

Serie: Documentos de Trabajo – N° 30

**EL ZORRO DE MONTE (*CERDOCYON THOUS*) COMO
AGENTE DISPERSOR DE SEMILLAS DE PALMA**

*Estudios realizados en la
Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa
Reserva de Biosfera Bañados del Este*



Ricardo Rodríguez-Mazzini

Bethy Molina Espinosa

*Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable
en los Humedales del Este*

**EL ZORRO DE MONTE (*Cerdocyon thous*) COMO
AGENTE DISPERSOR DE SEMILLAS DE PALMA**

*Estudios realizados en la
Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa
Reserva de Biosfera Bañados del Este*

Rocha, julio de 2000

AGRADECIMIENTOS

PROBIDES agradece la colaboración brindada por Esther Acosta y Fernando Báez en la colecta de muestras, conteo de frutos, preparación del equipo y materiales de trabajo para las salidas de campo, y preparación de muestras para ser observadas en laboratorio.

CATALOGACIÓN EN PUBLICACIÓN (CIP)

2407

MAZz

Rodríguez-Mazzini, Ricardo

El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) como agente dispersor de semillas de palma. Estudios realizados en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. Reserva de Biosfera Bañados del Este / Ricardo Rodríguez-Mazzini, Bethy Molina Espinosa. — Rocha, UY : PROBIDES, 2000.

28 p.: fotos col., mapas. (Documentos de Trabajo; 30)

Incluye bibliografía y anexo

ISBN 9974-7532-8-7

1. Fauna 2. Zorros 3. Palma butiá 4. Uruguay
I. Molina Espinosa, Bethy II. Título III. Serie

TABLA DE CONTENIDO

PARTE 1. INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA DE CÁNIDOS

Ricardo Rodríguez-Mazzini

1. Los carnívoros.....	5
1.1. Los cánidos	7
2. Las especies de cánidos del Uruguay	9
3. El papel ecológico del zorro de monte (<i>Cerdocyon thous</i>).....	11

PARTE 2. ESTUDIOS DE INTERACCIÓN PLANTA-ANIMAL EN LA RESERVA DE BIOSFERA BAÑADOS DEL ESTE

Ricardo Rodríguez-Mazzini y Bethy Molina Espinosa

1. Un caso de interacción planta-animal: la relación entre los cánidos y los árboles productores de frutos con pulpa.....	16
2. Dispersión de semillas de la palma butiá (<i>Butia capitata</i>) por el zorro de monte (<i>Cerdocyon thous</i>) en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa	18
2.1. Introducción	18
2.2. Área de estudio	20
2.3. Métodos	20
2.4. Resultados	21
2.5. Discusión.....	25
BIBLIOGRAFÍA	27

ANEXO. CARTAS GEOGRÁFICAS.

- Plano de ubicación de la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa
- Principales hábitats de la Estación Biológica y ejemplos de distancias de dispersión

PARTE 1
INTRODUCCIÓN A LA ECOLOGÍA DE CÁNIDOS

1. Los carnívoros

El ancestro de los carnívoros fue probablemente un mamífero insectívoro pequeño que en forma gradual se fue especializando en la captura de grandes presas. Durante los procesos evolutivos que sufrieron los carnívoros se produjo, en algunas especies, una selección de la característica de tamaño corporal grande para poder alimentarse de otros grandes mamíferos herbívoros. El aumento de las áreas de pastizales y sabanas en el Plioceno (hace unos cinco millones de años) permitió un ímpetu selectivo hacia la evolución de grandes herbívoros corredores de sabanas y la selección favoreció a los grandes carnívoros, como una adaptación para depredar sobre esos grandes herbívoros. Por otra parte, los pastizales favorecieron a los roedores y aves crípticos, al mismo tiempo que la selección fue favoreciendo la especialización de otro grupo de carnívoros, en este caso de menor tamaño, adaptados a la depredación de los pequeños habitantes de los pastizales (Eisenberg 1983).

Los carnívoros constituyen un orden (Carnivora), dentro de la clasificación de los animales vivientes, que está integrado por unas 238 especies en todo el mundo y que presenta una conducta alimentaria generalizada en la que la carne es la fuente principal de obtención de energía. Estos organismos poseen una dentición carnisal que les permite la captura, corte y digestión de sus presas (Figura 1). Si bien esta definición es válida, existe dentro del orden de los carnívoros un importante número de especies cuya alimentación es omnívora, frugívora o completamente insectívora. Esta diversificación dietaria ha permitido al grupo de los carnívoros adaptarse a muy variados tipos de hábitats.

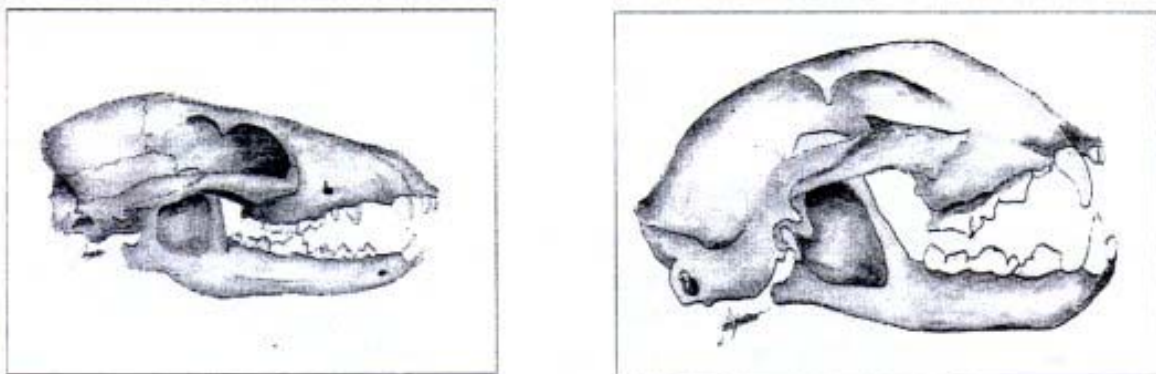


Figura 1. Cráneo de zorro (*Cerdocyon thous*) y de puma (*Felis concolor*). En el caso del cráneo de puma se observa una dentición adaptada a una dieta exclusivamente carnívora, cosa que no ocurre con el zorro que posee una dentición más adaptada a un tipo de dieta omnívora (incluye molares trituradores).

Dibujo: Carlos Prigioni.

Los carnívoros intervienen de diversas formas en los ecosistemas. Ejercen, por un lado, una acción reguladora sobre las presas que consumen (entre las que se encuentran peces, anfibios, reptiles, aves, mamíferos e incluso insectos) y la cantidad de éstas en el ecosistema es importante por la relación que mantienen con las plantas de las cuales ellas dependen. Existen por otra parte, varias especies de carnívoros que consumen frutos y dispersan sus semillas desarrollando así un tipo de interacción planta-animal. Muchas especies de plantas se adaptaron a este tipo de dispersión zoócora evolucionado hacia la producción de frutos con determinadas características que los hacen atractivos para los animales.

