

Frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros: rasgos funcionales

J.P. González-Varo^{1,*}, J.M. Fedriani^{1,2}, J.V. López-Bao^{3,4}, J. Guitián⁵, A. Suárez-Esteban^{6,7}

(1) Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC). Américo Vespucio s/n 41092, Sevilla, España.

(2) Centro de Ecología Aplicada Prof. Baeta Neves/InBIO, Instituto Superior de Agronomía, Universidade de Lisboa, Tapada da Ajuda, 1349-017 Lisboa, Portugal.

(3) Unidad Mixta de Investigación en Biodiversidad (UO/CSIC/PA), Universidad de Oviedo, 33600 Mieres, España.

(4) Grimsö Wildlife Research Station, Swedish University of Agricultural Sciences, 73091 Riddarhyttan, Sweden.

(5) Departamento de Biología Celular e Ecoloxía, Universidade de Santiago de Compostela, 15782 Santiago de Compostela, España.

(6) Department of Renewable Resources. University of Alberta. 116 St. and 85 Ave., Edmonton, AB, Canada. T6G 2R3.

(7) Yukon College. 500 College Drive, Whitehorse, YT, Canada. Y1A 5D4.

* Autor de correspondencia: J.P. González-Varo [juanpe@ebd.csic.es]

> Recibido el 31 de mayo de 2015 - Aceptado el 04 de septiembre de 2015

González-Varo, J.P., Fedriani, J.M., López-Bao, J.V., Guitián, J., Suárez-Esteban, A. 2015. Frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros: rasgos funcionales. *Ecosistemas* 24(3): 43-50. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.07

Muchas especies de mamíferos carnívoros (Orden Carnívora) consumen frutos carnosos, transportan semillas en sus tractos digestivos y las defecan sin dañarlas en condiciones apropiadas para la germinación. En este artículo, revisamos el conocimiento adquirido sobre este mutualismo en las últimas tres décadas, desde que tres trabajos pioneros revelaron la importancia de los carnívoros como dispersores de semillas en ecosistemas templados. Nos centramos en los rasgos funcionales de los carnívoros consumiendo frutos y diseminando semillas, haciendo especial énfasis en sus diferencias con las aves, el principal grupo de vertebrados frugívoros en ecosistemas templados. Los carnívoros no están sujetos a las restricciones fenológicas o morfológicas que típicamente limitan el consumo de determinados frutos en muchas especies de aves. Consumen preferentemente frutos cuyos atributos son compartidos con muchas especies de frutos cultivados por el hombre, lo que explica el consumo frecuente de éstos en paisajes antrópicos. Sus amplios requerimientos espaciales favorecen la dispersión de semillas a larga distancia, mientras que su generalismo en relación al hábitat favorece el flujo de semillas entre hábitats contrastados. De este modo, los carnívoros promueven la conectividad entre poblaciones vegetales y la colonización. Estas funciones ecológicas son clave para las comunidades vegetales nativas, especialmente en escenarios de cambios de uso de suelo. Sin embargo, estos patrones de dispersión de semillas pueden contribuir a la invasión de plantas exóticas. Aún ignoramos en gran medida el papel de los carnívoros en términos cuantitativos de la dispersión de semillas y las diferencias funcionales entre especies dentro del gremio. La integración de muestreos clásicos e innovadoras técnicas moleculares y de análisis espacial promete aportar conocimiento inédito en estas cuestiones.

Palabras clave: endozoocoria; frutos; mutualismo planta-animal; Orden Carnívora

González-Varo, J.P., Fedriani, J.M., López-Bao, J.V., Guitián, J., Suárez-Esteban, A. 2015. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals: functional traits. *Ecosistemas* 24(3): 43-50. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.07

Many species of carnivorous mammals (Order Carnivora) consume fleshy fruits, transport seeds in their digestive tracts, and defecate them without damage in conditions that are suitable for germination. In this article, we review the state of the art on this mutualism in the past three decades, since three pioneering studies revealed the importance of carnivores as seed dispersers in temperate ecosystems. We focus on the functional traits of carnivores consuming fruits and disseminating seeds, with particular emphasis on their differences with birds, the main group of vertebrate frugivores in temperate ecosystems. Carnivores are not subject to the phenological or morphological constraints that typically limit the consumption of certain fruit species in many bird species. They preferably consume fruits whose traits are shared with many fruit species cultivated by man, which explains the frequent consumption of cultivated fruits in anthropogenic landscapes. The large spatial requirements of carnivores promote long-distance seed dispersal, while their habitat generalism promotes seed flows between contrasting habitats. Thus, carnivores promote connectivity between plant populations and colonization. These are key ecological functions for native plant communities, especially in scenarios of land-use changes. However, these seed dispersal patterns can contribute to the invasion of exotic plants. We still largely ignore the role of carnivores in quantitative terms of seed dispersal and the functional differences between species within the guild. Integrating traditional fieldwork and innovative molecular techniques and spatial analysis promises to provide unprecedented knowledge on these issues.

Keywords: endozoochory; fruits; plant-animal mutualism; Order Carnivora

Introducción

La dispersión de semillas por vertebrados frugívoros es una interacción mutualista en la que los animales se benefician de la pulpa nutritiva de los frutos carnosos a la par que las plantas aseguran el movimiento de sus semillas (Herrera 2002; Jordano 2014).

Los animales frugívoros ingieren frutos, transportan las semillas en sus tractos digestivos (endozoocoria) y las defecan o regurgitan en condiciones apropiadas para la germinación (Traveset 1998). Con ello, los vertebrados frugívoros contribuyen a la regeneración de las poblaciones de plantas (Schupp et al. 2010), la conectividad de meta-poblaciones (Spiegel y Nathan 2007) y a la colonización de

hábitats vacantes (Carlo y Yang 2011; Escribano-Ávila et al. 2013). Las interacciones planta-frugívoro son, por tanto, cruciales para la dinámica de las comunidades vegetales (Nathan y Muller-Landau 2000; Levin et al. 2003; Levine y Murrell 2003), especialmente en escenarios de cambio ambiental (Lundberg y Moberg 2003; Montoya et al. 2008).

