



I D E A

Universidad Nacional de Córdoba

Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales



Tesina de Grado para optar por el título de Bióloga

**Caracterización del ensamble de mamíferos frugívoros
dispersores de semillas de *Pyracantha* spp. en ecosistemas
antropizados del Chaco Serrano**

Tesinista: De Luca, Antonella

Firma:

Director: Dr. Vergara-Tabares, David L.

Firma:

Co-directora: Dra. Quiroga, Verónica A.

Firma:

Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA) CONICET/Universidad Nacional de Córdoba (UNC) y Centro de Zoología Aplicada (CZA), FCEFyN, UNC.

2023

Tesina de Grado para optar por el título de Bióloga

Caracterización del ensamble de mamíferos frugívoros dispersores de semillas de *Pyracantha* spp. en ecosistemas antropizados del Chaco Serrano

Alumna: De Luca, Antonella.

Director: Dr. Vergara-Tabares, David L.

Co-directora: Dra. Quiroga, Verónica A.

Tribunal Examinador

Nombre y Apellido: Dra. Daniela M. Tamburini.

Firma:

Nombre y Apellido: Dra. Paula A. Tecco.

Firma:

Nombre y Apellido: Dr. Guillermo Funes.

Firma:

Calificación:

Fecha:

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Córdoba, pública y gratuita, por la oportunidad de formación durante todos estos años.

A mis directores, David y Vero, quienes me guiaron y acompañaron en todo el proceso y de quienes aprendí muchísimo.

Al tribunal evaluador, por sus comentarios y sugerencias.

A la familia Inaudi, a Lucho y a Rulo, por permitirme trabajar en sus campos y por la amabilidad con la que siempre me recibieron.

A las Instituciones Parque de la Biodiversidad y Tatú Carreta y a todo su personal, entre ellos a David, a Ernesto, a María, a Gali y a los cuidadores de los animales, por abrirme las puertas para trabajar allí y ayudarme a llevar a cabo las actividades propuestas.

Al Centro de Zoología Aplicada y al Instituto de Diversidad y Ecología Animal, por permitirme trabajar en su institución, utilizar los equipos necesarios para llevar a cabo mi tesina y por la calidez de sus integrantes.

A mis ayudantes en la elaboración de este trabajo, tanto en los viajes a campo como en el análisis de resultados, quienes además de ayudantes son amigos muy queridos. Entre ellos quiero destacar a Cande por ser mi mano derecha en cada muestreo. Y también a todos mis amigos con quienes compartimos mates y me dieron su apoyo y compañía mientras elaboraba el manuscrito.

A mis papás, sin quienes nada de todo esto sería posible, por su confianza en mí y por la posibilidad que me dieron de elegir mi profesión con absoluta libertad. Y a mis hermanos, quienes me dan siempre su apoyo incondicional.

A mi compañero Dani, uno de mis pilares fundamentales durante la realización de la tesina y el recorrido de la carrera y además, un gran ayudante de campo y de muestreos.

A mis amigos de biología, que sin dudas fue lo mejor que me dejó el paso por la facultad y también a mis otros amigos, por estar siempre.

Índice

1. Resumen	5
2. Introducción	6
2. 1. Objetivo general	9
2. 2. Objetivos específicos	10
3. Materiales y Métodos	10
3. 1. Área de estudio	10
3. 2. Arbustos invasores focales	12
3. 3. Caracterización del ensamble de mamíferos	12
3. 4. Evaluación de distribución de heces, caracterización de sitios de deposición y análisis del contenido de la materia fecal recolectada a campo.	13
3. 5. Evaluación de respuesta germinativa	15
3. 6. Análisis de datos	17
4. Resultados	19
4. 1. Caracterización del ensamble de mamíferos	19
4. 2. Evaluación de distribución de heces, caracterización de sitios de deposición y análisis del contenido de la materia fecal recolectada a campo.	23
4. 3. Evaluación de respuesta germinativa	27
5. Discusión	31
6. Bibliografía	38
7. Anexo	46

Caracterización del ensamble de mamíferos frugívoros dispersores de semillas de *Pyracantha* spp. en ecosistemas antropizados del Chaco

Serrano

1. Resumen

Las invasiones biológicas son una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a escala global. Entre los mecanismos que operan en los ecosistemas y que determinan el éxito de una invasión, se encuentran los mutualismos como la dispersión de semillas por animales. En las sierras de Córdoba, especies nativas de China del género *Pyracantha* han incrementado su distribución desde hace más de 30 años, convirtiéndose en especies invasoras. El rol de las aves como dispersora de esta especie ya ha sido abordado, pero aún no se ha documentado cuál es el rol de los mamíferos nativos, exóticos y domésticos frente a esta especie. Para abordar esta pregunta, se realizó un muestreo con cámaras trampa en 16 individuos de *Pyracantha* spp., para determinar qué especies de mamíferos consumen sus frutos y dispersan las semillas. Se determinaron los tipos de sustratos donde los animales defecan, para lo cual se realizaron transectas y se caracterizaron los sitios de deposición de las heces encontradas, las cuales fueron recogidas para analizar su contenido. Para evaluar la respuesta germinativa luego del paso por el tracto digestivo de los mamíferos previamente identificados, se realizaron experimentos de germinación con heces de individuos de cautiverio, considerando las especies confirmadas a campo, más especies potencialmente dispersoras que no se llegaron a registrar en este muestreo. Los resultados obtenidos de las cámaras trampa y la recolección de heces a campo muestran que las especies que consumen *Pyracantha* spp. en vida silvestre son: vaca, caballo, zorro gris, zorrino, pecarí, jabalí, ciervos exóticos (presumiblemente axis y colorado) y liebre. A partir de un PCA se determinó que no existe una relación particular entre alguna de las especies de mamíferos dispersoras y un tipo de sustrato particular de defecación, por lo que se descartó la existencia de dispersión direccionada. Los experimentos de germinación mostraron que el paso por el tracto digestivo del ciervo colorado, el caballo, la corzuela parda, el pecarí de collar, los ciervos exóticos y el zorro gris, aumenta la velocidad de germinación y disminuye el tiempo medio de germinación de *Pyracantha atalantoides*. Los valores de la proporción de germinación arrojaron que las especies ciervo colorado y caballo mostraron diferencias significativas con respecto al control de frutos enteros pero no mostraron diferencias significativas con el control de los frutos despulpados, por lo que los mamíferos estarían promoviendo la

germinación mediante la remoción de la pulpa del fruto. Aquí se determinó que hay mamíferos, tanto nativos, como invasores y domésticos, que se alimentan de frutos y dispersan efectivamente semillas de los arbustos invasores del género *Pyracantha* en el Bosque Chaqueño Serrano. Este primer paso descriptivo es fundamental para comprender cómo se estructuran las interacciones mutualistas entre plantas y animales (nativos, invasores y domésticos) y qué consecuencias podrían tener sobre la estructuración de las comunidades y el funcionamiento de estos nuevos ecosistemas.

Palabras claves: Antropoceno, especies exóticas, frugivoría, invasiones biológicas, mamíferos nativos, mamíferos invasores, mamíferos domésticos, respuesta germinativa.

2. Introducción

Las poblaciones humanas han modificado la superficie terrestre desde hace más de 12.000 años, generando profundos cambios en la biosfera, inclusive en sitios que actualmente son considerados “silvestres” o poco intervenidos (Ellis et al., 2021). Debido a esta gran presión humana sobre los ecosistemas, se ha propuesto la creación de una nueva época geológica denominada “Antropoceno” (Crutzen, 2006). Entre los grandes cambios antrópicos que caracterizan a esta época, se pueden mencionar a las invasiones biológicas, producto del traslado de especies asociadas al desplazamiento de las poblaciones humanas, con la consecuente eliminación de las barreras de dispersión naturales (Capinha et al., 2015). Las invasiones biológicas representan una de las principales causas de pérdida de biodiversidad a escala global (Gilbert & Devine, 2013), ya que generan profundos cambios en los sistemas ecológicos donde se establecen (Gurevitch & Padilla, 2004).

Son numerosos los factores que determinan el éxito o no de una invasión biológica. Hay filtros y/o barreras que las especies tienen que atravesar para poder colonizar el nuevo ambiente (Kruger et al., 1986), entre los que se encuentran las características del sitio invadido y las interacciones que se producen con los componentes del ecosistema donde se establecen (Richardson et al., 2000a). Hay interacciones pueden actuar a modo de barreras, cuando se dan procesos como la competencia entre especies, la herbivoría, la depredación y/o el parasitismo (Elton, 1958); por otro lado pueden actuar como facilitadoras de la invasión, donde se encuentran los mutualismos tales como la polinización, la dispersión de semillas y la simbiosis con microorganismos (Richardson et al., 2000b). En el contexto de las invasiones biológicas, la dispersión de semillas por animales es un proceso de gran importancia, ya que

permite la colonización de nuevos ambientes y el establecimiento de nuevas poblaciones, expandiendo el área de distribución de la especie invasora (Richardson et al., 2000b). Muchas especies de plantas exóticas invasoras poseen frutos carnosos y de colores llamativos que atraen a animales frugívoros como aves y mamíferos que se alimentan de ellos, llevando a las semillas lejos de la planta madre y propiciando así su dispersión (Richardson et al., 2000b; Herrera & Pellmyr, 2002). La efectividad de la dispersión de semillas se define idealmente como “una medida del número de plantas adultas producidas por las actividades de un dispersor” (Schupp, 1993). Este parámetro se puede abordar evaluando los componentes cuantitativos de la dispersión, que hace referencia a la cantidad de frutos removidos y consumidos por el dispersor; y/o evaluando componentes cualitativos, entre los que se encuentran el efecto del paso a través del tracto digestivo de los animales sobre la respuesta germinativa de las semillas y la calidad de los sitios de deposición de las heces para la germinación y el establecimiento de las plántulas (Schupp, 1993; Shupp et al., 2010).

Enfocándonos en el componente cualitativo, hay numerosos estudios que han demostrado que el paso a través del tracto digestivo de ciertos animales puede beneficiar en gran medida la germinación de las semillas. Esto puede ocurrir debido a la escarificación mecánica o química de la cubierta de las semillas; la separación entre pulpa y semilla (ya que la primera puede contener sustancias inhibitorias de la germinación) y/o mediante el efecto que genera la materia fecal sobre las semillas, la cual proporciona un sustrato apto para la germinación (Traveset & Verdú, 2002). Por otra parte, los beneficios de la dispersión dependen en gran medida de los micrositios donde las semillas son depositadas (Chamber & MacMahon, 1994), ya que el tipo de sustrato a donde éstas lleguen será crucial para el establecimiento de la futura plántula. No todos los sitios donde arriben las semillas serán igualmente aptos para la germinación, ya que las condiciones abióticas, tales como la intensidad de la luz, la disponibilidad de agua y la estructura y fertilidad del suelo, serán determinantes para el posterior desarrollo de las plántulas (Schupp & Fuentes, 1995). Además, las semillas consumidas pueden ser depositadas en sitios muy diversos, debido a los distintos usos de hábitat de las especies (Chamber & MacMahon, 1994; Wenny, 2001). El abanico de posibles destinos para las semillas puede verse fuertemente modificado debido a que en los ecosistemas antropizados, se establecen nuevas relaciones tróficas entre las especies de plantas invasoras y los ensambles de animales que consumen frutos carnosos, conformados no solo por fauna nativa, sino también por especies de fauna exótica y por animales domésticos (Traveset & Richardson, 2020). Esto puede promover el arribo de semillas a sitios de alta calidad para la germinación, ya que alguna de todas estas especies de

animales puede depositar las semillas desproporcionadamente en micrositios particulares que sean favorables para la planta (Wenny, 2001).

En la provincia de Córdoba, se han registrado 147 especies de plantas exóticas invasoras (Giorgis et al., 2021), las cuales fueron introducidas en su mayoría por su uso como especies ornamentales; de éstas, un gran porcentaje son dispersadas por animales (Giorgis & Tecco, 2014). Dentro de estas especies se encuentran las pertenecientes al género *Pyracantha*, las cuales se caracterizan por tener frutos carnosos y de colores llamativos (Jocou & Gandullo, 2019). Tanto *Pyracantha angustifolia* como *Pyracantha atalantoides* se encuentran ampliamente distribuidas en las Sierras de Córdoba, constituyendo poblaciones que ocupan extensas áreas y que reemplazan en gran medida a la flora nativa. Fueron introducidas en el centro de Argentina con fines ornamentales al comienzo del siglo XIX y actualmente están distribuidas y naturalizadas en gran parte del Chaco Serrano cordobés (Jocou & Gandullo, 2019; Delucchi, 1991) y en 22 países más por fuera de China, donde presentan su área de distribución original (Chari et al., 2020). Toleran una amplia gama de condiciones climáticas y tipos de suelos, lo cual las convierte en especies invasoras muy competitivas y con gran potencial para continuar expandiéndose (Chari et al., 2020). *Pyracantha* no solo tiene implicancias en su rol como invasora, sino que además establece relaciones sinérgicas con otras especies exóticas invasoras, como el siempre verde (*Ligustrum lucidum*), facilitando su establecimiento (Tecco et al., 2006; 2007). El rol de las aves como dispersoras de especies leñosas invasoras ya ha sido abordado, encontrándose evidencia de que aves frugívoras nativas cumplen el rol de dispersoras legítimas de las semillas de distintas especies de plantas invasoras (Vergara-Tabares, 2017). Sin embargo, aún no hay estudios en la región que clarifiquen cuál es el rol de los mamíferos, tanto autóctonos como exóticos, en esta problemática.

Dentro de los vertebrados dispersores de semillas, los mamíferos terrestres herbívoros y omnívoros de mediano y gran tamaño (> 0,5 kg), en comparación con otros vertebrados como aves o micromamíferos, son muy relevantes por su tamaño corporal y mayor tamaño de áreas de acción, lo cual podría incidir en un mayor consumo de frutos y una mayor distancia de dispersión de semillas (Vidal et al., 2013; Nathan et al., 2008; Jordano et al., 2007). Esto se complementa con el hecho de que, algunas de estas especies, presentan tiempo de tránsito intestinal mayor que otros grupos de vertebrados, por lo cual las semillas son retenidas más tiempo en el tracto digestivo y, por lo tanto, son defecadas en lugares alejados del sitio de consumo (Traveset, 1998). Los mamíferos herbívoros y omnívoros presentes en el Chaco Serrano tienen gran potencial de ser dispersores de *Pyracantha* debido a sus dietas

generalistas y oportunistas, que varían según la disponibilidad de recursos en los hábitats donde se establecen (Abraham de Moira et al., 2002; Nuñez & Bozzolo, 2006; Canel et al., 2016), inclusive algunas especies de carnívoros, los cuales tienen una gran plasticidad en sus dietas (Draper et. al, 2022). Se conoce que la comunidad de mamíferos potencialmente dispersores presente en el Chaco Serrano está conformada por: (1) **fauna nativa** típica de la región, como lo son el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino (*Conepatus chinga*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y la corzuela parda (*Subulo gouazoubira*), entre otros; (2) **mamíferos exóticos domésticos**, como la vaca (*Bos taurus*) y el caballo (*Equus caballus*) que se encuentran en gran abundancia debido a la intensa actividad ganadera en la zona desde hace muchos años; y (3) **mamíferos exóticos silvestres e invasores**, introducidos en Córdoba para impulsar su caza deportiva, como el ciervo axis (*Axis axis*) y el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), o introducidos en otros sitios del país y que ampliaron su rango de distribución e invadieron nuevas regiones, como el jabalí (*Sus scrofa*) y la liebre europea (*Lepus europaeus*) (Lizarralde, 2016; Torrico Chalabe, 2021). Todas estas especies de mamíferos presentan poblaciones que se distribuyen en sitios con gran abundancia de plantas invasoras como *Pyracantha* spp. Juncosa-Polzella (2019), durante sus campañas de muestreo en el Bosque Serrano de las laderas orientales de las Sierras Grandes, encontró numerosas heces de zorro gris (*L. gymnocercus*) con semillas de varias especies de plantas nativas e invasoras. Dichas observaciones sugirieron que al menos el zorro gris y probablemente otras especies de mamíferos, estarían involucradas en la dispersión y el reclutamiento de leñosas invasoras en el Bosque Serrano. Para comprender el funcionamiento de los nuevos ecosistemas en las Sierras Centrales de Argentina, con comunidades conformadas por especies nativas, exóticas invasoras y domésticas, es necesario describir las nuevas relaciones tróficas establecidas entre los distintos organismos, particularmente aquellas de naturaleza mutualista que promoverán los cambios causados por las invasiones de plantas leñosas.

