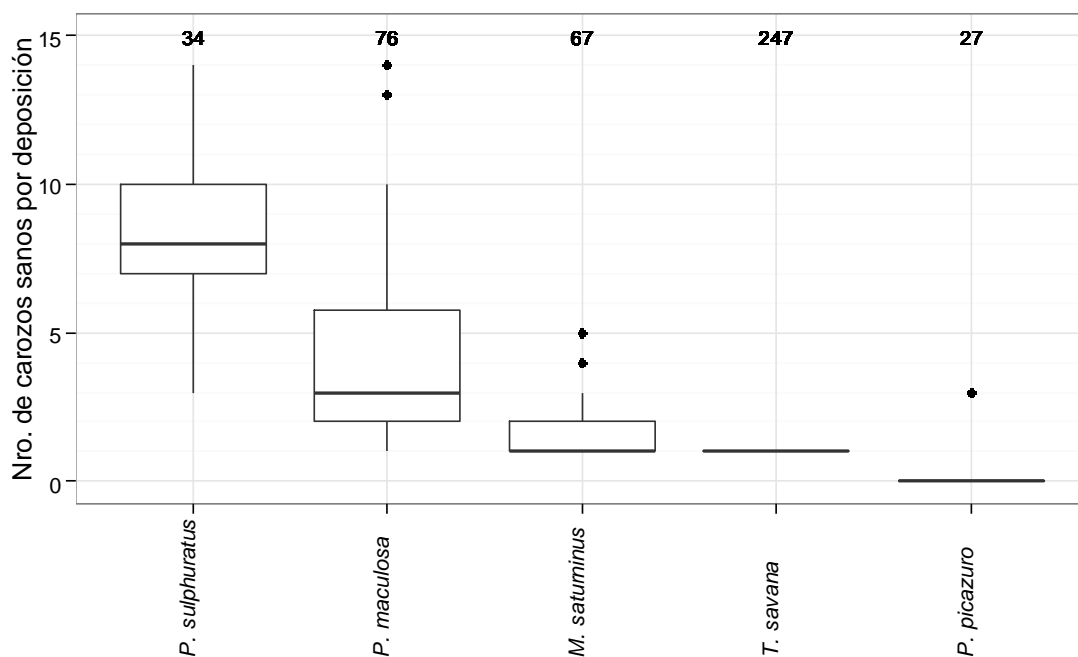


Figura 19. Número de carozos sanos por deposición (heces y regurgitaciones) de las principales aves visitantes de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. En el margen superior se indica el número total de observaciones. El diagrama indica mediana, cuartiles, rango y *outliers* (puntos negros).

Los carozos hallados en las heces de tres especies de aves mostraron un volumen menor con respecto a los carozos recolectados al azar directamente de árboles circundantes. Se hallaron diferencias significativas en el valor medio del volumen de carozos presentes en heces de *P. maculosa* (ANOVA, $F_{(3,415)}=13,94$, Dif.=-9,13 mm³, ES=1,580, $t=-5,777$, $p<0,0001$), de *P. rubinus* (ANOVA, $F_{(1,62)}=20,35$, Dif.=-18,05 mm³, ES=4,002, $t=-4,511$, $p<0,0001$) y de aquellos regurgitados por *T. savana* (ANOVA, $F_{(1,198)}=21,78$, Dif.=-6,630 mm³, ES=1,421, $t=-4,667$, $p<0,0001$), los que en todos los casos resultaron más pequeños que los carozos seleccionados al azar directamente de los árboles circundantes. Para *P. sulphuratus* y *M. saturninus* no se hallaron diferencias significativas (Figura 20 y Figura 21).

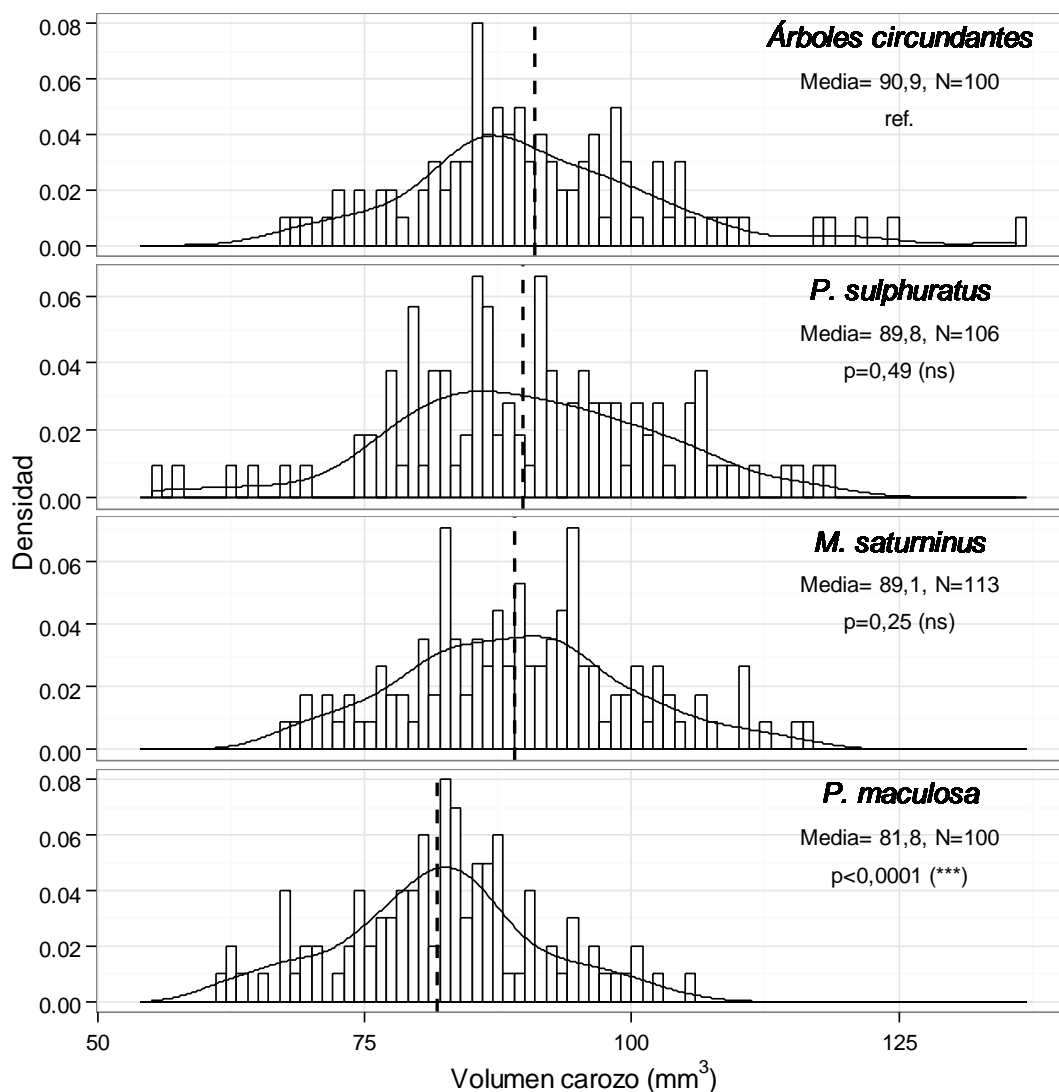


Figura 20. Volumen de carozos de *P. mahaleb* hallados en heces de *P. sulphuratus*, *M. saturninus* y *P. maculosa* y de carozos de frutos recolectados al azar en árboles circundantes a los sitios donde las heces fueron encontradas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se indican valores medios, número total de observaciones y resultados de ANOVA y de comparaciones *a posteriori* respecto de los carozos provenientes de los árboles (referencia). La línea vertical discontinua representa el valor medio y la curva gris sobre el histograma indica la distribución de densidad.

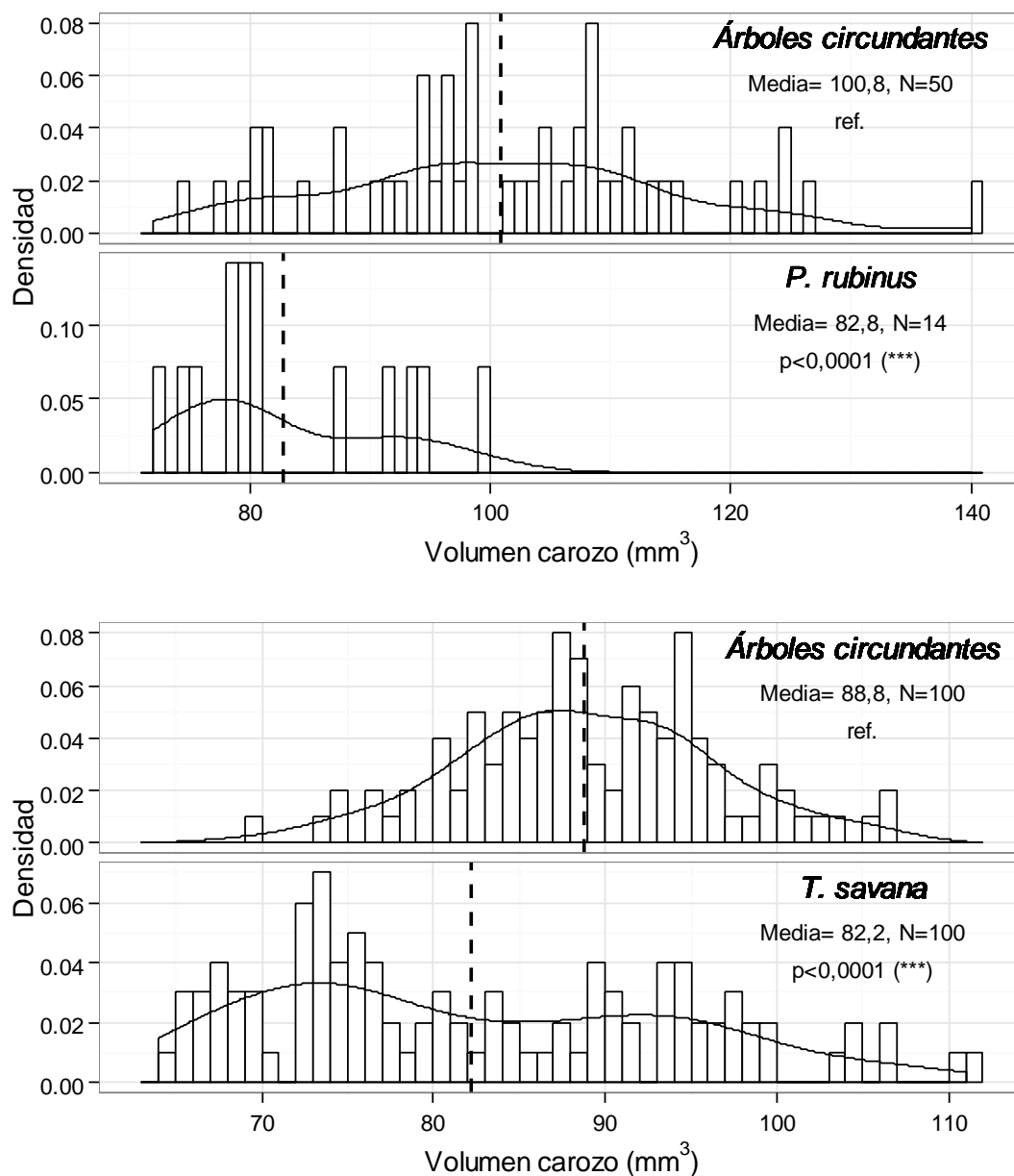


Figura 21. Volumen de carozos de *P. mahaleb* hallados en heces de *P. rubinus*, *T. savana* y de carozos de frutos recolectados al azar en árboles circundantes a los sitios donde las heces fueron encontradas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se indican valores medios, número total de observaciones y resultados de ANOVA y de comparaciones a *posteriori* respecto de los carozos provenientes de los árboles (referencia). La línea vertical discontinua representa el valor medio y la curva gris sobre el histograma indica la distribución de densidad.

Características generales del ensamble de aves dispersoras

Integrando la información obtenida mediante el estudio del comportamiento de consumo de frutos de las aves, así como la distribución y características de sus heces y de los desplazamientos posteriores al consumo, se pueden definir tres grupos generales de dispersores:

- Dispersores de corta distancia (*Z. capensis*, *T. savana*, *M. saturninus*, *H. perspicillatus* y *E. platensis*): aves que consumen entre uno y diez frutos por visita y

que luego del consumo se mantienen en un radio de 50 m alrededor de la planta madre, visitando mayormente árboles aislados, saliencias de roca y vegetación baja en ambientes de pastizal abierto. *H. perspicillatus* y *E. platensis*, a su vez, visitando con gran frecuencia pastizales intermedios de *Paspalum quadrifarium* al borde de arroyos.

- Dispersores de media distancia (*P. sulphuratus*, *T. melancholicus*, *T. falcklandii* y *G. guira*): también consumen como máximo diez frutos por visita y luego se mantienen en un radio de 100 m alrededor de la planta, pudiendo desplazarse a cientos de metros de distancia (hasta 500 m del árbol fuente). *C. melanochloros* se diferencia del resto en que la mayor parte de sus movimientos alcanzan entre 100 y 500 m de distancia del árbol. Estas especies se posan mayormente sobre plantas leñosas grandes, visitando ambientes cerrados o pequeños grupos de especies leñosas, pero también utilizando frecuentemente ambientes abiertos donde se posan sobre rocas o árboles aislados (excepto *T. falcklandii* que se mantuvo siempre en ambientes cerrados).
- Dispersores de larga distancia: aves que consumen gran cantidad de frutos por visita (máximo registro 86) y a continuación se desplazan hasta cientos de metros de distancia (máximo registro 1,8 km), entre estas últimas *P. picazuro* y *P. maculosa* (siendo la primera un predador de semillas). Estas aves se desplazan frecuentemente hacia plantas leñosas de gran porte, principalmente en ambientes cerrados, con gran densidad de árboles grandes.

Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes

Definición de las categorías ambientales

En base a las variables ambientales consideradas, las transectas fueron clasificadas en cuatro grupos (Tabla 13):

- Grupo A - Bosque cerrado. Transectas ubicadas dentro de un bosque cerrado de otras especies leñosas de gran porte. Las transectas 20 y 21 poseían densidades moderadas de individuos adultos de *P. mahaleb* y estaban ubicadas a menos de 10 m de un arroyo, mientras que las transectas 13 y 19 poseían baja y nula densidad de individuos adultos de *P. mahaleb*, respectivamente, y se hallaban a más de 100 m del arroyo más cercano. Ver Lámina 2d y 2e en Área de Estudio.

- Grupo B - Pastizal en arroyo. Transectas ubicadas en pastizales abiertos, a menos de 10 m de un arroyo, con densidades de individuos adultos de *P. mahaleb* de entre 25 y 52 individuos/ha.
- Grupo C1 - Pastizal en valle con densidad alta de árboles. Transectas ubicadas en pastizales abiertos con densidades altas de individuos adultos de *P. mahaleb* y/o de otros árboles mayores a 80 individuos/ha, hallándose a más de 100 m de un arroyo y a distancias variables de un bosque (hasta 800 m). Ver Lámina 2b en Área de Estudio.
- Grupo C2 - Pastizal en valle con baja densidad de árboles. Las transectas 2, 4, 6, 8, 12, 14, 16, 17 y 18 se caracterizaron por una baja densidad de *P. mahaleb* (menor de 12 individuos/ha) y de otros árboles, y por encontrarse alejadas de un arroyo y de grandes formaciones boscosas de otras especies leñosas. En la Tabla 13 se excluyeron las transectas donde se realizó solo una pasada. Ver Lámina 2c en Área de Estudio.

En los ambientes abiertos (grupos B, C1 y C2), la superficie se encontraba dominada por pastizales y roquedales que cubrían más del 60%. La proporción relativa de pastizales intermedios respecto a pastizales bajos fue mayor en zonas cercanas a arroyos, reduciéndose a medida que la distancia al arroyo aumentaba. En los ambientes cerrados de bosque (grupo A), la superficie ocupada por la canopia de los árboles fue de alrededor del 80-90%, y en cambio, los pastizales y roquedales cubrían entre el 10 y el 20%.

Grupo	Transecta Nro.	Longitud (m)	Densidad de <i>P. mahaleb</i> adultos (N/ha)	Densidad de leñosas (N/ha)	Distancia a bosque (m)	Distancia a arroyo (m)	Nidos activos en el entorno
Grupo A - Bosque cerrado	20	589	20,4	122,9	-	4,3	
	21	436	14,9	77,6	-	2	
	13	463	-	354,1	-	171	BVEO
	19	473	23,4	96,5	-	860,5	
Grupo B - Pastizal en arroyo	3	644	52,2	7,5	263,3	4,8	
	5	345	24,4	27,4	77,3	7,3	CG
	15	468	25,9	-	608,8	5	TJTA, CG
Grupo C1 - Pastizal en valle con densidad alta de árboles	1	470	79,1	1	772,8	137,5	TJTA, CG, CR
	9	725	144,2	-	557,3	219,5	CG, CR
	10	417	87,5	28	15,3	120	TJTA, CG, BVEO
	11	379	127,3	41,3	176,5	188,2	CHGLO, TJTA
Grupo C2 - Pastizal en valle con baja densidad de árboles	4	449	10,4	1	288,5	152,3	PCZRO
	6	468	9	-	260,2	171	
	8	266	8	-	873,8	345,3	

Tabla 13. Descripción de las poblaciones de *P. mahaleb* donde se estudió la abundancia y actividad de aves frugívoras mediante transectas durante la temporada estival 2010-2011 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y en la localidad de Villa Ventana. BVEO=*P. sulphuratus*, CG=*M. saturninus*, CR=*M. triurus*, CHGLO=*Z. capensis*, PCZRO=*P. picazuro*, TJTA=*T. savana*.

Por otro lado, los sitios donde se llevaron a cabo las observaciones en puntos focales durante 2012 fueron agrupados en cuatro conjuntos semejantes a los establecidos para las transectas (Tabla 14):

- Grupo A - Bosque cerrado (sitios HH, I, J y K): sitios ubicados dentro de un bosque cerrado de otras especies leñosas con alta densidad de individuos de *P. mahaleb* (más de 60 individuos/ha).
- Grupo B - Pastizal en arroyo (sitios A1, A2, A3, B1, B2, C1, C3): sitios ubicados en áreas de pastizal abierto junto al cauce de un arroyo, con densidades variables de *P. mahaleb* (entre 2 y 70 individuos/ha) y a más de 300 m de distancia de una masa boscosa importante.
- Grupo C1 - Pastizal en valle con densidad moderada de árboles (sitios B3, E, F, L, M, P): sitios ubicados en pastizales abiertos a una distancia de hasta 200 m de un arroyo y alejados de grandes masas boscosa (más de 400 m), con densidades de *P. mahaleb* adultos y de otras especies leñosas de entre 4 y 60 individuos/ha.
- Grupo C2 - Pastizal en valle con baja densidad de árboles (sitios A4, D, G, H, N, Q): sitios ubicados en pastizales a más de 100 m de un arroyo y de un bosque, carentes de otras especies leñosas y con baja densidad de individuos de *P. mahaleb* (entre 2 y 10 individuos/ha).

En los sitios ubicados dentro de un bosque cerrado, más del 80% de la superficie estaba cubierta por la canopia de los árboles, con una cobertura de hasta un 17% de pastizal ocupando los claros del bosque. En aquellos sitios de pastizal ubicados junto al cauce de un arroyo, entre el 40 y el 52% de la superficie estaba cubierta por pastizales intermedios de *Paspalum quadrifarium*, excepto en los sitios A2 y A3 en los que este valor no superó el 28%. El resto del paisaje se encontraba cubierto por roquedales y pastizales, excepto en el sitio C3, donde la cubierta de otros árboles grandes alcanzó el 46% de la superficie. En todos los sitios ubicados en pastizales abiertos en valles, más del 80% de la superficie se encontraba cubierta por pastizales y roquedales en proporciones variables, excepto en el sitio L, ubicado en cercanías de un arroyo, donde la proporción de superficie ocupada por pastizales intermedios alcanzó el 45%.

Grupo	Sitio	Densidad de <i>P. mahaleb</i> adultos (N/ha)	Densidad de leñosas (N/ha)	Distancia a bosque (m)	Distancia a arroyo (m)	Nro. de árboles censados	Nidos activos en el entorno
Grupo A - Bosque cerrado	HH	117,4	63,7	-	30	2	
	I	67,6	117,4	-	60	2	
	J	115,4	143,2	-	73	1	
	K	183	115,4	-	66	1	
Grupo B – Pastizal en arroyo	A1	2	-	342	-	1	<i>E. platensis</i>
	A2	9,9	-	319	-	6	
	A3	15,9	8	418	-	2	
	B1	29,8	-	513	5	5	<i>M. saturninus</i>
	B2	69,6	9,9	504	5	5	<i>T. savana</i>
	C1	27,9	15,9	614	-	7	
	C3	13,9	17,9	683	-	4	
Grupo C1 - Pastizal en valle con densidad moderada de árboles	F	19,9	4	572	192	6	<i>M. saturninus</i> , <i>P. Picazuro</i>
	M	13,9	-	688	161	3	
	P	2	2	872	180	4	
	B3	33,8	8	567	80	3	
	E	51,7	11,9	454	50	5	
Grupo C2 - Pastizal en valle con baja densidad de árboles	L	33,8	17,9	623	65	4	<i>M. saturninus</i>
	A4	6	-	116	293	3	
	D	4	-	342	130	2	<i>M. saturninus</i>
	G	4	-	161	327	1	<i>T. savana</i>
	H	9,9	-	561	113	4	
	N	2	-	777	166	1	
	Q	4	-	692	186	1	

Tabla 14. Descripción de los sitios donde se estudió la abundancia y actividad de aves frugívoras mediante puntos focales sobre individuos de *P. mahaleb* durante la temporada estival 2012-2013 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

Efectividad global de dispersión en distintos ambientes

La abundancia total de aves registrada en las transectas estudiadas varió entre 0 y 112,7 individuos por kilómetro recorrido (promedio general=39,26 individuos/km, ES=7,01, n=21). Según el análisis de correlación, tanto para las transectas como para los puntos focales,

se halló que la abundancia de aves mostró una relación positiva con la densidad de individuos adultos de *P. mahaleb* y de otras especies leñosas presentes en el área y que, por otro lado, mostró una relación negativa con la distancia al bosque más cercano de otras especies leñosas (Tabla 15, parte inferior izquierda). En ambos análisis se observó una relación negativa con la distancia al arroyo más cercano pero no llegó a ser estadísticamente significativa.

	Dist. Arroyo	Dist. Bosque	Densidad leñosas	Densidad <i>P. mahaleb</i>	Abundancia aves
Distancia a arroyo		-0,02 (ns)	-0,2 (ns)	-0,25 (ns)	-0,41 (ns)
Distancia a bosque	0,16 (ns)		-0,74 (**)	-0,68 (**)	-0,57 (*)
Densidad leñosas	-0,03 (ns)	-0,83 (**)		0,87 (**)	0,62 (*)
Densidad <i>P. mahaleb</i>	-0,03(ns)	-0,12 (ns)	-0,03 (ns)		0,69 (**)
Abundancia aves	-0,32 (ns)	-0,62 (**)	0,66 (**)	0,49 (*)	

Tabla 15. Correlación entre la abundancia de aves y las variables ambientales consideradas para censos de aves realizados sobre transectas (inferior izquierda) y puntos focales (superior derecha) en áreas invadidas por *P. mahaleb* en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist y de la localidad de Villa Ventana.

Según los resultados obtenidos mediante el estudio de transectas, la abundancia de aves frugívoras en pastizales con baja densidad de árboles resultó considerablemente menor que en bosques cerrados, en pastizales en arroyos y en pastizales con alta densidad de árboles, mostrando diferencias estadísticamente significativas sólo con este último (ANOVA y test de Tukey, $F_{(3,6)}=5,38$, $p<0,05$, Tabla 16). Por otra parte, el número de visitas registrado en las copas de *P. mahaleb* fue significativamente mayor en pastizales cercanos a un arroyo y en pastizales con alta densidad de árboles respecto del valor registrado en bosques cerrados y en pastizales con baja densidad de árboles (ANOVA y test de Tukey, $F_{(3,6)}=11,44$, $p<0,01$). No se hallaron diferencias en la cantidad de eventos de consumo registrados en cada tipo de ambiente (ANOVA y test de Tukey, $F_{(3,6)}=0,67$, $p=0,6$), sin embargo estos representaron porcentajes muy diferentes de la cantidad de visitas observadas en cada transecta, siendo este valor significativamente mayor en bosques cerrados con respecto al resto de los ambientes (ANOVA y test de Tukey, $F_{(3,6)}=9,6$, $p<0,05$, Tabla 16). En los ambientes de bosque cerrado y de pastizal con baja densidad de árboles, un 52,6% y un 28,2% de las visitas, respectivamente, incluyeron eventos de consumo, mientras que en pastizales cercanos a arroyos y en pastizales con alta densidad de árboles, este valor fue de un 11% y un 15,7%, respectivamente. Se observaron entre una y 13 especies diferentes de aves frugívoras presentes en el ambiente a lo largo de cada recorrido, encontrando menor riqueza en aquellos ambientes de pastizales abiertos con baja densidad de árboles respecto de los demás ambientes considerados (Tabla 16).

Ambiente	Riqueza		Abundancia (ind./km)		Visitas (visitas/km)		Consumos (consumos/km)		Cons./visitas (%)		N
	Mediana	Rango	Media	ES	Media	ES	Media	ES	Media	ES	
<i>A – Bosque cerrado</i>	8	[5-12]	57,7 ^(ab)	-	32,3 ^(a)	-	17 ^(a)	-	52,6 ^(b)	-	1
<i>B – Pastizal en arroyo</i>	9	[7-11]	48,4 ^(ab)	7,7	133,7 ^(b)	24	15,3 ^(a)	6,3	11 ^(a)	3	3
<i>C1 – Pastizal con alta densidad de árboles</i>	11	[8-13]	71,9 ^(b)	15,3	131,7 ^(b)	21,3	21,3 ^(a)	6,3	15,7 ^(a)	3,3	4
<i>C2 – Pastizal con baja densidad de árboles</i>	4	[1-4]	20,2 ^(a)	2,4	31,8 ^(a)	9,5	9,7 ^(a)	5,3	28,2 ^(ab)	8,2	2

Tabla 16. Abundancia total de aves y cantidad de visitas y de eventos de consumo de frutos en ejemplares de *P. mahaleb* registrados por transecta en tres ambientes diferentes del Parque Provincial Ernesto Tornquist. En los paréntesis, las letras iguales indican diferencias no significativas según la prueba de Tukey ($p < 0,05$).

Según los resultados obtenidos mediante puntos focales, la abundancia total de aves frugívoras en los sitios varió entre cuatro y 64 individuos/hectárea. Aquellos sitios ubicados dentro de bosques cerrados y en pastizales creciendo junto al cauce de un arroyo mostraron una mayor abundancia que aquellos correspondientes a pastizales ubicados en valles abiertos (ANOVA y test de Tukey, $F_{(3;17)}=9,9$, $p < 0,001$, Tabla 17). La frecuencia de visitas registradas en cada sitio varió entre cero y 32 visitas/hora. La máxima frecuencia de visitas fue registrada en pastizales ubicados en el margen de arroyos, en menor medida en pastizales en valles abiertos y, finalmente, la frecuencia de visitas fue mínima en ambientes de bosque cerrado (ANOVA, $F_{(3;17)}=9,2$, $p < 0,001$, test de Tukey $p < 0,05$, Tabla 17). La frecuencia de eventos de consumo registrados en cada sitio varió entre cero y 13 consumos/hora. La frecuencia de eventos de consumo también resultó significativamente mayor en los sitios de pastizal cercanos a arroyos, respecto del resto de los ambientes (ANOVA, $F_{(3;17)}=5,7$, $p < 0,01$, test de Tukey $p < 0,05$, Tabla 17). Entre un 20% y un 50% de las visitas incluyeron eventos de consumo, sin mostrar diferencias significativas entre los ambientes considerados. Según esta metodología, también se observaron entre una y 13 especies diferentes de aves frugívoras presentes en el ambiente en cada sitio, con mayor riqueza en los sitios ubicados dentro de bosques cerrados y en pastizales junto al cauce de arroyos, respecto de aquellos ubicados en pastizales en valles abiertos.

Ambiente	Riqueza		Abundancia (individuos/ha)		Frec. de visitas (visitas/hora)		Frec. de consumo (consumos/hora)		Cons./visitas (%)		N
	Mediana	Rango	Media	ES	Media	ES	Media	ES	Media	ES	
A – Bosque cerrado	9	[8-11]	46,3 ^(b)	5,8	1,7 ^(a)	1	0,8 ^(a)	0,5	50 ^(a)	-	4
B – Pastizal en arroyo	8	[3-13]	30,7 ^(b)	5,9	16,4 ^(c)	3	6,4 ^(b)	1,6	44 ^(a)	10,2	7
C1 – Pastizal con densidad moderada de árboles	4	[3-6]	13,9 ^(a)	0,9	10,8 ^(bc)	1,9	1,7 ^(a)	0,6	19,6 ^(a)	10,3	6
C2 – Pastizal con baja densidad de árboles	3	[1-5]	10,9 ^(a)	3,4	6,3 ^(ab)	4,6	1,3 ^(a)	0,8	29,2 ^(a)	23,9	4

Tabla 17. Abundancia total de aves, frecuencia de visitas y eventos de consumo de frutos promedio en los sitios correspondientes a tres ambientes donde se llevaron a cabo censos focales sobre ejemplares de *P. mahaleb* creciendo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. En los paréntesis, las letras iguales indican diferencias no significativas según la prueba de Tukey ($p < 0,05$).

En aquellos sitios donde más de dos árboles de distinto tamaño fueron observados simultáneamente, la proporción de visitas recibidas varió significativamente en relación al tamaño del árbol (modelo lineal generalizado con distribución binomial, *Likelihood Ratio Test*, Res.Dev.=59,4, g.l.=31, $p < 0,001$). En un mismo sitio, los árboles de mayor tamaño tendieron a recibir una mayor proporción de visitas que los más pequeños (*Odds Ratio*= 1,79, IC95%inf.=1,44, IC95%sup.= 2,21, Figura 22). Tres de los ocho sitios considerados para este análisis mostraron una tendencia diferente a la general. La proporción de eventos de consumo que ocurrían sobre cada árbol también mostró una tendencia similar, pero la cantidad de datos no fue suficiente para evaluar el modelo.

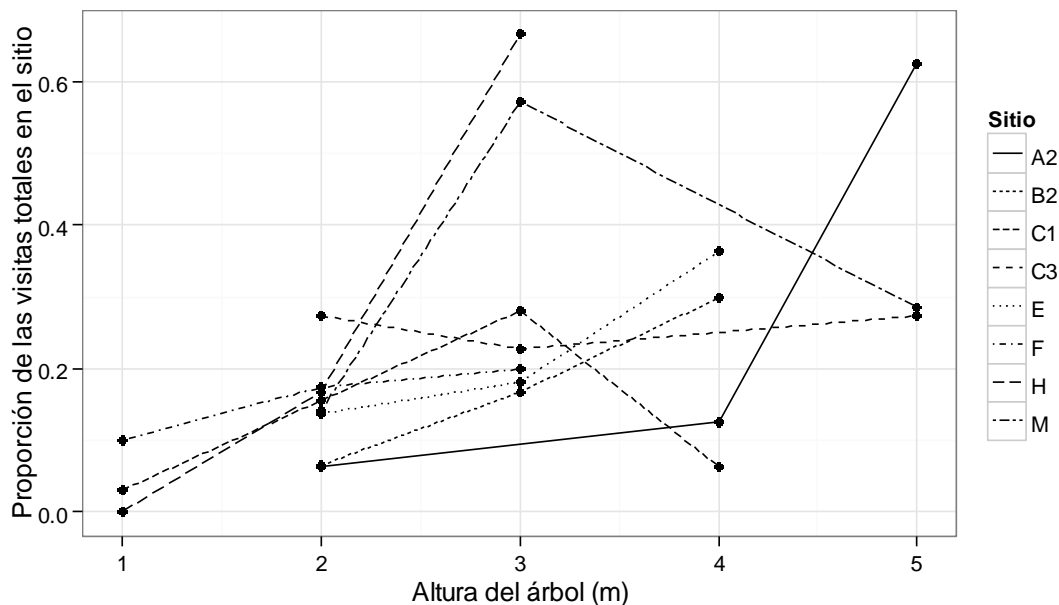


Figura 22. Proporción de visitas de aves registradas en ejemplares de *P. mahaleb* de distintos tamaños observados simultáneamente en cada sitio donde se realizaron los censos focales en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

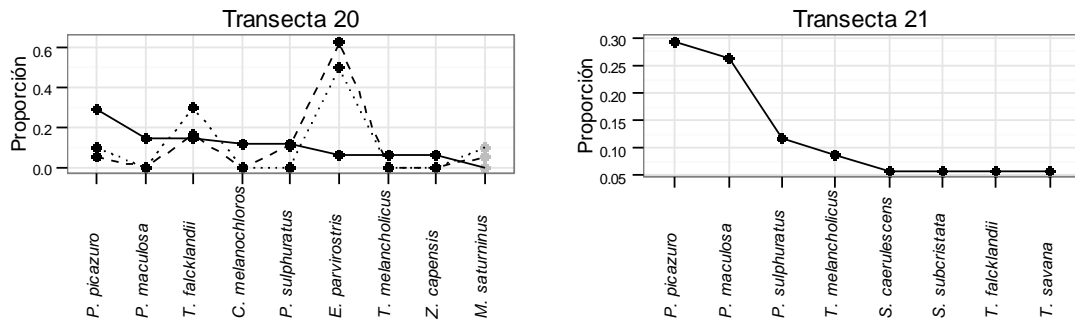
Efectividad específica de cada dispensor

El ensamble de aves frugívoras mostró una composición diferente en cada tipo de ambiente considerado, mostrando patrones similares en los datos obtenidos mediante transectas y puntos focales. Pese a que el número de visitas y de eventos de consumo resulta en general escaso, se describe a continuación la contribución relativa de cada especie en cada ambiente.

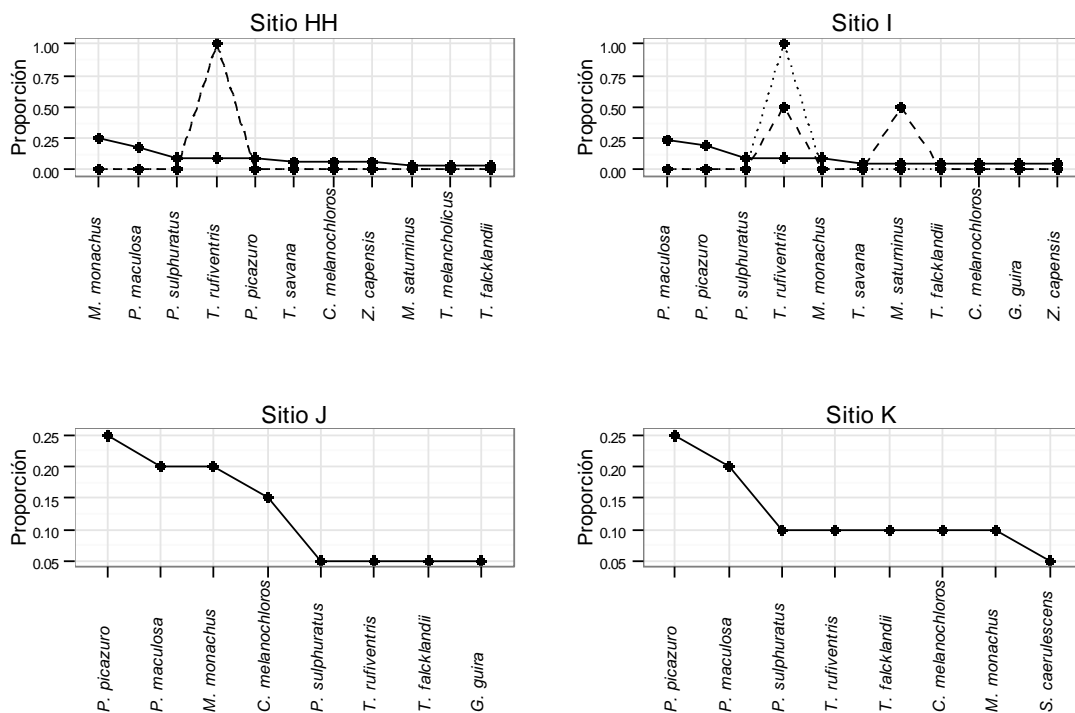
En las transectas ubicadas en ambientes cerrados dentro de bosques de otras especies leñosas (Figura 23, grupo A), se observó una dominancia de *P. picazuro* y *P. maculosa* (18,9 y 14,6 individuos/km; ES=2 y 6,1, respectivamente). *C. campestris* mostró una gran abundancia en la transecta 13 (12,9 individuos/km), tratándose de un bosque de pinos ubicado en medio de una matriz de pastizal alejado de arroyos. En aquellas transectas que se hallaban junto a un arroyo (transectas 20 y 21), se registró una abundancia intermedia de *P. sulphuratus*, *C. melanochloros*, *T. falcklandii* y *T. melancholicus* (entre 5 y 8 individuos/km, en promedio). En las transectas alejadas de arroyos (transectas 13 y 19), se registró una abundancia intermedia de *P. rubinus*, *T. savana*, *Z. capensis*, *M. saturninus* y *T. melancholicus* (entre 6 y 9 individuos/km, en promedio). La mayor cantidad de visitas y eventos de consumo registrados mediante transectas en estos ambientes correspondieron a *E. parvirostris* (30,6 visitas/km y 10,2 consumos/km), a pesar de ser una especie con una baja abundancia relativa (3,4 individuos/km en promedio). A su vez, se registraron consumos por *T. falcklandii*, *M. saturninus* y *P. picazuro* (3,4, 1,7 y 0,8 consumos/km, respectivamente). En los puntos focales ubicados en ambientes cerrados similares, las aves más abundantes resultaron ser *P. picazuro*, *P. maculosa* y *M. monachus* (9,4, 8,5 y 7,9 individuos/hectárea en promedio, ES=0,95, 0,95 y 2,8, respectivamente), y en segundo lugar *P. sulphuratus*, *T. rufiventris* y *C. melanochloros* (4 individuos/hectárea, ES=0,8, igual para las tres especies). Sin embargo, se registraron visitas únicamente por parte de *M. saturninus* (0,75 visitas/hora en promedio, ES=0,75) y *T. rufiventris* (1,1 visitas/hora, ES=0,72), con consumo de frutos sólo para este último (0,75 consumos/hora, ES=0,43).

Bosque cerrado

Transectas



Puntos focales



— Abundancia - - - - - Visitas Eventos de consumo

Figura 23. Proporción de abundancia, visitas y eventos de consumos registrados para cada especie de ave frugívora en poblaciones de *P. mahaleb* estudiadas mediante transectas y mediante puntos focales en ambientes cerrados conformados por bosques de otras especies leñosas de gran porte en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y la localidad de Villa Ventana. Se muestran la abundancia de aves y el número de visitas y de eventos de consumo detectados en las copas como proporción del total registrado en cada censo. Los puntos grises indican aquellas especies que fueron detectadas visitando copas o consumiendo frutos y no fueron registradas durante el censo de abundancia correspondiente.

En los recorridos ubicados en ambientes abiertos de pastizal en arroyos (Figura 24, grupo B) se observó una dominancia de *H. perspicillatus* (18 individuos/km, ES=2,8) que a su vez fue la especie con mayores registros de visitas a árboles (45,4 visitas/km, ES=9,4). *T. savana*, *M. saturninus*, *T. melancholicus*, *C. melanochloros*, *Z. capensis* y *P. sulphuratus*

ocuparon un segundo nivel de abundancia, con valores de entre cuatro y seis individuos/km. Entre estas, la mayor cantidad de visitas registradas correspondió a *M. saturninus*, *T. savana* y *P. sulphuratus* (33,7, 30,9 y 11,5 visitas/km, ES=3,1, 7,5, 5,7, respectivamente). Además se registraron muchas visitas de *S. subcristata* (34,1 visitas/km), que mostró un bajo nivel de abundancia (3,1 individuos/km en promedio). La máxima cantidad de eventos de consumo fueron registrados para *M. saturninus* (9,9 consumos/km, ES=2,9) y en segundo lugar para *G. guira*, *P. picazuro*, *S. subcristata*, *P. sulphuratus*, *T. savana* y *C. melanochloros* (5,8, 3,9, 3,1, 2,7, 2,4 y 2,3 consumos/km en promedio, respectivamente). En los puntos focales realizados sobre este tipo de ambiente, las especies más abundantes fueron *H. perspicillatus* y *T. savana* (4,5 y 4 individuos/ha, ES=0,94 y 0,61, respectivamente). *P. picazuro* y *M. monachus* mostraron una gran abundancia sólo en algunos de los sitios, conduciendo a altos niveles de densidad promedio, pero con gran variabilidad (2,6 individuos/ha ambas especies, ES=2,6 y 1,9, respectivamente). Una gran cantidad de especies mostraron niveles de abundancia de entre uno y dos individuos/ha, como fue el caso de *T. melancholicus*, *S. caeruleus*, *Z. capensis*, *P. sulphuratus*, *P. maculosa*, *M. saturninus*, *T. rufiventris*, *C. campestris* y *E. platensis*. En once de estas especies se registraron visitas a ejemplares de *P. mahaleb* y sólo en ocho de ellas se registraron eventos de consumo de frutos. *T. savana* y *H. perspicillatus*, siendo las más abundantes, mostraron también las frecuencias de visitas más altas (5,7 y 2,4 visitas/hora, ES=1,6 y 1,7, respectivamente). La mayor frecuencia de eventos de consumo correspondió a *T. savana* y a *E. platensis* (1,5 consumos/hora para ambas especies, ES=0,46 y 1,5, respectivamente) y en segundo lugar *H. perspicillatus* y *Z. capensis* (0,64 consumos/hora, ES=0,44, para ambas especies). El resto de los eventos de consumo corresponden a *P. sulphuratus*, *G. guira* y *S. subcristata*.

H. perspicillatus y *P. rubinus* mostraron una menor abundancia (9,5, 6,8, 4,1 y 2,3 individuos/km en promedio, respectivamente) ocupando a su vez una posición secundaria en la cantidad de visitas registradas (7,1, 7,5, 8,3 y 7,1 visitas/km en promedio, respectivamente). La mayor cantidad de eventos de consumo registrados en estos ambientes corresponde a *M. saturninus* y *Z. capensis* (6,3 y 5 consumos/km en promedio; ES=2,8 y 3,9, respectivamente). *E. parvirostris* y *T. savana* ocuparon una posición secundaria (4,3 y 3,1 consumos/km en promedio, respectivamente). Pese a que *P. maculosa* resultó una especie poco abundante (2,1 individuos/km, ES=2,1), se registraron, durante el segundo y tercer recorrido de las transectas, 3,5 visitas/km (ES=0,74) y todas significaron eventos de consumo (3,5 consumos/km, ES=0,74).