Este mutualismo entre plantas y animales capturó la atención de numerosos ecólogos durante las décadas de 1970 y 1980 (Howe 1977; Herrera 1984; Snow y Snow 1988). En ecosistemas tropicales los estudios se centraron en interacciones mediadas por aves (Howe y Steven 1979) y mamíferos, principalmente monos y murciélagos (Howe 1980; Fleming 1981). En ecosistemas templados, sin embargo, los estudios se centraron exclusivamente en las aves (Herrera 1984; Snow y Snow 1988), no siendo hasta finales de los 1980 cuando por primera vez Debussche y Isenmann (1989) y Herrera (1989) mostraron la importancia de los mamíferos carnívoros (zorros, martas, garduñas, tejones y ginetas; Orden Carnívora) como dispersores de semillas de frutos carnosos en Europa. Cuatro años más tarde, Willson (1993) mostró (a través de una revisión de estudios de dieta) que este papel de los carnívoros era consistente en Norte América, donde osos y mapaches tienen especial relevancia. Con la excepción de félidos y pinnípedos, el consumo de frutos carnosos está ampliamente representado en las familias del orden (úrsidos, mustélidos, cánidos, vivérridos, prociénidos, etc.). Estos trabajos seminales pusieron de manifiesto que los carnívoros (1) consumen frutos de una fracción importante de las especies endozoócoras presentes en las regiones estudiadas (hasta el 30–40%), (2) seleccionan un subconjunto no aleatorio de las mismas de acuerdo con la composición química y el tamaño de los frutos, y (3) dispersan una alto porcentaje de semillas viables (hasta > 99%; Herrera 1989), actuando así como dispersores legítimos.

Desde entonces, numerosos estudios han abordado la frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros. Muchos trabajos han continuado profundizando en diversas cuestiones relacionadas con la *fase de salida* de la dispersión de semillas (frugivoría), tales como “cuáles son las plantas dispersadas” (Bermejo y Guitian 2000; López-Bao y González-Varo 2011; Perea et al. 2013; Peredo et al. 2013), “cómo son sus frutos” (Alves-Costa y Eterovick 2007; Zhou et al. 2008), o “qué efecto tiene el paso por el tracto digestivo de los carnívoros en la viabilidad de las semillas dispersadas” (p.e. Fedriani y Delibes 2009a; Perea et al. 2013). Sin embargo, no ha sido hasta la última década cuando los estudios

han puesto el foco en la *fase de llegada* (deposición de semillas), es decir, en caracterizar el destino de las semillas dispersadas (“adónde dispersan las semillas los carnívoros”) y su importancia para la regeneración de las poblaciones vegetales (Jordano et al. 2007; López-Bao y González-Varo 2011; Fedriani y Delibes 2009b; Escribano-Avila et al. 2012, 2014; Rost et al. 2012; Suárez-Esteban et al. 2013a; Gonzalez-Varo et al. 2013).

Trascurridos más de 20 años desde los trabajos pioneros de Debussche y Isenmann (1989), Herrera (1989) y Willson (1993), este artículo pretende hacer una revisión sobre *el estado del arte* de la frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros (en adelante, “carnívoros”). Para ello, hemos recabado información sobre los rasgos funcionales de este grupo tanto en el consumo de frutos como en la diseminación de semillas, enfatizando las diferencias con las aves, principal grupo de vertebrados frugívoros en ecosistemas templados tanto en abundancia como en diversidad. Los carnívoros pueden ocupar una gran variedad de hábitats, incluyendo aquellos generados o modificados en gran medida por el hombre (López-Bao y González-Varo 2011; Chapron et al. 2014; López-Bao et al. 2015). Por lo tanto, su función ecológica está ampliamente distribuida entre regiones, ecosistemas y tipos de paisajes. Revisamos también la información existente sobre el papel de los carnívoros como dispersores de semillas y restauradores del paisaje en escenarios de cambio ambiental. Por último, remarcamos algunas cuestiones abiertas y sugerimos algunos estudios necesarios para resolverlas.

Frugivoría

El consumo de frutos (frugivoría) representa tanto la fase de salida del proceso de dispersión de semillas de plantas endozoócoras como el comienzo de la interacción planta-dispersor (Fig. 1). Las plantas señalan con aromas volátiles el estado de maduración de sus frutos (Rodríguez et al. 2013), lo que atrae a los carnívoros a las plantas a través del olor (Herrera 1989). Por lo general, los carnívoros muestran hábitos elusivos y mantienen bajas densidades poblacionales (Gittleman 2001), lo que hace que las observaciones de consumo de frutos en estado salvaje sean totalmente anecdóticas (Fig. 1). Sin embargo, la posibilidad de diferenciar especies de carnívoros a partir del tamaño, forma y olor de sus excrementos (Putman 1984) ha permitido estudiar la frugivoría a través de la presencia de semillas en los mismos (p.ej. González-Varo et al. 2013; Suárez-Esteban et al. 2013b) (Fig. 2).



Figura 1. Mapache boreal (*Procyon lotor*) consumiendo un fruto de noni (*Morinda citrifolia*, originaria del sudeste asiático) en la costa caribeña de Centro América. Fotos: J.P. González-Varo.

Figure 1. Northern Raccoon (*Procyon lotor*) eating a noni fruit (*Morinda citrifolia*, native to Southeast Asia) in the Caribbean coast of Central America. Photos: J.P. González-Varo.