2. 1. Objetivo general

Evaluar el rol de los mamíferos terrestres de mediano y gran tamaño (> 0,5 kg), silvestres (nativos y exóticos invasores) y domésticos, como dispersores de semillas de *Pyracantha angustifolia* y *Pyracantha atalantoides* en el Bosque Serrano de Córdoba.

2. 2. Objetivos específicos

1. Caracterizar el ensamble de mamíferos de mediano y gran tamaño ($> 0,5$ kg) (silvestres nativos y exóticos, y domésticos) que consumen frutos de *P. angustifolia* y *P. atalantoides*.
2. Identificar cuáles especies de este ensamble de mamíferos dispersan las semillas consumidas de ambos *Pyracantha*.
3. Caracterizar los sitios de deposición de las heces de estos mamíferos que contengan semillas de ambos *Pyracantha*.
4. Evaluar la respuesta germinativa de semillas de *Pyracantha atalantoides* luego del paso por el tracto digestivo de los mamíferos dispersores.

3. Materiales y Métodos

3. 1. Área de estudio

El área de estudio se ubica en la ladera oriental de las Sierras Grandes de Córdoba, en los departamentos de Santa María y de Punilla. Corresponde a la provincia fitogeográfica Chaqueña, distrito Chaqueño Serrano, la cual llega hasta los 2000 msnm y cuya vegetación característica está compuesta por bosques y estepas serranas (Cabrera, 1976). Actualmente, también presenta poblaciones naturalizadas de especies vegetales exóticas invasoras, principalmente árboles y arbustos de la familia Rosaceae (Giorgis & Tecco, 2014; Giorgis et al., 2011; 2021). La precipitación media anual es de aproximadamente 800 mm al año, concentrada en las estaciones cálidas y la temperatura media anual es de 13 °C (De Fina, 1992).

Se seleccionaron dos sitios de estudio, elegidos por presentar altos niveles de invasión de *P. angustifolia* y *P. atalantoides*. El primero se localiza dentro de la estancia “La Granadilla” (Departamento Santa María), de 800 hectáreas de superficie, ubicada a 3 km de la localidad de San Clemente (31°42’54”S, 64°39’03”O); el segundo sitio se sitúa dentro de la estancia “La Higuera” (Departamento Punilla), de 6.000 hectáreas de superficie, próximo a la ruta provincial 34 (31°35’02.8” S, 64°37’27.4” O) (Figura 1 y 2). El rango altitudinal que ocupan va desde los 1.100 a 1.300 msnm. Ambos sitios se caracterizan por presentar un paisaje heterogéneo, compuesto por parches de roquedales, arbustales, bosquecillos y pastizales; las comunidades vegetales asociadas son las típicas del Bosque Serrano (Cabrera, 1976).

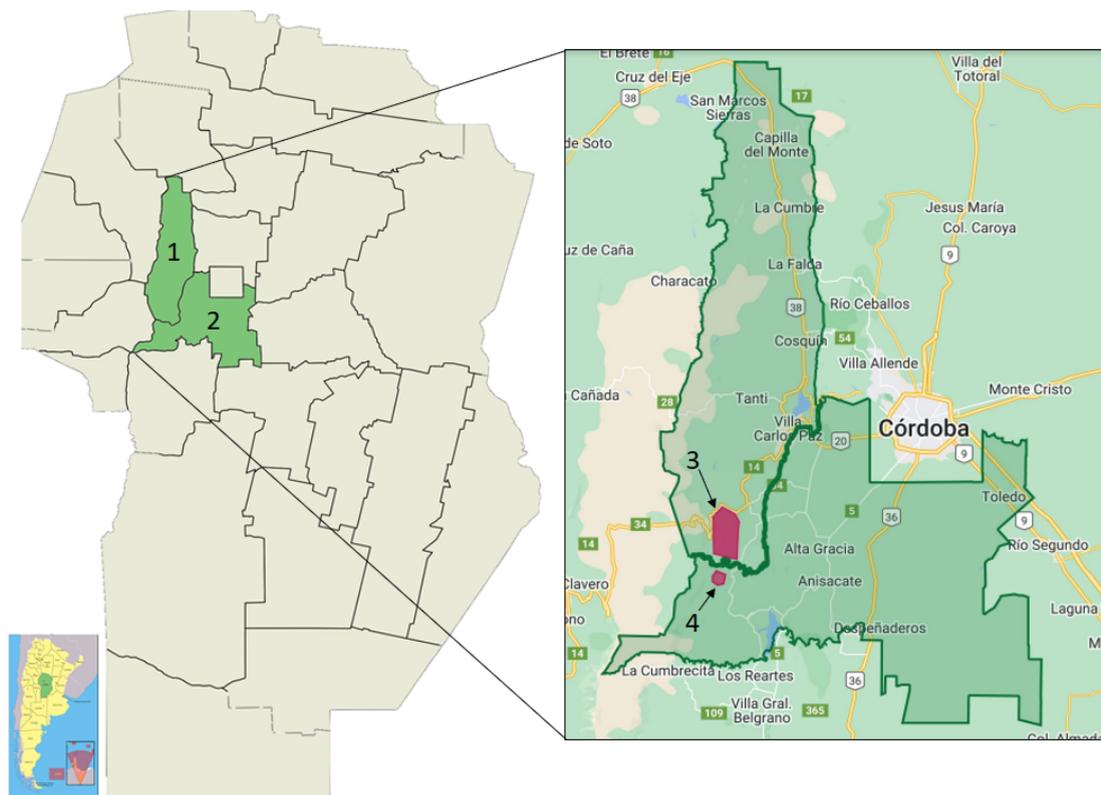


Figura 1. Mapa del área de estudio. 1) Departamento Punilla; 2) Departamento Santa María, provincia de Córdoba, Argentina. 3) Estancia “La Higuera” y 4) Estancia “La Granadilla”.

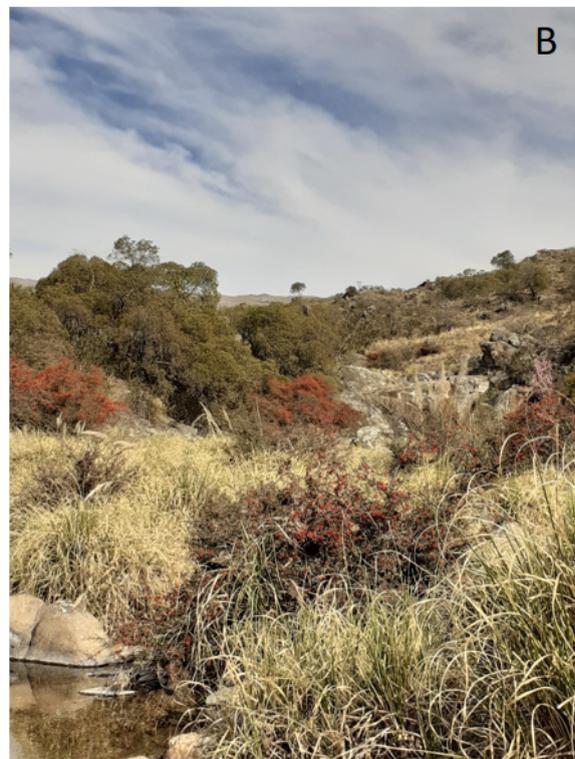
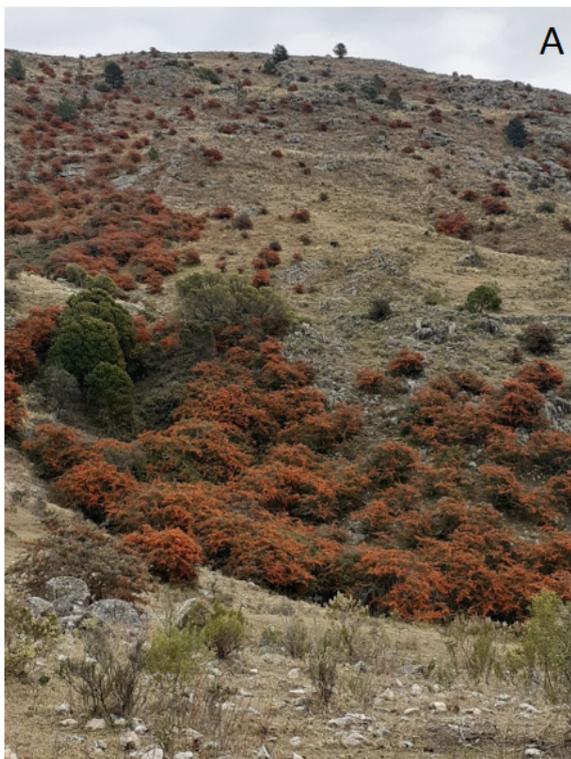


Figura 2: A) Imagen de la estancia La Granadilla, obtenida en mayo de 2022 y B) estancia La Higuera obtenida en julio de 2021. En ambas fotos se puede observar las especies invasoras de interés, *P. angustifolia* y *P. atalantoides* en período de fructificación.

3. 2. *Arbustos invasores focales*

P. angustifolia y *P. atalantoides* (Familia Rosaceae), son arbustos hermafroditas de 2-5 m de altura con ramas espinescentes, originarios de China, donde crecen en matorrales sobre laderas de montañas; presentan frutos carnosos de 5-8 mm de diámetro los cuales contienen hasta 6 semillas cada uno, follaje perenne y abundante fructificación, motivo por el cual han sido utilizados como especies ornamentales en diversas partes del mundo (Nguyen, 2006; Jocou & Gandullo, 2019). Ambas especies presentan el período de floración en primavera-verano y fructifican a mediados de otoño (Csurhes et al., 2016), permaneciendo con frutos durante todo el invierno, cuando la mayoría de especies nativas no se encuentran en período de fructificación (Ferrerías et al., 2022). Las flores se disponen en corimbos compuestos, de 2 a 4 cm de diámetro el cual puede contener hasta 30 flores (Nguyen, 2006; Chari et al., 2020). Los frutos se desarrollan principalmente en los extremos de las ramas, las cuales suelen estar distribuidas en casi la totalidad de los rangos de altura de los arbustos, aunque con mayor abundancia en el extremo superior; esta disposición los hace disponibles para el consumo por un amplio elenco de animales terrestres y voladores (observaciones personales). Crecen en áreas perturbadas, campos abandonados, pastizales abiertos, bordes de caminos y bordes de arroyos (Jocou & Gandullo, 2019; Csurhes et al., 2016). *P. angustifolia* suele formar densos matorrales espinosos e impenetrables donde se establece, lo cual puede excluir a otras plantas (Chari et al., 2020).

3. 3. *Caracterización del ensamble de mamíferos*

Para determinar qué especies de mamíferos consumen los frutos de *Pyracantha*, se seleccionaron un total de 16 plantas (7 en La Granadilla, 9 en La Higuera), entre individuos de *P. angustifolia* y *P. atalantoides* (de acuerdo a la disponibilidad encontrada en el campo) en el período de fructificación, durante los meses de julio a octubre del año 2021. Debajo de cada individuo focal se colocaron ramas con frutos para que funcionen a modo de “cebo” obtenidas de la poda del mismo individuo y de individuos cercanos. Frente a cada individuo cebado, se colocó una cámara trampa (marca Bushnell, modelo Attack), la cual fue

programada para funcionar las 24 horas durante un promedio de 30 días y para que dispare tres fotos sucesivas cada vez que detecte un animal en frente a ella, sin período de descanso entre una y otra detección (Figura 3). Se usaron un total de 16 cámaras trampa distribuidas en los dos sitios de estudio, cubriendo 7 arbustos diferentes en el primer sitio, estancia La Granadilla y otros 9 arbustos en el segundo sitio, estancia La Higuera. En el sitio de estudio La Granadilla, se seleccionaron individuos de *Pyracantha* ubicados a una distancia aproximada de 250 m unos de otros, en tanto que, en La Higuera, esta distancia fue de aproximadamente 500 m. Esta diferencia se debió a la disponibilidad de individuos que se hallaron a campo en un sitio y en otro.

Las estaciones fueron visitadas cada 10 días aproximadamente, donde se realizó el monitoreo de las cámaras para reponer pilas y tarjetas, así como para colocar nuevas ramas con frutos debajo de los árboles cuyo cebo había disminuido o había sido consumido.

El número total de días cámara por sitio (lo cual corresponde al total de días activos que tuvieron el conjunto de todas las cámaras colocadas frente a los árboles) fue de 226 días para “La Granadilla” y 221 días para “La Higuera”. Si bien las cámaras estuvieron instaladas por más tiempo, en los días cámara mencionados no se tienen en cuenta los días en los cuales las cámaras por diversos motivos dejaron de funcionar o los días en los cuales las cámaras funcionaron pero los cebos ya no contenían frutos.

3. 4. Evaluación de distribución de heces, caracterización de sitios de deposición y análisis del contenido de la materia fecal recolectada a campo.

Durante los meses en que se realizaron las instalaciones y monitoreos de las cámaras trampa (período de julio a octubre del año 2021), se georeferenciaron y colectaron todas las heces de mamíferos halladas en el terreno, con el fin de analizar su contenido para evaluar la identidad de semillas presentes en cada una de ellas (Figura 3).

Para caracterizar los sitios de deposición de heces por mamíferos y continuar con la recolección de las heces a campo, se realizó un muestreo sistemático durante los meses de mayo y junio del año 2022. Para esto se realizaron dos transectas de ancho fijo, de 2 m de ancho por 300 m de longitud, tomando como centro de las mismas a cada individuo de *Pyracantha* seleccionado previamente. Las mismas atravesaron las unidades de paisaje (roquedales, arbustales/bosquecillos y pastizales), identificadas previamente utilizando Google Earth pro (Anexo 1). Se caracterizó el sitio de deposición de las heces a un radio de 1 m, considerando: % de cobertura de cada estrato vegetal (arbóreo, arbustivo, herbáceo y

pastos), % de suelo desnudo/roca y % de hojarasca. Cada deposición encontrada fue georreferenciada y recolectada para su posterior identificación y procesamiento. Para este análisis se excluyeron las heces de ganado doméstico (vaca y caballo), debido a su abundancia y distribución en toda la zona de estudio.

Las muestras colectadas en las transectas y las colectadas fortuitamente durante los sucesivos recorridos del terreno para los objetivos previos, fueron secadas a temperatura ambiente en el laboratorio. Para el procesamiento de las heces, primero se identificaron las especies a las cuales pertenecían dichas muestras mediante el reconocimiento por expertos y a través de bibliografía descriptiva de heces (Calfayan, 2021; Chame, 2003). En el laboratorio, se desarmó manualmente cada una de las muestras y se identificó la identidad de todas las especies de semillas y otros componentes, tales como restos vegetales y restos animales encontrados por materia fecal, con el fin de evaluar cuán frecuente es el consumo de *Pyracantha* en relación a los otros ítems alimenticios. Para aquellas muestras de gran tamaño, como las heces de ciervos, se analizaron submuestras de las mismas.

