

Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros en la dinámica de regeneración de campos abandonados en ambientes mediterráneos

G. Escribano-Ávila^{1,*}, B. Pías³, A. Escudero², E. Virgós²

(1) Investigadora Prometeo, Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, Loja, Ecuador.

(2) Área de Biodiversidad y Conservación. Departamento de Biología y Geología. ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, Móstoles, Madrid, España.

(3) Departamento de Biología Vegetal I. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais, 12. Ciudad Universitaria, Madrid, España.

* Autor de correspondencia: G. Escribano-Ávila [gema.escribano.avila@gmail.com]

> Recibido el 03 de marzo de 2015 - Aceptado el 13 de julio de 2015

Escribano-Ávila, G., Pías, B., Escudero, A., Virgós, E. 2015. Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros en la dinámica de regeneración de campos abandonados en ambientes mediterráneos. *Ecosistemas* 24(3): 35-42. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.06

A nivel global, dos tendencias opuestas gobiernan el uso de la tierra: la intensificación y el abandono. Esta última supone una oportunidad para la recuperación de los ecosistemas, una necesidad urgente dada la actual crisis ambiental. La comunidad de dispersores frugívoros es determinante para recuperar la estructura y complejidad de la vegetación en campos abandonados, ya que éstos suelen estar desprovistos de propágulos. Recientes estudios han resaltado la especial relevancia de los mamíferos frugívoros en el proceso de dispersión de semillas en ambientes degradados como los campos abandonados. Esto es debido a una serie de rasgos morfológicos y de comportamiento que caracterizan a los frugívoros mamíferos y que les hace ser dispersores especialmente efectivos. Generalmente los mamíferos frugívoros tienen un mayor tamaño corporal, mayores áreas de campeo y distancias de dispersión, frecuente uso de hábitats abiertos, movilizan así más semillas hasta los campos abandonados que otros grupos de frugívoros (e.g. aves). Una vez que una semilla ha sido depositada tiene que superar las sucesivas etapas hasta el establecimiento (depredación post-dispersiva, germinación, supervivencia y crecimiento). Los mamíferos frugívoros favorecen todo este proceso en mayor medida que otros dispersores. A nivel interespecífico pueden dispersar mayor diversidad de especies al estar generalmente menos limitados por el tamaño de fruto, y a nivel intra-específico no seleccionan semillas de pequeño tamaño. Además, suelen depositar las semillas en microhábitats que resultan especialmente adecuados para el reclutamiento. En consecuencia, los mamíferos son un elemento clave en los ensamblajes de frugívoros que propician la regeneración de los campos abandonados y su función ecológica debe ser considerada en la restauración y manejo de hábitats degradados.

Palabras clave: áreas degradadas; bosque remanente; cambio de los usos del suelo; dispersión de semillas; efectividad de la dispersión; regeneración, dispersión agregada

Escribano-Ávila, G., Pías, B., Escudero, A., Virgós, E. 2015. Ecological relevance of frugivorous mammals in the regeneration dynamics of old fields in Mediterranean environments. *Ecosistemas* 24(3): 35-42. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.06

Two opposite tendencies govern land use worldwide: intensification and abandonment. Land abandonment represents an opportunity for ecosystem recovery, an urgent need due to the current environmental crisis. Dispersal communities play a key role in the recovery of old fields, as they mobilize seeds that serve as the primary source for the regeneration of woody plants. Recent studies have pointed out the special relevance of frugivorous mammals for seed dispersal in degraded environments such as old fields. This is due to morphological and behavioural traits of frugivorous mammals which make this dispersal guild especially effective. Frugivorous mammals are generally bigger body-sized, use bigger home ranges and are able to perform longer dispersal distances than other frugivorous, thus dispersing a greater quantity of seeds in old fields. Once a seed arrives to an old field several stages until recruitment should be overcome (post-dispersal predation, germination, survival and growth). Seed dispersal by frugivorous mammals favors the success of dispersed seeds to be recruited due to: i At the inter-specific level, frugivorous mammals do not present gape width limitations, thereby dispersing a wide range of fleshy fruited species. At the intra-specific level they are able to consume all fruit/seed size ranges while smaller frugivorous, like small to medium sized birds, usually select small fruits which may hamper recruitment, and ii Mammal frugivorous, specially carnivores, deposit seeds in microhabitats specially suitable for woody plants recruitment (e.g. shrubs). Overall, mammal frugivorous are key members of dispersal communities promoting regeneration dynamics in old fields thereby their ecological function should be considered from a management and restoration perspective.

Key words: degraded lands; remnant forest; land use change; seed dispersal; effective dispersal; regeneration

El abandono de la tierra: una oportunidad para la recuperación ecológica

El cambio de los usos del suelo es uno de los motores de cambio global más importantes a escala global (Sala et al. 2000). Los efectos negativos de la intensificación en los usos del suelo en cuanto a pérdida de biodiversidad, fragmentación y destrucción de hábitat son muy conocidos (MEA 2005). Sin embargo, también existe una tendencia opuesta, el abandono del uso de la tierra, asociada al éxodo rural provocado por distintos factores socio-económicos, políticos y/o ambientales. El abandono del uso de la tierra es un fenómeno generalizado en Europa, en especial en la franja norte de la cuenca del Mediterráneo (Mottet et al. 2006) así como en otras áreas del continente americano en latitudes templadas y tropicales (Rey Benayas et al. 2007). Este fenómeno global supone una oportunidad para contrarrestar la crisis ambiental y favorecer la recuperación de la biodiversidad y la funcionalidad de los ecosistemas. Sin embargo la recuperación de los campos abandonados es un proceso complejo. Según Leck et al. (1989) tan sólo cinco años de repetido uso agrícola hacen que el banco de semillas quede desprovisto de especies leñosas quedando como único remanente especies herbáceas; sufriendo estas áreas un alto riesgo de colonización por especies invasoras. La comunidad de vertebrados frugívoros juega un papel fundamental en la regeneración de los campos abandonados ya que dispersa semillas desde parches vecinos con vegetación remanente contribuyendo así al establecimiento de arbustos y árboles, lo que aumenta la complejidad estructural, y genera un ambiente más heterogéneo y menos vulnerable a la invasión (Cramer et al. 2008).