Los carnívoros poseen tres rasgos que los convierten en importantes frugívoros y dispersores de semillas y que, a su vez, los diferencian funcionalmente de las aves y otros grupos de mamíferos frugívoros. En primer lugar, son animales residentes, no migradores, lo que implica que potencialmente pueden consumir frutos de todas las especies presentes en la comunidad local, independientemente de la fenología de maduración (Herrera 1989; López-Bao y González-Varo 2011). Esto no ocurre en el caso de las aves, ya que muchas especies frugívoras son migradoras (tanto invernantes como estivales) y, por tanto, solo pueden consumir frutos de las especies que maduran durante su periodo de estancia en un área determinada (Olesen et al. 2011). En segundo lugar, los carnívoros pueden consumir frutos de gran variedad de formas y tamaños, no estando sujetos a restricciones morfológicas como ocurre con las aves de pequeño tamaño. Los carnívoros pueden ingerir infrutescencias de frutos pequeños (p.ej. corimbos de serbal de los cazadores *Sorbus aucuparia*), frutos enteros cuando el tamaño es mayor (p.ej. piruétano *Pyrus bourgaeana* y palmito *Chamaerops humilis*; Fedriani y Delibes 2009b, 2011) e incluso trozos de frutos cuando el fruto entero es muy grande (p.ej. peras *Pyrus communis* y manzanas *Malus domestica*; López-Bao y González-Varo 2011; ver también Fig. 1) o tiene una forma irregular (p.ej. árbol de las pasas *Hovenia dulcis*; Zhou et al. 2013). Por el contrario, las aves frugívoras que actúan como dispersoras de semillas legítimas suelen consumir frutos enteros individuales. En consecuencia, el tamaño máximo de fruto que éstas pueden ingerir está limitado por la anchura del pico (Wheelwright 1985). En tercer lugar, la frugivoría por carnívoros conlleva un procesado mínimo de los frutos tanto en las patas como en la boca, ninguna de las cuales está preparada para un manejo preciso, delicado y continuado de los alimentos (Fig. 1). Así, los carnívoros ingieren una gran cantidad de semillas y las defecan sin apenas causarles daños mecánicos por masticación (Herrera 1989; Suárez-Esteban et al. 2013b). Esto no ocurre en el caso de otros mamíferos frugívoros como los primates, que pueden manejar los frutos con precisión y desechar las semillas sin llegar a ingerirlas (Corlett y Lucas 1990). Tampoco en el caso de los ungulados y los lagomorfos, cuyos molares pueden llegar a triturar la mayoría de las semillas ingeridas (Fedriani y Delibes 2009b; Perea et al. 2013; Suárez-Esteban et al. 2013b). Por ejemplo, Matías et al. (2010) encontraron que más del 90% de las semillas de majuelo (*Crataegus monogyna*) presentes en excrementos de jabalí estaban quebradas. Por lo general, el paso por el tracto digestivo de los carnívoros no solo no afecta negativamente a la viabilidad de las semillas (revisado en Traveset y Verdu, 2002) sino que en muchos casos incluso favorece las tasas de germinación (Cáceres et al. 1999; Traba et al. 2006; Varela y Bucher, 2006; Fedriani y Delibes 2009a). En resumen, los carnívoros (1) pueden consumir frutos de las distintas especies endozoócoras de la comunidad a lo largo de todo el año, a diferencia de las aves frugívoras migradoras; (2) pueden consumir frutos de una gran variedad de formas y tamaños, a diferencia de la mayor parte de aves frugívoras; y (3) generalmente, no descartan ni dañan las semillas durante la ingesta y digestión de los frutos, a diferencia de otros mamíferos frugívoros (ungulados, lagomorfos). Estos tres rasgos hacen que los carnívoros sean dispersores de semillas muy relevantes en los hábitats que ocupan.

Sin embargo, los carnívoros no interactúan por igual con todas las plantas endozoócoras disponibles, sino que consumen preferentemente determinados frutos. Concretamente, el consumo suele estar sesgado hacia especies de árboles y arbustos cuyos frutos desprenden olor, caen al suelo cuando maduran, son grandes, contienen muchas semillas y mucha pulpa, y son ricos en agua y azúcares a la par que pobres en lípidos y proteínas (Debussche y Isenmann 1989; Herrera 1989). Aunque este sub-conjunto podría estar en parte explicado por la accesibilidad de los frutos, la selección de ciertos rasgos por parte del animal (preferencias) parece ser el mecanismo principal para explicar la identidad y la magnitud de las interacciones. De hecho, muchos de los rasgos preferidos por los carnívoros son también preferidos por otros grupos de mamíferos, entre los que nos incluimos los humanos. Esto último ex-

plica por qué los carnívoros prefieren frutos cultivados, como cerezas (*Prunus avium*), higos (*Ficus carica*), peras (*Pyrus communis*) o manzanas (*Malus domestica*), cuyas semillas aparecen con alta frecuencia en heces aún cuando la abundancia de éstos a escala de paisaje es mucho menor que la abundancia de frutos silvestres (López-Bao y González-Varo 2011). Muchos de estos frutos cultivados son ricos en agua y azúcares, además de ofrecer una alta recompensa en relación a la tasa "pulpa/semilla" (Bermejo y Guitián 2000). Las preferencias de los carnívoros parecen ser mucho más acusadas cuando las interacciones no se tratan de manera cualitativa (consumido vs. no consumido) sino cuantitativa (frecuencia de consumo) (Peredo et al. 2013). Por ejemplo, López-Bao et al. (2015) encontraron que, aunque los carnívoros consumen actualmente hasta 14 especies de frutos en un valle de las montañas de O Courel (Galicia), solo 3 especies (*Rubus* spp., *Sorbus aucuparia* y *Prunus avium*) representan el 80 % de las interacciones. A pesar de que algunas especies como el majuelo (*Crataegus monogyna*) pueden ser localmente abundantes, la frecuencia de consumo de sus frutos es consistentemente baja a través de muestreos replicados en el espacio (distintos paisajes y hábitats: López-Bao y González-Varo 2011) y en el tiempo (distintas décadas: López-Bao et al. 2015). De hecho, también en O Courel, López-Bao y González-Varo (2011) encontraron una ausencia generalizada de concordancia espacial entre la abundancia local de distintas especies de frutos y la frecuencia de aparición de sus semillas en excrementos de carnívoros. Esto último apoya la importancia que tienen las preferencias de los carnívoros para determinar la intensidad de sus interacciones con las distintas especies de frutos. La importancia de las preferencias queda también manifiesta en las diferencias entre especies de carnívoros simpátricos en cuanto a su dieta frugívora, documentada por otros autores (p.ej. Fedriani et al. 2000; Perea et al. 2013; Suárez-Esteban et al. 2013b).

Deposición de semillas

La deposición de semillas representa la fase de llegada del proceso de dispersión de semillas y supone el inicio de los procesos demográficos post-dispersivos del ciclo de vida de las plantas (supervivencia y germinación de las semillas, establecimiento de plántulas, etc.; Wang y Smith 2002) (Fig. 2). Podemos caracterizar los patrones de deposición de semillas a través de tres atributos principales: (1) la distancia con respecto a la planta fuente, (2) el hábitat (microhábitat) de destino (p.ej. igual o distinto al de origen) y (3) el grado de agregación de semillas y excrementos. En primer lugar, la alta movilidad de los carnívoros (hasta decenas de kilómetros diariamente) y sus amplios requerimientos espaciales (Cavallini 1996; Zalewski et al. 2004) promueven la dispersión de semillas a larga distancia (Jordano et al. 2007; González-Varo et al. 2013). En segundo lugar, el generalismo del grupo en relación al hábitat (la mayoría no son hábitat-especialistas; p.ej. Sillero-Zubiri y Switzer 2004) favorece el flujo de semillas entre hábitats contrastados y, así, procesos de colonización (Escribano-Avila et al. 2012). En tercer lugar, los excrementos de los carnívoros pueden contener entre decenas y millares de semillas (agregación de semillas). Además, los carnívoros usan sus excrementos para el marcaje territorial (Macdonald 1985; Gorman 1990), concentrados en letrinas en ciertas especies (agregación de excrementos; LoGiudice y Ostfeld 2002; Fedriani y Delibes 2011; Sakamoto y Takatsuki 2015) (ver Fig. 2). Esto último implica que la distribución espacial de las semillas dispersadas no depende única y proporcionalmente del uso del espacio por parte de estos dispersores, como suele ocurrir en el caso de las aves y otros grupos de vertebrados (Santamaría et al. 2007).

