

# Efectividad cualitativa del ganado caprino en la dispersión de especies de frutos secos y carnosos

J. M. Mancilla-Leytón<sup>1,\*</sup>, R. Fernandez-Alés<sup>2</sup>, Á. Martín Vicente<sup>2</sup>

(1) Departamento de Biología de la Conservación, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Américo Vespucio, s/n, Sevilla, España.

(2) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla, Apdo. 1095, 41080 Sevilla, España.

\* Autor de correspondencia: J.M. Mancilla-Leytón [[jmancilla@ebd.csic.es](mailto:jmancilla@ebd.csic.es)]

> Recibido el 16 de febrero de 2015 - Aceptado el 05 de septiembre de 2015

**Mancilla-Leytón, J.M., Fernandez-Alés, R., Martín Vicente, Á. 2015. Efectividad cualitativa del ganado caprino en la dispersión de especies de frutos secos y carnosos. *Ecosistemas* 24(3): 22-27. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.04**

En este trabajo, se ha evaluado la capacidad de dispersión endozoócora del ganado caprino (raza Payoya) de ocho especies de matorral mediterráneo: *Cistus salviifolius*, *C. libanotis*, *Halimum halimifolium*, *H. calycinum*, *Myrtus communis*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus* y *Rhamnus lycioides*. Frutos de estas especies fueron ofrecidos a seis cabras estabuladas individualmente. Tras la ingestión, se procedió a recoger las heces a intervalos de 24 horas. En las heces recuperadas, se determinó el porcentaje de pérdida de semillas (masticación y digestión), distribución de la recuperación de las semillas en el tiempo y la eficacia germinativa tras el paso por el tracto digestivo. Menos del 30% de las semillas ingeridas fueron recuperadas, con diferencias significativas entre las especies. *C. salviifolius* presentó el mayor porcentaje de recuperación (casi 30%) y *P. lentiscus* el menor (0%). Esta tasa de recuperación estuvo significativamente relacionada positivamente con la dureza de las semillas. En la mayoría de las especies, la máxima tasa de recuperación se dio entre las 24-72 horas tras la ingestión. El paso por el intestino de las cabras aumentó significativamente la germinación de *C. salviifolius*, *H. halimifolium*, *H. calycinum* y *P. angustifolia*. Los resultados de este estudio pusieron de manifiesto que el ganado caprino puede favorecer la dispersión de la mayoría de las semillas de especies cistáceas estudiadas e inhibir la dispersión de semillas de frutos carnosos. El conocimiento de los mecanismos de dispersión por ungulados generalistas son aspectos importantes a tener en cuenta en los planes de gestión, restauración y conservación de los ecosistemas Mediterráneos.

**Palabras claves:** cistáceas, dispersión endozoocora, frutos carnosos, germinación, Doñana.

**Mancilla-Leytón, J.M., Fernandez-Alés, R., Martín Vicente, Á. 2015. Seed dispersal effectiveness of shrubs by goat. *Ecosistemas* 24(3): 22-27. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.04**

We evaluated the role of domestic goats as seed dispersers of eight representative Mediterranean shrub species (*Cistus salviifolius*, *C. libanotis*, *Halimum halimifolium*, *H. calycinum*, *Myrtus communis*, *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Rhamnus lycioides*). Six female goats of similar size and age were fed with fruits of study species. Following fruits ingestion by goats, total faeces were collected at 24-h intervals. The seeds retrieved were tested for germination and viability, along with seeds not eaten by the goats. Less than 30% of the seeds eaten were retrieved from the dung, with significant differences between species. *C. salviifolius* showing the maximum recovery percentage (30%), and *P. lentiscus* the minimum (0%). Seed recovery was significantly related to seed hardness. In most species, the maximum amount of seeds recovered occurred 24-72 h after ingestion. The passage through the goat gut significantly increased seed germination in *C. salviifolius*, *H. halimifolium*, *H. calycinum* and *P. angustifolia*. The results of this study show that goats can potentially favour (Cistaceae) or inhibit (fleshy fruits) seed dispersal of browsed Mediterranean shrub species. Therefore, these results should be considered when developing conservation and restoration plans of natural vegetation in Mediterranean areas.

**Key words:** Cistaceae, endozoochorous, fleshy fruits, germination, Doñana

## Introducción

A pesar de la histórica polémica sobre el uso de la vegetación por el ganado doméstico (sobrepastoreo, desertización, contribución al cambio climático, cambios en la biodiversidad, etc.; Dregne y Willis 1983; Livingstone 1991; Alados et al. 2003; Goel et al. 2008), los herbívoros domésticos, especialmente los rumiantes, han jugado un importante papel en la génesis y mantenimiento de los paisajes mediterráneos (Emanuelsson 2009). Hoy por hoy, existe un gran interés ecológico por el ganado doméstico como estabilizadores de los ecosistemas que pastan; su uso como herramienta para la conservación de estos ecosistemas, en muchos casos, es más importante que su uso para la producción de leche y carne (Rigueiro-Rodríguez et al. 2005). Cuando se maneja adecuadamente, el ganado puede desarrollar un importante papel en la silvicultura preventiva, aclara-

rando el monte y minimizando el riesgo de incendios forestales (Tsiouvaras et al. 1989; Magadlela et al. 1995; Torrano y Valderrabago 2005; Ruiz-Mirazo et al. 2011; Mancilla-Leytón et al. 2013).