En los puntos focales realizados en ambientes de pastizal en valles abiertos con densidad moderada de árboles (Figura 25), las especies con mayor abundancia fueron *M. saturninus*, *H. perspicillatus* (tres individuos/hectárea para ambas especies, ES=0,85 y 1,33, respectivamente), *T. savana*, *Z. capensis* (dos individuos/hectárea para ambas especies, ES=0,73 y 0,51, respectivamente) y *P. picazuro* (1,7 individuos/hectárea, ES=0,95). Las visitas registradas correspondieron a cinco especies y sólo tres de estas registraron eventos de consumo. La mayor frecuencia de visitas corresponde a *Z. capensis* (4,5 visitas/hora, ES=1,82) y en menor frecuencia a *M. saturninus*, *H. perspicillatus* y *T. savana* (1,5 y 1,75 vistas/hora). *M. saturninus*, *Z. capensis* y *T. savana* fueron los únicos responsables de los eventos de consumo de frutos registrados en estos sitios (0,75, 0,5 y 0,25 consumos/hora, ES=0,51, 0,32 y 0,25, respectivamente).

Pastizal en valle con densidad moderada de árboles

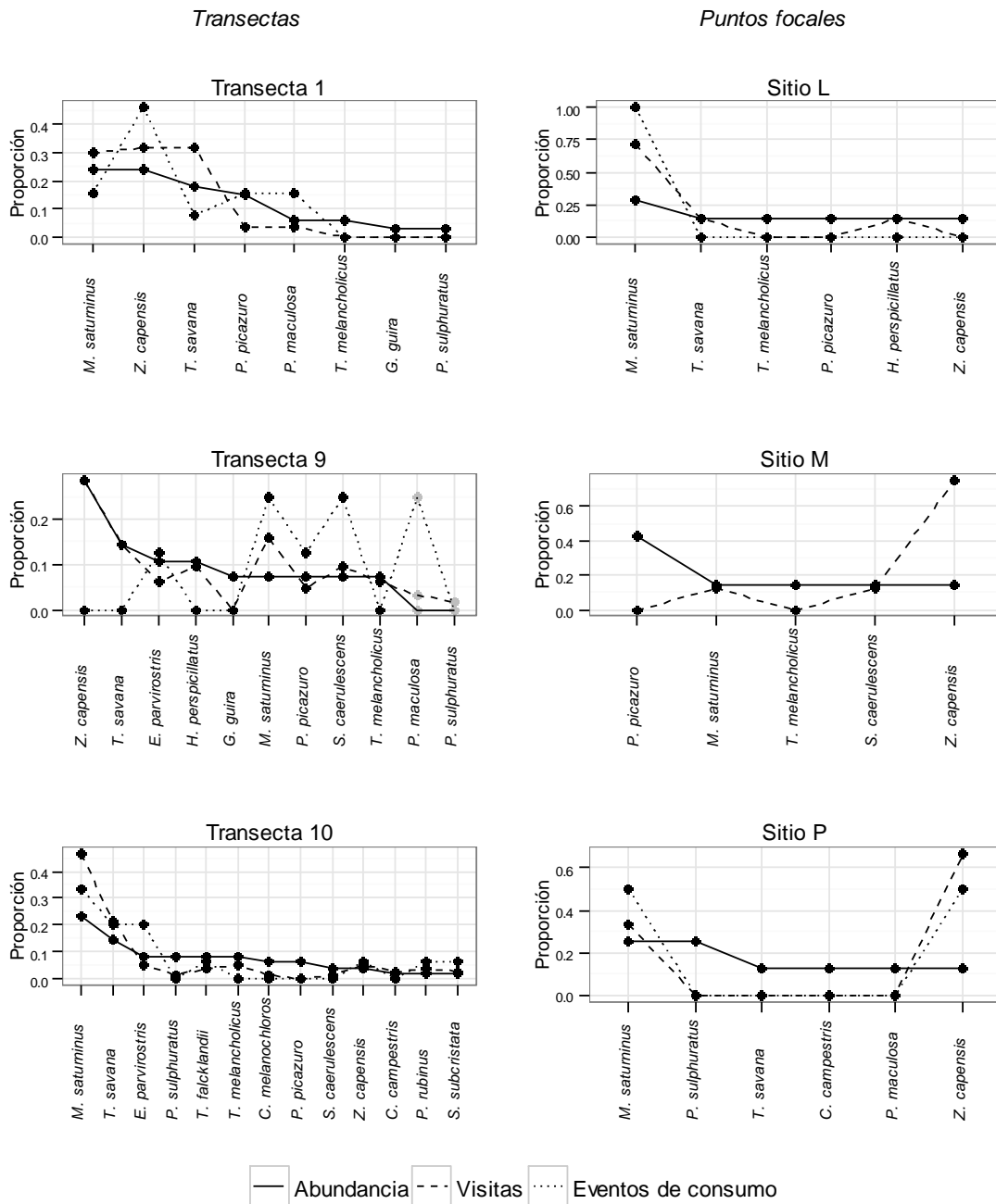


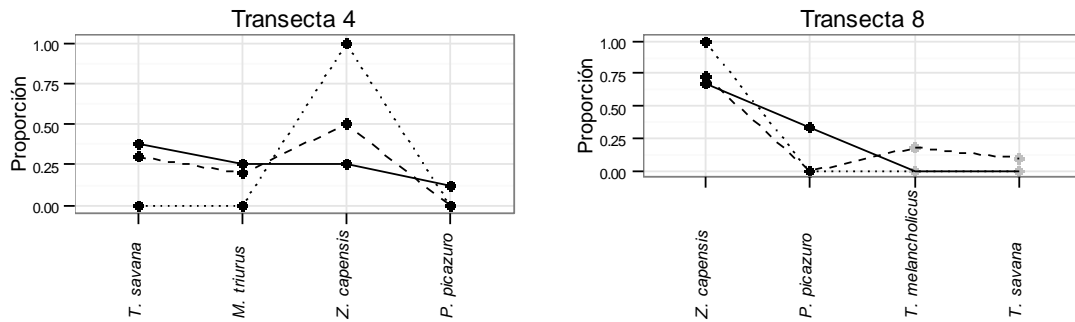
Figura 25. Proporción de abundancia, visitas y eventos de consumos registrados para cada especie de ave frugívora en poblaciones de *P. mahaleb* estudiadas mediante transectas y mediante puntos focales en ambientes de pastizal en valles abiertos con moderada densidad de árboles en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestran la abundancia de aves y el número de visitas y de eventos de consumo detectados en las copas como proporción del total registrado en cada censo. Los puntos grises indican aquellas especies que fueron detectadas visitando copas o consumiendo frutos y no fueron registradas durante el censo de abundancia correspondiente.

En aquellos recorridos realizados en pastizales con baja densidad de árboles ubicados en valles alejados de arroyos y de bosques cerrados (Figura 26, grupo C2) se observaron entre una y cuatro especies presentes: *Z. capensis*, *P. picazuro*, *T. savana* y *M. saturninus* (11,6, 7,5, 4,1 y 4,1 individuos/km, respectivamente). En estas transectas, *Z. capensis* mostró el máximo número de visitas observado (16 visitas/km) y de eventos de consumo (7,5 consumos/km), y

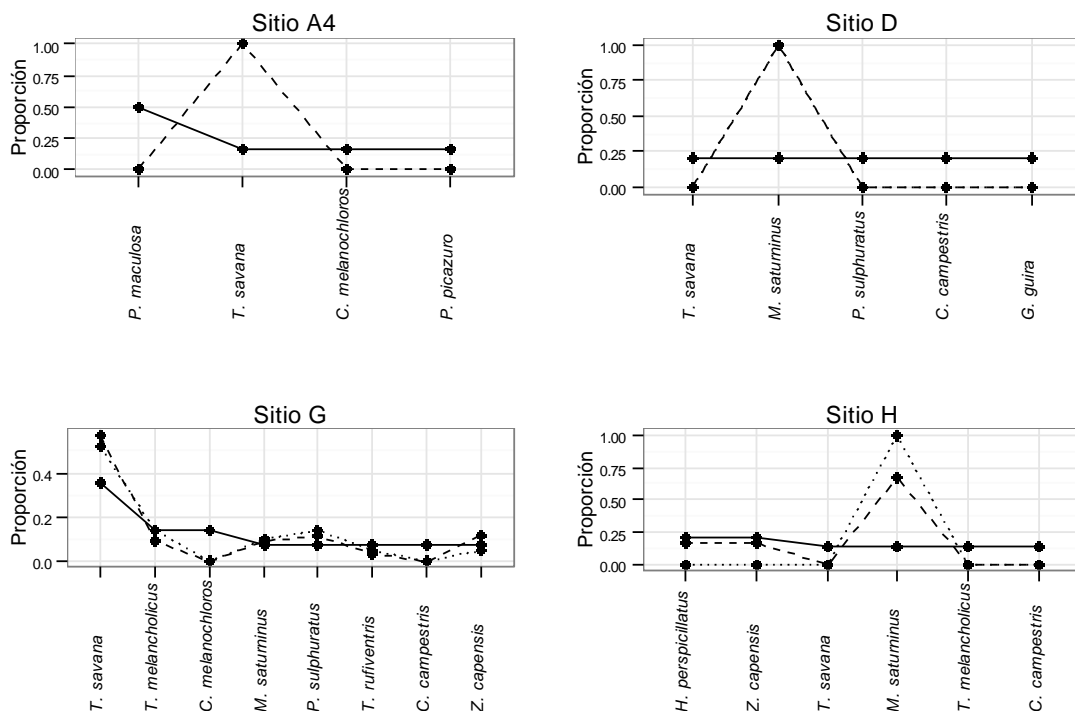
también se registraron visitas por parte de *M. saturninus* y *T. savana* (4,1 y 4,9 visitas/km). En cuatro de los sitios con pastizales en valles con baja densidad de árboles, las especies con mayor abundancia fueron *T. savana* y *Z. capensis* (2,5 y 2 individuos/ha, ES=0,95 y 1,15, respectivamente). Otras especies como *P. maculosa*, *M. saturninus*, *P. sulphuratus*, *C. melanochloros*, *C. campestris*, *G. guira* y *P. picazuro*, no fueron observadas en todos los censos y mostraron una abundancia promedio de entre 0,5 y 1 individuos/ha. Las visitas registradas en estos sitios corresponden a *M. saturninus*, *T. savana* y *Z. capensis* (4,5, 0,75 y 0,38 visitas/hora, ES=4,5, 0,43 y 0,38, respectivamente), de las cuales sólo *M. saturninus* y *T. savana* consumieron frutos, únicamente en uno de los sitios (0,75 y 0,38 consumos/hora, respectivamente).

Pastizal en valle con baja densidad de árboles

Transectas



Puntos focales



— Abundancia - - - - - Visitas Eventos de consumo

Figura 26. Proporción de abundancia, visitas y eventos de consumos registrados para cada especie de ave frugívora en poblaciones de *P. mahaleb* estudiadas mediante transectas y mediante puntos focales en ambientes de pastizal en valles abiertos con baja densidad de árboles en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestran la abundancia de aves y el número de visitas y de eventos de consumo detectados en las copas como proporción del total registrado en cada censo. Los puntos grises indican aquellas especies que fueron detectadas visitando copas o consumiendo frutos y no fueron registradas durante el censo de abundancia correspondiente.

A lo largo de las 11 transectas recorridas, se registraron en total 78 eventos de consumo de los cuales el 67,9% correspondió a *M. saturninus*, *Z. capensis*, *E. parvirostris* y *T. savana* (Tabla 18). Por otro lado, se registraron 60 eventos de consumo en los 23 puntos focales de los cuales el 68,3% correspondieron a *T. savana*, *M. saturninus*, *E. platensis* y *Z. capensis* (Tabla 19).

Especie	Porcentaje de consumos
<i>M. saturninus</i>	25,6%
<i>Z. capensis</i>	21,8%
<i>E. parvirostris</i>	11,5%
<i>T. savana</i>	9%
<i>P. maculosa</i>	6,4%
<i>P. picazuro</i>	6,4%
<i>P. sulphuratus</i>	5,1%
<i>T. falcklandii</i>	5,1%
<i>S. subcristata</i>	3,8%
<i>S. caerulescens</i>	2,6%
<i>H. perspicillatus</i>	1,3%
<i>P. rubinus</i>	1,3%

Tabla 18. Especies de aves frugívoras registradas consumiendo frutos de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist a través de censos en transectas, indicando el porcentaje del total de eventos de consumo de frutos registrado en todos los recorridos en conjunto.

Especie	Porcentaje de consumos
<i>T. savana</i>	33,3%
<i>M. saturninus</i>	13,3%
<i>E. platensis</i>	11,7%
<i>Z. capensis</i>	10%
<i>P. sulphuratus</i>	6,7%
<i>T. melancholicus</i>	5%
<i>T. rufiventris</i>	5%
<i>H. perspicillatus</i>	5%
<i>S. subcristata</i>	3,3%
<i>E. parvirostris</i>	3,3%
<i>G. guira</i>	3,3%

Tabla 19. Especies de aves frugívoras registradas consumiendo frutos de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist a través de censos focales, indicando el porcentaje del total de eventos de consumo de frutos registrado en todos los sitios en conjunto.

La correlación entre la frecuencia de visitas y la abundancia de las distintas especies resultó significativa sólo en dos de los censos analizados. Por otro lado, la frecuencia de consumo de frutos para cada especie de ave mostró una correlación estadísticamente significativa con su correspondiente frecuencia de visitas en todos los censos. Finalmente, la cantidad de eventos de consumo registrados para cada especie se correlacionó significativamente con su abundancia en el ambiente sólo en tres de los sitios analizados, todos ubicados en ambientes abiertos de pastizal, los que también mostraron un valor alto de correlación entre visitas y consumos (Tabla 20).

Grupo	Estación	Abundancia-Visitas	Visitas-Consumos	Abundancia-Consumos
Grupo A – Bosque cerrado	HH	0,01 ^(ns)	0,99 ^(**)	0,01 ^(ns)
	A2	0,32 ^(ns)	0,79 ^(*)	0,55 ^(ns)
	A3	0,16 ^(ns)	0,88 ^(**)	-0,08 ^(ns)
Grupo B – Pastizal en arroyo	B1	0,68 ^(ns)	0,99 ^(**)	0,75 ^(ns)
	C1	-0,46 ^(ns)	0,88 ^(**)	-0,34 ^(ns)
	C3	0,65 ^(ns)	0,87 ^(*)	0,75 ^(*)
Grupo C1 – Pastizal en valle con densidad moderada	L	0,97 ^(**)	0,97 ^(**)	0,99 ^(**)
	P	0,01 ^(ns)	0,93 ^(*)	0,25 ^(ns)
Grupo C2 – Pastizal en valle con baja densidad	G	0,89 ^(**)	0,98 ^(**)	0,90 ^(**)
	H	0,01 ^(ns)	0,95 ^(**)	-0,32 ^(ns)

Tabla 20. Coeficientes de correlación de Pearson entre la abundancia, y el número de visitas y de consumo de frutos registrados para las distintas especies de aves en cada sitio donde se llevaron a cabo censos focales sobre ejemplares de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Entre paréntesis se muestra el nivel de significancia de la correlación (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ^{ns} = $p > 0,05$).

A lo largo de los recorridos realizados durante las distintas temporadas de muestreo, se registraron nidos construidos sobre individuos de *P. mahaleb* correspondientes a ocho especies de aves (Tabla 21).

Especie	Alturas de los árboles (m)	Altura del nido (m)		N
		Promedio (ES)	Rango	
<i>Zenaida auriculata</i> (Torcaza)	2 a más de 6	2,2 (0,15)	1,2 – 3	11
<i>Patagioenas picazuro</i> (Paloma picazuro)	4 a 6	2	2	1
<i>Anumbius annumbi</i> (Leñatero)	4 a 6	2,5 (0,5)	2 - 3	2
<i>Tyrannus savana</i> (Tijereta)	2 a 6	2,4 (0,2)	1,9 - 5	15
<i>Serpophaga subcristata</i> (Piojito común)	2 a 4	1,5	1,5	1
<i>Mimus triurus</i> (Calandria real)	Más de 6	5	5	1
<i>Mimus saturninus</i> (Calandria grande)	Menos de 1 a más de 6	1,62 (0,19)	0,5 - 5	31
<i>Sporophila caerulea</i> (Corbatita común)	Menos de 1	1,3 (0,3)	1 – 1,6	2

Tabla 21. Nidos de distintas especies de aves que se observaron sobre individuos de *Prunus mahaleb* en poblaciones del Parque Provincial Ernesto Tornquist.

Variabilidad en la abundancia de aves frugívoras a lo largo de la temporada de fructificación

La abundancia de todas las aves frugívoras no es constante a lo largo de la temporada, hallándose diferentes grados de variabilidad temporal. En aquellas transectas recorridas durante la temporada estival 2009-2010 que se encontraban en pastizales con alta densidad de árboles, las aves más abundantes fueron *T. savana* (24,8 individuos/km, ES= 8,4), *M. saturninus* (20,1 individuos/km, ES= 6,8) y *Z. capensis* (11,4 individuos/km, ES= 2,1, Tabla 22). Por otro lado, en las transectas ubicadas en pastizales cercanos a arroyos se observó una dominancia de *H. perspicillatus* (34,8 individuos/km, ES=9,9) y en segundo término, de *T. savana*. La abundancia de estas especies se mantuvo en niveles altos a lo largo de toda la temporada, mostrando coeficientes de variación temporal bajos en todos los recorridos (CV en Tabla 22, diagramas de cajas en Figura 27). *P. picazuro*, *P. maculosa*, *C. melanochloros*, *C. campestris* y *T. melancholicus* se encuentran entre las especies con mayores fluctuaciones de abundancia a lo largo de la temporada, con coeficientes de variación superiores al 100% (Tabla 22). Se observó una intermitencia similar en *G. guira* y *E. parvirostris*. Entre las especies más abundantes, *Z. capensis* mostró una gran abundancia en ambientes de pastizal alejados de arroyos, con una baja variación temporal, mientras que cerca de los arroyos mostró una abundancia menor, cercana a la mitad, con una variabilidad mucho mayor. Por otro lado, *H. perspicillatus* mostró una gran abundancia en cercanía de arroyos, con muy baja variabilidad temporal, mientras que, por el contrario, en pastizales alejados de arroyos su abundancia se

redujo aproximadamente diez veces, mostrando una variabilidad temporal mucho mayor (Tabla 22).

<i>Pastizal en valles (grupo C1)</i>				<i>Pastizal en arroyo (grupo B)</i>			
Especie	Abundancia (N/km)	ES	CV (%)	Especie	Abundancia (N/km)	ES	CV (%)
<i>T. savana</i>	24,8	8,4	38,2	<i>H. perspicillatus</i>	34,9	9,9	22,8
<i>M. saturninus</i>	20,1	6,8	63,9	<i>T. savana</i>	10,4	1,5	45,8
<i>Z. capensis</i>	11,4	2,2	50,7	<i>G. guira</i>	9,1	-	-
<i>P. rubinus</i>	6,6	3,9	63,6	<i>C. campestris</i>	6,8	2,6	147,8
<i>T. melancholicus</i>	6,1	4,9	123,7	<i>M. saturninus</i>	6,7	1,2	45,2
<i>P. picazuro</i>	4,6	2,8	168,2	<i>Z. capensis</i>	5,9	1,3	100,4
<i>P. maculosa</i>	4	4	143,3	<i>S. caerulescens</i>	5,7	3,5	101,7
<i>E. platensis</i>	3,8	-	42,6	<i>T. falcklandii</i>	4,6	-	28,3
<i>P. sulphuratus</i>	3,8	2,7	77	<i>P. picazuro</i>	4,4	3,3	160,1
<i>T. falcklandii</i>	3,7	2,0	57,7	<i>P. sulphuratus</i>	4,1	1,4	101,9
<i>M. triurus</i>	3,4	1,3	50,8	<i>C. melanochloros</i>	2,3	2,3	135,6
<i>E. parvirostris</i>	3,3	0,5	-	<i>T. melancholicus</i>	2,1	1,6	127,6
<i>H. perspicillatus</i>	3,1	1,2	122,6	<i>S. subcristata</i>	1,7	1,7	116,6
<i>C. campestris</i>	1,9	0,6	176,9	<i>P. maculosa</i>	1,1	1,1	126,2
<i>S. caerulescens</i>	1,9	0,5	119,6				
<i>C. melanochloros</i>	1,1	1,1	126,7				
<i>S. subcristata</i>	0,9	0,5	185				

Tabla 22. Abundancia relativa y variación temporal promedio para especies de aves frugívoras en cinco transectas recorridas seis veces sucesivas en poblaciones de *P. mahaleb* del Parque Provincial Ernesto Tornquist a lo largo de la temporada 2009-2010.

Composición del ensamble a lo largo de la temporada

C1 - Pastizal con alta densidad de árboles

B - Pastizal en arroyo

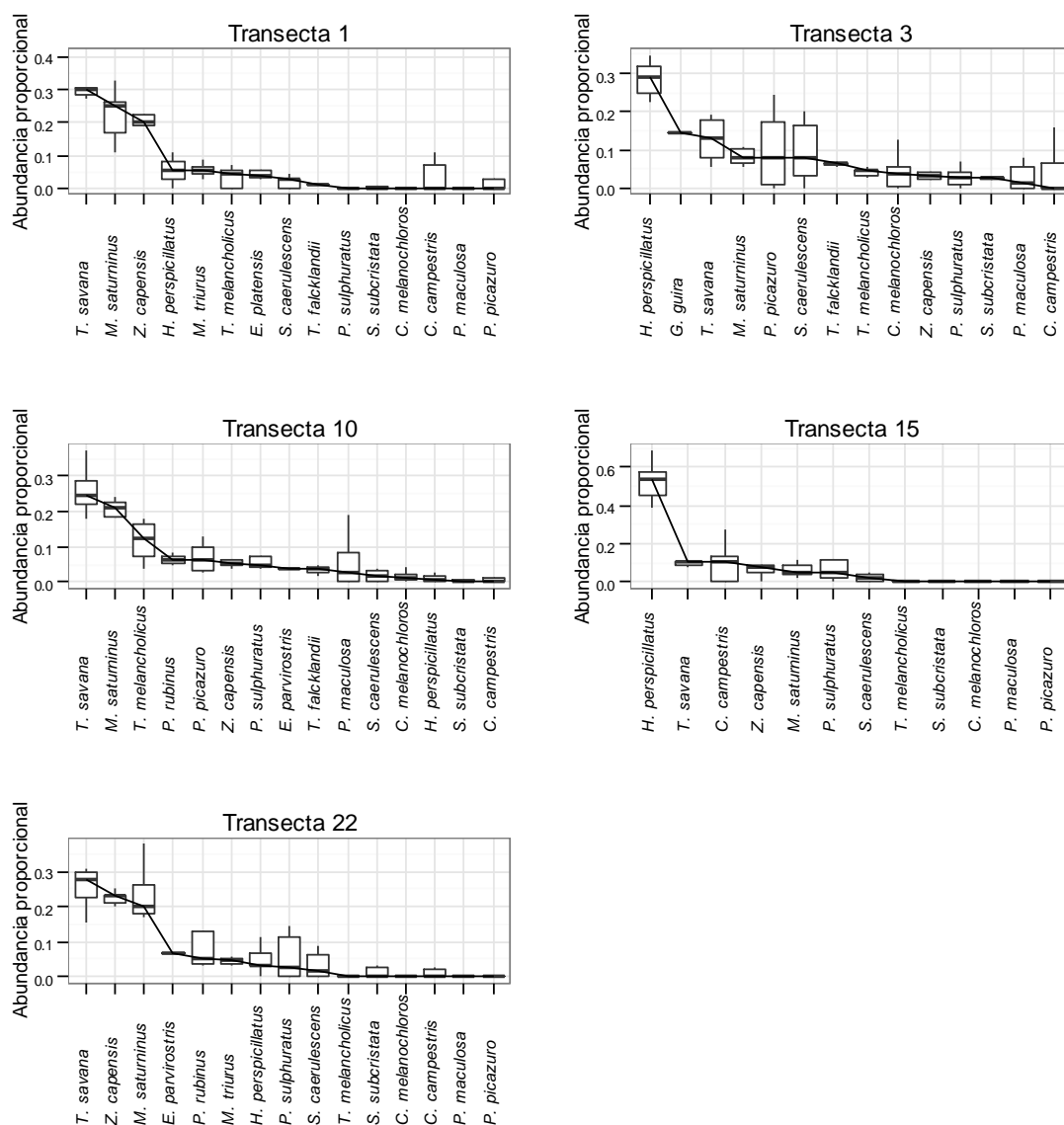


Figura 27. Composición del ensamble de aves frugívoras en poblaciones de *P. mahaleb* ubicadas en ambientes de pastizal sobre valles con alta densidad de árboles (transectas 1, 10 y 22) y en pastizales ubicados junto al cauce de arroyos (transectas 3 y 15), censadas sucesivamente a lo largo de la temporada de fructificación 2009-2010 en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. El diagrama indica mediana, cuartiles y rango de las abundancias relativas para cada especie obtenidas en seis censos sucesivos a lo largo de la temporada. Las especies fueron rankeadas por la mediana.

Los mamíferos como dispersores de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Estudio del comportamiento de los mamíferos

Se observaron individuos de *Lycalopex gymnocercus* (zorro gris pampeano), *Equus caballus* (caballo cimarrón), *Capra hircus* (cabra doméstica) y *Dama dama* (ciervo dama), consumiendo frutos de *P. mahaleb* directamente de las ramas, observando también el consumo de material vegetativo por parte de las últimas tres especies. Se observaron además

individuos de *Sus scrofa* (jabalí), así como de zorro gris pampeano, consumiendo frutos del suelo, bajo la copa de los árboles. Por otra parte, se recibieron comentarios personales de habitantes de la localidad de Villa Ventana sobre avistajes de individuos de *Didelphis albiventris* (comadreja común) ingiriendo frutos de *P. mahaleb* en las copas de los árboles. En numerosas ocasiones se hallaron grupos de carozos rotos con signos de predación por roedores, formando pequeños grupos en roquedales (observaciones casuales en el campo y durante los ensayos de germinación a campo, Capítulo 3).

Análisis de las heces de mamíferos

Se hallaron signos de consumo de frutos en las heces de zorro gris pampeano, caballo cimarrón, cabra doméstica, ciervo dama y jabalí, ya sea por su coloración, como por la presencia de carozos enteros o de restos de carozos rotos (Lámina 6). Además, dentro del área de estudio se observaron pilas de excremento de guanaco (*Lama guanicoe*, n=5) y heces de liebre europea (*Lepus europaeus*, n=4) con restos de carozos de *P. mahaleb*, sin que contuvieran carozos enteros. En el 88,2% (n=34) de las heces de jabalí halladas en el campo con signos de consumo de *P. mahaleb*, se observaron sólo restos de carozos rotos. Sólo el 11,7% mostró entre uno y diez carozos sanos. Todas las heces de cabra doméstica (n=15) y de ciervo dama (n=12) observadas contenían restos de carozos rotos, hallando sólo uno y tres carozos enteros en el 33,3% y 25% de las heces observadas, respectivamente. No se hallaron heces de caballo cimarrón con restos de carozos reconocibles a simple vista. Por el contrario, se encontraron grandes cantidades de carozos enteros en las heces de zorro gris pampeano.

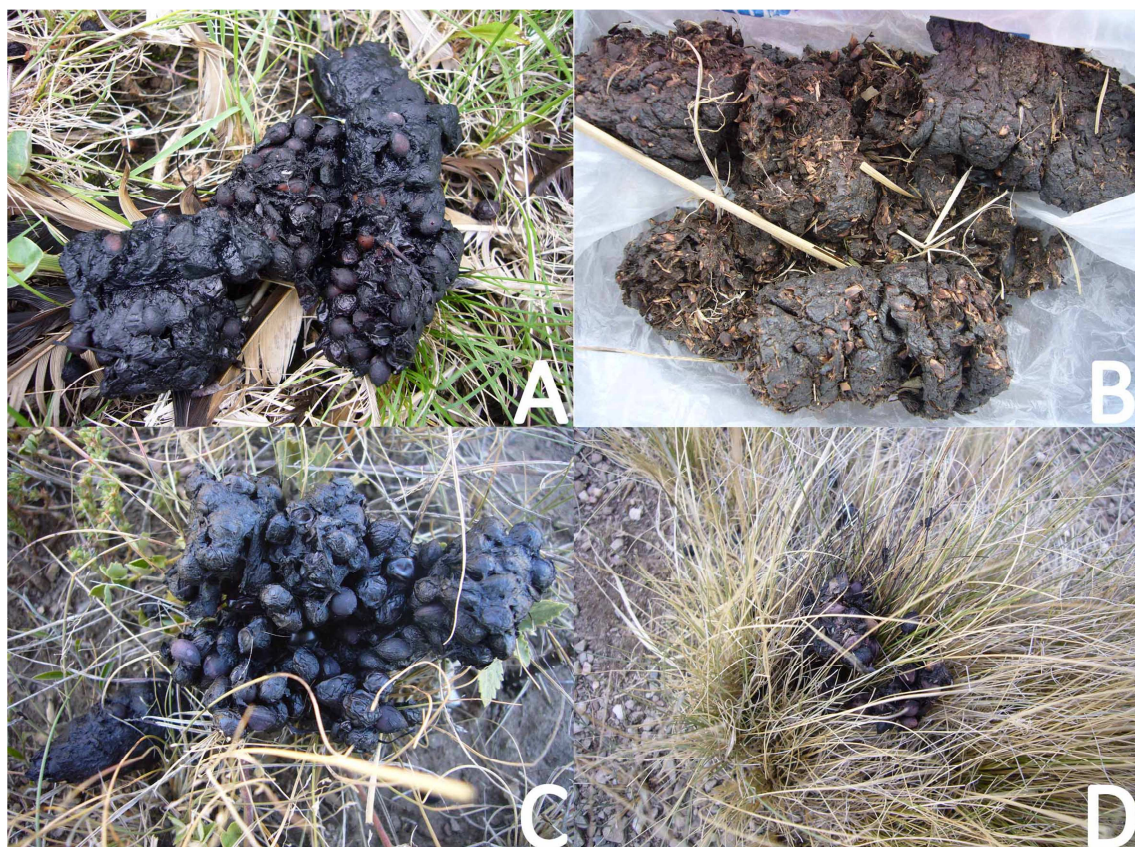


Lámina 6. Heces de mamíferos con carozos y restos de pulpa de *P. mahaleb* hallados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se pueden observar heces de *Lycalopex gymnocercus* (zorro gris pampeano, A, C y D) *Sus scrofa* (jabalí, B). La imagen D muestra una hez de zorro depositada dentro de una mata de pasto.

El número de carozos contenidos en una hez de zorro gris pampeano varió entre cero (algunas que sólo mostraron coloración morada sin carozos) y 546 (media=102,3, mediana=83, n=178, Figura 28). El volumen ocupado por los carozos en el total de cada hez varió entre 5,3% y 95,5% (media=60,7%, ES= 6,9%, n=17). El 45% (n=80) de las heces analizadas detalladamente, mostraron restos de endocarpo roto que equivaldrían a una cantidad de carozos que representó entre un 0,2% y un 4,8% del total de carozos contenidos en la hez (media=1,8%, n=36). El máximo número de carozos rotos estimados en una hez fue de 11.

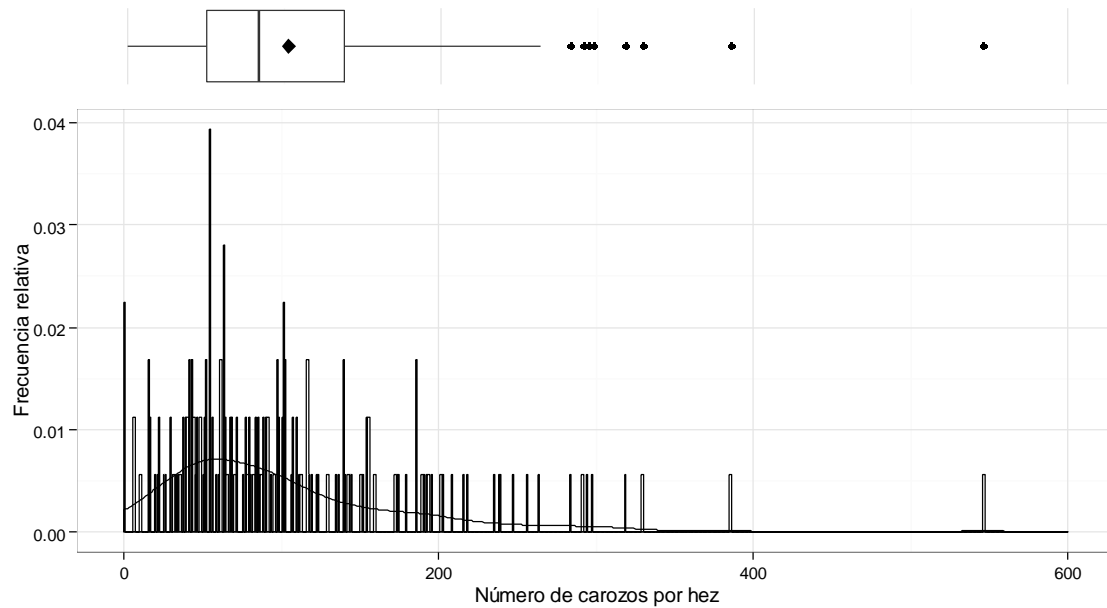


Figura 28. Número de carozos de *P. mahaleb* hallados en 178 heces de *Lycalopex gymnocercus* recolectadas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist que mostraban indicios de su consumo. La línea negra indica la distribución de densidad. En el margen superior el diagrama indica mediana, cuartiles, rango, *outliers* (puntos negros) y el valor medio (rombo negro).

En tres temporadas consecutivas (entre 2009 y 2012) se observó que, sobre una base de esfuerzo similar en los recorridos diarios (entre cuatro y siete km), el número de heces con indicios de consumo de *P. mahaleb* y con menos de tres días de antigüedad que eran halladas en cada jornada fue mayor sobre el final de la temporada de fructificación (segunda mitad de enero) que al inicio. En la Figura 29 se muestra esta información combinada con curvas de referencia sobre la disponibilidad promedio de frutos en las copas y en el suelo de los árboles con el fin de evidencias posibles patrones temporales de consumo (ver Capítulo 1, *Fenología y variación temporal en la oferta de frutos*, p. 40, Figura 4).

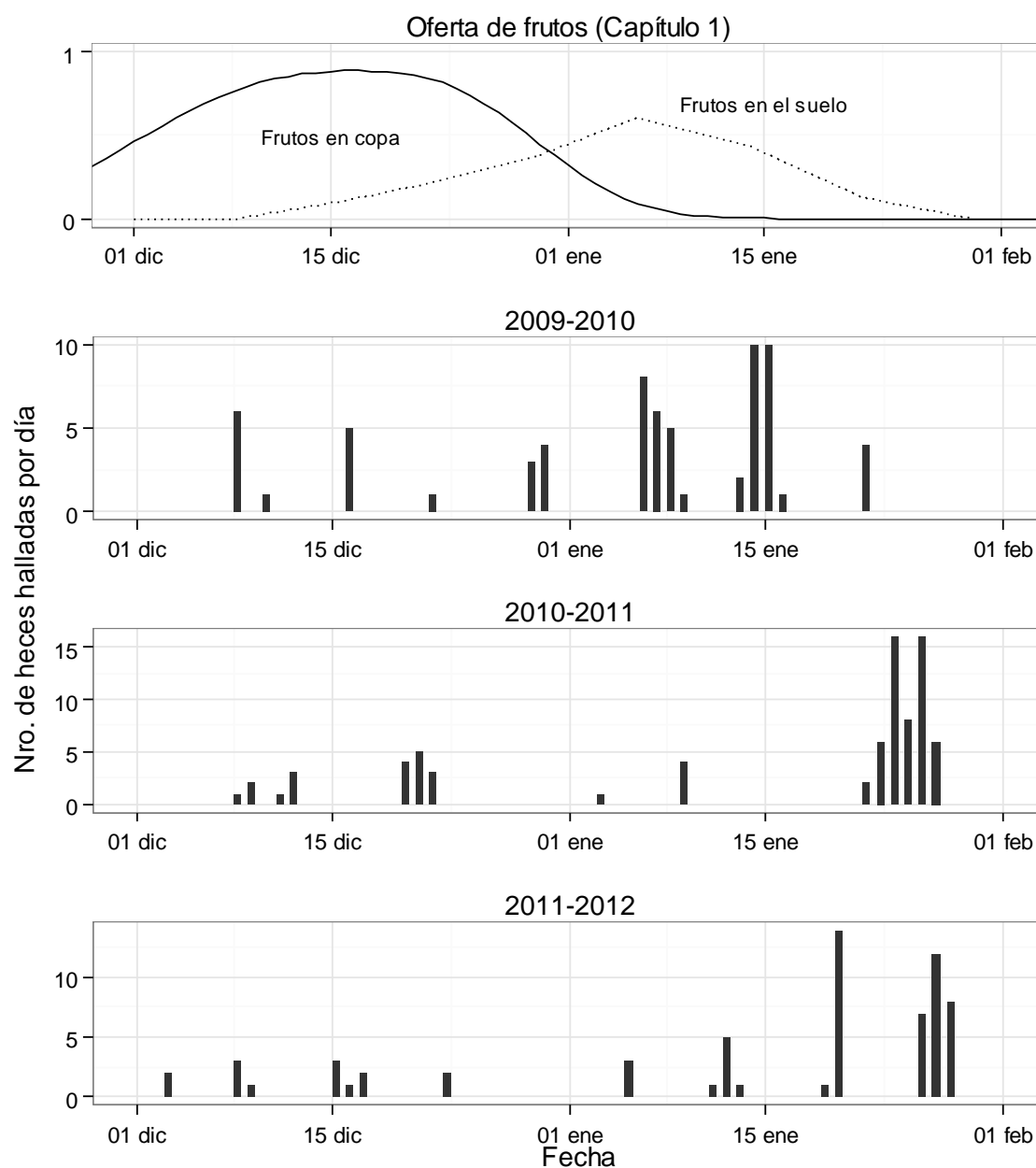


Figura 29. Variación en el número de heces de *Lycalopex gymnocercus* con carozos de *P. mahaleb* a lo largo de la temporada de fructificación en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. En la parte superior se muestra, a modo de referencia, la disponibilidad promedio de frutos en las copas y en el suelo de ocho árboles estudiados durante la temporada 2009-2010 (ver Capítulo 1, *Fenología y variación temporal en la oferta de frutos*, p. 40, Figura 4). Los valores de registro diario corresponden a recorridos a pie sobre una base de esfuerzo equivalente (entre cuatro y siete km).

La mayor parte de las heces de zorro con frutos de *P. mahaleb* fueron encontradas en ambientes de pastizal abierto (75,5%, Figura 30). Un 11,3% fue hallado bajo la copa de ejemplares de *P. mahaleb* y un 7,3% fue hallado en bosques cerrados de otras leñosas. Raramente fueron halladas en pastizales intermedios, roquedales o arbustales (5,8%). En cuanto a las condiciones locales que circundaban a cada hez, el 53,7% y el 5,4% de las heces se hallaron asociadas a una mata de pasto (ver Lámina 6D) o a un arbusto, respectivamente, y el 35,5% fue hallado sobre suelo desnudo. Por otro lado, el 71% de las heces fue encontrado

sobre senderos marcados por caballos cimarrones y el 5,4% directamente sobre pilas de excremento de estos herbívoros (Figura 30). El 4,6% de las heces fue hallado sobre una hez de zorro más antigua (de la misma temporada o anterior).

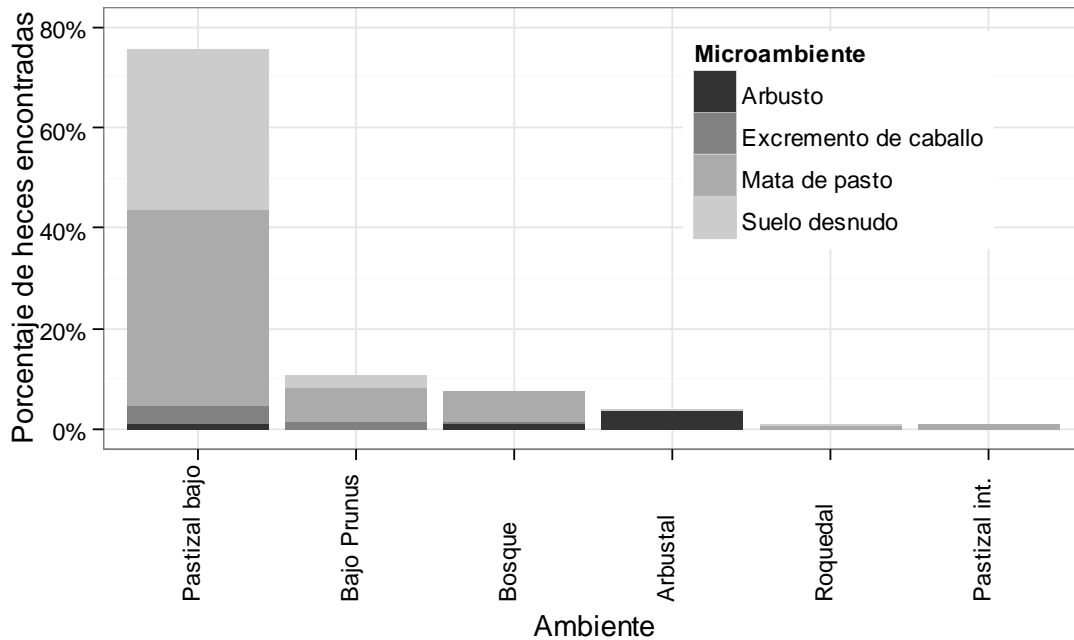


Figura 30. Condiciones ambientales de los sitios donde se hallaron las heces depositadas por zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) con carozos de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Número total de observaciones=205.

La mayor parte (75%, n=205) de las heces de zorro con carozos de *P. mahaleb* se hallaron a menos de 50 m de distancia de un árbol maduro (con frutos y un diámetro basal de tronco mayor de 8 cm), resultando en una distancia mínima promedio de dispersión de 46,4 m. Sin embargo, se registraron también distancias de varios cientos de metros y un valor máximo de 1091 m al árbol maduro más cercano (Figura 31).

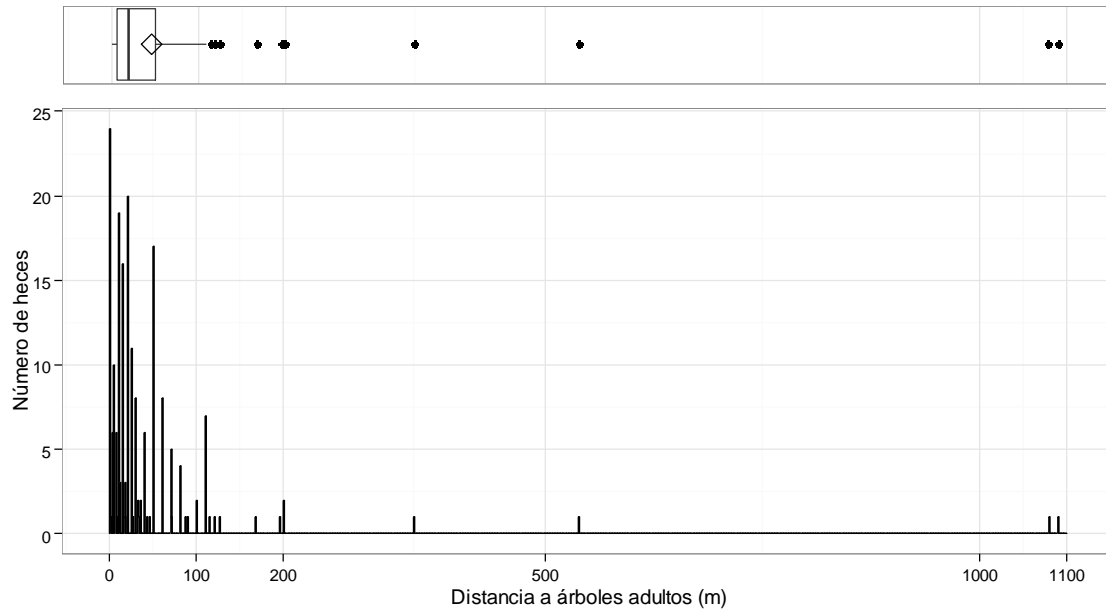


Figura 31. Distancias entre heces de *Lycalopex gymnocercus* conteniendo carozos o restos de pulpa y los ejemplares adultos de *P. mahaleb* más cercanos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. En el margen superior el diagrama indica mediana, cuartiles, rango, outliers (puntos negros) y el valor medio (rombo negro). Número total de observaciones=205.