Los eventos de dispersión de semillas a larga distancia son esenciales para la colonización de nuevos territorios y para la conectividad genética de las poblaciones de plantas. Si embargo, medir distancias de dispersión de semillas no es tarea fácil, especialmente cuando los vectores son animales muy móviles que usan grandes áreas de campeo. Los métodos usados para estimar o medir distancias de dispersión mediadas por carnívoros son: (1) modelos que combinan el movimiento animal (datos de telemetría)



Figura 2. Excrementos de carnívoros con semillas. (a) Excremento de marta (*Martes martes*) con semillas de avellanillo (*Frangula alnus*); (b) excremento de zorro (*Vulpes vulpes*) con semillas de cerezo (*Prunus avium*); (c) letrina de tejón (*Meles meles*) cuyos excrementos tienen restos de epicarpio, pulpa y semillas de piruétano (*Pyrus bourgaeana*); (d) excremento de zorro con semillas artificiales con código de color que fueron ofrecidas dentro higos (*Ficus carica*) experimentales para medir distancias de dispersión; (e) excremento de tejón con semillas de palmito (*Chamaerops humilis*); y (f) plántulas de piruétano emergiendo de un excremento de tejón. Fotos: J.P. González-Varo (a,b,d) en O Courel (Lugo), J.M. Fedriani (c) y A.Suárez-Esteban (e,f) en Doñana (Huelva).

Figure 2. Carnivore faeces with seeds. (a) Faeces of pine marten (*Martes martes*) with alder buckthorn seeds (*Frangula alnus*); (b) faeces of red fox (*Vulpes vulpes*) with seeds of cherry tree (*Prunus avium*); (c) badger latrine (*Meles meles*) whose faeces have remains of exocarp, pulp and seeds of wild pear (*Pyrus bourgaeana*); (d) faeces of red fox with artificial colour-coded seeds that were offered inside experimental figs (*Ficus carica*) to measure distances; (e) faeces of badger with seeds of dwarf palm (*Chamaerops humilis*); and (f) wild pear seedlings emerging from badger faeces. Photos: J.P. González-Varo (a, b, d) in O Courel (Lugo), J.M. Fedriani (c) and A.Suárez-Esteban (e, f) in Doñana (Huelva).

y los tiempos de retención de semillas en el tracto digestivo (pruebas en cautividad) para estimar la distribución potencial de las posibles distancias de dispersión (Hickey et al. 1999; Koike et al. 2010); (2) marcadores genéticos para identificar las plantas madre de las semillas encontradas en excrementos y poder medir así las distancias de dispersión (Jordano et al. 2007); y (3) semillas artificiales con códigos de color asociados a puntos de ofrecimiento de frutos experimentales, lo que permite medir la distancia entre éstos y las semillas coloreadas encontradas posteriormente en los excrementos (González-Varo et al. 2013; Sakamoto y Takatsuki 2015). Aunque cada método puede tener distintas limitaciones a la hora de caracterizar rigurosamente las distancias de dispersión (ver detalles en González-Varo et al. 2013), en conjunto, los trabajos resultantes han evidenciado que los carnívoros dispersan semillas a distancias mayores que las generadas por las aves paseriformes (Jordano et al. 2007). Por ejemplo, usando semillas artificiales (Fig. 2), González-Varo et al. (2013) midieron distancias máximas de dispersión de 1230 m para la marta (*Martes martes*) y de 2850 m para el zorro rojo (*Vulpes vulpes*), siendo el único estudio hasta la fecha que ha medido (y no estimado) distancias máximas de dispersión en carnívoros siguiendo una estrategia de muestreo explícita. Estas distancias máximas fueron muy similares al diámetro de las áreas de campeo de ambas especies (encontradas en la literatura y consideradas como círculos), apoyando la idea de que el área de campeo de los dispersores (por lo general asociada al tamaño corporal) determina el rango de distancias de dispersión de semillas (Spiegel y Nathan 2007). Por su parte, Koike et al. (2010) estimaron distancias máximas de dispersión por encima de los 5 km para el oso tibetano (*Ursus tibetanus*) usando modelos con datos de movimiento y tiempos de retención. En resumen, si bien podemos situar las distancias máximas de dispersión mediadas por aves paseriformes entre los 100 y los 1000 m (Jordano et al. 2007; Carlo et al. 2013), podríamos situar las mediadas por carnívoros entre los 1000 y los 10 000 m, teniendo en cuenta que hay una alta variabilidad interespecífica. Este rango generalmente supera la ex-

tensión de muchas (sub)poblaciones de plantas endozoócoras, con frecuencia estructuradas espacialmente en parches, rodales o fragmentos de vegetación remanente, separadas unas de otras por centenares de metros o escasos kilómetros (p.ej. Jordano et al. 2007; Spiegel y Nathan 2007; Fedriani et al. 2010).

Como ya apuntamos, la mayoría de los carnívoros frugívoros son generalistas en relación al uso del hábitat (Fedriani et al. 2000). Por ejemplo, el zorro rojo se distribuye por casi toda Europa, Asia y Norte América, ocupando la tundra en el extremo norte y los desiertos de la Península Arábiga o los bosques subtropicales de India y China en el sur (Wilson et al. 2009). En América, el mapache (*Procyon lotor*) se distribuye desde la taiga en el norte hasta los bosques tropicales de Centro América en el sur (Wilson et al. 2009). El generalismo de hábitat junto a sus amplias áreas de campeo, que normalmente incluyen distintos tipos de hábitat (Cavallini y Lovari 1994), resulta en que los carnívoros favorecen el flujo de semillas entre tipos de hábitat contrastados. Por ejemplo, López-Bao y González-Varo (2011) encontraron que los carnívoros depositan frecuentemente semillas de especies silvestres y cultivadas en brezales de montaña que carecen de tales plantas. Asimismo, Rost et al. (2012) encontraron una alta deposición de semillas, tanto silvestres como cultivadas, en un área extensa recientemente incendiada y anteriormente ocupada por bosque mediterráneo. Por su parte, Escribano-Avila et al. (2014) han mostrado cómo zorros y garduñas (*Martes foina*) juegan un papel fundamental en la colonización de cultivos abandonados del centro de la península ibérica por parte de la sabiná albar (*Juniperus thurifera*). Ambos carnívoros depositan semillas de esta especie en zonas abandonadas distantes a las plantas adultas, al contrario que los zorrales (*Turdus* spp.), cuya deposición de semillas queda restringida a su entorno inmediato. Suárez-Esteban et al. (2013b) encontraron que, usando caminos y cortafuegos como corredores y zonas de marcaje, zorros y tejones (*Meles meles*) son capaces de dispersar semillas de numerosas especies de plantas entre distintos tipos de hábitat (dunas, pastizales, matorral mediterráneo), y a largas distancias (> 2 Km). En conjunto, estos

trabajos no solo evidencian que los carnívoros contribuyen al flujo de semillas entre tipos de hábitat contrastados, sino también que con frecuencia los hábitats de destino son abiertos, perturbados, carentes de arbolado y extremadamente pobres en frutos carnosos (Fig. 3); o en otras palabras, hábitats normalmente evitados por las aves frugívoras (García et al. 2010). Esta función, crucial para la (re) colonización de hábitats degradados por especies endozoócoras (Carlo y Yang 2011), se muestra como uno de los rasgos de identidad de la dispersión de semillas mediada por los carnívoros.

