

Dispersión endozoócora de leguminosas silvestres: desde la recuperación hasta el establecimiento en campo

María Eugenia Ramos-Font^{1*}, José Luis González Rebollar¹, Ana Belén Robles Cruz¹

(1) Grupo de Pastos y Sistemas Silvopastorales Mediterráneos. Estación Experimental del Zaidín (CSIC). C/ Profesor Albareda, 1.18008 Granada, España

* Autor de correspondencia: E. Ramos-Font [eugenia.ramos@eez.csic.es]

> Recibido el 06 de marzo de 2015 - Aceptado el 12 de septiembre de 2015

Ramos-Font, M.E., González Rebollar, J.L., Robles Cruz, A.B. 2015. Dispersión endozoócora de leguminosas silvestres: desde la recuperación hasta el establecimiento en campo. *Ecosistemas* 24(3): 14-21. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.03

Dispersión endozoócora de leguminosas silvestres: desde la recuperación hasta el establecimiento en campo

La dispersión de semillas mediante el tracto digestivo de los animales constituye un mecanismo esencial para la colonización de nuevos nichos ecológicos, el mantenimiento de poblaciones vegetales, y para evitar la fragmentación de hábitats. Este trabajo evalúa la capacidad real de dispersión endozoócora por ganado ovino de *Adenocarpus decorticans* (AD), *A. telonensis* (AT), *Cytisus fontanesii* (CF), *C. striatus* (CS), *Genista florida* (GF) y *G. versicolor* (GV) mediante el análisis de: recuperación de semillas en heces, germinación en cámara, emergencia en invernadero y establecimiento y supervivencia en campo durante dos años. Nuestros resultados sugieren que el ganado ovino es un agente de dispersión efectivo para la mayoría de las especies, excepto para CF. La recuperación de semillas osciló entre el 32 % (AT y GV) y el 3.4 % (CS). Se observó que el paso por el tracto digestivo estimulaba o no afectaba a la germinación de las semillas en laboratorio. En invernadero, la mayoría de las especies incrementaban o igualaban su emergencia en las heces respecto a las semillas control. Sin embargo, el estiércol dificultó la germinación de la mitad de las especies en condiciones naturales. A pesar de ello, la probabilidad de reclutamiento de las semillas dispersadas fue similar o superior a la de semillas intactas, excepto para CF. En conclusión, la oveja puede ser un dispersador eficaz de la mayoría de las especies estudiadas y esta capacidad podría utilizarse en planes de gestión y/o restauración forestal.

Palabras clave: *Adenocarpus*; *Cytisus*; emergencia; oveja; *Genista*; reclutamiento

Ramos-Font, M.E., González Rebollar, J.L., Robles Cruz, A.B. 2015. Endozoochorous dispersal of wild legumes: from seed recovery to field establishment. *Ecosistemas* 24(3): 14-21. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.03

Endozoochory constitutes a crucial mechanism for the maintenance of plant populations, colonization of new habitats and to avoid habitats fragmentation. This work evaluates the capability of endozoochorous dispersal by sheep of *Adenocarpus decorticans* (AD), *A. telonensis* (AT), *Cytisus fontanesii* (CF), *C. striatus* (CS), *Genista florida* (GF) and *G. versicolor* (GV) through the analysis of: seed recovery, germination, emergence, and establishment and survival in a two-year field survey. Seed recovery ranged from 32 % (AT y GV) to 3.4 % (CS). Gut passage boosted or did not affect seed germination and emergence in the greenhouse. However, dung hindered germination in three species in natural conditions. Although, the probability of recruitment of dispersed seeds was similar or greater than control seeds, except for CF. Therefore, sheep can be effective dispersers for most of the studied species and this ability could be used for forest and restoration management plans.

Key words: *Adenocarpus*; *Cytisus*; emergence; *Genista*; ovine livestock; recruitment.

Introducción

La dispersión de semillas es crucial para el mantenimiento de las poblaciones vegetales, para la colonización de nuevos hábitats y para evitar la fragmentación de éstos (Herrera 2002; Eichberg et al. 2007; Schupp 2010). Los animales son el principal agente de dispersión para muchas especies vegetales y, en concreto, la endozoocoria (dispersión de semillas a través del tracto digestivo) es frecuente en aquéllas que no muestran, aparentemente, ninguna adaptación morfológica a la dispersión (ver Pakeman y Small 2009 y sus referencias), como ocurre en muchas leguminosas (Russi et al. 1992; Razanamandranto et al. 2004). Existen numerosas evidencias del papel de la endozoocoria y, concretamente, del ganado en la restauración y conservación de la biodiversidad de hábitats naturales, debido a su contribución al enriquecimiento del banco de semillas del suelo (Farwig y Berens 2012).

La endozoocoria implica una compleja relación mutualista en la que el animal recibe alimento y la planta es dispersada (Herrera 2002). La efectividad en la dispersión no sólo depende de la cantidad (número de semillas ingeridas) sino también de la calidad en la dispersión (la probabilidad de que una semilla viable sea depositada en un lugar apropiado) (Herrera y Jordano 1981). Para que una semilla ingerida por un herbívoro dé lugar a una planta debe: primero, sobrevivir a los procesos digestivos (masticación, rumiación, digestión); segundo, debe superar la dormancia y germinar; tercero, la plántula debe poder establecerse a partir de las heces. La mortalidad de semillas debido a los procesos digestivos supone un estrecho cuello de botella en la dispersión (D'hondt y Hoffmann 2011). Asimismo, el paso por el tracto digestivo puede alterar el patrón de germinación de las semillas liberadas, reduciendo o incrementando el porcentaje y/o la velocidad de germinación (Izhaki y Safriel 1990; Malo y Suárez 1998; Traveset 1998). Por su parte, el estiércol tam-

bién puede tener dos efectos contrapuestos en la germinación y emergencia de plántulas: por un lado, pueden beneficiarse de un mayor aporte de nutrientes (Traveset 1998; Nchanji y Plumpré 2003), por otro, las semillas pueden tener dificultades para germinar debido a la toxicidad de las heces (Paré et al. 1997, y sus referencias) y, en el caso de los pequeños excrementos de oveja, a la rápida desecación de los mismos, que puede impedir una imbibición adecuada de las semillas (Welch 1985; Eichberg et al. 2007). Por último, los herbívoros recorren varios kilómetros diarios, a lo largo de los cuales liberan sus heces, facilitando que las semillas alcancen micrositios adecuados para su establecimiento (Schupp 1993).