Las hormigas cortadoras como dispersoras de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Durante las temporadas 2009-2010 y 2010-2011, se estudiaron 20 nidos de hormigas de la especie *Acromyrmex lundii* con una gran cantidad de carozos de *P. mahaleb* en sus entradas y caminos (ver Lámina 10 en el Capítulo 3). Las hormigas fueron observadas trasladando frutos maduros, frutos verdes y carozos con restos de pulpa desde debajo de las copas de los árboles hacia el hormiguero. En algunas ocasiones se observaron obreras alimentándose de los frutos durante el traslado. En las bocas de los hormigueros se encontraron entre 50 y 500 carozos de *P. mahaleb* sin pulpa, con su superficie totalmente limpia y, en muchos casos, cáscaras rotas con signos de predación por roedores u otros animales. Siguiendo la trayectoria de las hormigas hasta el árbol de donde extraían los carozos, se determinó que los carozos provenían, en todos los casos, de árboles maduros grandes (diámetro basal de tronco mayor de 10 cm) y que los hormigueros se hallaban ubicados debajo de la copa (0 m) o a distancias de hasta 25 m (Figura 32). Todos los hormigueros se encontraban en terrenos planos con suelos profundos, cercanos al borde de pastizales intermedios de *Paspalum quadrifarium*. En aquellos hormigueros que fueron monitoreados durante diciembre de 2010, la tasa de acumulación diaria de carozos en su entrada varió entre 0 y 77 carozos por día (25,06 carozos/día en promedio, ES=2,02). En los meses de diciembre y enero se detectó una menor cantidad de nidos activos a pesar de mantener esfuerzos de muestreo similares.

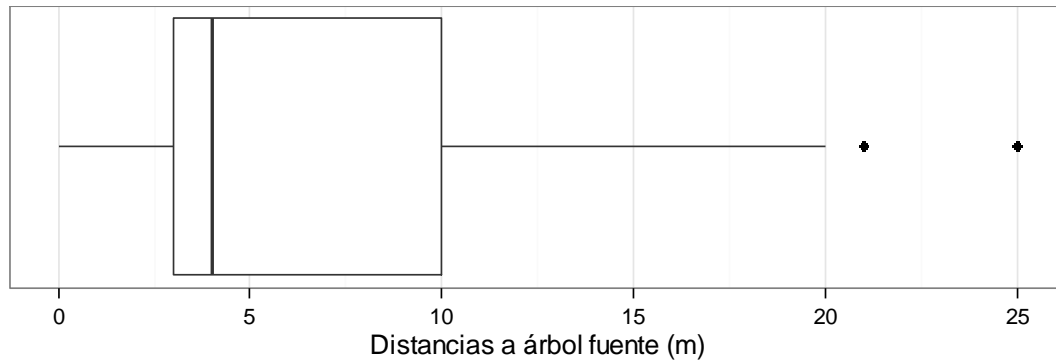


Figura 32. Distancias entre los nidos de *Acromyrmex lundi* con carozos de *P. mahaleb* y el árbol fuente en 20 hormigueros estudiados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. El diagrama indica mediana, cuartiles, rango y *outliers* (puntos negros).

Discusión

Las aves como dispersoras de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Comportamientos de las aves frugívoras y manipulación de los frutos

El ensamble de aves que consumen frutos de *P. mahaleb* en el área de estudio es numeroso (24 especies) e incluye aves pertenecientes a diversos grupos taxonómicos. Estas aves poseen características ecomorfológicas, fisiológicas y comportamentales muy variadas y proveen a la especie de servicios de dispersión aparentemente muy diferentes. Se identificaron especies que actuarían como dispersores legítimos (seis confirmadas mediante el análisis de sus restos digestivos y otras siete observadas consumiendo frutos enteros), consumidores de pulpa (cinco), consumidores de pulpa que ocasionalmente dispersan semillas (cuatro) y un predador de semillas. Un ensamble de frugívoros con características similares ha sido reportado para el rango nativo de *P. mahaleb* (28 especies) conteniendo entre ellas, dispersores legítimos (16), consumidores de pulpa (seis) y consumidores de pulpa que actúan también como dispersores ocasionales (tres, Jordano & Schupp 2000). Se sabe que el tamaño corporal y la forma del pico condicionan el tipo de comportamiento frugívoro de las aves (Herrera 1984a), así como la intensidad de la frugivoría (Jordano 2000). Sin embargo, Herrera (1984a) encontró que el tipo de comportamiento frugívoro que muestran las aves en el Mediterráneo varía a lo largo de un continuo sin límites claros entre las categorías de dispersor de semillas, consumidor de pulpa, predador de semillas y aves no frugívoras, y que el comportamiento en la copa y el tratamiento ejercido sobre las semillas pueden variar considerablemente según las condiciones ambientales y la edad y situación particular de cada individuo (Jordano 2000; Schupp 1993).

Mientras 13 de las especies de aves frugívoras identificadas en esta tesis ingieren mayormente el fruto entero sin destruir las semillas, se hallaron indicios de destrucción por parte de *P. picazuro*. Este comportamiento ya ha sido reportado para la especie consumiendo frutos de otras plantas en relictos de selva subtropical de Argentina (Montaldo 2000; 2005). En contraste, la otra especie de paloma registrada consumiendo frutos en esta tesis, *P. maculosa*, defeca carozos enteros, sin daños evidentes, del mismo modo que *Columba palumbus* lo hace con *P. mahaleb* en su rango nativo de distribución donde se comporta como un dispersor legítimo (Jordano & Schupp 2000). Como se mencionó anteriormente, las semillas de *P. mahaleb* se encuentran cubiertas de un endocarpo que resultaría lo suficiente duro para soportar el paso a través del tracto digestivo de *P. maculosa*, pero no el de *P. picazuro*. Un

tratamiento diferente sobre los carozos en el tracto digestivo de estas especies (efecto diferencial de enzimas digestivas, tiempo de permanencia en el tracto digestivo, diferencias anatómicas en el estómago muscular) podrían explicar estas diferencias.

Un conjunto de aves de pequeño tamaño corporal (*Z. capensis*, *H. perspicillatus* hembra, *E. parvirostris* y *P. rubinus*) mostró una alternancia de comportamientos, consumiendo a veces sólo la pulpa y otras veces, el fruto entero. Esta alternancia entre el consumo de fruto entero y sólo de la pulpa ha sido reportada anteriormente, tanto para aves que se alimentan de *P. mahaleb* (Jordano & Schupp 2000), como para especies que consumen frutos de otras plantas (Jordano 2000; Rey & Gutiérrez 1996). Se postula que esta alternancia de comportamientos depende principalmente de las variaciones intraespecíficas en la relación entre el tamaño del fruto respecto del ancho del pico, lo que incide directamente sobre el costo de manipulación y la factibilidad de su ingestión (Jordano 2000; Rey & Gutiérrez 1996). Los frutos que se hallan por debajo de un determinado tamaño, respecto del ancho del pico, pueden ser ingeridos junto con el carozo, mientras que aquellos que superan estas dimensiones reciben otro tratamiento (Rey & Gutiérrez 1996). Esto podría tener una relevancia particular en especies con alta variabilidad en el tamaño de frutos y carozos, como se reporta para *P. mahaleb* en el capítulo 1 de esta tesis. Pese a que en este grupo de aves la dispersión resulte una situación eventual, de baja frecuencia, no hay que descartar su importancia dentro del ensamble de dispersores, ya que otros componentes cuantitativos, como la abundancia y frecuencia de visitas a nivel local, pueden aumentar su efectividad como dispersores (Rey & Gutiérrez 1996; Schupp *et al.* 2010). Además, estas aves en ocasiones dejan caer los frutos de sus picos debido a una dificultad de manipulación, pudiendo estos caer en zonas circundantes cuando son acarreados fuera de la copa para la ingestión de la pulpa. Como fue demostrado en esta tesis, y reportado en trabajos anteriores (Jordano 2000), la manipulación del fruto en el pico y la caída de la semilla puede actuar, efectivamente, como un mecanismo de dispersión no endozoocórico a corta distancia (Vander Wall 2010).

Las visitas de aves frugívoras a las copas de *P. mahaleb* registradas en esta tesis, resultaron, en general, de corta duración, aunque se observaron visitas prolongadas en algunas especies que luego de ingerir frutos permanecían en la copa ya sin efectuar nuevos consumos y otras, como las palomas, que pasaban de una rama a otra manteniendo una alta tasa de ingestión de frutos hasta el momento de abandonar el árbol. La literatura describe una relación directa entre el tamaño corporal y el número máximo de frutos que puede ingerir un ave en una visita (Herrera & Jordano 1981; Jordano 2000; Jordano & Schupp 2000). El mayor tamaño corporal de las palomas permitiría grandes ingestas de frutos en visitas prolongadas

(hasta 86 frutos para visitas de hasta nueve minutos en el caso de *P. picazuro*, según los resultados de esta tesis). Jordano y Schupp (2000) reportaron duraciones promedio de 4,4 minutos para las visitas de *Columba palumbus* a individuos de *P. mahaleb*, en las que ingerían 22,4 frutos en promedio. Los resultados de esta tesis demuestran que las estadías de las palomas y de otras aves sobre los árboles resultan frecuentemente interrumpidas por la llegada de otros visitantes, en particular de especies territoriales como *M. saturninus* y *T. savana*, que suelen nidificar en ejemplares de *P. mahaleb*. Herrera & Jordano (1981) reportaron un comportamiento similar para *Turdus merula*, que con frecuencia desplazaba a individuos de otras especies fuera de las copas de *P. mahaleb* en España. Estos autores postulan que las interferencias de este tipo representan una pérdida de tiempo para las aves que buscan frutos en las copas, ya sea por la agresión en sí, como por la atención que dedican para evitarla, conduciendo esto a una reducción en la tasa total de ingestión de frutos y por ende, en la efectividad de dispersión. Así la competencia y la interferencia entre los visitantes podrían estar condicionando la efectividad de los servicios de dispersión, especialmente en aquellos sitios donde nidifican especies territoriales.

Mediante el análisis de heces y regurgitaciones de aves frugívoras se demostró que tres de las especies que consumen frutos enteros (*P. maculosa*, *T. savana* y *P. rubinus*) seleccionan frutos que contienen carozos más pequeños. En base a los análisis morfométricos del Capítulo 1, se puede afirmar que existe una relación positiva entre el volumen del fruto y el del carozo (ver *Características de frutos y carozos*, pag. 51, Capítulo 1), por lo tanto es de esperarse que las diferencias de tamaño halladas en los carozos defecados o regurgitados por estas aves indiquen una selección por frutos de menor tamaño. Los frugívoros seleccionan su alimento en base a diferentes características como el tamaño, color, accesibilidad, composición de nutrientes y marcas de insectos en los frutos (Traveset 1998). Esto puede tener consecuencias importantes sobre la supervivencia y establecimiento post-dispersión de las semillas y, por lo tanto, sobre la efectividad de dispersión de estos agentes en términos cualitativos (Schupp 1993). Seleccionando frutos pequeños, los frugívoros suelen ingerir semillas más pequeñas, las cuales pueden diferir de las grandes en los procesos que conducen a un reclutamiento exitoso (Traveset 1998). Como fue mencionado anteriormente, las semillas más pequeñas pueden verse beneficiadas por absorber agua más rápido que las semillas grandes, germinando más rápido. Por otro lado, las semillas grandes tienen mayor cantidad de reservas disponibles para el desarrollo posterior de las plántulas, aunque esto puede estimular la predación (Parciak 2002a; b). Los resultados de esta tesis constituyen el primer aporte acerca de la selección de frutos de distinto tamaño en el caso específico de *Prunus mahaleb*.

Este fenómeno de selección, y sus consecuencias sobre la dispersión de la especie no han sido todavía analizados, abriéndose un interrogante interesante en lo que hace a la dinámica de invasión de la especie.

Comportamientos de las aves frugívoras y lluvia de semillas

La mayor densidad de propágulos de una especie con frutos carnosos suele concentrarse debajo de las estructuras donde las aves se posan más frecuentemente, generando una sombra de semillas muy heterogénea alrededor de las plantas (Jordano 2000; Pausas *et al.* 2006). La estructura espacial de la lluvia de semillas mediada por aves frugívoras puede verse fuertemente influida por la distribución de otras plantas, coespecíficas o no, en torno a la fuente de propágulos (Blendinger *et al.* 2011; Schupp *et al.* 2010). Las aves muestran una gran capacidad para rastrear la presencia de frutos en el espacio, lo cual a una escala local promueve la acumulación de semillas depositadas bajo las copas de plantas con frutos cercanas, coespecíficas o no (Blendinger *et al.* 2011; Jordano & Schupp 2000). Las plantas con frutos ubicadas en el entorno a la fuente de propágulos funcionan como focos de dispersión, dado que sus copas son utilizadas por las aves para perchar y alimentarse, y por ende es donde la mayor parte de las semillas consumidas previamente suelen ser depositadas (Tecco *et al.* 2006). Las especies de aves frugívoras estudiadas en esta tesis mostraron tendencias diferentes a la hora de abandonar la copa de los árboles. El destino más visitado por gran parte de las especies estudiadas fue otro individuo de *P. mahaleb* que se hallaba en las inmediaciones, con retornos reiterados al árbol original. Considerando que en la región no existen otros árboles nativos o exóticos con frutos carnosos que alcancen niveles de abundancia comparables, estos resultados demuestran que los individuos de *P. mahaleb* cumplen un rol como atractores de la lluvia de semillas de otros coespecíficos cercanos, lo cual podría tener una relevancia aún mayor en ambientes de pastizal, donde la abundancia de estructuras para perchar es menor que en bosques o matorrales. Desde la perspectiva demográfica, este fenómeno podría reducir considerablemente la efectividad de dispersión de muchas de las aves, dado que las semillas son depositadas debajo de la planta madre o de otro coespecífico cercano, aunque esto último puede reducir la competencia intraprogenie (Abrahamson 1989; Harper 1977; Schupp 1993). Las aves también tienden a utilizar estructuras simples como rocas, árboles y arbustos como perchas, a la hora de desplazarse y esto varía considerablemente según la especie (Jordano 2000; Verdú & García-Fayos 1996). Algunas de las aves estudiadas en esta tesis mostraron una tendencia a posarse sobre leñosas de gran porte principalmente dentro de ambientes cerrados con gran cobertura arbórea (*P. maculosa*, *P. picazuro*, *T. falcklandii*, *T. rufiventris* y *C. melanochloros*). Otro conjunto de

especies mostró un uso similar (*T. melancholicus*, *P. sulphuratus* y *G. guira*), utilizando también otras estructuras como saliencias de rocas y árboles aislados en ambientes abiertos. Finalmente, un tercer grupo (*T. savana*, *M. saturninus*, *H. perspicillatus* y *Z. capensis*) mostró un uso frecuente de árboles aislados, vegetación nativa y saliencias de rocas para perchar, principalmente en ambientes abiertos de roquedal y pastizales bajos. *E. platensis* y *H. perspicillatus*, hallados comúnmente en asociación con los arroyos, fueron las únicas especies que visitaron con frecuencia pastizales intermedios de *P. quadrifarium*, un tipo de vegetación abundante en los bordes de arroyos. Una distinción similar fue reportada para las aves frugívoras que dispersan a *P. mahaleb* en su rango nativo, con aves que se desplazan preferentemente en ambientes cerrados con alta densidad de pinos, otras en sitios con densas coberturas de arbustos y otras que utilizan con mayor frecuencia ambientes abiertos, como roquedales y pastizales bajos, además de los arbustales (Herrera & Jordano 1981; Jordano & Schupp 2000). A su vez, la mayor parte de estas aves mostraron una tendencia similar a la encontrada en esta tesis, posándose frecuentemente sobre o en inmediaciones de otros árboles coespecíficos cercanos luego de abandonar la copa donde consumieron frutos (Jordano & Schupp 2000). Las variaciones reportadas en relación al movimiento de las aves luego del consumo de frutos cobran una relevancia clave considerando las características del paisaje y la especie en estudio, pudiendo orientar planes de manejo tendientes a reducir el avance de invasoras, tal como fue recomendado en revisiones acerca del papel de las aves frugívoras en la expansión de plantas invasoras con frutos carnosos (Buckley *et al.* 2006; Gosper *et al.* 2005).

La distribución de las heces y regurgitaciones halladas en el campo durante este trabajo se condice con el patrón de desplazamientos observados en los seguimientos post-consumo para las especies consideradas. Es importante tener en cuenta que existen limitaciones y posibles sesgos en los resultados obtenidos debido a posibles diferencias a la hora de hallar e identificar las heces en los distintos ambientes. Por eso, esta información debe ser considerada en forma preliminar complementando la información de desplazamientos post-consumo. Es interesante resaltar que las heces de *M. saturninus* raramente se hallaron debajo de ejemplares de *P. mahaleb*, a pesar de ser la percha utilizada más comúnmente, mientras que aquellos carozos regurgitados por *T. savana* se encontraron mayormente debajo de sus propios nidos en las copas. Los patrones de desplazamiento y deposición de semillas por las distintas especies deben ser estudiados con atención y complementados con información acerca del reclutamiento de las plantas, antes de llegar a conclusiones definitivas acerca de su efectividad como dispersores. En sistemas donde la deposición de semillas es

fuertemente afectada por un conjunto restringido de micrositios disponibles, el reclutamiento puede ser limitado espacialmente por la dispersión (Blendinger *et al.* 2011). Así, un microhábitat que sólo es visitado por una especie del ensamble podría recibir una gran proporción de la lluvia de semillas total si esta especie resultara muy abundante con respecto a las demás. Jordano & Schupp (2000) demostraron que el patrón espacial observado en la lluvia de semillas de *P. mahaleb* guardaba una clara concordancia con los desplazamientos típicos de los dispersores más abundantes y que en ambientes cerrados esta fue llevada a cabo por un conjunto más variado de especies (siete-22 especies) que en ambientes abiertos (una-dos especies), con consecuencias sobre las visitas recibidas y la heterogeneidad genética en los propágulos depositados en cada ambiente.

Los resultados de esta tesis y los reportados en el rango nativo de *P. mahaleb* sugieren que la mayor parte de las semillas que son dispersadas alrededor de una planta se concentra debajo de vegetación leñosa arbustiva o de otros árboles aledaños, coespecíficos o no (Herrera & Jordano 1981; Jordano & Schupp 2000). Esta situación ha sido propuesta como un patrón general en ambientes heterogéneos y en arbustales del Mediterráneo y de Europa Central, postulando dos mecanismos principales que conducen a él: facilitación y efecto de perchas (Izhaki *et al.* 1991; Kollmann 2000; Pausas *et al.* 2006; Verdú & García-Fayos 1996). Un estudio más detallado de la lluvia de semillas y de las condiciones microambientales donde suelen encontrarse las heces de estos dispersores en el área de estudio ayudaría a establecer un vínculo entre los desplazamientos típicos de las aves, los sitios de deposición y el ciclo completo de regeneración de las plantas.

Abundancia y actividad de las aves frugívoras en distintos ambientes

Como se mencionó anteriormente, la cantidad de semillas que son dispersadas depende de la abundancia de los dispersores y de la frecuencia con que visitan y remueven frutos de los árboles. A través de los censos en transectas y en puntos focales se demostró que la abundancia y la actividad de las aves frugívoras varían mucho según el ambiente, en concordancia con otros reportes acerca de interacciones entre plantas de frutos carnosos y aves frugívoras (Blendinger *et al.* 2008; García *et al.* 2011; Herrera 1985; Morales & Carlo 2006; Schupp *et al.* 2010).

La abundancia de aves frugívoras registrada mediante transectas en los distintos ambientes alcanzó valores máximos similares a los reportados en poblaciones de *P. mahaleb* dentro de su rango nativo de distribución (más de 100 aves/km recorrido, Jordano & Schupp 2000). Mediante las dos metodologías aplicadas en este trabajo se demostró que tanto la

abundancia como la riqueza de aves frugívoras guardan una relación directa con la densidad de especies arbóreas, incluyendo a *P. mahaleb* y a otras especies leñosas, y además, con la cercanía a arroyos y a núcleos de árboles espontáneos o implantados. Los ambientes de pastizal cercanos a un arroyo, así como los ambientes de bosque cerrado, mostraron mayor abundancia y riqueza de aves frugívoras respecto de aquellos ambientes abiertos con pastizales bajos, alejados de arroyos. Mediante los recorridos en transecta se pudo observar que aquellos ambientes de pastizal donde existe una alta densidad de especies arbóreas, suelen contener una mayor abundancia de aves frugívoras, respecto de pastizales con menor densidad de árboles. Estos resultados concuerdan con una de las hipótesis planteadas al principio de este capítulo y con trabajos previos en la zona (Zalba 2001), así como con reportes generales acerca de la abundancia de aves frugívoras en otros ecosistemas (García *et al.* 2011), donde las aves mostraron una mayor abundancia en parches con una cobertura de árboles mayor. En esta tesis se observó que la presencia de plantas leñosas exóticas aumenta la abundancia y riqueza de aves generalistas que interactúan con *P. mahaleb*, sin embargo esto no necesariamente se traduce en una mayor efectividad de dispersión, como fue supuesto inicialmente. Las frecuencias de visita y de consumo de frutos observadas en árboles ubicados dentro de bosques cerrados de otras especies leñosas de gran porte resultaron muy bajas en comparación con las de los demás ambientes, a pesar de haberse registrado una gran abundancia de aves en estos sitios. Los árboles situados en ambientes abiertos de pastizal junto al cauce de un arroyo, reciben las frecuencias de visitas y de consumo más altas, mientras que en pastizales bajos ubicados lejos del cauce de un arroyo este valor resulta menor. En estos ambientes abiertos, la presencia de árboles aislados, ya sea coespecíficos o de otras especies, tiene un efecto favorable sobre las visitas y consumos en las copas de *P. mahaleb*. Esto se condice con los resultados reportados por Jordano (1995) para poblaciones de *P. mahaleb* en España, donde los árboles rodeados de mayor cobertura vegetal baja y en la cercanía de otros coespecíficos experimentaron mayores porcentajes de frutos consumidos. Se ha postulado que la abundancia de aves en un determinado sitio tiene un efecto indirecto sobre el componente cuantitativo de la efectividad global de dispersión que recibe una planta, mediado por su influencia sobre la frecuencia de visitas y de remoción de frutos (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993). Es decir, aquellas plantas que se encuentren en ambientes con gran abundancia de aves, recibirán visitas con mayor frecuencia que aquellas en ambientes con pocas aves. Esta regla general parece cumplirse en ambientes abiertos de pastizal del área de estudio, pero no en aquellos ambientes cerrados, formados por bosques de otras especies leñosas de gran porte. Los resultados obtenidos en esta tesis demuestran cómo el contexto ambiental puede interferir sobre la relación entre abundancia y actividad frugívora.

La máxima frecuencia de visitas registrada sobre un árbol en esta tesis (32 visitas/hora) resultó del mismo orden de magnitud que el máximo reportado en el rango nativo de distribución de *P. mahaleb* (45,4 visitas/hora) y en ambas regiones se observó una gran variabilidad dependiendo del árbol observado y del contexto en que se hallaba (Herrera & Jordano 1981; Jordano & Schupp 2000) un patrón ampliamente generalizado en interacciones de frugivoría (Blendinger *et al.* 2008; Carlo *et al.* 2007; Morales *et al.* 2013). Por otro lado, la mayor parte de las visitas registradas en los árboles no incluyeron el consumo de frutos. Esta efectividad de las visitas parece ser más alta en bosques cerrados, donde se observaron pocas visitas, pero alrededor del 50% de ellas resultaron en el consumo de al menos un fruto, tanto en los registros de los puntos focales como en las transectas. En cambio, en ambientes abiertos de pastizal, ya sea cerca o lejos del cauce de un arroyo, este porcentaje resultó menor (10-44%). Sin embargo, es de esperarse que gran parte de las visitas registradas en estos ambientes abiertos no sean llevadas a cabo con el fin de consumir frutos. Como se mencionó anteriormente, los árboles en un ambiente abierto como un pastizal ofrecen un recurso de hábitat que excede la oferta de frutos, al proveer soportes donde perchar (Pausas *et al.* 2006; Verdú & García-Fayos 1996). Esto es lo que ocurre en los ambientes de pastizal estudiados en esta tesis, donde las copas de *P. mahaleb* representan, además de una fuente de frutos, una de las pocas estructuras elevadas presentes en el entorno sobre la cual las aves pueden perchar y refugiarse. En cambio, en un bosque, donde existen muchas estructuras altas donde perchar, las aves visitarían las copas de los ejemplares de *P. mahaleb* principalmente con el objetivo de consumir frutos, conduciendo a un mayor porcentaje de visitas que incluyen consumo de frutos.

Se hallaron resultados que indican que, en un mismo área y existiendo varios árboles cercanos entre sí, los frugívoros visitan con mayor frecuencia los ejemplares de mayor tamaño. Los árboles reproductivos de tamaños intermedios y grandes (1-2 m y 2-4 m de altura) mostraron frecuencias altas de visitas y de consumos. Esto se condice con hipótesis planteadas en trabajos anteriores, en las que se postula que los árboles experimentan un salto en la producción de frutos a partir de los diez años de edad, aumentando considerablemente la densidad de frutos en copas relativamente pequeñas, con respecto a las de individuos mayores, teniendo esto posibles consecuencias sobre la atracción de las aves a sus copas (Amodeo & Zalba 2013, Zalba & Amodeo, en preparación; Amodeo 2008). Sin embargo, la relación entre la producción de frutos y la efectividad de dispersión es compleja. Existen evidencias que apuntan hacia una relación positiva entre la frecuencia de visitas y de remoción de frutos respecto de su disponibilidad en las copas (Blendinger *et al.* 2008; Blendinger &

Villegas 2011; Deckers *et al.* 2008; Herrera & Jordano 1981; Jordano 1987; Sallabanks 1992). Como contrapartida, algunos estudios proponen que la proporción de semillas que son efectivamente removidas por los dispersores primarios decrece cuando la producción de frutos en la copa es muy alta, debido a la saturación de los dispersores y a mayores tiempos de retención, conduciendo a que la mayor proporción de los frutos consumidos queden debajo de la copa (Herrera *et al.* 1994; Jordano 1987; 1995). Además, los árboles grandes atraen más aves y esto puede llevar a visitas menos eficientes debido a las interferencias mencionadas anteriormente y a que las aves permanecen más tiempo en la copa, aumentando las chances de que las semillas sean depositadas debajo de la planta madre (Abrahamson 1989). Como se discutió anteriormente, los ejemplares de *P. mahaleb* de mayor tamaño podrían funcionar como focos de atracción interfiriendo sobre los individuos más pequeños y condicionando así la lluvia de semillas.

Abundancia y actividad de cada especie de ave frugívora

La información sobre la abundancia de aves frugívoras obtenida a través de transectas coincide con la obtenida en los puntos focalizados en los árboles. En este punto es importante notar que los ambientes que fueron estudiados mediante ambas metodologías no siempre resultan equivalentes en sus características fisonómicas. Por otro lado, muchos de los resultados obtenidos se basan en números reducidos de observaciones, por lo que representan apreciaciones preliminares respecto del comportamiento de estas especies y su función como potenciales dispersores.

Como se propuso en una de las hipótesis de este capítulo de la tesis, la composición del ensamble de aves frugívoras mostró diferencias marcadas en los distintos ambientes estudiados, así como también varió la contribución de cada especie a las visitas y al consumo de frutos. Por otro lado, en concordancia con lo reportado dentro del rango nativo de *P. mahaleb* (Jordano 1994; Jordano & Schupp 2000), la composición del ensamble de aves resultó homogénea entre años consecutivos. La proporción de aves que fueron clasificadas como consumidoras de pulpa según los estudios de comportamiento, resultó baja en todos los ambientes y tampoco mostraron visitas o eventos de consumo frecuentes. Tanto en los puntos focales como en las transectas, *M. saturninus*, *T. savana* y *Z. capensis* participaron de la mayoría de los eventos de consumo de frutos registrados, considerando todos los sitios en conjunto. Estas tres especies estarían contribuyendo en gran medida a la dispersión local de *P. mahaleb*, principalmente en ambientes abiertos de pastizal. En aquellos sitios ubicados en ambientes cerrados y sombríos, su importancia relativa fue muy baja con respecto a la de

otras especies, pero sí serían de importancia en ambientes de transición, como los bordes de bosques (observación personal). Este fenómeno, en que un pequeño subconjunto de las aves frugívoras contribuye en gran medida a la dispersión ha sido reportado previamente para *P. mahaleb* (Herrera & Jordano 1981; Jordano & Schupp 2000) y suele ser común en plantas con frutos carnosos (Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Sin embargo, es importante tener en cuenta que otras especies menos frecuentes y que muestran un menor consumo de frutos podrían tener un rol clave en saltos de dispersión a distancias mayores.

En bosques cerrados se observó un gran número de especies, con dominancia de *P. picazuro* y *P. maculosa*. Las especies de abundancia intermedia exhibieron en estos sitios bajas frecuencias de visitas y de consumo. Pese a que las palomas son las especies dominantes en este tipo de ambiente, no se detectaron visitas a las copas de los individuos de *P. mahaleb* que forman parte del sotobosque, manteniéndose estas aves en la porción superior de la copa de los árboles que los superan en altura. Sí se registraron, en cambio, visitas a árboles ubicados en claros o alejados del bosque (observación personal). En el sotobosque, las copas de *P. mahaleb* reciben visitas esporádicas por parte de especies que típicamente se trasladan por los estratos bajos e intermedios como *E. parvirostris*, *P. sulphuratus* y, principalmente, *T. falcklandii* y *T. rufiventris*, que comúnmente forman pequeños grupos que remueven una gran cantidad de frutos en visitas cortas. Estas especies actúan como importantes dispersores de semillas para varias especies de plantas en bosques de otras regiones (Montaldo 2000; 2005; Reid & Armesto 2011).

La riqueza de aves frugívoras presentó mayor variabilidad en los casos de ejemplares de *P. mahaleb* creciendo en ambientes abiertos, dominados por pastizales, aumentando con la cercanía a arroyos y bosques y con la densidad de árboles en la zona. *M. saturninus*, *T. savana* y *Z. capensis* exhibieron una presencia consistente en estos ambientes, alcanzando altos valores de abundancia y contribuyendo en buena medida a las visitas y consumos. *E. platensis* y *H. perspicillatus* cobraron particular importancia en pastizales intermedios ubicados junto al cauce de un arroyo. Allí se observó una dominancia marcada de *H. perspicillatus*. Si bien esta especie visitó las copas de *P. mahaleb* con una de las frecuencias más altas observadas, gran parte de estas visitas no condujeron al consumo de frutos, el que se asoció de manera más significativa, con especies menos abundantes. En este tipo de ambiente cobra particular importancia *E. platensis*, una especie obligada de pastizal (Cozzani 2002), el que a pesar de su baja abundancia se observó comúnmente en pastizales intermedios al borde de arroyos, donde consume frutos con alta frecuencia. Como fue demostrado durante los recorridos sucesivos realizados en 2009-2010, la abundancia de *P. picazuro* y *P. maculosa*, *C.*

melanochloros, *C. campestris* y *G. guira* en ambientes de pastizal mostró una gran variabilidad a lo largo de la temporada de fructificación. Estas especies parecen ser aves que visitan regularmente estos ambientes para alimentarse, en busca de frutos y que luego regresan a ambientes cerrados cercanos (observación personal). Este comportamiento resulta frecuente en aves de mayor tamaño, las que comúnmente se desplazan por grandes superficies en busca de recursos, detectando y aprovechando puntos de abundancia local de frutos (Herrera & Jordano 1981; Jordano *et al.* 2007; Nathan 2006).

En pastizales alejados, donde la densidad de árboles es baja o nula, la riqueza de aves frugívoras resultó considerablemente menor. Sin embargo, en todos los sitios se observaron individuos de *Z. capensis*, *M. saturninus*, *T. savana*, *P. maculosa* y *P. picazuro* visitando ocasionalmente algunas de las copas de *P. mahaleb*. Las tres primeras serían las responsables de la actividad frugívora principal en estos árboles aislados. Cabe resaltar los registros obtenidos en dos de los censos, en los cuales se obtuvieron resultados muy diferentes al resto de los sitios de este ambiente, observando una riqueza y abundancia mayores y, a su vez, mayor actividad frugívora. Esta situación obedeció a la presencia de nidos de *T. savana* en las inmediaciones de los puntos de censo, así como al hecho de encontrarse ambos sobre rutas de desplazamiento que conectaban un bosque de pino con un arroyo forestado y eran muy utilizadas por las aves. Estos árboles y otros ubicados en sitios similares, brindarían una estructura de paso donde posarse, así como frutos para alimentarse. Esto explicaría las visitas y consumos por parte de especies más típicas de otro tipo de ambientes, como *P. sulphuratus*, *T. melancholicus* y *T. rufiventris*.

Los análisis de correlación entre abundancia, frecuencia de visita y de consumo por cada especie de ave, demostraron que las especies más abundantes en el ambiente no necesariamente resultan ser las que visitan las copas y consumen frutos con mayor frecuencia. Las especies que más visitan las copas pueden presentar niveles altos, moderados o hasta bajos de abundancia. Por lo tanto, la abundancia en el ambiente no necesariamente es un buen indicador de la importancia de un ave como dispersor en términos cuantitativos. Así, como se ha dicho, las palomas, que resultan muy abundantes en ambientes de bosque cerrado, prácticamente no contribuyen a la remoción de frutos de los árboles que conforman el sotobosque. Esto se contrapone con los resultados reportados por Jordano y Schupp (2000), quienes hallaron una alta correlación entre la frecuencia de visitas por parte de las aves y su abundancia en el área, indicando que la abundancia tiene un efecto directo sobre la efectividad de dispersión. Por otro lado, la correlación entre visitas y consumos resultó significativa en todos los sitios analizados. Es decir, que la frecuencia con la que una especie

visita las copas de los árboles, sí resulta un buen indicador de su importancia como dispersor, o al menos como removedor de frutos en las copas. Además, los puntos focales permitieron detectar la influencia de la presencia de un nido en cercanías del árbol como factor que incrementa la frecuencia de visitas y de consumos, aun cuando la mayor parte de este efecto responda a la actividad de una única pareja de aves.

La mayoría de las especies que actuarían como dispersoras muestran fuertes asociaciones con otras especies leñosas exóticas en la zona en cuanto a sus requerimientos de hábitat y sólo tres de ellas nidifican en ambientes de pastizal y son consideradas especies obligadas (*E. platensis*) y facultativas (*Z. capensis* y *H. perspicillatus*) de estos ambientes (Cozzani 2002). Estas especies pueden consumir frutos enteros y presentan buenas cualidades como dispersores en términos cuantitativos. *E. platensis* mostró una baja abundancia pero, mediante las observaciones focales, se determinó que puede mostrar frecuencias altas de visita y de consumo en los árboles cercanos a sus nidos en pastizales intermedios de *P. quadrifarium*, en el borde de arroyos. *Z. capensis*, a pesar de presentar comportamientos fundamentalmente no dispersivos, se encuentra bien representado en todos los ambientes de pastizal analizados. *H. perspicillatus* mostró una dominancia marcada en pastizales cercanos a los arroyos y, si bien no mostró altas tasas de consumo de frutos y ocasionalmente posee comportamientos no dispersivos en las copas, podría llegar a ser un dispersor importante en este tipo de ambiente. La contribución más importante que pueden estar llevando a cabo estas especies tiene que ver con componentes cualitativos de la dispersión, dado que por sus patrones de uso de hábitat, pueden llevar semillas a ambientes poco frecuentados por otras especies (pastizales intermedios, pastizales bajos y roquedales en bordes de arroyo).

En futuros estudios, para poder cuantificar la importancia de cada especie de ave como dispersor deberá ponderarse su abundancia y efectividad como dispersor por la superficie ocupada por cada tipo de hábitat considerado en esta tesis. De ese modo, se podrá profundizar en el funcionamiento del sistema a nivel de paisaje.

Los mamíferos como dispersores de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Se hallaron evidencias de la existencia de interacciones de frugivoría entre *P. mahaleb* y ocho especies de mamíferos. Entre los ungulados que consumen frutos de la especie y que actúan principalmente como predadores de semillas, se encuentra el ciervo dama, una especie exótica en el área de estudio cuyo rango nativo de distribución en Europa coincide con el de *P. mahaleb*. En poblaciones del sur de España, al igual que lo observado en esta tesis, el ciervo

destruye todas las semillas que consume (Herrera & Jordano 1981). Es común que los ungulados ingieran frutos junto con tejidos vegetativos durante el forrajeo y destruyan la mayor parte de las semillas que ingieren (Stiles 2000), pero en ocasiones la dispersión de semillas pequeñas sin daños también puede ocurrir (Cosyns *et al.* 2005; Gill & Beardall 2001). Otro mamífero exótico presente en el área de estudio que también interactúa con *P. mahaleb* en su rango nativo es el jabalí (Herrera 1989). La mayor parte de las heces analizadas mostraron restos de carozos rotos, por lo que esta especie actuaría principalmente como un predador de semillas. En Europa, el jabalí destruye la totalidad de las semillas de otros cerezos silvestres que consume, sin embargo en relación con otras plantas esta proporción puede variar en función del tamaño de sus semillas (Grünewald *et al.* 2010; Herrera 1989). De todos modos, no hay que descartar el rol de esta especie como dispersor, dado que se observaron heces con algunos carozos sanos y existen registros previos que sugieren que ocasionalmente pueden encontrarse heces con gran cantidad de carozos enteros en el área de estudio (Amodeo 2008). Esto podría deberse a una variación intraespecífica en el tratamiento que realizan sobre los carozos de *P. mahaleb*, que podría depender de diferencias en la morfología dentaria y en el comportamiento de los individuos relacionada con su edad, o bien de la cantidad de frutos ingeridos simultáneamente (Jordano 2000). Por último, al igual que lo observado en el área de estudio, la predación de semillas en el suelo por parte de roedores ha sido reportada también en el rango nativo de la especie (Herrera & Jordano 1981; Jordano 1995). Si bien este fenómeno no fue estudiado en profundidad, se observó que algunos carozos permanecían enteros en las pilas de carozos predados. El rol de los roedores como dispersores accidentales (diszoocoria) de *P. mahaleb* debe ser estudiado con mayor profundidad, principalmente teniendo en cuenta su reportado rol como dispersores secundarios, acumulando carozos en micrositios con condiciones favorables (diplocoria, Loayza *et al.* 2014; Schupp *et al.* 2010; Vander Wall *et al.* 2005; Vander Wall & Longland 2004).

El principal mamífero-dispersor de semillas de *Prunus mahaleb* en el área de estudio sería el zorro gris pampeano. Se observó que esta especie puede consumir los frutos directamente de las ramas bajas de los árboles, o del piso, una vez que estos caen de la copa. Tres especies de carnívoros muestran comportamientos similares y dispersan las semillas de esta especie en su rango nativo: el zorro colorado europeo (*Vulpes vulpes*, Canidae), el tejón europeo (*Meles meles*, Mustelidae) y la garduña (*Martes foina*, Mustelidae). De manera similar a lo reportado en esta tesis para el zorro gris pampeano, estas especies transportan en promedio 74,4 carozos por hez (DE=60,3; n=212; máximo=360) y destruyen sólo un 2,62% (Herrera 1989; Jordano *et al.* 2007). Considerando los antecedentes citados de actividad

dispersora de mustélidos en Europa, no habría que descartar la posible contribución de dos mustélidos nativos presentes en el área de estudio, el hurón menor (*Galictis cuja*) y el zorrino común (*Conepatus chinga*), para los que existen registros de comportamiento de frugivoría en cautiverio (Armesto *et al.* 1987). Sin embargo, hasta la fecha no se hallaron evidencias directas de consumo de frutos de *P. mahaleb* por parte de estas especies.

Las heces de zorro gris pampeano contienen un número variable de carozos de *P. mahaleb* que pueden ocupar desde un porcentaje muy pequeño de la hez hasta la totalidad de su volumen. Según trabajos realizados en el área de estudio, durante el verano la mayor parte del peso y del volumen de las heces de esta especie consiste en frutos de *P. mahaleb* (Birochio 2008; Castillo *et al.* 2011). De manera similar, la mayor parte de las heces de carnívoros que fueron analizadas por Herrera (1989) contenían una baja proporción de su volumen ocupado por restos animales (menos del 20%), conteniendo principalmente semillas y cáscaras de frutos. Muchos frugívoros tienen una dieta variada, la cual resulta en una composición de sus heces también variable (Traveset 1998). Esto es especialmente evidente en mamíferos carnívoros que consumen gran cantidad de frutos de manera estacional (Herrera 1989; Traveset *et al.* 2007). La gran cantidad de heces halladas en el campo y las enormes cantidades de frutos que pueden contener, indicarían un importante consumo durante la temporada estival, intensificado sobre el final del período de fructificación de *P. mahaleb*, cuando las copas de los árboles ya dejaron caer la mayor parte de los frutos. Como se indicó en el Capítulo 1 (*Fenología y variación temporal en la oferta de frutos*, p. 40), y tal como se muestra en la Figura 29 de este capítulo, durante la segunda mitad de la temporada una gran cantidad de frutos presentes en las copas caen al suelo, formándose grandes acumulaciones que perduran varios días. Sobre el final de la temporada aún es posible encontrar grandes densidades de frutos bajo las copas de los árboles. Los zorros muestran un alto grado de oportunismo en relación a su nicho trófico, ajustando sus hábitos alimenticios a los ítems más abundantes a lo largo del ciclo anual (Birochio 2008; Castillo *et al.* 2011; Mondini & Rodríguez 2006), y así, la mayor disponibilidad de frutos explicaría el patrón temporal en la abundancia de heces con carozos. La abundancia y distribución agrupada de *P. mahaleb* en las zonas invadidas de la reserva hacen que sus frutos sean un recurso alimenticio espacialmente predecible, permitiendo a los individuos que lo tienen a su alcance consumir grandes volúmenes, sin necesidad de realizar desplazamientos significativos (Birochio 2008; Luengos Vidal 2009).

La mayor parte de las heces de zorro fue hallada en pastizales abiertos, asociadas a matas pequeñas de gramíneas o a pequeños arbustos, y pocas veces fueron halladas en ambientes cerrados conformados por bosques de especies leñosas de gran porte. Este hecho

coincide con los patrones de uso de hábitat de la especie, la que, en términos generales, frecuenta ambientes abiertos como los pastizales (Lucherini & Luengos Vidal 2008). Sin embargo, un estudio detallado en el Parque Tornquist demuestra un patrón de uso de ambientes con cobertura vegetal abundante, como son los bordes de arroyo, pastizales en buen estado de conservación y bosques de especies exóticas (Luengos Vidal 2009). Se postula que el uso de los distintos ambientes sería menos selectivo en esta reserva respecto de lo que ocurre en otras regiones, debido a que los recursos son aquí particularmente abundantes y se encuentran distribuidos de manera irregular en tiempo y espacio (Birochio 2008; Luengos Vidal 2009). El uso de los hábitats por parte del zorro podría tener consecuencias importantes para la dispersión de *P. mahaleb*, ya que los ambientes abiertos brindarían condiciones poco favorables para la supervivencia y germinación de las semillas, dada la exposición de los carozos a la insolación, aunque las matas de pasto podrían ofrecer microambientes resguardados. En el capítulo siguiente, se analizan la viabilidad y la capacidad de germinación en laboratorio de las semillas que atraviesan el tracto digestivo de esta especie, así como la respuesta germinativa de los carozos depositados bajo distintas condiciones naturales.