El papel de la comunidad de frugívoros en la dispersión de semillas en campos abandonados

No todas las especies de frugívoros presentes en una comunidad de dispersión tendrán el mismo impacto sobre la dinámica de regeneración de tierras abandonadas ¿o sí?, ¿de qué depende cuántas semillas dispersa una u otra especie? y las semillas dispersadas por distintas especies de frugívoros ¿tienen la misma probabilidad de ser reclutadas? De no ser así, ¿de qué depende que las semillas dispersadas por una especie tengan más ó menos probabilidad de llegar a la fase adulta? Para poder responder estas preguntas, en primer lugar hay que tener en cuenta las peculiaridades que presentan los campos abandonados, principalmente en cuanto a su estructura y composición de especies. Son ambientes estructuralmente simplificados debido a la baja abundancia ó incluso total carencia de los estratos arbustivos y forestales (Cramer et al. 2008), siendo la presencia de especies leñosas de fruto carnosos muy escasa, y por lo tanto la oferta de frutos tanto en cantidad como en diversidad muy reducida. Esto, sumado a la estructura abierta y con escasos lugares de refugio, hace que los frugívoros especialistas (e.g. algunas aves con fuertes hábitos frugívoros) hagan escaso uso de los campos abandonados, dado su alto riesgo de depredación y baja oferta de recursos tróficos (García et al. 2011, Laborde y Thompson 2013, Santos et al. 1999). Tradicionalmente, los mamíferos terrestres no han sido considerados como dispersantes relevantes en comparación con otros grupos como las aves ó los murciélagos (Herrera 1989, Willson 1993). Sin embargo, recientes estudios muestran que en el contexto ecológico de campos abandonados, así como en otras áreas degradadas con similares características, son los frugívoros mamíferos los principales responsables en la dispersión de las semillas (Fedriani y Delibes 2009, Matías et al. 2010, López-Bao y González-Varo 2011, Escribano-Ávila et al. 2012, Perea et al. 2013, Peredo et al. 2013, Suárez-Esteban et al. 2013, Escribano-Ávila et al. 2014). Esto se relaciona con una serie de rasgos morfológicos y de comportamiento que hace de los mamíferos frugívoros, especialmente los de carnívoros (en sentido taxonómico), dispersantes especialmente efectivos en estos ambientes (*sensu* Schupp et al. 2010). El principal objetivo de esta revisión es describir cuáles son estos rasgos, y cómo se relacionan con la efectividad de la dispersión en el contexto de la recolonización de los campos abandonados.

El tamaño corporal, un rasgo determinante de los frugívoros en la regeneración de campos abandonados

El tamaño corporal: área de campeo y dispersión a larga distancia

Las comunidades de frugívoros en el mediterráneo se componen principalmente de aves y mamíferos. Entre los primeros destacan los sílvidos, túrdidos, colúmbidos y córvidos, mientras que entre los mamíferos encontramos a los carnívoros, principalmente mustélidos y cánidos, ungulados (cérvidos, jabalí), y, por último, los lagomorfos, probablemente el grupo menos estudiado a pesar de su relevancia en determinados ambientes (Perea et al. 2013, Suárez-Esteban et al. 2013). Aves y mamíferos se diferencian en muchos rasgos, siendo el generalmente mayor tamaño de los mamíferos uno de los más relevantes (Fig. 1). Un mayor tamaño corporal suele implicar un mayor área de campeo (Nathan et al. 2008, Spiegel y Nathan 2007) y, por tanto, mayor probabilidad de usar diariamente más tipos de hábitats (Santos et al. 1999). Esto es esencial para la llegada de semillas a los campos abandonados, donde la abundancia de frutos es muy escasa ó nula. Por lo tanto, su mayor tamaño corporal hace más probable que los mamíferos frugívoros dispersen más semillas hacia campos abandonados en comparación con otros grupos de dispersores (véase Fig. 2). Matías et al. (2010) estudiaron los patrones de dispersión de semillas de zorros (*Vulpes vulpes* L.), garduñas (*Martes foina* L.) y jabalíes (*Sus scrofa* L.) en mosaicos agro-forestales formados por bosques nativos, matorrales y repoblaciones forestales densas, aclaradas y valladas. Los resultados mostraron que estas tres especies de mamíferos frugívoros hicieron llegar semillas a todos los tipos de hábitat, manteniendo así los servicios de dispersión y la conectividad a escala de paisaje. Los frugívoros carnívoros, además de incluir varios tipos de hábitat ó unidades de paisaje en sus áreas de campeo, forrajean en busca de micromamíferos u otras presas en las franjas de ecotono. Estas estructuras son típicas de paisajes con campos abandonados donde se intercalan parches de tierras cultivadas y vegetación natural (ver Fig. 2), lo que aumenta la probabilidad de que los mamíferos dispersen semillas en estos ambientes (Cavallini y Lovari 1994).

El tamaño corporal se relaciona, además de con el área de campeo, con un mayor tiempo de tránsito de las semillas por el tubo digestivo (Traveset 1998), lo que se traduce en una mayor distancia de dispersión (Spiegel y Nathan 2007). De manera que es esperable que los mamíferos frugívoros de mayor tamaño (e.g. cérvidos, carnívoros) jueguen un papel esencial en la dispersión a larga distancia. Hasta el momento dos trabajos han estudiado empíricamente la distancia de dispersión mediada por mamíferos. Jordano y colaboradores (2007) estudiaron la sombra de semillas generada por toda la comunidad de dispersantes de *Prunus mahaleb* L., incluyendo seis especies de aves de pequeño a mediano tamaño y tres de mamíferos carnívoros. Las aves de menor tamaño dispersaron la mayor parte de las semillas a menos de 51 metros de distancia, mientras que las de mediano tamaño generaron distancias de dispersión de entre 100 y 500 metros. En cambio las especies de carnívoros dispersaron las semillas desde 100 hasta 1000 metros de distancia. González-Varo et al. (2013) estudiaron la función de probabilidad de dispersión en relación a la distancia de la fuente de propágulos, *i.e.* kernel de dispersión, generado por zorros y martas (*M. martes* L.) confirmando la relación positiva entre tamaño corporal, área de campeo, y distancia de dispersión. Así, las semillas dispersadas por zorros alcanzaron distancias de dispersión c. 3000 metros y las dispersadas por martas en torno a 1200 metros.