Este conjunto de interacciones guarda relación con los procesos de la estructuración de los ensambles de especies animales y con los procesos de estructuración de las comunidades vegetales. Estas relaciones ecológicas constituyen interacciones complejas que aún son poco conocidas, pero de las cuales se tienen algunos indicios. Por ejemplo, en los parches de selvas muy pequeños que permanecen como fragmentos o islas luego de talas extensivas, se produce generalmente una disminución o la desaparición de la megafauna de mamíferos, los grandes herbívoros y carnívoros. En la selva de Los Tuxtlas ubicada en la Sierra del mismo nombre en la región costera del Golfo de México (Estado de Veracruz) se realizó un cálculo de tasa de deforestación que resultó de 4,3% por año para el intervalo 1976-1986 (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). La superficie ocupada por la selva se viene reduciendo rápidamente y ya se observan fragmentos pequeños de selva aislados. En estudios de herbivoría realizados en esta selva surge como fenómeno recurrente la ausencia de daño por vertebrados en las plantas del sotobosque. Se han planteado varias hipótesis para explicar esta ausencia y la que más parece sostenerse es la referente a la ausencia de vertebrados por el fenómeno mencionado de defaunación contemporánea (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Dirzo and Miranda (1991) encontraron una marcada ausencia de mamíferos del sotobosque de Los Tuxtlas, en comparación con un sitio de la selva Lacandona (Chiapas, México) en buen estado de conservación. Asociado a esto encontraron que las plantas del sotobosque parecen tener una carga de daño del 27%. Por tanto se podría considerar que la ausencia de vertebrados fitófagos del sotobosque de Los Tuxtlas podría producir cambios en la estructura y diversidad del mismo. De hecho, dicho sotobosque se caracteriza por presentar en algunas partes carpetas densas y casi monoespecíficas de plántulas de algunas especies que dominan localmente el espacio (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Estos cambios en la vegetación serían una de las consecuencias visibles del proceso de fragmentación y posterior defaunación y podrían explicarse por la pérdida de los grandes defoliadores, de los depredadores de semillas y de los mamíferos dispersores de semillas. Con la uniformización del sotobosque este proceso estaría llevando a la pérdida paulatina de la diversidad vegetal de los parches aislados de selva.

Históricamente los carnívoros han sido considerados como animales que pueden tener algún grado de peligrosidad para el hombre, así como efectos negativos para la producción. El problema es tal vez más grave para los grandes felinos que se perciben como más peligrosos y en algunas regiones, a causa de la caza, se produce su extinción local, o permanecen poblaciones relegadas a áreas marginales de la actividad humana o a áreas protegidas.

La conservación de los grandes carnívoros es más compleja a causa de sus mayores requerimientos, necesitan amplias superficies para desarrollar su ámbito de hogar o para efectuar los grandes desplazamientos que muchas veces realizan. A medida que se ha avanzado en el conocimiento de estos organismos, se ha comenzado a comprender su papel en los ecosistemas y a reconocer que cumplen una serie de funciones que son beneficiosas para el hombre. Los grandes carnívoros son depredadores tope de las tramas alimentarias y como tales desarrollan una función en la regulación de las poblaciones de sus presas. Otras especies de carnívoros intervienen en los procesos de dispersión de semillas y en la eliminación de carroña. También, muchas especies de cánidos actúan en la regulación de las poblaciones de pequeños roedores, las que en ocasiones presentan problemas de tipo sanitario o generan pérdidas en zonas de cultivos.

1.1. Los cánidos

Los zorros, lobos, coyotes y perros son carnívoros de un tamaño corporal medio e integran la familia de los cánidos (Canidae). Esta familia incluye además, animales de características particulares como los chacales y licaones. La distribución actual de los cánidos comprende todos los continentes excepto Antártida y Australia, si bien el perro (*Canis familiaris*) fue introducido en Australia por los aborígenes entre el 4.000 y 7.000 años antes del presente (Redford and Eisenberg 1992).

En lo relativo a su alimentación, los cánidos son carnívoros generalistas y pueden presentar un régimen alimentario más o menos omnívoro. Consumen carne pero también poseen un diente molar triturador apropiado para tratar alimento vegetal. Los caninos son bastante largos pero no altamente especializados, no son particularmente agudos ni muy aplanados (Ewer 1977) (Figura 1).

Los cánidos poseen extremidades adaptadas a la carrera en terrenos relativamente abiertos (Ewer 1977). Son animales que poseen generalmente hábitos crepusculares y nocturnos, y algunas especies pueden cubrir grandes distancias cuando desarrollan sus actividades de búsqueda y captura de presas.

En ecología animal se conoce como ámbito hogareño o área de campeo, al espacio que utiliza un animal al realizar sus actividades diarias de alimentación, reproducción, desplazamiento, cuidado de las crías y descanso (Burt 1943). Los cánidos poseen ámbitos de hogar más o menos amplios que pueden variar en función de la especie de que se trate, del sexo, de la estacionalidad climática, de su ciclo reproductivo y de las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos alimentarios.

Para el caso del coyote (*Canis latrans*), un cánido originario de Norteamérica que ha ampliado su rango de distribución a Centroamérica, llegando en la actualidad hasta Panamá (Vaughan 1983), fue reportado, en un estudio realizado en México, un ámbito de hogar promedio para las cuatro estaciones del año de 10,6 km² en los machos y de 6,0 km² en las hembras (Huxley y Servín 1995). En cuanto a las distancias recorridas por estos animales, se observó que los machos son capaces de desplazarse 15,65 km en 24 horas en promedio anual, y las hembras 12,34 km en 24 horas (Servín 1992). En estos estudios se observó también una variación estacional significativa en el tamaño del ámbito de hogar de las hembras, mientras que en los machos no se observaron diferencias (Huxley y Servín 1995). En el caso de una especie de cánido de menor tamaño corporal, el zorro rojo (*Vulpes vulpes*), se encontró, en un estudio realizado en la Estación Biológica de Doñana en España, que los machos recorren 9,82 km en promedio en 24 horas y que las hembras recorren 5,93 km (Servín *et al.* 1991).

Los estudios sobre la ecología de los cánidos en general y sobre la alimentación en particular han permitido aumentar el conocimiento sobre estas especies. Algunas de ellas ejercen cierta presión de depredación sobre animales domésticos, la cual debe ser cuantificada para conocer su impacto real; a la vez, otras especies que no depredan sobre estos animales, son incluidas erróneamente en la misma categoría. En un estudio de depredación de corderos por zorros realizado en Uruguay, se encontró que existe, a nivel de productores rurales, una

sobreestimación de la tasa de mortalidad ocasionada por depredación en un 300%. Esto es debido a que se considera entre los corderos depredados a aquellos animales enfermos o que por alguna causa no serían corderos viables (Cravino *et al.* 1997). En este estudio se hace notar la necesidad de diferenciar este tipo de depredación de la que ocurre sobre animales viables. Otro problema que afecta a las especies de cánidos es su interés comercial peletero. Por ambos motivos, durante mucho tiempo la presión de caza ha sido alta, lo que determinó que se llegara, en algunos casos, a la extinción local de poblaciones y hasta la extinción total como en el caso de la única especie de zorro que existía en las islas Malvinas, el zorro de las Malvinas (*Dusicyon australis*). Este zorro fue descubierto en 1690 y presentaba una población importante cuando Darwin visitó estas islas en 1833. En 1839, un alto número de animales fue eliminado por comerciantes de pieles de los Estados Unidos. En la década de 1860, inmigrantes escoceses comenzaron a criar ovejas en las islas, los zorros depredaban algunos animales y por ello se comenzaron a utilizar venenos en forma intensiva (Nowak and Paradiso 1983). La especie ya era rara en 1870 y el último individuo conocido fue muerto en 1876 (Allen 1942, citado por Nowak and Paradiso 1983).

2. Las especies de cánidos del Uruguay

Para el territorio uruguayo se han registrado tres especies de cánidos. De ellas, el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) y el zorro gris (*Dusicyon gymnocercus*) son especies comunes y en términos generales no presentan problemas importantes de conservación, más allá de los efectos negativos que sobre sus poblaciones pueden tener la caza o el envenenamiento. La tercera especie, el lobo de crin o aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*), que posiblemente fue en el pasado una especie más abundante, actualmente se la puede considerar como de muy rara aparición (Ginsberg and Macdonald 1990). En el año 1989 se obtuvo el registro más reciente de esta especie para Uruguay, en el departamento de Río Negro, al oeste del país, sobre el Río Uruguay (Mones y Olazarri 1990). Es de destacar que si bien no existen otros registros actuales, se cuenta con varias referencias de indicios de la presencia de esta especie en el país.

El zorro de monte y el zorro gris son especies de un tamaño corporal similar, el primero posee un peso medio de 5,6 kg (rango 3,5-8,2) (Crespo 1982), mientras que el segundo de 5,9 kg (rango 4,5-7,9) (Barlow 1965, citado por Redford and Eisenberg 1992). En cambio, el aguará-guazú, es un cánido de mayor porte que alcanza a pesar unos 24 kg (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características morfométricas generales de las tres especies de cánidos del Uruguay.