Si bien la mayor parte de las heces de zorro halladas en esta tesis se encontraba en cercanía de núcleos poblacionales de *P. mahaleb*, también se recogieron evidencias de que esta especie podría actuar como un dispersor a larga distancia, trasladando ocasionalmente grupos de semillas a sitios alejados. El valor máximo de distancia mínima de dispersión registrada para las heces de zorro fue de 1091 m, en concordancia con la distancia máxima de dispersión reportada para *P. mahaleb* en su rango nativo mediante el uso de marcadores moleculares (990 m, García *et al.* 2007). Además, este valor coincide con la distancia máxima entre núcleos poblacionales aislados de *P. mahaleb* en el área de estudio (940 m, Amodeo 2008). A lo largo de dos temporadas de muestreo de esta tesis, se detectaron altas densidades de heces de zorro que contenían carozos de *P. mahaleb* en cercanía de cuevas asociadas a grupos familiares. Estudios radio-telemétricos realizados en el Parque Tornquist postulan que, a lo largo de las estaciones, los zorros utilizan un área de acción amplia cuya posición se mantiene relativamente igual incluso en años consecutivos, variando en tamaño y alcanzando su máxima extensión durante el verano (Luengos Vidal 2009), coincidiendo con la temporada de fructificación de *P. mahaleb*. Además, se postula que los individuos realizan excursiones frecuentes por fuera de su área de acción ya sea en grupos o parejas. Por otro lado, la gran disponibilidad de recursos tróficos en el Parque Tornquist (principalmente carroña de caballos) que muestran una distribución irregular en el espacio y tiempo, conduce a una flexibilización en las áreas de acción de cada individuo (Birochio 2008; Luengos Vidal 2004; 2009).

Según los resultados obtenidos en esta tesis en relación al zorro gris pampeano como dispersor de *P. mahaleb*, los eventos de dispersión a larga distancia podrían tener una importancia clave en la expansión de sus poblaciones. Según Nathan (2007), se pueden distinguir mecanismos de dispersión a corta distancia que conducen a un crecimiento poblacional y a un incremento en la producción de propágulos a nivel local, y mecanismos de dispersión a media y larga distancia, que contribuyen a la dispersión a nivel meta-poblacional y a la formación de nuevos núcleos de colonización. La literatura propone que la gran mayoría de los eventos de dispersión de semillas en las plantas ocurren típicamente a distancias cortas y que los eventos de dispersión a larga distancia son muy poco frecuentes y estocásticos (Nathan 2006). Cuanto mayor es la dispersión a nivel local, mayor será también la probabilidad de que ocurran eventos de dispersión a nivel meta-poblacional, debido al efecto de un elevado número de propágulos disponibles para atraer dispersores (Schupp *et al.* 2010). Generalmente los mamíferos y aves de gran tamaño son responsables de estos traslados a larga distancia en plantas de frutos carnosos (Jordano *et al.* 2007; Nathan 2006; Nathan *et al.* 2008). Comportamientos inusuales en estos vectores de dispersión, como podrían ser las excursiones fuera del área de acción citadas para el zorro gris pampeano, pueden conducir a la dispersión de semillas a distancias particularmente alejadas de su fuente como un evento estocástico (Nathan *et al.* 2008). Así, estos eventos de dispersión a larga distancia son típicamente raros pero juegan un rol principal en la dispersión de las plantas, dado que tienen una importancia clave en procesos muy relevantes a gran escala, tales como la expansión poblacional, el flujo de individuos entre poblaciones, la colonización de nuevos hábitats, y la integración de comunidades locales (García *et al.* 2007; Jordano *et al.* 2007; Nathan 2006; Nathan *et al.* 2008), aspectos que resultan de particular relevancia en procesos de invasión por plantas de frutos carnosos (Buckley *et al.* 2006; Gosper *et al.* 2005; Sebert-Cuvillier *et al.* 2008; Sebert-Cuvillier *et al.* 2009). Distintos estudios han demostrado que los saltos a larga distancia, poco frecuentes y estocásticos, resultan mucho más influyentes sobre el avance de plantas invasoras que los más frecuentes pasos pequeños, a corta distancia, mediados por los dispersores a corta distancia (Buckley *et al.* 2006; Kot *et al.* 1996; Moody & Mack 1988; Nathan 2006; Sebert-Cuvillier *et al.* 2009). Esto pone en evidencia la importancia de un ensamble de dispersores que brinda servicios de dispersión variados, como el observado en el área de estudio, dado que si algunos de los propágulos producidos en una población reciben dispersión a nivel local y otros reciben dispersión a nivel metapoblación, la efectividad de dispersión general de la especie será muy alta (Schupp *et al.* 2010; Spiegel & Nathan 2007).

Los aportes teóricos en el marco de la dispersión a larga distancia postulan que los rasgos de las plantas que favorecen este tipo de eventos tienen valor adaptativo, por lo que este proceso en particular puede ser moldeado por selección natural (Azihou *et al.* 2014; Nathan 2006). Es posible que los árboles grandes, debajo de los cuales se acumula una gran cantidad de frutos, funcionen como focos de atracción de los zorros dada la gran concentración de dicho recurso, principalmente sobre la segunda mitad de la temporada de fructificación de *P. mahaleb*. De ese modo, estas características fenológicas de la especie, que estarían determinadas en parte genéticamente y en parte por su interacción con el ambiente (Forrest & Miller-Rushing 2010; Visser *et al.* 2010), sumadas a la gran producción de frutos que muestran los individuos, podrían ser rasgos de la especie que favorecen la ocurrencia de eventos de dispersión a larga distancia. Como contrapartida, la intensa agregación espacial de este recurso alimenticio les permitiría a los zorros satisfacer en parte sus necesidades sin tener que realizar grandes desplazamientos (Birochio 2008). Esta situación podría plantear un compromiso entre la atracción de los agentes a favor de la dispersión a larga distancia y la limitación espacial de sus desplazamientos debido a la abundancia local del recurso.

Las hormigas cortadoras como dispersoras de *Prunus mahaleb* en el Parque Tornquist

Los resultados obtenidos en esta tesis sugieren que *Acromyrmex lundii* contribuye de manera significativa a la dispersión local de *P. mahaleb*, con altas tasas de remoción de frutos, así como con una gran acumulación de carozos en sus nidos y caminos. Si bien las tasas de remoción por hormigas cortadoras en ambientes tropicales pueden alcanzar los miles de frutos de distintas especies por día (más de diez veces lo reportado en esta tesis, Dalling & Wirth 1998), los resultados indican que esta especie podría tener una importancia clave, extrayendo frutos de debajo de la copa de árboles puntuales y dispersándolos localmente. Como fue demostrado en el Capítulo 1 de esta tesis (*Fenología y variación temporal en la oferta de frutos*, p. 40), *P. mahaleb* produce una gran cantidad de frutos en sus copas y la mayor parte de ellos caen al suelo a lo largo de la temporada. Estos frutos caídos bajo la copa podrían tener una segunda oportunidad de ser dispersados, ya sea mediante mamíferos, como fue mencionado anteriormente, o mediante las hormigas. Esto ha sido reportado para otras plantas con frutos carnosos en selvas tropicales, donde muchos frutos maduros que caen al suelo son rescatados por hormigas cortadoras, pudiendo esto tener una mayor relevancia en el éxito relativo de dispersión de árboles pequeños (Christianini & Oliveira 2009), los que generalmente muestran una menor remoción de frutos por parte de las aves frugívoras (Blendinger & Villegas 2011; Jordano 1987; Jordano & Schupp 2000). La distancia máxima de

dispersión por hormigas registrada en esta tesis (25 m) es considerablemente mayor de la reportada para *Prosopis flexuosa* en el monte central de Argentina (6,9 m para *Acromyrmex lobicornis*, Milesi & Lopez de Casenave 2004). En ambientes tropicales se han reportado distancias similares para hormigas cortadoras del género *Atta* y *Acromyrmex* (20 m, Christianini & Oliveira 2009; 12 m, Leal & Oliveira 1998) aunque Dalling y Rainer (1998) y Christianini *et al.* (2007) reportaron que las hormigas del género *Atta* pueden alcanzar distancias de hasta 100 m entre el árbol fuente y el nido donde son depositadas las semillas. Se postula que la distancia máxima de dispersión por hormigas estaría limitada por su tamaño corporal y por el tamaño del propágulo, debido al costo del transporte (Christianini *et al.* 2007; Leal & Oliveira 1998). Esto se relaciona con la observación de numerosos carozos de *P. mahaleb* que no alcanzan el nido sino que son dejados a lo largo del camino. Es común que esto suceda con los frutos movidos por hormigas cortadoras y se postula que contribuye a una sombra de semillas más dispersa en el espacio, aumentando a su vez la variedad de microhábitats que alcanzan las semillas (Christianini *et al.* 2007; Christianini & Oliveira 2009; Dalling & Wirth 1998; Milesi & Lopez de Casenave 2004). Según fue observado en esta tesis, podrían existir ciertas limitaciones espaciales y temporales en el servicio de dispersión que realiza *A. lundii*, dado que este fenómeno no fue detectado de manera extendida en el área de estudio y sólo en dos de las cuatro temporadas en las que se realizó el trabajo de campo (también se observó este fenómeno en la localidad de Villa Ventana durante diciembre de 2008, observación personal). Un estudio más detallado sobre este fenómeno y su variación a lo largo del tiempo y en distintos ambientes ayudaría a comprender en mayor profundidad la efectividad de estas hormigas como dispersoras a nivel poblacional. En el rango nativo de *P. mahaleb*, se ha reportado que las hormigas pueden consumir pulpa de los frutos caídos, pero hasta esta tesis no existían registros de que dispersaran sus semillas (Herrera & Jordano 1981).

Como se verá en el capítulo siguiente, esta especie posee una gran efectividad de dispersión en términos cualitativos, dado que los carozos que manipula muestran un gran poder germinativo, tanto en laboratorio como en condiciones naturales (*Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones controladas*, p. 168, *Respuesta natural de los carozos dispersados por hormigas*, p. 182). La dispersión por hormigas podría ser, entonces, un mecanismo de dispersión muy importante dado que las semillas podrían alcanzar determinados microambientes, como pastizales intermedios en piedemontes, que resultan menos accesibles mediante otros agentes de dispersión. Además, se demostró que este agente puede tener un rol importante en el rescate de frutos que caen bajo la copa, ya sea espontáneamente o como consecuencia de la manipulación por las aves. Por otra parte, aun

cuando este aspecto no fue analizado en esta tesis, existen registros que indican que las hormigas pueden actuar como dispersores secundarios, removiendo las semillas de las heces de vertebrados (Christianini & Oliveira 2009; Rico-Gray & Oliveira 2007).

Consideraciones generales acerca de los dispersores de *P. mahaleb* en el Parque Tornquist

En el Capítulo 1 de esta tesis se presentaron diversos rasgos reproductivos que definen a *P. mahaleb* como una especie muy propensa a atraer animales generalistas que incorporen sus frutos en su dieta, aprovechando además, una abundante oferta temporal (Dennis *et al.* 2007; Gosper *et al.* 2005; Herrera 1989). La existencia de un ensamble de dispersores tan numeroso y variado en el área de estudio apoya una de las hipótesis planteadas inicialmente en este capítulo: estos rasgos reproductivos típicamente generalistas presentes en *P. mahaleb* permitieron la conformación de un ensamble de dispersores con efectividades de dispersión muy diversas que le confieren a esta planta un alto potencial de invasión. Se registraron en total 20 especies de animales que estarían contribuyendo en mayor o menor medida a la dispersión de *P. mahaleb* en el área de estudio: 17 especies de aves, el zorro gris pampeano, el jabalí y una especie de hormiga. Por otro lado, existen otros animales de la región que podrían intervenir en eventos accidentales de dispersión (paloma picazuro, ungulados, roedores) y otros para los que aún no se hallaron evidencias de tener un comportamiento dispersor, también podrían interactuar con esta especie (mustélidos). El lagarto overo (*Tupinambis meriana*) es otro vertebrado que no fue estudiado en esta tesis porque no se hallaron evidencias de consumo de frutos por su parte. Sin embargo, se recibieron comentarios de pobladores de la zona acerca del hallazgo de heces de lagarto conteniendo carozos de *P. mahaleb*. Teniendo en cuenta los antecedentes del lagarto ocelado como dispersor de *P. mahaleb* en poblaciones del sur de España (Jordano 1995; Marañón *et al.* 2004) y reportes regionales acerca de saurios como dispersores efectivos de plantas con frutos carnosos (Varela & Bucher 2002), el reptil local no debe ser descartado como un posible agente de dispersión en el área de estudio. El ensamble completo ofrece servicios de dispersión muy diversos que operan a diferentes escalas espaciales, con variaciones en su efectividad en relación con la abundancia, frecuencia de visitas, tasa de consumo y calidad del tratamiento. La perspectiva clásica de estudios en frugivoría y dispersión de semillas postulaba que el crecimiento poblacional de una planta estaría limitado principalmente por la acción de aquellas especies del ensamble que proveen un servicio de dispersión de alta calidad (Herrera & Jordano 1981; Howe & Smallwood 1982). De este modo, unas pocas especies se encargarían de contribuir mayormente a la dispersión, mientras que el resto resulta poco eficiente por su baja

abundancia, poca frecuencia de visitas, escaso consumo, etc. (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993). Sin embargo, se han planteado diversos escenarios en los cuales un ensamble variado de dispersores, incluyendo algunos muy eficientes y otros poco eficientes, sería particularmente beneficioso para la dinámica poblacional de una planta (Calviño-Cancela & Martín-Herrero 2009; Schupp *et al.* 2010; Spiegel & Nathan 2010). La actividad de múltiples dispersores crea sombras de semillas complejas, gracias al uso diferencial del hábitat y a las distintas distancias de dispersión, lo que puede acarrear beneficios significativos para la dispersión global (Jordano 2000; Schupp *et al.* 2010; Spiegel & Nathan 2007). Al igual que lo reportado para el rango nativo de la especie (Jordano *et al.* 2007), en esta tesis se identificaron grupos que realizan diferentes contribuciones a la dispersión a distintas escalas espaciales y en distintos contextos ambientales.

En el sudeste de Australia, Bass (1990; 2006) reportó que *P. mahaleb* se encuentra circunscripta a una pequeña población que se expande muy lentamente (20 m/año) en zonas cercanas al punto inicial donde fue introducida a principios del siglo XX. A pesar de presentar un gran potencial invasor, dada su alta tasa de crecimiento poblacional, y al establecimiento de interacciones con animales locales que dispersan sus semillas (seis aves y tres mamíferos), los propágulos sólo alcanzan distancias menores de 100 m desde su fuente y de este modo, su gran potencial demográfico no se traduce en una expansión espacial significativa (Bass 1990; Bass *et al.* 2006). Una limitación en las distancias de dispersión debida al comportamiento y a los desplazamientos típicos de cada uno de estos agentes, podrían explicar las diferencias observadas en el éxito de invasión en Australia con respecto a lo que sucede en el área de estudio de esta tesis. Teniendo en cuenta estas consideraciones, los resultados de este capítulo demuestran que la dispersión de *P. mahaleb* como invasora en la región podría depender de la complementariedad de distintos agentes de dispersión, permitiendo que las semillas alcancen mayor diversidad de ambientes y colonicen nuevos sitios, lo cual podría otorgarle además una gran flexibilidad frente a cambios en las condiciones ambientales (Bueno *et al.* 2013).

La mayoría de las aves dispersoras identificadas en esta tesis tiene fuertes asociaciones con otras especies leñosas exóticas en la zona en cuanto a sus requerimientos de hábitat (Zalba 2001). Una conclusión importante de este capítulo es que, en concordancia con una de las hipótesis planteadas inicialmente, la presencia de plantas leñosas exóticas en el área favorecería la dispersión de *P. mahaleb* en ambientes abiertos de pastizal, dado que éstas cubrirían los requerimientos de nidificación de muchas de las aves generalistas, brindándoles a su vez perchas y refugios. Además de este efecto indirecto sobre la abundancia y actividad de

las aves, las plantas leñosas exóticas podrían interactuar con *P. mahaleb* a través de procesos de facilitación por un aumento en la disponibilidad de sitios con condiciones favorables para su establecimiento (para una discusión más detallada ver capítulo 3, Zalba 2001; Zalba & Villamil 2002). Esto adquiere relevancia en el marco conceptual planteado por (Simberloff & Von Holle 1999), según el cual, el avance de determinadas especies invasoras en un área, favorece la expansión de otras. Este proceso ha sido planteado como uno de las principales explicaciones con mayor sustento empírico acerca del éxito que muestran las especies exóticas invasoras (Jeschke *et al.* 2012). Por otro lado, los resultados de este capítulo demuestran que aún las aves más típicas de ambientes abiertos de pastizal podrían contribuir de manera importante a la dispersión de *P. mahaleb* dada su abundancia y frecuencia de visitas, generando ventanas de oportunidad para la colonización de ambientes prístinos en el área.

A través de observaciones detalladas del comportamiento de alimentación, del análisis de heces y del estudio de los cambios en abundancia y actividad a escala espacial y temporal, se obtuvo una idea general de la efectividad de dispersión de *P. mahaleb* en la región. En el próximo capítulo se profundizará en los aspectos cualitativos de su efectividad, analizando los efectos del paso por sus tractos digestivos y la influencia de los sitios de deposición sobre la supervivencia y germinación de las semillas, vinculando así los procesos de dispersión y de regeneración en la demografía de la especie en la región.

Capítulo 3

Efectos de los dispersores y de los sitios de deposición de las semillas
sobre la germinación



Introducción

La semilla y el ciclo de vida en plantas invasoras con frutos carnosos

Tal como fue definido en la introducción general de esta tesis, existen múltiples factores involucrados en el ciclo de regeneración que condicionan la superación de los filtros selectivos impuestos por la dispersión, la predación post-dispersión, la germinación, el establecimiento de plántulas y renovales y, finalmente, de adultos reproductivos (Herrera *et al.* 1994; Jordano *et al.* 2004; Rey & Alcantara 2000). La producción y supervivencia de las semillas, junto a su capacidad germinativa, han sido identificados como componentes claves para la expansión de plantas invasoras con frutos carnosos (Sebert-Cuvillier *et al.* 2009). Como se discutió en el capítulo 1, una serie de factores genéticos inherentes a la planta, junto con variables ambientales, tanto bióticas como abióticas, determinan las características y la calidad de los frutos y semillas (Michaels *et al.* 1988; Shankar & Synrem 2012). A su vez, estas características condicionan el éxito de establecimiento y supervivencia de las plántulas (Leishman *et al.* 2000; Traveset *et al.* 2007; Verdu & Traveset 2005). El tamaño y el peso de una semilla pueden afectar su dispersión y las probabilidades de predación, así como el establecimiento, crecimiento y supervivencia de las plántulas, y por lo tanto ambos tienen consecuencias ecológicas importantes (Jordano 1984; Michaels *et al.* 1988). Además, el tamaño de la semilla puede condicionar la interacción con los dispersores, afectando el tiempo de retención en el tracto digestivo y, por lo tanto, la intensidad de los efectos que ese proceso tiene sobre las semillas (Traveset 1998). Por otro lado, en un sistema reproductivo ginodioico como el de *P. mahaleb* (ver Capítulo 1, *El sistema reproductivo de Prunus mahaleb*, p. 31), el fenotipo androestéril puede resultar favorecido por la fertilización cruzada, permitiendo la producción de semillas con mejores características para su supervivencia y establecimiento (Dufay & Billard 2012; Jordano 1993).

Mecanismos de dormición

El fenómeno de dormición en las semillas es uno de los rasgos adaptativos más importantes en la historia natural de las plantas. Una semilla dormante es aquella que no tiene la capacidad de germinar durante un período de tiempo determinado, aun cuando se halle bajo condiciones ambientales favorables para que la germinación ocurra (Baskin & Baskin 2004; Penfield & King 2009). La germinación, en estos casos, es inducida por señales ambientales específicas, de modo que la dormición constituye un punto de control clave en el desarrollo de una planta, restringiendo su establecimiento a ciertos momentos o sitios con

condiciones ambientales particulares (Penfield & King 2009). Este bloqueo de la germinación ha evolucionado de distinta forma en relación con los ambientes dominantes, existiendo un rango diverso de mecanismos (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Baskin y Baskin (1998; 2001; 2004) han propuesto un sistema de clasificación que incluye cinco clases de dormición en las semillas: fisiológica, morfológica, morfofisiológica, física y una combinación fisiológica-física. La dormición de tipo fisiológica parece ser la más abundante en la naturaleza (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). El principal componente de la dormición fisiológica es de origen endógeno: ciertas características del embrión, como pueden ser la presencia de inhibidores químicos y una configuración hormonal específica (ácido abscísico y giberelinas), impiden la germinación (Penfield & King 2009). Sin embargo, puede existir otro componente en la dormición fisiológica que tiene origen exógeno y se relaciona con las estructuras que rodean al embrión, como el endosperma, el perisperma, la cubierta seminal o las paredes del fruto (Baskin & Baskin 2001; Penfield & King 2009). Estas capas pueden conferir una limitación mecánica (dormición de cubierta) que debe ser superada mediante el crecimiento del embrión (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Esta condición es diferente de lo que sucede en semillas con dormición física, la cual es causada por una capa impermeable en la cubierta de la semilla o del fruto, que debe ser quebrada o debilitada para que ingrese agua y el embrión pueda comenzar a crecer (Baskin & Baskin 2004). En una semilla con dormición de tipo fisiológico, la suma e interacción de los factores endógenos y exógenos determina el grado de dormición.

Para que las semillas dormantes puedan germinar, deben ocurrir ciertos cambios que remuevan esa inhibición. El desafío principal para los estudios ecológicos de semillas ha sido definir las condiciones ambientales necesarias para que estos cambios ocurran e identificar los factores que los inducen en la naturaleza (Baskin & Baskin 2001). Mientras algunas especies requieren atravesar procesos muy específicos para romper la dormición de sus semillas, en la mayoría de los casos esto puede suceder de varias formas y mediante distintas combinaciones de señales. Aún dentro de una misma especie, las señales y respuestas de la semillas pueden variar según los niveles de dormición y la sensibilidad individual a diferentes factores ambientales (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Las semillas con dormición embrionaria típicamente requieren para germinar una exposición prolongada a condiciones de bajas temperaturas o alternancia de frío y calor, en presencia de humedad y oxígeno (estratificación, Baskin & Baskin 2001). En caso de existir dormición fisiológica exógena, el debilitamiento de las estructuras que cubren al embrión y le confieren resistencia mecánica (escarificación) permite la emergencia de la radícula, iniciando así la germinación (Finch-Savage & Leubner-

Metzger 2006). La pulpa del fruto a menudo es otro factor que inhibe la germinación, ya sea restringiendo el intercambio de gases y luz y el ingreso de agua, y/o mediante inhibidores específicos que pueden bloquear ciertas vías enzimáticas que intervienen en la germinación (Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007; Yagihashi *et al.* 1999; 2000). En estos casos las semillas contenidas en los frutos podrían germinar sólo si la pulpa es removida o degradada.

Efectos de los dispersores sobre la germinación

Las semillas de plantas con dispersión endozoocórica pueden tener diversos y complejos mecanismos de dormición y germinación (Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007). Como se discutió en el capítulo anterior, los componentes cualitativos de la efectividad de dispersión se refieren a la probabilidad de que una semilla dispersada resulte, finalmente, en un nuevo adulto reproductivo (Jordano & Schupp 2000; Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Esto incluye, por un lado, la probabilidad de que una semilla sobreviva al tratamiento que sufre en la boca y en el tracto digestivo de los dispersores (calidad del tratamiento, fase de dispersión) y, por otro lado, la probabilidad de que una semilla viable sobreviva, germine, y produzca un nuevo adulto reproductivo en el sitio donde es depositada (calidad de la deposición, fase post-dispersión) (Schupp 1993; Schupp *et al.* 2010). Durante la fase de dispersión, la calidad del tratamiento que reciben las semillas depende directamente de la actividad del frugívoro, de su comportamiento durante la visita a la copa y de la secuencia de actividades post-consumo que afectan el estado de la semilla (Jordano & Schupp 2000). El comportamiento de los frugívoros puede ser muy variado y por ende, los efectos que ejercen sobre las semillas durante la ingestión, procesamiento y defecación, pueden tener consecuencias favorables, neutras o aún perjudiciales para la germinación (Barnea *et al.* 1991; Grisez *et al.* 2008; Krefting & Roe 1949; Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007). El tratamiento que realizan sobre los frutos incluye la separación total o parcial de la pulpa y la semilla, la escarificación posterior que recibe la semilla o carozo en el tracto digestivo y las condiciones microambientales de la deposición (Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007).

La remoción de la pulpa del fruto y la subsecuente liberación de la semilla de este tipo de inhibición (*deinhibition effect*, Robertson *et al.* 2006) no ha recibido tanta atención en la literatura científica como la escarificación (Samuels & Levey 2005; Traveset *et al.* 2007). El que las semillas sean separadas en mayor o menor medida de la pulpa a lo largo del tracto digestivo de un frugívoro es una parte elemental del proceso que realizan los dispersores (Meyer & Witmer 1998; Robertson *et al.* 2006; Samuels & Levey 2005). La gran mayoría de los estudios realizados para evaluar el efecto de los dispersores sobre la germinación no han

tenido en cuenta la respuesta de frutos intactos (semillas con pulpa) como referencia, por lo tanto no permiten una cuantificación completa de este efecto (Samuels & Levey 2005). Es importante incluir en las comparaciones tanto frutos intactos con pulpa, como pelados a mano, de modo tal de evaluar tanto el procesamiento de los dispersores sobre la cubierta del carozo, como el efecto de la remoción de la pulpa, teniendo en cuenta el destino real de los frutos cuando no son consumidos en la naturaleza (Robertson *et al.* 2006; Samuels & Levey 2005; Yagihashi *et al.* 2000).

Los ácidos del tracto gastrointestinal y la abrasión mecánica que ejerce el estómago muscular en algunas aves modifican la estructura de la cubierta de la semilla. A diferencia de lo que ocurre con la remoción de pulpa, este mecanismo ha sido más comúnmente analizado cuando se comparan los patrones de germinación asociados a la actividad de los frugívoros (Samuels & Levey 2005). Se ha postulado que el grado de escarificación que recibe una semilla o un carozo depende del tiempo de retención en el tracto digestivo, pero aún más importante resultaría el tipo de comida que es ingerida junto con las semillas (Barnea *et al.* 1991; Traveset 1998). El desgaste de la cubierta puede favorecer el crecimiento del embrión durante la germinación, ayudando a superar el estado de dormición presente en muchas semillas. Sin embargo, para que la dispersión sea efectiva, las semillas no deben resultar dañadas, por lo que los efectos de estos procesos suelen ser más efectivos en el caso de semillas pequeñas con cubiertas que ejerzan cierta resistencia frente a la acción digestiva (Krefting & Roe 1949).

Los residuos presentes en las heces, provenientes de otros alimentos ingeridos por el dispersor pueden influir sobre el microambiente donde son depositadas las semillas luego de la defecación, pudiendo tener efectos favorables (fertilización, protección, retención de humedad) o perjudiciales (compuestos inhibidores, alelopáticos, desarrollo de microorganismos perjudiciales, Cosyns *et al.* 2005; Traveset, Bermejo, *et al.* 2001; Traveset *et al.* 2007). A su vez, la cantidad de semillas en la deposición y la combinación con semillas de otras especies, son factores que pueden influir sobre la germinación. La presencia de una gran cantidad de semillas además puede promover la predación post-dispersión, la competencia intra e interespecífica y los efectos alelopáticos (Traveset *et al.* 2007).

Finalmente, la fase post-dispersión incluye todos aquellos procesos y estadios que intervienen en la continuación del ciclo de vida de la planta desde el punto de vista demográfico (permanencia de la semilla en el suelo, germinación, establecimiento de la plántula, crecimiento y supervivencia de las plántulas, Jordano *et al.* 2004; Jordano & Schupp 2000). En el capítulo anterior, los agentes de dispersión fueron caracterizados en relación a los

ambientes que frecuentan comúnmente luego de consumir frutos. Las condiciones bióticas y abióticas que enfrentarán los potenciales nuevos reclutas en los sitios donde suelen ser depositadas las semillas, condicionan los procesos demográficos posteriores y por lo tanto, conforman un componente clave de la calidad de dispersión (Schupp 2007b). Además, existen procesos que pueden reubicar los propágulos en micrositios con mejores condiciones, aumentando las chances de supervivencia y establecimiento. En esto pueden intervenir factores abióticos como las corrientes de agua durante las tormentas, o bióticos, como por ejemplo los dispersores secundarios. La existencia de distintas fases secuenciales en la dispersión, en las cuales intervienen diferentes agentes, es conocida como diplocoria: un dispersor primario aleja el propágulo de la planta madre y una subsecuente dispersión secundaria lo reubica a nivel local (Vander Wall *et al.* 2005; Vander Wall & Longland 2004). En esta fase secundaria pueden intervenir roedores que acopian los carozos previamente dispersados por otro animal, hormigas que reorganizan la lluvia de semillas primaria, y también escarabajos del estiércol que entierran localmente las semillas presentes en las heces de otro animal (Schupp *et al.* 2010). La combinación de dos mecanismos secuenciales de dispersión puede permitir efectividades de dispersión mayores de lo que alcanza un solo mecanismo. En este sentido, aquellos agentes que intervienen en la primera fase permitirían que la planta se beneficie con el alejamiento de las semillas de la planta madre. Los agentes que intervienen en la segunda fase de dispersión pueden tener efectos favorables sobre el establecimiento de estas semillas debido al movimiento de las semillas hacia sitios más adecuados a través del enterramiento o la dispersión dirigida, aunque también existen ejemplos de efectos negativos o neutros (Howe & Smallwood 1982; Schupp *et al.* 2010; Vander Wall & Longland 2004). El enterramiento de las semillas, ya sea mediante un agente biótico o no, puede mejorar ampliamente su supervivencia y germinación, considerando las condiciones locales del micrositio donde éstas se encuentran. El enterramiento de las semillas puede reducir la desecación, el estrés por calor y la predación por granívoros y aumentar la hidratación y la germinación (Schupp *et al.* 2010; Vander Wall *et al.* 2005). Sin embargo, el movimiento de las semillas dentro del suelo depende de la textura del suelo, la pendiente, el viento y las precipitaciones, y los beneficios en la germinación pueden variar según el ambiente (Schupp *et al.* 2010).

Germinación y dormición en Prunus

Las especies del género *Prunus* producen semillas con dormición de tipo fisiológica que combina una inhibición endógena embrionaria y una restricción mecánica de las capas

externas, de grado variable a nivel inter e intraespecífico (Grisez *et al.* 2008; Iliev *et al.* 2012; Pipinis *et al.* 2012). Para romper esta dormición embrionaria en las especies del género se suele emplear una estratificación prolongada, ya sea en frío continuo o en alternancia de fases frías y calientes (Derya *et al.* 2006; Grisez *et al.* 2008; Iliev *et al.* 2012). Distintos métodos han sido empleados para romper la dormición embrionaria en los carozos de *P. mahaleb* con buenos resultados, entre ellos la estratificación en frío o el tratamiento con giberelinas (Gerçekçiöğlü & Çekiç 2012; Ghayyad *et al.* 2010; Grisez *et al.* 2008; Pipinis *et al.* 2012). Es común que las semillas comiencen a germinar durante la estratificación, lo cual ha llevado a reportar temperaturas óptimas muy bajas para la especie (Grisez *et al.* 2008). Sin embargo, ensayos preliminares desarrollados en esta tesis (no reportados) mostraron que, si bien la germinación de *P. mahaleb* puede iniciarse a temperaturas bajas durante la estratificación, el mantenimiento de estas temperaturas bajas puede condicionar la capacidad de la radícula para romper el endocarpo y el desarrollo de la plántula. Por otro lado, existen registros de que puede inducirse una dormición secundaria en las semillas de *P. mahaleb* si el proceso de estratificación en frío es interrumpido por una exposición a temperaturas más altas o a una deshidratación (Grisez *et al.* 2008; Prada & Arizpe 2008). La presencia de un endocarpo duro recubriendo la semilla ocurre en todos los miembros del género *Prunus*. Este endocarpo puede ofrecer cierta resistencia mecánica a la germinación, pero es permeable al agua, por lo tanto no se trata de una dormición física verdadera (Baskin & Baskin 2004; Grisez *et al.* 2008). Algunas especies muestran semillas comúnmente resistentes a germinar y requieren diferentes tratamientos de escarificación previos a la estratificación. En otros casos, el embrión en crecimiento tiene suficiente fuerza para quebrar el endocarpo y germinar, una vez que la dormición embrionaria es neutralizada mediante la estratificación (Baskin & Baskin 2001; Pipinis *et al.* 2012). Existen variados registros que indican que la remoción mecánica o el desgaste del endocarpo mejoran la germinación en *P. mahaleb* (Al-Absi 2010; Ghayyad *et al.* 2010; Pipinis *et al.* 2012) y en otras especies del género (Derya *et al.* 2006; Grisez *et al.* 2008; Iliev *et al.* 2012). La escarificación química ha dado resultados variables en *P. mahaleb* (Al-Absi 2010; Ghayyad *et al.* 2010; Pipinis *et al.* 2012) y en otros cerezos silvestres (Derya *et al.* 2006; Grisez *et al.* 2008). La existencia de un fenómeno de doble dormición (embrionaria y exógena) en los propágulos de *P. mahaleb* hace que su propagación sexual sea compleja (Al-Absi 2010). En otras especies de cerezos se han reportado efectos inhibitorios de la pulpa y del jugo del fruto sobre la germinación (Yagihashi *et al.* 1999; 2000), pero este efecto no ha sido estudiado en *P. mahaleb*. Por otro lado, no existen registros del efecto que ejercen los dispersores al consumir los carozos de la especie.

Debido a la permeabilidad de la cubierta de los carozos, en muchas especies del género *Prunus* estos muestran una alta sensibilidad a la desecación, y el secado excesivo de las semillas durante el primer año de vida perjudica considerablemente su viabilidad, con consecuencias sobre la dinámica del banco de semillas (Grisez *et al.* 2008; Keeley 1987; Krefting & Roe 1949). Es por eso que las condiciones ambientales bajo las que se encuentra una semilla entre la maduración y la germinación, resultan de vital importancia para el éxito de germinación y establecimiento (Baskin & Baskin 2001). Mediante un ensayo preliminar realizado con carozos de *P. mahaleb* provenientes de poblaciones del área de estudio, se logró determinar que estos presentan una gran sensibilidad a las condiciones bajo las que son almacenados entre su maduración y el inicio del proceso de estratificación (datos no reportados). La exposición prolongada a un ambiente seco y expuesto a la intemperie tuvo efectos perjudiciales sobre la supervivencia y germinación de las semillas. En poblaciones dentro del rango nativo de *P. mahaleb*, se postula que sus semillas son viables por menos de un año, y así, el banco de semillas no dura más de una temporada (Kollmann & Pflugshaupt 2001), al igual que en otros congéneres (Keeley 1987). Sin embargo, se han logrado almacenar semillas de la especie en seco a temperatura ambiente en un ambiente protegido durante dos a cinco años sin que estas pierdan viabilidad (Grisez *et al.* 2008). El efecto negativo de las sequías estivales sobre la viabilidad y supervivencia de las semillas en el suelo puede ser un determinante clave de la dinámica del banco de semillas. Según todas estas consideraciones, es de esperarse que las semillas de *P. mahaleb* no sobrevivan por más de una temporada en el suelo, y que la mayor parte de las plántulas que reclutan en cada primavera derive de semillas producidas durante el verano anterior, y no de un banco de semillas más permanente en el suelo.

Objetivos e hipótesis de este capítulo

La mayor parte de la información disponible acerca del efecto de los dispersores sobre la germinación proviene de estudios realizados bajo condiciones controladas de laboratorio (Traveset & Verdú 2002). Existe una gran variedad de factores, bióticos y abióticos, que pueden afectar la germinación de las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los frugívoros y las condiciones bajo las cuales se realizan los experimentos pueden oscurecer ciertas diferencias entre los tratamientos (Rodríguez-Perez *et al.* 2005; Traveset 1998; Verdu & Traveset 2005). A su vez, la respuesta a los tratamientos por frugívoros puede variar dependiendo del tratamiento aplicado para romper la dormición (Krefting & Roe 1949; Traveset 1998). Por lo tanto es importante que las respuestas de las semillas al efecto de los

dispersores sean examinadas también en condiciones naturales, dado que es en el ambiente donde se puede poner a prueba si los efectos en la germinación son adaptativos o no (Rodríguez-Perez *et al.* 2005; Traveset *et al.* 2007). Son muy pocos los trabajos que incluyen resultados comparativos de germinación bajo diferentes condiciones experimentales (laboratorio, invernadero, jardín experimental, campo, Traveset *et al.* 2007).

En este capítulo se analizan, mediante ensayos de germinación en condiciones controladas, seminaturales y naturales, distintos factores que intervienen en la germinación y reclutamiento de *P. mahaleb* en el área de estudio, con los siguientes objetivos:

1. Analizar la respuesta germinativa de carozos provenientes de plantas hermafroditas y androestériles de distintos tamaños.

Los carozos provenientes de individuos androestériles muestran una mejor respuesta germinativa debido al efecto favorable de la fertilización cruzada obligada (ver El sistema reproductivo de Prunus mahaleb, p. 31, Capítulo 1).

2. Analizar el efecto que ejercen los dispersores sobre la respuesta germinativa y compararlo con tratamientos de escarificación artificial, en condiciones experimentales de laboratorio y naturales.

Del mismo modo que en otras especies del género, la remoción de la pulpa favorece la germinación en los carozos de P. mahaleb.

Los tratamientos de escarificación artificial y los que realizan los dispersores, favorecen la germinación debido a un debilitamiento del endocarpo.

La influencia ambiental condiciona fuertemente la germinación de las semillas de P. mahaleb, por lo tanto en condiciones de laboratorio pueden obtenerse tasas de germinación más altas que las que se observan en condiciones naturales y seminaturales.

3. Determinar el efecto del ambiente donde son depositados los carozos sobre la respuesta germinativa en condiciones naturales.

Los ambientes con suelos más húmedos y que brindan una protección de la insolación y desecación permiten una mayor supervivencia y respuesta germinativa de los carozos.

Los ambientes abiertos donde el zorro deposita típicamente los carozos (ver Capítulo 2, Análisis de las heces de mamíferos, p. 118) brindan condiciones desfavorables para la germinación y supervivencia de los carozos dispersados por esta especie.

Los micrositios asociados a nidos de hormigas cortadoras están asociados a altos niveles de reclutamiento de P. mahaleb debido a las condiciones de humedad y protección en las que se encuentran.

4. Estudiar la dinámica del banco de semillas de la especie y la importancia de eventos post-dispersión, tales como disturbios o dispersión secundaria, como facilitadores de la supervivencia y germinación de los carozos.

El banco de semillas de P. mahaleb es poco duradero, la mayor parte del reclutamiento ocurre durante la primera primavera y los carozos que no germinan no sobreviven hasta la primavera siguiente.

La ocurrencia de disturbios y de otros eventos que resultan en el enterramiento de los carozos disminuye la pérdida de viabilidad por desecación y aumenta la probabilidad de germinación.

Materiales y Métodos

Metodologías utilizadas en laboratorio

Estratificación en frío

Los carozos recolectados directamente de los árboles, así como aquellos extraídos de heces en el campo, fueron conservados en bolsas de papel en una habitación fresca, en oscuridad y en seco, hasta el momento de iniciar la estratificación. Con anterioridad a todos los tratamientos, los carozos fueron estratificados en frío, en base a los mejores resultados obtenidos en la literatura, que corresponden a una temperatura constante de 4-6°C durante 80-100 días (Grisez *et al.* 2008; Pipinis *et al.* 2012). Los carozos fueron remojados previamente durante 24-48 horas, dado que esto mejora la respuesta de los carozos a la estratificación (Grisez *et al.* 2008; Swingle 1925) y fueron luego llevados al frío en un sustrato de arena humedecida (proporción de volumen semillas:arena 1:3). Durante este proceso, los carozos provenientes de distintos tratamientos fueron separados en bolsas de tela dentro de un contenedor lleno de arena que fue humedecido regularmente.

Ensayos de germinación

Los ensayos de germinación en laboratorio fueron realizados en cámara con temperatura, fotoperíodo y humedad relativa controlados (14 horas luz 20°C / 10 horas oscuridad 10°C, HR=50-70%) basándose en ensayos previos (Amodeo 2008) y según Prada y Arizpe (2008) y Grisez *et al.* (2008). Los carozos fueron sembrados en cajas de Petri u organizadores plásticos, definiendo réplicas de 20 carozos cada una. Se utilizó arena sobre algodón como sustrato según recomendaciones de Krefting y Roe (1949). Pevio a la siembra, se aplicó fungicida Zineb (etilen-bis-ditio-carbamato de Zinc, CENET 2008) en polvo sobre los carozos. Los conteos se realizaron cada dos-tres días y se consideró que la germinación ocurría cuando la radícula emergía al menos 2 mm del carozo (ver Lámina 7 más adelante).

Ensayos de viabilidad con TTC

Los carozos fueron abiertos con un cuchillo extrayendo el endocarpo. Luego, quitando la cubierta seminal, se separaron ambos cotiledones del embrión, utilizando sólo aquel que se mantenía unido a la plúmula y radícula. Estos se sumergieron en una solución de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio (TTC) al 0,03% durante 18-24 horas en condiciones de luz natural a 20°C. Se consideró una semilla viable cuando se coloreaban la plúmula, la radícula y al menos una parte del cotiledón (ver Lámina 7 más adelante).

Germinación bajo condiciones controladas y seminaturales

Efecto del género floral y del tamaño de la planta madre sobre la germinación

Durante 2011 se realizó un ensayo de germinación en cámara con carozos provenientes de un subconjunto de 18 árboles entre aquellos utilizados para estudiar las características de frutos y carozos (Capítulo 1, *Características de frutos y carozos*, p. 38). Los árboles fueron seleccionados procurando una buena representación en distintas categorías de tamaño (diámetro basal del tronco: 5-10 cm, 15-25 cm y 35-50 cm) y fenotipos florales (androestériles y hermafroditas). No se hallaron árboles androestériles pertenecientes a la categoría de mayor tamaño, por lo tanto se definieron en total cinco categorías, cada una conformada por carozos provenientes de tres o cuatro árboles. Los frutos maduros y sanos se recolectaron directamente de la copa durante principios de enero de 2011 y se utilizaron 10-20 carozos por árbol. Todos los carozos fueron conservados durante 90-100 días luego de su recolección y luego llevados a estratificación durante 96-99 días. En la medida en que aparecían signos de ruptura de dormición (apertura del endocarpo), los carozos eran trasladados a la cámara de germinación en cajas de Petri (de cuatro a seis réplicas de 20 carozos por tratamiento). La duración total del ensayo fue de 45 días.