El objetivo de este estudio es analizar el efecto de la dispersión endozoócora por ganado ovino de 6 leguminosas silvestres arbustivas (*Adenocarpus decorticans* Boiss., *Adenocarpus telonensis* (Loisel.) DC., *Cytisus fontanesii* Spach, *Cytisus striatus* (Hill) Rothm. *Genista florida* L. y *Genista versicolor* Boiss.). Nuestro interés se centra en estas leguminosas porque: i) son dominantes en las etapas seriales de distintos ecosistemas del sur de España, ii) contribuyen al mantenimiento de la fertilidad del suelo gracias a su capacidad de fijación de nitrógeno, y iii) juegan un papel fundamental en la alimentación del ganado extensivo y de los ungulados silvestres (Le Houérou 2001), ya que ofrecen alimento de elevada calidad (alto contenido proteico) en momentos en los que escasean los recursos forrajeros herbáceos (verano e invierno). Además, conocer los procesos de dispersión mediante los herbívoros domésticos puede ser crucial para comprender el papel de éstos en la dinámica poblacional de estas especies del monte mediterráneo, lo que puede ser empleado para mejorar la gestión de los espacios naturales. Aunque son frecuentes los trabajos que han estudiado el efecto potencial de la endozoocoria en la germinación de las semillas (Russi et al. 1992; Gardener et al. 1993; Robles et al. 2005; Ramos et al. 2005; Manzano et al. 2005), en nuestro estudio se trata de evaluar la capacidad de dispersión real de las especies, integrando ensayos de laboratorio, invernadero y campo. En este contexto, se plantearon las siguientes preguntas: 1) ¿qué porcentaje de las semillas ingeridas se recuperan en las heces?, 2) ¿qué efectos tiene el paso por el tracto digestivo sobre el porcentaje y la velocidad de germinación de las semillas?, 3) ¿qué efectos tienen el paso por el tracto digestivo y el estiércol sobre el porcentaje y la velocidad de emergencia de las plántulas en condiciones de invernadero?, 4) ¿qué capacidad tienen éstas para establecerse a partir de las heces en condiciones naturales?, 5) ¿cuál es la probabilidad de reclutamiento de las semillas liberadas en las heces en comparación con la de semillas control?

Metodología

Este trabajo recopila los datos obtenidos en distintos ensayos de leguminosas del monte andaluz. Las metodologías son iguales para todas las especies, aunque varía la fecha de ejecución de los distintos experimentos, que fueron: 1) recuperación de semillas en heces, 2) germinación en placa de Petri, 3) emergencia de plántulas en invernadero, 4) establecimiento en campo.

Recuperación de semillas en heces

Este ensayo se realizó en la finca Los Morales (Diputación de Granada, Huéscar). Para cada especie se utilizaron tres ovejas se-gureñas estabuladas individualmente. Los animales permanecieron estabulados 7 días antes de la ingesta de semillas. El octavo día a cada oveja se le ofreció, una única vez, una cantidad de semillas preestablecida (ver **Tabla 1**) mezclada con granos de cebada húmedos. Tras la ingesta de semillas, las ovejas permanecieron estabuladas siguiendo su dieta habitual y teniendo libre acceso a agua durante 4 días, periodo durante el cual es posible recuperar la mayor parte de las semillas (Manzano et al. 2005; Ramos et al. 2006). Las heces de cada oveja se recogieron individualmente y se dejaron secar a temperatura ambiente. Posteriormente, las heces de las tres ovejas que habían ingerido la misma especie se mezclaron, dando lugar a una única muestra. De cada muestra se tomaron 60 submuestras de 5 ó 10 g, en función de las especies, que fueron disgregadas cuidadosamente para extraer y anotar el número de semillas.

Para poder comparar los resultados de recuperación entre las distintas especies, se estimó el porcentaje de recuperación (PR) para cada una de las 60 submuestras en cada especie, según la siguiente expresión:

$$PR = \frac{M \cdot S_i}{m \cdot S} \cdot 100,$$

donde M es la masa total de las heces recogidas durante los cuatro días tras la ingesta para las tres ovejas, S_i es el número de semillas encontradas para la submuestra i , S es el número de semillas ingeridas por las tres ovejas, m es la masa de cada submuestra, que fue 5 g para todas las especies, excepto *A. telonensis* y *C. striatus*, que fue de 10 g.

La **Tabla 1** resume los datos de instalación de este ensayo.

Tabla 1. Datos de instalación del ensayo de recuperación de semillas. MSI: masa de semillas ingerida (g) por cada oveja, NSI: número de semillas ingeridas por cada oveja. G (%): germinabilidad, porcentaje de germinación de las semillas escarificadas con lija. M100: masa de 100 semillas (g).

Table 1. Installation data for the seed recovery assay. MSI: mass (g) of the ingested seeds by sheep, NSI: number of ingested seeds by sheep. M100: mass of 100 seeds (g).

Fecha	Especie	Datos de ingesta		Datos de las semillas				
		MSI	NSI	G (%)	M100	Ancho	Largo	Espesor
Julio 2008	<i>A. telonensis</i>	100	15 824	93	0.63±0.001	2.6±0.07	3.0±0.6	1.3±0.04
	<i>C. striatus</i>	100	12 037	96	0.83±0.026	2.6±0.11	4.1±0.06	1.4±0.06
Febrero 2011	<i>A. decorticans</i>	200	7 142	96.7	2.80±0.051	4.4±0.08	5.1±0.10	2.2±0.06
	<i>C. fontanesii</i>	97	8 645	88.7	1.12±0.032	3.0±0.05	3.5±0.08	1.3±0.03
	<i>G. florida</i>	100	11 183	100	1.14±0.040	2.7±0.06	3.0±0.07	1.5±0.05
Octubre 2012	<i>G. versicolor</i>	12.5	2 661	91.1	0.45±0.001	2.4±0.07	2.9±0.09	1.4±0.04

Germinación en cámara

El ensayo constó de dos tratamientos: 1) control: semillas intactas, no ingeridas por los animales; 2) heces: semillas recuperadas de las heces. Adicionalmente, se escarificaron 150 semillas por especie para estimar el porcentaje de germinabilidad (ver datos en **Tabla 1**). Para cada una de las 6 especies se colocaron 6 placas para el "control", otras 6 para las semillas escarificadas y 18 placas, para el tratamiento "heces". Cada placa contenía 25 semillas, que, previamente, fueron esterilizadas en hipoclorito sódico al 1% durante 10 minutos y enjuagadas posteriormente con agua destilada autoclavada. Las placas fueron sembradas en condiciones de esterilidad en una cámara de flujo laminar. El experimento se realizó en cámara de germinación con ciclo de luz/oscuridad de 16/8 horas y 23/17°C. La germinación, detectada cuando se podía ver una radícula de al menos 1 mm, se comprobó a diario durante los 15 primeros días y cada 2 días durante los 45 días siguientes.

Estas observaciones, se sintetizaron en tres variables:

1) Porcentaje de germinación: número de semillas germinadas respecto a las sembradas expresadas en porcentaje.

2) T50: número de días transcurridos hasta alcanzar el 50% de germinación (respecto al total de semillas germinadas).