Especie	Peso medio	Long. media cabeza-cuerpo	Long. media cola
<i>Cerdocyon thous</i>	5,6 kg ⁽¹⁾	640,2 mm ⁽¹⁾	312,5 mm ⁽¹⁾
<i>Dusicyon gymnocercus</i>	5,9 kg ⁽²⁾	590,9 mm ⁽³⁾	329,5 mm ⁽³⁾
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	24,2 kg ⁽⁴⁾	1.093,5 mm ⁽⁴⁾	397,5 mm ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Crespo 1982. ⁽²⁾ Barlow 1965, citado por Redford and Eisenberg 1992. ⁽³⁾ Massoia 1982.

⁽⁴⁾ Dietz 1981 citado por Redford and Eisenberg 1992.

El zorro de monte tiene una coloración marrón grisácea, posee un línea dorsal negra más o menos marcada que llega hasta la cola y los extremos de sus miembros también son negros, si bien se considera que existe una importante variación dentro de la especie (Berta 1982). Este zorro presenta característicamente un hocico más corto.

El zorro gris posee un pelaje gris jaspeado y ventralmente gris pálido. La cabeza es rojiza y, con respecto al zorro de monte, posee orejas más largas, hocico más fino y las extremidades de las patas más claras.

El aguará-guazú se reconoce fácilmente por sus patas particularmente largas, orejas grandes y pelo de coloración general amarillo rojiza. Además, la punta del hocico y la porción terminal de sus extremidades son negras (Ginsberg and Macdonald 1990).

El zorro gris posee una distribución geográfica típicamente más sur dentro de Sudamérica; en cambio, el zorro de monte tiene una distribución más tropical que se extiende, según Cabrera y Yepes (1940), desde Colombia y Venezuela por una línea más o menos sinuosa que desde Perú, pasa por Bolivia, Tucumán y Entre Ríos, hasta Uruguay (Figura 2). El aguará-guazú posee una distribución que en buena medida se superpone a la del zorro de monte, pero que tiene un menor alcance, especialmente hacia el norte donde su límite se ubica al sur del río Amazonas (Figura 2).

De estas tres especies, el aguará-guazú es la que se encuentra claramente amenazada; se la considera como especie *en peligro de extinción* en Bolivia, Argentina y Brasil (Ginsberg and Macdonald 1990) y se puede considerar que prácticamente ha desaparecido de Uruguay. El tamaño corporal grande de este cánido, que a su vez determina importantes requerimientos de hábitats y mayores áreas de ámbito de hogar (dos individuos desarrollan sus actividades en aproximadamente 20 a 30 km², Ginsberg and Macdonald 1990), puede estar contribuyendo con el proceso de extinción local de poblaciones en áreas donde los disturbios antrópicos son importantes.



Figura 2. Áreas de distribución geográfica de las tres especies de cánidos del Uruguay.
Tomado de: Ginsberg and Macdonald 1990.

3. El papel ecológico del zorro de monte (*Cerdocyon thous*)

El zorro de monte es probablemente el depredador más abundante en muchos de los ecosistemas terrestres del Uruguay y es una especie común en la Reserva de Biosfera Bañados del Este.

En la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa (ver Anexo, Plano de ubicación), área protegida ubicada dentro de esta Reserva de Biosfera, se desarrolla un estudio sobre la ecología de este zorro, orientado a conocer la composición de la dieta, su variación estacional y anual, su relación con la oferta de los principales recursos alimentarios, y a valorar su capacidad como agente dispersor de semillas.



Vista aérea de la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. Foto: Gonzalo Picasso.



Zorro de monte (*Cerdocyon thous*). Foto: Ricardo Rodríguez-Mazzini.

La estación posee 715 hectáreas y se ubica en un entorno que mantiene un buen grado de naturalidad. Los ecosistemas principales que posee el área protegida son el bosque, la pradera y el bañado constituido principalmente por macrófitas emergentes de alto porte. Además, posee sectores de costa lagunar arenosa y rocosa de una menor superficie.

Para el análisis de la composición de la dieta del zorro se trabajó sobre la información que aporta el análisis del contenido de las heces. Se diseñó un muestreo mensual a lo largo de transectos ubicados sobre sendas utilizadas por los zorros en el área de la Estación Biológica. Se obtuvo una muestra mensual de 20 o más heces y se abarcó más de un ciclo anual.

La técnica de análisis de los componentes de la dieta a partir de las heces, si bien es más indirecta, presenta la ventaja de evitar la captura y muerte de animales para extraerles el contenido estomacal y de obtener, con menor esfuerzo, un mayor número de muestras que lo que permite la colecta de estómagos o la obtención de regurgitados por medio de agentes vomitivos.

El contenido de las heces fue analizado en el laboratorio por medio de la disgregación de cada muestra en agua lo que permitió la separación de los distintos componentes (pelos, huesos, escamas, frutos, etc.), a los que se procuró identificar al nivel taxonómico más detallado posible mediante la comparación con materiales de referencia. Se cuantificó la composición de la dieta en términos de frecuencia de ocurrencia y de una estimación de la biomasa consumida.

En estudios previos, desarrollados en Venezuela, se reportó que la dieta del zorro de monte está compuesta principalmente por pequeños vertebrados (mayoritariamente mamíferos), artrópodos y frutos (Brady 1979, Bisbal y Ojasti 1980). En Brasil, se encontró un alto consumo de frutos y mamíferos, incluyendo entre los primeros a frutos de especies cultivadas (Motta-Junior *et al.* 1994, Facure and Monteiro-Filho 1996). En Uruguay existen antecedentes de estudios de dieta en cánidos en los que se observó consumos importantes de vegetales, mamíferos silvestres y aves (Cravino 1992).

En el presente estudio se encontró que el zorro de monte presenta una dieta omnívora y variable a lo largo del año, lo que concuerda con lo reportado por Motta-Junior *et al.* (1994). Esta variación en la composición estacional de la dieta posiblemente esté relacionada a una disponibilidad temporal diferencial de los distintos recursos alimentarios que utiliza la especie y a sus necesidades metabólicas.

La estacionalidad observada en la dieta, aparentemente asociada a las épocas de mayor disponibilidad de los recursos utilizados, así como el consumo de frutos de especies cultivadas encontrado por otros autores (Motta-Junior *et al.* 1994, Facure and Monteiro-Filho 1996) sugieren un comportamiento oportunista en los hábitos alimentarios del zorro de monte (Bisbal y Ojasti 1980, Medel y Jaksic 1988, Facure and Monteiro-Filho 1996).

La composición de la dieta del zorro en el área de estudio se puede organizar en cuatro épocas, siguiendo en forma aproximada los cambios climáticos estacionales que se producen en un año. Hacia fines del mes de noviembre (durante la primavera) cuando comienzan a caer los primeros frutos maduros de la palma pindó (*Syagrus romanzoffiana*), se inicia el consumo de éstos por los zorros, llegando a constituir el alimento más utilizado. Durante el verano los frutos son también una clase de alimento relevante y se destacan, por su frecuencia, la palma pindó, el chal-chal (*Allophylus edulis*, Sapindaceae) y la palma butiá (*Butia capitata*).

Hacia el inicio del otoño, los frutos de la palma butiá continúan siendo un recurso importante, si bien comienzan a ser más frecuentes los insectos (fundamentalmente ortópteros y coleópteros). En esta época también integran la dieta los frutos del arrayán (*Blepharocalyx tweediei*, Myrtaceae). Ya algo más avanzado el otoño, los insectos llegan a constituir el recurso principal, seguidos por los frutos (integrados casi exclusivamente por los de la palma butiá) y en tercer lugar por los mamíferos. Es decir, al inicio del otoño los frutos tienen una mayor importancia que luego va disminuyendo y se va cambiando por una mayor frecuencia de los insectos. A su vez, se observa un incremento en el consumo de los mamíferos a lo largo de los meses de otoño, que llegan a ser durante el invierno la principal clase de alimento, lo que se mantiene hasta la primavera.

