

La frugivoría por cánidos nativos (*Lycalopex spp.*) y alóctonos (*Canis lupus familiaris*) reduce la germinación de semillas de litre (*Lithrea caustica*) en Chile central

Frugivory by native (*Lycalopex spp.*) and allochthonous (*Canis lupus familiaris*) canids reduces the seed germination of litre (*Lithrea caustica*) in central Chile

Carlos Morales-Paredes ^{a*}, Carlos E Valdivia ^b, Soraya Sade ^c

*Autor de correspondencia: ^a Universidad de Los Lagos, Programa de Magister en Ciencias mención Producción, Manejo y Conservación de Recursos Naturales, Av. Fuchslocher 1305, Osorno, Chile, tel.: 56-64-2333260, cfmorales88@gmail.com

^b Universidad de Los Lagos, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Laboratorio de Vida Silvestre, Osorno, Chile.

^c Universidad de Los Lagos, Departamento de Ciencias Biológicas y Biodiversidad, Laboratorio de Ecología, Osorno, Chile.

SUMMARY

The consumption of seeds by animals can increase the germination probability because of seeds passage through animal guts. The loss of a native disperser by anthropogenic threats might be compensated by generalist alien seed dispersers. The aim of this work was evaluating the role of dogs (*Canis lupus familiaris*) and foxes (*Pseudalopex spp.*) for seed germination of the native fleshy-fruited tree *Lithrea caustica*. The effectiveness of dogs and foxes as seed dispersers of *L. caustica* was estimated through seed germination and post-germination viability of seeds obtained from faecal samples plus a control given by seeds collected directly from plant branches. Eleven replicates per treatment and 20 seeds per replicate were used. The experiment takes place 18 weeks with an *ad libitum* water supply (thermoperiod: 25.7 ± 0.1 °C/ 12.7 ± 0.2 °C, photoperiod: 12 h light/12 h darkness). Maximum germination occurred the week 18. The germination percentage of seeds consumed by dogs (24.5 %) did not differ significantly from the germination percentage of seeds consumed by foxes (28.2 %), although it was lower than that observed from the control (45.5 %). The post-germination viability of seeds did not differ significantly among types of seed consumers, although there was a tendency toward a lowered viability in seeds dispersed by dogs (40.5 %) rather than by foxes (80.7 %). Consequently, dogs eventually can surrogate the seed disperser role of foxes, although both mutualist animals seem to be inefficient seed dispersers of *Lithrea caustica*, because dogs and foxes decrease the germination capability of this fleshy-fruited native tree from central Chile.

Key words: frugivory, seed dispersal, germination.

RESUMEN

El consumo de semillas por animales podría incrementar la probabilidad de germinación al pasar por el tracto digestivo animal. La pérdida de un dispersor nativo por causas de origen humano podría compensarse por dispersores generalistas introducidos. El objetivo de este trabajo fue evaluar el papel de los perros y zorros en la germinación y viabilidad de semillas de *Lithrea caustica*. Se comparó la eficacia de zorros y perros como dispersores de *L. caustica* mediante la germinación y viabilidad post-germinativa de semillas provenientes de heces, más un control dado por semillas colectadas directamente desde los árboles. Se consideraron 11 réplicas por tratamiento y 20 semillas por réplica. El experimento duró 18 semanas con un suministro de agua *ad libitum* (termoperiodo: $25,7 \pm 0,1$ °C y $12,7 \pm 0,2$ °C, y fotoperiodo: 12 h luz y 12 h oscuridad). La máxima germinación ocurrió el día 126. El porcentaje de germinación de semillas consumida por perros (24,5 %) no difirió significativamente del porcentaje de germinación de semillas consumidas por zorros (28,2 %), y ambos fueron significativamente menores que el control (45,5 %). La viabilidad de las semillas post germinación no difirió significativamente según el tipo de consumidor, aunque hubo una tendencia a que las semillas consumidas por perros fuesen menos viables (40,5 %) que las consumidas por zorros (80,7 %). Consecuentemente, los perros eventualmente pueden suplir el rol de los zorros pese a que ambos parecen ser mutualistas ineficientes de *L. caustica* al disminuir su capacidad germinativa, aunque no su viabilidad post germinación.

Palabras clave: frugivoría, dispersión de semillas, germinación.