A diferencia de las aves, los carnívoros depositan a menudo desde decenas hasta miles de semillas con cada excremento (Perea et al. 2013). Esta agregación de semillas puede derivar en episodios de mortalidad denso-dependiente (p.ej. infección por patógenos, atracción de depredadores de semillas y plántulas, etc; Fragoso et al. 2003; Fricke et al. 2014). Sin embargo, Escribano-Ávila et al. (2013) demostraron que, incluso teniendo en cuenta los potenciales efectos negativos de la agregación de semillas, las semillas de sabina (*Juniperus thurifera*) dispersadas por zorros y garduñas dan lugar a un número mayor de plántulas que las semillas dispersadas por zorzales (*Turdus* spp.). No obstante, los efectos de la dispersión de semillas agregada pueden ser mucho más acusados en especies que utilizan letrinas, como el mapache, el perro mapache (*Nyctereutes procyonoides*), el tejón y la gineta (*Genetta genetta*), que pueden llegar a dispersar varios cientos de semillas en pocos metros cuadrados (LoGiudice y Ostfeld 2002; Fedriani et al. 2010; Sakamoto y Takatsuki 2015; Suárez-Esteban et al. datos sin publicar; Fig. 2). Sin embargo, no conocemos ningún estudio que haya comparado la supervivencia de semillas y/o plántulas entre carnívoros con distintos patrones espaciales de deposición de excrementos (pero véase Escribano-Ávila et al. 2013). Experimentos de campo ampliamente replicados, donde se manipule el patrón de agregación de las semillas a distintos niveles, son necesarios para evaluar dicha hipótesis (Fedriani y Wiegand 2014).

El papel de los carnívoros en un mundo alterado

La mayor parte de la superficie terrestre está cubierta por suelos manejados por el hombre en forma de terrenos agrícolas, pastos o urbanizaciones, quedando solo un 45% de hábitats naturales o seminaturales (Ellis et al. 2010). En la actualidad, y desde hace décadas, se dan dos tendencias en el uso del suelo con consecuencias contrarias. Mientras que en las llanuras fértiles continentales tiene lugar una continuada pérdida de hábitats naturales, en regiones montañosas se recuperan amplias zonas de hábitat natural como consecuencia del abandono rural (Foley et al. 2005; MacDonald et al. 2000). La enorme plasticidad de muchos carnívoros hace que sean capaces de resistir estos cambios, a diferencia de otros grupos de frugívoros hábitat-especialistas que necesitan áreas naturales de cierto tamaño para sobrevivir (McConkey et al. 2012). Así, en zonas donde los hábitats naturales se ven reducidos o fragmentados, los carnívoros proveen de un servicio de dispersión importante a las plantas de frutos carnosos que persisten en la vegetación remanente, favoreciendo su regeneración local y la conectividad de sus poblaciones (Santos et al. 1999; Alves-Costa y Eterovick 2007). A su vez, la baja especificidad de hábitats de los carnívoros y el uso frecuente que hacen de zonas abiertas y perturbadas los convierte en vectores de recolonización de campos de cultivo abandonados y paisajes degradados (Matías et al. 2010; Escribano-Avila et al. 2012, 2014; López-Bao et al. 2015; véase también Escribano-Avila et al. 2015, en este volumen). Sin embargo, dado que los carnívoros no consumen frutos de manera proporcional a su abundancia local sino que prefieren determinadas especies de frutos sobre otras (p.ej. frutos cultivados; ver sección **Frugivoría**), las especies (re)colonizadoras de los campos abandonados podrían ser una muestra no aleatoria de la comunidad vegetal presente en los remanentes de hábitat natural (López-Bao y González-Varo 2011; López-Bao et al. 2015).



Figura 3. Zorro rojo (*Vulpes vulpes*) desplazándose a través de una zona abierta en el sur de la Península Ibérica. Foto: J.P. González-Varo

Figure 3. Red fox (*Vulpes vulpes*) moving through an open area in the South Iberian Peninsula. Photo: J.P. González-Varo

De este modo, los carnívoros pueden actuar como vectores de dispersión de plantas invasoras y/o cultivadas (Westcott et al. 2008). Por ejemplo, Padrón et al. (2011) encontraron que, en España, zorros, comadreas (*Mustela nivalis*), martas y garduñas pueden dispersar semillas viables de varias especies de chumbera (*Opuntia* spp.), originaria de Centro América e invasora en Eurasia, África y Oceanía). Aguiar et al. (2011) encontraron que coatíes (*Nasua nasua*) y mapaches australes (*Procyon cancrivorus*) dispersan semillas de plantas invasoras como *Persea americana*, *Citrullus* spp., *Morus nigra*, *Vassobia breviflora* y *Eriobotrya japonica* en Suramérica. En Italia, Remonti et al. (2012) encontraron semillas de la hierba carmín (*Phytolacca americana*), originaria de Norte América e invasora en Europa, en excrementos de martas y zorros. Rost et al. (2012) demostraron que los zorros dispersan grandes cantidades de semillas de almez (*Celtis australis*); originario de la cuenca mediterránea, y considerado invasor en América) en zonas recientemente quemadas, lo que podría incrementar su potencial invasor en aquellas zonas donde este arbusto no es nativo. Por su parte, Fedriani et al. (2001), López-Bao y González-Varo (2011) y Remonti et al. (2012), entre otros, han encontrado que distintos carnívoros consumen con frecuencia frutos cultivados como higos, manzanas, cerezas, ciruelas, albaricoques, melocotones, peras, aceitunas y uvas (véase también Peris et al. 2015, en este volumen). Algunas de estas especies domésticas pueden establecerse en los hábitats perturbados en los que son dispersadas (López-Bao et al. 2015). Por otro lado, los carnívoros exóticos (p.ej. el mapache en Europa o el zorro en Australia) pueden dispersar plantas nativas en las zonas donde son introducidos. Por ejemplo, Traveset et al. (2012) encontraron que, en las Islas Baleares, la marta (especie introducida desde el continente) dispersa las semillas de *Cneorum tricoccon*, función que antaño desempeñaban las lagartijas endémicas (*Podarcis* spp.). Hoy estas lagartijas están extintas en varias islas del archipiélago precisamente como consecuencia de la introducción de depredadores no nativos (comadreas, martas y ginetas). Paradójicamente, los carnívoros están "reemplazando" parcialmente a las lagartijas como dispersores de semilla de una especie de planta cuyos frutos son ignorados por las aves frugívoras.