El análisis de la composición de la dieta permitió conocer la existencia de esa marcada variación estacional y la importancia que adquiere la frugivoría en esta especie.

Los resultados de la variación estacional de la dieta se pueden relacionar a estimaciones de la variación anual de la disponibilidad de algunos de los recursos utilizados por el zorro, como los insectos, los roedores y los frutos. Esta comparación permitiría conocer en qué grado, las variaciones que ocurren en la composición de la alimentación, se ajustan a los cambios en la oferta ambiental de recursos.

Por otra parte, el hecho de que el zorro tenga un comportamiento frugívoro al menos en una parte del año (durante unos seis a siete meses), sugiere que puede existir más allá de la simple alimentación, otro tipo de interacción más compleja con las plantas. El hecho de que las plantas produzcan frutos que son atractivos para los animales se relaciona con la necesidad que ellas tienen de que sus semillas sean movilizadas por otros organismos.

Como forma de aproximarse al conocimiento de estas interacciones, se iniciaron otros estudios. Por un lado, la estimación de la disponibilidad de frutos de palmas y de otras especies arbóreas que utiliza el zorro, una valoración de la capacidad de consumo de frutos por los zorros, y del posible daño producido en la semilla durante su pasaje por el tracto digestivo del animal. Por otro lado, se valoró la capacidad de alejar las semillas a una determinada distancia de la planta madre y se determinó el destino final de las semillas consumidas en términos de cuál era el hábitat de deposición. Por último, se valoró la capacidad de realizar una verdadera escarificación de la cubierta de la semilla como para favorecer su germinación, luego que ésta transcurre por el tracto digestivo del zorro.

En última instancia, el grado de efectividad que tiene esa relocalización de semillas por los zorros, viene dado por la cantidad que atraviesan el tracto digestivo sin ser dañadas, por la posible escarificación de la cubierta de las mismas y por la adecuación para la germinación de los sitios en los que preferentemente son depositadas (*safe sites*, Harper 1979).



Desarrollo de plántulas de palma butiá en el mantillo del bosque a partir de semillas relocalizadas por zorros. Foto: Ricardo Rodríguez-Mazzini.

PARTE 2
ESTUDIOS DE INTERACCIÓN PLANTA-ANIMAL EN LA
RESERVA DE BIOSFERA BAÑADOS DEL ESTE

1. Un caso de interacción planta-animal: la relación entre los cánidos y los árboles productores de frutos con pulpa

Las interacciones planta-animal ocurren a diferentes niveles e involucran a muy diversos organismos, incluyendo, dentro del componente animal, organismos herbívoros, frugívoros e incluso depredadores de semillas. El flujo de semillas (o de otros propágulos) dentro o hacia fuera de un hábitat, determina la población potencial de ese hábitat (Harper 1979). Las plantas han desarrollado diversas estrategias para imprimirle movilidad a sus propágulos y permitir que se alejen del individuo que los produce. Este alejamiento conlleva ventajas que permiten aumentar la probabilidad de sobrevivir de los descendientes. El simple hecho de que una semilla caiga lejos de su progenitor ya tiene ventajas adaptativas pues escapa a la competencia que se generaría en el caso de llegar a germinar muy cerca de aquel.

Existe un importante número de plantas que han pasado por un proceso evolutivo tendiente a adaptar sus frutos a la dispersión por medio de la ingestión por animales (dispersión endozoócora). Para ello, han desarrollado frutos atractivos, blandos, con abundante pulpa y, en algunos casos, con algún medio de protección de la semilla. Los frutos que son dispersados por mamíferos presentan en general estas características (Howe 1986). Varias especies de palmas poseen frutos con esas características y con un fuerte endurecimiento del endocarpo lo que contribuye a garantizar la sobrevivencia de la semilla al pasar por el tracto digestivo del animal y aumenta también la probabilidad de sobrevivir una vez que es depositada en el suelo.

Se cuenta con referencias de frugivoría y dispersión de semillas por cánidos para tres de las seis especies de palmas del Uruguay. En este trabajo se aporta información para los casos de las palmas butiá (*Butia capitata*) y pindó (*Syagrus romanzoffiana*) y su interacción con el zorro de monte (*Cerdocyon thous*). Existen además, observaciones sobre forrajeo de frutos por el zorro gris tanto en la palma pindó (obs. pers.) como en la palma yatay (*Butia yatay*) (C. Prigioni com. pers.).

La información que se presenta en el siguiente apartado es uno de los resultados de los estudios de interacciones entre plantas y animales que se llevan a cabo en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. Se presenta en este caso un análisis de una parte del proceso de dispersión focalizado en la interacción entre dos especies: la palma butiá y el zorro de monte. Los resultados refieren principalmente a tres aspectos: la cantidad de semillas de la palmera butiá que pueden ser relocalizadas por el zorro de monte, la valoración de la ocurrencia de un posible daño ocasionado por el pasaje por el tracto digestivo y la capacidad del zorro de monte de alejar las semillas respecto de la planta productora.

En este estudio se diseñó una técnica para identificar la planta productora a partir de los frutos recogidos en las heces y así medir la distancia a la cual los zorros fueron capaces de alejar las semillas.

Para determinar la capacidad de un organismo como agente dispersor efectivo es necesario también valorar la capacidad de germinación de las semillas luego de su ingestión. Esta valoración se puede realizar mediante experimentos de germinación en los cuales se contrasta una muestra de semillas consumidas por el supuesto organismo dispersor y otra

cantidad de semillas recogidas de frutos maduros caídos debajo de plantas productoras y que no fueron ingeridos. Un experimento de este tipo se realizó en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa con frutos de la palma pindó, utilizando 250 endocarpos tomados de heces de zorro de monte y 250 tomados debajo de diversas plantas. La capacidad de germinación de las semillas en ambos tratamientos presentó diferencias en cuanto al tiempo y al porcentaje. De las semillas consumidas por zorros germinó el 22,4% (n=56); de las no consumidas sólo el 4% (n=10) (Rodríguez-Mazzini y Molina Espinosa, datos no publicados). Un resultado semejante se obtuvo para una especie de Sapindacea, el chal-chal (*Allophyllus edulis*): de las semillas provenientes de frutos consumidos por zorros, el 21,6% (n=54) alcanzaron a germinar, y de la muestra de semillas no consumidas germinó el 4,4% (n=11) (Rodríguez-Mazzini y Molina Espinosa, datos no publicados). La realización de experimentos similares con un número importante de semillas de palma butiá y de otras especies de árboles permitirá generar un conocimiento consistente sobre esta etapa determinante del proceso dispersivo.

En un estudio previo (Motta-Junior *et al.* 1994) sobre la escarificación de semillas de varias especies de plantas por el zorro de monte, no se reportó germinación de palma pindó, si bien se debe considerar que en ese trabajo se utilizó una muestra baja (n=6) y que este tipo de semillas presentan dormancia; en cambio, en el mismo experimento, se registraron porcentajes altos de germinación para otras especies.

En los estudios de dispersión es importante también definir hacia qué tipo de hábitat son relocalizadas las semillas y si ese o esos hábitats presentan condiciones adecuadas para la germinación y el establecimiento de las nuevas plantas. Una aproximación a esas preguntas se puede obtener al medir hacia dónde se produce preferentemente la lluvia de semillas generada por animales, mediante muestreos que permitan definir densidades por unidad de superficie. También es posible obtener una valoración de cuán adecuado es un hábitat para determinada especie de planta, a través de una evaluación de la abundancia de renuevos y del establecimiento de plantas de esa especie en cada hábitat potencial.

2. Dispersión de semillas de la palma butiá (*Butia capitata*) por el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa

2.1. Introducción

La dispersión de semillas es un proceso activo de transportación (Van der Pijl 1969) a través del cual los propágulos pueden moverse desde las plantas madre hacia sitios adecuados para el crecimiento y la reproducción (Howe and Estabrook 1977).