INTRODUCCIÓN

Las especies exóticas pueden interactuar con las especies nativas modificando su adecuación biológica (Cox 2004). Tradicionalmente, las especies exóticas han sido

vistas como antagonistas para las especies nativas, pese a que también pueden establecer interacciones mutualistas (Castro *et al.* 2008). Entre las interacciones mutualistas, la dispersión y germinación de semillas por animales es un proceso susceptible de ser modificado por especies exóti-

cas (Cox 2004, Castro *et al.* 2008). Este es un proceso relevante para la dinámica de poblaciones vegetales (Howe y Smallwood 1982, Herrera y Pellmyr 2002). Su importancia está dada por un servicio provisto por un animal que, a cambio de una recompensa nutricional, traslada las semillas contenidas dentro de la diáspora, frutos verdaderos, semillas ariladas, etc., alejándolas del árbol madre (Howe y Smallwood 1982, Herrera y Pellmyr 2002). Esto confiere una serie de beneficios a las semillas como, por ejemplo, alejarse del rango auto-alelopático del árbol madre, la reducción de la competencia bajo el dosel del árbol madre, o la colonización de nuevos hábitats, entre otros (Howe y Smallwood 1982, Herrera y Pellmyr 2002). Estos beneficios, sumados a la capacidad de movimiento que tiene el animal y la escala a la que ocurre la interacción pueden determinar la distribución así como la estructura genética y demográfica de las poblaciones vegetales (Schupp 1995, Levine 2003).

Particularmente importantes para este tipo de interacción mutualista resultan las adaptaciones estructurales y funcionales que han desarrollado tanto las plantas como los animales en interacción. De hecho, los animales han desarrollado numerosas adaptaciones en sus piezas dentarias y sistemas digestivos que les permiten alimentarse eficientemente de frutos (Herrera y Pellmyr 2002). Las plantas, por su parte, han desarrollado adaptaciones como coloraciones y aromas llamativos que actúan como señales para atraer a los animales dispersores, la provisión de un tejido nutritivo que actúa como recompensa, y adaptaciones en las semillas que retardan o inhiben su germinación si estas no pasan por el tracto digestivo de los animales (Herrera y Pellmyr 2002).

Actualmente, numerosos estudios han evaluado el rol de las aves en la frugivoría, dispersión y germinación de semillas (Pizo 2004, Ponce *et al.* 2012). Sin embargo, pocos estudios han evaluado los efectos de la frugivoría sobre la dispersión y, más importante aún, la germinación de semillas cuando estas son consumidas por mamíferos carnívoros (Herrera 1989, Wilson 1993, Alves-Costa y Eterovick 2007). Desafortunadamente, son aún más escasos los estudios que han evaluado el rol de carnívoros alóctonos sobre la dispersión y germinación en plantas (Graae 2002).

En Chile central habitan dos especies de zorros, *Lycalopex culpeus* (Molina 1782) y *L. griseus* (Gray 1837), cuya dieta principal consiste en roedores, aunque en primavera consumen frutos y semillas de plantas nativas en abundancia (Yáñez y Jaksic 1978, Jaksic *et al.* 1980, Armesto *et al.* 1987). Entre las plantas cuyos frutos son consumidos por estos zorros se encuentra *Lithrea caustica* (Mol.) H. *et al.*, un árbol abundante del matorral esclerófilo de Chile central (Rodríguez *et al.* 1983). En este árbol se ha observado que ambas especies de zorros actúan como dispersores ineficientes de sus semillas debido a que retardan la germinación (León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994). Observaciones personales indican además que las semillas de *L. caustica* son consumidas por perros, *Canis*

lupus familiaris (Linnaeus 1758), los que al ser omnívoros y adaptados a dietas ricas en almidón (Axelsson *et al.* 2013), podrían ejercer un rol de moderada importancia en la germinación de las semillas de *L. caustica*, entre otras plantas dispersadas por zorros en Chile. No obstante, ningún trabajo previo ha evaluado el rol de los perros sobre la germinación de las semillas de plantas nativas de Chile.