Por último, los rasgos funcionales de los carnívoros como dispersores de semillas los convierten en vectores de relevancia en el escenario actual de cambio climático. Muchas especies necesitan "rastrear" (colonizar) nuevos territorios, tanto en altitud como en latitud, que adquieran condiciones climáticas favorables (Hampe 2011; Corlett y Wescott 2013). Las plantas endozoócoras dependen de los dispersores de semillas para realizar esta "búsqueda", aunque no conocemos ningún estudio que haya evaluado el papel de los carnívoros en este proceso. No obstante, la información disponible sobre distancias de dispersión de semillas basada en trabajos empíricos (p.ej. González-Varo et al. 2013) puede incorporarse en modelos de distribución de especies en respuesta al cambio climático.

Nuevas perspectivas

Hemos resumido el avance en conocimiento sobre la frugivoría y dispersión de semillas mediada por mamíferos carnívoros en los últimos 25 años, resaltando las diferencias funcionales entre este grupo y las aves, los dos grandes grupos de frugívoros-dispersores de semillas en regiones templadas. Sin embargo, ignoramos todavía en gran medida cuáles son las diferencias entre aves y carnívoros (y otros mamíferos) en términos cuantitativos de la dispersión de semillas (Schupp et al. 2010). Esto último adquiere relevancia si consideramos que la mayoría de las especies endozoócoras dispersadas por carnívoros también son dispersadas por las aves (Herrera 1989; Debussche y Isenmann 1989). La componente cuantitativa (número de semillas movilizadas) es crucial para poder evaluar rigurosamente la importancia de ambos grupos en eventos de dispersión que son clave, tales como la dispersión a larga distancia (Jordano et al. 2007). Por ejemplo, los carnívoros podrían mediar con frecuencia eventos de dispersión a larga distancia (p.ej. 50 % de las semillas dispersadas más de 1 km; González-Varo et al. 2013) sobre una especie de planta para la que cuantitativamente

fueran poco importantes en relación a las aves (p.ej. 2 % vs. 98 % del total de semillas dispersadas). Si las aves contribuyeran a la dispersión a larga distancia (> 1 km) con tan sólo un 5 % de los eventos, éstas serían cuantitativamente más importantes que los carnívoros como dispersores a larga distancia (4.9 % vs. 1 % del total, respectivamente). Recientemente, Escribano-Ávila y colaboradores (2012, 2014) cuantificaron la contribución de aves y carnívoros a la dispersión de semillas de la sabina albar en distintos tipos de hábitat, aportando una de las escasas evidencias empíricas que conocemos.

Otro de los grandes retos está en determinar las diferencias funcionales entre especies de carnívoros consumidores de frutos. Hasta la fecha, la mayoría de los trabajos han tratado a los carnívoros como grupo, pese a que sabemos que distintas especies pueden comportarse de forma contrastada tanto en frugivoría (muy frugívoros vs. ocasionalmente frugívoros; Rosalino y Santos-Reis 2009; Perea et al. 2013) como en dispersión de semillas (distancia, agregación, hábitats de destino; González-Varo et al. 2013; Escribano-Ávila et al. 2014). Así, mientras unas especies pueden aportar servicios de dispersión clave para las plantas (p.ej. conectividad poblacional, colonización), otras especies pueden no aportarlos o quizás hacerlo de manera similar a las aves.

Resolver las preguntas abiertas sobre el papel de los carnívoros como frugívoros y dispersores de semillas requiere del uso de metodologías diversas. Así, los muestreos en campo son esenciales para estimar la componente cuantitativa (Escribano-Ávila et al. 2014); el radio-seguimiento aporta información muy útil sobre la escala espacial en la que ocurre la dispersión de semillas (Koike et al. 2011); los experimentos de ofrecimientos de frutos y el uso de semillas artificiales permiten obtener curvas de distancias de dispersión de semilla (*kernel*s) y detectar cambios de hábitat (González-Varo et al. 2013; Sakamoto y Takatsuki 2015); la geo-referenciación de excrementos con GPS permite analizar patrones complejos de agregación a diferentes escalas espaciales (Fedriani y Wiegand 2014); y los métodos moleculares basados en códigos de barras de ADN (*barcoding*) permiten identificar a la especie de dispersor (González-Varo et al. 2014), crucial cuando coexisten especies cuya diferenciación basada en excrementos no es factible (p.ej. martas y garduñas; Schaumann y Heinken 2002). La posibilidad de integrar métodos de muestreo clásicos e innovadoras técnicas moleculares y de análisis espacial promete aportar conocimiento inédito sobre las interacciones entre frutos y mamíferos carnívoros, un mutualismo planta-animal relevante y ampliamente distribuido.

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos sus comentarios y correcciones sobre el manuscrito. J.P. González-Varo está financiado por el Ministerio de Economía y Competitividad, a través del Programa Severo Ochoa para Centros de Excelencia en I+D+I (SEV-2012-0262).

Referencias

- Aguiar, L.M., Moro-Rios, R.F., Silvestre, T., Silva-Pereira, J.E., Bilski, D.R., Passos, F.C., Sekiama, M.L., Rocha, V.J. 2011. Diet of brown-nosed coaties and crab-eating raccoons from a mosaic landscape with exotic plantations in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46: 153–161.
- Alves-Costa, C.P., Eterovick, P.C. 2007. Seed dispersal services by coaties (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugívoros in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 77–92.
- Bermejo, T., Guitián, J. 2000. Fruit consumption by foxes and martens in NW Spain in autumn: a comparison of natural and agricultural areas. *Folia Zoologica* 49: 89–92.
- Cáceres, N.C., Dittrich, V.A.O., Monteiro-Filho, E.L.A. 1999. Fruit consumption, distance of seed dispersal and germination of solanaceous plants ingested by common opossum (*Didelphis aurita*) in southern Brazil. *Revue d'Ecologie La Terre et la Vie*: 54: 225–234.
- Carlo, T.A., Yang, S. 2011. Network models of frugivory and seed dispersal: challenges and opportunities. *Acta Oecologica* 37: 619–624.