El patrón de distribución espacial que presentan las semillas dispersadas alrededor de la fuente de origen puede variar debido a las interacciones ecológicas con organismos vectores de semillas (Willson 1993). Si se considera que la dispersión de descendientes incrementa el éxito o aptitud de los progenitores, se puede esperar que los descendientes dispersados sobrevivan más y se reproduzcan mejor que los no dispersados, pues los primeros evitan las condiciones perjudiciales cercanas a la planta madre o alcanzan mejores condiciones al ser relocalizados. Algunos enemigos naturales de las semillas o de las plántulas responden a la densidad y/o a la distancia desde la planta madre (u otro conespecífico) (Willson 1993).

Los animales seleccionan sus alimentos basados en la disponibilidad, en la calidad alimentaria y en sus requerimientos. La selección de frutos o semillas por animales se basa también en la localización espacial que presentan los mismos, su tamaño y estructura, así como en las demandas nutricionales de los individuos que forrajean y su capacidad de evitar las toxinas (Stiles 1993).

La endozoocoria es la dispersión de esporas o semillas que se produce luego del pasaje de las mismas por el tracto digestivo de los animales. Las semillas reciben un tratamiento o procesamiento físico y químico que tiene lugar en el tubo digestivo. Esto es afectado adicionalmente por el tiempo que la semilla permanece en el tracto digestivo, antes de ser depositada por el animal (Stiles 1993).

La pulpa de los frutos carnosos, con tejidos comestibles, blandos y nutritivos ubicados alrededor de las semillas, es una fuente importante de alimento para muchos animales frugívoros, principalmente para mamíferos y aves, pero también para muchos reptiles y peces (Howe 1986).

En estudios sobre la dieta de mamíferos carnívoros se ha reportado con frecuencia el consumo de frutos y semillas (Bisbal y Ojasti 1980; Dietz 1984; MacCracken and Uresk 1984; Rau *et al.* 1987; Servín y Huxley 1991; Geffen *et al.* 1992; Motta-Junior *et al.* 1994; Facure and Monteiro-Filho 1996, entre otros) y se ha hecho referencia a su efecto en la dispersión de ciertas plantas (Dietz 1984; Servín y Huxley 1991; Bustamante *et al.* 1992; Lombardi and Motta-Junior 1993; Motta-Junior *et al.* 1994; Alonso *et al.* 1995; Vogl and McHargue 1966).

Zona and Henderson (1989) indicaron que muchas especies de palmas son zoócoras y que hay especies de mamíferos, aves y peces que están involucradas en su dispersión. Henderson (1961, 1965, citado por Vogl and McHargue 1966) encontró que el coyote (*Canis latrans*) es un agente dispersor de la palma de California (*Washingtonia filifera*) entre oasis del desierto de Colorado, en California.

La palma butiá es una de las especies de palmas de distribución más austral del continente americano. En Uruguay alcanza el extremo sur de su distribución formando extensos palmares asociados a llanuras. El fruto de esta especie es una drupa de dos centímetros de diámetro que contiene generalmente tres semillas en un endocarpo endurecido; la fructificación se produce entre febrero y mayo. Para esta especie de palma, Alonso *et al.* (1995) reportaron la ocurrencia de plántulas en desarrollo en las heces del zorro de monte, un cánido abundante en el área de palmares, y sugirieron que éste puede ser uno de los agentes de dispersión en los bosques del sureste de Uruguay. La escarificación de un importante número de semillas debido a su pasaje por el tracto digestivo del zorro puede tener un efecto positivo al disminuir el tiempo medio de germinación. A su vez, la relocalización puede estar dirigida hacia sitios adecuados para la germinación (*safe sites*, Harper 1979) y podría llegar a disminuir el riesgo de depredación de semillas por roedores (Janzen 1970, Estrada and Coates-Estrada 1991).

Existe poca información sobre la capacidad que tienen algunos animales para alejar semillas respecto de la fuente de producción. Para el caso de los cánidos que frecuentan bosques y realizan desplazamientos más o menos importantes, es posible suponer que pueden llegar a movilizar un alto número de semillas a distancias considerables de las plantas madre.



Palma butiá (*Butia capitata*). Foto: Susana Gómez.

Los objetivos de este estudio fueron:

- a) determinar la presencia y número de endocarpos de la palma butiá contenidos en las heces de zorro y detectar el posible daño de semillas debido a su pasaje a través del tracto digestivo,
- b) conocer la distancia a la que son dispersadas las semillas de la palma butiá por el zorro de monte,
- c) determinar hacia qué tipo de hábitat fueron dispersadas las semillas.

2.2. Área de estudio

Se trabajó en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa (33° 58' S, 53° 37' W) ubicada en la Reserva de la Biosfera Bañados del Este¹ de Uruguay (ver Anexo, Plano de ubicación). Es una zona de humedales subtropicales que contiene ecosistemas de bosque, pradera y bañado y que posee un clima subtropical húmedo con un promedio de lluvia anual de 1.100 mm. La Estación Biológica comprende una superficie de 715 hectáreas sobre la laguna Negra, y se ubica entre los 8 y 20 msnm. En la Estación Biológica y su entorno inmediato la palma butiá presenta una baja densidad tanto en la pradera como en los parches de bosque.

2.3. Métodos

El estudio fue desarrollado en dos períodos anuales de fructificación de la palma butiá; el primero entre marzo y mayo de 1996 y el segundo entre marzo y abril de 1997. Las heces de zorro fueron colectadas a lo largo de sendas existentes en los diferentes hábitats de la Estación Biológica y colocadas en bolsas de papel numeradas. Cada sitio de colecta se referenció en el terreno o directamente en un mapa a escala 1:5.000. Las muestras de heces se secaron, se lavaron sobre un tamiz y se analizaron para determinar la presencia o ausencia de endocarpos de palma y de marcas de frutos. Se examinaron todos los endocarpos encontrados para determinar la posible existencia de daño mecánico causado por su pasaje a través del tracto digestivo de los zorros.

La distancia a la que los zorros pueden movilizar las semillas de esta palma fue registrada mediante el marcaje de frutos maduros en los dos períodos de fructificación mencionados. Se marcaron los frutos maduros caídos de 17 palmas ubicadas en los parches de bosque. Se utilizó un método de marcaje que consistió en colocar en el mesocarpo de cada fruto un pequeño trozo de hilo de algodón de un determinado color. Todos los frutos marcados fueron posteriormente devueltos al sitio donde se encontraban disponibles para el consumo de los zorros. La asignación de un mismo color a todos los frutos de una misma palma permitió identificar el sitio de origen de los frutos encontrados en heces que contenían marcas. Cuando una muestra contenía más de una marca correspondiente a frutos de una misma planta se consideró sólo una medida de distancia de dispersión. Marcas de diferentes palmas en una misma muestra fecal fueron consideradas como registros diferentes de distancia de dispersión.

El número de heces en el cual fueron registrados frutos de la palma butiá se expresó como presencia (P) en el total de heces analizadas. Se cuantificó la cantidad de frutos por muestra en cada período de fructificación, la distribución de datos fue valorada por un análisis

¹ La Reserva de Biosfera Bañados del Este fue designada por UNESCO en 1976. Se ubica al sureste de Uruguay y comprende los departamentos de Rocha y Treinta y Tres, y parte de los de Maldonado, Lavalleja y Cerro Largo.

exploratorio (box and whisker plot) y se realizó una comparación entre períodos mediante la prueba de Mann-Whitney (Zar 1996). La distancia media de dispersión fue calculada para cada período de fructificación y la distribución de los datos fue valorada por un análisis exploratorio (box and whisker plot). Las distancias obtenidas para los dos períodos fueron comparadas por medio de la prueba de Mann-Whitney (Zar 1996).

En cada sitio de colecta de heces se registró el tipo de hábitat y se clasificó como favorable o no favorable para la germinación. La condición del sitio para la germinación fue evaluada mediante un criterio basado principalmente en la presencia/ausencia de plántulas en desarrollo.