A su vez, en 2012 se realizó un ensayo de germinación en condiciones seminaturales en las instalaciones del Jardín Botánico Pillahuinco (Parque Provincial Ernesto Tornquist) utilizando carozos provenientes de 19 árboles entre aquellos utilizados para estudiar las características de frutos y carozos, recolectados durante la temporada de fructificación 2011-2012 (13 individuos hermafroditas y seis androestériles de distintos tamaños). En el mes de abril (20/04/12), se sembraron 20 carozos de cada árbol a 1 cm de profundidad, contenidos individualmente en cilindros de cartón de 5 cm de diámetro y 10 cm en el suelo previamente removido. El ensayo se encontraba expuesto a la luz del sol y a las lluvias, sólo se utilizó una malla de alambre para evitar posibles daños por roedores. A principios de la primavera (11/10/12), se registró el número total de plántulas en cada grupo.

Efecto de los dispersores sobre la germinación

En 2011 se realizó un ensayo de germinación en cámara comparando la respuesta germinativa de carozos recolectados directamente de la copa de distintos grupos de árboles, carozos sometidos a distintos tratamientos de escarificación y carozos hallados en restos digestivos de diferentes dispersores. Durante la temporada 2010-2011, un conjunto de frutos (grupo A) fue recolectado de árboles adultos grandes (diámetro basal de tronco=25-50 cm),

hermafroditas (por tratarse del género más abundante en las poblaciones naturales de área de estudio, ver Capítulo 1, *Fecundidad y ginodioecia*, p. 44). A partir de este conjunto se generaron cuatro tratamientos: frutos con pulpa, CAR1 (carozos pelados a mano y lavados con agua corriente para extraer cualquier resto de pulpa, control de referencia), escarificación química y escarificación mecánica. La escarificación química fue llevada a cabo sumergiendo los carozos pelados en ácido sulfúrico 96% durante 10 minutos y lavándolos luego en agua corriente durante 10 horas. La escarificación mecánica fue llevada a cabo extrayendo total o parcialmente la cubierta del carozo con la ayuda de un cuchillo, cuidando de no dañar la semilla. Para obtener una mejor representación de la variabilidad entre árboles, otro conjunto de frutos (grupo B) fue recolectado de cinco árboles de diversos tamaños (diámetro basal de tronco=10-40 cm). Estos frutos fueron pelados a mano y se utilizaron como un segundo control (CAR2).

Los carozos sometidos al efecto de los dispersores fueron obtenidos a partir de la identificación detallada y la recolección de heces y regurgitaciones en el campo durante la temporada 2010-2011 (ver Capítulo 2, *Análisis de restos digestivos de las aves*, p. 94, *Análisis de las heces de mamíferos*, p. 118). Se utilizaron carozos presentes en heces recientes (menos de 5 días de antigüedad) correspondientes a zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), paloma manchada (*Patagioenas maculosa*), calandria grande (*Mimus saturninus*), y carozos regurgitados por benteveo (*Pitangus sulphuratus*) y por tijereta (*Tyrannus savana*). Además, se agregó un conjunto de carozos recolectados en las entradas y basureros de nidos de hormigas de la especie *Acromyrmex lundí*. Por un lado se analizó el efecto de remoción de pulpa, seleccionando 60 carozos al azar de cada dispersor, en los cuales se estimó el porcentaje cubierto por vestigios de pulpa en cinco categorías (0%, menor de 25%, entre 25% y 50%, entre 50% y 75%, mayor de 75%). Utilizando la media de cada intervalo, se calculó el porcentaje promedio de cobertura por vestigios de pulpa en los carozos manipulados por cada especie. Luego de su recolección, todos los carozos fueron almacenados en bolsas de papel en seco dentro de una habitación fresca durante dos a tres meses y luego llevados simultáneamente a estratificación. Luego de aproximadamente 100 días de estratificación en frío, los carozos de cada tratamiento fueron llevados a cámara de germinación bajo las condiciones de temperatura y fotoperíodo descriptas más arriba, en la medida en que mostraban signos de ruptura de dormición (cinco réplicas por tratamiento). El ensayo fue monitoreado cada dos días durante 68 días: 20 días sobre el final de la estratificación y 48 días luego de sembradas en cámara. Al finalizar el ensayo de germinación se realizó una prueba de viabilidad con TTC con todas aquellas semillas que no habían germinado.

Durante el mismo año se llevó a cabo un ensayo de germinación en condiciones seminaturales en el Jardín Botánico Pillahuinco con un subconjunto de carozos extraídos de los mismos grupos utilizados en laboratorio. Se utilizaron frutos con pulpa y carozos pelados a mano (provenientes del grupo A) y carozos hallados en heces recientes (menos de 5 días de antigüedad) correspondientes a zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), paloma manchada (*Patagioenas maculosa*) y carozos regurgitados por benteveo (*Pitangus sulphuratus*) y por tijereta (*Tyrannus savana*). En este caso los carozos, luego de su recolección, fueron conservados en bolsas de papel en seco dentro de una habitación fresca durante dos a tres meses y, en abril, fueron sembrados a 1 cm de profundidad de manera individual en cilindros de cartón conteniendo tierra (Lámina 7 C, E y F). Se sembraron en total 1350 carozos: 150 para cada tratamiento, excepto los carozos regurgitados por tijereta, que fueron 120. La cancha de siembra (1,2 m x 6 m) fue cubierta con un nylon de 200 micras de espesor y por una tela de media-sombra formando un túnel (Lámina 7 A y F). De este modo se atenuó la insolación y se evitó que la lluvia ingresara directamente al ensayo, permitiendo un control estricto del aporte de agua sobre las semillas mediante un régimen de riego equivalente a las precipitaciones de un año promedio (Riego Normal). Para ello en cada mes se aportó una cantidad de agua igual a la mediana de los valores de precipitación para ese mes correspondientes al período 1993-2009 (ver Figura 2 en *Área de Estudio*). Los riegos se realizaron tres a cuatro veces por mes, en forma homogénea sobre las canchas de siembra, utilizando una regadera. Durante la primavera se registró semanalmente la germinación de cada carozo en forma individual. La supervivencia y la germinación volvieron a registrarse en la primavera siguiente.



Lámina 7. Ensayos de germinación en condiciones seminaturales llevados a cabo en el Jardín Botánico Pillahuinco del Parque Provincial Ernesto Tornquist (A, C, E, F) y en condiciones de laboratorio en el Grupo de Estudios en Conservación y Manejo (GEKKO) de la Universidad Nacional del Sur (D, G) y ensayo de viabilidad (B) con solución de cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio (TTC) mostrando semillas viables (V) y no viables (NV).

Germinación bajo condiciones naturales

La germinación en condiciones naturales fue estudiada mediante observaciones y seguimientos a campo, así como mediante ensayos manipulativos, trasladando carozos dispersados o en el mismo lugar de deposición.

Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente

Durante la temporada 2009-2010, se recolectaron frutos directamente de las copas de árboles de distintos tamaños (diámetro basal de tronco 10-50 cm) en varios ambientes de la reserva, los cuales fueron mantenidos con pulpa. Además, en los ambientes recorridos, se recolectaron heces recientes (menos de 5 días de antigüedad) de zorro y aves que contenían carozos de la especie. Las heces de aves fueron agrupadas para alcanzar un tamaño muestral adecuado y debido a las dificultades para identificar las especies a las que pertenecían en la etapa inicial de la tesis. A fines de enero de 2010 los carozos (2400 en total) fueron sembrados manualmente en distintos ambientes del Parque Tornquist. Las semillas permanecieron allí durante todo el otoño y el invierno y fueron monitoreadas cada dos o tres meses, hasta el momento de la germinación en primavera, cuando fueron revisadas semanalmente. Se utilizaron cuatro ambientes claramente diferentes, donde suelen encontrarse heces con carozos de la especie: bosque, pastizal intermedio, pastizal bajo, roquedal (Tabla 23, Lámina 8 A, C, E y G).

Bosque	Bosque cerrado de pinos y de olmos de gran porte en suelo bien consolidado. Se observa una dominancia de <i>Pinus canariensis</i> de 20-25 m de altura (0,045 individuos/m ²), y en menor densidad olmos (<i>Ulmus pumila</i>) de 5-15 m de altura (0,038 individuos/m ²) y álamos (<i>Populus alba</i>) de 20-25 m de altura (0,0032 individuos/m ²). La canopia del bosque es densa, con claros intermitentes que dejan pasar parte de la luz. Es un ambiente que retiene mucha humedad, principalmente en primavera. El piso del bosque se compone principalmente de cicuta (<i>Conium maculatum</i>), hiedra (<i>Hedera hélix</i>), <i>Carduus</i> sp., <i>Bromus</i> sp., renovales de <i>Prunus mahaleb</i> , álamo, retamilla y aguaribay.
Pastizal intermedio	Planicie dominada por pastizales intermedios de <i>Paspalum quadrifarium</i> y en menor medida de <i>Eryngium stenophyllum</i> , <i>Conium maculatum</i> , <i>Carduus</i> sp. y gramíneas bajas. El suelo tiene una gran capacidad de retener humedad luego de las lluvias y se encuentra cubierto por una gruesa capa de materia vegetal muerta, principalmente biomasa seca de <i>P. quadrifarium</i> .

Pastizal bajo	Planicie con pendiente suave cubierta por plantas herbáceas de porte bajo (menos de 50 cm de altura), rodeada por roquedales. La vegetación está dominada principalmente por <i>Eryngium ragnelli</i> , <i>Abutilon terminale</i> , <i>Stipa</i> sp. y <i>Aristida</i> sp. Otras especies presentes en menor abundancia: <i>Briza</i> sp., <i>Discaria americana</i> , <i>Helenium</i> sp., <i>Eupatorium subhastatum</i> , <i>Eupatorium tanacetifolium</i> , <i>Zexmenia Buphtalmoides</i> y <i>Rinchosia senna</i> var. <i>senna</i> . Observando cada parcela con detenimiento se hallaron en total 29 especies diferentes de las cuales las más representadas (presentes en más de tres parcelas) fueron: <i>Pavonia cymbalaria</i> , <i>Panicum</i> sp., <i>Rinchosia senna</i> var. <i>senna</i> , <i>Trifursia lahue</i> , <i>Abutilon terminale</i> , <i>Piptochaetium</i> sp. y <i>Discaria americana</i> .
Roquedal	Ladera escarpada con orientación hacia el noroeste, pendiente pronunciada dominada por roquedales y saliencias de rocas esquistosas. Los carozos fueron sembrados dentro de las grietas. La vegetación muestra una dominancia de herbáceas como <i>Abutilon terminale</i> , <i>Stipa</i> sp., <i>Aristida</i> sp., <i>Briza</i> sp., <i>Piptochaetium</i> sp., con arbustos pequeños de <i>Discaria americana</i> ocupando frecuentemente las grietas o creciendo en los suelos más consolidados.

Tabla 23. Descripción de los cuatro ambientes donde se llevó a cabo el ensayo de germinación en condiciones naturales durante 2010-2012 evaluando la interacción del ambiente con el tratamiento que reciben los carozos de *P. mahaleb* por aves y zorro en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Ver fotografías en Lámina 8 A, C, E y G.

La siembra se llevó a cabo el 23 y 24 de enero de 2010, distribuyendo en cada ambiente diez estaciones experimentales, cada una conteniendo una réplica de 20 carozos por tratamiento (frutos, aves, zorro). Cada estación consistía en tres aros plásticos de 10 cm de diámetro y 4 cm de altura de borde conteniendo los carozos de cada tratamiento y una malla plástica (aberturas de 2 mm) cubriendo todo para evitar escurrimientos y predación por roedores. Dado que en el ambiente de grietas fue imposible colocar los aros y las mallas, los carozos fueron semienterrados directamente dentro de las grietas para evitar que el escurrimiento de agua los arrastrara (Lámina 8 B, D, F y H). Los monitoreos de germinación y de supervivencia de plántulas se realizaron cada una o dos semanas, durante tres meses a partir del 7 de septiembre de 2010, cada un mes durante el verano y finalmente de manera estacional durante la segunda y tercera primaveras posteriores al inicio de los ensayos.

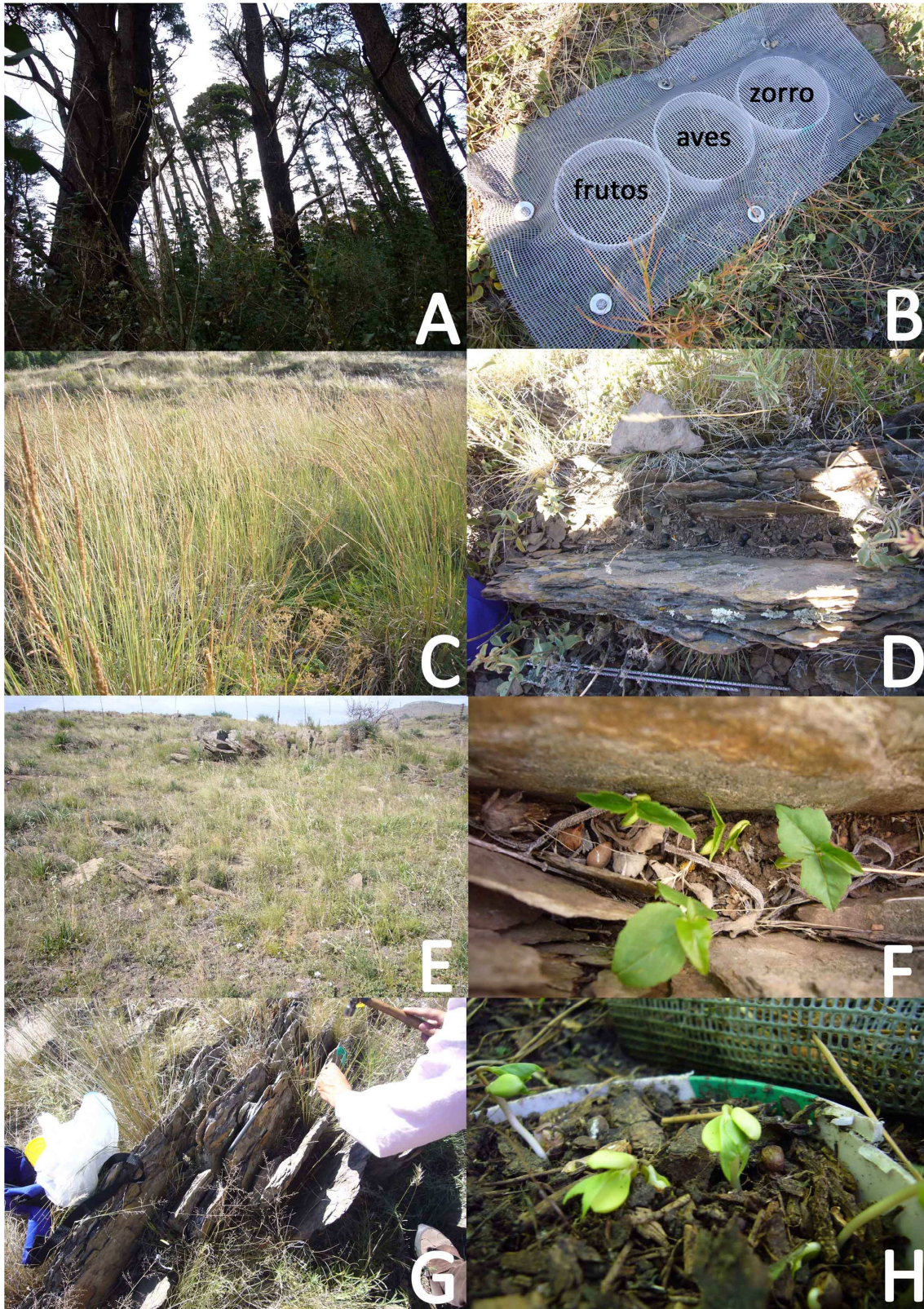


Lámina 8. Ensayo de germinación en condiciones de campo en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist (A: bosque; C: pastizal intermedio; E: pastizal bajo; G: roquedal), se muestra el método utilizado en roquedal (D) y en los demás ambientes (B), así como plántulas emergiendo en el ambiente de roquedal (F) y en bosque (H).

Respuesta de los carozos dispersados por zorro

Durante cuatro años consecutivos (2009-2012) se realizaron observaciones repetidas durante la temporada de fructificación en heces de zorro de distintas antigüedades (mayormente de entre uno y 10 días) con carozos de *P. mahaleb*. Las heces encontradas fueron marcadas con estacas y geo-referenciadas con GPS sin ser manipuladas, excepto para estimar el número de carozos que contenían. Entre el otoño y la primavera de 2010 se registraron los cambios observados en las heces marcadas durante la temporada 2009-2010, describiendo su estado de agregación, color, ubicación de los carozos en visitas periódicas. En todas las primaveras entre 2010 y 2012 se realizó un seguimiento individual a todas las heces marcadas en temporadas previas, mediante dos a tres visitas registrando en cada año el número de plántulas en el sitio de deposición.

Cambios de viabilidad y eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro

A lo largo de la temporada de fructificación 2010-2011 se marcaron 26 heces de zorro gris pampeano frescas (un día de antigüedad como máximo) que contenían carozos de *P. mahaleb* para realizar un ensayo de germinación y supervivencia *in situ*. Junto a cada hez se dejó un grupo de 50 frutos recolectados de los árboles aledaños a modo de control y ambos grupos fueron cubiertos por una malla de alambre tejido sostenida por estacas (cuadrado de 10 cm de lado). En la primavera de 2011 se registró el número de plántulas. Además, tanto para las heces como para los controles, se recolectó una muestra de 10-20 carozos al momento de hallarlas (verano 2010-2011) y en la etapa de germinación (primavera 2011) para realizar pruebas de viabilidad con TTC. De esta forma se evaluó también el posible efecto de la ingestión de los frutos sobre la pérdida de viabilidad en el ambiente donde fueron depositados. A su vez, un subconjunto de las heces ($n=11$) que tenían más de 100 carozos fue utilizado para hacer un ensayo manipulativo *in situ* en el cual una parte de la hez (50 carozos) fue enterrada superficialmente (simulando un disturbio post-dispersión) y la otra fue dejada sobre el suelo como se la encontró (entre 40 y 180 carozos dependiendo del tamaño original de la hez, media=91,7, mediana=75). Lo mismo se hizo para el grupo control instalado en cada hez: parte fue enterrado (50 carozos) y parte dejado en superficie (50 carozos).

Respuesta de los carozos dispersados por hormigas

17 de los nidos de hormigas (*A. lundii*) en cuyas entradas se detectaron carozos de *P. mahaleb* fueron marcados, caracterizados durante el verano de 2010-2011 (ver Capítulo 2, *Las*

hormigas cortadoras como dispersoras de Prunus mahaleb en el Parque Tornquist, p. 123) y revisados en la primavera siguiente, evaluando la emergencia de plántulas.

Análisis de datos

Dado que los datos de germinación son de tipo binomial y por ende carecen de linealidad y aditividad, se utilizaron modelos lineales generalizados con una distribución binomial y una transformación *logit* en la función *link* (regresión logística, Peng *et al.* 2002). Si se compara el porcentaje de germinación promedio para dos poblaciones de datos, una diferencia en torno a valores intermedios (40-60%) no es equivalente a una diferencia sobre los extremos de la escala de valores (0-20% ó 80-100%). La transformación *logit* en la función *link* del modelo lineal generalizado es la mejor forma de manejar este tipo de datos. Además, los modelos lineales generalizados no están condicionados por una distribución normal del error, sino que el error puede ser interpretado según una distribución binomial, como es de esperarse en este tipo de datos (Schütz & Rave 1999). Para los análisis se utilizaron los paquetes *stats* (R-Core-Team 2012), *multcomp* (Hothorn *et al.* 2008), *gridExtra* (Auguie 2012) y *ggplot2* (Wickham 2009).

Resultados

Germinación bajo condiciones controladas y seminaturales

Efecto del género floral y el tamaño de la planta madre sobre la germinación

En condiciones de laboratorio, la germinación de los carozos varió significativamente según el género floral y el diámetro basal de la planta madre. Los carozos provenientes de plantas de menor tamaño mostraron porcentajes de germinación mucho mayores que aquellos recolectados de plantas grandes (Figura 33, Tabla 24). Se encontraron evidencias de que este patrón difiere significativamente entre ambos géneros florales (interacción *GroFL:BSD* altamente significativa, *Likelihood Ratio Test*, Res.Dev.=16,5, g.l.=18, $p=0,0005$). Sin embargo, las comparaciones de a pares no mostraron diferencias significativas entre los grupos de plantas hermafroditas y androestériles para un mismo tamaño (Pruebas de Tukey al 5%, Figura 33). Las pruebas de viabilidad con TTC realizadas sobre los carozos que no germinaron refuerzan el patrón asociado al tamaño de las plantas: una mayor proporción de los carozos no germinados provenientes de plantas pequeñas mostraron signos de viabilidad en comparación con aquellos recolectados de plantas grandes (Figura 33).

	Coefficientes	ES	Odds ratio	IC 95% Inf.	IC 95% Sup.	Sig.
Androestéril (5-10 cm)	0,663	0,211	1,941	1,293	2,968	**
Androestéril (15-25 cm)	-2,512	0,347	0,081	0,038	0,151	***
Hermafrodita (5-10 cm)	-0,050	0,224	0,951	0,612	1,476	ns
Hermafrodita (15-25 cm)	-1,386	0,280	0,250	0,140	0,421	***
Hermafrodita (35-50 cm)	-4,369	1,006	0,013	0,001	0,057	***

Tabla 24. Resultados del modelo lineal generalizado aplicado a la germinación de carozos de *P. mahaleb* recolectados en grupos de árboles hermafroditas y androestériles de distintos tamaños (categorías de diámetro basal de tronco en cm) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se indican los límites del intervalo de confianza al 95% para los *odds ratios* obtenidos por perfiles de verosimilitud señalando la significancia de los coeficientes.

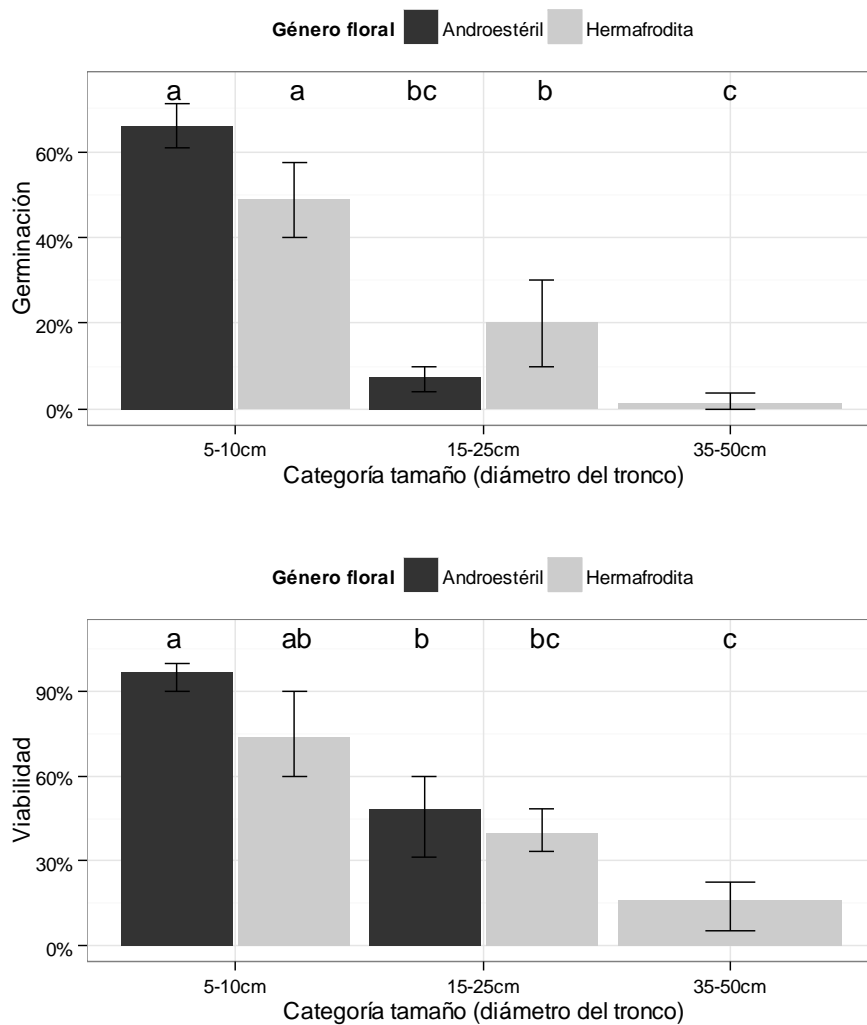


Figura 33. Germinación y viabilidad post-ensayo (media \pm IC95%) de carozos de *P. mahaleb* recolectados en grupos de árboles hermafroditas y androestériles de distintos tamaños (categorías de diámetro basal de tronco) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Las letras indican los resultados del test de Tukey para comparaciones de a pares ($p=0,05$).

Como contrapartida, al analizar la germinación de los carozos en condiciones seminaturales no se hallaron diferencias significativas en la germinación respecto del diámetro basal del tronco (*BSD*) ni del género floral de la planta madre (*GroFL*, Tabla 25, Figura 34). El porcentaje de germinación varió entre 55% y 90% para todos los árboles (72,8% en promedio, $ES=2,1$).

Modelo	g.l.	Desviación	g.l. residuales	Desviación residuales	p
Nulo	35	17,428			
BSD	1	0,65	34	16,778	0,4201
GroFL	1	0,00661	33	16,771	0,9352
BSD:GroFL	1	0,24407	32	16,527	0,6213

Tabla 25. Resultados del *Likelihood Ratio Test* comparando la germinación en condiciones seminaturales de carozos de *P. mahaleb* provenientes de plantas de distinto tamaño (*BSD*) y género floral (*GroFL*) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

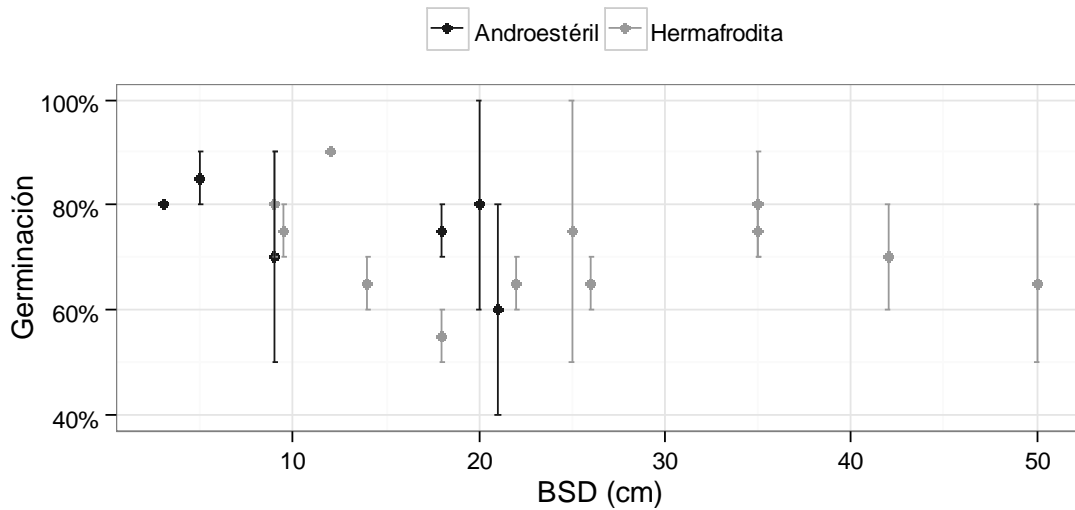


Figura 34. Germinación en condiciones seminaturales de carozos de *P. mahaleb* provenientes de plantas androestériles y hermafroditas de distinto diámetro basal de tronco (*BSD*) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Efectos no significativos (ver Tabla 25). Los puntos indican valores medios y las barras de error, el intervalo de confianza al 95%.

Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones controladas

Los carozos hallados en heces de aves y zorro difieren considerablemente en su coloración y contenido de restos de pulpa (Lámina 9, en el Capítulo 2 se pueden hallar imágenes de las heces halladas en el campo, Lámina 5 y Lámina 6). En las heces de zorro gris pampeano se encontró frecuentemente una gran proporción de frutos intactos (porcentaje promedio de pulpa en los carozos=56,9%, ES=4,4%). Los carozos presentes en heces de *P. maculosa*, *M. saturninus* y *P. sulphuratus* mostraron un 47,5% (ES=4,4%), 46,1% (ES=3,7%) y un 16,6% (ES=2,5%) de restos de pulpa adherida a su superficie, respectivamente. Por el contrario, los carozos manipulados por hormigas, y aquellos regurgitados por *T. savana*, tenían la superficie muy limpia y generalmente libre de vestigios de pulpa (0,3% y 2,7% de cobertura con pulpa, respectivamente).

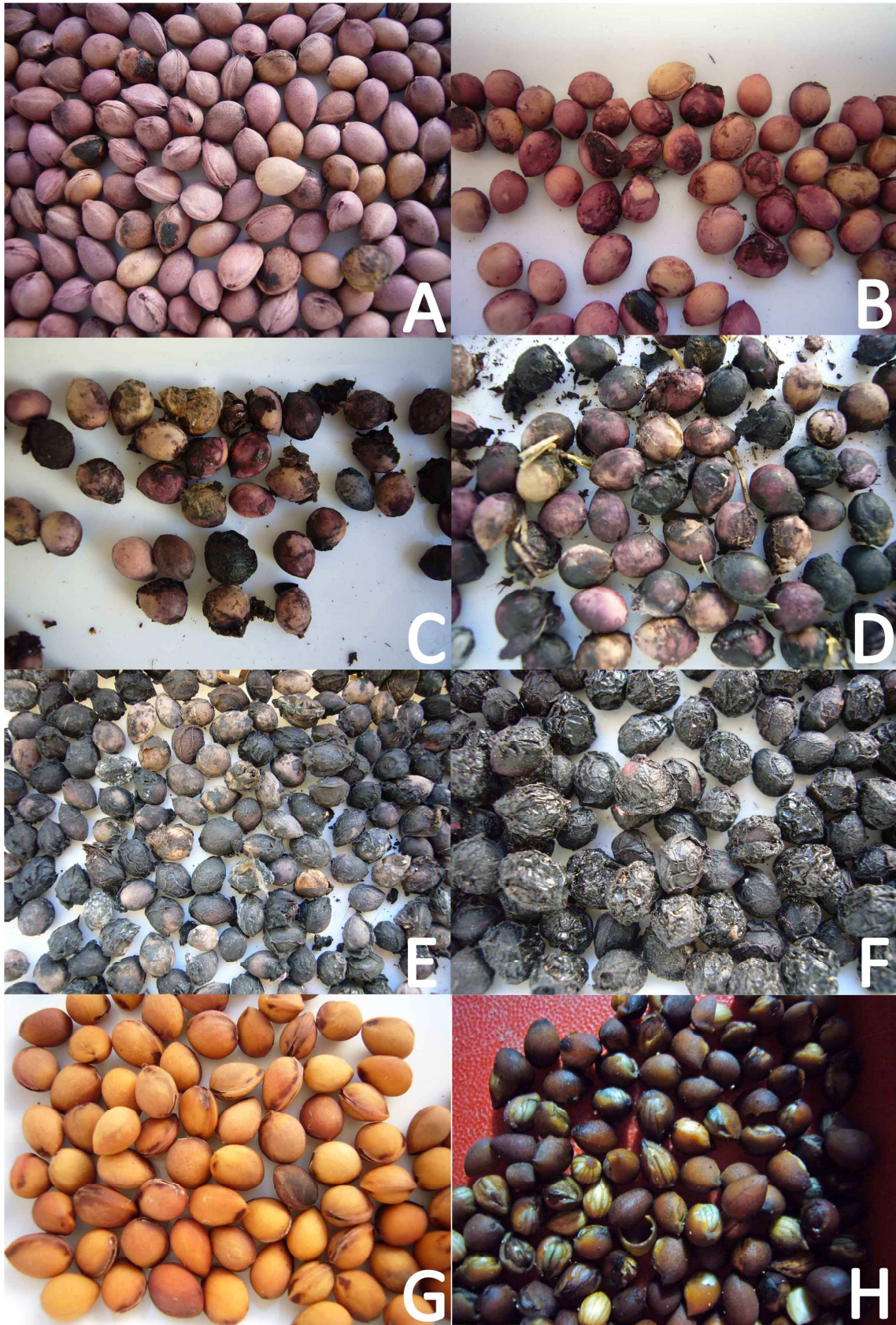


Lámina 9. Carozos de *P. mahaleb* con distintos tratamientos: regurgitados por *Tyrannus savana* (tijereta, A), defecados por *Mimus saturninus* (calandria grande, B), regurgitados por *Pitangus sulphuratus* (benteveo, C), defecados por *Patagioenas maculosa* (paloma manchada, D), defecados por *Lycalopex gymnocercus* (zorrito gris pampeano, E), frutos mantenidos con pulpa (F), carozos pelados manualmente (G), carozos escarificados mecánicamente (H). Pueden observarse los distintos grados de limpieza sobre la superficie del carozo.

En condiciones de laboratorio se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de germinación de carozos sometidos a distintos tipos de tratamiento, ya sea por parte de los dispersores, como los tratamientos de escarificación artificial (*Likelihood Ratio Test*, Dev.=47,83, g.l.=48, $p < 0,0001$, Tabla 26, Figura 35). Entre los 93 y 101 días de estratificación muchos carozos comenzaron a germinar, representando entre un 0% y un 55% del total de los carozos utilizados por tratamiento (10,3% en promedio, ES=0,15%). No se observaron signos de germinación en los carozos con pulpa, mientras que aquellos carozos pelados a mano, utilizados como control, presentaron un poder germinativo de hasta el 15% (Tabla 27). El máximo poder germinativo fue alcanzado por los carozos manipulados por hormigas (71%, ES=4,6%). Para aquellos carozos consumidos por aves, los máximos valores de germinación corresponden a los regurgitados por *T. savana* (65%, ES=3,9%) y los presentes en heces de *M. saturninus* (32%, ES=5,4%), mientras que los carozos hallados en heces de *P. maculosa* y *L. gymnocercus* presentaron probabilidades de germinación que no difieren estadísticamente de los controles (Tabla 26). Es interesante notar que una vez transcurridos los 48 días destinados al ensayo de germinación, la viabilidad de los carozos no germinados en muchos de los tratamientos aún superaba el 60 (Tabla 27).

Tratamiento	Coefficiente	ES	p	Sig.	Odds ratio	IC95%Inf.	IC95%Sup.
Frutos con pulpa	-18,661	1945,544	0,992	ns	-	-	-
CAR1 (carozos pelados)	-2,0907	0,3196	6,08E-11	Ref.	0,12	0,062	0,221
CAR2 (carozos pelados)	0,3561	0,4249	0,402	ns	1,43	0,624	3,357
Esc. Mecánica	2,754	0,383	6,47E-13	***	15,71	7,669	34,755
Esc. Química	1,5154	0,3815	7,12E-05	***	4,55	2,216	10,004
<i>A. lundii</i> (hormiga)	2,9861	0,3882	1,45E-14	***	19,81	9,581	44,297
<i>T. savana</i> (tijereta)	2,7098	0,3822	1,35E-12	***	15,03	7,347	33,201
<i>M. saturninus</i> (calandria grande)	1,337	0,3848	0,001	***	3,81	1,838	8,412
<i>P. sulphuratus</i> (benteveo)	0,8824	0,3983	0,027	*	2,42	1,129	5,452
<i>P. maculosa</i> (paloma manchada)	-1,0873	0,6021	0,071	.	0,34	0,090	1,025
<i>L. gymnocercus</i> (zorro)	-0,6608	0,5286	0,211	ns	0,52	0,171	1,416

Tabla 26. Resultados del modelo lineal generalizado aplicado a la germinación de carozos de *P. mahaleb* recolectados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist de las copas de los árboles, carozos sometidos a escarificación artificial mecánica y química, y carozos manipulados por hormigas, aves y zorro gris pampeano. Se indican los límites del intervalo de confianza al 95% para cada *odds ratio*, obtenidos por perfiles de verosimilitud. Ref.= se muestran los niveles de significación de las comparaciones de a pares realizadas en referencia al control CAR1 (Ref.). "****"= $p < 0,001$, "***"= $p < 0,05$, "**"= $p < 0,10$, "."= $p > 0,10$.

Tratamiento	Viabilidad		
	V (%)	ES (%)	n
Frutos con pulpa	No disponible		
CAR1 (carozos pelados)	70	6	5
CAR2 (carozos pelados)	No disponible		
Esc. Mecánica	-	-	-
Esc. Química	81	2,6	4
<i>A. lundii</i> (hormiga)	No disponible		
<i>T. savana</i> (tijereta)	100	-	4
<i>M. saturninus</i> (calandria grande)	87	8,9	4
<i>P. sulphuratus</i> (benteveo)	85	5,9	4
<i>P. maculosa</i> (paloma manchada)	72	7,2	4
<i>L. gymnocercus</i> (zorro)	62	8,3	4

Tabla 27. Viabilidad post-ensayo (V) de carozos de *P. mahaleb* recolectados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist de las copas de los árboles con y sin pulpa, carozos sometidos a escarificación artificial mecánica y química, y carozos manipulados por hormigas, aves y zorro gris pampeano.

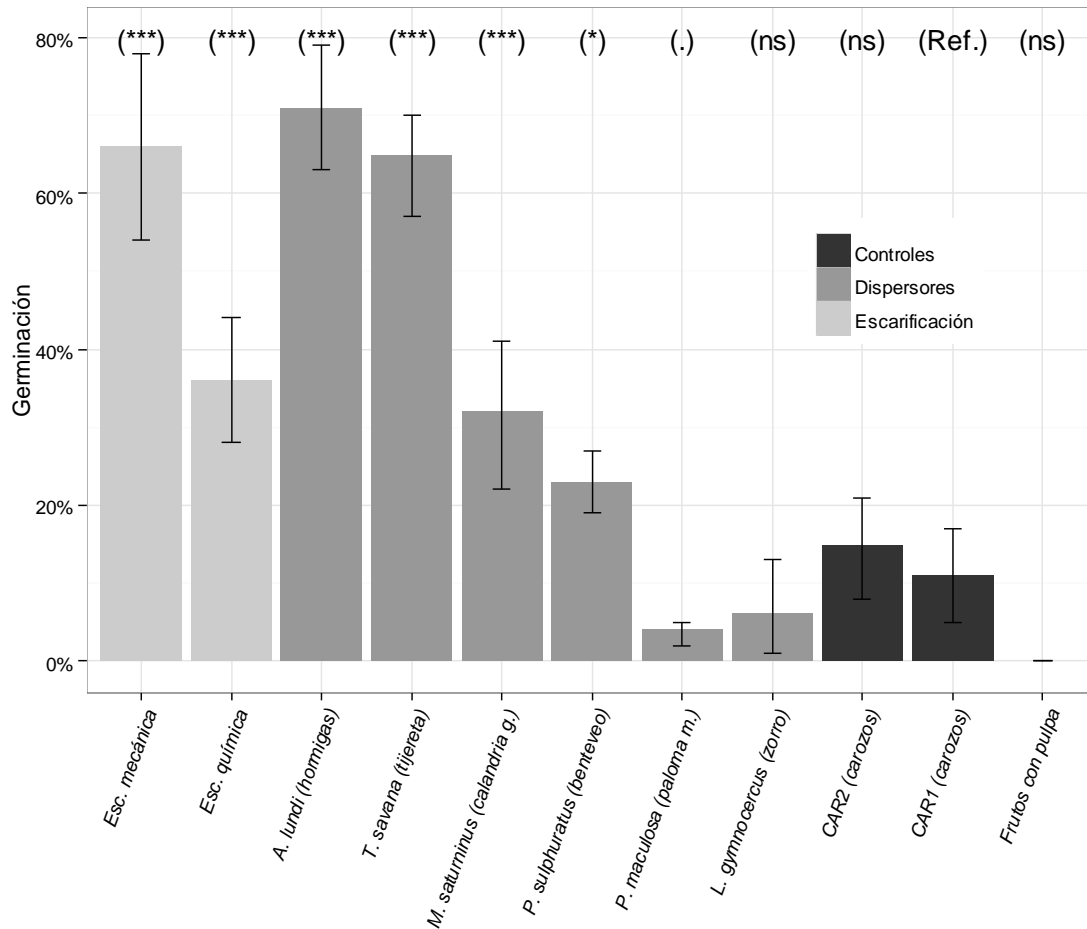


Figura 35. Porcentaje de germinación (media +/- IC95%) de carozos de *P. mahaleb* recolectados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist de las copas de los árboles, carozos sometidos a escarificación mecánica y química, carozos hallados en restos digestivos de aves y zorro gris pampeano y carozos manipulados por hormigas. Ref.= en la parte superior se muestran los resultados de comparaciones de a pares realizadas en referencia al control CAR1 (Ref.). “***”=p<0,001, “*”=p<0,05, “.”=p<0,10, “ns”=p>0,10.

Efecto de los dispersores sobre la germinación en condiciones seminaturales

Los resultados obtenidos en condiciones seminaturales (Jardín Botánico Pillahuincó) difieren de aquellos hallados en laboratorio. Tanto los frutos intactos, como los carozos pelados a mano, mostraron porcentajes de germinación similares y considerablemente más altos que los obtenidos en cámara (un aumento del 52% y del 44%, respectivamente, Tabla 28). Los carozos presentes en regurgitaciones de *P. sulphuratus* también vieron favorecida su germinación en condiciones seminaturales, aumentando un 45% con respecto al valor obtenido en laboratorio, mientras que la germinación de carozos regurgitados por *T. savana* fue similar a la del laboratorio. El cambio más notable se observó en los carozos que fueron consumidos por *P. maculosa* y *L. gymnocercus*, cuya germinación en condiciones seminaturales aumentó un 54% y un 61%, respectivamente, en comparación con lo obtenido en laboratorio. Todos los carozos que fueron consumidos por los dispersores mostraron una respuesta

germinativa significativamente mayor bajo condiciones seminaturales respecto del control (un incremento de entre 12% y 14%), excepto aquellos consumidos por *P. maculosa*, que no mostraron diferencias significativas con el control (Tabla 28).

Tratamiento	PG	ES	n	Coeficientes		p	Sig.	Odds	IC95%	IC95%
	(%)	(%)		ES (coef)	Ratio			Inf.	Sup.	
Frutos con pulpa	52	4,1	150	-0,107	0,232	0,643	ns	0,898	0,570	1,414
Carozos pelados	54,7	4,1	150	0,187	0,164	0,254	Ref.	1,206	0,875	1,667
<i>T. savana</i> (tijereta)	69,3	3,8	120	0,629	0,241	0,009	**	1,875	1,171	3,021
<i>P. sulphuratus</i> (benteveo)	68	3,8	150	0,567	0,240	0,018	*	1,762	1,104	2,830
<i>P. maculosa</i> (paloma manchada)	58	4	150	0,136	0,233	0,561	ns	1,145	0,725	1,810
<i>L. gymnocercus</i> (zorro)	67,3	3,8	150	0,536	0,239	0,025	*	1,709	1,072	2,741

Tabla 28. Porcentaje de germinación (PG) en condiciones seminaturales de carozos de *P. mahaleb* recolectados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Frutos recolectados de las copas de los árboles y carozos hallados en restos digestivos de aves y zorro gris pampeano. Se muestran los resultados del modelo lineal generalizado y las comparaciones de a pares realizadas en referencia al control CAR (Ref.). Se indican los límites del intervalo de confianza al 95% para los *odds ratios*, obtenidos por perfiles de verosimilitud. "***"= $p < 0,01$, "**"= $p < 0,05$, "ns"= $p > 0,10$.