El importante papel de los mamíferos carnívoros en la regeneración de campos abandonados tiene consecuencias tanto demográficas como de flujo génico. Por una parte, a nivel demográfico, movilizan semillas entre parches de bosques remanentes y áreas desprovistas de vegetación (e.g. campos abandonados) facilitando así la colonización y regeneración (Matías et al. 2010; López-Bao y González-Varo 2011; Escribano-Ávila et al. 2012, Peredo et al. 2013, Escribano-Ávila et al. 2014). Por otra parte, propician la

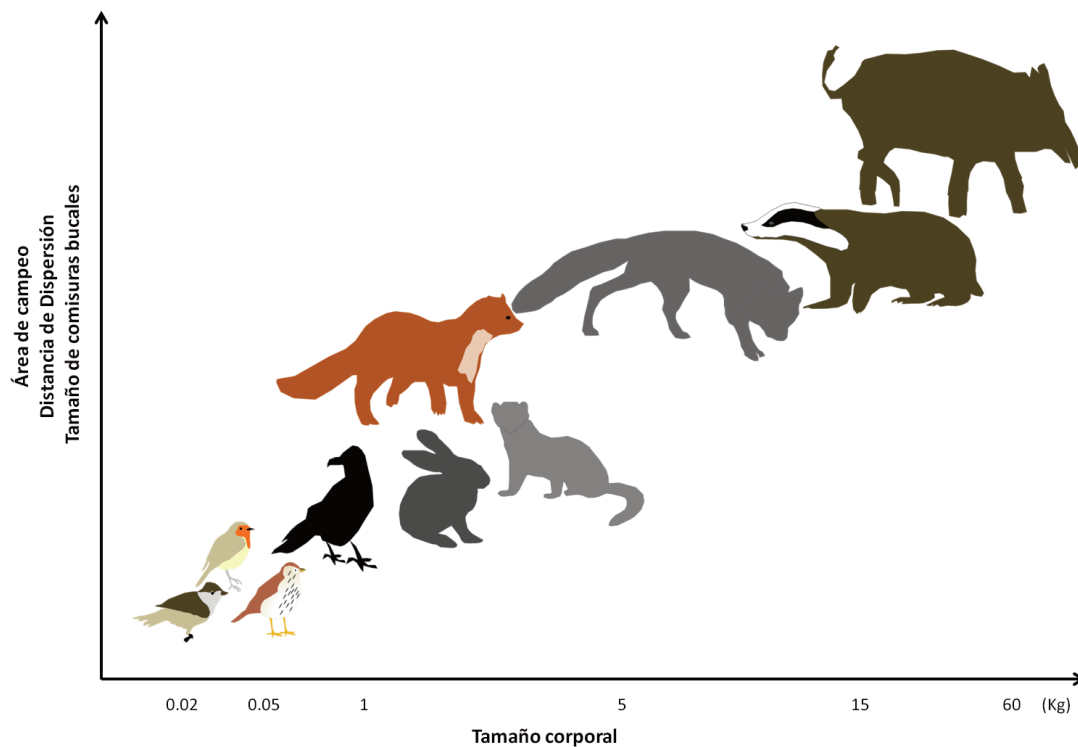


Figura 1. Representación teórica de la relación entre tamaño corporal de varios frugívoros y rasgos morfológicos y comportamentales, relevantes en el proceso de la dispersión y regeneración de campos abandonados.

Figure 1. Theoretical relationship between the body size of frugivore dispersers and some morphological and behavioral traits which are critical for dispersal and the regeneration of abandoned old-fields.

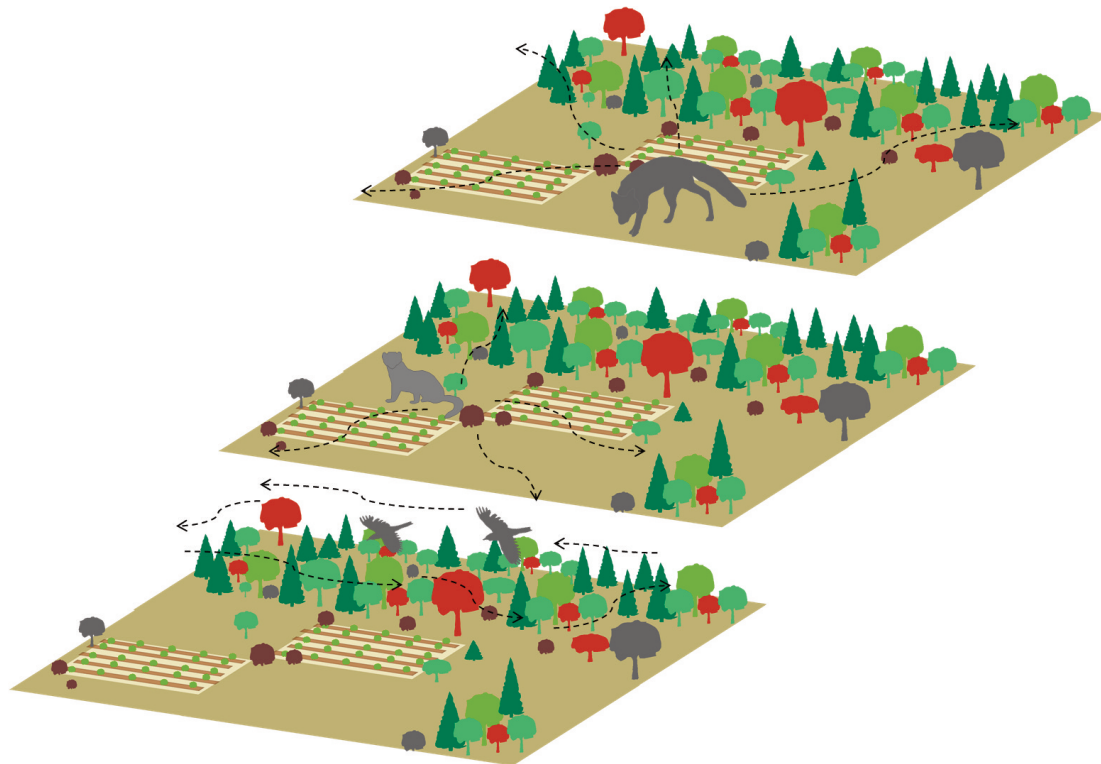


Figura 2. Ejemplo de un paisaje en mosaico con parches de bosque remanente, campos abandonados (en marrón) y parcelas actualmente en cultivo. Los frugívoros mamíferos de mayor tamaño (e.g. zorro) incluirán en su área de campeo los tres hábitats disponibles, movilizandose por todo el territorio. Frugívoros de menor tamaño ocuparán áreas de campeo más limitadas y los frugívoros especialistas como los zorrales tenderán a evitar las áreas abiertas generando la mayor parte de sus patrones de dispersión en los parches de bosque remanente.