2.4. Resultados

2.4.1. Presencia de semillas de palma en las heces y valoración de daño

En un total de 528 heces analizadas se encontró que 469 contenían endocarpos de la palma butiá. Durante el primer período de fructificación analizado, el 93,1% del total de heces muestreadas (n=159) contenían endocarpos, con una media de $19,3 \pm 0,96$ endocarpos por heces. Durante el segundo período de fructificación, el 87,0% del total de muestras fecales (n=369) contenían endocarpos con una media de $12,70 \pm 0,57$ (Cuadro 2). El número de endocarpos por heces fue significativamente mayor en el período de muestreo de 1996 respecto del correspondiente a 1997 (U=38,9, p<0,05) (Figura 3).

El total de endocarpos analizados (n=6.929) contenidos en las 469 heces colectadas en los dos períodos estudiados (Cuadro 2), no presentó evidencia de daño físico aparente que pudiera haber sido producido por su pasaje por el tracto digestivo de los zorros.

Cuadro 2. Número de heces colectadas (n) en cada período anual de fructificación en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa, presencia (P) o número de heces en las cuales fueron registrados frutos de palma y porcentaje del total. Se incluye también la media y el rango de endocarpos por heces y el número total de endocarpos analizados para valorar el daño de semillas.

Período de fructificación	1996	1997	Total
n	159	369	528
P	148	321	469
%	93,1	87,0	88,8
Media de endocarpos por heces \pm e.s.	19,3 \pm 0,96	12,7 \pm 0,57	
Rango	2-52	1-54	
Total de endocarpos analizados	2.850	4.079	6.929

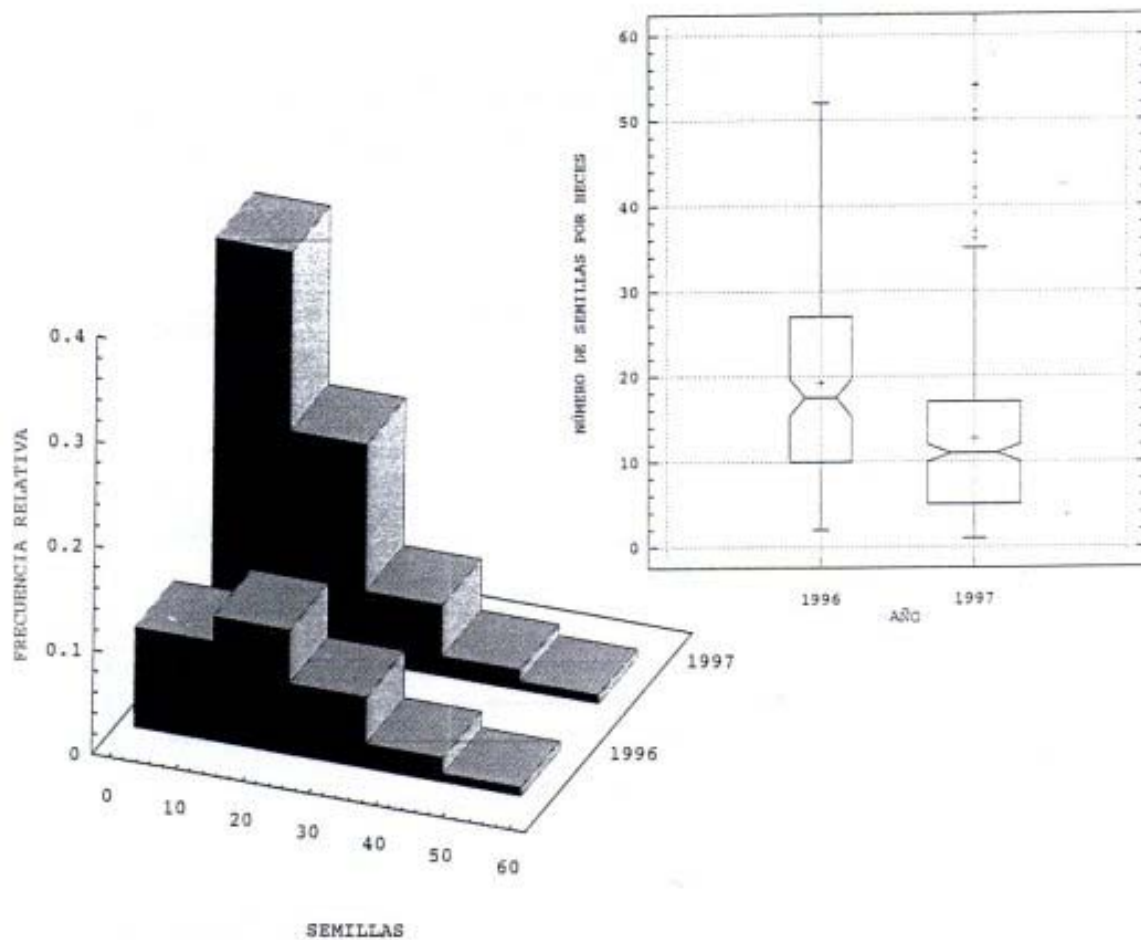


Figura 3. Cantidad de endocarpos de la palma butiá encontrados en las heces de zorro analizadas. Histograma de frecuencia de número de endocarpos en heces y análisis exploratorio de datos (box and whisker plot). La muestra consistió en 148 heces para el año 1996 y 321 para 1997 que fueron colectadas en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa.

2.4.2. Distancia de dispersión

De las 469 muestras que contenían endocarpos de la palma butiá, 27 incluyeron algún fruto marcado, lo cual representó el 5,8% (Cuadro 3). El número de frutos marcados en el período de fructificación de 1996 fue de 685 y se recuperaron 47 marcas (6,9%) en 21 heces. Durante el período del año 1997, fueron marcados 1.171 frutos y se recuperaron 22 marcas (1,9%) contenidas en 14 heces. A partir de esta recuperación de marcas se obtuvo un total de 35 medidas de distancia de dispersión de semillas.

Cuadro 3. Número total de heces colectadas por período de fructificación, número de heces que contenían endocarpos de la palma butiá, cantidad de heces que significaron recuperación de marcas y número de frutos marcados y recuperados. Se indican también los valores medio y el rango de distancia en metros a la que fueron dispersadas las semillas de la palma butiá por zorros en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa.

Período de fructificación	1996	1997	Total
Número de heces colectadas	159	369	528
Número de heces con endocarpos	148	321	469
Heces con marcas	16	11	27
% de recuperación (heces con marcas en total de heces con endocarpos)	10,8	3,4	5,8
Número de frutos marcados	685	1.171	1.856
Número de frutos marcados recuperados	47	22	69
Distancia media de dispersión(m) \pm e.s.	465,2 \pm 90,7	1.093,9 \pm 190,5	
Rango (m)	7 - 1.280,0	129 - 2.670,0	

Para el período del año 1996 se obtuvo una distancia media de dispersión de 465,2 \pm 90,7 m y una distancia de dispersión máxima de 1.280 m, mientras que en el período de estudio del año 1997 la distancia media de dispersión fue de 1.093,9 \pm 190,5 m y el máximo de 2.670 m (Cuadro 3 y Anexo). La distancia de dispersión de semillas fue significativamente mayor en el período de fructificación de 1997 respecto del período de 1996 (U=8,99, p<0,05) (Figura 4).