En la segunda primavera, entre un 0,7% y un 5,3% de los carozos sembrados en condiciones seminaturales germinaron en varios tratamientos, sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos, ni entre estos y el control (Tabla 29). Por otro lado, las plántulas que se habían establecido durante la primera primavera mostraron una alta supervivencia hasta el año de edad (mayor de 75%). Las plántulas que provenían de carozos pelados manualmente presentaron una supervivencia levemente mayor y estadísticamente significativa respecto de las que provenían de carozos consumidos por los dispersores (Tabla 29).

Tratamiento	Germinación 2da. primavera					Supervivencia plántulas de 1 año				
	PG (%)	ES (%)	Coeficiente		p	S (%)	ES (%)	Coeficiente		p
			Coef.	ES				Coef.	ES	
Frutos con pulpa	3,3	1,5	0,525	0,740	0,48 (ns)	91	2,3	-0,823	0,508	0,10 (ns)
Carozos pelados	2	1,1	-3,892	0,583	2,50E-11 (Ref.)	96	1,6	3,178	0,417	2,36E-14 (Ref.)
<i>T. savanna</i> (Tijereta)	0,7	0,7	-1,112	1,160	0,34 (ns)	89	2,6	-1,121	0,490	0,022 (*)
<i>P. sulphuratus</i> (Benteveo)	3,3	1,5	0,525	0,740	0,48 (ns)	80	3,3	-1,792	0,464	0,0001 (***)
<i>P. maculosa</i> (P. manchada)	4,7	1,7	0,875	0,700	0,21 (ns)	78	3,4	-1,912	0,461	3,33E-05 (***)
<i>L. gymnocercus</i> (Zorro)	5,3	1,8	1,015	0,687	0,14 (ns)	87	2,7	-1,247	0,484	0,0099 (**)

Tabla 29. Porcentaje de germinación en la segunda primavera (PG) y supervivencia de plántulas de un año de edad (S) de *P. mahaleb* puestas a germinar en condiciones seminaturales. Carozos recolectados de las copas de los árboles y carozos hallados en restos digestivos de aves y zorro gris pampeano.

Germinación bajo condiciones naturales***Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente***

El ensayo de germinación en condiciones de campo realizado en distintos ambientes de la reserva durante el año 2010 mostró que existe una interacción altamente significativa entre el tipo de dispersor y el ambiente donde fueron sembrados los carozos (Tabla 30). Los porcentajes de germinación promedio no superan el 10% y ambos factores tienen un efecto significativo sobre la germinación. Los valores más altos alcanzados corresponden a carozos consumidos por zorros depositados en ambientes de bosque y de pastizales intermedios (9,5% y 7%, respectivamente) y por aves depositados en ambientes de bosque (8%, Figura 36). En general puede observarse que todos los tratamientos mostraron una mejor respuesta en ambientes sombreados y más húmedos (bosque y pastizales intermedios) que en ambientes abiertos menos protegidos (roquedal y pastizales bajos).

	g.l.	Desviación	g.l.	Desviación residual	p	Sig.
NULL	119	251,4				
Tratamiento	2	11,3	117	240,1	0,0035	**
Ambiente	3	45,5	114	194,6	7,07E-10	***
Tratamiento:Ambiente	6	23,1	108	171,5	0,0008	***

Tabla 30. Resultados del *Likelihood Ratio Test* evaluando el tratamiento de los dispersores y el ambiente sobre el porcentaje de germinación de carozos de *P. mahaleb* sembrados en condiciones naturales en distintos ambientes recolectados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist.

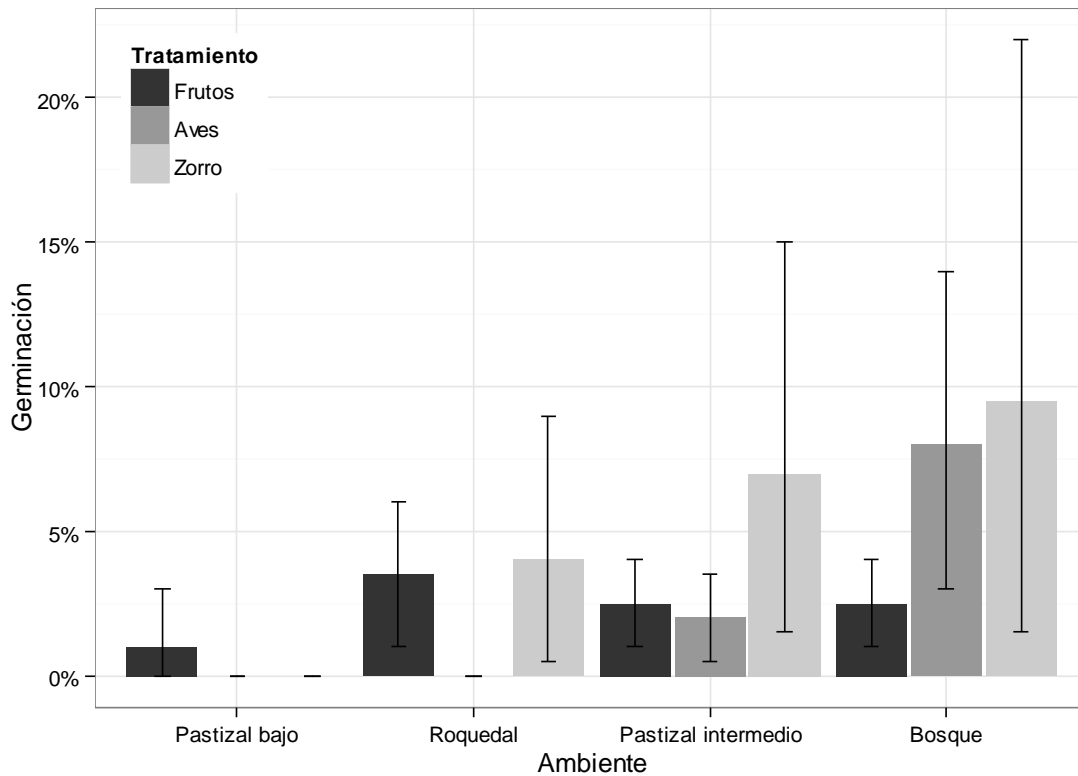


Figura 36. Porcentaje de germinación (media \pm IC95%) de carozos de *P. mahaleb* sembrados en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist que fueron recolectados directamente de los árboles y de heces de aves y zorro gris pampeano.

Se detectó germinación durante la segunda y la tercera primavera desde que los carozos fueron sembrados (Figura 37). Es interesante notar que algunos registros de germinación de los años posteriores resultan aún mayores que los del primer año. La germinación en el ambiente de bosque fue superior en la tercera primavera que en las anteriores, y en el ambiente de pastizal bajo fue mayor durante el segundo año que en el primero. La supervivencia de plántulas resultó menor en el ambiente de roquedal y pastizal bajo que en el pastizal intermedio y en el bosque (Plántulas viejas en Figura 37). La caída más fuerte se registró, principalmente, entre los conteos primaverales y otoñales, cuando la cantidad de plántulas se redujo drásticamente.

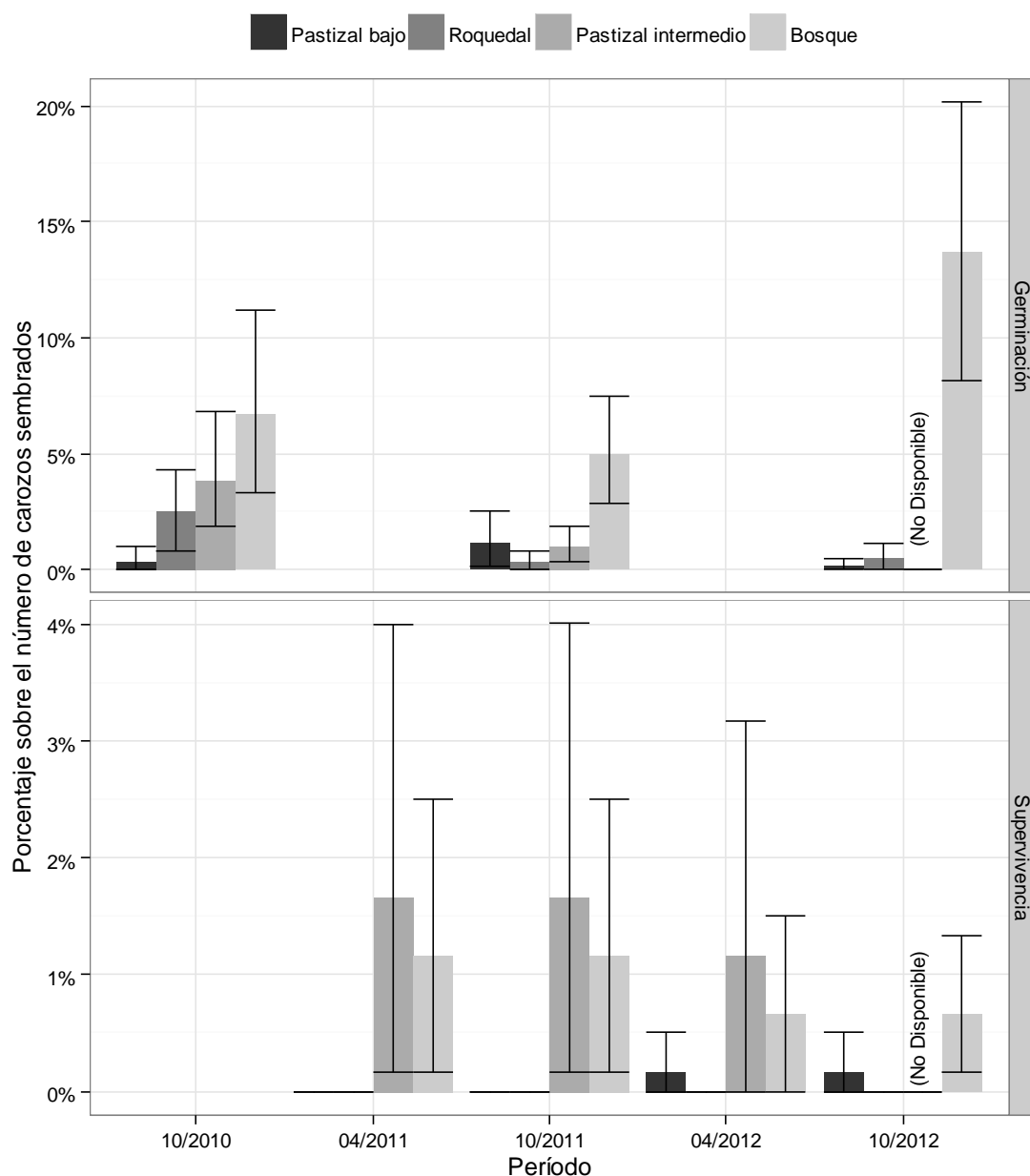


Figura 37. Porcentaje de germinación (media \pm IC95%) en tres primaveras sucesivas y supervivencia de las plántulas de *P. mahaleb* que fueron sembradas en distintos ambientes del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se considera la sumatoria de todos los tratamientos. El último conteo en el ambiente de pastizal intermedio no fue posible debido a un incendio provocado como parte de las acciones de manejo de la reserva.

Se detectaron signos de predación de carozos por roedores, principalmente en el ambiente de roquedal, siendo la incidencia en los otros ambientes despreciable o nula. En el transcurso del primer año se hallaron restos de carozos roídos en el 60% de las 30 unidades de muestreo instaladas en el ambiente de roquedal. Un 16,7% de las parcelas ubicadas en este ambiente mostraron signos de predación que, en algunos casos, alcanzaban el 25% de los carozos. Esto estaría indicando una subestimación de los valores de germinación y de supervivencia en este ambiente.

Respuesta de los carozos dispersados por zorro

Se registraron carozos germinados en 22 de las 58 heces de zorro (37,9%) que fueron marcadas y monitoreadas en el campo a lo largo de todas las temporadas estudiadas (2010-2012). Cada primavera se detectaron plántulas asociadas a entre una y ocho de las heces marcadas en veranos precedentes (entre un 16,7% y un 38,1% del total de heces marcadas en cada año (Figura 38). En cada hez donde ocurrió germinación, sólo emergieron entre una y ocho plántulas, representando entre un 0,38% y un 26,7% del número original de carozos en la hez (media=5,0%, 3er cuartil=5,7%). Tanto para las heces marcadas en la temporada 2009-2010 como en 2010-2011, se observó que la cantidad de heces donde ocurrió germinación en la primavera siguiente a su deposición fue menor, en comparación con primaveras posteriores. El total de precipitaciones primaverales (agosto-noviembre) resultó mayor en 2009 y 2012 que en 2011. Durante la primavera de 2012, tanto las heces marcadas durante el verano de 2009-2010 (tercer período de germinación) como 2010-2011 (segundo período de germinación) mostraron una mayor frecuencia de heces con plántulas, en comparación con la primavera de 2011 (Figura 38). En la Tabla 31 se muestra una descripción detallada de los cambios temporales que experimentaron ocho heces de *L. gymnocercus* marcadas en el verano de 2009-2010, de acuerdo con las observaciones realizadas a lo largo de tres años de monitoreo.

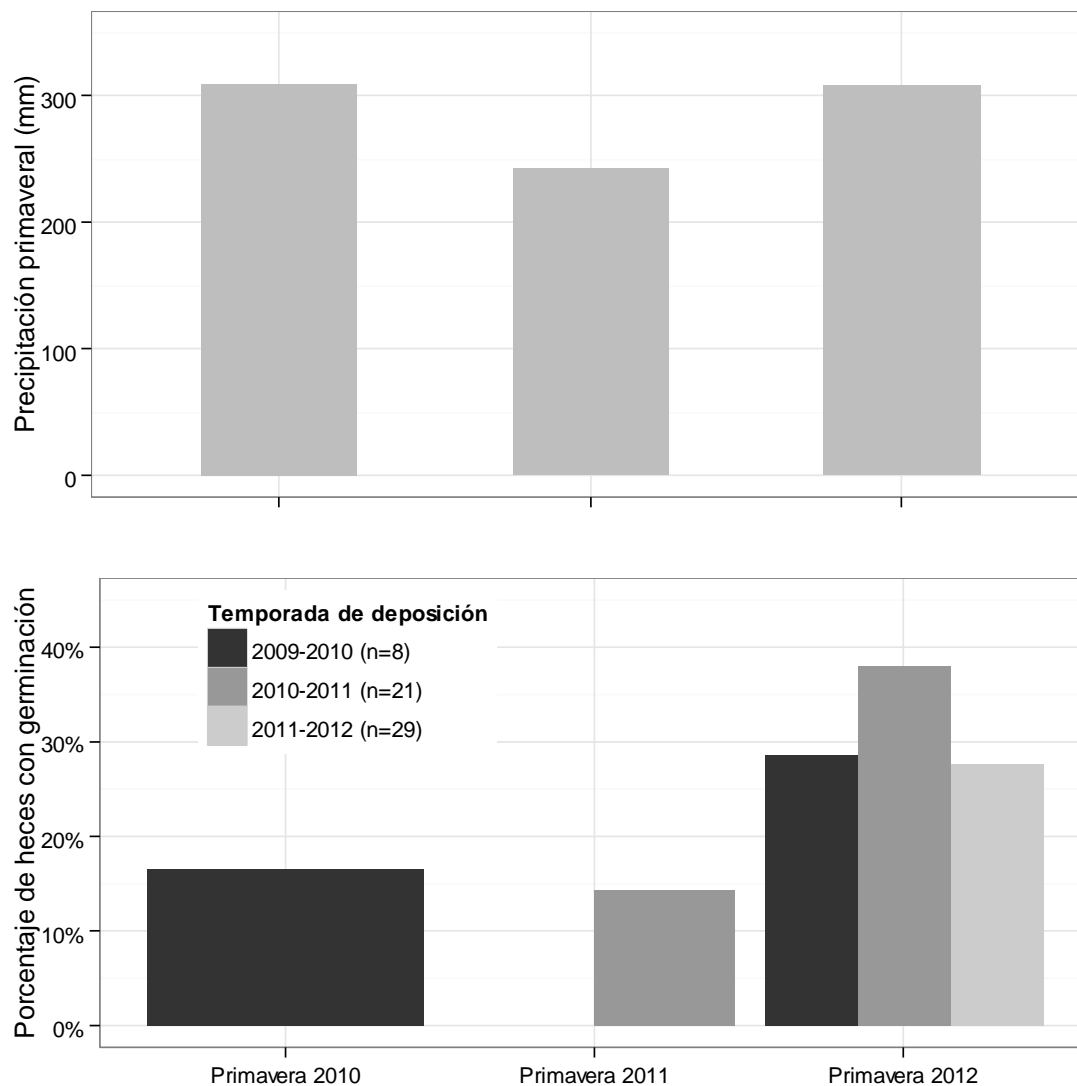


Figura 38. Porcentaje de heces de zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) en las que se registró germinación de carozos de *P. mahaleb* a lo largo de tres años consecutivos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y precipitaciones (mm) en las primaveras correspondientes a cada año.

Fecha	Observaciones
2010-01-13	Marcado de las heces
2010-01-24	11 DÍAS: Las heces aún mantienen su forma, los carozos se hallan unidos dentro de la materia fecal, a excepción de algunos pocos que están sueltos
2010-04-01	1 MES 19 DÍAS: Las heces pierden su forma y se disgregan en fragmentos más pequeños y muchos carozos se liberan hallándose mayormente desparramados en la superficie del suelo. Aquellas heces alejadas del suelo depositadas sobre una mata o arbusto mantienen la forma. La cantidad de carozos que se pudo observar en el sitio de deposición fue del 50,4% (rango=[25,8%-92,6%]) respecto del número original
2010-09-08	8 MESES 15 DÍAS: Carozos enteros desparramados en la superficie. En general tienen la superficie limpia, pero algunos mantienen restos de pulpa y materia fecal adheridos. Algunos se hallan semienterrados. Luego de las precipitaciones se observa mayor retención de humedad en los restos de materia fecal que en la superficie del suelo
2010-10-02	9 MESES 9 DÍAS: Una plántula emerge en una de las heces. Los carozos permanecen desparramados en la superficie, algunos semienterrados
2010-11-06	10 MESES 13 DÍAS: Otra plántula emerge en la misma hez. Aún se observan restos de materia fecal en los sitios de deposición. Las plántulas se hallan en una depresión del terreno
2011-12-03	1 AÑO 11 MESES 10 DÍAS: No hubo germinación en ninguna de las heces. Aún se encuentran carozos desparramados en los sitios
2012-11-02	2 AÑOS 10 MESES 9 DÍAS: Aparecen dos y cinco plántulas en dos heces diferentes. Ambas se encuentran protegidas por una mata de pasto grande

Tabla 31. Evolución temporal de ocho heces de zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) con carozos de *P. mahaleb* marcadas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y observadas sucesivamente a lo largo de tres años consecutivos (2009-2012).

Cambios de viabilidad y eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro

De las 26 heces de zorro halladas en 2010-2011 junto a las cuales se sembró un grupo de carozos control, nueve (34,6%) y ocho (30,8%) heces estuvieron asociadas con la emergencia de plántulas durante la primera y segunda primavera siguientes, respectivamente. Por el contrario, sólo uno de los controles sembrados junto a las heces mostró germinación en cada año (3,8%). Ninguna de las plántulas emergidas durante la primera primavera sobrevivió hasta el segundo año. La probabilidad de que ocurra germinación en alguno de los carozos contenidos en una hez de zorro resultó 11,5 veces mayor que en los controles (Regresión logística, *odd ratio*=11,5, coef.=2,44, ES=0,78, $p < 0,01$), tanto durante el primer año como durante el segundo (el factor año fue descartado del modelo según el criterio de AIC, Figura 39). Al incorporar el número de carozos presentes originalmente en la hez, éste no resultó significativo (Res.Dev.=75,277, g.l.=92, AIC=83,145, $p=0,2144$). Por otro lado, se detectó una pérdida de viabilidad de los carozos desde el momento en que fueron encontradas hasta la primavera siguiente, tanto en las heces como en los controles (Tabla 32). El porcentaje de carozos viables en heces y controles mostró diferencias marginalmente significativas al momento de la recolección y altamente significativas en la primavera, reduciéndose a un

38,9% de su valor inicial para los carozos en las heces (de 53,3% a 20,7%), y a un 3,6% de su valor inicial para los carozos control (de 39% a 1,4%, Figura 40).

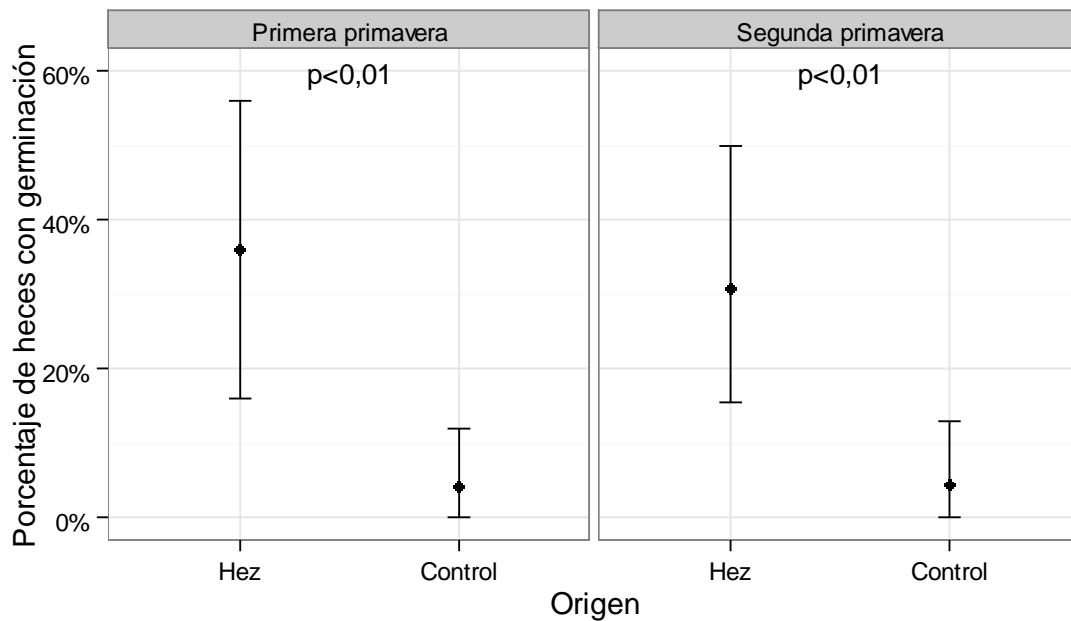


Figura 39. Porcentaje (media +/- IC95%) de heces de zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) para las que se registró germinación de semillas de *P. mahaleb* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestran resultados de comparaciones de la prueba t al 5%.

Modelo	g.l.	Desviación	g.l. residuales	Desviación Residual	p
Nulo			70	290,6	-
Origen	1	49,2	69	241,5	2,4e-12
Momento	1	119,1	68	123,4	2,2e-16
Origen:Momento	1	16,6	67	106,8	4,6e-5

Tabla 32. Resultados de *Likelihood Ratio Test* evaluando las diferencias de viabilidad en carozos de *P. mahaleb* presentes en heces de zorro y en carozos control, en el momento de recolección y en la primavera siguiente.

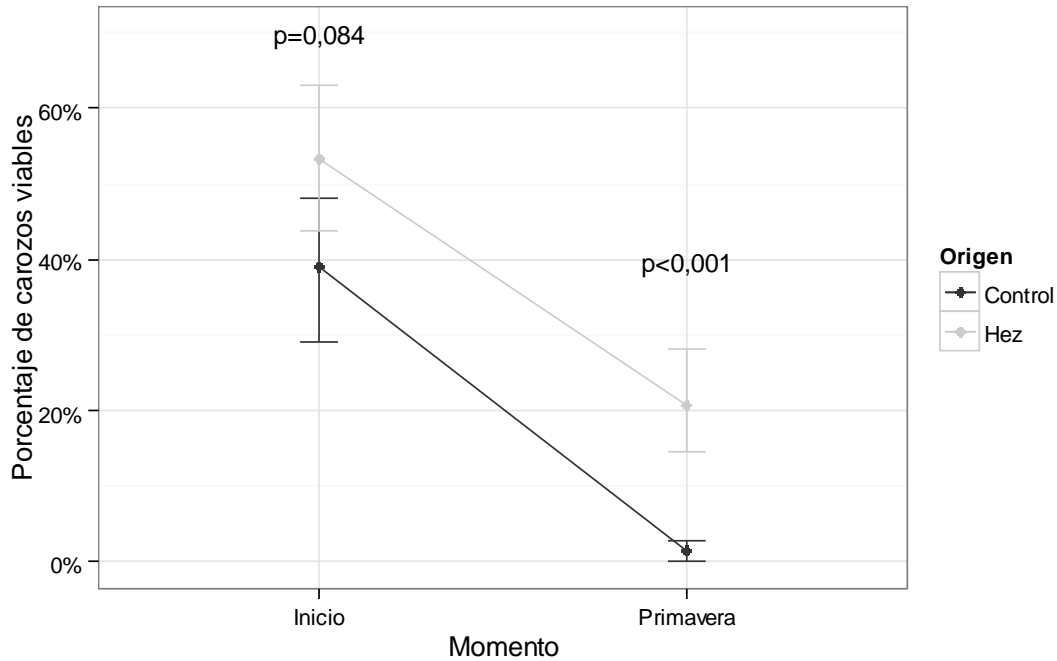


Figura 40. Viabilidad en carozos de *P. mahaleb* presentes en heces de zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) y de frutos control sembrados a su lado en verano y primavera en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestran los resultados de comparaciones del test de Tukey al 5%.

En las once heces utilizadas para llevar a cabo el ensayo manipulativo, se observó que la germinación en los carozos que fueron enterrados resultó aproximadamente ocho veces mayor que para aquellos que permanecieron en la superficie del suelo (*odds ratio*=8,27, *coef.*=2,11, *ES*=0,77, $p<0,01$), y que las heces de zorro mostraron una probabilidad de germinación 4,5 veces mayor que los controles (*odds ratio*=4,54, *coef.*=1,51, *ES*=0,77, $p<0,05$). El modelo sin interacción entre los factores *origen* y *tratamiento* fue seleccionado según el criterio de AIC (Res. Dev.=45,6, g.l.=39, $p<0,05$, AIC=51,6, Figura 41). En la segunda primavera, el porcentaje de heces con carozos germinados resultó entre 45% y 22% para heces en superficie y enterradas respectivamente, siendo nula la germinación en todos los controles. En este caso, el número de carozos germinados en cada hez osciló entre uno y siete.

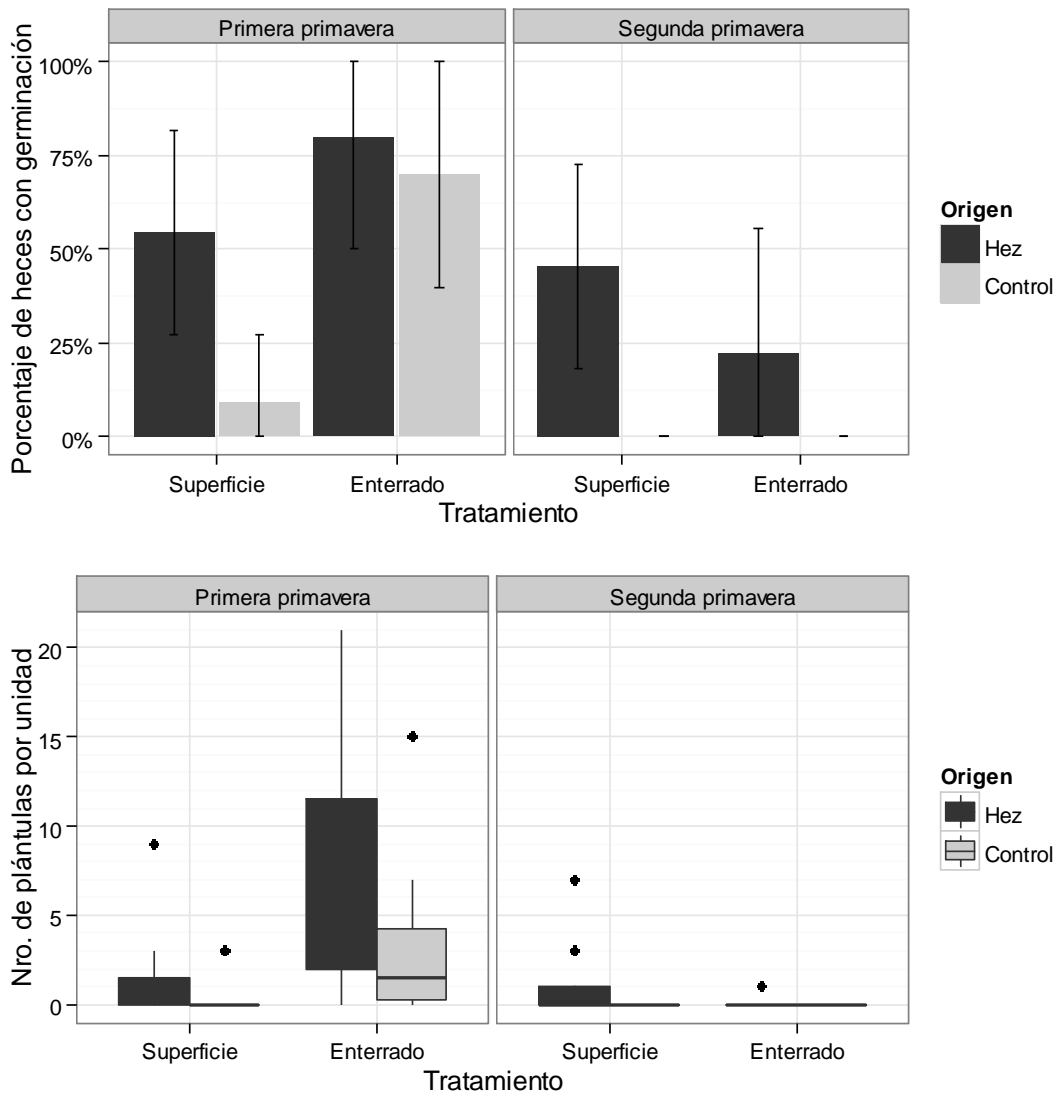


Figura 41. Germinación (media +/- IC95%) en el primer y segundo año para carozos de *P. mahaleb* presentes en heces de zorro y para carozos control que fueron manipulados aplicando dos tratamientos: un subconjunto de carozos fue enterrado manualmente y otro fue dejado en superficie. El gráfico inferior muestra box-plots indicando mediana, cuartiles, rango y *outliers* del número de plántulas emergidas en cada hez. Los resultados corresponden de 26 heces marcadas durante el verano de 2010-2011.

Respuesta natural de los carozos dispersados por hormigas

En 13 de los 17 nidos examinados se observó la presencia de plántulas en cercanías a sus entradas durante la primavera de 2010 (Lámina 10 D y F). El número máximo de plántulas observadas en un hormiguero varió entre uno y 219 (Figura 42). La cantidad de plántulas alcanzó un número máximo sobre mediados de octubre, reduciéndose sobre el principio del verano. En un nido se registraron signos de predación por parte de roedores sobre los carozos acumulados por las hormigas (Lámina 10 H).

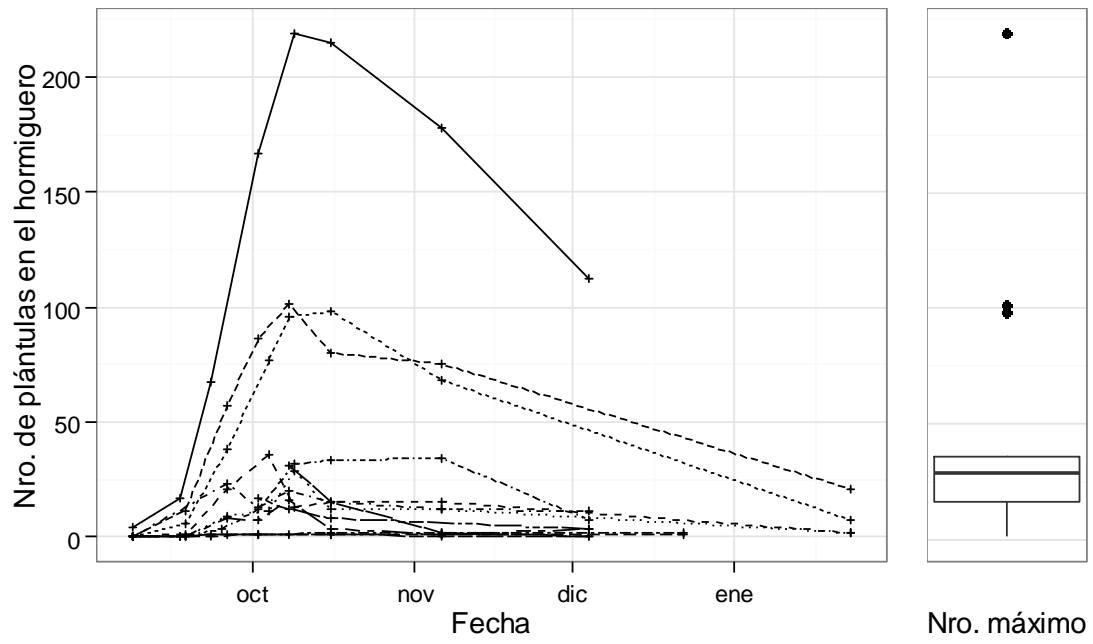


Figura 42. Reclutamiento de plántulas de *P. mahaleb* en 13 nidos de hormigas cortadoras (*Acromyrmex lundii*) a lo largo de la primavera de 2010. El diagrama de cajas sobre el margen derecho indica mediana, cuartiles, rango y *outliers* del número máximo de plántulas detectadas en cada hormiguero.

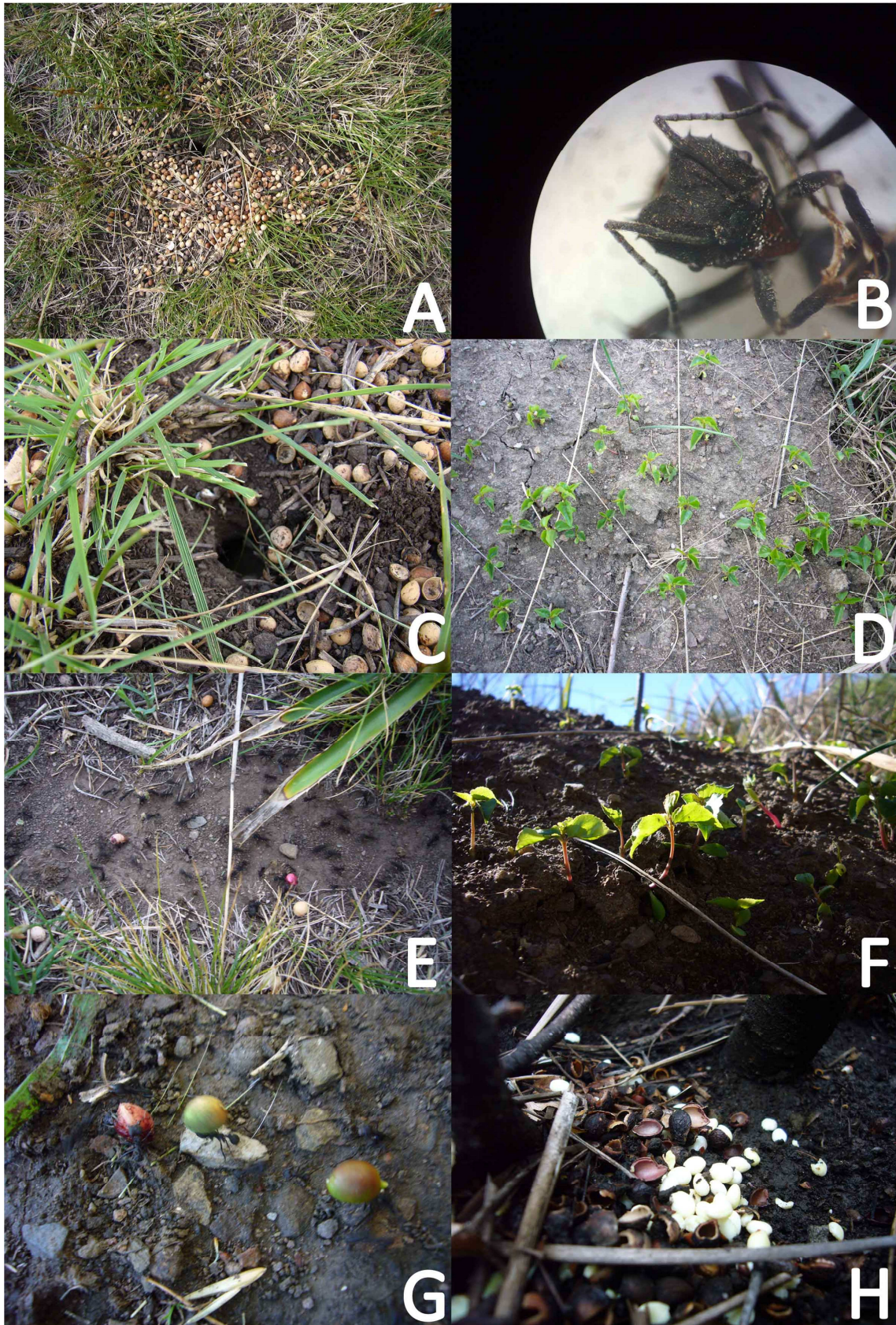


Lámina 10. Carozos (A y C) y plántulas (D y F) de *P. mahaleb* en nidos *Acromyrmex lundii* (hormiga cortadora, B) hallados en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Se muestran los caminos por donde las hormigas trasladan los carozos (E y G) y una acumulación de carozos dispersados por hormiga que fueron posteriormente predados por un roedor (H).

Discusión

Efecto del género floral y el tamaño de la planta madre sobre la germinación

Los ensayos realizados, tanto en condiciones de laboratorio como naturales, no permitieron detectar diferencias claras en la germinación y la viabilidad de carozos provenientes de plantas androestériles y hermafroditas. Si bien la interacción entre el tamaño de la planta madre y su género floral resultó significativa en su efecto sobre la germinación en laboratorio, puede observarse que las principales diferencias se deben al tamaño de las plantas y que el género no parece estar determinando un patrón claro. Jordano (1993) reportó que, a pesar de haberse registrado diferencias significativas en el peso seco de las semillas de individuos de *P. mahaleb* androestériles y hermafroditas, estas no se corresponden con variaciones en la tasa de germinación bajo condiciones naturales. Tal como fue planteado en el Capítulo 1, para que un sistema reproductivo ginodioico se mantenga estable en términos evolutivos, el fenotipo androestéril debe presentar ventajas adaptativas, ya sea en la fecundidad, en el reclutamiento o en la dispersión, por ejemplo a través de la producción de semillas con mejores características para su supervivencia y establecimiento (Delph *et al.* 2007; Dufay & Billard 2012; Jordano 1993). En el Capítulo 1 de esta tesis no se encontraron diferencias claras en la fecundidad y en el tamaño y peso de frutos y carozos entre ambos géneros florales. En este capítulo, no se hallaron evidencias a favor de la hipótesis planteada inicialmente sobre una mejor respuesta germinativa en el fenotipo androestéril. Según las discusiones evolutivas planteadas anteriormente, en este sistema se espera que el fenotipo androestéril sufra una selección en contra dado que no parece mostrar ninguna ventaja con respecto al fenotipo hermafrodita que cuenta con la posibilidad de autofecundarse ante condiciones ambientales desfavorables para la polinización.

El tamaño de la planta madre sí parece haber ejercido un efecto importante sobre la germinación y la viabilidad de los carozos en condiciones de laboratorio, llegando a valores muy bajos en plantas con troncos mayores a 35 cm de diámetro. Sin embargo, los resultados obtenidos en condiciones naturales contradicen el patrón hallado en laboratorio. La edad y senescencia de la planta madre al momento de la maduración de los frutos puede influir sobre la viabilidad y germinación de las semillas (Gutterman 2000; Kigel *et al.* 1979). Si bien no se analizaron específicamente diferencias de viabilidad que puedan derivar del proceso de maduración de las semillas en los distintos árboles, los resultados obtenidos en condiciones naturales muestran que la capacidad para germinar no difiere en plantas de distintos tamaños. La explicación más plausible para el patrón hallado en laboratorio podría ser una combinación

de una mayor dormición de cubierta en carozos de plantas grandes y una pérdida de viabilidad durante el ensayo. En especies cultivadas y silvestres se han reportado relaciones alométricas positivas entre el incremento de tamaño de carozos y el grosor de sus paredes (Fenner 1991; 2000). En el capítulo 1, se mostró que las plantas de mayor tamaño tienden a producir frutos con carozos más grandes. Los carozos de plantas mayores podrían poseer un endocarpo más resistente a quebrarse, dificultando el desarrollo del embrión y la germinación de la semilla. Existen registros que indican que las plantas más pequeñas pueden desarrollar semillas con menor dormición en comparación con las plantas de mayor tamaño y edad (Gutterman 2000). La prolongada exposición a la humedad propia del proceso de estratificación y germinación en laboratorio podría inducir una pérdida de viabilidad en estos carozos dormantes, tal como fue demostrado en ensayos preliminares con diferentes condiciones de almacenamiento (datos no reportados). En cambio, en carozos de plantas pequeñas, una cubierta más débil podría facilitar la penetración del embrión y por ende, la germinación. En condiciones naturales, este impedimento que ejerce la cubierta podría verse disminuido gracias a la acción de microorganismos del suelo y la meteorización propia de las condiciones climáticas cambiantes que podrían promover su desgaste, permitiendo que germinen tanto carozos de plantas grandes como pequeñas, tal como fue observado.

Efecto de los dispersores sobre la germinación bajo condiciones controladas

Las semillas de *P. mahaleb* que no reciben ningún tipo de tratamiento presentan un bajo porcentaje de germinación en laboratorio que, en concordancia con las hipótesis planteadas al inicio, se ve favorecido por la eliminación total de la pulpa del carozo y por la escarificación del endocarpo mediante métodos mecánicos y químicos. El tratamiento que realizan los dispersores sobre los carozos también resulta favorable sobre la germinación en términos generales, interviniendo varios mecanismos en este proceso que permiten entender la variabilidad observada entre los distintos agentes.

Remoción de la pulpa

En laboratorio, los frutos intactos con pulpa no mostraron signos de germinación, en coincidencia con lo que ocurre en otras especies del género (Meyer & Witmer 1998; Yagihashi *et al.* 2000). Pese a que el porcentaje de germinación de los carozos pelados manualmente resultó muy bajo, y no difiere significativamente de cero, la ocurrencia de germinación en estos demuestra que la presencia de pulpa inhibe por completo este proceso. De todas formas, el bajo porcentaje indica que este no sería el único factor de inhibición involucrado.

Como se dijo anteriormente, la pulpa puede inhibir la germinación mediante el bloqueo de la luz y del intercambio de gases, y por la presencia de metabolitos secundarios en el jugo que inhiben específicamente las vías enzimáticas de la germinación (Cipollini & Levey 1997; Traveset 1998). Muchas de las especies en las que se estudió este fenómeno mostraron un aumento en la germinación debido a la remoción de la pulpa del fruto (Robertson *et al.* 2006). Esto no había sido reportado previamente en *P. mahaleb* pero sí en otras especies de *Prunus* (Meyer & Witmer 1998; Yagihashi *et al.* 1999; 2000) y representa un rasgo adaptativo importante en muchas especies de frutos carnosos (Cipollini & Levey 1997; Traveset *et al.* 2007). En condiciones naturales, los frutos que no son consumidos o manipulados por los dispersores quedan en el suelo bajo la planta madre, con las semillas aún en su interior y en contacto con la pulpa y los jugos del fruto. Estos carozos pueden ser beneficiados por otros medios de dispersión, pero en la medida en que los restos de pulpa no sean degradados o removidos, la semilla se mantendría bajo este efecto inhibitorio de la germinación (Yagihashi *et al.* 1999).