El análisis del contenido de las heces también fue utilizado para completar la caracterización del ensamble de mamíferos que consumen y dispersan semillas de *Pyracantha* en la zona de estudio (Figura 3).

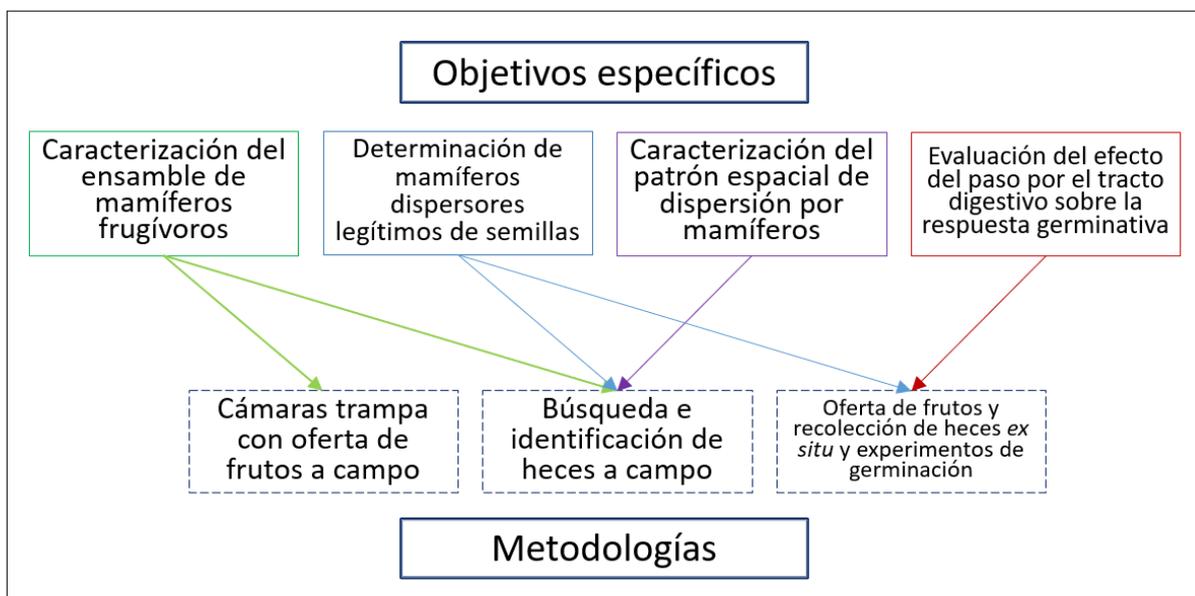


Figura 3. Esquema integral de objetivos y metodologías. Las flechas de colores indican las asociaciones entre los objetivos específicos planteados y la metodología mediante la cual fueron abordados los mismos.

3. 5. Evaluación de respuesta germinativa

Se realizaron experimentos *ex situ* para evaluar la respuesta germinativa de las semillas luego del paso por el tracto digestivo de distintas especies de mamíferos (Figura 3). Para esto se trabajó en el Parque de la Biodiversidad, ubicado en la ciudad de Córdoba Capital y en la reserva Tatú Carreta, ubicada en Casa Grande, provincia de Córdoba. Ambos sitios comenzaron en sus orígenes como zoológicos y actualmente funcionan como centros de rehabilitación de fauna, investigación y permanencia de animales que no pueden ser reintroducidos a sus hábitats naturales.

En el parque de la Biodiversidad se trabajó con cuatro ciervos colorados (*C. elaphus*), cinco pecaríes de collar (*P. tajacu*), un zorro gris (*L. gymnocercus*) y una corzuela parda (*S. gouazoubira*); en la Reserva Tatú Carreta se trabajó con un caballo (*E. caballus*), y con corzuelas parda (*S. gouazoubira*) y ciervos axis (*A. axis*), pero las heces de los individuos de estas dos especies presentes en este establecimiento no fueron utilizadas en los experimentos. Esto fue debido a la imposibilidad de hallar semillas en sus heces, probablemente por un efecto de dilución dada la abundancia de los animales y de las heces de éstos y a que sus recintos tenían una gran superficie, haciendo difícil el encuentro de aquellas heces con semillas. La cantidad de individuos por especie con los que se trabajó fueron la totalidad de los individuos de las especies de interés presentes en los establecimientos.

Las especies fueron seleccionadas de acuerdo a los siguientes criterios: (1) aquellas que presentaron registros de visita en las estaciones de muestreo y (2) aquellas cuya zona de distribución coincide con los sitios de estudio, como es el caso de la corzuela parda, la cual está citada para la zona (Torres, 2018) y convive en muchos sitios de las sierras de Córdoba con *Pyracantha* spp., por otro lado, los ciervos exóticos, los cuales se conoce que están presentes en el área de estudio. Las especies que presentaron registros de consumo, pero no fueron parte del experimento de oferta de frutos, como en el caso del jabalí (*S. scrofa*), la liebre (*L. europaeus*) y la vaca (*B. taurus*), fue debido a que no se albergaban ejemplares de estas especies en ninguna de los dos establecimientos y porque las heces con semillas encontradas en el campo fueron colectadas luego de que se realizaron los experimentos de germinación.

Para el experimento de oferta de frutos y posterior recolección de semillas, se utilizaron solo frutos de *P. atalantoides*, por ser la especie que continuaba en período de fructificación durante el mes de octubre del 2021, período en el cual se realizaron tres viajes de campo para coleccionar frutos, tanto para ofrecer a los animales, como para utilizar de

controles en los experimentos (ver abajo). En el Parque de la Biodiversidad, los frutos fueron ofrecidos por los cuidadores de los animales durante seis días y las heces fueron recolectadas diariamente. En la reserva Tatú Carreta, los frutos fueron ofrecidos al caballo por los cuidadores durante tres días consecutivos y las heces se recolectaron una única vez, el día posterior al último ofrecimiento. Se realizaron dos viajes más con el fin de recolectar heces de ciervo axis (*A. axis*) y corzuela (*S. gouazoubira*), pero, como se mencionó previamente, en ninguna de las heces colectadas se hallaron semillas de *P. atalantoides*.

Una vez colectadas las muestras de heces con semillas de *P. atalantoides*, éstas se dejaron secar a temperatura ambiente en un lugar sombreado y fresco, luego se desarmaron manualmente y se separaron las semillas. Para las especies de ciervo colorado (*C. elaphus*) y pecarí (*P. tajacu*), que contaban con más de un individuo por corral, se utilizaron todas las semillas colectadas en las heces a modo de un único pool, debido a la imposibilidad de reconocer que deposición pertenecía a cada individuo a la hora de recolectar las muestras. También se utilizaron semillas de ciervos exóticos recolectadas de las heces encontradas a campo durante el período de instalación de las cámaras trampa, agrupadas bajo este nombre genérico debido a la imposibilidad de reconocer a qué especies pertenecen, pudiendo ser tanto ciervo colorado (*C. elaphus*), como ciervo axis (*Axis axis*).

Para llevar a cabo el análisis de la respuesta germinativa, se realizaron tres tratamientos durante el mes de enero de 2022: (1) semillas despulpadas manualmente; (2) frutos enteros; (3) semillas colectadas en heces (por especie de mamífero) (Samuels & Levey, 2005). Se colocaron 20 semillas en cada bandeja con tierra y se realizaron 6 bandejas por cada tratamiento (sumando un total de 120 semillas por tratamiento); en los casos del tratamiento frutos enteros, se colocaron 20 frutos por bandeja. La incubación se realizó en un cuarto con temperatura y luz ambiental, en el Centro de Zoología Aplicada (FCEFYN - UNC). El monitoreo de la germinación se llevó a cabo diariamente durante 50 días, en donde se realizó el conteo de las semillas germinadas, es decir aquellas que tenían radícula de al menos 2 mm. Una vez que la radícula emergió, la semilla fue removida para evitar el sobreconteo; en el caso de los frutos enteros cada vez que emergió una radícula de un fruto, éste fue removido. Las bandejas fueron regadas día por medio. La respuesta germinativa fue caracterizada mediante los siguientes índices (Lozano-Isla et al., 2019): (1) proporción de germinación total, que corresponde a la proporción de semillas que completan el proceso de germinación, el cual se calculó con la siguiente ecuación:

$$GNP = \left(\frac{\sum_{i=1}^k n_i}{N} \right)$$

dónde: n_i , el número de semillas germinadas en el tiempo i -ésimo;
 N , el número total de semillas en cada unidad experimental;
 k , el último día de evaluación de la germinación;

(2) coeficiente de velocidad de germinación, calculado como:

$$GSP = \left(\frac{\sum_{i=1}^k G_i}{\sum_{i=1}^k G_i X_i} \right) \times 100$$

dónde: G_i , el número de semillas germinadas en el i -ésimo tiempo
 X_i , el número de días transcurridos desde la siembra.

(3) tiempo medio de germinación, que corresponde al número de semillas germinadas con respecto al número de semillas germinadas al momento de la evaluación, cuya fórmula aplicada fue:

$$MGT = \left(\frac{\sum_{i=1}^k n_i t_i}{\sum_{i=1}^k n_i} \right)$$

dónde: n_i , el número de semillas germinadas en el tiempo i -ésimo;
 k , el último día de evaluación de la germinación;
 t_i , el tiempo transcurrido desde el inicio del experimento hasta la i -ésima observación.

3. 6. *Análisis de datos*

Para caracterizar el ensamble de mamíferos, se analizaron las fotografías obtenidas en las cámaras trampa, identificando y etiquetando las fotos con las diferentes especies (para ello se utilizaron los programas Exif Pro 2.1 y Adobe Bridge 2019), diferenciando cuáles especies solo visitaron el sitio y cuáles consumieron frutos de las especies en estudio. Las etiquetas que se le asignaron a cada foto fueron: fecha, hora, sitio, individuo de *Pyracantha*,

ausencia/presencia de cebo de frutos, especie de mamífero, consumo de fruto y tipo de fauna (nativa, exótica o doméstica). Se consideraron como eventos de consumo aquellos donde hubo interacción entre las distintas especies de mamíferos y los frutos/semillas (Urrea-Galeano et al., 2018). Todas aquellas fotos que fueron “falsos disparos” de las cámaras, no fueron tenidas en cuenta para este análisis y tampoco fueron consideradas aquellas fotos donde aparecen mamíferos de tamaño menor a 0,5 kg. Se estimaron índices de intensidad de uso del sitio para cada especie, expresados como “nº registros/especie/100 días cámaras”, lo cual dio un indicio de la intensidad de consumo de *Pyracantha*, así como de visitas a los sitios, aportando a la caracterización del ensamble. Se consideró a un evento de captura diferente de otro, cuando estuvieron separados por al menos 20 minutos, todos los valores obtenidos fueron estandarizados a 100 días cámara a los fines comparativos (Maffei et al., 2002; Tobler et al., 2008; Quiroga, 2013).

Para calcular el valor promedio de eventos de consumo de frutos de *Pyracantha* spp. por árbol por especie de mamífero, se evaluó la cantidad de eventos de consumo independientes en cada árbol por especie, utilizando los eventos de consumo/100 días cámara. Para evaluar posibles diferencias en el consumo entre las distintas especies de mamíferos, se realizó un modelo lineal generalizado, a un factor, con una distribución del error binomial negativa para modelar la sobredispersión (Zuur et al., 2009). El paquete utilizado para correr el modelo fue MASS del software R (R Development Core Team 2016).

Para describir las características y la similitud de los sitios de deposición de heces con semillas de *Pyracantha* por las diferentes especies de mamíferos, se realizó un análisis de ordenación (PCA). Para evaluar si hubo diferencias significativas en las características de los micrositios de deposición entre especies se realizó un ADONIS (Anderson, 2001) y para evaluar entre qué especies hubo diferencias se realizó un test post-hoc con corrección de Bonferroni (Nakagawa, 2004). Para llevar a cabo dichos análisis se utilizó el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2017) para R Studio (R Development Core Team 2016). Para el análisis del contenido presente en las heces recolectadas a campo, se calculó la frecuencia de encuentro de cada uno de los ítems alimenticios. Para esto se calculó el total de ítems hallados por especie de mamífero y la frecuencia de encuentro de cada ítem particular con respecto al total.

Para comparar los índices que describen la respuesta germinativa de las semillas, se realizaron modelos lineales generalizados a un factor [cuyos niveles del factor fueron: semillas despulpadas, frutos enteros y aquellos correspondientes a cada especie de mamífero identificada como dispersor legítimo (*i.e.*, corzuela parda, ciervo colorado, caballo, zorro gris,

pecarí de collar, ciervo exótico)]. La distribución del error utilizada para los tres índices evaluados (proporción de germinación, velocidad de germinación y tiempo medio de germinación) fue normal. Se realizaron test post-hoc de Tuckey para las comparaciones de a pares. Para calcular los índices de germinación se utilizó el paquete *GerminaR* (Lozano-Isla et al., 2019) para R Studio (R Development Core Team 2016). El nivel de significancia para todos los análisis fue de 0,05.

4. Resultados

4. 1. Caracterización del ensamble de mamíferos

Se analizaron un total de 86.297 fotos de las 16 cámaras trampa utilizadas, de las cuales 33.291 fueron fotos de mamíferos. Se registraron 10 especies de mamíferos en total entre los dos sitios de estudio, encontrándose cinco especies silvestres nativas: zorro gris, zorrino, pecarí, puma y gato montés; dos especies silvestres exóticas: jabalí y liebre europea; y tres especies domésticas: perro, vaca y caballo. Las especies registradas en ambos sitios fueron: la vaca, el zorro gris, el zorrino, el caballo y el jabalí. Mientras que en La Granadilla se obtuvo el único registro de puma, los registros de liebre y de perro; y en La Higuera se registró una piara de pecarí y el gato montés (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de mamíferos registradas por las cámaras trampa en cada sitio y en el muestreo total, utilizando la tasa de registros/100 días cámaras por sitio, por especie y en total, y porcentaje del total de cámaras que tuvieron presencia de cada especie durante el muestreo en las E^a La Granadilla y La Higuera, de junio a octubre de 2021. Se marcan con negrita aquellas especies potencialmente dispersoras de semillas.

Nombre común	Nombre científico	Registros 100/días cámara			Porcentaje de estaciones totales con presencia de la especie (n= 16 cámaras)
		La Granadilla (n= 7 cámaras; 226 días cámara)	La Higuera (n=9 cámaras; 221 días cámara)	Total entre ambos sitios (n= 16 cámaras; 447 días cámara)	
Zorro gris	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	28,8	76	49,9	81,3
Vaca	<i>Bos taurus</i>	13,3	26,7	19,9	81,3
Liebre	<i>Lepus europeus</i>	58,8	0	29,8	25
Caballo	<i>Equss caballus</i>	6,2	1,8	4,02	31,3
Jabali	<i>Sus scrofa</i>	0,9	1,4	1,1	12,5
Zorrino	<i>Conepatus chinga</i>	0,9	2,7	1,8	31,25
Gato montés	<i>Leopardus geoffroyi</i>	0	5,9	2,9	12,5
Perro	<i>Canis lupus familiaris</i>	0,9	0	0,4	12,5
Pecarí de collar	<i>Tajassu tajacu</i>	0	0,9	0,5	6,3
Puma	<i>Puma concolor</i>	0,44	0	0,2	6,3

Las especies más abundantes, que presentaron mayor porcentaje de presencia en las cámaras y, por ende, que mostraron mayor uso del espacio, fueron la vaca y el zorro, cuyas presencias estuvieron registradas en 13 de las 16 cámaras. Mientras que las especies menos abundantes fueron el puma, en La Granadilla, donde se registró una única vez y en una única cámara; y el pecarí de collar, en La Higuera, registrados dos veces en una única cámara. Del total de especies, las potencialmente dispersoras fueron siete, mientras que perro, puma y gato montés no lo fueron por presentar una dieta carnívora estricta (Tabla 1).