Recientemente, dentro de esta interacción planta-ungulado, se ha dado mucha importancia al rol de los herbívoros como dispersores endozoócoros de semillas. Los hábitos de alimentación y preferencias alimenticias de las cabras silvestres y domésticas son muy similares (Aldezabal y Garin 2000). Además del material foliar y renuevos, las flores y los frutos de matorral son consumidos por el ganado durante el pastoreo. Varios estudios han mostrado altas frecuencias de aparición de semillas, aparentemente viables, en los excrementos de grandes herbívoros silvestres y domésticos (Pakeman et al. 2002; Myers et al. 2004; Manzano et al. 2005; De la Vega y Godínez-Álvarez 2010; Kuiters y Huiskes 2010). Como consumidoras de frutos, las cabras pueden actuar como disperso-

ras de semillas pero también como predatoras. En este sentido, la ganadería doméstica podría desempeñar un papel similar como dispersores de semillas equivalente al de los mamíferos herbívoros actuales o extintos (Janzen y Martin 1982; Martin y Klein 1984; Janzen 1986; Skape 1991; Tiffney 2004; Hansen 2008).

A pesar de la importancia del ganado caprino como ramoneador de matorrales mediterráneos, se ha prestado poca atención a su papel como dispersor o depredador de las semillas de las especies que pastan (Aldezabal y Garín 2000), y por lo tanto, en su persistencia a largo plazo. Ser un buen "agente dispersor" concierne distintas etapas de la interacción ungulado-planta, desde el consumo de las semillas hasta el momento y lugar donde son depositadas en condiciones de germinar, emerger plántulas y establecerse (Schupp et al. 2010). Las ventajas y los inconvenientes de la endozoocoria se relacionan con el tipo de digestión de los animales, el tiempo de retención en el tracto digestivo, el tamaño de las semillas y la dureza de las cubiertas seminales (Janzen 1981; 1984).

Por ello, el objetivo general de este estudio fue evaluar varios aspectos cualitativos de la efectividad de la dispersión (*sensu* Schupp et al. 2010) por cabras domésticas. En concreto, estimamos 1) la capacidad de paso por el tracto digestivo del ganado caprino de ocho semillas de matorrales mediterráneos (cuatro de frutos carnosos y cuatro de frutos secos). Es esperable que las especies de frutos carnosos (con semillas de mayor tamaño y menor dureza) estén peor adaptadas a la dispersión por herbívoros, y por lo tanto, presenten menor tasa de recuperación que las especies de frutos secos. También estimamos 2) el tiempo de retención en el tracto digestivo y las características de las semillas que influyen en su recuperación, y 3) la viabilidad y germinación de las semillas ingeridas.

## Material y métodos

Los frutos de ocho especies arbustivas representativas del matorral mediterráneo (cuatro especies cistáceas de frutos secos: *Cistus salvifolius* L., *C. libanotis* L., *Halimum calycinum* L. y *H. halimifolium* L., y cuatro especies de frutos carnosos: *Myrtus communis* L., *Phillyrea angustifolia* L., *Pistacia lentiscus* L., y *Rhamnus lycioides* L.) fueron recolectados en el sotobosque de un pinar de *Pinus pinea* situado en el Espacio Natural de Doñana (37° 14' N, 6° 20' W, SO España), donde estas especies son muy comunes.

Los frutos maduros fueron recolectados de veinticinco individuos elegidos aleatoriamente de cada especie. Éstos fueron almacenados en el laboratorio hasta el comienzo del estudio. Con el fin de estimar el número de semillas ingeridas por cada cabra, el número de semillas medio por fruto fue estimado en 100 frutos de cada especie. Las características biométricas de las semillas de cada especie (longitud, volumen y resistencia a la rotura) fueron medidas en 100 semillas.

Para evaluar la recuperación de las semillas de estas especies tras la ingestión, se seleccionaron seis cabras domésticas, hembras adultas no gestantes, de raza Payoya (de similar peso y edad, 40 kg y 3 años). Las cabras fueron estabuladas individualmente en jaulas metabólicas, provistas de un sistema de recolección de heces. Tras un periodo de adaptación de 7 días, se les suministraron los frutos de la especie de estudio. Los frutos maduros e intactos de cada una de las especies (25 frutos de *C. salvifolius*, 85 de *C. libanotis*, 170 de *H. calycinum*, 50 de *H. halimifolium*, 145 de *Myrtus communis* y 1000 frutos de *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus* y *Rhamnus lycioides*, lo que representó 1000 semillas aproximadamente de cada especie) fueron ofrecidos independientemente a cada cabra, mezclados con 250 g de pienso para facilitar la ingestión. Para cada una de las especies, las cabras consumieron la totalidad de los frutos ofrecidos. Tras el consumo, y durante el tiempo que duró la experimentación, los animales tuvieron acceso a heno de alfalfa y agua *ad libitum*. Los excrementos de cada una de las cabras fueron recogidos a intervalos de 24 horas durante cuatro días, transportados al laboratorio y secados a temperatura ambiente en una campana con gel de sílice durante 72 horas. Posteriormente, las heces fueron disgregadas para facilitar la búsqueda de semillas.