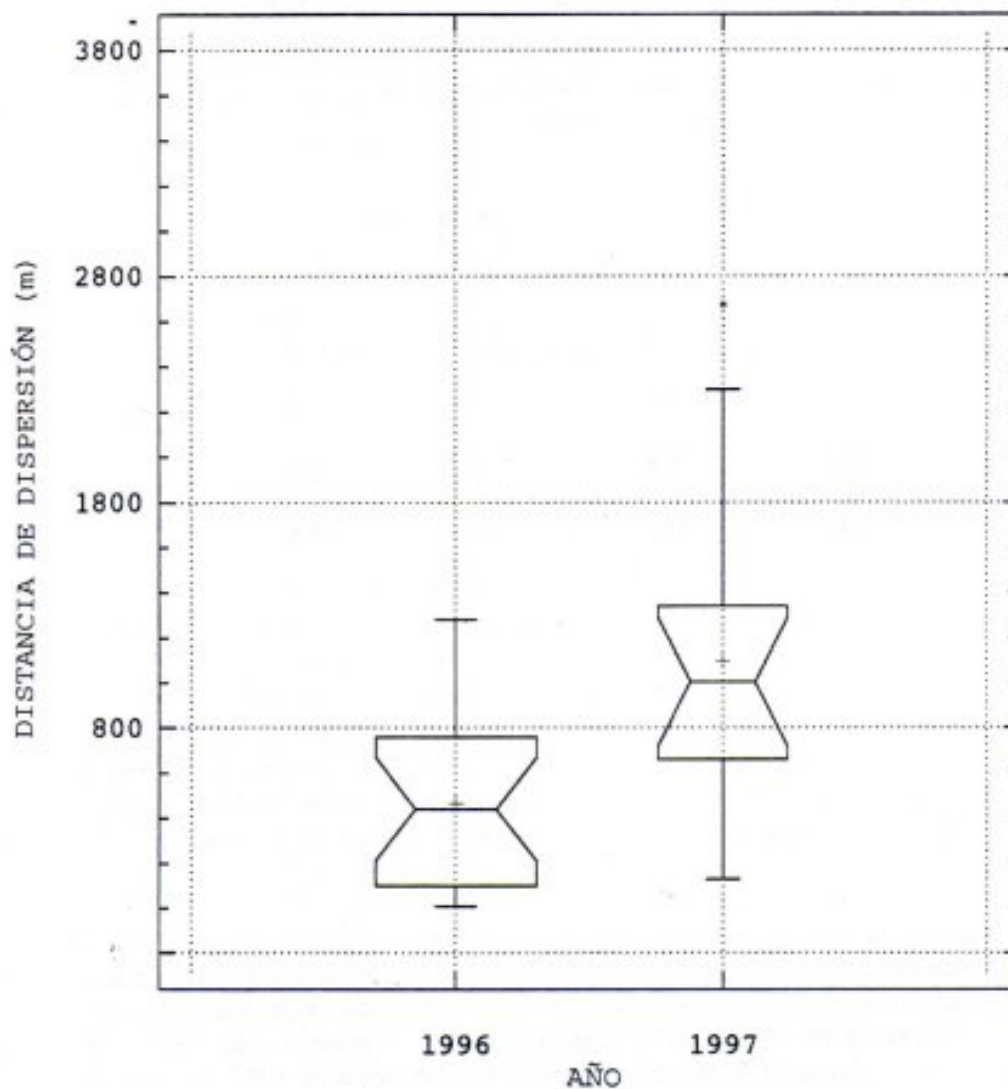


Figura 4. Distribución de los valores de distancia de dispersión (box and whisker plot) de semillas de la palma butiá obtenidos durante dos períodos de fructificación en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. El período correspondiente a 1997 contiene el registro de distancia mayor (2.670 m).

2.4.3. Arreglo espacial de las semillas dispersadas

Se registró la presencia de semillas de la palma butiá dispersadas por zorros en los cuatro hábitats considerados: bosque, pradera, bañado y costa lagunar. La mayoría de las semillas dispersadas en las heces fue depositada en hábitats de bosque, alcanzando el 78,4% (n=116) en 1996 y el 71,3% (n=229) en 1997. El bañado fue el hábitat que registró el menor número de semillas dispersadas en las heces de zorro: 1,4% en 1996 y 0,6% en 1997 (Cuadro 4).

En ambos períodos de estudio, las semillas de la palma butiá fueron dispersadas principalmente hacia hábitats favorables para la germinación; el 95,9% (n=142) en el año 1996 y el 92,2% (n=296) en el año 1997.

Cuadro 4. Relocalización espacial de semillas de la palma butiá por el zorro de monte en los principales hábitats de la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa.

Período de estudio	1996		1997	
	N	%	N	%
Bosque	116	78,4	229	71,3
Pradera	3	2,0	52	16,2
Bañado	2	1,4	2	0,6
Costa lagunar	27	18,2	38	11,8

2.5. Discusión

La presencia de endocarpos no dañados en las heces, los valores de distancia de dispersión de semillas encontrados, la relocalización de semillas hacia sitios aparentemente favorables para la germinación y la observación de plántulas en desarrollo en las heces, sugieren que el zorro de monte puede tener una importante función en el proceso de dispersión de semillas en el área de estudio.

El registro de un alto número de heces de zorros que contenían frutos de la palma butiá en los dos períodos de fructificación estudiados sugiere que este recurso alimentario tiene una marcada importancia estacional en la dieta de este cánido. Las diferencias registradas en el número de endocarpos contenidos en heces en los dos períodos de estudio pueden estar relacionadas a una variación en la disponibilidad de frutos. El período de fructificación de 1997 presentó una menor extensión temporal, a la que probablemente se asoció una menor producción de frutos por las palmas.

Se considera, en términos generales, que la dispersión de los propágulos de las plantas incrementa el éxito de los progenitores, pues se puede esperar que los descendientes dispersados sobrevivan más y se reproduzcan mejor que los no dispersados, debido a que los primeros evitan las condiciones desfavorables cercanas a los progenitores o porque pueden alcanzar mejores condiciones en sitios distantes (Willson 1993). Los frutos dispersados por mamíferos presentan algunas adaptaciones, como por ejemplo tejidos blandos con pulpa alrededor de la semilla (Howe 1986), pero pueden poseer también una protección más evidente de la semilla propiamente dicha para evitar la destrucción mecánica (Van der Pijl 1969). Los frutos de la palma butiá poseen un importante desarrollo de esas características: el ectocarpo es delgado pero el mesocarpo presenta un destacable desarrollo de tejidos blandos; el peso medio del fruto es de 9,81 g, del cual el 23% corresponde al

endocarpo (Puig y Nattino 1915).

Los resultados obtenidos confirman que el endocarpo duro es una efectiva protección contra posibles daños mecánicos de la semilla, pues no se encontró daño aparente en ninguno de los endocarpos analizados (n=6.929). Este estudio y las observaciones reportadas acerca del crecimiento de plántulas de la palma butiá en heces del zorro de monte (Alonso *et al.* 1995) sugieren que las semillas de esta palma mantienen su viabilidad. Por otra parte, en experimentos de germinación llevados adelante con semillas de la palma pindó, otra especie de palma con frutos de características similares, se encontraron efectos favorables en cuanto a tiempo de germinación y porcentaje de semillas germinadas (ver pág. 20). Es necesario realizar experimentos similares para la palma butiá con el objetivo de valorar de una forma más completa su interacción con el zorro de monte.

La técnica de marcaje de frutos utilizada en este trabajo permitió obtener datos de distancia de dispersión para los frutos de diferentes palmas. La sencillez de esta técnica permite su aplicación en estudios de dispersión en una amplia variedad de plantas productoras de frutos carnosos.

La palma butiá produce una gran cantidad de frutos que son acumulados en el piso cerca de las plantas madres como ocurre con otras palmas (Fiebrig 1933). Esta palma crece principalmente en planicies, por lo que es esperable que la dispersión por gravedad no siempre determine importantes movimientos de las semillas. Los valores de distancia de dispersión encontrados sugieren que el zorro de monte puede relocalizar las semillas de esta palma en sitios suficientemente alejados de las plantas madres. Las diferencias interanuales encontradas en cuanto a la distancia de alejamiento de semillas pueden estar relacionadas a una menor producción de frutos y una más corta extensión en días del período de fructificación del año 1997. Una menor disponibilidad temporal de frutos en ese año podría modificar los patrones de actividad de forrajeo de los zorros y determinar movimientos a mayor distancia en la búsqueda de frutos de esta palma o de otros recursos. Este mismo período registró el valor medio más elevado de distancia de dispersión y además el valor máximo obtenido (Cuadro 3).

La mayor parte de las heces estaban depositadas en el piso del bosque, el que puede ser considerado, en términos generales, como adecuado para la germinación (*safe sites*, según Harper 1979). Es probable, por otra parte, que este hábitat sea uno de los más utilizados por este cánido.