El estudio de probables dispersores carnívoros es factible debido a una serie de técnicas que permiten obtener resultados sin incurrir en sesgos o ser invasivos (Bang y Dahlström 1975, Estes 1991, BJune 2000, Aragona y Setz 2001, Chame 2003). Entre las técnicas más utilizadas está el análisis de materia fecal, ya que en diversos animales la forma, disposición, composición y rastros de olor permiten describir los rangos de hogar, las dietas y el comportamiento de los animales, entre otros (Bang y Dahlström 1975, Estes 1991, BJune 2000, Aragona y Setz 2001). De hecho, el contenido, tamaño y forma de las heces, permiten diferenciar numerosos aspectos ecológicos entre especies específicas (Aragona y Setz 2001).

El objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de *C. l. familiaris* sobre la germinación de semillas de *L. caustica*. Dada la exigua evidencia de una historia coevolutiva de larga data entre *L. caustica* y *C. l. familiaris*, se espera que las semillas dispersadas por este mamífero germinen menos que aquellas dispersadas por *Lycalopex spp.* Además, dado que los zorros del género *Lycalopex* provocan una germinación ineficiente de las semillas de *L. caustica*, se espera una menor germinación en las semillas consumidas por zorros comparado con aquellas que no han sido consumidas por ningún animal. Similarmente, se espera que las semillas germinadas por *C. l. familiaris*, pero no germinadas, presenten una viabilidad menor que aquellas no germinadas, pero consumidas por *Lycalopex spp.* Dado que los zorros del género *Lycalopex* provocan una germinación ineficiente de las semillas de *L. caustica*, se espera una menor viabilidad en las semillas no germinadas consumidas por zorros comparados con aquellas no germinadas que no fueron consumidas por ningún agente biótico.

MÉTODOS

Sitio y especie en estudio. El trabajo de campo se realizó en abril de 2013 en la Reserva Nacional Río Clarillo (34°41'S; 70°34'O) en la región Metropolitana, Chile. La reserva corresponde a un cajón precordillerano andino que cubre un gradiente altitudinal entre los 870 y 3.050 m s.n.m. El clima es de tipo mediterráneo con precipitaciones promedio que oscilan entre 645 y 870 mm en invierno y verano, respectivamente (Niemeyer *et al.* 2002). Específicamente, se trabajó en el piso de vegetación bosque espinoso mediterráneo andino de *Acacia caven* Mol. y *Baccharis paniculata* DC., en el que destaca la abundante presencia de *L. caustica* (Luebert y Plissock 2006).

Lithrea caustica (Anacardiaceae) es un árbol endémico de Chile que se distribuye entre las provincias de Limarí

(31 °S) y Malleco (39 °S) (Rodríguez *et al.* 1983). Pequeño, de hasta 6 m de alto, con troncos muy ramificados, florece profusamente entre septiembre y diciembre, durante la primavera, produciendo numerosas flores unisexuales (Rodríguez *et al.* 1983). Fructifica entre febrero y abril, dando frutos del tipo drupa, globosos aunque comprimidos, de 5 a 8 mm de diámetro, amarillo blanquecinos, lisos y brillantes, acompañados en su base por el cáliz que es persistente y los restos del estilo en el ápice; el epicarpio se separa del mesocarpio en la madurez (figura 1A) (Rodríguez *et al.* 1983). Las semillas son café, ligeramente rugosas, de 4,5 a 5,5 mm de largo (Rodríguez *et al.* 1983). Estos frutos son consumidos por los cánidos nativos *L. griseus* y *L. culpaeus*, los que se distribuyen en Chile entre las provincias de Arica (18 °S) y Tierra del Fuego (54 °S) (Iriarte 2008). Además, cánidos alóctonos como el perro *C. l. familiaris* también se alimentan de estos frutos. *Canis lupus familiaris* está presente en todo Chile en forma doméstica, y entre las provincias de Copiapó (27 °S) y Tierra del Fuego (54 °S) en forma asilvestrada, aunque de manera discontinua (Iriarte 2008).