La germinación de las semillas recuperadas fue comparada con la germinación de las semillas no digeridas (semillas control). Sólo las semillas recuperadas que no presentaron ningún daño externo, bajo examen a la lupa, fueron usadas para evaluar su germinación. La germinación fue evaluada en los intervalos de mayor tasa de recuperación. Las semillas fueron clasificadas en tres categorías: i) semillas intactas no ingeridas (control); ii) semillas recuperadas entre 24-48 horas tras la ingestión (24-48 h); y iii) semillas recuperadas en el intervalo entre las 48 y las 72 horas tras la ingestión (48-72 h). Debido a limitaciones en el número de semillas recuperadas, en el caso de *C. libanotis* sólo se evaluó la germinación de las semillas recuperadas a las 24-48 h, y en *M. communis*, *P. angustifolia* y *R. lycioides*, las semillas recuperadas a las 24-48 y 48-72 h se mezclaron creando una nueva clase (24-72 h).

Las semillas fueron desinfectadas por inmersión en una solución de hipoclorito de sodio al 1% durante 2 minutos y posteriormente enjuagadas con agua destilada estéril (10 min). Posteriormente, 80 semillas recuperadas de cada especie e intervalo de recuperación (20 semillas x 4 réplicas) fueron colocadas en placas de Petri. Las placas, una vez hidratadas (3 ml de agua destilada) y cerradas con parafina, fueron colocadas en un germinador (ASL Aparatos Científicos M-92004, Madrid, España) con un fotoperiodo de 16 horas de luz (25 °C, 35 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 400-700 nm) y 8 horas de oscuridad (12 °C), durante un tiempo total de 60 días. Las placas fueron inspeccionadas diariamente y las semillas germinadas contadas y apartadas. Así mismo, se revisaron también los niveles de agua y, en aquellos casos en que fue necesario, se ajustó con agua destilada. Se consideró que la semilla había germinado cuando su radícula había emergido (1-2 mm). Del mismo modo, para testar las semillas control, se colocaron, para cada especie, cuatro réplicas con 20 semillas/placa que no sufrieron el paso por el tracto digestivo. Por último, se determinó la germinación final y tiempo medio de germinación (TMG). Este último métrico fue calculado según Brenchley y Probert (1998):  $TMG = \sum_j (n_j \times d_j) / N$ , donde  $n$  es el número de semillas germinadas en el día  $i$ ,  $d$  es el período de incubación en días y  $N$  es el número total de semillas germinadas en el tratamiento.

En cada tratamiento, para determinar la viabilidad del embrión de las semillas que no germinaron, se realizó la prueba de Tetrazolio (Mackay 1972). Las semillas se mantuvieron en agua durante 16 horas a una temperatura constante de 25 °C. Posteriormente fueron sumergidas en una solución acuosa al 1% de cloruro de 2,3,5-trifenil-tetrazolio, pH 7, en oscuridad durante 24 horas a una temperatura constante de 25 °C. Tras esto, las semillas fueron diseccionadas longitudinalmente y se observó el embrión a través de un lupa (Bradbeer 1998). De acuerdo a la viabilidad de la semilla, esta se coloreaba en diferentes grados o zonas, o no se coloreaba, según esa semilla tenga tejidos sanos, débiles y/o enfermos y muertos.

Las diferencias entre especies en el número total de semillas recuperadas en las heces de las cabras, patrón de recuperación en los diferentes tiempos, TMG, la viabilidad y la tasa de germinación de las semillas fueron evaluadas estadísticamente mediante análisis de la varianza. La normalidad de los datos se comprobó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov. Las diferencias entre medias se obtuvieron mediante el test de Tukey. Las comparaciones a pares se realizaron con la prueba  $t$  de Student. El software estadístico utilizado para estos análisis fue IBM-SPSS ver. 22.00 para Windows (SPSS Inc., Chicago, IL, Estados Unidos).

## Resultados

La **tabla 1** muestra las características de las semillas de las especies de estudio. El número de semillas por fruto varió entre especie: las especies de frutos secos presentaron una mayor relación de semillas por fruto y, por lo general, semillas más pequeñas y duras que las semillas de fruto carnoso (**Tabla 1**).

El porcentaje total de semillas recuperadas estuvo por debajo del 30% del total de las semillas consumidas y varió de una especie a otra (**Fig. 1**). La tasa media de recuperación de las semillas de cistáceas (frutos secos) se situó en torno al 15%, mientras que la

recuperación media de las semillas de frutos carnosos fue mucho menor, en torno al 3%. *C. salviifolius* presentó la mayor tasa de recuperación total (28.04%), seguido de *H. halimifolium* (16.26%), y *R. lycioides* y *C. libanotis* la menor (<3%;  $F = 273.94$ ;  $P \leq 0.001$ , Fig. 1). En el caso de *P. lentiscus* no se recuperaron semillas. El porcentaje de recuperación de las semillas varió en cada intervalo de tiempo, mostrando, en la mayoría de las especies, los mayores valores de recuperación entre las 24-48 y 48-72 horas tras la ingestión (Fig. 1). Pocas semillas fueron recuperadas después de las 72 horas (sólo en algunas especies de frutos secos, Fig. 1).