3) Índice de Timson modificado (**Khan y Ungar 1984**): $\sum G/t$, donde G es el porcentaje germinación acumulado en cada intervalo de 1 ó 2 días, y t es el período total de germinación (60 días). Cuanto mayor sea el porcentaje de semillas germinadas y cuanto antes germinen, mayor será el valor del índice.

Emergencia en invernadero

La capacidad de emergencia de las semillas a partir de las heces se evaluó mediante un ensayo de invernadero. Se establecieron dos tratamientos: 1) control: semillas intactas que no habían pasado por el tracto digestivo (50 semillas por cada réplica; 2) heces: 20 g de heces (desmenuzadas y no desmenuzadas), extraídas de la muestra total previamente homogeneizada, por réplica.

Para cada especie, se colocaron 10 macetas (réplicas) por tratamiento. Cada una contenía un litro de una mezcla 8:1 de sustrato de turba negra y vermiculita, sobre el cual se esparcieron las heces o las semillas. Las macetas fueron colocadas en invernadero con una temperatura de 23/16°C día/noche y regadas por imbibición manteniendo una humedad constante. El experimento duró 60 días, durante los cuales se anotó la emergencia, considerada como la aparición de los cotiledones. El conteo de las plántulas emergidas se realizó a diario durante las tres primeras semanas y cada 2 ó 3 días a partir de esta fecha. A partir de estas observaciones se calcularon porcentaje de emergencia, T50 e índice de Timson modificado. El porcentaje de emergencia en el tratamiento heces se calculó como el número de semillas germinadas respecto al número de semillas presentes en las heces (extrapolado a partir del número medio de semillas recuperadas en las 60 submuestras de heces del ensayo de *Recuperación de semillas*). La **Tabla 2** recoge la estimación del número de semillas en 20 g de heces para cada especie.

Tabla 2. Datos de instalación del experimento de emergencia de plántulas en invernadero

Table 2. Installation data of the seedling emergence assay in greenhouse conditions.

Especie	Nº estimado de semillas en 20 g de heces
<i>A. decorticans</i>	24
<i>A. telonensis</i>	92
<i>C. fontanesii</i>	11
<i>C. striatus</i>	7
<i>G. florida</i>	12
<i>G. versicolor</i>	7

Establecimiento de plántulas en campo

Se estudió la capacidad de las semillas para establecerse en campo a partir de las heces, comparándola con la de semillas intactas. El ensayo tuvo lugar en 4 localidades correspondientes a los hábitats propios de cada especie (ver **Tabla 3**). Para cada especie, se colocaron, al azar, 10 réplicas para el tratamiento "control" y 20 para el tratamiento "heces". Los puntos seleccionados para cada réplica presentaban un mayor o menor grado de cobertura de herbáceas anuales (las especies variaban en función de la localidad). Para el tratamiento control se colocaron sobre el suelo 25 semillas repartidas homogéneamente en un cuadrado de 20 x 20 cm y fueron cubiertas por una capa de tierra de 0.5 cm, procedente del mismo lugar. Para el tratamiento "heces" se esparcieron 45 g de heces, que no fueron cubiertas. Para evitar la depredación de semillas por vertebrados se colocaron jaulas (malla de 1 cm de luz) de 15 x 20 x 20 cm sobre cada réplica.

La emergencia de plántulas se muestreó con una periodicidad mensual (ocasionalmente, bimensual) en los primeros ensayos (*A. telonensis* y *C. striatus*). Esta frecuencia de muestreo fue considerada insuficiente por lo que los siguientes ensayos se muestrearon quincenalmente. El porcentaje de emergencia en el tratamiento heces se calculó como el número de semillas germinadas respecto al número de semillas presentes en las heces (extrapolado a partir de los datos de número de semillas recuperadas en las heces, ver ensayo de *Emergencia en invernadero*). La **Tabla 3** recoge la estimación del número de semillas en 45 g de heces para cada especie.

Los datos se sintetizaron en tres variables:

1) Emergencia: número de plántulas emergidas respecto al número de semillas colocadas, expresado en porcentaje.

2) Supervivencia: número de plántulas que sobreviven al final del seguimiento respecto al número de plántulas emergidas, expresado en porcentaje.

3) Probabilidad de reclutamiento: producto de la emergencia por la supervivencia. Representa la probabilidad de que una semilla llegue a establecerse y permanezca viva durante todo el período de seguimiento.

Análisis estadístico

Las diferencias entre especies respecto al porcentaje de recuperación se analizaron mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis; y, a continuación, mediante el test de Dunn.

En el resto de variables (germinación, emergencia, T50, índice modificado de Timson, supervivencia y reclutamiento) se analizó cada especie individualmente con el fin de detectar diferencias entre los tratamientos "control" y "heces". Para ello se aplicó el test de *t*-Student o, cuando no se cumplían los requisitos de normalidad y homocedasticidad, el test *U* Mann-Whitney. Todos los análisis estadísticos fueron realizados mediante el software SPSS 21.

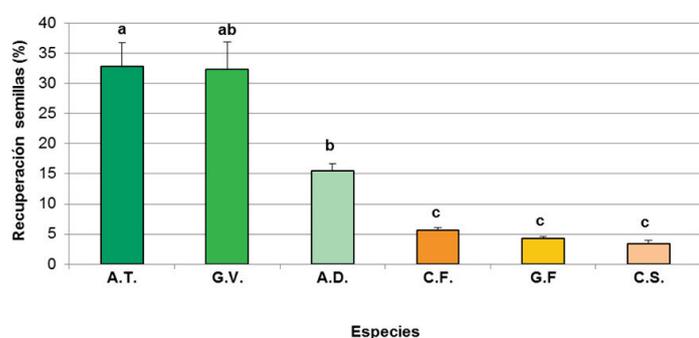
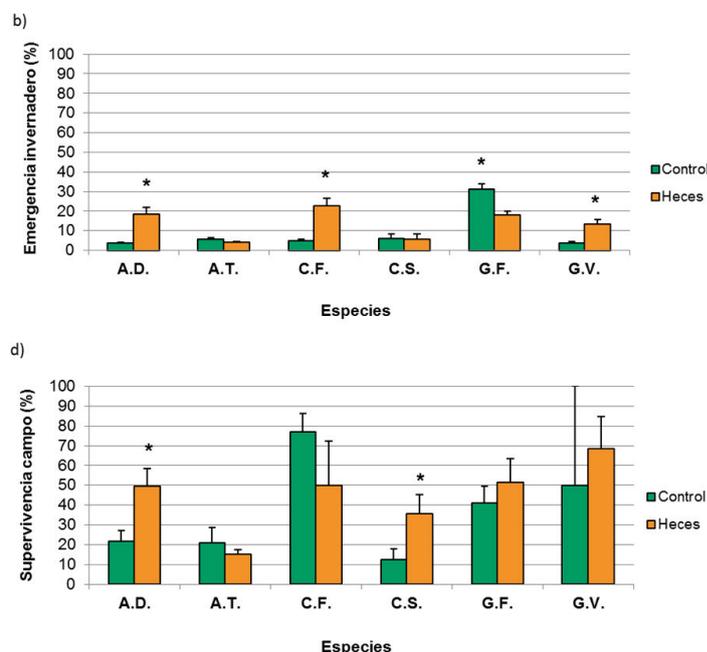
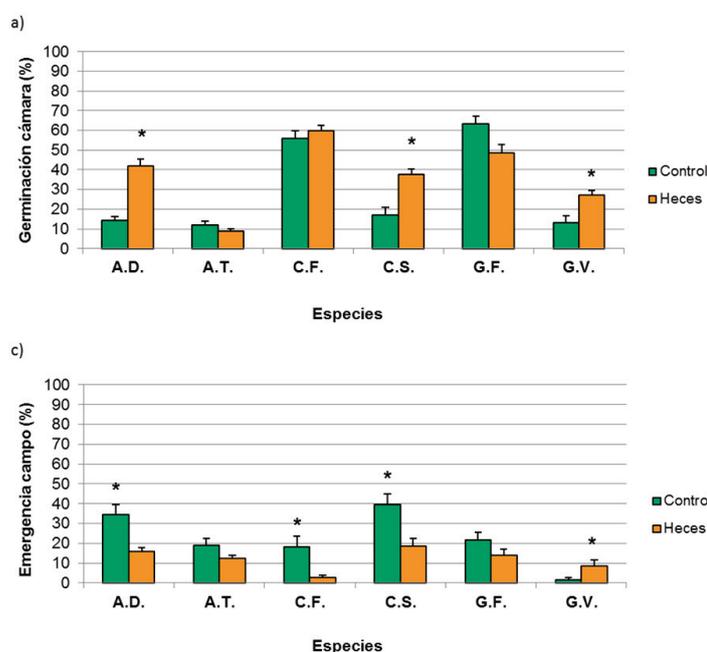
Resultados