Escarificación artificial

Si bien la remoción de la pulpa permitiría la germinación, los valores obtenidos en laboratorio para los carozos pelados manualmente resultaron muy bajos. Por lo tanto, podría decirse que la remoción de la pulpa no es suficiente por sí sola para aumentar la respuesta germinativa, al menos en las condiciones empleadas en el ensayo en laboratorio. Los resultados obtenidos demuestran que el endocarpo juega un rol importante en la dormición de las semillas de *P. mahaleb* y que su remoción o desgaste es un requisito para permitir niveles mayores de germinación. De acuerdo con los resultados de esta tesis, la remoción mecánica del endocarpo resulta más efectiva que la escarificación química. Esta misma diferencia fue reportada recientemente para la especie en su rango nativo (Ghayyad *et al.* 2010; Pipinis *et al.* 2012) y para otras especies del género (García-Gusano *et al.* 2004; Grisez *et al.* 2008; Heidari *et al.* 2008). La inmersión en ácido sulfúrico durante 10 minutos redujo la resistencia mecánica del endocarpo, favoreciendo la germinación hasta llegar a niveles de germinación equivalentes a los reportados por Ghayyad *et al.* (2010). Inmersiones más prolongadas en ácido sulfúrico producen daños irreversibles sobre el embrión, reduciendo así la germinación en *P. mahaleb* (períodos mayores a 40 minutos, Ghayyad *et al.* 2010; períodos mayores a 180 minutos, Pipinis *et al.* 2012) y en otras especies del género *Prunus* (Grisez *et al.* 2008; Heidari *et al.* 2008). Esto resulta relevante considerando el paso por el tracto digestivo de los dispersores que defecan las semillas y las diferencias en el tiempo de retención que implicarían exposiciones más o menos prolongadas a los ácidos del estómago.

Dispersores

En términos generales, y coincidiendo con la hipótesis planteada inicialmente, el efecto de la manipulación de los carozos por parte de los dispersores resultó favorable para la germinación en condiciones de laboratorio, excepto para dos especies. Las diferencias en la germinación de los carozos consumidos por distintos dispersores pueden ser interpretadas en función de dos procesos fundamentales: diferentes grados de remoción de la pulpa y de limpieza de los carozos y variaciones en el desgaste ejercido sobre el endocarpo. El grado de desgaste que recibirá una semilla depende de los rasgos del fruto y de la semilla, pero también del comportamiento del dispersor y de las características morfológicas y fisiológicas de su tracto digestivo, como su longitud, la presencia de un estómago muscular, la composición de los fluidos digestivos, el contenido de agua, el pH y otros aspectos fisiológicos, cuyo efecto puede variar a su vez según el tipo de comida ingerida junto con los frutos (Traveset *et al.* 2007). Así, en las heces de algunos dispersores es común encontrar restos de pulpa adheridos a las semillas y hasta frutos intactos sin procesar, con consecuencias sobre su respuesta germinativa (Traveset 1998). En esta tesis, se observaron diferentes grados de remoción de la pulpa y limpieza de la superficie de los carozos tratados por los distintos dispersores (Lámina 9), y esto parece estar reflejado en su respuesta germinativa.

La regurgitación de semillas por aves Passeriformes en general sucede rápidamente (5-20 minutos), mientras que las semillas defecadas son retenidas durante más tiempo en el tracto digestivo (20-90 minutos, Herrera 1984b; Traveset 1998). A pesar de permanecer menos tiempo en el tracto digestivo, las semillas que son regurgitadas por ciertas aves usualmente quedan completamente limpias de pulpa, al contrario de lo que sucede en aquellas que son defecadas, las que comúnmente mantienen vestigios de pulpa adherida (Traveset 1998). Entre las aves estudiadas en esta tesis, los carozos que mostraron el máximo porcentaje de germinación fueron aquellos regurgitados por *T. savana* (65%). A pesar de que los carozos no atraviesan el tracto digestivo completo, esta especie los regurgitan completamente libres de pulpa. *P. sulphuratus* también regurgita los carozos, pero con cierta proporción de pulpa adherida y estos muestran un porcentaje de germinación menor que los regurgitados por *T. savana*. La retención de pulpa en los carozos podría deberse a que *P. sulphuratus* regurgita grandes bolos, con varios carozos junto con otros residuos de su alimentación, al contrario de *T. savana* que regurgita los carozos de a uno, lo cual permitiría una mejor limpieza.

El efecto de la retención de pulpa en los carozos sobre la germinación también se refleja en el caso de aquellos contenidos en las heces de *M. saturninus* y *P. maculosa*. Mientras

que los carozos defecados por *M. saturninus* exhiben porcentajes de germinación mayores a los de los carozos pelados manualmente, no se detectaron diferencias significativas en el caso de aquellos defecados por *P. maculosa*, siendo que estos últimos retienen un porcentaje de pulpa mayor que los primeros.

La misma relación se mantiene en el caso de las heces de zorro, las que presentaron una gran proporción de frutos intactos y carozos con mucha pulpa adherida (56,9% cubierto por pulpa), mostrando valores de germinación que no difieren de los carozos pelados manualmente. Se ha postulado que las semillas ingeridas por mamíferos no voladores muestran valores reducidos de viabilidad y germinación (Traveset & Verdú 2002). Estas diferencias generalmente se atribuyen a un tiempo prolongado de retención en el tracto digestivo (Nogales *et al.* 2005; Traveset, Riera, *et al.* 2001) que implicaría un grado de erosión que puede dañar el embrión (Traveset *et al.* 2007). Los ensayos desarrollados en esta tesis no detectaron pérdidas de viabilidad a partir del consumo de frutos por parte de los zorros, por lo que la caída en la tasa de germinación debe responder a algún otro factor.

La asociación entre la retención de pulpa adherida al carozo y la reducción en la tasa de germinación ya fue citada para otras especies de *Prunus* (Meyer & Witmer 1998; Traveset *et al.* 2007; Yagihashi *et al.* 2000). Aún si la pulpa no contiene inhibidores químicos, puede promover el crecimiento de microorganismos que perjudiquen la germinación de la semilla (Traveset 1998).

Por otro lado, se ha demostrado que los tiempos de retención en el tracto digestivo de los dispersores son inversamente proporcionales a la cantidad de frutos ingeridos (Traveset 1998). Más allá de las diferencias anatómicas y fisiológicas del sistema digestivo, tanto *P. maculosa* como *L. gymnocercus* realizan grandes ingestas de frutos de *P. mahaleb* en el área de estudio (ver Capítulo 2, *Análisis de restos digestivos de las aves*, p. 94). Las palomas que visitan las copas de *P. mahaleb*, ingieren una gran cantidad de frutos en cada visita y las heces de zorro pueden contener enormes cantidades de frutos que indicarían un consumo intenso durante la temporada estival. Como se mencionó anteriormente, la mayor parte del peso y del volumen de las heces de zorro encontradas durante el verano en el Parque Provincial Ernesto Tornquist consiste en frutos de *P. mahaleb* (Birochio 2008; Castillo *et al.* 2011). La abundancia y distribución agrupada de *P. mahaleb* en las zonas invadidas de la reserva hacen que sus frutos sean un recurso alimentario espacialmente predecible, permitiendo a los individuos consumir grandes volúmenes sin necesidad de realizar grandes desplazamientos (Birochio 2008). Además, dada la proporción del fruto que es ocupada por el carozo, el consumo de

estos frutos implica la ingestión de una gran cantidad de materia no aprovechable y esto puede ayudar a acelerar el tránsito intestinal (Birochio 2008). Por estas razones, es probable que los tiempos de retención en el tracto digestivo por parte de esta especie sean muy cortos. A su vez, la pulpa de los frutos carnosos puede contener compuestos laxativos que promueven una rápida deposición de las semillas (aunque también existen efectos de constipación, Cipollini & Levey 1997; Murray *et al.* 1994). De este modo, la insuficiente remoción de pulpa y escarificación de los carozos observadas en las heces de *L. gymnocercus* y *P. maculosa* podrían ser explicadas por su rápido pasaje por el tracto digestivo como consecuencia de la ingestión simultánea de grandes cantidades de frutos.

Más allá del efecto del consumo de los frutos por los dispesores vertebrados, el máximo porcentaje de germinación en laboratorio obtenido en esta tesis correspondió a los carozos que fueron manipulados por hormigas cortadoras de hojas, las que aparentemente también dejan los carozos totalmente libres de restos de pulpa. Mediante observaciones focales de las bocas de algunos de los hormigueros identificados en el área de estudio, se pudo observar que muchos de los frutos acarreados por las hormigas eran ingresados al hormiguero (ver Capítulo 2). Como fue mencionado en el Capítulo 2, las hormigas del género *Acromyrmex* concentran grandes cantidades de tejido vegetal en el interior del nido, en cámaras donde cultivan un hongo que degrada este material y del cual se alimentan las larvas (Farji-Brener 2000; Farji-Brener & Ghermandi 2004). Las hormigas obreras pueden ingerir partes de los tejidos vegetales que transportan (en este caso extrayendo pulpa y limpiando el carozo), además, el contacto posterior del carozo con el hongo en el interior del nido y la exposición a las enzimas que este libera, podrían implicar un proceso de escarificación química importante. Ambos procesos podrían explicar el alto porcentaje de germinación de estos carozos en los ensayos en laboratorio. Los residuos que no son degradados por el hongo, incluyendo los carozos de *P. mahaleb*, son depositados luego fuera del nido, formando montículos ricos en materia orgánica y en nutrientes y con altos niveles de retención de agua (Farji-Brener 2000; Farji-Brener & Ghermandi 2000). Los basureros generan puntos con buenas condiciones ambientales para la germinación, el establecimiento y la supervivencia de las plántulas de distintas especies vegetales (Farji-Brener & Ghermandi 2004), entre ellas plantas exóticas (Farji-Brener & Ghermandi 2008).

Efecto de los dispersores sobre la germinación bajo condiciones seminaturales

En los experimentos realizados en condiciones seminaturales, donde los carozos fueron enterrados y permanecieron allí durante varios meses expuestos a los factores

ambientales naturales, los resultados hallados ofrecen una interpretación complementaria acerca del efecto de los dispersores, probablemente más cercana a lo que sucede en el campo. En contraposición con la hipótesis planteada inicialmente, la respuesta general de los carozos ante las condiciones seminaturales fue favorable en comparación con los resultados obtenidos en laboratorio.

Los porcentajes de germinación obtenidos para los frutos intactos y para los carozos pelados a mano (50-55%) fueron considerablemente más altos que los obtenidos en cámara (0-15%), a pesar de no haber recibido ningún tratamiento de escarificación específico. Esto responde, posiblemente, a que el efecto inhibitor de la pulpa en los frutos sembrados intactos haya sido neutralizado por los procesos de degradación y desgaste de la pulpa y endocarpo que ocurren en el suelo, citados anteriormente. Similares diferencias fueron observadas en otras especies del género *Prunus*, para las que la pulpa es degradada por organismos del suelo, permitiendo que la germinación ocurra (Yagihashi *et al.* 1999), mientras que en laboratorio los frutos con pulpa no germinaron (Yagihashi *et al.* 2000). Estos organismos contribuyen a la degradación de la pulpa del fruto, permitiendo la germinación aun cuando los carozos sean depositados con toda o parte de la pulpa adherida (Cipollini & Levey 1997; Yagihashi *et al.* 1999). Además, el aumento en la germinación observado en los carozos pelados manualmente observado en condiciones seminaturales respecto del laboratorio, podría estar indicando que el endocarpo sufrió un debilitamiento durante el período en que los carozos permanecieron en el suelo. Los microorganismos del suelo, junto con el efecto de meteorización que ejercerían los cambios diarios y estacionales de temperatura, podrían debilitar en mayor o menor medida el endocarpo, facilitando así la ruptura de esta cubierta por parte del embrión al momento de germinar. Dado que la siembra se realizó durante principios de otoño, los frutos permanecieron en contacto con estos microorganismos y expuestos a cambios en las condiciones climáticas durante muchos meses antes de que llegara el período natural de germinación. Este proceso en el suelo podría estar reemplazando en cierta medida al que sucede dentro del tracto digestivo de un dispersor, reduciendo la dependencia de esta interacción para una germinación exitosa en el campo (Baskin & Baskin 2001; Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). Esto conduce a pensar que el principal rol de los dispersores de *Prunus mahaleb* es movilizar los carozos, siendo su efecto sobre la germinación enmascarado por los procesos que sufren las semillas en el suelo desde su dispersión hasta el momento de germinar.

A excepción de los carozos regurgitados por *T. savana*, cuya germinación fue elevada en ambos experimentos, todos los carozos que fueron consumidos por los dispersores

mostraron un aumento del 45-60% en su respuesta germinativa en condiciones seminaturales en comparación con el laboratorio, incluyendo *P. maculosa* y *L. gymnocercus* que mostraron efectos no significativos en laboratorio respecto del control. Del mismo modo que sucedió con aquellos frutos sembrados con pulpa, los restos de pulpa observados inicialmente en los carozos consumidos por *P. sulphuratus*, *P. maculosa* y *L. gymnocercus* probablemente fueron degradados por los microorganismos del suelo, permitiendo esa mejora en el porcentaje de germinación. Bajo condiciones seminaturales, las diferencias entre los carozos consumidos y los carozos pelados manualmente (control) continúan siendo significativas para la mayoría de los dispersores, aunque son de menor magnitud (12-14%, excepto en el caso de *P. maculosa* que no mostró diferencias significativas) en comparación con las diferencias que resultaron significativas en laboratorio (50-330%). Los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio y seminaturales brindan información complementaria y demuestran la importancia de estudiar el fenómeno de germinación desde ambos enfoques. Si bien las condiciones constantes del laboratorio pueden parecer ideales para detectar diferencias en la germinación de semillas ingeridas y no ingeridas por los dispersores, los resultados pueden variar ampliamente al tener en cuenta lo que sucede realmente en condiciones naturales. El proceso de estratificación en condiciones naturales parece ser más efectivo para promover la germinación que el utilizado en condiciones de laboratorio. El contacto con microorganismos del suelo y las fluctuaciones de temperatura y humedad propias del ambiente, podrían ser factores determinantes durante este proceso. Como se dijo anteriormente, la mayor parte de los estudios realizados acerca del efecto de los dispersores sobre la germinación proviene de ensayos en laboratorio (Traveset & Verdú 2002). En base a los resultados de este estudio, se puede decir que es fundamental abordar este tipo de comparaciones mediante ensayos bajo distintas condiciones, resaltando la importancia de analizar las respuestas en condiciones naturales. En el caso de los estudios de germinación en *Prunus*, la estratificación natural o seminatural a veces fue incluida (Derya *et al.* 2006; Gerçekçioğlu & Çekiç 2012; Ghayyad *et al.* 2010; Iliev *et al.* 2012) y otras veces no se tuvo en cuenta (García-Gusano *et al.* 2004; Grisez *et al.* 2008; Krefting & Roe 1949; Pipinis *et al.* 2012). Es importante también considerar el destino de los carozos que son consumidos por un animal en la naturaleza, dado que al defecarlos estos quedan en la superficie y pueden demorar varios meses en penetrar el perfil del suelo. Como se discutirá más adelante, este condicionante puede resultar de gran importancia para el destino de las semillas en condiciones naturales.

Respuesta de carozos consumidos y no consumidos en distintos tipos de ambiente

Las condiciones microambientales del sitio donde las semillas son depositadas por los dispersores parecen ser cruciales para un establecimiento exitoso. En concordancia con la hipótesis planteada, se hallaron evidencias de que la respuesta germinativa de los carozos en ambientes húmedos y protegidos (bosque y pastizal intermedio) puede alcanzar valores más altos que en ambientes abiertos menos protegidos (roquedal y pastizal bajo). Si bien se observa una mayor germinación en aquellos carozos que fueron consumidos por animales, este efecto parece estar condicionado por el filtro ambiental que tendría una fuerte influencia sobre la respuesta germinativa. Mientras los patrones de llegada son determinados en esencia a través de los mecanismos de dispersión, aquellos relacionados con etapas posteriores, como la germinación y el establecimiento exitoso de las plántulas, dependen de una combinación de factores bióticos y abióticos operando en el sitio de deposición de la semillas (Herrera 2002). Por lo tanto, un dispersor puede aumentar la tasa de germinación de las semillas que consume pero este efecto puede ser insignificante si el animal deposita la mayor parte de las semillas en lugares que no reúnen las condiciones necesarias para que la germinación ocurra (Traveset 1998). La importancia de los efectos ambientales sobre el éxito de las semillas dispersadas ha sido registrada en muchos estudios (Herrera *et al.* 1994; Rey & Alcantara 2000; Traveset *et al.* 2007). En poblaciones del rango nativo de *P. mahaleb*, los ambientes de roquedal y grietas han sido caracterizados como sitios con condiciones ambientales extremas que reducen las chances de supervivencia de las semillas y plántulas (Kollmann & Pflugshaupt 2001). En el caso de esta tesis, y si bien la respuesta germinativa en este ambiente fue baja y muy variable (0-4% en promedio por tratamiento), no se puede descartar su importancia en el reclutamiento de la especie, dada la abundancia de renovales y de árboles adultos que se observan en este tipo de sustrato (Amodeo & Zalba 2013; Amodeo 2008).

Otro factor que parece haber tenido una importancia clave es la predación de carozos por parte de roedores, que mostró una incidencia importante en ambientes de roquedal. La incidencia de los predadores sobre las unidades de muestreo en este ambiente fue importante y la intensidad de predación en cada parcela alcanzó porcentajes altos. Esto podría implicar una subestimación de los valores de germinación en este ambiente, dado que la predación ocurrió previamente a que las semillas tuvieran oportunidad de germinar al primer año. El diseño experimental aplicado no permite comparar este efecto respecto de los otros ambientes, dado que en ellos se colocaron mallas protectoras que no pudieron emplearse en el roquedal. Esto podría indicar que en determinados ambientes, la predación por roedores es un factor determinante de la supervivencia de los carozos en el campo luego de ser

dispersados. La abundancia de micromamíferos en el área de estudio está condicionada por las características ambientales de cada sitio, siendo la estructura de la vegetación una limitante importante que, a su vez, se ve afectada por la presencia de caballos cimarrones (Birochio 2008). Un análisis específico de la predación de semillas por micromamíferos y su importancia como dispersores secundarios ayudaría a comprender mejor su papel en la dinámica poblacional de *P. mahaleb*, considerando la variación estacional en su actividad y su relación con la densidad de carozos.

Respuesta de los carozos dispersados por zorro

La mayor parte de las heces de zorro fue hallada en pastizales abiertos, asociadas a matas pequeñas de gramíneas o a pequeños arbustos (ver Capítulo 2). A lo largo de las cuatro temporadas de este estudio, casi un 60% de las heces de zorro que fueron observadas en el campo nunca mostraron signos de germinación y el número de plántulas emergidas en las heces donde ocurrió germinación fue siempre muy bajo (menor al 6% del número de carozos inicial en la hez). En concordancia con la hipótesis planteada en este capítulo, esto estaría indicando que las condiciones microambientales en los sitios donde el zorro suele depositar los carozos no son favorables para el reclutamiento. Se observó una pérdida de viabilidad por parte de los carozos presentes en las heces entre el verano y la primavera siguiente, así como en los carozos control depositados manualmente junto a las heces. La materia fecal que rodea a los carozos puede otorgarles una protección frente a la desecación (Traveset 1998; Traveset *et al.* 2007), pudiendo explicar la mayor pérdida de viabilidad en los carozos control. Sin embargo, es importante tener en cuenta que estas diferencias podrían verse afectadas por haber utilizado carozos con pulpa como control y que podrían existir diferencias iniciales en la viabilidad de los carozos utilizados. Sin embargo, los resultados de este ensayo demuestran que las condiciones ambientales donde son depositados los carozos por parte del zorro son el principal factor que influye en esa reducción en viabilidad, tanto para carozos que atravesaron el tracto digestivo como para carozos sembrados manualmente en estos sitios.

Sin embargo, el rol del zorro como dispersor de *P. mahaleb* podría tener aún una importancia clave, principalmente considerando su importancia en términos cuantitativos y en su papel como dispersor a larga distancia. Por otro lado, se encontraron evidencias de que los carozos de *P. mahaleb* dispersados por zorro pueden permanecer tres años en el suelo en estado latente y aún mantener la capacidad de germinar. Es interesante observar que la proporción de heces en las que ocurrió germinación en la primavera de 2012 fue similar para las heces marcadas en las tres temporadas (heces de uno, dos y tres años de edad). Esto

podría deberse a que las condiciones ambientales para la germinación fueron favorables durante ese año, lo que indujo la emergencia de plántulas a partir de muchas semillas latentes.

Eventos post-dispersión en los carozos dispersados por zorro

Mediante el ensayo manipulativo con las heces de zorro se demostró que el enterramiento de los carozos puede favorecer ampliamente su respuesta germinativa. El enterramiento de las semillas puede reducir la desecación, el estrés por calor y la predación por granívoros y aumentar la hidratación y la germinación (Schupp *et al.* 2010; Vander Wall *et al.* 2005). Sin embargo, el movimiento de las semillas dentro del suelo depende de la textura del suelo, la pendiente, el viento y las precipitaciones y los beneficios en la germinación pueden variar según el ambiente (Schupp *et al.* 2010). Esto podría ocurrir en forma natural, gracias a eventos estocásticos que entierren las semillas, pudiendo intervenir para ello disturbios de naturaleza abiótica o agentes bióticos que intervengan en procesos de dispersión secundaria. Por un lado, procesos dependientes de la gravedad y la topografía, así como las corrientes de agua que se generan durante las lluvias, pueden redistribuir las semillas dispersadas por animales, permitiendo que estas alcancen micrositios favorables para el enterramiento y la protección de las semillas (Schupp *et al.* 2010), como pueden ser pequeños pozos en el terreno o matas de pasto. Por otro lado, distintos agentes bióticos pueden intervenir en una segunda fase de dispersión, favoreciendo el establecimiento de las semillas debido al transporte de estas hacia sitios que resulten más adecuados o a través del enterramiento (Howe & Smallwood 1982; Schupp *et al.* 2010; Vander Wall & Longland 2004). En ocasiones puntuales se observó que la construcción de una cueva por parte de un micromamífero junto a algunas de las heces marcadas cubría a las semillas con tierra y también se observaron escarabajos del estiércol manipulando materia fecal en las heces marcadas. En este sentido, los zorros actuarían como dispersores primarios, alejando los propágulos de la planta madre, y los procesos de dispersión secundaria redistribuirían esas semillas a nivel local en micrositios con condiciones que podrían ser particularmente favorables, por ejemplo enterrando las semillas (Vander Wall *et al.* 2005; Vander Wall & Longland 2004). La combinación de estos mecanismos secuenciales de dispersión puede permitir efectividades de dispersión mayores de las que se asocian a un único agente. Dentro de este contexto, los escarabajos del estiércol han sido citados como importantes agentes de dispersión secundaria, dado que usualmente entierran el excremento que acarrean junto con las semillas que pueda contener, eventualmente favoreciendo la emergencia de las plántulas (Vander Wall & Longland 2004). Así como los escarabajos, se ha reportado que roedores y

hormigas pueden intervenir en estos procesos, actuando como dispersores secundarios que reorganizan la lluvia de semillas generada por otros animales o favoreciendo el enterramiento de las semillas presentes en las heces (Schupp *et al.* 2010).

Respuesta de los carozos dispersados por hormigas

Los resultados de este capítulo indican que las hormigas pueden ser agentes de dispersión muy eficientes, dado que los carozos que manipulan muestran un gran poder germinativo, tanto en laboratorio como en condiciones naturales. Existen reportes previos acerca de efectos favorables sobre la germinación por parte de hormigas cortadoras (Christianini *et al.* 2007; Dalling & Wirth 1998; Leal & Oliveira 1998). La dispersión por hormigas podría ser entonces un mecanismo de dispersión muy importante en términos cualitativos, tanto por este efecto promotor de la germinación como por el hecho de que así las semillas de *P. mahaleb* alcanzarían determinados microambientes, como pastizales intermedios, que resultan menos accesibles a través de otros agentes de dispersión. Además, no se detectaron indicios de herbivoría sobre las plántulas observadas en los nidos de *A. lundii*. Es común que las hormigas no ataquen las plántulas que crecen en los sitios donde depositan los desperdicios del nido. Se postula que las hormigas cortadoras de hojas evitan el contacto con los basureros debido a los microorganismos perjudiciales que pueden poner en riesgo a las hormigas o al hongo simbiótico del nido (Farji-Brener & Ghermandi 2004).

Consideraciones sobre el banco de semillas

Gracias a los ensayos realizados y al seguimiento prolongado de las heces de zorro dispersadas en el campo, se detectó que la germinación de *P. mahaleb* puede continuar ocurriendo tres años después de la deposición de los carozos, en algunos casos alcanzando valores aún mayores a los del primer año. Esto se contrapone con la hipótesis planteada inicialmente acerca de un banco de semillas poco duradero en *P. mahaleb*. Luego de ser dispersadas, las semillas tienen tres destinos posibles: germinan, mueren o entran en dormición secundaria (Traveset *et al.* 2007). Como se mencionó al inicio del capítulo, las semillas de *P. mahaleb* recién cosechadas están sometidas a una dormición primaria. Una vez que esta dormición es superada como respuesta a las señales ambientales, y si no se dan las condiciones requeridas para que ocurra la germinación, las semillas adoptan una dormición secundaria (Prada & Arizpe 2008). Esta dormición puede ser perdida y restablecida repetidamente a medida que las estaciones cambian y hasta que se den las condiciones necesarias para germinar (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). De este modo, el banco de

semillas podría entrar en un ciclo anual, atravesando distintos niveles de dormición en respuesta a las condiciones ambientales a lo largo de períodos prolongados (Finch-Savage & Leubner-Metzger 2006). Las semillas que no germinan inmediatamente y que permanecen dormantes, pueden representar un gran aporte al *fitness* de la planta mediante una dispersión temporal (en contraposición a la dispersión en el espacio), dado que pueden permanecer latentes hasta que se den condiciones adecuadas para el reclutamiento (Robertson *et al.* 2006; Traveset *et al.* 2007). La semilla que no germina tiene más oportunidades de encontrarse con un disturbio a nivel local o con algún evento que modifique las condiciones locales para el reclutamiento pero, por otro lado, la probabilidad de sobrevivir hasta el momento de germinar es, indefectiblemente, menor a medida que pasa el tiempo. En ambientes con condiciones climáticas cambiantes, es de esperarse que la selección natural favorezca a aquellas especies que muestren una germinación asincrónica, dado que el riesgo de mortandad de las plántulas se distribuye a lo largo del tiempo (Harper 1977). De esta forma se establece un *trade-off* entre dos estrategias posibles: alcanzar un valor máximo de reclutamiento en cada temporada (una apuesta a *todo o nada*) o diversificar las posibilidades, logrando un *fitness* más bajo pero amortiguando los riesgos (abarcar más posibilidades con varias apuestas pequeñas). Esto ha sido asociado con el concepto de *bet hedging* a través del cual un organismo reduce el éxito reproductivo a corto plazo en favor de una reducción del riesgo a largo plazo (Venable 2007). Este fenómeno fue estudiado originalmente en plantas anuales de desierto, donde la idea de dispersar el riesgo en la germinación significaría que las semillas producidas en un determinado año germinen a lo largo de varios años, aun cuando todas estén experimentando las mismas condiciones ambientales (Adonakis & Venable 2004). De este modo, se garantizaría un aporte constante de semillas a la siguiente generación. La interacción entre los mecanismos de dormición, el efecto variable de los distintos dispersores y el filtro ambiental, estaría definiendo un fenómeno similar en las poblaciones de *P. mahaleb* estudiadas: por un lado la ruptura de la dormición y la inducción de la germinación que promueven los dispersores contribuirían con el reclutamiento inmediato de la especie; mientras que, por otro lado, la inducción de una dormición secundaria en respuesta a condiciones ambientales locales conduciría a amortiguar el riesgo, dispersando la apuesta a lo largo de varios años.

Como se demostró en el capítulo 1, *Prunus mahaleb* posee una alternancia entre temporadas de alta producción de frutos y otras de baja producción. Teniendo en cuenta esto, la dinámica y persistencia del banco de semillas, alternando entre estadios dormantes y activos según las condiciones ambientales, podría aumentar las chances de reclutamiento continuo aún en escenarios de fertilidad discontinua.

Conclusiones generales

En la Lámina 11 se muestra una síntesis general de los principales procesos analizados a lo largo de esta tesis en relación a la dispersión de *P. mahaleb* en pastizales de la región.

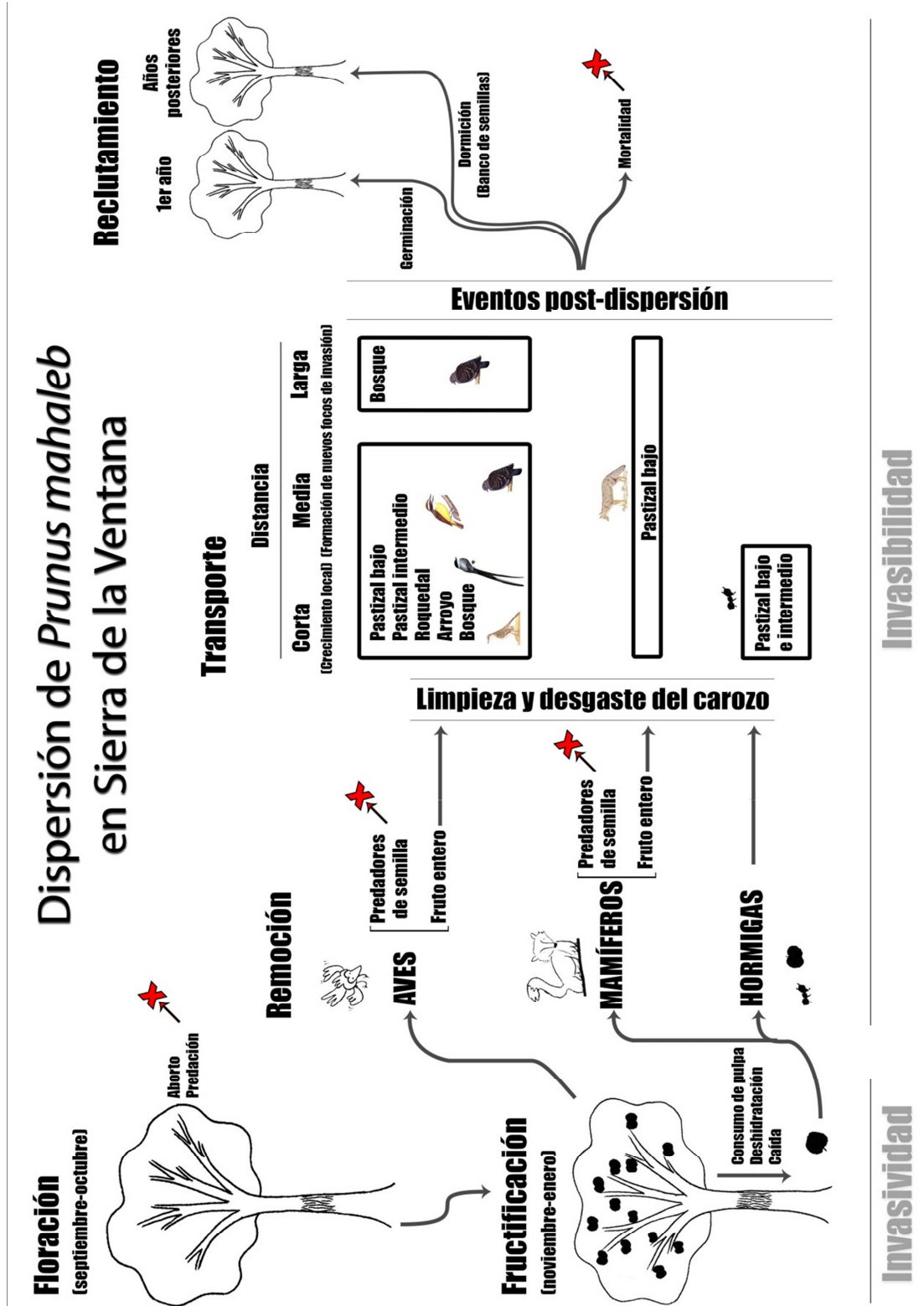


Lámina 11. Síntesis de las principales etapas estudiadas en esta tesis acerca de la dispersión de *P. mahaleb* en pastizales naturales de la región de Sierra de la Ventana.

En el primer capítulo de esta tesis se presentaron diversos rasgos morfológicos, reproductivos y fenológicos que definen a *P. mahaleb* como una especie muy propensa a atraer animales generalistas que incorporen sus frutos en la dieta, brindándole diversos servicios de dispersión. La producción masiva de frutos en tan grandes cantidades, los períodos de fructificación cortos y sincronizados a nivel poblacional, el pequeño tamaño de los frutos, son características que se podrían asociar con la invasividad de esta especie dado que, en principio, permitirían la conformación de relaciones de dispersión con diversos agentes. La existencia de un ensamble de dispersores tan numeroso y variado en el área de estudio apoya esta idea. Se registraron en total 20 especies de agentes bióticos de dispersión que estarían contribuyendo en mayor o menor medida a la dispersión de *P. mahaleb*, entre los cuales se incluyen aves (17 especies), mamíferos (zorro gris pampeano y jabalí) y hormigas. Otro conjunto de especies podría intervenir ocasionalmente en la dispersión, siendo principalmente predadores de semillas, incluyendo la paloma picazuro, ungulados y roedores. La complementariedad de los distintos agentes de dispersión sería de gran relevancia en este sistema, permitiendo lluvias de semillas complejas que abarcan una mayor variedad de ambientes y distancias de dispersión, otorgando a su vez al sistema una gran plasticidad frente a cambios ambientales. Pese a que el vínculo entre la dispersión y la demografía poblacional de la especie no fue abordado en forma completa en esta tesis y requiere de estudios más específicos y de largo plazo, es lógico suponer que este sistema de interacciones de tipo generalista haya tenido una importancia clave en el establecimiento y expansión de *P. mahaleb* como especie exótica invasora en la región.

El paisaje regional presenta una heterogeneidad ambiental producto de las condiciones topográficas y de la conjunción de elementos florísticos nativos y exóticos. Como fue mencionado anteriormente, la flora y fauna de la región incluye especies provenientes de distintas regiones biogeográficas contiguas, resultando en una alta diversidad. Además, a lo largo de esta tesis se mostraron evidencias de que la transformación del paisaje que genera la actividad humana tiene un papel muy importante en el proceso de invasión de *P. mahaleb* en el área a través de distintos procesos de facilitación con otras especies introducidas. En los tres capítulos se demostró que la presencia de otras plantas leñosas exóticas, ya sea formando grandes bosques o en forma aislada, puede favorecer la expansión de *P. mahaleb*. Por un lado, se observó que los ambientes cerrados de bosque brindan sitios protegidos, con condiciones resguardadas para la polinización, que permiten, además una prolongación del tiempo de permanencia de flores y frutos maduros en las copas. Por otro lado, se demostró que los bosques grandes funcionan como refugios para muchas de las aves generalistas que

interactúan con esta especie y que dependen de los árboles para satisfacer sus requerimientos de hábitat. En segundo lugar, la presencia de especies leñosas esparcidas en ambientes de pastizal permite una mayor abundancia y actividad de estas aves, cubriendo sus requerimientos de nidificación y brindándoles a su vez, perchas y refugios que influyen sobre la lluvia de semillas. Finalmente, se demostró que existen procesos de facilitación entre *P. mahaleb* y otras especies leñosas exóticas por un aumento en la disponibilidad de sitios con condiciones favorables para su germinación. Esta interacción concuerda con el concepto de *invasional meltdown*, planteado como una de las explicaciones más sustentadas empíricamente acerca del éxito que muestran muchas especies exóticas invasoras y, en este caso, dependería sustancialmente de la intervención humana sobre el paisaje regional, fortaleciendo las vías y vectores de dispersión para esta especie.

El ensamble de dispersores de *P. mahaleb* en la región ofrece a esta especie servicios de dispersión de variada efectividad. Algunas especies mostraron una alta efectividad en términos cuantitativos debido a su abundancia y a la frecuencia con la que consumen sus frutos. Otras especies mostraron una alta efectividad en términos cualitativos, debido a los tipos de ambientes que frecuentan y los micrositios donde suelen depositar las semillas. Estas diferencias en ambos componentes de la efectividad de dispersión conducen a que la acción combinada de todos los agentes produzca sombras de semillas complejas, gracias al uso diferencial del hábitat y a las distintas distancias de desplazamiento. Por otro lado, la heterogeneidad ambiental del paisaje regional genera variaciones espaciales y temporales en la identidad, actividad y efectividad del ensamble de dispersores en cada sitio. Así, las aves generalistas que presentan una fuerte asociación con árboles exóticos en la zona serían importantes agentes de dispersión, pero también existen aves típicas de ambientes de pastizal que contribuyen a la dispersión de *P. mahaleb* sobre áreas prístinas de alto valor de conservación.

En términos cualitativos, la germinación de los propágulos de *P. mahaleb* se ve beneficiada por la acción de los dispersores pero este efecto varía entre los dispersores en relación a la limpieza de pulpa y al desgaste que generan sobre el carozo, así como a las condiciones locales de los sitios donde suelen depositarlos. Los resultados obtenidos en condiciones de laboratorio y seminaturales brindan información complementaria acerca de los tratamientos de los dispersores y demuestran la importancia de estudiar el fenómeno de germinación desde ambos enfoques. Si bien las condiciones constantes del laboratorio pueden parecer ideales para analizar estos efectos, los resultados demuestran que las condiciones naturales, particularmente el enterramiento de los carozos, tendrían una importancia clave en

estos procesos. El contacto con microorganismos del suelo y las fluctuaciones de temperatura y humedad propias del ambiente, parecen tener un efecto benéfico determinante sobre la germinación. En este sentido, se hallaron evidencias de que el efecto de los dispersores sobre la germinación puede ser condicionado por el filtro ambiental del sitio donde son depositados los carozos. La respuesta germinativa de los carozos en ambientes húmedos y protegidos, como bosques y pastizales intermedios cercanos a arroyos, puede ser mejor que en ambientes abiertos menos protegidos como roquedales o pastizales bajos. En definitiva, mientras los patrones de llegada son determinados a través de los mecanismos de dispersión, aquellos relacionados con etapas posteriores, como la germinación y el establecimiento exitoso de las plántulas, dependen de una combinación de factores bióticos y abióticos operando en el sitio de deposición. Esto pone en evidencia la importancia que pueden tener eventos de dispersión secundaria que, si bien ocurrirían esporádicamente, podrían contribuir de manera significativa el avance de esta especie, especialmente en asociación con eventos de dispersión a larga distancia por zorros. En particular quedó demostrado que el enterramiento o reubicación de los propágulos en microsítios con mejores condiciones ambientales aumentaría ampliamente sus chances de supervivencia y establecimiento. Determinados factores abióticos o bióticos como las lluvias, las irregularidades en el terreno y la acción de escarabajos, hormigas y micromamíferos, podrían combinarse en distintas fases secuenciales de la dispersión permitiendo mayores efectividades de dispersión.

A lo largo de esta tesis se describieron procesos que permiten ligar el comportamiento invasor de *P. mahaleb* en pastizales naturales de la región de Sierra de la Ventana con su biología reproductiva y, en particular, su interacción con agentes bióticos de dispersión. Por un lado, existen aspectos inherentes a la especie que le otorgan un alto nivel de invasividad y por otro lado, la heterogeneidad ambiental a nivel de paisaje y los procesos de transformación antrópica ayudan a comprender la vulnerabilidad de este ecosistema. A lo largo de la tesis se describieron distintos aspectos de una facilitación entre *P. mahaleb* y otras plantas leñosas exóticas presentes en el área, con implicancias sobre el manejo de estas especies. Un control integrado de estas plantas invasoras en ambientes particularmente críticos, como los márgenes de arroyos, sería particularmente eficiente para condicionar los procesos de facilitación descritos y amortiguar la expansión de *P. mahaleb* en el área.

Agradecimientos

Retomando aquel dilema lingüístico planteado en el prólogo de esta tesis, vuelvo a hacerme presente, recuperando mi voz activa para minimizar las limitaciones del lenguaje a la hora de manifestar gratitud. Como decía inicialmente, esta tesis es el resultado de un proceso de aprendizaje, lleno de pequeños logros, equivocaciones, objetividades, subjetividades. Sin duda, el mayor logro de este trabajo es la concreción en palabras de un proceso creativo tan prolongado y que tanto me ha permitido aprender, como profesional, como naturalista, como persona. Lamentablemente, la mejor parte de esta experiencia no queda plasmada en estas páginas debido a que es imposible enmarcar en un lenguaje todas esas historias maravillosas que cuenta la naturaleza a través de nuestros sentidos y las horas compartidas con amigos, en familia.

Uno de los principales puntos que me interesa resaltar en esta sección es la importancia y el enorme privilegio que me hace sentir el hecho de que mi desarrollo profesional hasta este nivel dependió enteramente de un sistema educativo que concibe a la educación y el crecimiento ciudadano y profesional como un patrimonio colectivo de acceso libre y gratuito. Agradezco a todos aquellos que forjaron a través de la historia previa a mí un sistema tan maravilloso y por haberme permitido formar parte de él. Agradezco a todos aquellos que trabajan día a día para que ese sistema crezca, siga madurando y llene de orgullo a nuestra sociedad. En este sentido, quiero agradecer a todos los profesores que, en clases, congresos, reuniones o mediante charlas informales en pasillos o aún en bares, han contribuido a despertar grandes curiosidades y pasiones por eso que podríamos llamar biodiversidad. Algunos de ellos son los que hoy forman parte del jurado encargado de evaluar este trabajo, quienes fueron sugeridos inicialmente por el gran aporte que han realizado sobre mi formación y por la pasión con la que conciben, practican y celebran día a día la ciencia y la educación. A esta altura del paso de las páginas, espero no haberlos defraudado. Formalmente, una parte integrante del jurado es el director. Sin embargo, cualquier etiqueta como evaluador o tutor no alcanza para representar la importancia de Sergio en el crecimiento de un tesista como yo, como profesional y como persona. Gracias por estar más allá de cualquier vínculo formal, gracias por haber ocupado un papel tan importante en mi desarrollo personal y gracias por la inagotable luz con la que iluminás con tanta facilidad el camino de los demás. Asumo el compromiso de seguir replicando esa luz a lo largo de mi vida.

Además de su rol como formadores, agradezco enormemente el asesoramiento, consejos y aportes al desarrollo de este trabajo por parte de Diego Birochio, Diego Castillo, Estela Luengos-Vidal y Alberto Scorolli de la UNS. Muchas gracias por su trabajo y por compartir su conocimiento y experiencia desinteresadamente. Cuando uno busca trabajo tiene en cuenta varios criterios pero creo que el principal es el ambiente de trabajo. Trabajar en GEKKO es como trabajar en casa, es realmente trabajar en familia. Gracias a todos y cada uno de los integrantes de este grupo maravilloso de gente, mis amigos, por hacer todo en familia y siempre recibir a todos con los brazos bien abiertos.

Excepto por las láminas ilustrativas finales, opté por las tonalidades grises en toda la tesis y por eso le agradezco infinitamente a Andrés Farías por aportarle vida a este manuscrito mediante sus ilustraciones (Facebook: *Andrés Alberto, historietas.*). Una perfecta transformación de un discurso verbal extenso, tedioso y aburrido a uno visual, sintético, atractivo y divertido.