Figure 2. Foraging behaviour of dispersers in the tree habitat types, remnant forest, abandoned lands and crops. Larger sized frugivores (e.g. fox) are able to mobilize seeds in the three available habitats dispersing seeds in the whole territory. Mid-sized dispersers use smaller areas whereas specialized dispersers such as thrushes tend to avoid open spaces and focus their activity in forest remnants.

conectividad y flujo genético a escala de paisaje (Jordano et al. 2007, Fedriani et al. 2010, González-Varo et al. 2013), reduciendo así el riesgo de efectos negativos generados por escasa diversidad genética y endogamia en poblaciones pequeñas en proceso de formación (Bacles et al. 2006).

El tamaño corporal: el agrupamiento y la cantidad de semillas dispersadas

El tamaño corporal también determina en parte la cantidad de semillas movilizadas en cada evento de dispersión (semillas consumidas y depositadas). Generalmente, y para una misma especie vegetal, a mayor tamaño corporal del dispersor mayor cantidad de semillas en cada deposición (Howe 1986). Este patrón ha sido confirmado para la interacción entre varias especies de frugívoros (aves y mamíferos) y plantas mediterráneas (Calviño-Cancela 2002, Martínez et al. 2008, Escribano-Ávila et al. 2012, Perea et al. 2013). Sin embargo, podría parecer que los herbívoros fueran la excepción de dicha regla. Escribano-Ávila et al. (2012) revelaron una relación positiva entre tamaño corporal y el número de semillas de sabina albar *Juniperus thurifera* L dispersadas por túrdidos, conejos, y carnívoros, en sabinares remanentes y campos abandonados del Parque Natural del Alto Tajo (España) con 1 ± 0.1 (media \pm error estándar), 11 ± 2.58 , y 65 ± 9 semillas por deposición, respectivamente. En cambio, las ovejas domésticas, de mayor tamaño, fueron la especie con menor número de semillas por deposición (2 ± 1), lo cual, probablemente, se relacione con la alta fragmentación de sus deposiciones. Perea et al. (2012) investigaron la efectividad cuantitativa y cualitativa a nivel de toda la comunidad de arbustos de frutos carnosos por el gremio de mamíferos dispersantes de semillas en el Parque Nacional de Doñana (SE España). En concreto, ciervos (*Cervus elaphus* L), jabalíes, zorros, tejones, y conejos dispersaron 12.4 ± 16.6 , 356.4 ± 638.2 , 818 ± 1012.2 , 956 ± 2868.9 , 40.9 ± 70.7 semillas, respectivamente. Como en el caso anterior, el ciervo fue la especie de mayor tamaño corporal y la que menor número de semillas liberó por muestra fecal. Una posible explicación a estos resultados podría estar relacionada con el patrón de defecación (deposiciones fragmentadas) de los herbívoros, y la dificultad de determinar los límites de una deposición, especialmente en especies como ciervos y conejos, en relación a otras especies de mamíferos como los carnívoros en las cuáles está mejor definido. Obviamente, la cantidad total de semillas dispersadas por una población de frugívoros no depende únicamente de la cantidad de semillas por deposición, sino también de la cantidad de deposiciones con semillas generada por cada dispersor (Schupp et al. 2010), y ésta, a su vez, depende de cuán frugívora sea la dieta de cada especie. Por último, la abundancia de dicho frugívoro en el área de estudio es un determinante clave de la cantidad de semillas dispersadas (Perea et al. 2013).

Independiente de la relación entre el tamaño corporal y la cantidad de semillas por deposición, la dispersión de semillas por mamíferos suele ser espacialmente agregada. Las semillas no son dispersadas en unidades independientes o en pequeños grupos, como ocurre en el caso de muchas aves (e.g. túrdidos), sino en grupos de entre una decena hasta cientos o miles de semillas. Este patrón es especialmente frecuente para semillas dispersadas por frugívoros de más de 3 kg (revisado en Howe 1989). Además, muchos mamíferos frugívoros revisitan con mucha frecuencia las mismas letrinas, lo cual constituye un segundo importante mecanismo de agregación espacial (e.g. Fedriani y Wiegand 2014).

Dada la importancia de los mamíferos frugívoros para la recolonización de campos abandonados, y dada la tendencia de estos dispersores a liberar las semillas de forma agregada, comprender los efectos de la dispersión agregada es necesario para entender mejor la dinámica de regeneración de estos ambientes. Tradicionalmente se ha asumido que grandes agrupaciones de semillas sufrirían altas tasas de densodependencia negativa (véase Janzen 1970, Connell 1971). Sin embargo, Howe (1989) propuso el llamado "síndrome ecológico de las plántulas" dispersadas de forma agregada (i.e. *clump dispersal*). De acuerdo a este síndrome, algu-

nas especies dispersadas de forma agregada serían resistentes a insectos herbívoros y patógenos, así como a la competencia intra-específica tanto en el estadio de semilla como en el de plántula, llegando incluso presentar estrategias de cooperación, como por ejemplo el injerto de raíces entre individuos de la misma especie (i.e. *root grafting*).