Las especies que fueron registradas en las cámaras trampa consumiendo frutos tanto de *P. angustifolia* como de *P. atalantoides* fueron seis: el caballo, el jabalí, la liebre, la vaca, el zorrino y el zorro gris (Figura 4). En el caso del pecarí de collar, la presencia fue registrada en solo un individuo de *Pyracantha*, cuyo cebo ya no estaba activo, por lo que no se obtuvieron registros consumiendo *Pyracantha* en silvestría.



Figura 4: Especies de mamíferos registradas por las cámaras trampa consumiendo el arbusto invasor *Pyracantha* spp. (a) Caballo (*Equus caballus*); (b) Vaca (*Bos taurus*); (c) Zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*); (d) Zorrino (*Conepatus chinga*); (e) Liebre (*Lepus europaeus*); (f) Jabalí con crías (*Sus scrofa*).

Para el zorro gris, del total de registros cada 100 días cámara (es decir, el total de registros cada 100 días cámara entre ambos sitios), en el 77,6% de los casos se lo observó consumiendo frutos (49,9 eventos de visitas y 38,7 eventos de consumo). Para la vaca, del

total de registros cada 100 días cámara (19,9 registros totales), se le observó consumiendo frutos de *Pyracantha* spp. en el 78,6% de los eventos (15,7 eventos de consumo). En el caso de liebre, del total de registros (29,8 eventos), se la observó consumiendo frutos en un 89,3% de los casos (26,62 eventos). Para el caballo, se registró consumo en un 61,2% de los eventos (4 eventos de visita vs 2,5 eventos de consumo). Para el jabalí, se registró consumo en 80,9% (1,1 registros de visitas vs 0,9 eventos de consumo). Para la especie zorrino, del total de eventos de visitas (1,8), se registró consumo en el 72,2% de las veces (1,3 eventos de consumo; Figura 5).

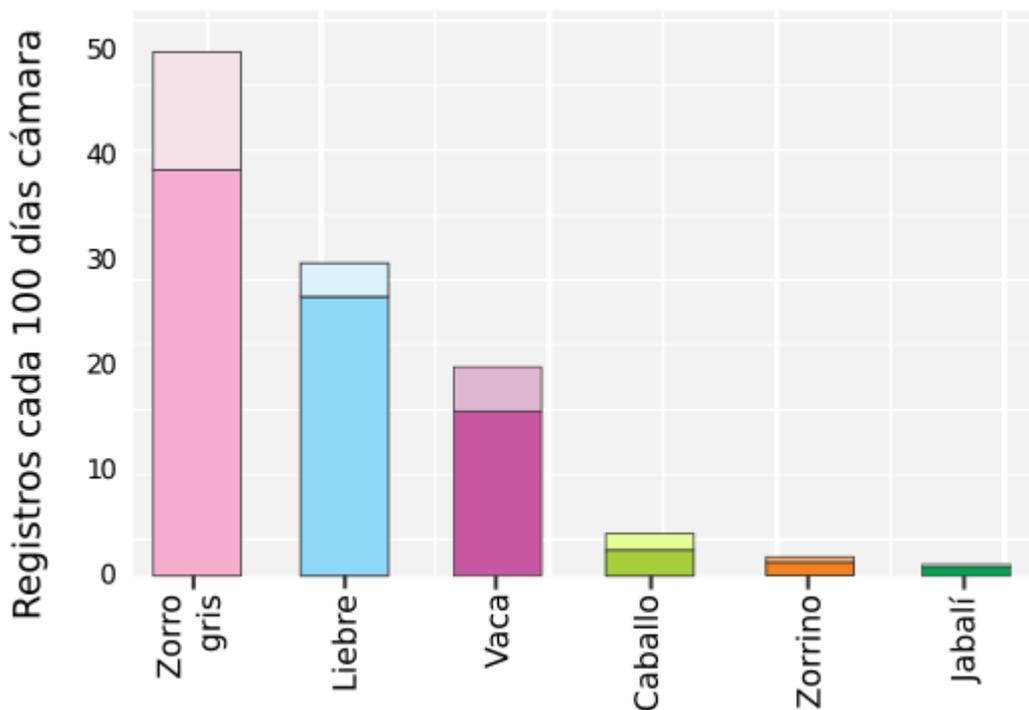


Figura 5: Registros totales de visitas a las estaciones de muestreo (barras completas) vs. eventos de consumo (barras incompletas), por especie de mamíferos consumidores de *Pyracantha* spp.

Los eventos promedio de consumo/100 días cámara por individuo de *Pyracantha* spp. presentaron diferencias significativas entre las especies de mamíferos registradas ($\chi^2_{4, 75} = 69.948$; $p < 0,0001$). Las especies zorro, vaca y liebre, que presentaron eventos promedios de consumo de *Pyracantha* por árbol de 39,93; 26,49 y 21,20 respectivamente, se diferenciaron significativamente de caballo y zorrino que presentaron una media de 2,05 y 0,95 eventos de consumo por árbol respectivamente (Figura 6). Para este análisis, se excluyó el jabalí debido a los pocos registros que se obtuvieron en las cámaras trampa ($n = 2$) que no permite calcular desvío estándar.

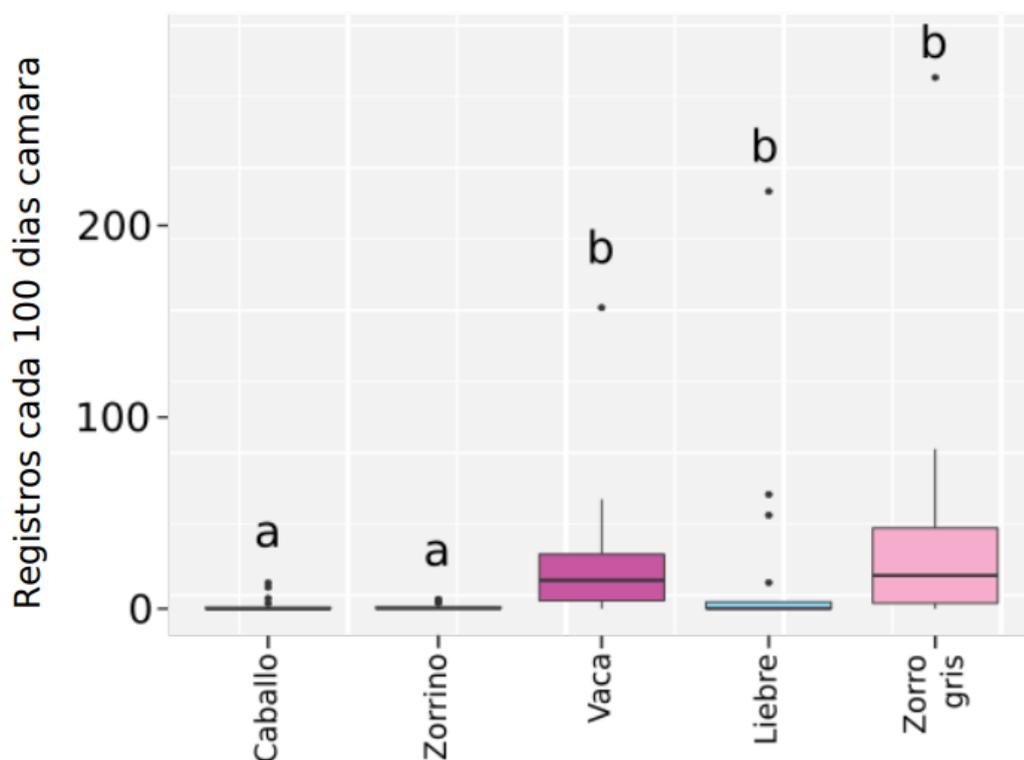


Figura 6: Eventos medio de consumo *Pyracantha* spp. por especie de mamífero en ambos sitios de estudio. El consumo promedio es expresado en términos de “registros cada 100/días/cámara” por árbol, dividido el total de árboles. Diferentes letras indican diferencias significativas en el consumo entre especies ($p < 0,05$).

4. 2. Evaluación de distribución de heces, caracterización de sitios de deposición y análisis del contenido de la materia fecal recolectada a campo.

Se recolectaron un total de 170 heces, 78 durante el período de instalación y revisión de cámaras trampas y 92 durante el recorrido de las transectas (muestreo sistemático). Del total de heces ($n=170$), de la especie que se encontró mayor número fue de zorro gris (52,4% del total de las heces); mientras que de la especie de la que se encontró menor número de heces, fue del pecarí de collar (4,1%). Se recolectaron algunas heces de vaca y de caballo, pero estas no fueron utilizadas debido a que eran un número muy bajo de muestras y no representativo. Del total de heces colectadas, en 11 no se pudo determinar a qué especie pertenecían, por lo que fueron descartadas para el análisis (Figura 7).

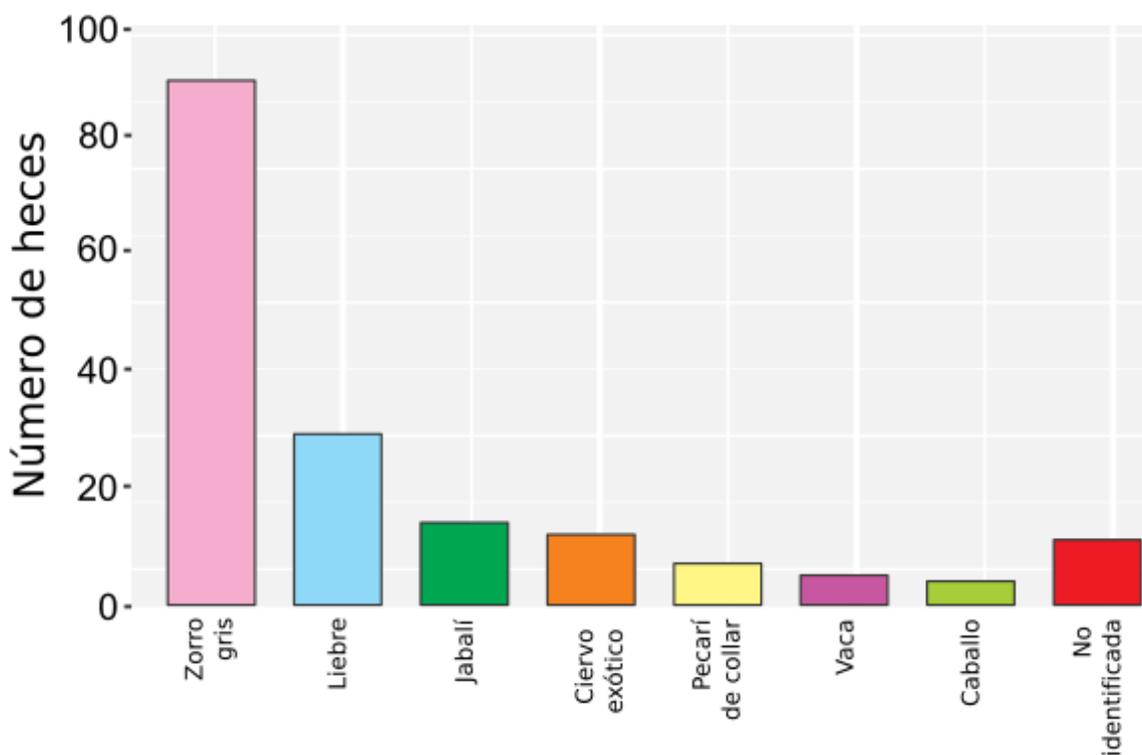


Figura 7: Número de heces colectadas en el período de instalación de las cámaras trampa (julio - octubre del 2021) y durante el recorrido de las transectas (mayo - junio del 2022), por especie de mamífero.

La elección de sitios para la deposición de heces, en las distintas especies de mamíferos consumidores de *Pyracantha* spp., presentó diferencias significativas en función de las distintas variables de cobertura consideradas (ver sección 2.4 en Materiales y Métodos) (Estadístico del ADONIS; $F_{4, 68} = 6,504$; $p < 0,001$). Las especies entre las cuáles se observaron diferencias significativas, en cuanto a los sitios de deposición de sus heces, fueron: ciervo exótico y liebre ($F = 7,954$; $p = 0,005$); liebre y pecarí ($F = 11,757$; $p = 0,01$) y liebre y zorro gris ($F = 14,275$; $p = 0,01$). En el caso de las liebres, su patrón de deposición está mayormente influenciado por el vector “pastos”, a diferencia de los ciervos exóticos del cual difiere por estar influenciado por el estrato vegetal hojarasca, en donde las liebres no presentaron deposiciones. En el caso de la diferencia entre las liebres y los pecaríes, en el patrón de deposición de éstos últimos no se encontraron heces asociadas al sustrato de los pastos. Mientras que para la especie zorro gris, si bien se encontraron heces asociadas a todos los tipos de cobertura vegetal, el vector menos asociado a éstas fue el estrato de cobertura vegetal pastos y por este motivo difiere significativamente del sustrato de deposición de las liebres (Figura 8).

Por otra parte, no se observó un patrón de agrupación específico entre los micrositios analizados y las deposiciones de las distintas especies de mamíferos (Figura 8).

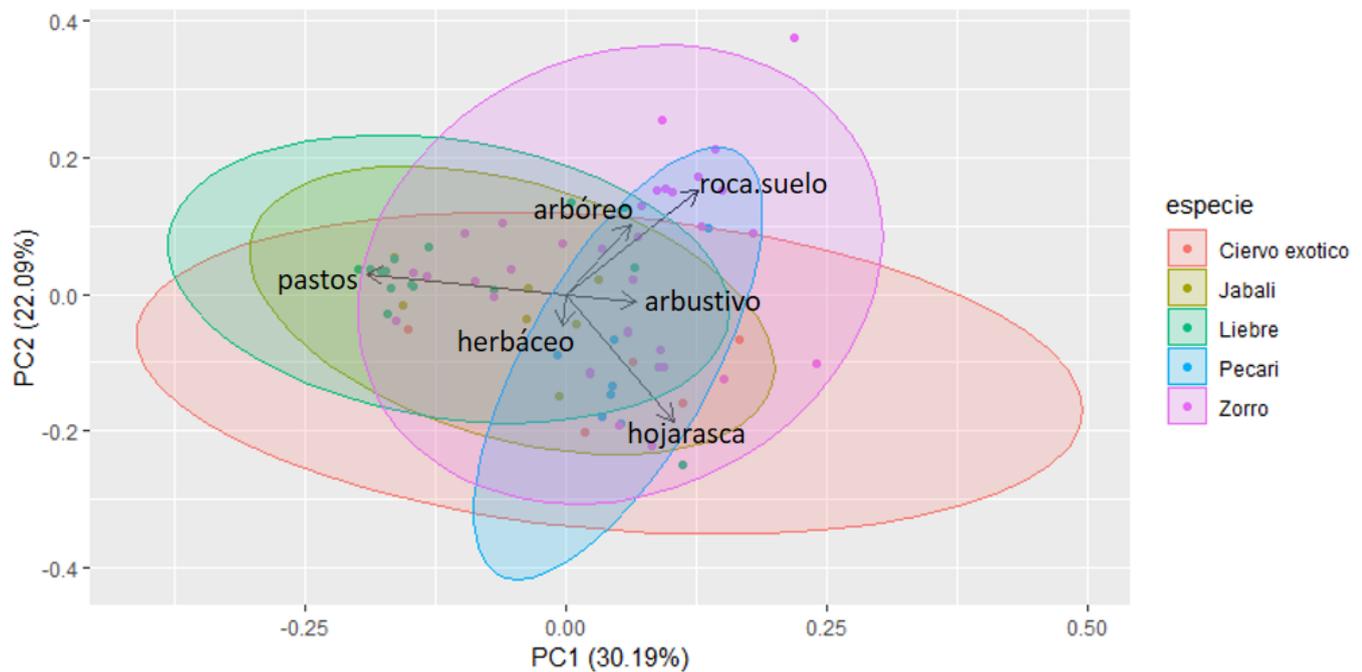


Figura 8: Análisis de ordenación PCA (Análisis de Componentes Principales) de la cobertura de suelo de los micrositios donde defecan las distintas especies de mamíferos bajo estudio: zorro gris, liebre europea, pecarí de collar, jabalí y ciervo exótico. Los vectores representan la característica de cada micrositio analizado: % roca/suelo desnudo, % hojarasca, % pastos, % herbáceo, % arbustivo y % arbóreo. Se graficaron las distintas elipses para facilitar la interpretación de los resultados.