El porcentaje de recuperación varió significativamente entre especies ($H=191.23$; $p<0.0005$). *A. telonensis* y *G. versicolor* presentaron los mayores porcentajes de germinación (superior al 30%) *C. fontanesii*, *G. florida* y *C. striatus* mostraron los valores más bajos (5.7, 4.2 y 3.4 %, respectivamente), mientras que *A. decorticans* obtuvo valores intermedios (15.5%) (**Fig. 1**).

El paso por el tracto digestivo favoreció o no afectó al porcentaje de germinación en cámara (**Fig. 2a**). Para *A. decorticans* ($t=4.224$; $p<0.0001$), *C. striatus* ($t=-4.358$; $p<0.0001$), y *G. versicolor* ($t=-2.972$; $p=0.007$), dicho porcentaje fue de dos a tres veces superior en las semillas procedentes de las heces respecto a las semillas control. *A. telonensis* ($t=1.294$; $p=0.217$) y *C. fontanesii* ($t=-0.699$; $p=0.492$) obtuvieron un porcentaje similar para ambos tratamientos (**Fig. 2a**), y en *G. florida* fue inferior en el tratamiento "heces", con una significación marginal ($t=1.863$; $p=0.076$). El paso por el tracto digestivo disminuyó significativamente la T50

Tabla 3. Datos de instalación del experimento de establecimiento de plántulas en campo.**Table 3.** Installation data of the seedling establishment field assay.

Especie	Localidad	Coordenadas UTM / Altitud	Período seguimiento	Frecuencia seguimiento	Nº de semillas en 45 g de heces (estimado)
<i>A. decorticans</i>	Cortijo Quemado (Lanjarón, Granada)	30 S 455825 4088640 Altitud: 1320 m	Nov 2012-Oct 2014	Quincenal	54
<i>A. telonensis</i>	Finca Las Catorce (El Madroño, Sevilla)	29 S 722958 4168846 Altitud: 338 m	Oct 2008-Sep 2010	Mensual (Bimensual)	208
<i>C. fontanesii</i>	Cortijo del Conejo (Guadix, Granada)	30 S 491545 4141994 Altitud: 1016 m	Nov 2012-Oct 2014	Quincenal	24
<i>C. striatus</i>	Finca Las Catorce (El Madroño, Sevilla)	29 S 722958 4168846 Altitud: 338 m	Oct 2008-Sep 2010	Mensual (Bimensual)	15
<i>G. florida</i>	Cortijo Quemado (Lanjarón, Granada)	30 S 455825 4088640 Altitud: 1320 m	Nov 2012-Oct 2014	Quincenal	28
<i>G. versicolor</i>	Jardín Botánico de la Hoya de Pedraza (Monachil, Granada)	30 S 461179 4107288 Altitud: 1876 m	Nov 2012-Oct 2014	Quincenal	16

**Figura 1.** Porcentaje de recuperación de semillas (%) de seis leguminosas después de 4 días tras la ingestión por oveja segureña. Las barras indican la media y el error estándar del porcentaje de recuperación de 60 submuestras, estimado a partir del número de semillas halladas en cada una de ellas. A.D.: *Adenocarpus decorticans*, A.T.: *A. telonensis*, C.F.: *Cytisus fontanesii*, C.S.: *C. striatus*, G.F.: *Genista florida*, G.V.: *G. versicolor*. Diferentes letras indican diferencias significativas entre especies según el test de Kruskal Wallis ($p < 0.05$) y test de Dunn ($p < 0.05$).**Figure 1.** Percentage of seed recovery of six legumes 4 days after ingestion by "segureña" sheep. Mean and standard error (error bars) of the recovery percentage of 60 subsamples, estimated from the number of seeds found in each one, is shown. A.D.: *Adenocarpus decorticans*, A.T.: *A. telonensis*, C.F.: *Cytisus fontanesii*, C.S.: *C. striatus*, G.F.: *Genista florida*, G.V.: *G. versicolor*. Different letters indicate significant differences among species according to Kruskal Wallis ($p < 0.05$) and Dunn's test ($p < 0.05$).**Figura 2.** Porcentajes de germinación, emergencia y supervivencia de seis leguminosas: semillas control (Control) vs semillas provenientes de heces (Heces). a) Porcentaje de germinación en cámara (%), b) Porcentaje de emergencia en invernadero (%), c) Porcentaje de emergencia en campo (%), d) Porcentaje de supervivencia en campo (%). A.D.: *Adenocarpus decorticans*, A.T.: *A. telonensis*, C.F.: *Cytisus fontanesii*, C.S.: *C. striatus*, G.F.: *Genista florida*, G.V.: *G. versicolor*. * Indica diferencias significativas entre tratamientos para una misma especie (t-Student o U-Mann- Witney) ($p < 0.05$). Las barras representan el porcentaje medio + 1 error estándar.**Figure 2.** Germination, emergence and survival percentages of six legumes: control seeds (Control) vs seeds from faeces (Heces). a) Germination percentage in growth chamber (%), b) Emergence percentage in greenhouse (%), c) Emergence percentage in field conditions (%), d) Survival percentage in field conditions (%). A.D.: *Adenocarpus decorticans*, A.T.: *A. telonensis*, C.F.: *Cytisus fontanesii*, C.S.: *C. striatus*, G.F.: *Genista florida*, G.V.: *G. versicolor*. *Indicate significant differences between treatments within one species (t-Student or U-Mann- Witney) ($p < 0.05$). Bars indicate mean percentage + 1 standard error.