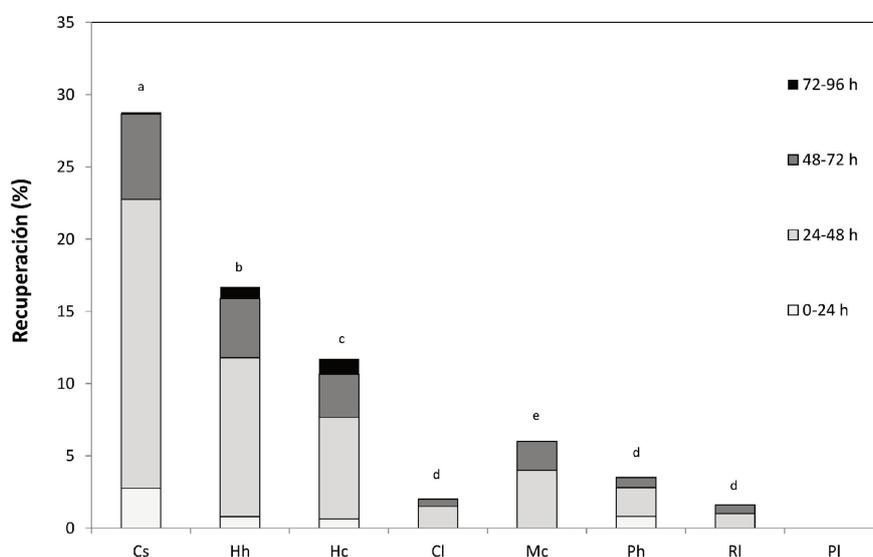
Con la finalidad de evaluar si la recuperación de las semillas ingeridas se relacionaba o no con las características de las semillas (longitud, volumen y dureza), se realizó un análisis de regresión múltiple. El análisis de regresión múltiple puso de manifiesto que, para las semillas estudiadas, la tasa de recuperación estuvo positivamente relacionada con la dureza de las mismas [ $r^2 = 0.67$ ; % de recuperación =  $-13.15 + (1.35 * \text{dureza})$ ].

El paso por el tracto digestivo de las cabras incrementó significativamente la germinación de las semillas cistáceas: *C. salviifolius* ( $F = 201.91$ ,  $P \leq 0.001$ ), *H. halimifolium* ( $F = 207.57$ ,  $P \leq 0.001$ ), *H. calycinum* ( $F = 94.96$ ,  $P \leq 0.001$ ), manifestando este incremento

aquellas semillas que permanecieron más tiempo en el intestino (Tabla. 2). En el caso de las especies de fruto carnoso, las semillas ingeridas de *M. communis* y *C. libanotis* mostraron una reducción significativa en su tasa de germinación con respecto a las semillas no ingeridas (p.ej., 90% y 92%,  $F = 20.37$  y  $F = 17.39$ ,  $P \leq 0.001$ , respectivamente). Sólo las semillas ingeridas de *P. angustifolia* vieron incrementada su germinación ( $F = 21.06$ ,  $P \leq 0.001$ ) (Tabla. 2). Las semillas recuperadas de *R. lycioides* no germinaron.

Así mismo, el paso por el tracto digestivo afectó el TMG de las semillas de algunas de las especies: disminuyó significativamente en las semillas ingeridas de *C. salviifolius* ( $19 \pm 2$  días,  $F = 44.31$ ,  $P \leq 0.001$ ) y *H. calycinum* ( $20 \pm 2$  días,  $F = 26.87$ ,  $P \leq 0.001$ ) frente a las semillas no ingeridas ( $34 \pm 4$  y  $31 \pm 3$  días, respectivamente). En el resto de las especies, el TMG no estuvo afectado por la ingestión.

Por último, la viabilidad de las semillas ingeridas de *C. libanotis*, *M. communis*, *P. angustifolia* y *R. lycioides* fue significativamente menor (30, 25, 32 y 54%, respectivamente) con respecto a las semillas no ingeridas ( $F \geq 32.54$ ,  $P \leq 0.001$ ; Tabla 2). En el resto de especies, no se encontraron diferencias significativas entre las semillas ingeridas y no ingeridas.



**Figura 1.** Tasa de recuperación (%) de las semillas de cada una de las especies de estudio en cada intervalo de muestreo. *Cistus salviifolius* (Cs), *C. libanotis* (Cl), *Halimium halimifolium* (Hh), *H. calycinum* (Hc), *Myrtus communis* (Mc), *Phillyrea angustifolia* (Ph), y *Rhamnus lycioides* (Rl). Media ( $n = 6$ ). Letras diferentes indican diferencias significativas en la tasa total de recuperación ( $p \leq 0.005$ ). Nótese que no se recuperó ninguna semillas de *Pistacia lentiscus* (Pl).

**Figure 1.** Percentage of seeds retrieved from goat faeces after consumption in each species studied. *Cistus salviifolius* (Cs), *C. libanotis* (Cl), *Halimium halimifolium* (Hh), *H. calycinum* (Hc), *Myrtus communis* (Mc), *Phillyrea angustifolia* (Ph), and *Rhamnus lycioides* (Rl). Media ( $n = 6$ ). Different letters indicate significant differences among species in the total number of seeds retrieved ( $p \leq 0.005$ ). No seeds of *P. lentiscus* were retrieved.

**Tabla 1.** Número medio de semillas por fruto y características de las semillas de las distintas especies de estudio ( $n=100$ ). Media  $\pm$  E.S.

**Table 1.** Number of seed per fruit and seed biometric characteristics in each species studied ( $n=100$ ). Mean  $\pm$  S.E.