Para la especie zorro gris ($n = 89$ muestras), los ítems alimenticios hallados fueron 12: semillas intactas de *P. angustifolia* (presentes en el 64% de las heces); semillas intactas de *P. atalantoides* (en el 32,5% de las muestras), semillas intactas de otras dos especies exóticas invasoras *Cotoneaster franchetii* y *Ligustrum lucidum*, pero en muy baja cantidad, ya que sólo estuvieron presente en 2 heces (2 y 3% respectivamente); semillas no identificadas, una tipo drupa y una cucurbitácea, encontradas en una única materia fecal respectivamente (1,1% de las heces analizadas); dentro de las especies de flora nativa, *Celtis tala* en 17 muestras (19,1%), semillas pertenecientes a la familia Solanácea en 9 muestras (10,1%) y *Lithraea molleoides* en 2 muestras (2,3%). Los invertebrados, artrópodos principalmente, fueron abundantes, encontrándose en 39 heces (43,8%). Por último, se hallaron restos de animales vertebrados (que incluyen pelo y plumas) en 28 heces de zorro gris (31,5%) y restos vegetales (los cuales incluyen restos de pasto, cortezas y ramas) en 11 heces (12,4%) (Figura 9)

Para las heces agrupadas bajo la denominación de ciervo exótico (n= 12 muestras), se encontraron un total de 5 ítems, de los cuales 4 corresponden a semillas de especies vegetales exóticas invasoras, las que incluyeron: *P. angustifolia* (en 9 heces de 12), *P. atalantoides* (en 7 de 12), *Gleditsia triacanthos* (1 de 12) y *C. franchetti* (4 de 12); el otro ítem hallado fue restos vegetales, presentes en todas las heces (Figura 9).

En las heces de jabalí (n= 14 muestras), se encontraron un total de 5 ítems alimenticios diferentes (Figura 9). *P. angustifolia*, que se encontró en 8 muestras (72,7%); *P. atalantoides*, presente en 4 muestras (36,4%), *C. franchetti*, presente en 10 heces (90,9%) y *Ephedra triandra*, presente en una única muestra fecal (9,1%); en todas las heces se hallaron restos vegetales.

En las heces de liebre europea (n= 28 muestras), se encontraron tres ítems: restos vegetales, presentes en la totalidad de las heces; semillas de *P. angustifolia* y/o *P. atalantoides* partidas, en 24 muestras (85,7%); semillas de *P. angustifolia* sanas y enteras en 13 muestras (46,4%) y semillas de *P. atalantoides* enteras en 2 muestras (7,1%) (Figura 9).

Por último, en las heces de pecarí (n=7 muestras) se hallaron tres ítems: restos vegetales, presentes en todas las heces; *P. angustifolia* en 2 muestras (28,7%) y *P. atalantoides* en una única muestra (14,3%) (Figura 9).

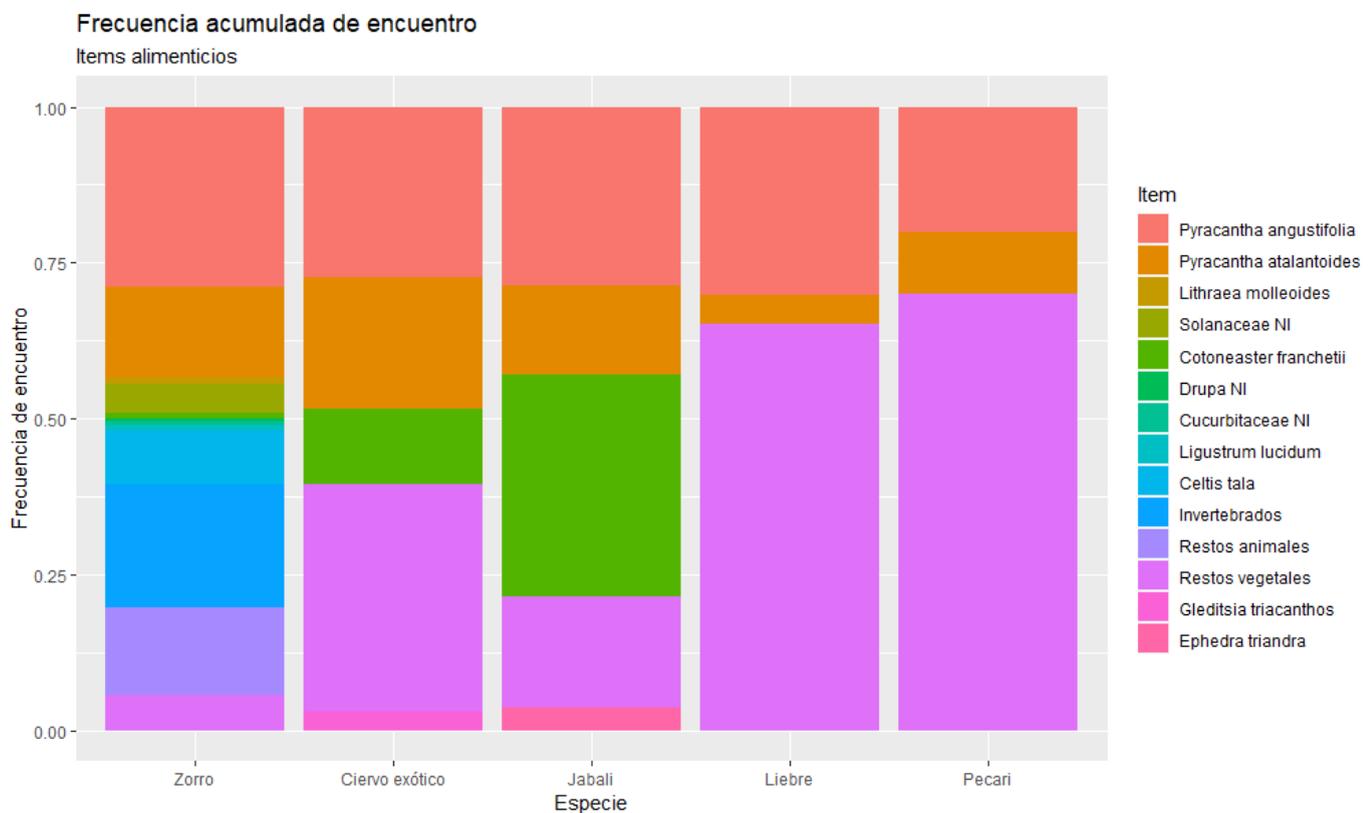


Figura 9: Frecuencia acumulada de los distintos ítems alimenticios hallados en las heces de las especies de mamíferos: zorro gris (*L. gymnocercus*), ciervo exótico (*A. axis* y *C. elaphus*), jabalí (*S. scrofa*), liebre (*L. europaeus*) y pecarí (*P. tajacu*).

4. 3. Evaluación de respuesta germinativa

Después de 50 días de experimento, la mayor proporción de germinación obtenida fue de 0,73 ($\pm 0,05$), para las semillas encontradas en las heces de ciervo colorado. El porcentaje final de germinación difirió significativamente entre los distintos tratamientos y los controles utilizados ($F_{7,39}=7,9985$; $p < 0,0001$). Los test post-hoc de Tukey mostraron que no hubo diferencias significativas entre las semillas obtenidas de las heces de ciervo colorado, caballo y los frutos despulpados manualmente; mientras que sí las hubo entre las semillas provenientes de las heces de estas dos especies animales y el control de frutos enteros. Por otro lado, no se hallaron diferencias significativas entre el control de frutos enteros y las semillas provenientes de las heces de pecarí de collar. Para las semillas provenientes de las heces de corzuela parda, zorro gris y ciervos exóticos no hubo diferencias significativas con ninguno de los dos controles (Figura 10). La media de los valores de dicho índice fue de 0,73 para ciervo colorado; 0,52 para caballo; 0,62 para el control fruto despulpado; 0,49 para corzuela; 0,44 para ungulado spp.; 0,41 para la especie zorro gris; 0,23 para pecarí y 0,24 para el control de frutos enteros.

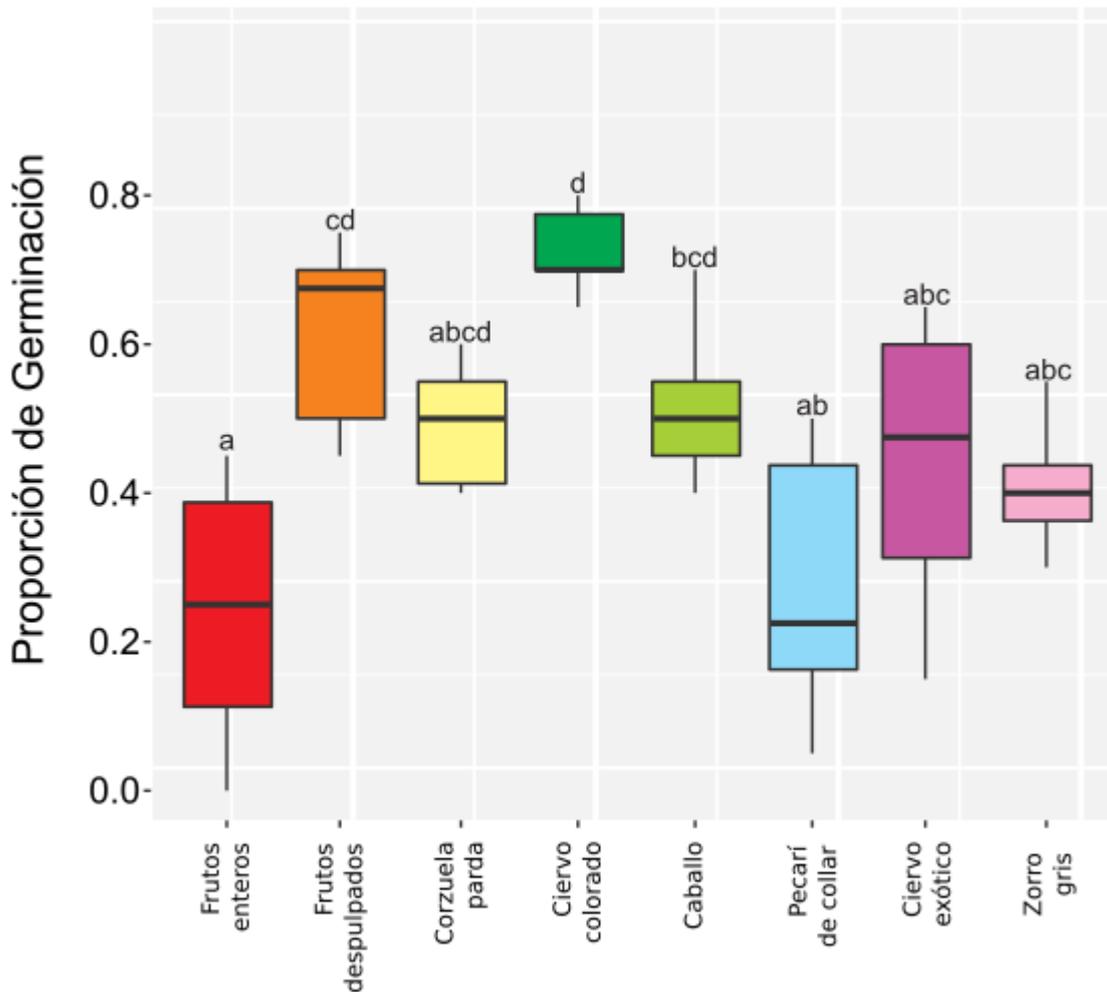


Figura 10: Proporción de germinación en función de los controles utilizados (frutos enteros y frutos despulpados manualmente de *P. atalantoides*) y las distintas especies de mamíferos empleados para los experimentos de germinación. Letras diferentes indican diferencias significativas en la proporción de la germinación entre los tratamientos ($p < 0,05$).

En el caso del índice de “Velocidad media de germinación”, se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{7, 39} = 10,853$; $p < 0,0001$). El test a posteriori arrojó diferencias entre los frutos enteros y semillas de frutos despulpados manualmente, y las distintas especies de mamíferos, presentando éstas últimas mayores velocidades de germinación en todos los tratamientos (Figura 11).

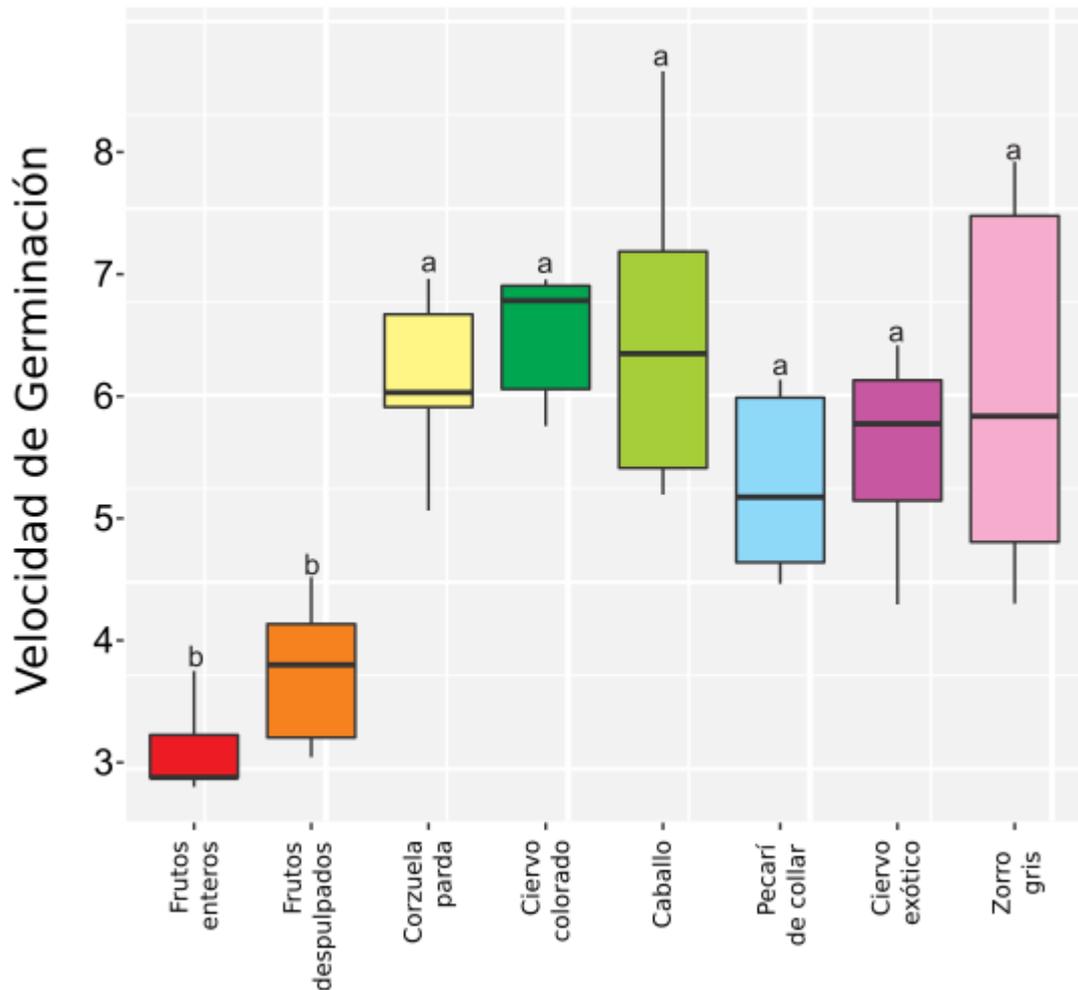


Figura 11: Velocidad de la respuesta germinativa en función de los dos controles utilizados (frutos enteros y frutos despulpados manualmente) y los distintos taxones de mamíferos. Diferentes letras indican diferencias significativas en la velocidad media de germinación entre los tratamientos ($p < 0,05$).