(es decir, redujo el tiempo en alcanzar el 50% de germinación respecto al control) para *A. decorticans* y *A. telonensis* (entre dos y tres veces); mientras que se incrementó para *C. fontanesii* (Tabla 4). Por su parte, el índice de Timson fue superior (germinación más rápida) para el tratamiento "heces" en *A. decorticans*, *C. striatus* y *G. versicolor* (Tabla 4).

En todos los casos (especies y tratamientos), la emergencia en invernadero fue notablemente inferior a la germinación en cámara (Fig. 2a y 2b). Los resultados fueron análogos a los de la germinación en cámara para la mayoría de las especies, con dos excepciones: *C. fontanesii* obtuvo un porcentaje de emergencia significativamente superior en heces ($U=50.0$; $p=0.027$) y *C. striatus* no mostró diferencias entre control y heces ($t=0.082$; $p=0.936$) (Fig. 2b). Por otro lado, la emergencia fue superior en el control para *G. florida* ($t=3.519$; $p=0.001$). *G. versicolor* y *A. decorticans* presentaron mayor porcentaje a partir de las heces ($U\leq 32$; $p\leq 0.003$). *A. telonensis*, sin embargo, obtuvo valores similares para ambos tratamientos ($t=1.443$; $p=0.167$).

En cuanto a la velocidad de emergencia en invernadero, todas las especies mostraron diferencias significativas entre heces y control, bien para la T50, o bien, para el índice de Timson, excepto *C. fontanesii*. Para la T50 sólo se registraron diferencias significativas para *A. telonensis* y *C. striatus*, con valores inferiores (germinación

más rápida) para las heces (Tabla 5). Por otra parte, el índice de Timson fue superior en el tratamiento "heces" para *A. decorticans* y *G. versicolor*, e inferior para *G. florida* (Tabla 5).

Los resultados de la emergencia en campo fueron completamente distintos a los obtenidos en la cámara de germinación y en invernadero, para la mayoría de las especies. El porcentaje de emergencia fue superior para el control en *A. decorticans* ($U=22.0$; $p=0.03$), *C. fontanesii* ($U=20.5$; $p=0.022$) y *C. striatus* ($U=30.5$; $p=0.013$) (Fig. 2c). Por el contrario, *A. telonensis* ($U=57.0$; $p=0.316$) y *G. florida* ($t=1.543$; $p=0.140$) no mostraron diferencias significativas entre tratamientos, mientras que *G. versicolor* obtuvo porcentajes de emergencia mayores en las heces ($t=-2.17$; $p=0.044$) (Fig. 2c).

El porcentaje de supervivencia en campo después de 2 años (Fig. 2d) no fue significativamente distinto para los dos tratamientos en la mayoría de las especies, excepto para *A. decorticans* ($t=-2.702$; $p=0.015$) y *C. striatus* ($t=-2.333$; $p=0.03$), en las que fue mayor para las plántulas establecidas en las heces (Fig. 2d).

La probabilidad de reclutamiento (probabilidad de que una semilla origine una planta establecida) fue similar para ambos tratamientos en la mayoría de las especies. Tan sólo en *C. fontanesii* la probabilidad de reclutamiento fue mayor para las semillas control y en *G. versicolor* fue superior para las heces (Tabla 6).

Tabla 4. T50 e Índice de Timson (media \pm error estándar) para la germinación en cámara de las semillas de seis leguminosas. Las diferencias significativas entre tratamientos (Control y Heces) se detectan mediante el test t de Student, ($t_{\alpha=0.05(1)}$), o el test de Mann-Whitney ($U_{\alpha=0.05(1)}$).

Table 4. T50 and Timson index (mean \pm standard error) for seed germination in growth chamber of six legumes. Significant differences are detected by Student's t test ($t_{\alpha=0.05(1)}$), or Mann-Whitney test ($U_{\alpha=0.05(1)}$).

Especie	T50 (media \pm EE)				Índice de Timson (media \pm EE)			
	Control	Heces	$t(0.05)_1$	p	Control	Heces	$t(0.05)_1$	p
<i>A. decorticans</i>	28.1 \pm 2.6	9.3 \pm 1.4	6.82	< 0.001	2.6 \pm 0.3	10.6 \pm 0.9	0.50 ^u	< 0.001
<i>A. telonensis</i>	31.0 \pm 6.9	17.7 \pm 2.0	2.58	0.023	2.8 \pm 0.3	2.2 \pm 0.3	1.07	0.302
<i>C. fontanesii</i>	4.3 \pm 0.9	7.8 \pm 0.8	- 2.25	0.035	15.1 \pm 1.3	15.0 \pm 0.8	0.03	0.976
<i>C. striatus</i>	29.8 \pm 1.5	22.0 \pm 3.3	1.81	0.108	3.0 \pm 0.8	8.6 \pm 1.0	-3.97	0.004
<i>G. florida</i>	10.2 \pm 2.4	12.2 \pm 1.1	- 0.88	0.388	12.4 \pm 1.5	11.3 \pm 0.9	0.57	0.577
<i>G. versicolor</i>	27.8 \pm 7.7	17.4 \pm 1.3	37.50 ^u	0.338	4.1 \pm 1.3	8.5 \pm 0.8	-2.98	0.007

^u = U de Mann-Whitney, Nota: se marca en negrita los valores más altos cuando existen diferencias significativas entre tratamientos.

Tabla 5. T50 e Índice de Timson (media \pm error estándar) para la emergencia en invernadero de las semillas de seis leguminosas (media \pm error estándar). Diferencias significativa entre tratamientos (Control y Heces) se expresan mediante el test t de -Student, ($t_{\alpha=0.05(1)}$), o U de Mann-Whitney ($U_{\alpha=0.05(1)}$).

Table 5. T50 and Timson index for seed emergence in greenhouse of six legumes (mean \pm standard error). Significant differences are detected by Student's t test ($t_{\alpha=0.05(1)}$), or Mann-Whitney test ($U_{\alpha=0.05(1)}$).