Especies	Nº semillas/ fruto	Longitud (mm)	Volumen (mm <sup>3</sup> )	Dureza (Newton)
<i>Cistus salviifolius</i>	41 $\pm$ 6	1.52 $\pm$ 0.04	1.04 $\pm$ 0.09	21.92 $\pm$ 1.59
<i>Cistus libanotis</i>	12 $\pm$ 2	2.34 $\pm$ 0.05	1.49 $\pm$ 0.12	10.95 $\pm$ 0.97
<i>Halimium calycinum</i>	6 $\pm$ 1	1.99 $\pm$ 0.08	1.23 $\pm$ 0.04	20.87 $\pm$ 1.37
<i>Halimium halimifolium</i>	20 $\pm$ 3	1.33 $\pm$ 0.04	0.68 $\pm$ 0.04	23.91 $\pm$ 2.24
<i>Myrtus communis</i>	7 $\pm$ 1	3.51 $\pm$ 0.06	13.05 $\pm$ 1.14	17.36 $\pm$ 2.41
<i>Phillyrea angustifolia</i>	1	4.70 $\pm$ 0.03	22.08 $\pm$ 2.34	16.13 $\pm$ 0.58
<i>Pistacia lentiscus</i>	1	4.09 $\pm$ 0.02	35.27 $\pm$ 2.47	9.89 $\pm$ 2.14
<i>Rhamnus lycioides</i>	1	4.51 $\pm$ 0.03	11.80 $\pm$ 0.84	7.66 $\pm$ 0.29

**Tabla 2.** Tasa de germinación (%) y viabilidad (%) de las semillas control y semillas recuperadas desde las heces en los intervalos de muestreo. En el caso de *C. libanotis* sólo se evaluó la germinación de las semillas recuperadas a las 24-48 h. Las semillas recuperadas de *M. communis*, *P. angustifolia* y *R. lycioides* a las 24-48 y 48-72 h se mezclaron creando una nueva clase (24-72 h). *Cistus salviifolius* (Cs), *C. libanotis* (Cl), *Halimum halimifolium* (Hh), *H. calycinum* (Hc), *Myrtus communis* (Mc), *Phillyrea angustifolia* (Ph), *Pistacia lentiscus* (Pl) y *Rhamnus lycioides* (Rl). Media  $\pm$  E.S (n=4).

**Table 2.** Percentage of germination and viable seeds in seeds control and retrieved from goat pellets after ingestion. In case of *C. libanotis*, seeds retrieved from faeces between 24-48h were only evaluated. The seeds of *M. communis*, *P. Angustifolia* and *R. lycioides* retrieved from faeces between 24-48 and 48-72 h after ingestion were pooled, and a new category was created (24-72 h). *Cistus salviifolius* (Cs), *C. libanotis* (Cl), *Halimum halimifolium* (Hh), *H. calycinum* (Hc), *Myrtus communis* (Mc), *Phillyrea angustifolia* (Ph), *Pistacia lentiscus* (Pl) and *Rhamnus lycioides* (Rl). Mean  $\pm$  E.S (n=4).

	Control		24-48		48-72		24-72	
	Germinación	Viabilidad	Germinación	Viabilidad	Germinación	Viabilidad	Germinación	Viabilidad
Cs	4 $\pm$ 1	95 $\pm$ 2	19 $\pm$ 2	91 $\pm$ 3	28 $\pm$ 3	93 $\pm$ 2		
Hh	3 $\pm$ 1	94 $\pm$ 3	9 $\pm$ 1	90 $\pm$ 3	17 $\pm$ 2	92 $\pm$ 3		
Hc	9 $\pm$ 2	99 $\pm$ 2	17 $\pm$ 2	94 $\pm$ 4	24 $\pm$ 2	96 $\pm$ 3		
Cl	12 $\pm$ 3	24 $\pm$ 2	1 $\pm$ 1	7 $\pm$ 1				
Mc	54 $\pm$ 5	75 $\pm$ 3					6 $\pm$ 1	19 $\pm$ 2
Ph	1 $\pm$ 1	94 $\pm$ 2					12 $\pm$ 2	30 $\pm$ 3
Rl	7 $\pm$ 1	89 $\pm$ 2					--	48 $\pm$ 4
Pl	42 $\pm$ 2	60 $\pm$ 3						

## Discusión

Los resultados encontrados en este estudio sugieren que la mayoría de las semillas de especies cistáceas estudiadas (más pequeñas y duras) resistieron mejor el paso a través del tracto digestivo del ganado caprino que las semillas de frutos carnosos (más grandes y blandas), probablemente porque éstas últimas están adaptadas a la dispersión por aves. Se pone de manifiesto, por tanto, que el ganado caprino, al igual que otros ungulados silvestres y domésticos (Malo y Suarez 1995, 1998; Castro y Robles, 2003; Ramos et al. 2006; Perea et al. 2013), puede comportarse como dispersor efectivo de las especies de fruto seco estudiadas y mayormente como depredador de las semillas de frutos carnosos estudiados.

Por lo general, el porcentaje de destrucción de semillas es directamente proporcional al tamaño de la semilla e inversamente proporcional a la dureza de sus cubiertas (Russi et al. 1992). La dispersión de las especies de frutos carnosos por aves ha recibido mucha atención, pero poco se sabe acerca de la dispersión por ungulados. El paso a través del aparato digestivo de las aves tiende a ser más suave y las semillas suelen presentar tasas de recuperación superiores y tiempos de paso más rápido (Traveset et al. 2007). Los procesos de masticación y rumiado provocaron una alta destrucción de las semillas de mayor tamaño (>2 mm de longitud, **Tabla 1** y **fig. 1**).