Germinación y viabilidad de las semillas de L. caustica. Para evaluar los efectos del consumo por perros y zorros sobre la germinación de semillas de *L. caustica*, en el sitio de estudio se recolectaron 22 muestras fecales con presencia de frutos y semillas (figura 1B), todas ellas depositadas en sitios abiertos (caminos) con presencia de *L. caustica*. Las heces fueron almacenadas en cajas de cartón, durante tres días, para evitar cambios bruscos de humedad y temperatura. Posteriormente, se determinó la identidad de las

heces de acuerdo a su tamaño, forma y contenido (Chame 2003 y observaciones personales). Mientras las heces de zorro se caracterizan por ser alargadas, con torsiones en los extremos y presencia de trozos óseos, pelos y semillas, las heces de perro son alargadas, tubulares, sin torsiones y con restos de origen humano (cabello, trozos de plástico, etc.) (Chame 2003 y observaciones personales). De este modo, se obtuvo un total de 11 muestras de heces de *Lycalopex spp.* y 11 de heces de *C. l. familiaris*. Cabe señalarse que no fue posible determinar si las heces correspondientes a zorros fueron depositadas por *L. griseus* o *L. culpaeus*; o bien, correspondieron a una mezcla de ambas especies. Las heces fueron medidas y pesadas para caracterizar las diferencias observadas entre zorros y perros. Adicionalmente, se cortó ramas provenientes de cinco individuos de *L. caustica* que contenían frutos maduros (figura 1A), los que fueron almacenados en las mismas condiciones que las heces.

De cada muestra fecal se obtuvieron 20 frutos a los que se les removió el epicarpio para luego depositar las semillas en una placa petri con papel absorbente. Este procedimiento se realizó también con las semillas no consumidas. De esta forma se dispuso de tres tratamientos: 11 placas con 20 semillas provenientes de heces de zorro, 11 placas con 20 semillas provenientes de heces de perro y un control de 11 placas con 20 semillas cada una, provenientes directamente de las ramas de *L. caustica* a modo de control.

Las semillas dispuestas en las placas se colocaron a germinar en condiciones de laboratorio durante 18 semanas. Las placas fueron regadas *ad libitum*, proporcionándoles

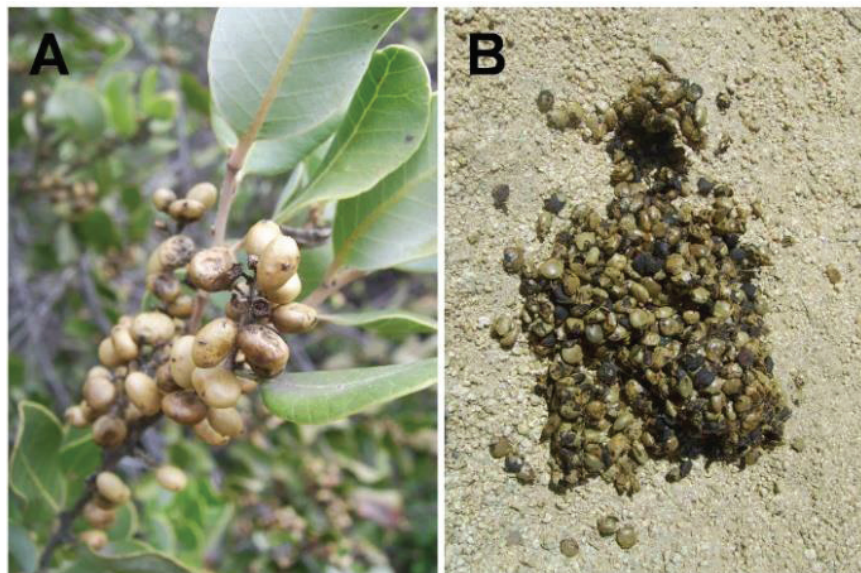


Figura 1. Frutos frescos maduros de *Lithrea caustica* (A) y una vez defecados por los cánidos nativos y alóctonos (B) que habitan en la zona central de Chile.

Fresh ripe fruits of *Lithrea caustica* (A) and defecated seeds by native and allochthonous canids (B) thriving at central Chile.

un fotoperíodo controlado de 12 h luz y 12 h oscuridad utilizando lámparas de luz incandescente. El termoperíodo se controló con calefactores que se activaron automáticamente en las horas de luz, dando temperaturas (media \pm 1EE) mínimas de $12,7 \pm 0,2$ °C (noche) y máximas de $25,7 \pm 0,1$ °C (día), las que fueron registradas semanalmente. Para evitar sesgos por estratificación térmica o variaciones en la incidencia de la luz, las placas fueron dispuestas aleatoriamente y cambiadas de posición diariamente. Se contabilizó el número de semillas germinadas en cada tratamiento semanalmente. Se consideró como germinada una semilla si esta presentó una radícula de al menos 2 mm de longitud. Finalmente, para evaluar el efecto del consumo por zorros y perros sobre la tasa de germinación de las semillas de *L. caustica* se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de medidas repetidas usando el paquete estadístico Statistica v. 10.