Especie	T50 (media \pm EE)				Índice de Timson (media \pm EE)			
	Control	Heces	$t(0.05)_1$	p	Control	Heces	$t(0.05)_1$	p
<i>A. decorticans</i>	22.0 \pm 3.8	21.6 \pm 2.0	89.00 ^u	0.962	1.1 \pm 0.2	4.3 \pm 0.6	10.00 ^u	< 0.001
<i>A. telonensis</i>	25.8 \pm 4.0	14.3 \pm 0.6	7.50 ^u	0.001	0.5 \pm 0.1	0.6 \pm 0.1	-1.25	0.981
<i>C. fontanesii</i>	22.3 \pm 3.5	20.0 \pm 3.9	0.410	0.686	1.4 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	1.24	0.229
<i>C. striatus</i>	26.3 \pm 2.3	13.4 \pm 1.0	6.023	0.001	0.7 \pm 0.2	2.6 \pm 0.9	-1.61	0.159
<i>G. florida</i>	27.7 \pm 3.5	25.1 \pm 3.3	0.498	0.623	7.7 \pm 0.7	4.7 \pm 0.6	2.98	0.006
<i>G. versicolor</i>	28.4 \pm 5.0	21.6 \pm 3.2	1.163	0.261	3.0 \pm 0.5	6.7 \pm 1.0	15.50 ^u	0.025

^u = U de Mann-Whitney, Nota: se marca en negrita los valores más altos cuando existen diferencias significativas entre tratamientos.

Tabla 6. Probabilidad de reclutamiento en campo (media \pm error estándar). $U = U$ de Mann-Whitney.

Table 6. Probability of recruitment in field conditions. $U = U$ from Mann-Whitney.

Especie	Probabilidad de reclutamiento			
	Control	Heces	U	p
<i>A. decorticans</i>	0.08 \pm 0.02	0.07 \pm 0.01	0.237	0.815
<i>A. telonensis</i>	0.03 \pm 0.01	0.02 \pm 0.00	72	0.865
<i>C. fontanesii</i>	0.13 \pm 0.04	0.01 \pm 0.01	17	0.009
<i>C. striatus</i>	0.05 \pm 0.02	0.06 \pm 0.02	61	0.416
<i>G. florida</i>	0.09 \pm 0.02	0.05 \pm 0.01	33	0.196
<i>G. versicolor</i>	0.01 \pm 0.01	0.06 \pm 0.02	28.50	0.040

Nota: se marca en negrita los valores más altos cuando existen diferencias significativas entre tratamientos.

Discusión

La destrucción de semillas es el principal cuello de botella en la dispersión endozoócara, puesto que el primer obstáculo que debe superar la semilla es sobrevivir a la acción de los procesos digestivos. La probabilidad de supervivencia de las semillas ingeridas por herbívoros ha sido relacionada con distintos parámetros morfológicos de la semilla como son el tamaño, la forma y la masa: a menor tamaño y menor masa, mayor probabilidad de supervivencia (Janzen 1984; Pakeman et al. 2002; Peco et al. 2006). En nuestro caso, esta pauta parece cumplirse parcialmente ya que las dos especies que más se recuperan, *A. telonensis* y *G. versicolor*, son las de menor tamaño y masa (ver **Tabla 1**); mientras que *A. decorticans*, a pesar de ser la más grande y pesada, se recupera en mayor porcentaje que las otras dos especies con semillas más pequeñas. El porcentaje de recuperación de esta especie (15.5%) fue superior al encontrado para semillas de esta misma especie dispersadas por ganado caprino (7.4%) (Robles et al. 2005), probablemente debido a diferencias digestivas entre ovejas y cabras. Otros autores (Russi et al. 1992; Gardener et al. 1993; Ramos et al. 2005; Cardoso et al. 2008) señalan la dureza seminal como uno de los parámetros más importantes que afectan a la recuperación de las semillas de leguminosas tras su paso por el tracto digestivo de la oveja. La mayoría de las especies de esta familia tienen semillas duras, es decir, presentan una dormancia física (Baskin y Baskin 2004), que permite que éstas permanezcan en el suelo durante largos períodos de tiempo y que sobrevivan a los procesos digestivos de los herbívoros (Baskin y Baskin 2001). De hecho, las tres especies con mayor recuperación, *A. telonensis*, *G. versicolor* y *A. decorticans* (**Fig. 1**) son aparentemente las más duras (estimando la dureza a partir del porcentaje de germinación de las semillas control; en estas especies se obtuvo el menor porcentaje de germinación de semillas control: 12.0% a 14.5%); mientras que entre las especies que menos se recuperaron, *C. fontanesii* y *G. florida*, son aparentemente las más blandas (56% y 63% de germinación en el control) (**Fig. 2a**). En contra de esta tendencia, *C. striatus* fue la que menos se recuperó, a pesar de que el control mostró una germinación baja (17%) y de que en otros estudios (Herranz et al. 1998; Lopez et al. 1999) se hayan obtenido porcentajes de germinación bajos o nulos para las semillas control de esta especie. Esta especie presentó un 96% de germinación tras ser escarificadas sus semillas mecánicamente (ver **Tabla 1**), por lo que queda descartada la dormancia morfológica o fisiológica como causa de los bajos porcentajes de germinación. Por tanto, la escasa recuperación de *C. striatus* podría deberse a otras características estructurales o fisiológicas de la semilla que desconocemos, o incluso a alguna anomalía durante la ingesta y/o recuperación de heces que no pudimos detectar.

La dureza seminal está relacionada con el grosor, estructura y la composición bioquímica de la testa, que impide el paso del agua (Baskin y Baskin 2001). La acción abrasiva de los líquidos digestivos y, eventualmente, la masticación podrían erosionar las cubiertas favoreciendo la germinación de las semillas. Este es el caso de *C. striatus*, *G. versicolor* y *A. decorticans*, cuyo porcentaje de germinación en cámara fue superior en aquellas semillas procedentes de las heces. Los resultados coinciden con los datos obtenidos en ensayos previos con *A. decorticans* (Robles et al. 2005), donde se obtuvo un mayor porcentaje de germinación en semillas ingeridas por cabra. Los procesos digestivos de la oveja no afectaron a *A. telonensis* y *C. fontanesii*, que presentaron porcentajes de germinación similares en ambos tratamientos. *G. florida*, por su parte, presentó menor porcentaje de germinación en las semillas procedentes de las heces, posiblemente por daños en el embrión como consecuencia de su menor dureza. Nuestros resultados son coherentes con los expuestos por Traveset (1998), los cuales indican que el efecto de la dispersión endozoócara sobre la germinación de los arbustos es positivo o neutro, en su mayoría. En condiciones poco predecibles climáticamente, como las del mediterráneo semiárido, el incremento en la germinación asociado a las semillas dispersadas por animales podría aumentar la probabilidad de establecimiento, ya que se combina un banco de semillas persistente en el suelo con una fracción lista para germinar ante un episodio de lluvias.