- Carlo, T.A., García, D., Martínez, D., Gleditsch, J.M., Morales, J.M. 2013. Where do seeds go when they go far? Distance and directionality of avian seed dispersal in heterogeneous landscapes. *Ecology* 94: 301-307.
- Cavallini, P. 1996. Variation in the social system of the red fox. *Ethology, Ecology and Evolution* 8: 323-342.
- Cavallini, P., Lovari, S. 1994. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriologica* 39: 279-279.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J.D., Von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J.V. et al. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science* 346: 1517-1519.
- Corlett, R.T., Lucas, P.W. 1990. Alternative seed-handling strategies in primates: seed-spitting by long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). *Oecologia* 82: 166-171.
- Corlett, R.T., Westcott, D.A. 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology Evolution* 28: 482-488.
- Debussche, M., Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characters and the choices of bird and mammal seed dispersers in a Mediterranean region. *Oikos* 56: 327-338.
- Ellis, E.C., Klein Goldewijk, K., Siebert, S., Lightman, D., Ramankutty, N. 2010. Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. *Global Ecology and Biogeography* 19: 589-606.
- Escribano-Avila, G., Sanz-Pérez, V., Pías, B., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2012. Colonization of abandoned land by *Juniperus thurifera* is mediated by the interaction of a diverse dispersal assemblage and environmental heterogeneity. *PLoS One* 7: e46993.
- Escribano-Ávila, G., Pías, B., Sanz-Pérez, V., Virgós, E., Escudero, A., Valladares, F. 2013. Spanish juniper gain expansion opportunities by counting on a functionally diverse dispersal assemblage community. *Ecology and Evolution* 3: 3751-3763.
- Escribano-Avila, G., Calviño-Cancela, M., Pías, B., Virgós, E., Valladares, F., Escudero, A. 2014. Diverse guilds provide complementary dispersal services in a woodland expansion process after land abandonment. *Journal of Applied Ecology* 51: 1701-1711.
- Escribano-Ávila, G., Pías, B., Escudero, A., Virgós, E. 2015. Importancia ecológica de los mamíferos frugívoros en la dinámica de regeneración de campos abandonados en ambientes mediterráneos. *Ecosistemas* 24(3): 28-34. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.05
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2009a. Functional diversity in fruit-frugivore interactions: a field experiment with Mediterranean mammals. *Ecography* 32: 983-992.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2009b. Seed dispersal in the Iberian pear, *Pyrus bourgaeana*: a role for infrequent mutualists. *Ecoscience* 16: 311-321.
- Fedriani, J.M., Delibes, M. 2011. Dangerous liaisons disperse the Mediterranean dwarf palm: fleshy-pulp defensive role against seed predators. *Ecology* 92: 304-315.
- Fedriani, J.M., Wiegand, T. 2014. Hierarchical mechanisms of spatially contagious seed dispersal in complex seed-disperser networks. *Ecology* 95: 514-526.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R., York, E. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125: 258-270.
- Fedriani, J.M., Fuller TK, Sauvajot R. 2001. Does availability of anthropogenic food enhance densities of omnivorous mammals? An example with coyotes in southern California. *Ecography* 24: 325-311.
- Fedriani, J. M., Wiegand, T., Delibes, M. 2010. Spatial pattern of adult trees and the mammal-generated seed rain in the Iberian pear. *Ecography* 33: 545-555.
- Fleming, T.H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51: 42-46.
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S et al. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309: 570-574.
- Fragoso, J.M., Silvius, K.M., Correa, J.A. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- Fricke, E.C., Tewksbury, J.J., Rogers, H.S. 2014. Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. *Ecology Letters* 17: 593-598.
- García, D., Zamora, R., Amico, G.C. 2010. Birds as suppliers of seed dispersal in temperate ecosystems: conservation guidelines from real-world landscapes. *Conservation Biology* 24: 1070-1079.
- Gittleman, J.L., Funk, S.M., Macdonald, D.W., Wayne, R.K. 2001. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- González-Varo, J.P., López-Bao, J.V., Guitián, J. 2013. Functional diversity among seed dispersal kernels generated by carnivorous mammals. *Journal of Animal Ecology* 82: 562-571.
- González-Varo, J.P., Arroyo, J.M., Jordano, P. 2014. Who dispersed the seeds? The use of DNA barcoding in frugivory and seed dispersal studies. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 806-814.
- Gorman, M.L. 1990. Scent marking strategies in mammals. *Revue Suisse de Zoologie* 97: 3-29.
- Hampe, A. 2011. Plants on the move: the role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica* 376: 666-673.
- Herrera, C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs* 54: 1-23.
- Herrera, C.M. 1989. Frugivory and seed dispersal by carnivorous mammals, and associated fruit characteristics, in undisturbed Mediterranean habitats. *Oikos* 55: 250-262.
- Herrera, C.M. 2002. Seed Dispersal by Vertebrates. En: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (eds.), *Plant-Animal Interactions: an Evolutionary Approach*, pp. 185-208. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido.
- Hickey, J.R., Flynn, R.W., Buskirk, S.W., Gerow, K.G., Willson, M.F. 1999. An evaluation of a mammalian predator, *Martes americana*, as a disperser of seeds. *Oikos* 87: 499-508.
- Howe, H.F., De Steven, D. 1979. Fruit production, migrant bird visitation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia* 39: 185-196.
- Howe, H.F. 1977. Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539-550.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Jordano, P. 2014. Fruits and frugivory. En: Gallagher R.S. (ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration of Plant Communities*, 3ª ed., pp. 18-61. CABI, Wallingford, Reino Unido.
- Jordano, P., García, C., Godoy, J.A., García-Castaño, J.L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3278-3282.
- Koike, S., Masaki, T., Nemoto, Y., Kozakai, C., Yamazaki, K., Kasai, S., Nakajima, A. Kaji, K. 2010. Estimate of the seed shadow created by the Asiatic black bear *Ursus thibetanus* and its characteristics as a seed disperser in Japanese cool-temperate forest. *Oikos* 120: 280-290.
- Levin, S.A., Muller-Landau, H.C., Nathan, R., Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- Levine, J.M., Murrell, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 549-574.
- LoGiudice, K., Ostfeld, R. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130: 420-425.
- López-Bao, J.V., González-Varo, J.P. 2011. Frugivory and spatial patterns of seed deposition by carnivorous mammals in anthropogenic landscapes: a multi-scale approach. *PLoS One* 6: e14569.
- López-Bao, J.V., González-Varo, J.P., Guitián, J. 2015. Mutualistic relationships under landscape change: Carnivorous mammals and plants after 30 years of land abandonment. *Basic and Applied Ecology* 16: 152-161.
- Lundberg, J., Moberg, F. 2003. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 6: 87-98.
- MacDonald, D., Crabtree, J.R., Wiesinger, G., Dax, T., Stamou, N., Fleury, P., Gutiérrez Lazpitae, J., Gibon, A. 2000. Agricultural abandonment in mountain areas of Europe: environmental consequences and policy response. *Journal of Environmental Management* 59: 47-69.
- MacDonald, D.W. 1985. The Carnivore: Orden Carnivora. En: Brown, R.E., MacDonalds, D.W. (eds.), *Social Odours in Mammals*, pp. 619-722. Clarendon publisher, Oxford, Reino Unido.
- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hódar, J.A. 2010. Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology* 18: 619-627.
- McConkey, K.R., Prasad, S., Corlett, R.T., Campos-Arceiz, A., Brodie, J.F., Rogers, H., Santamaria, L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146: 1-13.