A pesar de su relevancia, pocos trabajos han evaluado la generalidad del "síndrome ecológico de las plántulas" propuesto por Howe. No obstante, Andresen (2002) no detectó diferencias en la intensidad de depredación post-dispersiva por escarabajos y roedores entre deposiciones agregadas y dispersas (generadas por monos aulladores y por otros frugívoros respectivamente). Russo y Augsperger (2004) explícitamente distinguieron entre dispersión agregada y dispersa en su diseño experimental y detectaron mayor mortalidad de semillas dispersadas de forma agregada por monos araña. Sin embargo, la mayor llegada de semillas compensó con creces dicho efecto negativo de la agregación (i.e. mayor mortalidad de las semillas) por lo que hubo una mayor cantidad de plántulas y juveniles en las áreas de dispersión agregada. Beckman et al. (2012) realizaron modelos de simulación para evaluar los posibles efectos densodependientes de la agregación en el patrón de deposición y su posible interacción con la distancia a la fuente de propágulos. Concluyeron que la dispersión agregada, con independencia a la distancia de la fuente de la fuente de propágulos, aumentó la probabilidad de establecimiento bajo escenarios de depredación por insectos y ataque de parásitos, debido a un efecto de saciado en el primer caso y una menor efectividad de los patógenos en la localización de las semillas en el segundo. En el ámbito mediterráneo, Pías et al. (2014) y Escribano-Ávila et al. (2013) llevaron a cabo experimentos de depredación post-dispersiva, germinación y supervivencia temprana con semillas de sabina albar en campos abandonados simulando patrones de deposición agregados y dispersos (18 y 2 semillas respectivamente). En el caso de la depredación post-dispersiva y la germinación no hubo un efecto significativo de la agregación, mientras que las plántulas de las deposiciones más agregadas presentaron mayores tasas de supervivencia (Escribano-Ávila et al. 2013). En conjunto, estas evidencias parecen mostrar que efectivamente, las especies con dispersión agregada no parecen sufrir especialmente los efectos de la densodependencia negativa, al menos hasta los dos primeros años de vida de las plántulas. Algunos resultados incluso apuntan a un aumento de la probabilidad de reclutamiento derivado de la agregación. Sin embargo, Murray (1998) evaluó los posibles efectos densodependientes en la germinación de doce especies de plantas perennes, y encontró efectos densodependientes negativos en la germinación en la mayor parte de las especies estudiadas, aunque dicho trabajo no facilita información acerca del modo y tipo de dispersión: agregada ó dispersa. Recientemente, Fedriani y Wiegand (2014) han mostrado mediante análisis espaciales de patrones de puntos en varias redes de interacciones entre mamíferos frugívoros y arbustos mediterráneos de fruto carnoso como el patrón de deposición no sólo es agregado a nivel de semillas en cada deposición, sino que el patrón espacial de las deposiciones con semillas respecto al total de heces (i.e. con y sin semillas) también es agregado. A una escala más detallada, muestran también como algunos pares de especies de plantas tienden a ser dispersadas de forma más agregada de lo que cabría esperar en base a modelo nulo de dispersión. Por ello, nuevos trabajos experimentales donde se manipule el patrón de agregación de la dispersión son necesarios para poder clarificar la relación entre el patrón de agregación generado por distintos mecanismos y la probabilidad de reclutamiento.

Entender los efectos de la composición de esas agregaciones tanto a nivel interespecífico, (i.e. la diversidad de especies contenida en una deposición, Loiselle 1990) como intra-específico (e.g. diversidad genética, progenies maternas, García y Grivet 2011), en la probabilidad de reclutamiento es uno de los grandes retos pendientes para la ecología de la dispersión de semillas mediada por mamíferos (Perea et al. 2013, Fedriani y Wiegand 2014).

Caracterizar la agregación y composición de los patrones de dispersión de los frugívoros, evaluar sus efectos a nivel demográfico y los posibles mecanismos subyacentes son tareas necesarias para entender los efectos ecológicos y microevolutivos derivados de la dispersión mediada por mamíferos en general, y también en el contexto de la recolonización de campos abandonados.

Consecuencias del tamaño de comisuras bucales de los frugívoros en la regeneración de campos abandonados

El tamaño de comisuras bucales es otro rasgo relacionado con el tamaño corporal con importantes efectos para la dispersión de semillas y regeneración de tierras abandonadas. El tamaño de comisuras bucales determina el rango de tamaños de fruto/semillas que podrán dispersar los frugívoros. Así, los frugívoros de menor tamaño únicamente podrán dispersar aquellos frutos/semillas con tamaños asequibles al tamaño de sus comisuras, mientras que los frugívoros más grandes (e.g. muchos mamíferos) tendrán acceso a toda la comunidad de plantas de fruto carnoso (Wheelwright 1985, Levey 1987). Esto tiene implicaciones relevantes a nivel inter e intra-específico que hace de los mamíferos óptimos dispersantes de semillas en campos abandonados:

i. A nivel inter-específico puede influir la composición de las comunidades vegetales a nivel local. Si los frugívoros implicados en la regeneración de una tierra abandonada son de pequeño tamaño únicamente formarán parte de la nueva comunidad especies de plantas con frutos pequeños (Bueno et al. 2013). Este patrón suele ser habitual en campos abandonados de latitudes tropicales donde las especies leñosas colonizan rápidamente parches abandonados asistidos por la comunidad de frugívoros de pequeño tamaño (Chazdon 2008). De manera que las comunidades leñosas emergentes son semejantes a aquellas de los parches colindantes con la excepción de las especies de frutos de mayor tamaño. Estas últimas, tardan en incorporarse a la comunidad, no llegando a hacerlo en muchos casos (Lamb et al. 2005), debido a la defaunación por persecución y a la mayor vulnerabilidad de los frugívoros de gran tamaño a la fragmentación y destrucción del hábitat (Sodhi et al. 2004).

ii A nivel intra-específico la diversidad en el tamaño corporal de los frugívoros también jugará un papel importante a nivel demográfico. El tamaño de semilla determina en gran medida el éxito de germinación y supervivencia temprana de las plantas (Harper 1977). Este hecho cobra especial relevancia en los campos abandonados, en los que, uno de los principales limitantes para la recuperación de la estructura de la vegetación y funcionalidad del ecosistema es la regeneración de la vegetación leñosa. Las semillas que consiguen llegar y germinar frecuentemente tienen que competir con el denso estrato herbáceo que suele colonizar en primer lugar los campos abandonados (Ramsey et al. 2003, Dickie et al. 2007). En este contexto, las semillas de mayor tamaño competirán mejor con el estrato herbáceo, mientras que las semillas más pequeñas verán reducido su crecimiento y supervivencia (Reader 1993) especialmente si las competidoras herbáceas son especies invasoras (Flory y Clay 2010). En ambientes mediterráneos, Escrivano-Ávila et al. (2013) detectaron una mayor supervivencia y probabilidad de reclutamiento en semillas de *Juniperus thurifera* dispersadas por zorros y garduñas en comparación con semillas dispersadas por zorrales debido a una selección de menor tamaño de semilla por parte de los zorrales.