La emergencia de las semillas a partir de las heces podría considerarse la segunda etapa más crítica de la endozoocoria con herbívoros, después de la recuperación de semillas. A pesar de la alta capacidad de retención de agua debido al elevado contenido en materia orgánica de los excrementos, el pequeño tamaño de las heces de oveja favorece su rápida desecación (Welch 1985; Eichberg et al. 2007), lo que impide una imbibición adecuada para la germinación, por tanto, puede dificultar la emergencia de semillas (Eichberg et al. 2007). Además, las heces de oveja pueden tardar desde 3 semanas hasta varios meses en disgregarse de forma natural dependiendo de las condiciones climáticas (Williams y Haynes 1995; Eichberg et al. 2007). Para evitar la desecación de las heces, en el experimento de invernadero se mantuvo constante la humedad del sustrato. A pesar de ello, para todas las especies y tratamientos, el porcentaje de germinación en cámara fue superior al porcentaje de emergencia en invernadero (**Fig. 2a y 2b**), probablemente debido a que las condiciones de temperatura, humedad y/o el sustrato en invernadero fueron menos adecuados para la emergencia.

Las heces mostraron un claro efecto promotor sobre el porcentaje de emergencia en tres especies respecto a la germinación en cámara, puesto que se incrementaron las diferencias entre el control y el tratamiento heces en el ensayo de invernadero, de forma moderada (*A. decorticans*, y *G. versicolor*) o muy acusada (*C. fontanesii*). Otros autores (Nchanji y Plumpton 2003; Cosyns et al. 2005) también encontraron mayores porcentajes de germinación en algunas especies relacionados exclusivamente con la presencia de las heces de los herbívoros. Según estos autores, ciertos compuestos químicos podrían estimular la germinación en determinadas especies. Por el contrario, en *C. striatus* y *G. florida* el estiércol tuvo un efecto inhibitorio para la emergencia en invernadero. En la primera especie cabe pensar que los compuestos químicos del estiércol pudieron dificultar la emergencia, puesto que en cámara, el paso por el tracto digestivo, promovió la germinación; sin embargo, no hubo diferencias entre tratamientos en invernadero. En *G. florida* se acentúan las diferencias entre tratamientos detectadas en la germinación en cámara. Numerosos estudios demuestran que el estiércol fresco puede inhibir y/o retrasar la germinación y el desarrollo de la raíz debido a la presencia de compuestos como amonio, metales pesados, ácidos grasos y sales (ver referencias en Paré et al. 1995, p.2), e incluso, al ataque por hongos y bacterias (Traveset et al. 2007). Las diferencias estructurales y/o fisiológicas de las semillas de cada especie determinan que las heces tengan un efecto inhibitorio, neutro o promotor de la emergencia. Por otro lado, el suelo podría tener un efecto promotor de la germinación de las semillas control en algunas especies, que no ocurriría en el caso

de las heces al no estar en contacto directo. Asimismo, no sería descartable algún posible efecto de interacción de la localidad o del microhábitat con el tratamiento.

El paso por el tracto digestivo incrementó la velocidad de germinación, en cámara e invernadero, en la mayoría de las especies, excepto en *G. florida* y *C. fontanesii*, en las que disminuyó. Sin embargo, la potencial ventaja de una aceleración varía entre especies dependiendo del tipo de dormancia que presente la semilla y de las condiciones ecológicas del hábitat (Traveset y Verdú 2002). En la mayoría de los casos, sólo uno de los parámetros relacionados con la velocidad de germinación (T50 o índice de Timson modificado) mostró diferencias significativas entre tratamientos. Este hecho se debe a que cada índice evalúa aspectos distintos: la T50 tiene en cuenta el número de días hasta alcanzar el 50% de germinación, pero no tiene en cuenta el valor del porcentaje de germinación, mientras que el índice de Timson contempla no sólo el tiempo, sino también dicho porcentaje de germinación.

Los estudios a largo plazo en campo son esenciales para poder comprobar la efectividad de la dispersión (Schupp 1993; Traveset et al. 2007) puesto que permiten determinar el número de plantas adultas capaces de establecerse en condiciones naturales. Al contrario que en cámara de germinación e invernadero, en campo, el porcentaje de emergencia fue superior en el control para la mayoría de las especies. En este sentido, Traveset et al. (2007) encontraron resultados contradictorios en numerosos trabajos en los que se estudiaba el efecto de la endozoocoria en varias condiciones experimentales (laboratorio, invernadero y campo). En general, los estudios de laboratorio suelen mostrar un mayor efecto de la escarificación (provocado por la endozoocoria) que los estudios realizados en invernadero o campo. Asimismo, Traveset et al. (2007) comprobaron que las condiciones microecológicas del hábitat en el que se desarrollan los ensayos de campo pueden afectar a los resultados. Coincidiendo con nuestros resultados, varios trabajos (Welch 1985, Auman et al. 1998) revelan menores tasas de germinación y de establecimiento en campo de semillas dispersadas mediante heces de oveja. La forma ovalada de los pellets de oveja dificulta el contacto con el suelo y su pequeño tamaño facilita su rápida desecación (Auman et al. 1998). Este hecho, como mencionamos anteriormente, dificulta que el agua llegue al interior de las heces y, por tanto, la germinación de las semillas. Sin embargo, una vez instaladas las plantas, el tratamiento "heces" resultó ser ventajoso para la supervivencia de *C. striatus* y *A. decorticans*, y la tendencia fue parecida (aunque no significativa) para *G. florida* y *G. versicolor*. Esto puede deberse a que el estiércol parcialmente descompuesto representa un microhábitat más favorable por su mayor capacidad para retener la humedad y su elevada concentración de nutrientes (Traveset 1998; Nchanji y Plumptre 2003; Traveset et al. 2007). Por el contrario, Auman et al. (2008) encontraron una mortalidad del 100% en semillas que germinaron en las heces.

La probabilidad de reclutamiento mostró que, excepto para *C. fontanesii*, la endozoocoria es un mecanismo eficaz de dispersión, teniendo la semilla dispersada la misma o mayor capacidad para establecerse que aquélla que no ha sido dispersada, con la ventaja del desplazamiento, que permite la colonización de nuevos hábitats. La forma de defecar de la oveja, en pellets sueltos, favorece que las semillas se esparzan mientras caminan, incrementando las posibilidades de éstas para encontrar micrositios favorables para el establecimiento y disminuyendo las posibilidades de competencia intraespecífica (Schupp 1993; 2010).

Conclusiones

La germinación y el establecimiento de las plántulas a partir de semillas dispersadas mediante endozoocoria están condicionados por los procesos digestivos, el estiércol y las condiciones ambientales. El estudio aislado de la dispersión potencial de las especies (recuperación y/o germinación) puede ser insuficiente para obtener conclusiones definitivas sobre el papel de los herbívoros en la dinámica de las poblaciones vegetales. Por este motivo, en las in-

vestigaciones sobre endozoocoria consideramos necesario combinar los estudios potenciales con los ensayos de campo que recreen las condiciones naturales de los procesos.