Las cistáceas, son especies colonizadoras que se caracterizan por producir muchas semillas que permanecen en el banco de semillas por muchos años, lo cual requiere una gran dureza seminal. El carácter pirófito de muchas cistáceas se relaciona también con la dureza de las cubiertas de sus semillas, lo que les permite germinar cuando las condiciones son adecuadas (Thanos et al. 1992). Aunque el consumo por ungulados no sea el principal motivo de la dureza de estas semillas, los resultados mostrados pusieron de manifiesto que, en las especies de estudio, la dispersión endozoócora estuvo relacionada con la dureza de sus semillas. Mientras que su pequeño tamaño, probablemente, facilita que las semillas "escapen" a la masticación y rumiado (Malo y Suárez 1998), la dureza permite que "resistan" a la digestión. A pesar de que ambos rasgos de las semillas pueden ser críticos, en nuestro estudio, sólo fue la dureza de las semillas la que estuvo significativamente relacionada con su tasa de recuperación.

Las interacciones entre plantas y sus dispersantes están típicamente caracterizadas tanto por costes como por beneficios (p.ej. Fedriani y Delibes 2011; Perea et al. 2013). Esta tendencia general también pareció cumplirse en este estudio. Aunque el coste del paso por el tracto intestinal fue indudablemente alto, un número conside-

rable de semillas de cistáceas fueron capaces de pasar y posteriormente germinar, con tasas significativamente mayores a las semillas no ingeridas (p.ej. *C. salviifolius*, *H. halimifolium*, *H. calycinum*). Muchos estudios ligan la rotura de la latencia de las semillas de cistáceas al fuego, la escarificación o la digestión de herbívoros (p.ej. Thanos et al. 1992; Delgado et al. 2001; Pérez-Fernández et al. 2003). A pesar de la baja tasa de recuperación de las semillas de *P. angustifolia*, la mejora registrada en la germinación de estas semillas tras la ingestión (especies que suelen ser dispersadas por aves, Herrera 1992) fue muy notable. Estas semillas muestran una latencia primaria (latencia física) impuesta por un tegumento duro, así que diversos tratamientos de pre-germinación han sido sugerido para promover la germinación de esta especie (Takos y Eftimiou 2003).

Cuando consideramos tanto la tasa de recuperación como la germinación (efecto global), los resultados respecto al efecto neto de la ingestión por ganado caprino contrastan con lo anteriormente expuesto. Por ejemplo, estos resultados más globales muestran que la ingesta de las semillas de frutos carnosos disminuyó notablemente su germinación (80-90 %) cuando lo comparamos con los valores de las semillas no ingeridas. Con respecto a las cistáceas, sólo las semillas ingeridas de *C. salviifolius* mostraron un balance positivo (incremento del 36 % de la germinación con respecto a semillas no ingeridas). No obstante, estos resultados más globales no consideran los probables beneficios de la dispersión relacionados con el movimiento (salida del entorno materno, colonización de hábitats vacantes, flujo génico, etc.), los cuales son críticos en muchos sistemas (p.ej. Fedriani y Delibes 2011).

Por otra parte, el reparto secuencial de los tiempos de liberación de las semillas puede garantizar la dispersión a zonas diferentes y distantes del lugar de consumo. En base a los relativamente largos tiempos de retención detectados, es probable la diseminación de las semillas consumidas hasta lugares alejados del sitio de consumo, contribuyendo así a la dispersión de larga distancia de estas especies. La dispersión de las semillas puede ser importante en rebaños de caprinos manejados en extensivo o semiextensivo, ya que pueden desplazarse largas distancias (15-30 km/día de media; Manzano et al. 2005). Por otra parte, el material fecal puede proporcionar un microambiente propicio para la germinación, confiriéndole un mayor vigor a las plántulas gracias a la disponibilidad de nutrientes (N, P y C orgánico), teniendo un efecto de fertilización en el suelo y en la plántulas (Malo et al. 2000; Traveset et al. 2007; Mancilla-Leytón et al. 2012). No obstante, el material fecal también podría dificultar la emergencia de las plántulas, si bien algunos "dispersores secundarios" (coleópteros coprófagos) paliar dicho coste de la dispersión por ganado caprino (Mancilla-Leytón et al. 2012).

Los resultados de este estudio evidencian que el ganado doméstico no solo rinde beneficios socio-económicos sino que también puede ofrecer beneficios medioambientales. De manera general, se presupone que el ganado caprino tiene un efecto negativo sobre la vegetación natural (Dregne y Willis 1983; Mace 1991; Alados et al. 2003). Sin embargo, definiendo y aplicando cargas ganaderas adecuadas, el efecto sobre la vegetación no tiene por qué ser necesariamente dañino, sino todo lo contrario (Rosa García et al. 2012). El consumo de frutos de especies leñosas de matorral por el ganado caprino puede favorecer la dispersión de la mayoría de las semillas de especies cistáceas estudiadas e inhibir la dispersión de semillas de frutos carnosos, generalmente dispersadas por frugívoros especializados. La dureza de la cubierta de las semillas de cistáceas parece ser el mecanismo regulador que favoreció la supervivencia de éstas por el tracto digestivo de las cabras, con el consiguiente aumento de la germinación.

Uno de los problemas más importantes en la conservación de los paisajes en el sur-oeste español y europeo esta derivado de la fragmentación de los hábitats (Fernández-Ales et al. 1992). Por ello, es importante tener en cuenta el papel potencial que los ungulados pueden tener en estos corredores ecológicos dinámicos a diferentes escalas espaciales. La conservación del monte mediterráneo está estrechamente vinculado con el mantenimiento de un pastoreo apropiado (Aldezabal y Garin 2000; Concepción et al. 2008). La relación existente entre el cese o declive paulatino del pastoreo y la pérdida de diversidad vegetal en las comunidades pastoreadas ha sido ampliamente debatido y estudiado (Nikolov et al. 2011; Rosa García et al. 2012; Mancilla-Leytón et al. 2014). Aunque futuros estudio en la interacción planta-ungulado doméstico son necesarios (p.ej., emergencia desde las heces, lugar de deposición de las heces, etc.), el conocimiento de los mecanismos de dispersión endozoocora y la capacidad potencial de dispersión de semillas por ungulados generalistas, son aspectos importantes para establecer objetivos realistas en los planes de gestión, restauración y conservación de la vegetación natural de los ecosistemas Mediterráneos.