Rasgos de comportamiento de los mamíferos frugívoros y su relevancia para la regeneración de campos abandonados

Preferencias tróficas contexto-dependientes y sus implicaciones en la dispersión de semillas

Los escasos trabajos que han evaluado los patrones de dispersión de una comunidad de frugívoros en distintos sitios o ambientes han mostrado que los dispersores de semillas pueden cambiar sus patrones de dispersión cuantitativos (Escribano-Ávila et al. 2012,

López-Vao y González-Baro 2011, Perea et al. 2013, Peredo et al. 2013) y cualitativos en función del contexto ecológico (Calviño-Cancela y Martín-Herrero 2009), así como de la identidad de las especies interactuantes (Perea et al. 2013). De acuerdo a Herrera (1989), los carnívoros frugívoros seleccionan preferentemente frutos grandes de pulpa abundante, con más de una semilla por fruto, ricos en fibra y bajos en proteínas y contenido mineral, olorosos y que no son retenidos en las plantas después de la maduración. Matías et al. (2010) y Peredo et al. (2013) mostraron una clara preferencia por determinadas especies de entre las presentes en las áreas de estudio, que cumplieron con las características previamente descritas, éstas fueron *Rubus ulmifolius/fruticosus* y *Rosa* spp. Así mismo, estos trabajos también muestran dispersión de especies cultivadas localizadas fuera de las áreas de estudio (*Malus* spp, *Prunus avium*, *Prunus spinosa* y *Ficus carica*), lo que confirma la capacidad de dispersión a la larga distancia de estas especies. En cambio, López-Vao y González Varo (2011) y Escrivano-Ávila et al. (2012) detectaron una correspondencia general entre la abundancia de las especies de fruto carnoso presentes en el área de estudio con la cantidad de semillas dispersadas, no mostrándose en este caso preferencias específicas. En cambio, Perea et al (2013) detectaron cambios en la selección de frutos consumidos por cada especie de mamífero en función del sitio y el año de muestreo. Por lo tanto, el consumo de frutos carnosos por especies de mamíferos generalistas puede depender enormemente de la disponibilidad de recursos alternativos y de sus preferencias tróficas, siendo ambos factores muy cambiantes espacial y temporalmente.

Para arrojar luz sobre la contexto-dependencia de las interacciones fruto-frugívoro es necesario llevar a cabo diseños replicados espacial y temporalmente, y caracterizar la heterogeneidad ambiental relevante para los dispersores (Schupp et al. 2010, Perea et al. 2013). En el caso de la comunidad de dispersores de la sabina albar, dicha aproximación ha permitido mostrar que mientras la intensidad de dispersión por los principales especies frugívoras (mamíferos, aves) varía en bosques remanentes y campos abandonados, los aspectos cualitativos de la dispersión (microhábitat de llegada, patrón de agrupamiento) se mantuvieron constantes (Escribano-Ávila et al. 2012, 2013, 2014, Pías et al 2014). Así mismo, el patrón de la efectividad de zorrales y carnívoros (plántulas/m²), en relación al tipo de hábitat, se mantuvo constante, siendo los zorrales los dispersantes más efectivos en los bosques remanentes y los carnívoros en los campos abandonados independientemente del sitio de estudio (Escribano-Ávila et al. 2014). La intensidad de dispersión, en cambio, sí resultó contexto-dependiente, principalmente para el caso de los dispersantes mamíferos (ver también Perea et al. 2013). En concreto, la cobertura de especies de fruto carnoso se relacionó positivamente con la cantidad de semillas dispersadas por todos los miembros de la comunidad, mientras que la cobertura forestal, tuvo un efecto negativo (para más detalles ver Escrivano-Ávila et al. 2012).

La influencia del patrón espacial de deposición de los mamíferos frugívoros en la regeneración de campos abandonados

La llegada de semillas a los campos abandonados es frecuentemente uno de los procesos más limitantes para su regeneración. La comunidad de mamíferos frugívoros puede ser clave en dicho proceso por varias causas. En primer lugar utilizan intensamente estos hábitats abiertos y humanizados (e.g. Fedriani et al. 1999), (ver Fig. 2). Además, utilizan frecuentemente las estructuras lineales (e.g. caminos, pistas forestales, cortafuegos) para sus desplazamientos y marcaje, dispersando una mayor cantidad de semillas a lo largo de estas estructuras que en áreas aledañas (Suárez-Esteban et al. 2013). Puesto que las estructuras lineales son frecuentes en áreas de campos abandonados, éstas podrían facilitar la recolonización de estos hábitats vacantes siguiendo un patrón espacial predecible e incluso generando determinadas estructuras en la diversidad genética de las poblaciones en formación (García y Grivet 2011).

Una vez que una semilla ha sido depositada en un campo abandonado ha de superar toda una carrera de obstáculos hasta germinar y establecerse (Wang y Smith 2002). Como se comentó previamente, los campos abandonados son ecosistemas simplificados donde la mayor parte el sustrato normalmente se encuentra desprovisto de vegetación o tamizado por un espeso estrato herbáceo que dificulta el establecimiento de la vegetación leñosa (Cramer et al. 2008). En este contexto las semillas están expuestas a altas tasas de depredación post-dispersiva tanto por invertebrados como por pequeños roedores, así como a una importante limitación de microhábitats que provean de las condiciones hídricas y nutricionales adecuadas para la germinación y el establecimiento temprano. En ambientes áridos y semiáridos, típicos del área Mediterránea, la limitación de microhábitats es incluso más acusada, siendo la mortalidad causada por la sequía estival uno de los principales limitantes para la regeneración. Así, parafraseando a Reid y Holl (2013) *la llegada no es igual a la supervivencia*, especialmente en campos abandonados, donde la depredación post-dispersiva, germinación y supervivencia temprana, son procesos igual o incluso más limitantes que la propia llegada de semillas (Cramer et al. 2008).

En ecosistemas mediterráneos la presencia de árboles remanentes o arbustos puede ser crítica para la llegada de semillas y el reclutamiento en áreas abandonadas (Traveset et al. 2003, Pausas et al. 2006, Escribano-Ávila et al. 2013). Sin embargo, en numerosas ocasiones no existen árboles remanentes en las áreas abandonadas y los matorrales son los únicos microhábitats que pueden propiciar el reclutamiento de las semillas que son dispersadas (Gómez-Aparicio et al. 2004). La importancia de los arbustos, a la hora de servir como hito en el paisaje de recepción de semillas y suavizar las duras condiciones ambientales que se dan en las zonas de claro en ambientes degradados, es ampliamente reconocida. Incluso se ha sugerido la conservación de los matorrales remanentes o su plantación activa en áreas degradadas para actuar como nodrizas de especies forestales en proyectos de restauración (Gómez-Aparicio et al. 2004, Lamb et al. 2005). Los mamíferos frugívoros, especialmente los carnívoros, al contrario que otros grupos de dispersantes, como por ejemplo los túrdidos, seleccionan preferencialmente los matorrales de bajo y mediano porte para la deposición de sus excretas (Fedriani y Delibes 2009, Escribano-Ávila et al. 2012, Peredo et al. 2013), generando así una “dispersión directa” definida como el transporte direccional (o no aleatorio) de semillas a microhábitats donde la probabilidad de reclutamiento es mayor que en el resto de microhábitats disponibles (Howe y Smallwood 1982, Wenny y Levey 1998). Así, esta dispersión directa incrementa en gran medida la componente cualitativa de la dispersión (Escribano-Ávila et al. 2013) y en última instancia su efectividad (Calviño-Cancela y Martín-Herrero 2009) y, por lo tanto, la probabilidad de reclutamiento de las semillas que llegan a campos abandonados (Escribano-Ávila et al. 2014). Este hecho, sumado a la preferencia trófica que los frugívoros carnívoros parecen mostrar hacia determinadas especies de fruto carnoso (e.g. *Rosa* y *Rubus* spp) podría utilizarse como herramienta de gestión en campos abandonados, de manera que la plantación activa de estas especies probablemente aumentaría la deposición de semillas por parte de los carnívoros y además reduciría la limitación de microhábitats disponibles para el reclutamiento.