Nuestros resultados muestran que la capacidad de la oveja para dispersar leguminosas arbustivas varía según la especie, y que la escarificación de las semillas que se produce durante los procesos digestivos parecen contribuir o no afectar a la germinación y emergencia de éstas, en general. El ganado ovino sería un dispersador bastante efectivo de *A. decorticans*, *A. telonensis* y *G. versicolor*, debido al elevado porcentaje de recuperación y a su capacidad para establecerse en campo; moderadamente efectivo para *C. striatus* y *G. florida*; y poco efectivo para *C. fontanesii*. No obstante, para todas las especies una proporción de las semillas ingeridas sería capaz de establecerse en campo. Por todo ello, esta capacidad que ofrece la endozoocoria podría ser utilizada en los planes de gestión y/o restauración forestal.

Agradecimientos

Agradecemos al personal de la finca Los Morales (Diputación de Granada) su colaboración para la realización de los experimentos de recuperación de semillas, así como a D. Mauro Tognetti por su labor en los trabajos de laboratorio y campo. Este trabajo ha sido financiado por la Consejería de Medioambiente de la Junta de Andalucía, mediante los contratos: "Restauración ecológica de la zona incendiada de minas de Riotinto y Charcofrío" y "Ganadería extensiva y biodiversidad".

Referencias

- Auman, B.S., Call, C.A., Wiedmeier, R.D. 1998. Crested wheatgrass establishment in livestock dung deposited on degraded rangeland vegetation types in the Intermountain west, USA. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 12: 317–333.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 2001. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Elsevier, San Diego, Estados Unidos.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research* 14: 1–16.
- Cardoso, J.A., Zaitegui, M., Robles, A.B. 2008. Relationship between seed survival and seed characteristics of nine Mediterranean legumes after ingestion by sheep. *Options Méditerranéennes, Série A* 79: 285–288.
- 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: 353–361.
- D'hondt, B., Hoffmann, M. 2011. A reassessment of the role of simple seed traits in mortality following herbivore ingestion. *Plant Biology* 13: 118–124.
- Eichberg, C., Storm, C., Schwabe, A. 2007. Endozoocorous dispersal, seedling emergence and fruiting success in disturbed and undisturbed successional stages of sheep-grazed inland sand ecosystems. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202: 3–26.
- Farwig, N., Berens, D.G. 2012. Imagine a world without seed dispersers: A review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology* 13: 109–115.
- Gardener, C.J., Mclvor, J.G., Jansen, A. 1993. Passage of legume and grass seeds through the digestive tract of cattle and their survival in faeces. *Journal of Applied Ecology* 30: 63-74.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P., Martínez-Sánchez, J.J. 1998. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant Ecology* 136, 95–103.
- Herrera, C.M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. y Pellmyr, O. (eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, pp. 185–208. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Herrera, C.M., Jordano, P. 1981. Prunus mahaleb and Birds: The High-Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree. *Ecological Monographs* 51: 203–218.
- Izhaki, I., Safriel, U.N. 1990. The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *Journal of Ecology* 78: 56–65.
- Khan, M.A., Ungar, I.A. 1984. The effect of salinity and temperature on the germination of polymorphic seeds and growth of *Atriplex triangularis* Willd. *American Journal of Botany* 71: 481-489.

- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *American Naturalist* 123: 338–353.
- Le Houérou, H.N. 2001. Unconventional forage legumes for rehabilitation of Arid and Semiarid lands in world isoclimatic Mediterranean zones. *Arid Land Research and Management* 5(3): 185–202.
- López, J., Devesa, J.A., Ruiz, T., Ortega-Olivencia, A. 1999. Seed germination in Genisteae (Fabaceae) from south-west Spain. *Phyton* 39: 107–130.
- Malo, J.E., Suárez, F. 1998. The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in a Mediterranean ecosystem. *Ecography* 21: 204–211.
- Manzano, P., Malo, J.E., Peco, B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Science Research* 15: 21–28.
- Nchanji, A.C., Plumtre, A.J. 2003. Seed germination and early seedling establishment of some elephant-dispersed species in Banyang-Mbo Wildlife Sanctuary, south-western Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 19: 229–237.
- Pakeman, R.J., Small, J.L. 2009. Potential and realised contribution of endozoochory to seedling establishment. *Basic and Applied Ecology* 10: 656–661.
- Pakeman, R., Digneffe, G., Small, J. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology* 16: 296–304.
- Paré, T., Gregorich, E.G., Dinel, H., 1997. Effects of stockpiled and composted manures on germination and initial growth of cress (*Lepidium sativum*). *Biological Agriculture and Horticulture* 14, 1–11.
- Peco, B., Lopez-Merino, L., Alvir, M. 2006. Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecologica* 30: 269–275.
- Ramos, M.E., Robles A.B., Ruiz-Mirazo, J., Cardoso, J.A. y González-Rebollar, J.L. 2005. Dispersión endozoócora de cuatro leguminosas herbáceas de interés forrajero. En: de la Roza Delgado, B., Martínez Fernández, A., Carballar Samalea, A. (eds.), *Producciones agroganaderas: gestión eficiente y conservación del medio natural*, pp. 923-929. SERIDA, Asturias, España.
- Ramos, M.E., Robles, A.B., Castro, J. 2006. Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (Cistaceae): from seed ingestion to early seedling establishment. *Plant Ecology* 185: 97–106.
- Razanamandranto, S., Tigabu, M., Neya, S., Odén, P.C. 2004. Effects of gut treatment on recovery and germinability of bovine and ovine ingested seeds of four woody species from the Sudanian savanna in West Africa. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 199: 389–397.
- Robles, A.B., Castro, J., González-Miras, E., Ramos, M.E. 2005. Effects of ruminal incubation and goat's ingestion on seed germination of two legume shrubs: *Adenocarpus decorticans* Boiss and *Retama sphaerocarpa* (L.) Boiss. *Options Méditerranéennes* 67, 111–115.
- Russi, L., Cocks, P.S., Roberts, E.H. 1992. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean Grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 772–778.
- Schupp, E.W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. En: Fleming, T. H., Estrada, A. (eds.), *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*, pp. 15–29. Springer, Amsterdam, Holanda.
- Schupp, E.W. 2010. Dispersal ability, plant. En: Simberloff, D.D., Rejmanek, D.M. (eds.). *Encyclopedia of Biological Invasions*, pp. 159-165. University of California Press, Berkeley, Estados Unidos.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1, 151–190.
- Traveset, A., Verdú, M. 2002. 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. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Traveset, A., Robertson, A.W., Rodríguez-Pérez, J. 2007. A review on the role of endozoochory on seed germination. En: Dennis, A.J. (ed.), *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp.78–103. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Welch, D. 1985. Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *Journal of Applied Ecology* 22: 461–472.
- Williams, P.H., Haynes, R.J. 1995. Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science* 50: 263-271.