Para evaluar si las semillas remanentes no germinaron por muerte o, alternativamente, porque fueron incapaces de romper la dormancia, se estimó su viabilidad post-germinación mediante una prueba de respiración celular (Baskin y Baskin 2001). Así, al término del experimento de germinación cada semilla fue seccionada por su parte media poniendo especial cuidado en seccionar también el embrión. Estas semillas fueron luego embebidas en una solución con el marcador cloruro de 2,3,5-trifeniltetrazolio al 0,1 % y almacenadas bajo condiciones de temperatura ambiente y oscuridad por 24 h. Las semillas fueron consideradas viables cuando presentaron una coloración distintivamente roja en el embrión (presencia de respiración celular). Una vez determinados los porcentajes de semillas viables por placa experimental, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para estimar los efectos del agente dispersor sobre la viabilidad de semillas post germinación.

RESULTADOS

Las heces de zorro presentaron un diámetro promedio (\pm 1EE) de $15,5 \pm 1,4$ mm, mientras que las heces de perro tuvieron un diámetro promedio de $23,3 \pm 1,6$ mm; el peso promedio de las heces de zorro fue de $2,1 \pm 0,7$ g mientras que las heces de perro pesaron $3,5 \pm 0,7$ g.

La germinación de las semillas de *L. caustica* difirió significativamente a través del tiempo dependiendo del consumidor (cuadro 1). De hecho, aunque el efecto de los perros sobre la germinación de las semillas no difirió significativamente del efecto de los zorros (prueba de Tukey: $P = 0,6$), este dio cuenta solo de un 53,8 % de la germinación máxima alcanzada en ausencia de algún consumidor ($P < 0,001$) (figura 2). A través del tiempo, la germinación de semillas de *L. caustica* comenzó la segunda semana del experimento, con un 5,9 % de semillas germinadas en ausencia de consumidores, 1,4 % de germinación en semillas consumidas por zorros y 0 % de germinación en semillas consumidas por perros (figura 2). La séptima semana del experimento se produjo una inflexión en la curva de germinación (figura 2). La máxima germinación de las semillas ocurrió en la semana 18, momento en que se estabilizó la curva de acumulación de semillas germinadas (figura 2).

Cuadro 1. Efectos del consumo por perros y zorros (*i.e.* control, germinación mediada por *Lycalopex spp.* y por *Canis lupus familiaris*) sobre la germinación de semillas de *Lithrea caustica*, evaluado mediante un ANDEVA de medidas repetidas.

Effects of the consumption by dogs and foxes (*i.e.* abiotic control, germination mediated by *Lycalopex spp.* and by *Canis lupus familiaris*) on the seeds germination of *Lithrea caustica*, evaluated with a repeated-measures ANOVA.

Fuente de variación	g.l.	CM	F	P
a) Entre fuentes:				
Consumo	2	1057,9	17,0	<0,001
Error	30	62,2	-	-
b) Dentro de las fuentes:				
Tiempo	16	148,6	92,5	<0,001
Tiempo x Consumo	32	4,2	2,6	<0,001
Error	480	1,6	-	-

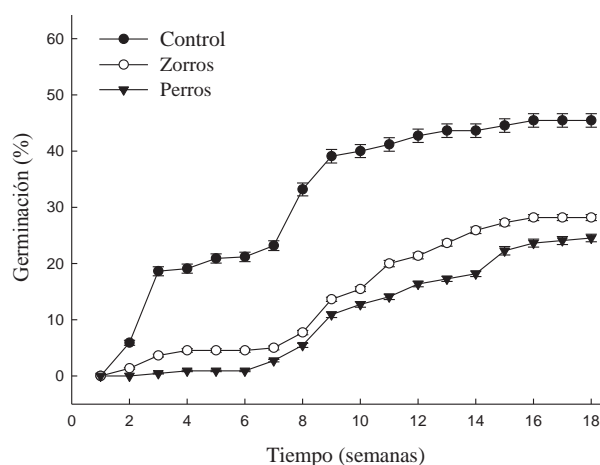


Figura 2. Efectos del consumo por perros y zorros (*i.e.* control, germinación mediada por *Lycalopex spp.* y por *Canis lupus familiaris*) sobre la germinación de semillas de *Lithrea caustica*. Media \pm 1EE son reportados.