Hacia la consumación del matrimonio entre la ecología (trófica) animal y la dinámica demográfica de las plantas: líneas futuras de investigación

Desde que H. Howe (1989) propusiera la elocuente frase “*In scientific practice, the implied marriage of animal foraging with plant demography is rarely consummated*”, importantes avances se han hecho en esta dirección, sobre todo a partir de la publicación por Schupp (1993), donde formalmente se formuló el marco de la efectividad de la dispersión (Seed Dispersal Effectiveness, SDE), y posteriormente se relacionó los rasgos morfológicos y de

comportamiento de los frugívoros con la demografía de las plantas (Schupp et al. 2010). Sin embargo, esta “consumación” sigue siendo una asignatura pendiente y necesitamos poner más ecología animal en los trabajos desarrollados con enfoque de ecología vegetal, y más dinámica demográfica de plantas en aquellos trabajos focalizados en la ecología animal. Para ayudar a consumir este matrimonio, y avanzar en el conocimiento de la dinámica de regeneración de campos abandonados mediados por mamíferos frugívoros proponemos tres líneas de investigación a desarrollar en el futuro.

i. ¿Qué densidad de mamíferos frugívoros es necesaria para mantener la funcionalidad de la dispersión y propiciar la regeneración en campos abandonados?

La defaunación es un problema ubicuo en ecosistemas mediterráneos, templados y tropicales, siendo los mamíferos principalmente los de mayor tamaño, los más afectados (Stoner et al. 2007). De manera que necesitamos conocer cuántos mamíferos frugívoros son necesarios en una determinada superficie de territorio para mantener la funcionalidad de la dispersión, tanto a escalas locales que permitan la regeneración demográfica (Calviño-Cancela y Martín-Herrero 2009, Escribano-Ávila et al. 2014), como a escalas regionales, para así mantener la conectividad y flujo genético entre poblaciones remanentes (Galetti et al. 2013) y campos abandonados. Proponemos complementar los trabajos de dispersión de semillas por mamíferos frugívoros con datos de sus abundancias específicas, las cuales puede ser fácilmente estimadas mediante métodos de captura-recaptura espacialmente explícita con técnicas de fototrampeo (O'Brien y Kinnaird 2011) o censos moleculares (Long et al. 2012). Con ello podremos comenzar a valorar el efecto de la reducción en la abundancia de estas especies por fragmentación de hábitat, control de sus poblaciones u otras perturbaciones ambientales que puedan afectar la cantidad y calidad de los servicios de dispersión que los mamíferos proveen.

ii. ¿Qué papel juegan las relaciones tróficas de la comunidad de mamíferos carnívoros y sus presas en la dispersión y reclutamiento de la comunidad de plantas?

La presencia y abundancia de carnívoros depredadores determina la abundancia y comportamiento de pequeños mamíferos, como roedores y lagomorfos, que también pueden actuar como dispersores-depredadores de semillas, especialmente en campos abandonados. En un contexto de disminución del riesgo de depredación percibido (por la disminución de depredadores), los procesos de depredación-dispersión secundaria llevada a cabo por estos pequeños mamíferos, así como las distancias de dispersión, probablemente se verán afectados. Comprender los posibles efectos de estas relaciones tróficas entre carnívoros, pequeños mamíferos dispersores de semillas y plantas zoócoras es especialmente necesario en campos abandonados donde los pequeños mamíferos juegan un papel importante en la dispersión y la depredación de semillas (e.g. encinares, dehesas o sabinas costeros con altas densidades de conejos).

iii. ¿Cuáles son los efectos de los patrones de dispersión agregados generados por mamíferos para la regeneración de campos abandonados?

Según algunos trabajos recientes (Escribano-Ávila et al. 2014) los mamíferos frugívoros son los principales responsables de la regeneración en campos abandonados, los cuales generan patrones de dispersión agregados (Howe 1986, Fedriani y Wiegand 2014). Sin embargo, todavía desconocemos en gran medida si una mayor agregación de semillas conlleva efectos densodependientes negativos más intensos (depredación, competencia, etc.). Otra interesante posibilidad es que la agregación dé lugar a una mayor diversidad de especies y que, mediante mecanismos de partición de recursos se favorezca el reclutamiento de todas o varias de las especies presentes. Así, comprender mejor los efectos de la dispersión agregada, tanto a nivel conspecífico como heterospecífico, ayudará a predecir la dinámica de regeneración y sus tendencias a medio y largo plazo, especialmente en ambientes humanizados como los campos abandonados.

Agradecimientos

Agradecemos a José María Fedriani su invitación a participar en este monográfico y los comentarios a versiones previas de este manuscrito, así como los comentarios de dos revisores anónimos. También agradecemos de manera especial al Proyecto Prometeo de la Secretaría de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación de la República del Ecuador su patrocinio de este trabajo.