Finalmente, para el índice “Tiempo medio de germinación”, también se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{7, 39} = 20,601$; $p < 0,0001$). Los controles difirieron significativamente entre sí y con las distintas especies de mamíferos, las cuales no difirieron significativamente entre ellas (Figura 12). El tiempo medio de germinación para las semillas que atravesaron los tractos digestivos de las especies de mamíferos empleadas fue de 15,5 días para ciervo colorado; 15,8 días para caballo; 16,5 días para corzuela; 17,5 días para zorro gris; 18,3 días para ciervo exótico y 19,3 días para pecarí. En los controles, el tiempo medio de germinación fue mayor, siendo de 27,4 días para el control de frutos despulpados y de 32,5 días para los frutos enteros.

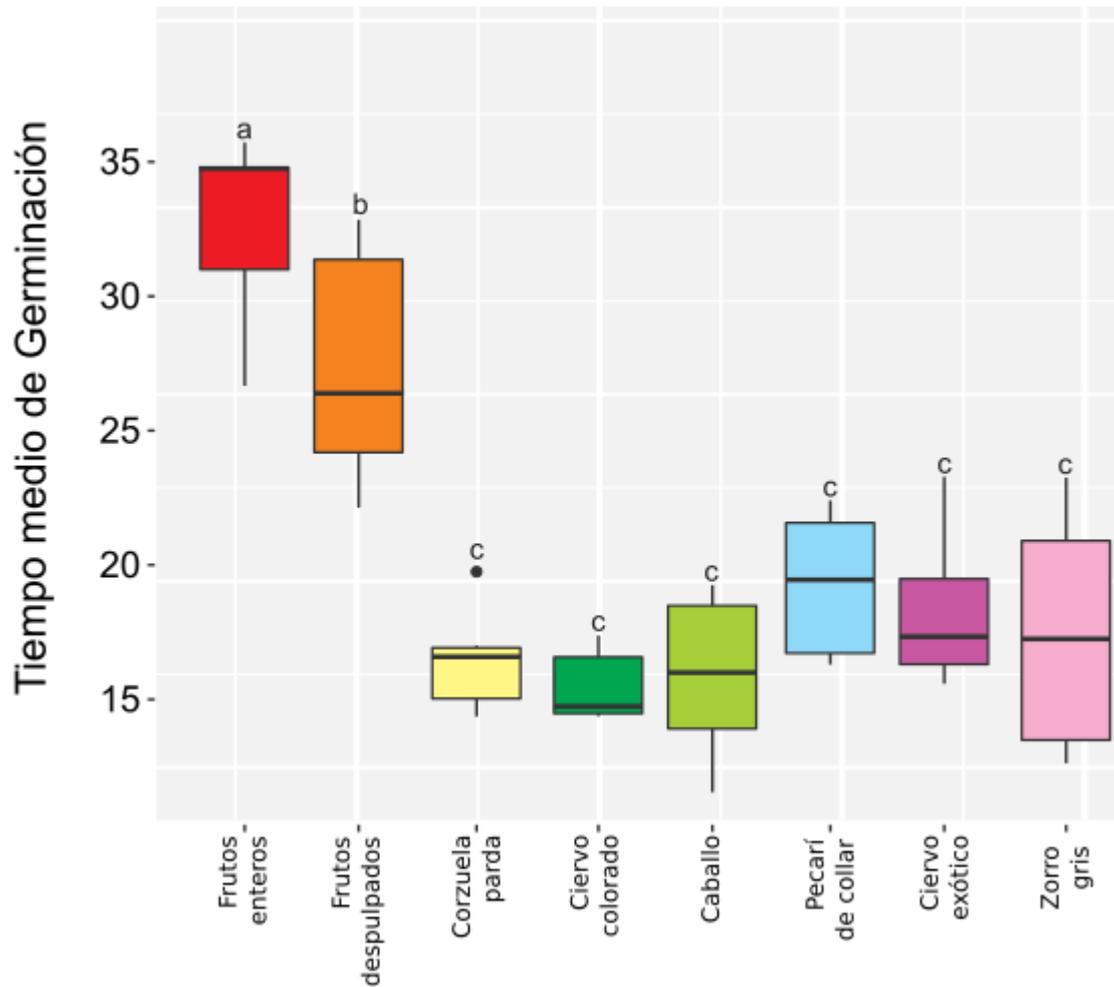


Figura 12: Tiempo medio de germinación en función de los controles utilizados y las distintas especies de mamíferos. Diferentes letras indican diferencias significativas en el tiempo medio de germinación entre los tratamientos ($p < 0.05$).

5. Discusión

En este trabajo se describe el ensamble de mamíferos que consumen frutos de un arbusto invasor y se determinan cuáles especies de mamíferos son dispersoras legítimas de semillas, analizando el efecto del paso por el tracto digestivo sobre la respuesta germinativa. Este trabajo representa el primer estudio de las sierras Orientales de Córdoba tendiente a conocer qué rol ocupan los mamíferos medianos y grandes (nativos, invasores y domésticos) en la dispersión de semillas de plantas invasoras. Los resultados obtenidos arrojaron que hay mamíferos, tanto nativos, como invasores y domésticos, que se alimentan de frutos de arbustos invasores del género *Pyracantha* y dispersan efectivamente sus semillas. En el contexto de los nuevos ecosistemas caracterizados por la presencia dominante de mamíferos domésticos y por los actuales procesos de invasión que también operan a escala global (Crutzen, 2006), la descripción del ensamble de mamíferos dispersores de semillas es fundamental para comprender cómo se estructuran las interacciones mutualistas entre plantas y animales y qué consecuencias podrían tener sobre la estructuración de las comunidades y el funcionamiento de estos nuevos sistemas.

Caracterización del ensamble de mamíferos frugívoros y determinación de dispersores legítimos

Los registros de las cámaras trampa en combinación con el análisis de las heces recolectadas en el campo, indicaron que las especies que consumen *Pyracantha* spp en vida silvestre son al menos ocho: caballo, ciervo exótico (posiblemente ciervo axis y ciervo colorado), liebre, jabalí, pecarí de collar, vaca, zorrino y zorro gris. Esto indica que las plantas invasoras *Pyracantha* spp son un recurso utilizado por un gran número de mamíferos tanto nativos, como domésticos e invasores. Esto posiblemente se deba al hecho de presentar su fenología de fructificación (otoño-invierno) mayormente desacoplada con las plantas nativas (primavera-verano), lo cual las convierte en un recurso valioso para las distintas especies de mamíferos de la zona, que de otro modo utilizarían otros recursos para alimentarse en épocas invernales, tal como Vergara-Tabares et al., (2018) observó que ocurre con las aves.

Las diferencias encontradas en la cantidad de eventos de consumo de *Pyracantha* spp. por los distintos mamíferos podría deberse a la amplia variedad de especies, pertenecientes a grupos funcionales muy distintos, que utilizan el mismo recurso, las cuales van desde especies frugívoras, a especies folívoras y carnívoras generalistas y desde tamaños medianos

(1,5 kg) a grandes (600 kg; Van Leeuwen et al., 2022). Esta diferencia hallada en los consumos también puede estar explicada por las abundancias de los individuos en los sitios de estudio, las cuales podrían variar mucho, ya que, por ejemplo, las vacas y los zorros se encontraron en gran número, de acuerdo a lo observado en el campo y a los registros de las cámaras trampa, lo que explicaría el alto porcentaje de los puntos de muestreo (80% de los árboles con cámaras) que fueron visitadas por estas dos especies.

Teniendo en cuenta la dispersión de semillas, las especies que pueden estar contribuyendo más a la expansión de esta especie invasora (en términos de cantidad de semillas dispersadas), podrían ser las vacas, los caballos, los ciervos y jabalíes, los cuales por su mayor tamaño corporal y de comisuras bucales pueden ingerir, por evento de consumo, mayor cantidad de frutos que las especies de menor tamaño. Esto también se relaciona con la mayor cantidad de semillas que pueden depositar en los sitios por cada deposición (Howe, 1986). En el caso particular de los jabalíes, además de poseer un gran tamaño corporal, son también animales gregarios, que se mueven en grandes tropas y con amplios requerimientos territoriales, lo que aportaría aún más a la cantidad de frutos dispersados y a las posibles distancias de dispersión (Welandar, 2014; Cruz et al., 2015). Sin embargo, el zorro gris también podría ser un dispersor de gran importancia para *Pyracantha*, ya que, si bien su tamaño es menor, los eventos de consumo registrados para esta especie fueron numerosos, lo cual indica que también esta especie está movilizandando un importante número de semillas. En el caso de los zorrinos, su influencia podría ser baja debido a que los registros de consumo fueron pocos y porque, además, es un carnívoro generalista cuya dieta está compuesta generalmente por invertebrados y en menor medida por restos vegetales (Castillo, 2010). La interpretación de estos resultados sugiere que, considerando al menos el componente cuantitativo de la dispersión de semillas, los mamíferos aquí registrados tendrían una efectividad muy contrastante como dispersores.

Resulta llamativo que en todas las heces halladas a campo se encontraron semillas enteras de *P. atalantoides* y *P. angustifolia*. Incluso para algunas de las especies de mamíferos consideradas ocasionalmente depredadoras de semillas debido a que, por su dentición, trituran la mayoría de alimentos que ingieren (como la liebre y las distintas especies de venados; Rumiz, 2010; Gill & Beardall, 2001, Fedriani & Delibes, 2008; Gonzáles, 2021). Sin embargo, debido al pequeño tamaño de las semillas de *Pyracantha* es posible que evadan la masticación de dichas especies. Este atributo de las semillas le podría aportar una ventaja a *Pyracantha* posibilitando el establecimiento de relaciones mutualistas con un amplio número de dispersores de hábitos terrestres.

Otro resultado obtenido que merece ser destacado fue que en las heces de los mamíferos analizadas (si bien las semillas de *Pyracantha* fueron las más frecuentes y abundantes), se encontraron semillas de otras especies invasoras (*i.e.*, *Cotoneaster franchetii*, *Gleditsia triacanthos* y *Ligustrum lucidum*), y nativas (*i.e.*, *Ephedra triandra*). Esto es un indicio de cómo los mamíferos contribuirían al reclutamiento no sólo de *Pyracantha* spp, sino también otras especies invasoras y nativas. Particularmente, el zorro gris fue quién presentó mayor número de heces con semillas de *Pyracantha* y otras especies nativas e invasoras, lo cual indica que es un dispersor ampliamente generalista. Dado que este estudio se realizó en otoño-primavera temprana, es posible que los mamíferos aquí registrados consuman frutos y dispersen semillas de otras especies que fructifican en verano. Futuras investigaciones a nivel de comunidades, podrían evaluar cómo las distintas especies animales y vegetales se vinculan entre sí a través de un enfoque de redes de interacción y así contribuir al entendimiento de cómo se conforman las tramas tróficas en los nuevos ecosistemas.

Distribución espacial de semillas dispersadas por mamíferos

No se encontró ningún patrón de deposición de las heces de mamíferos asociado a un tipo particular de sustrato, por lo cual, al menos para los datos obtenidos en esta tesina, se descarta la existencia de un patrón de dispersión direccionada. Dentro de las especies silvestres, el zorro gris fue la especie de la que más heces se encontraron, las cuales estuvieron asociadas a una gran diversidad de sustratos. Esto puede deberse a que, al ser una especie carnívora, utiliza el marcaje con heces para marcar territorio (Draper et al., 2022); además de que es una especie con una amplia área de acción y cuya abundancia suele aumentar en ambientes disturbados (Quiroga, 2013; Paulucci, 2018).

La mayoría de los mamíferos dispersores abarcan una amplia variedad de sitios de deposición, lo que puede conducir a que un cierto número de semillas de *Pyracantha* spp sean depositadas en sitios aptos para el establecimiento, contribuyendo a la invasión. Según Vergara-Tabares (2017) a partir de la distribución espacial de heces de aves con semillas de *P. angustifolia*, se determinó que los sitios con menores niveles de depredación de semillas y mayores niveles de germinación ocurrieron bajo la copa de arbustos conespecíficos. Dado que la mayoría de los mamíferos dispersaron semillas en un rango de variabilidad ambiental similar, sería interesante evaluar la combinación del efecto de los diferentes tipos de micrositos de deposición, con diferentes tipos de heces. Cabe aclarar que los diferentes tipos de heces de las especies de mamíferos, podrían afectar diferencialmente la probabilidad de establecimiento de nuevos individuos de *Pyracantha*, en algunos casos favoreciendo el

establecimiento incluso lejos de conespecíficos. Esto sería esperable para aquellos mamíferos que depositan heces con grandes cantidades de materia orgánica (e.g., vacas y caballos) promoviendo el efecto positivo de fertilización en el establecimiento de plántulas, ya que el tamaño pequeño de semillas de *Pyracantha* spp la convierte en una especie muy dependiente de condiciones externas (como el tipo de sustrato) para poder establecerse (Carmona et al., 2013; Bravo et al., 2014).

Efecto del paso por el tracto digestivo de los mamíferos sobre la respuesta germinativa de *Pyracantha atalantoides*

Todas las especies de mamíferos evaluadas en esta sección pueden ser consideradas dispersoras legítimas de al menos *P. atalantoides* y los resultados muestran que además tienen un efecto sobre la respuesta germinativa de las semillas. Las distintas especies de mamíferos con las que se trabajó aumentaron significativamente la velocidad de germinación de *P. atalantoides* y disminuyeron significativamente el tiempo medio de germinación con respecto a los controles. Se conoce que la aceleración del tiempo de germinación puede traducirse en efectos positivos sobre el posterior crecimiento y fecundidad de las plantas, ya sea por el acceso temprano a recursos o por la reducción de la competencia durante la etapa de establecimiento de las plántulas (Verdú & Traveset, 2005; Gioria et al., 2018). Es por esto que el efecto producido por los mamíferos sobre el tiempo de germinación de las semillas puede favorecer el establecimiento y otorgarle una ventaja competitiva frente a semillas de especies con tiempos de germinación mayores, promoviendo de esta forma la invasión.

El hecho de que no se hayan encontrado diferencias significativas en la proporción de germinación entre el control de frutos despulpados manualmente y las semillas provenientes de las heces de los mamíferos que presentaron las mayores proporciones de germinación (ciervo colorado y caballo), sugiere que la desinhibición se produce cuando la pulpa es removida del fruto. Esto indica que no estaría operando un proceso de escarificación mecánica y/o química de la cubierta de la semilla debido al paso por el intestino de los mamíferos (Samuels & Levey, 2005). Por otro lado, el hecho de que se hayan encontrado diferencias significativas en la proporción de germinación entre el control de frutos despulpados y las semillas provenientes de las heces de pecarí, presentando el control valores mayores de este índice que las semillas que atravesaron el tracto digestivo, podría sugerir que esta especie tiene efectos negativos sobre la germinación de las semillas. Por otro lado, Simian (2021) demostró bajo condiciones experimentales, que *P. atalantoides* presenta en sus semillas dormición fisiológica superficial. En el caso que los mamíferos no rompieran dicha

dormición, esto podría implicar que una vez que las semillas son dispersadas por ellos, una gran proporción de las mismas quedarían sin germinar. Por lo tanto, como menciona Simián (2021), en cada temporada una proporción de las semillas sería incorporada al suelo y podría persistir hasta que se den las condiciones necesarias para romper la dormición (Dekker, 1999; Gioria & Pyšek, 2016; Gioria et al., 2020, 2021).