Effects of consumption by dogs and foxes (*i.e.* control, germination mediated by *Lycalopex spp.*, and by *Canis lupus familiaris*) on seed germination of *Lithrea caustica*. Mean \pm 1SE is depicted.

nación (figura 2). La máxima germinación de las semillas ocurrió en la semana 18, momento en que se estabilizó la curva de acumulación de semillas germinadas (figura 2).

Al término del periodo de germinación no se observaron diferencias significativas, aunque si tendencias, en el porcentaje de semillas viables que quedaron sin germinar de acuerdo al consumo por perros o zorros (Prueba de Kruskal-Wallis: $H_{(2;3)} = 6,0$; $P = 0,1$). De hecho, hubo una tendencia a que las semillas consumidas por zorros presentaran una mayor proporción de semillas viables

que aquellas que no germinaron y fueron consumidas por perros (Prueba a posteriori de Kruskal-Wallis: $P = 0,1$). Sin embargo, no hubo diferencias significativas con aquellas semillas no germinadas en ausencia de consumidores (prueba a posteriori de Kruskal-Wallis: $P = 0,3$) (figura 3).

DISCUSIÓN

Aunque la germinación y la viabilidad post-germinativa de las semillas consumidas por perros y zorros no difirió significativamente, si se observó una tendencia a que los perros fuesen menos eficientes que los zorros en la germinación, dejando también una fracción menor de semillas vivas, pero dormantes, tras la germinación. Así los frutos y semillas de *L. caustica* pueden ser dispersados, aunque de manera ineficiente, tanto por zorros nativos como por perros (León-Lobos y Kalin Arroyo 1994).

Los resultados de este estudio concuerdan con aquellos reportados por León-Lobos y Kalin-Arroyo (1994) quienes también observaron que el tracto digestivo de los zorros retarda la germinación de semillas de *L. caustica*. Sin embargo, estos resultados difieren de lo observado en otros árboles, cuyas semillas fueron germinadas tras pasar por el tracto digestivo de zorros en Chile central. Por ejemplo, los zorros parecen tener mayor eficiencia, en términos de la germinación de semillas, en especies como *Crypcocarya alba* Mol. o *Schinus molle* L. (Bustamante *et al.* 1992, Castro *et al.* 1994). Las diferencias en la germinación de las semillas entre especies arbóreas podrían estar dadas por el tamaño de las semillas, así como por el tiempo de retención de estas en el tracto digestivo de los zorros (León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994, Verdú y Traveset 2004). De hecho, *L. caustica* exhibe frutos y semillas

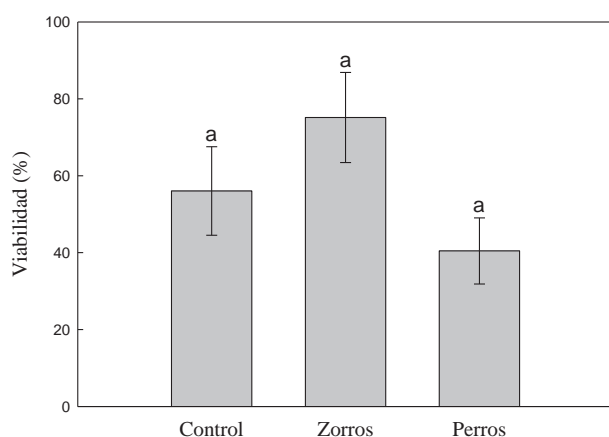


Figura 3. Efectos del consumo por perros y zorros (*i.e.* control, viabilidad mediada por *Lycalopex spp.* y por *Canis lupus familiaris*) sobre la viabilidad de semillas de *Lithrea caustica* posterior a la germinación. Media \pm 1EE son reportados.