## Agradecimientos

Los autores agradecen a D. José Ardila y Dehesa de Gatos S.A. su ayuda y colaboración. Nuestro especial agradecimiento a Carlos Corrochano por su apoyo y dedicación en el procesamiento de las muestras en el campo y laboratorio, así como a Jose María Fedriani y a dos revisores anónimos por sus comentarios que han mejorado la primera versión de este manuscrito. El estudio fue financiado por la Consejería de Medio Ambiente (OG-052/07/, Junta de Andalucía). J.M. Mancilla-Leytón agradece al Ministerio de Economía y Competitividad el Contrato de Formación Posdoctoral Juan de la Cierva 2013 (FPDI-2013-16135).

## Referencias

- Alados, C.L., Pueyo, Y., Giner, M.L., Navarro, T., Escos, J., Barroso, F., Cabezudo, B., Emlen, J.M. 2003. Quantitative characterization of the regressive ecological succession by fractal analysis of plant spatial patterns. *Ecological Modelling* 163: 1–17.
- Aldezabal, A., Garin, I. 2000. Browsing preference of feral goats (*Capra hircus* L.) in a Mediterranean mountain scrubland. *Journal of Arid Environments* 44:133-142.
- Bradbeer, J.W. 1998. *Seed dormancy and germination*. Chapman Hall, New York, Estados Unidos.
- Brenchley, J.L., Probert, R.J. 1998. Seed germination responses to some environmental factors in the seagrass *Zostera capricorni* from eastern Australia. *Aquatic Botany* 62: 177-188.
- Castro, J., Robles, A.B. 2003. Dispersión endozoocora por ganado ovino de las semillas de seis especies de cistáceas. En: Robles, A.B., Ramos Font, M<sup>a</sup>.E., Morales, M<sup>a</sup>. C., de Simón, E., González-Rebollar, J.L., Boza, J. (eds.). *Pastos, desarrollo y conservación*, pp. 645-650. Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, Sevilla, España.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Baquero, R.A. 2008. Effects of landscape complexity on the ecological effectiveness of agri-environment schemes. *Landscape Ecology* 23: 135-148.
- De la Vega, G.S., Godínez-Álvarez, H. 2010. Effect of gut passage and dung on seed germination and seedling growth: donkeys and a multipurpose mesquite from a Mexican inter-tropical desert. *Journal of Arid Environments* 74: 521-524.
- Delgado, J.A., Serrano, J.M., López, F. and Acosta, F.J., 2001. Heat shock, mass-dependent germination, and seed yield as related components of fitness in *Cistus ladanifer*. *Environmental Experimental Botany* 46, 11-20.
- Dregne, H.E., Willis, W.O. 1983. *Dryland agriculture*. En: Agronomy No. 23. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison, WI, Estados Unidos. 622 p.
- Emanuelsson, U. 2009. *The rural landscapes of Europe: how man has shaped European nature*. Swedish Research Council Formas, Värnamo, Suecia.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2011. Dangerous liaisons disperse the Mediterranean dwarf palm: defensive flesh-pulp role against seed predators. *Ecology* 92, 304-312
- Fernández-Ales, R., Martín, A., Ortega, F., Ales, E.E. 1992. Recent changes in landscape structure and function in a Mediterranean region of SW Spain (1950–1984). *Landscape Ecology* 7:3-18.
- Goel, G., Makkar, H.P.S., Becker, K. 2008. Effect of *Sesbania sesban* and *Carduus pycnocephalus* and Fenugreek (*Trigonella foenum-graecum* L.) seeds and their extracts on partitioning of nutrients from roughage- and concentrate-based feeds to methane. *Animal Feed Science and Technology* 147: 72-89.
- Hansen, D.M., Kaiser, C.N., Müller, C.B. 2008. Seed dispersal and establishment of endangered plants on oceanic Islands: The Janzen-Connell Model, and the Use of Ecological. *Analogues PLoS ONE* 3: e2111 doi:10.1371/journal.pone0002111.
- Herrera, C.M. 1992. Mediterranean plant-bird seed dispersal systems: the roles of history and adaptation En: Thanos, C.A. (ed.), *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems. Proceedings of the 6th International Conference on Mediterranean Climate Ecosystems University of Athens, Athens, Greece*, pp 241-250.
- Janzen, D.H. 1981. Lectins and plant-herbivore interactions. *Recent Advances in Phytochemistry* 15, 241–258
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123, 338-353.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what and where. En: Estrada, A., Fleming, T.H. (eds.) *Frugivores and seed dispersal*, pp 251-271. W. Junk Publishers Dordrecht, Holanda.
- Janzen, D.H., Martin, P.S. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the Gomphotheres ate. *Science* 215:19-27.
- Kuiters, A.T., Huiskes, H.P.J. 2010. Potential of endozoochorous seed dispersal by sheep in calcareous grasslands: correlations with seed traits. *Applied Vegetation Science* 13:163-172.
- Livingstone, I. 1991. Livestock management and “overgrazing” among pastoralists. *Ambio* 20: 80-85.
- Mace, R. 1991. Overgrazing overstated. *Nature* 349: 280 – 281.
- MacKay, D.B. 1972. The measurement of viability. En: E.H. Roberts (ed.), *Viability of seeds*, pp. 172–208. Chapman and Hall, Londres, Reino Unido.
- Magadlela, A., Dabaan, M., Bryan, W., Prigge, E., Skousen, J., D’Souza, G., Arbogast, B., Flores, G. 1995. Brush clearing on hill land pasture with sheep and goats. *Journal of Agronomy and Crop Science* 174:1-8.
- Malo, J. E., Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104, 246–255.
- Malo, J.E., Suárez, F. 1998. The dispersal of a dry-fruited shrub by red deer in a Mediterranean ecosystem. *Ecography* 21: 204-211.
- Malo, J. E., Jiménez, B., Suárez, F. 2000. Herbivory dunging and endozoochorous seed deposition in a Mediterranean dehesa. *Journal of Range Management*, 53, 322–328.
- Mancilla-Leytón, J.M., Fernández-Alés, R., Martín Vicente, A. 2012. Low viability and germinability of commercial pasture seeds ingested by goats. *Small Ruminant Research* 107:12-15.
- Mancilla-Leytón, J.M., Pino Mejías, R., Martín Vicente, A. 2013. Do goats preserve the forest? Evaluating the effects of grazing goats on combustible Mediterranean scrub. *Applied Vegetation Science* 16: 63-73.