Posibles efectos post-dispersión de los mamíferos invasores y domésticos en el establecimiento de *Pyracantha* spp.

En este trabajo se determinó que un amplio ensamble de mamíferos terrestres consume frutos de *Pyracantha* spp. y dispersan efectivamente las semillas. Es destacable que del total de especies que se registraron consumiendo *Pyracantha* spp., cinco fueron especies exóticas (tres exóticas invasoras y dos exóticas domésticas). De éstas, tanto el ciervo colorado como el jabalí representan un fuerte disturbio en los sistemas que invaden mediante el pisoteo y las hozadas (Cruz et al., 2015, Barrios-García, 2013). Estos disturbios favorecerían el establecimiento de *Pyracantha* spp., la cual crece fácilmente en sitios degradados (Chari et al., 2020). Esto puede definirse como un tipo de interacción donde especies exóticas se favorecen entre sí, promoviendo mutuamente su avance en el ecosistema (*Pyracantha* ofreciendo recursos en una época desfavorable para la alimentación, y el jabalí y el ciervo promoviendo su dispersión y generando sustratos favorables para su establecimiento) (Simberloff & Von Holle, 1999). Por otro lado, entre los mamíferos domésticos, el caballo estaría involucrado en la dispersión de semillas de *Pyracantha*. Mientras que no se pudo determinar si la vaca es o no un dispersor legítimo, ya que no se realizaron experimentos de germinación ni se analizaron sus heces. Sin embargo, el hecho de que sea una especie tan abundante en zonas con alto grado de invasión, la convierte en una especie esencial para evaluar en futuros trabajos. Ya que, de ser dispersora, junto con los caballos, deberán ser especies en las cuales poner especial atención a la hora de planificar estrategias de mitigación de la invasión por *Pyracantha*, ya que en su manejo tradicional en estas zonas de las sierras, es común el cambio de potreros y traslados de los animales, lo cual podría promover aún más la invasión hacia otros lugares.

Cabe destacar que los sitios adecuados para la semilla, no necesariamente lo serán para las plántulas (Schupp, 1995). Si bien las vacas, caballos, ciervos y jabalíes presumiblemente tengan gran impacto a la hora de dispersar las semillas (y en algunos casos generar sitios disturbados de poca competencia para las semillas de invasoras), es probable que para el estadio de plántula sus efectos sean exactamente los opuestos, ya que el pisoteo,

ramoneo y hozadas pueden impedir su posterior crecimiento y desarrollo, por lo cual pueden estar operando mecanismo de compensación por parte de estos animales en los ecosistemas donde dispersan *Pyracantha* spp. (Rey & Alcántara, 2000).

Como se mencionó anteriormente, el hecho de que *Pyracantha* pueda crecer y establecerse en sitios disturbados (Chari et al., 2020) y que algunos mamíferos como los zorros o el ganado doméstico frecuenten este tipo de ambientes (Peredo et al., 2013), puede promover aún más la dispersión de este arbusto invasor. Si a esto se le agrega los cambios de uso del suelo que afectan a las sierras de Córdoba (como agricultura y ganadería, los incendios, y el desmonte), el panorama a futuro puede ser de mayor expansión de esta especie, promovido tanto por mamíferos, como por aves a mayores altitudes (Juncosa-Polzella, 2019; Vergara-Tabares et al., 2018).

Consideraciones finales: más caminos para entender el futuro de los nuevos ecosistemas

Debido a que el presente estudio ha sido el primero en abordar la dispersión de *Pyracantha* spp. por mamíferos, han surgido numerosos interrogantes para posibles investigaciones a futuro (además de las ya mencionadas anteriormente), que aportarán información para clarificar los mecanismos de regeneración de plantas zoocoras y tratar de predecir cambios en los nuevos ecosistemas del Bosque Chaqueño Serrano.

En primer lugar, una de las preguntas que surgieron de esta investigación es acerca de las relaciones positivas (mutualismos y/o facilitaciones) que puedan ocurrir entre especies exóticas invasoras (tanto animales como vegetales). Por ejemplo, ¿cuál es la implicancia de los jabalíes en el reclutamiento de *Pyracantha* y otras especies exóticas como *Cotoneaster*?, ya que si bien los registros consumiendo frutos fueron muy bajos, las heces analizadas presentaron grandes proporciones de semillas de estas especies. Sería de gran importancia poder realizar experimentos de germinación con esta especie para ver cuáles son los efectos sobre las semillas, ya que se conoce que es una especie en expansión en la provincia, con tasas de crecimiento altas y que representa un importante disturbio debido a sus hábitos de forrajeo.

Por otro lado, en este trabajo se abordó cuál es rol de los mamíferos medianos y grandes en la dispersión de semillas de *Pyracantha* spp, pero se desconoce cuál es el rol de los micromamíferos frente a esta especie. En las cámaras trampa se obtuvieron registros de ratones y cuisés interactuando con los frutos, pero se desconoce el destino de las semillas. Hay amplia evidencia empírica sobre el rol que ocupan los roedores en la dispersión de semillas, ya que muchas especies acumulan semillas en sitios alejados entre sí para

alimentarse de ellas en épocas de disminución de recursos (en inglés *scatter-hoarding*). Debido a que una proporción de esas semillas acumuladas no son depredadas, pueden contribuir al reclutamiento de nuevas plantas (e.g., Gómez et al., 2008).

Si bien en este trabajo se analizó el efecto de los mamíferos sobre la dispersión de semillas de arbustos invasores, para entender el funcionamiento de los nuevos ecosistemas, es importante evaluar el efecto de estas plantas invasoras sobre las especies animales que consumen sus frutos. Como se mencionó aquí, el arbusto *Pyracantha* es un recurso muy importante en épocas invernales, utilizado por numerosas especies, por lo que sería importante comparar la dieta de las especies en zonas invadidas y zonas no invadidas, para evaluar si la presencia de esta exótica/s está generando un desbalance con otros componentes del ecosistema que no están siendo consumidos en sitios invadidos.

Por todo lo mencionado, resulta importante trabajar con aquellas especies exóticas de mamíferos silvestres que pueden estar contribuyendo a una mayor expansión, así como continuar con los estudios con la fauna doméstica para profundizar cuáles son sus efectos y establecer acciones concretas de manejo, como, por ejemplo, tener especial precaución en el traslado de los animales de zonas invadidas a zonas no invadidas.

6. Bibliografía:

- ABRAHAM DE NOIR, F., S. BRAVO & R. ABDALA (2002). Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Revista de Ciencias Forestales Quebracho* 9: 140-150.
- ANDERSON, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26: 32–46.
- BARRIOS-GARCIA, M. N., & D. SIMBERLOFF (2013). Linking the pattern to the mechanism: How an introduced mammal facilitates plant invasions. *Austral Ecology*, 38(8): 884–890.
- BRAVO, C., S. VELILLA, L. M. BAUTISTA & B. PECO (2014). Effects of great bustard (*Otis tarda*) gut passage on black nightshade (*Solanum nigrum*) seed germination. *Seed science research*, 24(3): 265-271.
- CABRERA, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería (2da.ed). Tomo II, face I ACME, Buenos Aires. 85 pp.
- CALFAYAN, L. M. (2021). Comparación morfológica de heces de *Mazama gouazoubira* y el ciervo introducido *Axis axis* (Cetartiodactyla: Cervidae). *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos* 3: 2618-4788.
- CANEL, D., N. P. SCIOSCIA, G. M. DENEGRI & M. KITTLEIN (2016). Dieta del zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) en la provincia de Buenos Aires. *Mastozoología neotropical* 23(2).
- CAPINHA, C., F. ESSL, H. SEEBENS, D. MOSER, & H. M. PEREIRA (2015). The dispersal of alien species redefines biogeography in the Anthropocene. *Science*, 348(6240): 1248-1251.
- CARMONA, C. P., F. M. AZCÁRATE & B. PECO (2013). Does cattle dung cause differences between grazing increaser and decreaser germination response?. *Acta Oecologica*, 47: 1-7.
- CASTILLO D. F. (2010). Ecología espacial, temporal y trófica del zorrino (*Conepatus chinga*) en un área natural y un área de uso agrícola. [Tesis doctoral]. Universidad Nacional del Sur.
- CHAMBERS, J. C. & J. A. MACMAHON (1994). A day in the life of a seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 25: 263-92.

- CHAME, M. (2003). Terrestrial Mammal Feces: a Morphometric Summary and Description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 1(98): 71-94.
- CHARI, L.D., G. D. MARTIN, S-L. STEENHUISEN, L. D. ADAMS & V. R. CLARK (2020). Biology of Invasive Plants 1. *Pyracantha angustifolia* (Franch.) C.K. Schneid. *Invasive Plant Science and Management*, 13: 120–142.
- CRUTZEN, P. J. (2006). The Anthropocene. En: E. EHLERS & T. KRAFTT, (eds.), *Earth System Science in the Anthropocene: Emerging Issues and Problems* pp. 13-18.
- CRUZ FC, J DONLAN, K CAMPBELL & V CARRION (2005). Conservation action, Galapagos: feral pig (*Sus scrofa*) eradication from Santiago Island. *Biological Conservation* 121: 473-478.
- CSURHES, S., J. WEBER & Y. ZHOU (2016). Invasive plant risk assessment: Firethorn. *Pyracantha* species. Queensland Government, Queensland.
- DE FINA, A. L. (1992) Aptitud agroclimática de la República Argentina. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires, Argentina.
- DELUCCHI, G. (1991). Especies adventicias y naturalizadas nuevas o críticas para Argentina. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 27: 179–81.
- DEKKER, J. (1999). Soil weed seed banks and weed management. *Journal of Crop Production* 2(1): 139-166.
- DRAPER, J. P., J. K. YOUNG, E. W. SCHUPP, N. G. BECKMAN & T. B. ATWOOD (2022). Frugivory and Seed Dispersal by Carnivorans. *Frontiers in Ecology Evolution*.
- ELLIS, E. C., N. GAUTHIER, K. K. GOLDEWIJK, R. B. BIRD, N. BOIVIN, S. DÍAZ, ... & J. E. WATSON (2021). People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(17).
- ELTON, C. S. (1958). *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London.
- FEDRIANI J. M. & M. DELIBES (2008). Dispersión de semillas por mamíferos en Doñana: beneficios del mutualismo y consecuencias para la conservación del Parque Nacional. *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2005-2008*.
- FERRERAS, A. E., L. ASHWORTH & M. A. GIORGIS (2022). Uncoupled flowering and fruiting phenology as the strategy of non-native invasive woody species in seasonally dry ecosystems. *Biological Invasions*, 1-13.
- GILBERT, B. & J. M. LEVINE (2013). Plant invasions and extinction debts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(5): 1744-1749.

- GILL, R. M. A. & V. BEARDALL (2001). The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry*, 74(3), 209–218.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, F. CHIARINI, J. CHIAPELLA, G. BARBOZA, L. ARIZA ESPINAR, R. MORENO, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, R. SUBILS & M. CABIDO (2011). Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana* 36: 9-43.
- GIORGIS M. A. & P. A. TECCO (2014). Invasive alien trees and shrubs in Córdoba Province (Argentina): a contribution to the systematization of global bases. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49: 581–603.
- GIORGIS, M. A., M. V. PALCHETTI, R. MORERO, M. CABIDO, J. O. CHIAPELLA & A. M. CINGOLANI (2021). Flora vascular de las montañas de Córdoba (Argentina): características y distribución de las especies a través del gradiente altitudinal. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 56: 327-345.
- GIORIA M & P. PYŠEK (2016). The legacy of plant invasions: changes in the soil seed bank of invaded plant communities. *BioScience*, 66(1): 40-53.
- GIORIA, M., P. PYŠEK & B. A. OSBORNE (2018). Timing is everything: does early and late germination favor invasions by herbaceous alien plants? *Journal Plant of Ecology* 11: 4-16.
- GIORIA, M., P. PYŠEK, C. C. BASKIN & A. CARTA (2020). Phylogenetic relatedness mediates persistence and density of soil seed banks. *Journal of Plant Ecology*, 108(5): 2121–2131.
- GIORIA, M., A. CARTA, C. C. BASKIN & W. DAWSON (2021) Persistent soil seed banks promote naturalisation and invasiveness in flowering plants. *Ecology Letters*, 00:1–13.
- GÓMEZ, J. M., C. PUERTA-PIÑERO & E. W. SCHUPP (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* 155: 529– 537.
- GONZÁLEZ, T. I. (2021). Dispersión endozoocórica de arbustos exóticos por liebre europea (*Lepus europaeus*) en los alrededores de Bariloche. [Tesis de grado]. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- GUREVITCH J. & D. K. PADILLA (2004). Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology and Evolution*, 19 (9): 470-4.
- HERNÁNDEZ RAMÍREZ. V; L. LÓPEZ-MATA, J. A. CRUZ-RODRÍGUEZ & M. LUNA CAVAZOS (2022). Nicho de regeneración de *Abies religiosa* (Kunth) Schldtl. &

- Cham. en el Monte Tláloc, Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México. *Botanical Sciences* 100 (2): 331-344.
- HERRERA C. M., & O. PELLMYR (2002). Seed dispersal by vertebrates. En: HERRERA C., & O. PELLMYR (eds.), *Plant-Animal interactions*. Blackwell Science.
- HOWE, H. F. (1986). Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: MURRAY, D.R. (ed), *Seed Dispersal*, pp. 123-183. Academic Press. New York.
- JOCOUCO, A. I., & R. GANDULLO (2019). Sinopsis de las especies de *Pyracantha* (Rosaceae, Maloideae) naturalizadas en la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 54 (4).
- JORDANO, P., C. GARCÍA, J. A. GODOY & J. L. GARCÍA-CASTAÑO (2007). Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: 3278–3282.
- JUNCOSA-POLZELLA, A. S. (2019). Variación en la efectividad de la dispersión de semillas del arbusto invasor *Cotoneaster franchetii* en un gradiente altitudinal. [Tesis de grado]. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- KRUGER, F. J., D. M. RICHARDSON & B. W. VAN WILGEN (1986). Processes of invasion by alien plants. En: MACDONALD, I. A. W., F. J. KRUGER & A. A. FERRAR (eds), *Ecology and management of biological invasions in southern Africa: proceedings of the National Synthesis Symposium on the Ecology of Biological Invasions*. Cape Town: Oxford University Press.
- LIZARRALDE, M. (2016). Especies exóticas invasoras (EEI) en Argentina: categorización de mamíferos invasores y alternativas de manejo. *Mastozoología neotropical*, 23(2): 267-277.
- LOZANO-ISLA, F., O. E. BENITES-ALFARO & M. F. POMPELLI (2019). GerminaR: An R package for germination analysis with the interactive web application “GerminaQuant for R”. *Ecological research*, 34(2): 339-346.
- MAFFEI, L., E. CUELLAR & A. J. NOSS (2002). Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono chaco-chiquitania. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 11: 55–65.
- NAKAGAWA, S. (2004). A farewell to Bonferroni: the problems of low statistical power and publication bias. *Behavioral ecology*, 15(6): 1044-1045.
- NATHAN, R., F. M. SCHURR, O. SPIEGEL, O. STEINITZ, A. TRAKHTENBROT & A. TSOAR (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11): 638–647.