- Montoya, D., Zavala, M.A., Rodríguez, M.A., Purves, D.W. 2008. Animal versus wind dispersal and the robustness of tree species to deforestation. *Science* 320: 1502–1504.
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology Evolution* 15: 278–285.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L., Elberling, H., Rasmussen, C., Jordano, P. 2010. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society of London B* 278: 725–732.
- Padrón, B., Nogales, M., Traveset, A., Vila, M., Martínez-Abraín, A., Padilla, D.P., Marrero, P. 2011. Integration of invasive *Opuntia* spp. by native and alien seed dispersers in the Mediterranean area and the Canary Islands. *Biological Invasions* 13: 831–844.
- 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.
- Peredo, A., Martínez, D., Rodríguez-Pérez, J., García, D. 2013. Mammalian seed dispersal in Cantabrian woodland pastures: network structure and response to forest loss. *Basic and Applied Ecology* 14: 378–386.
- Putman, R.J. 1984. Facts from faeces. *Mammal Review* 14: 79–97.
- Remonti, L., Balestrieri, A., Ruiz-González, A., Gómez-Moliner, B.J., Capelli, E., Prigioni, C. 2012. Intraguild dietary overlap and its possible relationship to the coexistence of mesocarnivores in intensive agricultural habitats. *Population Ecology* 54: 521–532.
- Peris, J.E., Fedriani, J.M., Peña, L. 2015. Los mamíferos frugívoros prefieren frutos de cítricos infectados por *Penicillium digitatum*: ¿se equivocaba Janzen?. *Ecosistemas* 24(3):000-000. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.02.
- Rodríguez, A., Alquézar, B., Pena, L. 2013. Fruit aromas in mature fleshy fruits as signals of readiness for predation and seed dispersal. *New Phytologist* 197: 36–48.
- Rosalino, L.M., Santos-Reis, M. 2009. Fruit consumption by carnivores in Mediterranean Europe. *Mammal Review* 39: 67–78.
- Rost, J., Pons, P., Bas, J.M. 2012. Seed dispersal by carnivorous mammals into burnt forests: an opportunity for non-indigenous and cultivated plant species. *Basic and Applied Ecology* 13: 623–630.
- Sakamoto, Y., Takatsuki, S. 2015. Seeds recovered from the droppings at latrines of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides viverrinus*): the possibility of seed dispersal. *Zoological Science* 32: 157–162.
- Santamaría, L., Rodríguez-Pérez, J., Larrinaga, A. R., Pias, B. 2007. Predicting spatial patterns of plant recruitment using animal-displacement kernels. *PLoS One* 2: e1008.
- Santos, T., Tellería, J.L., Virgos, E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography* 22: 193–204.
- Schaumann, F., Heinken, T. 2002. Endozoochorous seed dispersal by martens (*Martes foina*, *M. martes*) in two woodland habitats. *Flora* 197: 370–378.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333–353.
- Sillero-Zubiri, C., Switzer, D. 2004. Management of wild canids in human-dominated landscapes. En: Sillero-Zubiri, C., Hoffman, M., MacDonald, D.W. (eds.). *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. (2ª Ed). pp. 256–266. IUCN Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, Reino Unido.
- Snow, B., Snow, D. 1988. *Birds and berries*. T. and A.D. Poyser, Waterhouses, Reino Unido.
- Spiegel, O., Nathan, R. 2007. Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters* 10: 718–728.
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., Fedriani, J.M. 2013a. Unpaved road verges as hotspots of fleshy-fruited shrub recruitment and establishment. *Biological Conservation* 167: 50–56.
- Suárez-Esteban, A., Delibes, M., Fedriani, J.M. 2013b. Barriers or corridors? The overlooked role of unpaved roads in endozoochorous seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 50: 767–774.
- Traba, J., Arrieta, S., Herranz, J., Clamagirand, M.C. 2006. Red fox (*Vulpes vulpes* L.) favour seed dispersal, germination and seedling survival of mediterranean hackberry (*Celtis australis* L.). *Acta Oecologica* 30: 39–45.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 151–190.
- Traveset, A., Verdu, M. 2002. A meta-analysis of gut treatment on seed germination. En: Levey, D.J., Galetti, M., Silva, W.R. (eds.), *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*, pp. 339–350. CAB International, Wallingford, Reino Unido.
- Traveset, A., González-Varo, J.P., Valido, A. 2012. Long-term demographic consequences of a seed dispersal disruption. *Proceedings of the Royal Society of London B* 279, 3298–3303.
- Varela, O., Bucher, E.H. 2006. Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* 67: 566–578.
- Wang, B.C., Smith, T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology Evolution* 17: 379–386.
- Westcott, D.A., Setter, M., Bradford, M.G., McKeown, A., Setter, S. 2008. Cassowary dispersal of the invasive pond apple in a tropical rainforest: the contribution of subordinate dispersal modes in invasion. *Diversity and Distributions* 14: 432–439.
- Wheelwright, N.T. 1985. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66: 808–818.
- Willson, M.F. 1993. Mammals as seed-dispersal mutualists in North America. *Oikos* 67: 159–176.
- Wilson, D.E., Mittermeier, R.A., Ruff, S., Martínez-Vilalta, A., del Hoyo, J. 2009. *Handbook of Mammals of the World, Vol. 1: Carnivores*. Lynx Edicions, Barcelona, España.
- Zalewski, A., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B. 2004. Mobility and home ranges use by pine martens (*Martes martes*) in a Polish primeval forest. *Écoscience* 11: 113–122.
- Zhou, Y.B., Slade, E., Newman, C., Wang, X.M., Zhang, S.Y. 2008. Frugivory and seed dispersal by the yellow-throated marten, *Martes flavigula*, in a subtropical forest of China. *Journal of Tropical Ecology* 24: 219–223.
- Zhou, Y., Newman, C., Xie, Z., MacDonald, D.W. 2013. Peduncles elicit large-mammal endozoochory in a dry-fruited plant. *Annals of Botany* 112: 85–93.