Finalmente: mi familia. Tengo la suerte de compartir mi vida con un torbellino inagotable que me mantiene en movimiento permanentemente. Gracias por hacer que cada día sea tan distinto al resto y por mostrarme todas esas cosas maravillosas que nunca podría encontrar dentro mío. Claqueta, nuestra compañera aterradora, bola de ternura y cariño. Yo sé que muy en el fondo sos feroz, pero por favor no es necesario que todas las mañanas me sigas retrotrayendo a esas experiencias escatológicas que, estando en el campo, hicieron la base fundamental de este trabajo. Mi familia, gracias por haber permitido que esto sea una consecuencia lógica de un proceso más grande que depende de su contención, amor, decisiones y esfuerzos. Gracias a todos por enseñarme lo más fundamental en la vida, eso que no se aprende en una universidad, ni estudiando, ni en mil horas de campo. Particularmente les agradezco a los dos autores principales de este trabajo, de quienes yo vengo a representar en parte todo eso que apostaron y construyeron juntos. Gracias Pa y Ma por todo, esta tesis y todo lo que hago es de ustedes (claramente el prólogo es tuyo Pa).

En caso de que, por uno de esos misterios inexplicables de la vida, alguna vez en el futuro este libro es consultado en la biblioteca central de la universidad debo agradecerle a aquel que esté accediendo a este texto por curiosidad, interés, utilidad o simplemente por obligaciones académicas. Te agradezco mucho por completar el ciclo de tantas horas de trabajo de redacción y espero que encuentres alguna historia interesante en el texto... te aseguro que la versión en vivo es mucho mejor.



Bibliografía

- Abrahamson, W.G., Ed. (1989). Plant-animal interactions. McGraw-Hill Book Company, New York, USA.
- Adondakis, S. & Venable, D.L. (2004). Dormancy and Germination in a Guild of Sonoran Desert Annuals. *Ecology*, 85(9): 2582-2590.
- Al-Absi, K.M. (2010). The effects of different pre-sowing seed treatments on breaking the dormancy of mahaleb cherries, *Prunus mahaleb* L. seeds. *Seed Science and Technology*, 38(2): 332-340.
- Al-Said, M.S. & Hifnawy, M.S. (1986). Dihydrocoumarin and Certain Other Coumarins from *Prunus mahaleb* Seeds. *Journal of Natural Products*, 49(4): 721-721. DOI: 10.1021/np50046a040.
- Amodeo, M. & Zalba, S. (2013). Wild cherries invading natural grasslands: unraveling colonization history from population structure and spatial patterns. *Plant Ecology*, 214(11): 1299-1307. DOI: 10.1007/s11258-013-0252-4.
- Amodeo, M.R. (2008). Ecología poblacional de Prunus mahaleb. Implicancias para su control como especie exótica invasora en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis de Licenciatura, Departamento de Biología Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Archer, S., Boutton, T.W. & Hibbard., K.A. (2001). Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. En Schulze, E.D., Heimann, M., Harrison, S. et al. (Eds.). *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System* (pp. 115–138). Elsevier Science, San Diego, California, USA.
- Armesto, J.J., Rozzi, R., Miranda, P. & Sabag, C. (1987). Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60: 321-336.
- Auguie, B. (2012). gridExtra: functions in Grid graphics. R package. Software versión 0.9.1.
- Azihou, A., Glèlè Kakaï, R. & Sinsin, B. (2014). Importance of functional traits and regional species pool in predicting long-distance dispersal in savanna ecosystems. *Plant Ecology*, 215(6): 651-660. DOI: 10.1007/s11258-014-0330-2.
- Bailey, M.F. & Delph, L.F. (2007). Sex-Ratio Evolution in Nuclear-Cytoplasmic Gynodioecy When Restoration Is a Threshold Trait. *Genetics*, 176(4): 2465-2476. DOI: 10.1534/genetics.107.076554.
- Bailey, M.F., Delph, L.F. & Lively, C.M. (2003). Modeling gynodioecy: novel scenarios for maintaining polymorphism. *American Naturalist*, 161(5): 762-776. DOI: 10.1086/374803.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. & Friedman, J. (1991). Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology*, 5(3): 394-402.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38(1): 567-593. DOI: doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998). *Seeds*. Academic Press, San Diego. doi:10.1016/B978-012080260-9/50000-2.
- Baskin, C.C.A. & Baskin, J.M.A. (2001). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press Inc., San Diego, USA.
- Baskin, J.M. & Baskin, C.C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(1): 1-16.
- Bass, D. (1990). A comparative study of the invasiveness of two alien fleshy-fruited woody plants. 9th Australian Weeds Conference, Adelaide, Australia.
- Bass, D., Crossman, N., Lawrie, S. & Lethbridge, M. (2006). The importance of population growth, seed dispersal and habitat suitability in determining plant invasiveness. *Euphytica*, 148(1): 97-109.

- Baty, F. & Delignette-Muller, M.L. (2012). nlstools: tools for nonlinear regression diagnostics. Software versión 0.0-13.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2009). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Wiley.
- Bertonatti, C. & Corcuera, J. (2000). *Situación ambiental argentina 2000*. Fundación Vida Silvestre, Buenos Aires.
- Bibby, C.J. (2004). Bird diversity survey methods. En Sutherland, W.J., Newton, I. & Green, R. (Eds.). *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (pp. 1-15). Oxford University Press, Oxford.
- Bibby, C.J. & Burgess, N.D. (2000). *Bird Census Techniques*. Academic Press, London.
- Bilenca, D.N. & Miñarro, F.O. (2004). *Áreas valiosas de pastizal em las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Birochio, D.E. (2008). Ecología trófica de *Lycalopex gymnocercus* en la región pampeana: Un acercamiento inferencial al uso de los recursos. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Blendinger, P., Loiselle, B. & Blake, J. (2008). Crop size, plant aggregation, and microhabitat type affect fruit removal by birds from individual melastome plants in the Upper Amazon. *Oecologia*, 158(2): 273-283. DOI: 10.1007/s00442-008-1146-3.
- Blendinger, P.G., Blake, J.G. & Loiselle, B.A. (2011). Composition and clumping of seeds deposited by frugivorous birds varies between forest microsites. *Oikos*, 120(3): 463-471. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18963.x.
- Blendinger, P.G. & Villegas, M. (2011). Crop size is more important than neighborhood fruit availability for fruit removal of *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) by bird seed dispersers. *Plant Ecology*, 212(5): 889-899.
- Brouillet, L., Coursol, F., Meades, S.J., Favreau, M., Anions, M., Bélisle, P. & Desmet, P. (2010). "VASCAN, the Database of Vascular Plants of Canada." Consultado el 27/08/2012 en <http://data.canadensys.net/vascan/>.
- Browning, D.M., Archer, S.R., Asner, G.P., McClaran, M.P. & Wessman, C.A. (2008). Woody plants in grasslands: Post-encroachment stand dynamics. *Ecological Applications*, 18(4): 928-944. DOI: 10.1890/07-1559.1.
- Buckley, Y.M., Anderson, S., Catterall, C.P., Corlett, R.T., Engel, T., Gosper, C.R., . . . Westcott, D.A. (2006). Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology*, 43(5): 848-857. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01210.x.
- Bueno, R.S., Guevara, R., Ribeiro, M.C., Culot, L., Bufalo, F.S. & Galetti, M. (2013). Functional Redundancy and Complementarities of Seed Dispersal by the Last Neotropical Megafrugivores. *PLoS ONE*, 8(2): e56252. DOI: 10.1371/journal.pone.0056252.
- Burgos, J. (1968). El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. En Cabrera, A. (Eds.). *Flora de la provincia de Buenos Aires* (pp. 33-100). Colección científica INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América latina*. Organización de los Estados Americanos, Washington DC, EEUU.
- Calviño-Cancela, M. & Martín-Herrero, J. (2009). Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology*, 90(12): 3503-3515.
- Carlo, T.s.A., Aukema, J.E. & Morales, J.M. (2007). Plant–Frugivore Interactions as Spatially Explicit Networks: Integrating Frugivore Foraging with Fruiting Plant Spatial Patterns. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 369-390). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Castillo, D.F., Birochio, D.E. & Lucherini, M. (2011). Diet of Adults and Cubs of *Lycalopex gymnocercus* in Pampas Grassland: A Validation of the Optimal Foraging Theory? *Annales Zoologici Fennici*, 48: 251–256.

- CENET. (2008). "PMEP - Pesticide Management and Education." Consultado el 14-10-2011 en <http://pmep.cce.cornell.edu/>.
- Cipollini, M.L. & Levey, D.J. (1997). Secondary Metabolites of Fleshy Vertebrate-Dispersed Fruits: Adaptive Hypotheses and Implications for Seed Dispersal. *The American Naturalist*, 150(3): 346-372.
- Climont, J., Prada, M.A., Calama, R., Chambel, M.R., de Ron, D.S. & Alia, R. (2008). To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*, 95(7): 833-842. DOI: 10.3732/ajb.2007354.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Corlett, R.T. (1998). Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 73(4): 413-448.
- Cosyns, E., Delporte, A., Lens, L. & Hoffmann, M. (2005). Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*, 93(2): 353-361. DOI: 10.1111/j.0022-0477.2005.00982.x.
- Cozzani, N. (2002). Efectos del pastoreo por caballos cimarrones sobre comunidades de aves del pastizal pampeano. Tesis de Licenciatura, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Cozzani, N. (2009). Efectos del pastoreo sobre el éxito de cría de aves de pastizal pampeano. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Charles, H. & Dukes, J.S. (2007). Impacts of invasive species on ecosystem services. En Nentwig, W. (Eds.). *Biological Invasions* (pp. 217-237). Springer, Berlin.
- Christianini, A.V., Mayhé-Nunes, A.J. & Oliveira, P.S. (2007). The role of ants in the removal of non-myrmecochorous diaspores and seed germination in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology*, 23(3): 343.
- Christianini, A.V. & Oliveira, P.S. (2009). The relevance of ants as seed rescuers of a primarily bird-dispersed tree in the Neotropical cerrado savanna. *Oecologia*, 160(4): 735-745.
- Dalling, J. & Wirth, R. (1998). Dispersal of *Miconia argentea* seeds by the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Tropical Ecology*, 14(5): 705-710.
- de Villalobos, A.E. & Zalba, S.M. (2010). Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica*, 36(5): 514-519. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2010.07.004>.
- Deckers, B., Verheyen, K., Hermy, M. & Muys, B. (2005). Effects of landscape structure on the invasive spread of black cherry *Prunus serotina* in an agricultural landscape in Flanders, Belgium. *Ecography*, 28(1): 99-109.
- Deckers, B., Verheyen, K., Vanhellefont, M., Maddens, E., Muys, B. & Hermy, M. (2008). Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape. *Biological Invasions*, 10(5): 717-727.
- Delph, L.F., Touzet, P. & Bailey, M.F. (2007). Merging theory and mechanism in studies of gynodioecy. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(1): 17-24. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.013.
- Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A., Eds. (2007). Seed dispersal: theory and its application in a changing world. CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Derya, E., Oktay, Y., Emrah, Ç., Şemsettin, K. & Çiğdem, K. (2006). Effects of different pretreatments on the germination of different wild cherry (*Prunus avium* L.) seed sources. *Pakistan Journal of Botany*, 38(3): 735-743.
- DeWalt, S.J., Denslow, J.S. & Ickes, K. (2004). Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology*, 85(2): 471-483.

- Dufay, M. & Billard, E. (2012). How much better are females? The occurrence of female advantage, its proximal causes and its variation within and among gynodioecious species. *Annals of Botany*, 109(3): 505-519. DOI: 10.1093/aob/mcr062.
- Dufay, M. & Pannell, J.R. (2010). The effect of pollen versus seed flow on the maintenance of nuclear-cytoplasmic gynodioecy. *Evolution*, 64(3): 772-784. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2009.00847.x.
- Fan, J. & Yao, Q. (2008). *Nonlinear Time Series: Nonparametric and Parametric Methods*. Springer, London.
- Farji-Brener, A.G. (2000). Leaf-cutting ant nests in temperate environments: mounds, mound damages and nest mortality rate in *Acromyrmex lobicornis*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 35(2): 131-138.
- Farji-Brener, A.G. & Ghermandi, L. (2000). Influence of nests of leaf-cutting ants on plant species diversity in road verges of northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 11(3): 453-460. DOI: 10.2307/3236638.
- Farji-Brener, A.G. & Ghermandi, L. (2008). Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275: 1431-1440. DOI: 10.1098/rspb.2008.0154.
- Farji-Brener, A.G. & Medina, C.A. (2000). The Importance of Where to Dump the Refuse: Seed Banks and Fine Roots in Nests of the Leaf-Cutting Ants *Atta cephalotes* and *A. colombica*. *Biotropica*, 32(1): 120-126. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00454.x.
- Farji-Brener, A.G. & Ghermandi, L. (2004). Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. *Journal of Vegetation Science*, 15(6): 823-830.
- Fenner, M. (1991). The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research*, 1(02): 75-84. DOI: doi:10.1017/S0960258500000696.
- Fenner, M. (2000). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CABI Pub., Wallingford, UK.
- Finch-Savage, W.E. & Leubner-Metzger, G. (2006). Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171(3): 501-523. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01787.x.
- Forrest, J. & Miller-Rushing, A.J. (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555): 3101-3112. DOI: 10.1098/rstb.2010.0145.
- Fuentes, M., Guitián, J., Guitián, P., Bermejo, T., Larrinaga, A., Amézquita, P. & Bongiorno†, S. (2001). Small-scale spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and fruit-eating birds. *Plant Ecology*, 157(1): 69-75. DOI: 10.1023/a:1014587421323.
- García-Gusano, M., Martínez-Gómez, P. & Dicenta, F. (2004). Breaking seed dormancy in almond (*Prunus dulcis* (Mill.) D.A. Webb). *Scientia Horticulturae*, 99(3-4): 363-370. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2003.07.001>.
- García, C., Jordano, P. & Godoy, J.A. (2007). Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology*, 16(9): 1947-1955.
- García, D., Zamora, R. & Amico, G.C. (2011). The spatial scale of plant-animal interactions: effects of resource availability and habitat structure. *Ecological Monographs*, 81(1): 103-121.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.I., Zaigolnova, L.B. & Zhukova, L.A. (1980). Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*, 68(2): 675-696.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J.P., . . . Thiollay, J.M. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3): 324-337. DOI: 10.1007/bf00378906.
- Gerçekçioğlu, R. & Çekiç, Ç. (2012). The Effects of Some Treatments on Germination of Mahaleb (*Prunus mahaleb* L.) Seeds. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 23(1): 145-150.

- Ghayyad, M., Mohammad, K. & Ghassan, N. (2010). Effect of Endocarp Removal, Gibberelline, Stratification and Sulfuric Acid on Germination of Mahaleb (*Prunus mahaleb* L.) Seeds. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*, 9(2): 163-168.
- Gill, R.M.A. & Beardall, V. (2001). The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*, 74(3): 209-218. DOI: 10.1093/forestry/74.3.209.
- Gosper, C.R., Stansbury, C.D. & Vivian-Smith, G. (2005). Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distributions*, 11(6): 549-558. DOI: 10.1111/j.1366-9516.2005.00195.x.
- Gosper, C.R. & Vivian-Smith, G. (2009). The role of fruit traits of bird-dispersed plants in invasiveness and weed risk assessment, Blackwell Publishing Ltd. **15**: 1037-1046.
- Gregory, R.D., Gibbons, D.W. & Donald, P.F. (2004). Bird census and survey techniques. En Sutherland, W.J., Newton, I. & Green, R. (Eds.). *Bird Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques* (pp. 17-56). Oxford University Press, Oxford.
- Grisez, T.J., Barbour, J.R. & Karrfalt, R.P. (2008). *Prunus* L. Cherry, peach and plum. En Bonner, F.T. & Karrfalt, R.P. (Eds.). *The woody plant seed manual. Agriculture handbook 727* (pp. 875-890). Forest Service, Department of Agriculture, USA.
- Grünewald, C., Breitbach, N. & Böhning-Gaese, K. (2010). Tree visitation and seed dispersal of wild cherries by terrestrial mammals along a human land-use gradient. *Basic and Applied Ecology*, 11(6): 532-541. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2010.07.007>.
- Guitian, J. (1993). Why *Prunus mahaleb* (Rosaceae) Produces More Flowers Than Fruits. *American Journal of Botany*, 80(11): 1305-1309. DOI: 10.2307/2445715.
- Guitian, J. (1994). Selective Fruit Abortion in *Prunus mahaleb* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 81(12): 1555-1558. DOI: 10.2307/2445332.
- Gutián, J., Sánchez, J.M. & Guitián, P. (1992). Niveles de fructificación en *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus mahaleb* L., *Prunus spinosa* L. (Rosaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 50: 239-245.
- Gutián, J., Sánchez, J.M. & Rodríguez-Gutián, M. (1992). Fenología de la floración en un área mediterránea del noroeste ibérico: contrastes con áreas eurosiberianas próximas. *Lazaroa*, 13: 111-119
- Guterman, Y. (2000). Maternal Effects on Seeds During Development. En Fenner, M. (Eds.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 59-84). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Hannah, L., Carr, J.L. & Lankerani, A. (1996). Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biological Conservation*, 76(2): 209-209. DOI: 10.1016/0006-3207(96)83209-5.
- Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Heidari, M., Rahemi, M. & Daneshvar, M.H. (2008). Effect of Mechanical ,Chemical Scarification and Stratification on Seed Germination of *Prunus scoparia* (Spach) and *Prunus webbii* (spach) Vierh. *American- Eurasian Journal of Agriculture and Environmental Sciences*, 3(1): 114-117.
- Herrera, C.M. (1984a). Adaptation to frugivory of Mediterranean avian seed dispersers. *Ecology*: 609-617.
- Herrera, C.M. (1984b). A Study of Avian Frugivores, Bird-Dispersed Plants, and Their Interaction in Mediterranean Scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1): 1-23. DOI: 10.2307/1942454.
- Herrera, C.M. (1985). Habitat-Consumer Interactions in Frugivorous Birds. En Cody, M. (Eds.). *Habitat selection in birds* (pp. 341). Academic Press, London.
- Herrera, C.M. (1989). Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos*, 55: 250-262.
- Herrera, C.M. (1998). Long-Term Dynamics Of Mediterranean Frugivorous birds And Fleshy Fruits: A 12-Year Study. *Ecological Monographs*, 68(4): 511-538.

- Herrera, C.M. (2002). Seed dispersal by vertebrates. En Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (Eds.). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (pp. 186-187). Wiley, Oxford, UK.
- Herrera, C.M. & Jordano, P. (1981). *Prunus mahaleb* and Birds: The High-Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree. *Ecological Monographs*, 51(2): 203-218.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. (1998). Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *American Naturalist*, 152(4): 576-594. DOI: 10.1086/286191.
- Herrera, C.M., Jordano, P., Lopez-Soria, L. & Amat, J.A. (1994). Recruitment of a Mast-Fruiting, Bird-Dispersed Tree: Bridging Frugivore Activity and Seedling Establishment. *Ecological Monographs*, 64(3): 315-344. DOI: 10.2307/2937165.
- Hope, R.M. (2012). Rmisc: Ryan Miscellaneous. R package. Software versión Version 1.3.
- Horovitz, A. & Beiles, A. (1980). Gynodioecy as a possible populational strategy for increasing reproductive output. *Theoretical and Applied Genetics*, 57(1): 11-15. DOI: 10.1007/bf00276003.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P. (2008). Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3): 346-363.
- Howe, H.F. (1993). Specialized and generalized dispersal systems: where does 'the paradigm' stand? *Vegetatio*, 107-108(1): 3-13. DOI: 10.1007/bf00052208.
- Howe, H.F. & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-228.
- Hufbauer, R.A. & Torchin, M.E. (2007). Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions. En Nentwig, W. (Eds.). *Biological Invasions* (pp. 79-96). Springer-Verlag, Berlin.
- Iliev, N., Petrakieva, A. & Milev, M. (2012). Seed Dormancy Breaking Of Wild Cherry (*Prunus Avium* L.). *Forestry Ideas*, 18(1): 28-36.
- Izhaki, I. (2002). The role of fruit traits in determining fruit removal in East Mediterranean Ecosystems. En Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation* (pp. 161-175). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Izhaki, I., Walton, P.B. & Safriel, U.N. (1991). Seed shadows generated by frugivorous birds in an eastern Mediterranean scrub. *Journal of Ecology*, 79(3): 575-590.
- Jeschke, J., Gómez Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Lortie, C., Pyšek, P. & Strayer, D. (2012). Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14(0): 1-20. DOI: 10.3897/neobiota.14.3435.
- Jordano, P. (1984). Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*. *Oikos*: 149-153.
- Jordano, P. (1987). Avian fruit removal: effects of fruit variation, crop size and insect damage. *Ecology*, 68(6): 1711-1723.
- Jordano, P. (1993). Pollination biology of *Prunus mahaleb* L.: deferred consequences of gender variation for fecundity and seed size. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 65-84.
- Jordano, P. (1994). Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: patterns and consequences. *Oikos*, 71(3): 479-491.
- Jordano, P. (1995). Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus Mahaleb*. *Ecology*, 76(8): 2627-2639.
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. En Fenner, M. (Eds.). *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant communities*. (pp. 125-165). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Jordano, P., Forget, P.-M., Lambert, J.E., Böhning-Gaese, K., Traveset, A. & Wright, S.J. (2010). Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters*. DOI: 10.1098/rsbl.2010.0986.

- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A. & García-Castaño, J.L. (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(9): 3278-3282. DOI: 10.1073/pnas.0606793104.
- Jordano, P., Pulido, F., Arroyo, J., García-Castaño, J.L. & García-Fayos, P. (2004). Procesos de limitación demográfica. En Valladares, F. (Eds.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 229-248). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., Madrid.
- Jordano, P. & Schupp, E.W. (2000). Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 70(4): 591-615.
- Jurena, P.N. & Archer, S. (2003). Woody plant establishment and spatial heterogeneity in grasslands. *Ecology*, 84(4): 907-919. DOI: 10.1890/0012-9658(2003)084[0907:wpeash]2.0.co;2.
- Karron, J.D., Ivey, C.T., Mitchell, R.J., Whitehead, M.R., Peakall, R. & Case, A.L. (2012). New perspectives on the evolution of plant mating systems. *Annals of Botany*, 109(3): 493-503. DOI: 10.1093/aob/mcr319.
- Keeley, J.E. (1987). Role of Fire in Seed Germination of Woody Taxa in California Chaparral. *Ecology*, 68(2): 434-443. DOI: 10.2307/1939275.
- Kelly, D. & Sork, V.L. (2002). Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 427-447.
- Kigel, J., Gibly, A. & Negbi, M. (1979). Seed Germination in *Amaranthus retroflexus* L. as Affected by the Photoperiod and Age During Flower Induction of the Parent Plants. *Journal of Experimental Botany*, 30(5): 997-1002. DOI: 10.1093/jxb/30.5.997.
- Kollmann, J. (2000). Dispersal of fleshy-fruited species: a matter of spatial scale? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3(1): 29-51. DOI: <http://dx.doi.org/10.1078/1433-8319-00003>.
- Kollmann, J. & Pflugshaupt, K. (2001). Flower and fruit characteristics in small and isolated populations of a fleshy-fruited shrub. *Plant Biology*, 3(1): 62-71.
- Kot, M., Lewis, M.A. & van den Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77(7): 2027-2042.
- Krefting, L.W. & Roe, E.I. (1949). The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecological Monographs*, 19: 269-286.
- Leal, I.R. & Oliveira, P.S. (1998). Interactions between Fungus-Growing Ants (Attini), Fruits and Seeds in Cerrado Vegetation in Southeast Brazil. *Biotropica*, 30(2): 170-178. DOI: 10.1111/j.1744-7429.1998.tb00052.x.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. & Westoby, M. (2000). The Evolutionary Ecology of Seed Size. En Fenner, M. (Eds.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 31-58). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R. & Chave, J. (2003). The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*: 575-604.
- Lewis, D. (1941). Male Sterility In Natural Populations Of Hermaphrodite Plants The Equilibrium Between Females And Hermaphrodites To Be Expected With Different Types Of Inheritance. *New Phytologist*, 40(1): 56-63. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1941.tb07028.x.
- Loayza, A.P., Carvajal, D.E., García-Guzmán, P., Gutierrez, J.R. & Squeo, F.A. (2014). Seed predation by rodents results in directed dispersal of viable seed fragments of an endangered desert shrub. *Ecosphere*, 5(4): art43.
- Long, M. & Grassini, C. (1997). *Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist*. Ministerio de Asuntos Agrarios Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Loydi, A. & Distel, R.A. (2010). Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo por grandes herbívoros en pastizales serranos del Sistema de Ventania, Buenos Aires. *Ecología Austral*, 20: 281-291.

- Loydi, A. & Zalba, S. (2009). Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. En Valk, A.G. (Eds.). *Herbaceous Plant Ecology* (pp. 107-116). Springer Netherlands. doi:10.1007/978-90-481-2798-6_9.
- Lucherini, M. & Luengos Vidal, E.M. (2008). *Lycalopex Gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*: 1-9. DOI: 10.1644/820.1.
- Luengos Vidal, E.M. (2004). Estudio comparativo de metodologías de captura y de estimación de las poblaciones de zorro pampeano *Pseudalopex gymnocercus*. Tesis de Magister, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Luengos Vidal, E.M. (2009). Organización espacial de *Pseudalopex gymnocercus* en los pastizales pampeanos. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3): 689-710.
- Manfredi, C., Lucherini, M., Soler, L., Baglioni, J., Vidal, E.L. & Casanave, E.B. (2011). Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76(3): 313-319. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2011.01.009>.
- Marañón, T., Camarero, J.J., Castro, J., Díaz, M., Espelta, J.M., Hampe, A., . . . Zamora, R. (2004). Heterogeneidad ambiental y nicho de regeneración. En Vallarades, F. (Eds.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (pp. 69-99). Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid.
- Mariod, A., Aseel, K., Mustafa, A. & Abdel-Wahab, S. (2009). Characterization of the Seed Oil and Meal from *Monechma ciliatum* and *Prunus mahaleb* Seeds. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, 86(8): 749-755. DOI: 10.1007/s11746-009-1415-2.
- Markus, N. & Hall, L. (2004). Foraging behavior of the black flying-fox (*Pteropus alecto*) in the urban landscape of Brisbane, Queensland. *Wildlife Research*, 31: 345-355. DOI: citeulike-article-id:5979765.
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: a review. En Clobert, J., Baguette, M., Benton, T.G. & Bullock, J.M. (Eds.). *Dispersal ecology and evolution* (pp. 3-18). Oxford University Press, Oxford.
- McKey, D. (1975). The ecology of coevolved seed dispersal systems. En Gilbert, L.E. & Raven, P.H. (Eds.). *Coevolution of animals and plants* (pp. 159-191). University of Texas Press, Austin, Texas.
- Meyer, G.A. & Witmer, M.C. (1998). Influence of seed processing by frugivorous birds on germination success of three North American shrubs. *The American Midland Naturalist*, 140(1): 129-139.
- Michaels, H., Benner, B., Hartgerink, A.P., Lee, T.D., Rice, S., Willson, M. & Bertin, R. (1988). Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 2(2): 157-166. DOI: 10.1007/bf02067274.
- Milesi, F.A. & Lopez de Casanave, J. (2004). Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology*, 29(5): 558-567. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2004.01390.x.
- Mitchel, C.E. & Power, A.G. (2003). Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature*, 421: 625-627.
- Mondini, M. & Rodríguez, M.F. (2006). Taphonomic analysis of Plant Remains Contained in Carnivore Scats in Andean South America *Journal of Taphonomy*, 4(4): 223-235.
- Montaldo, N.H. (2000). Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 511-524.
- Montaldo, N.H. (2005). Aves frugívoras de un relicto de selva subtropical ribereña en Argentina: manipulación de frutos y destino de las semillas. *El Hornero*, 20(2): 163-172.

- Moody, M.E. & Mack, R.N. (1988). Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*, 25(3): 1009-1021.
- Mooney, H.A., Mack, R.N., McNeely, J.A., Neville, L.E., Schei, P.J. & Waage, J.K. (2005). *Invasive alien species: a new synthesis*. Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Paris, France.
- Morales, J.M. & Carlo, T.s.A. (2006). The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology*, 87(6): 1489-1496. DOI: doi:10.1890/0012-9658(2006)87[1489:TEOPDA]2.0.CO;2.
- Morales, J.M., García, D., Martínez, D., Rodríguez-Pérez, J. & Herrera, J.M. (2013). Frugivore Behavioural Details Matter for Seed Dispersal: A Multi-Species Model for Cantabrian Thrushes and Trees. *PLoS ONE*, 8(6): e65216. DOI: 10.1371/journal.pone.0065216.
- Murray, K.G., Russell, S., Picone, C.M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. & Kuhlmann, M.L. (1994). Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology*, 75: 989-994.
- Myers, J. & Bazely, D. (2003). *Ecology and control of introduced plants*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Nabaes, D. (2011). Impacto de las hozadas del chancho salvaje (*Sus scrofa*) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis de Licenciatura, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Nathan, R. (2006). Long-Distance Dispersal of Plants. *Science*, 313: 786-788. DOI: 10.1126/science.1124975.
- Nathan, R. (2007). Total Dispersal Kernels and the Evaluation of Diversity and Similarity in Complex Dispersal Systems. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 252-276). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11): 638-647. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>.
- Nentwig, W., Ed. (2007). *Biological invasions*. Ecological Studies. Springer, Berlin.
- Nogales, M., Nieves, C., Illera, J.C., P. Padilla, D.P. & Traveset, A. (2005). Effect of native and alien vertebrate frugivores on seed viability and germination patterns of *Rubia fruticosa* (Rubiaceae) in the eastern Canary Islands. *Functional Ecology*, 19(3): 429-436.
- Parciak, W. (2002a). Environmental Variation in Seed Number, Size, and Dispersal of a Fleshy-Fruited Plant. *Ecology*, 83(3): 780-793.
- Parciak, W. (2002b). Seed Size, Number, and Habitat of a Fleshy-Fruited Plant: Consequences for Seedling Establishment. *Ecology*, 83(3): 794-808.
- Patton, C.A., Ranney, T.G., Burton, J.D. & Walgenbach, J.F. (1997). Natural Pest Resistance of Prunus Taxa to Feeding by Adult Japanese Beetles: Role of Endogenous Allelochemicals in Host Plant Resistance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 122(5): 668-672.
- Pausas, J.G., Bonet, A., Maestre, F.T. & Climent, A. (2006). The role of the perch effect on the nucleation process in Mediterranean semi-arid oldfields. *Acta Oecologica*, 29(3): 346-352. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2005.12.004>.
- Penfield, S. & King, J. (2009). Towards a systems biology approach to understanding seed dormancy and germination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 3561-3569. DOI: 10.1098/rspb.2009.0592.
- Peng, C.-Y.J., Lee, K.L. & Ingersoll, G.M. (2002). An introduction to logistic regression analysis and reporting. *The Journal of Educational Research*, 96(1): 3-14.
- Pflugshaupt, K., Kollmann, J., Fischer, M. & Roy, B. (2002). Pollen quantity and quality affect fruit abortion in small populations of a rare fleshy-fruited shrub. *Basic and Applied Ecology*, 3(4): 319-327.

- Pipinis, E., Milios, E., Mavrokordopoulou, O., Gkanatsiou, C., Aslanidou, M. & Smiris, P. (2012). Effect of Pretreatments on Seed Germination of *Prunus mahaleb* L. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici*, 40(2): 183-189.
- Pizo, M.A. & Oliveira, P.S. (2000). The Use of Fruits and Seeds by Ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Biotropica*, 32(4b): 851-861.
- Prada, M.A. & Arizpe, D. (2008). *Manual de propagación de árboles y arbustos de ribera: una ayuda para la restauración de riberas en la región mediterránea*. Conselleria de Medi Ambient, Aigua, Urbanisme i Habitatge, Valencia.
- R-Core-Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. Software versión 2.15.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rameau, J.C., Mansion, D. & Dumé, G. (2008). *Flore forestière française: Région méditerranéenne*. Institut pour le développement forestier, Ecole nationale du génie rural, des eaux et des forêts, Paris.
- Ratiarison, S. & Forget, P.-M. (2011). Fruit availability, frugivore satiation and seed removal in 2 primate-dispersed tree species. *Integrative Zoology*, 6(3): 178-194. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2011.00243.x.
- Reid, S. & Armesto, J.J. (2011). Interaction dynamics of avian frugivores and plants in a Chilean Mediterranean shrubland. *Journal of Arid Environments*, 75(3): 221-230. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.10.002>.
- Renne, I.J., Barrow, W.C., Johnson Randall, L.A. & Bridges, W.C. (2002). Generalized avian dispersal syndrome contributes to Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*, Euphorbiaceae) invasiveness. *Diversity and Distributions*, 8(5): 285-295. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2002.00150.x.
- Rey, P.J. & Alcantara, J.M. (2000). Recruitment Dynamics of a Fleshy-Fruited Plant (*Olea europaea*): Connecting Patterns of Seed Dispersal to Seedling Establishment. *Journal of Ecology*, 88(4): 622-633.
- Rey, P.J. & Gutiérrez, J.E. (1996). Pecking of olives by frugivorous birds: a shift in feeding behaviour to overcome gape limitation. *Journal of avian biology*: 327-333.
- Rico-Gray, V. & Oliveira, P.S. (2007). *The Ecology and Evolution of Ant-Plant Interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Richardson, D., Hui, C., Nuñez, M. & Pauchard, A. (2014). Tree invasions: patterns, processes, challenges and opportunities. *Biological Invasions*, 16(3): 473-481. DOI: 10.1007/s10530-013-0606-9.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S.J. & Rejmánek, M. (2000). Plant invasions — the role of mutualisms. *Biological Reviews*, 75(1): 65-93. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1999.tb00041.x.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30(3): 409-431.
- Robertson, A.W., Trass, A., Ladley, J.J. & Kelly, D. (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology*, 20(1): 58-66. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.01057.x.
- Rodriguez-Perez, J., Riera, N. & Taveset, A. (2005). Effect of seed passage through birds and lizards on emergence rate of mediterranean species: differences between natural and controlled conditions. *Functional Ecology*, 19(4): 699-706.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., . . . Weller, S.G. (2001). The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 305-332.
- Sallabanks, R. (1992). Fruit fate, frugivory, and fruit characteristics: a study of the hawthorn, *Crataegus monogyna* (Rosaceae). *Oecologia*, 91(2): 296-304. DOI: 10.1007/bf00317800.
- Samuels, I.A. & Levey, D.J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology*, 19(2): 365-368. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2005.00973.x.

- Sanhueza, C. (2012). Ecología y manejo de leguminosas invasoras en la Sierra de la Ventana. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Scorolli, A.L. (1999). Demografía y áreas de actividad de una población de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis de Magister, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Scorolli, A.L. (2007). Dinámica poblacional y organización social de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Scorolli, A.L. & Cazorla, A.C.L. (2010). Demography of feral horses (*Equus caballus*): a long-term study in Tornquist Park, Argentina. *Wildlife Research*, 37(3): 207-214.
- Schupp, E.W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 107-108(1): 15-29. DOI: 10.1007/bf00052209.
- Schupp, E.W. (2007a). Seed Fate and Establishment. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 366-367). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Schupp, E.W. (2007b). The Suitability of a Site for Seed Dispersal is Context-dependent. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 445-462). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Schupp, E.W., Jordano, P. & Gómez, J.M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2): 333-353. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x.
- Schütz, W. & Rave, G. (1999). The effect of cold stratification and light on the seed germination of temperate sedges (*Carex*) from various habitats and implications for regenerative strategies. *Plant Ecology*, 144(2): 215-230. DOI: 10.1023/a:1009892004730.
- Sebert-Cuvillier, E., Simon-Goyheneche, V., Paccaut, F., Chabrierie, O., Goubet, O. & Decocq, G. (2008). Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. *Landscape Ecology*, 23(7): 787-801. DOI: 10.1007/s10980-008-9237-4.
- Sebert-Cuvillier, E., Simonet, M., Simon-Goyheneche, V., Paccaut, F., Goubet, O. & Decocq, G. (2009). PRUNUS: a spatially explicit demographic model to study plant invasions in stochastic, heterogeneous environments. *Biological Invasions*, 12(5): 1183-1206. DOI: 10.1007/s10530-009-9539-8.
- Shankar, U. & Synrem, I.L. (2012). Variation in morphometric traits of fruits and seeds of *Prunus nepaulensis* Steud. in Meghalaya, India. *Tropical Ecology*, 53(3): 273-286.
- Simberloff, D. (2009). The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40: 81-102.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., . . . Pascal, M. (2013). Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1): 58-66.
- Simberloff, D. & Von Holle, B. (1999). Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown? *Biological Invasions*, 1(1): 21-32. DOI: 10.1023/a:1010086329619.
- Snook, L.K., Cámara-Cabrales, L. & Kelty, M.J. (2005). Six years of fruit production by mahogany trees (*Swietenia macrophylla* King): patterns of variation and implications for sustainability. *Forest Ecology and Management*, 206(1-3): 221-235. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.11.003>.
- Spiegel, O. & Nathan, R. (2007). Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters*, 10(8): 718-728.
- Spiegel, O. & Nathan, R. (2010). Incorporating density dependence into the directed-dispersal hypothesis. *Ecology*, 91(5): 1538-1548. DOI: 10.1890/09-1166.1.

- Spigler, R.B. & Ashman, T.-L. (2012). Gynodioecy to dioecy: are we there yet? *Annals of Botany*, 109(3): 531-543. DOI: 10.1093/aob/mcr170.
- Stiles, E.W. (2000). Animals as Seed Disperser. En Fenner, M. (Eds.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 111-125). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Sutherland, S. & Delph, L.F. (1984). On the Importance of Male Fitness in Plants: Patterns of Fruit-Set. *Ecology*, 65(4): 1093-1104. DOI: 10.2307/1938317.
- Swearingen, J. (2008). "WeedUS: database of plants invading natural areas in the United States." Consultado el 11/05/2009 en <http://www.invasive.org/weedus/index.html>.
- Swingle, C.F. (1925). Heavy losses follow late stratification of plum and cherry seeds. *National Nurserymen*, 33: 197-200.
- Tecco, P.A., Gurvich, D.E., Díaz, S., Pérez-Harguindeguy, N. & Cabido, M. (2006). Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology*, 31(3): 293-300. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2006.01557.x.
- Traveset, A. (1998). Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(2): 151-190.
- Traveset, A., Bermejo, T. & Willson, M. (2001). Effect of manure composition on seedling emergence and growth of two common shrub species of Southeast Alaska. *Plant Ecology*, 155(1): 29-34.
- Traveset, A., Riera, N. & Mas, R.E. (2001). Ecology of fruit-colour polymorphism in *Myrtus communis* and differential effects of birds and mammals on seed germination and seedling growth. *Journal of Ecology*, 89(5): 749-760. DOI: 10.1046/j.0022-0477.2001.00585.x.
- Traveset, A., Robertson, A.W. & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A Review on the Role of Endozoochory in Seed Germination. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. 78-103). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Traveset, A. & Verdú, M. (2002). 22 A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed Germination. En Levey, D.J., Silva, W.R. & Galetti, M. (Eds.). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution, and Conservation* (pp. 339-350). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Valido, A. & Olesen, J.M. (2007). The Importance of Lizards as Frugivores and Seed Dispersers. En Dennis, A.J., Schupp, E.W., Green, R.J. & Westcott, D.A. (Eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world* (pp. xvii + 684). CAB International, Columns Design Ltd., Reading, UK.
- Van Auken, O.W. (2009). Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management*, 90(10): 2931-2942. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2009.04.023>.
- van der Pijl, L. (1982). Ecological Dispersal Classes, Established on the Basis of the Dispersing Agents. En van der Pijl, L. (Eds.). *Principles of Dispersal in Higher Plants* (pp. 22-90). Springer, Berlin. doi:10.1007/978-3-642-87925-8_5.
- van Rheede van Oudtshoorn, K. & van Rooyen, M.W. (1999). *Dispersal Biology of Desert Plants*. Springer, Berlin.
- Vander Wall, S., Kuhn, K. & Gworek, J. (2005). Two-phase seed dispersal: linking the effects of frugivorous birds and seed-caching rodents. *Oecologia*, 145(2): 281-286. DOI: 10.1007/s00442-005-0125-1.
- Vander Wall, S.B. (2010). How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1542): 989-997. DOI: 10.1098/rstb.2009.0205.
- Vander Wall, S.B. & Longland, W.S. (2004). Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(3): 155-161. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2003.12.004>.

- Varela, R.O. & Bucher, E.H. (2002). The Lizard *Teius teyou* (Squamata: Teiidae) as a Legitimate Seed Disperser in the Dry Chaco Forest of Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(2): 115-117. DOI: 10.1076/snfe.37.2.115.8586.
- Venable, D.L. (2007). Bet Hedging in a Guild of Desert Annuals. *Ecology*, 88(5): 1086-1090.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S. Fourth Edition*. Springer, New York.
- Verdú, M. & García-Fayos, P. (1996). Nucleation processes in a Mediterranean bird-dispersed plant. *Functional Ecology*, 10(2): 275-280.
- Verdu, M. & Traveset, A. (2005). Early Emergence Enhances Plant Fitness: A Phylogenetically Controlled Meta-Analysis. *Ecology*, 86(6): 1385-1394.
- Visser, M.E., Caro, S.P., van Oers, K., Schaper, S.V. & Helm, B. (2010). Phenology, seasonal timing and circannual rhythms: towards a unified framework. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555): 3113-3127. DOI: 10.1098/rstb.2010.0111.
- Webb, C.J., Sykes, W.R. & Garnock-Jones, P.J. (1988). "Flora of New Zealand. Volume IV: naturalised Pteridophytes, Gymnosperms, Dicotyledons." Consultado el 09/11/2008 en <http://FloraSeries.LandcareResearch.co.nz>.
- Weiner, J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(4): 207-215. DOI: <http://dx.doi.org/10.1078/1433-8319-00083>.
- Weiner, J., Campbell, L.G., Pino, J. & Echarte, L. (2009). The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology*, 97(6): 1220-1233. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01559.x.
- Wheelwright, N.T. (1993). Fruit size in a tropical tree species: variation, preference by birds, and heritability. *Plant Ecology*, 107-108(1): 163-174. DOI: 10.1007/bf00052219.
- Wickham, H. (2009). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Software versión 0.9.2.1. Springer, New York.
- Wickham, H. (2012). *scales: Scale functions for graphics*. Software versión 0.2.2. Springer, New York.
- Williamson, M.H. & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*, 78(1-2): 163-170.
- Willson, M.F. & Traveset, A. (2000). The Ecology of Seed Dispersal. En Fenner, M. (Eds.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (pp. 85-110). CABI Pub., Wallingford, UK.
- Yagihashi, T., Hayashida, M. & Miyamoto, T. (1999). Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecological Research*, 14(1): 71-76.
- Yagihashi, T., Hayashida, M. & Miyamoto, T. (2000). Inhibition by pulp juice and enhancement by ingestion on germination of bird-dispersed *Prunus* seeds. *Journal of Forest Research*, 5(3): 213-215.
- Zalba, S.M. (2001). Efectos de la forestación con especies exóticas sobre comunidades de aves de pastizal pampeano. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Zalba, S.M. & Cozzani, N. (2004). The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. *Animal Conservation*, 7: 35-44.
- Zalba, S.M. & Villamil, C.B. (2002). Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions*, 4(1): 55-72.