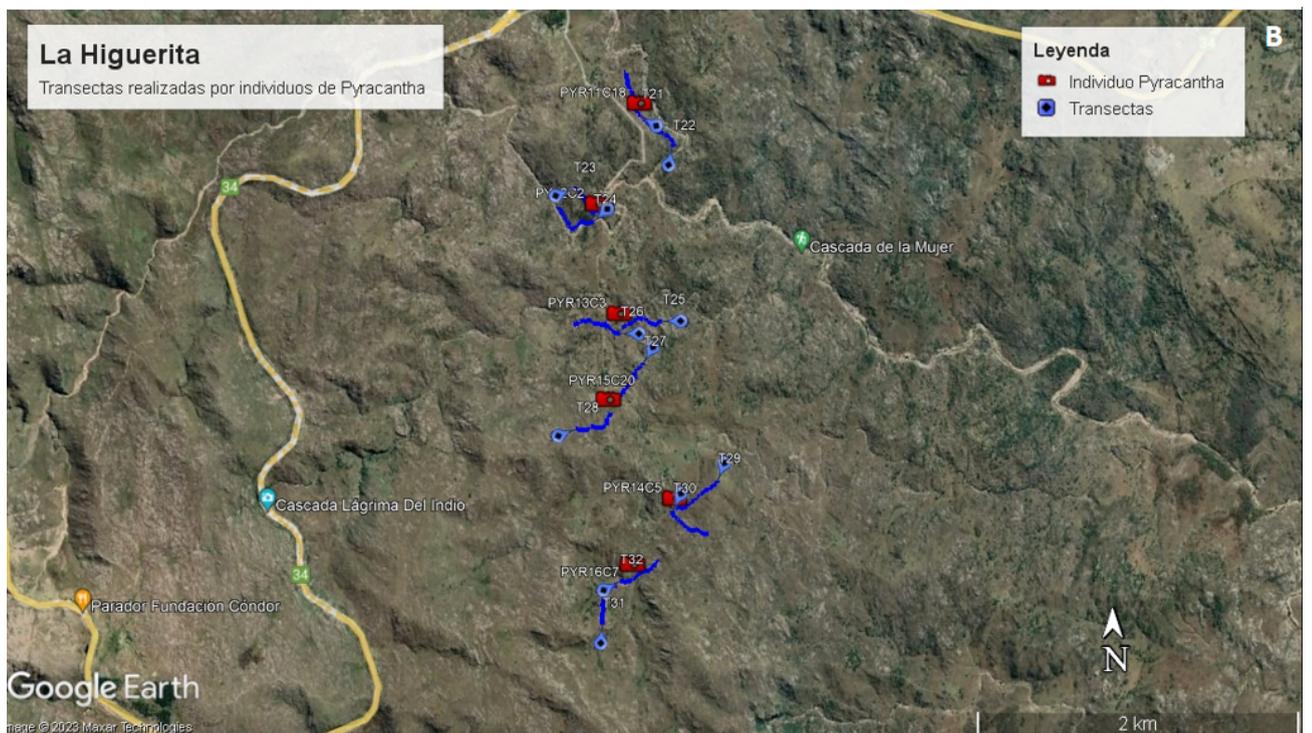
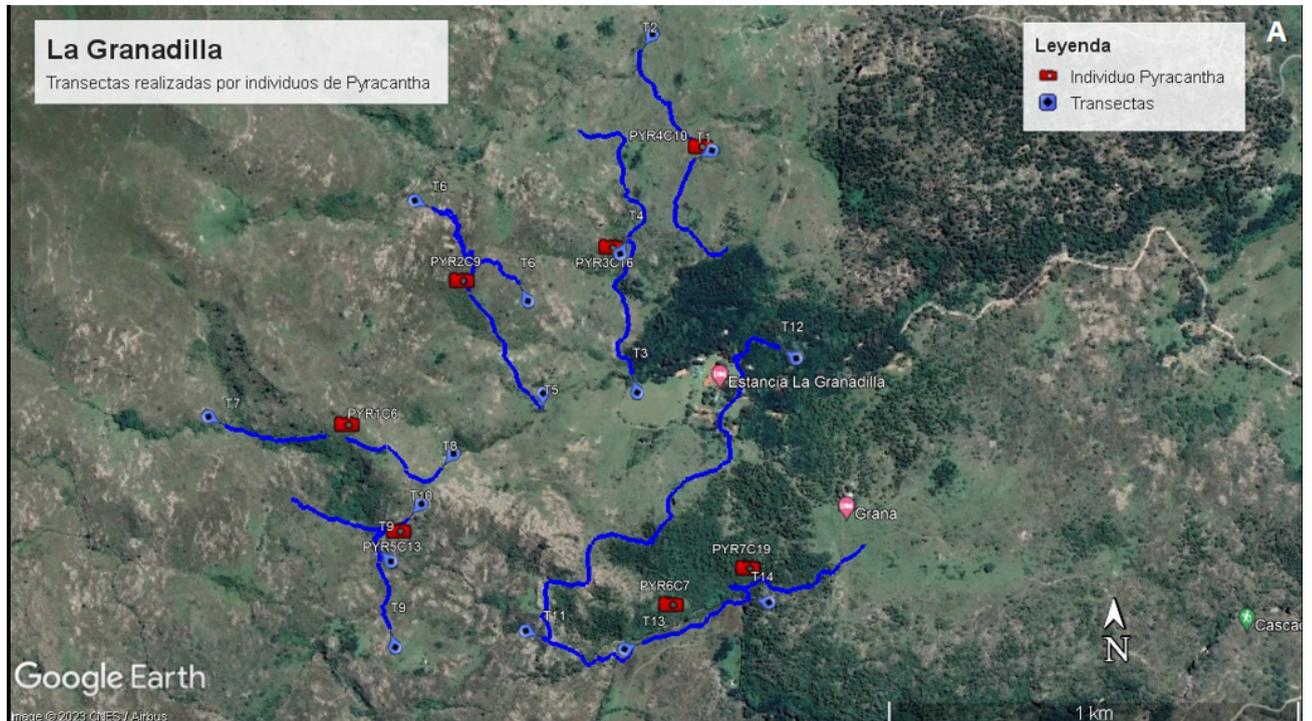
- NGUYEN, M. L. T. (2006) Flora of China Illustrations. Pittosporaceae through Connaraceae. *Economic Botany*, 60(9): 96-96.
- NÚÑEZ, M. B. & L. BOZZOLO (2006). Descripción de la dieta del zorro gris, *Pseudalopex griseus* (Canidae) (Gray, 1869), en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, San Luis, Argentina. *Gayana* 70(2): 163-167.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, P. R. MINCHIN, R. B. O'HARA, ... & M. J. OKSANEN (2013). Package 'vegan'. *Community ecology package* 2(9): 1-295.
- PAULUCCI, J. (2018). El ensamble de carnívoros medianos y pequeños de La Reserva de Recursos La Fidelidad (Chaco): Estado poblacional y su relación con variables ambientales [Tesis de grado]. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- PEREDO, A., D. MARTÍNEZ, J. RODRÍGUEZ-PÉREZ & D. GARCÍA (2013). Mammalian seed dispersal in Cantabrian woodland pastures: Network structure and response to forest loss. *Basic and Applied Ecology*, 14(5): 378–386.
- QUIROGA, V. A. (2013). Ecología y Conservación del yaguararé (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en el Chaco semiárido argentino: su relación con la disponibilidad de presas y la presencia humana en la región. [Tesis doctoral]. Universidad Nacional de Córdoba, pp 217.
- REY, P. J., & J. M. ALCANTARA (2000). Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology*, 88(4): 622-633.
- RICHARDSON, D. M., P. PYSEK, M. REJMANEK, M. G. BARBOUR, F. D. PANETTA & C. J. WEST (2000a). Naturalization and Invasion of Alien Plants: Concepts and Definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2): 93–107.
- RICHARDSON, D. M., N. ALLSOPP, C. M. D'ANTONIO, S. J. MILTON & M. REJMÁNEK. (2000b). Plant invasions-the role of mutualisms. *Biological reviews*, 75 (1): 65-93.
- RUMIZ, D. (2010). Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. En: WALLACE, R. B (eds) *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia* pp. 53-73.
- SAMUELS, I. A., & D. J. LEVEY (2005). Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask?. *Functional Ecology*, 19(2): 365-368.

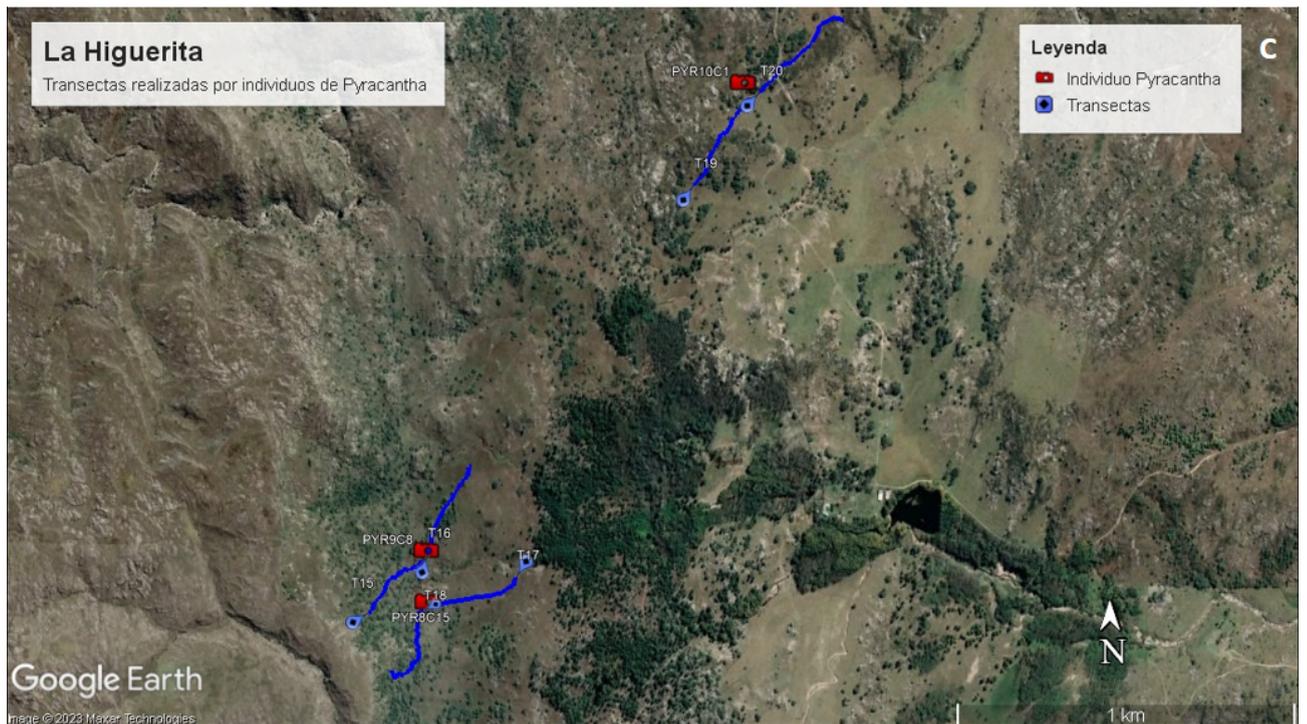
- SCHUPP, E. W. (1993). Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects Quantity, Quality and the Effectiveness of Seed Dispersal by Animals. *Vegetatio*, (107-108): 15–29.
- SCHUPP, E. W. (1995). Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Patterns of Plant Recruitment. *American Journal of Botany*, 82(3): 399–409.
- SCHUPP, E. W. & M. FUENTES (1995). Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience*, 2(3): 267-275.
- SCHUPP, E. W., P. JORDANO & J. M. GÓMEZ (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2): 333–353.
- SIMBERLOFF, D. & B. VON HOLLE (1999). Positive Interactions of Nonindigenous Species: Invasional Meltdown?. *Biological Invasions* 1: 21–32
- SIMIAN, D. (2021). Comparación de distintos componentes del nicho regenerativo entre cuatro especies leñosas invasoras de la familia Rosaceae que coexisten en el Chaco Serrano de Córdoba. [Tesis de grado]. Universidad Nacional de Córdoba.
- TECCO, P. A., D. E. GURVICH, S. DÍAZ, N. PÉREZ-HARGUINDEGUY & M. CABIDO (2006) Positive interaction between invasive plants: The influence of *Pyracantha angustifolia* on the recruitment of native and exotic woody species. *Austral Ecology* 31: 293–300.
- TECCO, P. A., S. DÍAZ, D. E. GURVICH, N. PÉREZ-HARGUINDEGUY, M. CABIDO & G. A. BERTONE (2007). Facilitation and interference underlying the association between the woody invaders *Pyracantha angustifolia* and *Ligustrum lucidum*. *Applied Vegetation Science* 10: 211-218.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, R. LEITE PITMAN, R. MARES & G. POWELL (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11(3): 169–178.
- TORRES, R. (2018). Orden Cetartiodactyla. En: TORRES, R. y D. TAMBURINI (eds.). *Mamíferos de Córdoba y su estado de conservación*, pp 310-326. Editorial de la UNC.
- TORRICO CHALABE, J. K. (2021). Aproximación etnobiológica a la invasión del jabalí (*Sus scrofa*) en las sierras del norte de Córdoba, Argentina. *Revista Etnobiología* 19 (2): 98-113.
- 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. & M. VERDÚ (2002). 22 A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. Seed dispersal and frugivory: *Ecology, evolution, and conservation*, 339-350.
- TRAVESET, A. & D. M. RICHARDSON (2020). Plant invasions: the role of biotic interactions, volumen 13. CABI.
- URREA-GALEANO, L. A., E. ANDRESEN & G. IBARRA-MANRÍQUEZ (2018). Importancia de las interacciones semilla-mamífero para *Heteroflorum* (Leguminosae), un género monoespecífico endémico de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 497-506.
- VAN LEEUWEN, C.H.A., N. VILLAR, I. MENDOZA SAGRERA, A. J. GREEN, E. S. BAKKER, M. B. SOONS, M. GALETTI, P. A. JANSEN, B. A. NOLET & L. SANTAMARÍA (2022). A seed dispersal effectiveness framework across the mutualism–antagonism continuum. *Oikos*, e 09254.
- VERDÚ, M., & A. TRAVESET (2005). Early Emergence Enhances Plant Fitness: A Phylogenetically Controlled Meta-Analysis. *Ecology*, 86(6): 1385–1394.
- VERGARA-TABARES D. L (2017). Interacciones entre aves frugívoras nativas y una planta exótica en el Chaco Serrano: consecuencia para las especies involucradas y el proceso de invasión. [Tesis doctoral]. Universidad Nacional de Córdoba.
- VERGARA-TABARES, D. L., M. TOLEDO, E. GARCÍA & S. L. PELUC (2018). Aliens will provide: avian responses to a new temporal resource offered by ornithocorous exotic shrubs. *Oecologia*, 188(1): 173-182.
- VIDAL, M., M. M. PIRES & P. GUIMARÃES J. R. (2013). Large vertebrates as the missing components of seed-dispersal networks. *Biological conservation*, 163: 42-48.
- WELANDER, J. (1995). Are wild boar a future threat to the Swedish flora?. *Journal of Mountain Ecology*, 3: 165-167.
- WENNY, D. G. (2001). Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3(1): 37-50.
- ZUUR, A. F., E. N. IENO, N. J. WALKER, A. A. SAVELIEV & G. M. SMITH (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. *Journal of Statistical Software*, 32 (1).

7. Anexo

Anexo 1: recorrido de las transectas realizadas en el muestreo sistemático de búsqueda de heces.





Anexo 1: Mapas de los sitios de estudio donde se pueden ver en rojo la ubicación de los individuos focales de *Pyracantha* spp donde se colocaron las cámaras trampa y en azul el recorrido de las transectas realizadas para cada árbol. A) Estancia La Granadilla; B) Estancia La Higuera 1 y C) Estancia La Higuera 2.