Referencias

- Andresen, E. 2002. Primary seed dispersal by Red Howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34: 261–272.
- Bacles, C.F., Lowe, A.J., Ennos, R.A. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science*, 311(5761): 628-628.
- Beckman, N.G., Neuhauser, C., Muller-Landau, H.C. 2012. The interacting effects of clumped seed dispersal and distance-and density-dependent mortality on seedling recruitment patterns. *Journal of Ecology* 100(4): 862-873.
- 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, 10.
- Calviño-Cancela, M. 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology* 90(5): 775-784.
- 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.
- Cavallini, P., Lovari, S. 1994. Home-range, habitat selection and activity of the Red Fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriologica* 39:279–287.
- Connell, J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. Pp. 298–312 in P. Boer and G. Gradwell, eds. *Dynamics of numbers in populations*. Wageningen, The Netherlands.
- Cramer, V., Hobbs, R.J., Standish, R.J. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 23(2): 104-112.
- Chazdon, R.L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320(5882): 1458-1460.
- Dickie, I.A., Schnitzer, S.A., Reich, P.B., Hobbie, S.E. 2007. Is oak establishment in old-fields and savanna openings context dependent? *Journal of Ecology* 95(2): 309–320.
- Escribano-Ávila, G., Sanz-Pérez, V., Pías, B., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2012. Colonization of abandoned land by *Juniperus thurifera* is mediated by the interaction of a diverse dispersal assemblage and environmental heterogeneity. *Plos One* 7(10): e46993.
- Escribano-Ávila, G., Pías, B., Sanz-Pérez, V., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2013. Spanish juniper gain expansion opportunities by counting on a functionally diverse dispersal assemblage community. *Ecology and Evolution* 3(11): 3751-3763.
- Escribano-Ávila, G., Calviño-Cancela, M., Pías, B., Virgós, E., Valladares, F., Escudero, A. 2014. Diverse guilds provide complementary dispersal services in a woodland expansion process after land abandonment. *Journal of Applied Ecology* 51(6): 1701-1711.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2009. Seed dispersal in the Iberian pear *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16: 311-321.
- Fedriani, J.M., Wiegand, T. 2014. Hierarchical mechanisms of spatially contagious seed dispersal in complex seed-disperser networks. *Ecology* 95(2): 514-526.
- Fedriani, J.M., Palomares F., Delibes, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121: 138-148.
- Fedriani, J.M., Wiegand, T., Delibes, M. 2010. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear. *Ecography* 33:445-455.
- Flory, S.L., Clay, K. 2010. Non-native grass invasion suppresses forest succession. *Oecologia* 164(4): 1029-1038.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M.C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A.B. et al. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* 340(6136): 1086-1090.
- García, C., Grivet, D. 2011. Molecular insights into seed dispersal mutualisms driving plant population recruitment. *Acta Oecologica* 37(6): 632-640.
- 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.
- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J. A., Castro, J., Baraza, E. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14(4): 1128-1138.
- González-Varo, J.P., López-Bao, J.V., Guitián, J. 2013. Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology* 82(3): 562-571.
- Harper, J. 1977. *Population Biology of Plants*. 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.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray, D.R. (ed.), *Seed Dispersal*, pp. 123-183. Academic Press Australia, Australia.
- Howe, H.F. 1989. Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79(3): 417-426.
- Howe, F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 201–228
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104:501–528.
- 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 of the United States of America* 104(9): 3278-3282.
- Laborde, J., Thompson, K. 2013. Colonization of limestone grasslands by woody plants: the role of seed limitation and herbivory by vertebrates. *Journal of Vegetation Science* 24(2): 307-319.
- Lamb, D., Erskine, P.D., Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310(5754): 1628-1632.
- Leck, M.A., Parker V.T., Simpson R.L. 1989. *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, San Diego, USA.
- Levey, D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist* 129(4): 471-485.
- Loiselle, B.A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82(4): 494–500.
- Long, R.A., MacKay, P., Ray, J.C., Zielinski, W.J. (eds.). 2012. *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press. Washington D.C. Estados Unidos.
- López-Bao, J.V., González-Varo, J.P. 2011. Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: A multi-scale approach. *Plos One* 6(1): e14569.
- Martínez, I., García, D., Obeso, J.R. 2008. Differential seed dispersal patterns generated by a common assemblage of vertebrate frugivores in three fleshy-fruited trees. *Ecoscience* 15(2): 189-199.
- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hódar, J.A. 2010. Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology* 18(5): 619-627.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Biodiversity Synthesis*. World Resource Institute Washington, DC. Estados Unidos.
- Mottet, A., Ladet, S., Coque, N., Gibon, A. 2006. Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: A case study in the Pyrenees. *Agriculture Ecosystems and Environment* 114(2): 296-310.
- Murray, B.R. 1998. Density-dependent germination and the role of seed leachate. *Austral Ecology* 23: 411–418.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., Tsoar, A. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution* 23(11), 638-647.
- O'Brien, T.G., Kinnaird, M.F. 2011. Density estimation of sympatric carnivores using spatially explicit capture-recapture methods and standard trapping grid. *Ecological Applications* 21(8): 2908-2916.
- 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 old fields. *Acta Oecologica* 29(3): 346-352.

- Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez-Esteban, A., Fedriani, J. M. 2013. Context-dependent fruit–frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122(6): 943-951.
- Peredo, A., Martínez, D. Rodríguez-Pérez, J. García, D. 2013. Mammalian seed dispersal in Cantabrian woodland pastures: Network structure and response to forest loss. *Basic and Applied Ecology* 14(5): 378-386.
- Pías, B., Escribano-Ávila, G., Virgós, E., Sanz-Pérez, V., Escudero, A., Valladares, F. 2014. The colonization of abandoned land by Spanish juniper: Linking biotic and abiotic factors at different spatial scales. *Forest Ecology and Management* 329: 186-194.
- Ramsey, C.L., Josea, S., Breckeb, B.J., Merritta, S. 2003. Growth response of longleaf pine (*Pinus palustris* Mill.) seedlings to fertilization and herbaceous weed control in an old field in southern USA. *Forest Ecology and Management* 172(2–3): 281–289.
- Reader, R.J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81(1): 169-175.
- Reid, J.L., Holl, K.D. 2013. Arrival ≠ survival. *Restoration Ecology* 21(2), 153-155.
- Rey Benayas, J., Martins, A., Nicolau, J., Schulz, J. 2007. Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB Reviews* 2(057): 1-14.
- Russo, S.E., Augspurger, C.K. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7(11): 1058-1067
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A. et al. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287(5459): 1770-1774.
- Santos, T., Tellería, J., Virgós, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22:193–204
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15–29.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188(2): 333-353.
- Stoner, K.E., Riba-Hernández, P., Vulinec, K., Lambert, J.E. 2007. The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination. *Biotropica* 39(3): 316-327.
- Sodhi, N.S., Liow, L.H., Bazzaz, F.A. 2004. Avian extinctions from tropical and subtropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 323-345.
- 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.
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., Fedriani, J.M. 2013. Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 50: 767-774.
- 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., Gulias, J., Riera, N., Mus, M. 2003. Transition probabilities from pollination to establishment in a rare dioecious shrub species (*Rhamnus ludovici-salvatoris*) in two habitats. *Journal of Ecology* 91(3): 427-437.
- Wang, B.C., Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17(8): 379-386.
- Wenny, D.G., Levey, J.D. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of Natural Academy of Sciences* 95: 6204–6207.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66(3), 808-818
- Willson, M.F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67: 159–176.