Effects of consumption by dogs and foxes (*i.e.* control, viability mediated by *Lycalopex spp.*, and by *Canis lupus familiaris*) on post-germination seed viability of *L. caustica*. Means \pm 1 SE are depicted.

ligeramente más grandes que *S. molle*, las que al pasar por el tracto digestivo de mamíferos no voladores podrían reducir su capacidad germinativa, tal como se ha observado en otras especies (Verdú y Traveset 2004). Además, la presencia del aceite uroshiol en los frutos de *L. caustica*, un compuesto común en la familia anacardiaceae, podría ejercer un efecto laxante en zorros y perros, lo que se traduciría en un menor tiempo de retención en el tracto digestivo de estos animales y, por consiguiente, en una menor probabilidad de romper la dormancia de las semillas (León-Lobo y Kalin-Arroyo 1994).

Los perros pueden subrogar, al menos parcialmente, a los zorros como agentes dispersores en aquellos sitios altamente perturbados, donde la persistencia de los zorros se vuelve improbable, permitiendo la regeneración del bosque (López-Bao y González-Varo 2011). Este fenómeno adquiere relevancia si se considera la actitud altamente negativa que existe por parte de los pobladores rurales hacia los zorros, a quienes se les da caza más allá de las normativas legales que debiesen garantizar su conservación (Novaro *et al.* 2005, Silva-Rodríguez *et al.* 2009). Sin embargo, las interacciones indirectas que surgen entre perros y zorros, vía el consumo de frutos, pueden tener importantes consecuencias en la dinámica de regeneración del litre y el matorral Mediterráneo en su conjunto (Howe y Smallwood 1982, Herrera y Pellmyr 2002). Si los zorros son infrecuentes, debido a la caza ilegal o a la transmisión de enfermedades desde los perros, los perros podrían verse favorecidos por un relajo en la competencia por el consumo de los frutos de litre. Consecuentemente, el litre podría mantener, al menos parcialmente, la dispersión de sus frutos vía perros cimarrones quienes subrogarían el rol de los zorros (León-Lobo y Kalin-Arroyo 1994). No obstante, otras especies de plantas que son dispersadas con mayor eficacia por los zorros (Bustamante *et al.* 1992, Castro *et al.* 1994), podrían verse perjudicadas por la extirpación total o parcial de sus dispersores legítimos, gatillando una reducción en sus contingentes poblacionales y un cambio en la estructura comunitaria del matorral. Por lo tanto, los zorros no parecen ser completamente intercambiables por los perros, lo cual plantea la necesidad de abogar por su conservación.

La germinación de semillas corresponde solo a una etapa de la reproducción de las plantas dispersadas por frugívoros. De hecho, la determinación de las tasas de remoción de frutos, la distancia de dispersión y los sitios de deposición de semillas son fenómenos igualmente relevantes, pero que a la fecha han sido estudiados solo parcialmente en algunas especies de plantas dispersadas únicamente por cánidos nativos en Chile (Bustamante *et al.* 1992, Castro *et al.* 1994, León-Lobos y Kalin-Arroyo 1994). El presente trabajo, por consiguiente, plantea la necesidad de aumentar el número de investigaciones en torno a estos fenómenos, particularmente desde la perspectiva de los perros, para así garantizar la conservación de las especies nativas en interacción, su posible disrupción por especies alóctonas, y los mutualismos que emergen a partir de dichas interacciones.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo corresponde al Seminario de Investigación realizado por C. Morales-Paredes como parte de los requisitos para la obtención del grado de Magister en Ciencias, U. de Los Lagos. Trabajo parcialmente financiado por FONDECYT de Iniciación en Investigación 11110230 a C.E. Valdivia. Los autores agradecen las correcciones realizadas por el editor de la revista más dos árbitros anónimos.