- Mancilla-Leytón, J.M., Cambrollé, J., Figueroa, M.E., Martín Vicente, A. 2014. Effects of long-term herbivore exclusion on the preservation of *Thymus albicans*, an endangered endemic Mediterranean species. *Ecological Engineering* 70: 43-49.
- Manzano, P., Malo, J.E., Peco, B. 2005. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Science Research* 15: 21-28.
- Martin, P.S., Klein, R.G. 1984. Quaternary extinctions: a prehistoric revolution University of Arizona Press, Tucson. Estados Unidos.
- Myers, J.A., Vellend, M., Gardescu, S., Marks, P.L. 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long distance dispersal, invasion, and migration of plants. *Oecologia* 139: 35-44.
- Nikolov, S., Demerdzhiev, D., Popgeorgiev, G., Plachyiski, D. 2011. Bird community patterns in sub-Mediterranean pastures: the effects of shrub cover and grazing intensity. *Animal Biodiversity and Conservation* 34:11-21.
- Pakeman, R.J., Engelen, J., Attwood, J.P. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. *Functional Ecology* 16: 296-304.
- Perea, R., Delibes, M., Polko, M., Suárez-Esteban, A., Fedriani, J.M. 2013. Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122: 943-951.
- Pérez-Fernández, M.A., Rodríguez-Echeverría, S., Calvo-Magro, E., David-Antonio, C. 2003. Germination of selected perennial plant species from western Spain under nitrogen, light and wet and dry heat treatments. *Journal of Mediterranean Ecology* 4, 23-33.
- Ramos, M.E., Robles, A.B., Castro, J. 2006. Efficiency of endozoochorous seed dispersal in six dry-fruited species (Cistaceae): from seed ingestion to early seedling establishment. *Plant Ecology* 185: 97-106.
- Rigueiro-Rodríguez, A., Mosquera-Losada, M.R., Romero-Franco, R., González Hernández, M.P., Villarino-Urtiaga, J.J. 2005. Silvopastoral systems as a forest fire prevention technique. En: Mosquera-Losada, M.R., McAdam, J., Rigueiro-Rodríguez, A. (eds.). *Silvopastoralism and sustainable land management*, pp. 380-387. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Rosa García, R., Celaya, R., García, U., Osoro, K. 2012. Goat grazing, its interactions with other herbivores and biodiversity conservation issues. *Small Ruminant Research* 107:49-64.
- Ruiz-Mirazo, J., Robles, A.B., González-Rebollar, J.L. 2011. Two-year evaluation of fuelbreaks grazed by livestock in the wildfire prevention program in Andalusia (Spain). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 141: 13-22.
- Russi, L., Cocks, P.S., Roberts, E.H. 1992. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29: 772-778.
- Skape, C. 1991. Impact of grazing in savanna ecosystems. *Ambio* 20:351-356.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- Takos, I.A., Efthimiou, G.S. 2003. Germination results on dormant seeds of fifteen tree species autumn sown in a northern Greek nursery. *Silvae Genetica* 52: 67-71.
- Thanos, C.A., Georghiou, K., Kadis, C., Pantazi, C. 1992. Cistaceae: a plant family with hard seeds. *Journal of Botany* 41:251-263.
- Tiffney, B.H. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants thought time. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35:1-29.
- Torrano, L., Valderrábano, J. 2005. Grazing ability of European black pine understory vegetation by goats. *Small Ruminant Research* 58:253-263.
- Traveset, A., Robertson, A.W., Rodríguez-Pérez, J. 2007. A review on the role of endozoochory in seed germination. En: Dennis, A.J., Green, R.J., Schupp, E.W., Westcott, D.A. (eds.). *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*, pp 78-103. CABI Publishing, Wallingford, Reino Unido.
- Tsiouvaras, C., Havlik, N., Bartolome, J. 1989. Notes: Effects of goats on understory vegetation and fire hazard reduction in a Coastal Forest in California. *Forest Science* 35:1125-1131.