REFERENCIAS

- Alves-Costa C, P Eterovick. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nassua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 77-92.
- Aragona N, E Setz. 2001. Diet of maned wolf *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. *Journal of Zoology* 254: 231-236.
- Armesto J, R Rozzi, P Miranda, C Sabag. 1987. Plant/frugivore interactions in South American temperate forests. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 321-336.
- Axelsson E, A Ratnakumar, M Arendt, K Maqbool, M Webster, M Perloski, O Liberg, JM Arnemo, Å Hedhammar, K Lindblad-Toh. 2013. The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* 495: 360-364.
- Bang P, P Dahlström. 1975. Huellas y señales de los animales de Europa. Barcelona, España. Omega. 239 p.
- Baskin C, J Baskin. 2001. Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. San Diego, USA. Academic Press. 666 p.
- Bjune A. 2000. Pollen analysis as a method of demonstrating the seasonal variations in the diet of Svalbard reindeer (*Rangifer tarandus platyrhynchus*). *Polar Research* 19: 183-192.
- Bustamante R, J Simonetti, J Mella. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica* 13: 203-208.
- Castro S, F Bozinovich, F Jaksic. 2008. Ecological efficiency and legitimacy in seed dispersal of an endemic shrub (*Lithrea caustica*) by the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Arid environment* 72: 1164-1173.
- Castro S, S Silva, P Meserve, J Gutiérrez, L Contreras, F Jaksic. 1994. Frugivoría y dispersión de semillas de pimiento (*Schinus molle*) por el zorro culpeo (*Pseudalopex culpaeus*) en el Parque Nacional Fray Jorge (IV Región, Chile). *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 169-176.
- Chame M. 2003. Terrestrial mammal feces: a Morphometric summary and description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 8: 71-94.
- Cox G. 2004. Alien Species and Evolution: The evolutionary ecology of plants, animals, microbes, and interacting native species. Washington, USA. Island Press. 377 p.
- Estes R. 1991. The behaviour guide to African Mammals. California, USA. University of California Press. 611 p.
- Graae B. 2002. The role of epizoochorous seed dispersal of forest plant species in a fragmented landscape. *Seed Science Research* 103: 1-8.
- Herrera C. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- Herrera C, O Pellmyr. 2002. Plant-Animal Interactions: An evolutionary approach. Agawam, MA, USA. Blackwell Publishing. 313 p.
- Howe H, J Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 13: 201-218.
- Iriarte A. 2008. Mamíferos de Chile. Barcelona, España. Lynx Ediciones. 420 p.
- Jaksic F, R Schlatter, J Yáñez. 1980. Feeding ecology of central Chilean foxes, *Dusicyon culpeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal Mammalogy* 61: 254-260.
- León-Lobos P, M Kalin-Arroyo. 1994. Germinación de semillas de *Lithrea caustica* (Mol.) H. et A. (Anacardiaceae) dispersadas por *Pseudalopex* spp. (Canidae) en el bosque esclerófilo de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 59-64.
- Levine J, D Murrel. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 549-574.
- López-Bao J, J González-Varo. 2011. Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: A multi-scale approach. *Plos One* 6: 1-11.
- Luebert F, P Plischoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 316 p.
- Niemeyer HM, RO Bustamante, JA Simonetti, S Teillier, E Fuentes-Contreras, JE Mella. 2002. Historia Natural de La Reserva Río Clarillo: Un espacio para aprender ecología. Santiago, Chile. Impresos Socias. 314 p.
- Novaro A, M Funes, S Walker. 2005. An empirical test of source-sink dynamics induced by hunting. *Journal of Applied Ecology* 42: 910-920.
- Pizo M. 2004. Frugivory and habitat use by fruit-eating birds in a fragmented landscape of southeast Brazil. *Ornitología Neotropical* 15: 117-126.
- Ponce A, G Grilli, L Galetto. 2012. Frugivoría y remoción de frutos ornitócoros en fragmentos del bosque chaqueño de Córdoba (Argentina). *Bosque* 33: 33-41.
- Rodríguez R, O Matthei, M Quezada. 1983. Flora arbórea de Chile. Concepción, Chile. Editorial de la Universidad de Concepción. 408 p.
- Schupp E. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and pattern of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Silva-Rodríguez E, M Soto-Gamboa, G Ortega-Solís, J Jiménez. 2009. Foxes, people and hens: human dimensions of a conflict in a rural area of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 357-386.
- Verdú M, A Traveset. 2004. Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores gut passage. *Oecologia*. 138: 414-418.
- Wilson M. 1993. Mammals as seed dispersal mutualists in North America. *Oikos* 57: 159-176.
- Yáñez J, F Jaksic. 1978. Rol ecológico de los zorros (*Dusicyon*) en Chile central. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 11: 105-111.

Recibido: 03.03.14
Aceptado: 03.09.15