El consumo de un gran número de frutos por los zorros y su relocalización a cierta distancia de la fuente de producción, disminuye rápidamente la concentración de semillas debajo de las plantas parentales y determina su reubicación en cantidades menores. Este proceso puede disminuir la destrucción de semillas causada por pequeños roedores al reducirse la oferta conspicua y concentrada. De acuerdo con Zona y Henderson (1989) la depredación postdispersión puede ser el elemento que finalmente influye sobre la distribución de las palmas, si bien este fenómeno es aún poco conocido. Bullock (1980) sugiere que las semillas de la palma de California (*Washingtonia filifera*) dispersadas por mamíferos pueden experimentar una menor depredación por roedores que las dispersadas por aves. En la zona subtropical de Sudamérica, el papel de los cánidos en la dispersión de semillas y su relación con la estructuración de las comunidades vegetales, es un proceso aún muy poco estudiado.

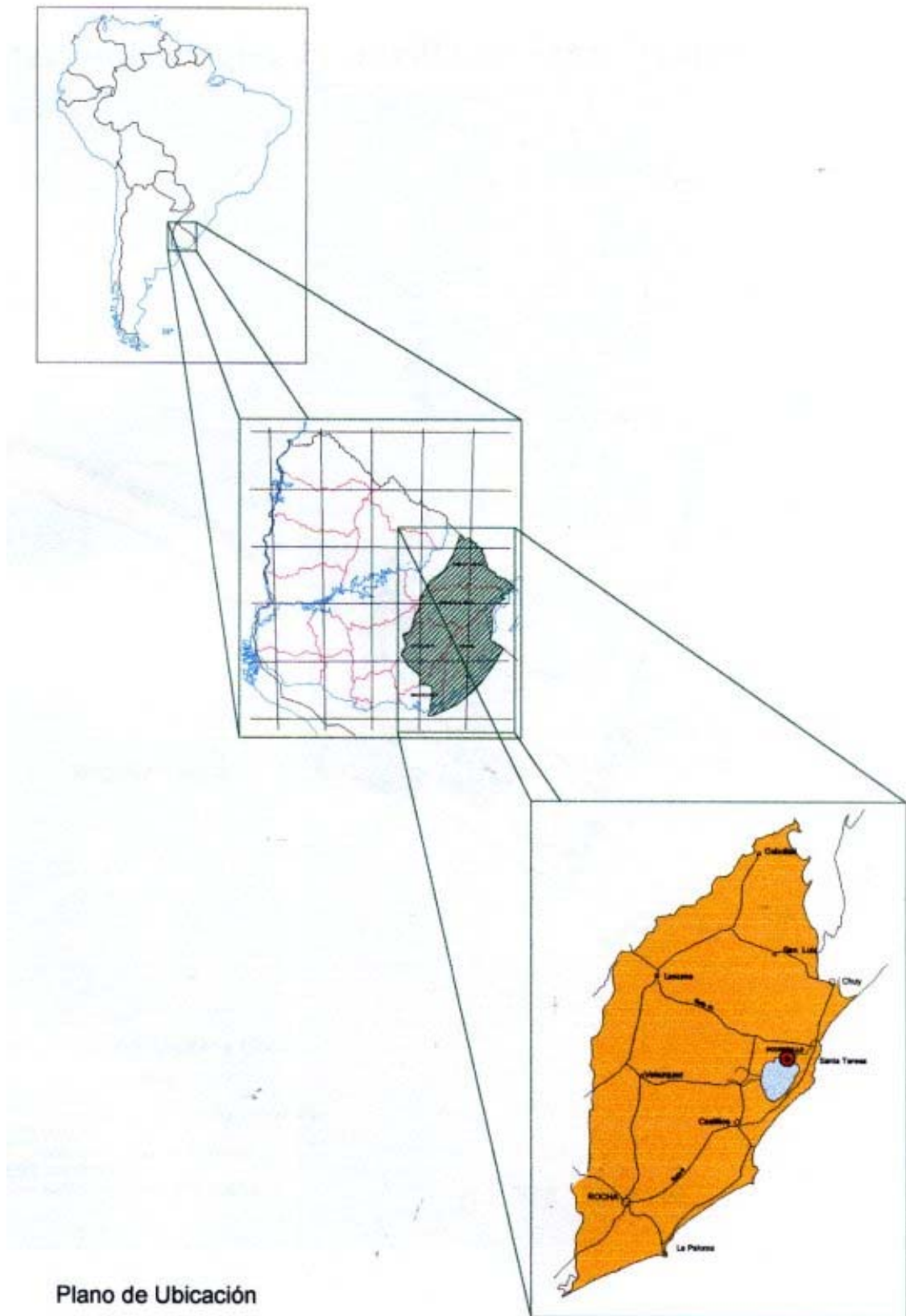
BIBLIOGRAFÍA

- Alonso Paz, E., R. Rodríguez-Mazzini y M. Clara. 1995. **Dispersión de la palma butiá (*Butia capitata*) por el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) en montes nativos de la Reserva de la Biosfera, Bañados del Este, Uruguay.** Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, **104**: 1-4
- Berta, A. 1982. *Cerdocyon thous*. Mammalian Species, **256**: 1-3
- Bisbal, F. J. y J. Ojasti. 1980. **Nicho trófico del zorro *Cerdocyon thous* (Mammalia, Carnivora).** Acta Biológica Venezolana, **10**: 469-496
- Brady, C. A. 1979. **Observations on the behavior and ecology of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous*.** p.161-171. En: J.F. Eisenberg (ed.). Vertebrate ecology in the northern Neotropics. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bullock, S. H. 1980. **Dispersal of a desert palm by opportunistic frugivores.** Principes, **24**: 29-32
- Burt, W. H. 1943. **Territoriality and home range concept as applied to mammals.** J. Mammal., **24**: 346-352
- Bustamante, R. O., J. A. Simonetti and J.E. Mella. 1992. **Are foxes legitimate and efficient seed dispersal? A field test.** Acta Oecologica, **13(2)**: 203-208
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. **Mamíferos Sud-Americanos (vida, costumbres y descripción).** Historia Natural Ediar, Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires, Argentina. 370 p.
- Cravino, J. L. 1992. **Los predadores de la ganadería.** Rev. agropecuaria. Selección de temas agropecuarios, **10**: 67-86
- Cravino, J. L., M. E. Calvar, M. A. Berrutti, N. A. Fontana and J.C. Poetti. 1997. **American Southern cone foxes: predators or prey? An uruguayan study case.** J. Wildl. Res., **2(2)**: 107-114
- Crespo, J. 1982. **Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones.** Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", Ecol., **3(2)**: 45-162
- Dietz, J. M. 1984. **Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*).** Smithsonian Contributions to Zoology, **392**: 1-51
- Dirzo, R. and A. Miranda. 1991. **Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation.** p. 273-287. En: P.W. Price *et al.* (eds.). Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions. J. Wiley, New York.
- Eisenberg, J. F. 1983. **The mammalian radiations. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior.** University of Chicago Press, Chicago. 610 p.
- Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 1991. **Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México.** J. Trop. Ecol., **7**: 459-474

- Ewer, R. F. 1977. **The carnivores**. Cornell University Press, New York. 494 p.
- Facure, K. G. and E. L. A. Monteiro-Filho. 1996. **Feeding habits of the Crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southeastern Brazil**. *Mammalia* **60**: 147-149
- Fiebrig, C. 1933. **Apuntes de una excursión a Castillos, Departamento de Rocha, Uruguay**. p. 187-192. *Ostenia*.
- Geffen, E., H. Reuven, D. W. Macdonald and M. Ucko. 1992. **Diet and foraging behavior of blanford's foxes, *Vulpes cana*, in Israel**. *J. Mamm.*, **73(2)**: 395-402
- Ginsberg J. R. and D. W. Macdonald. 1990. **Foxes, wolves, jackals, and dogs. An action plan for the conservation of canids**. IUCN, Gland, Switzerland. 116 p.
- Harper, J. L. 1979. **Population biology of plants**. Academic Press, London, New York. 892 p.
- Howe, H. F. 1986. **Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals**. p. 123-190. En: Murray, D.R. (ed.). *Seed Dispersal*. Academic Press, Sydney, Australia.
- Howe, H. F. and G.F. Estabrook. 1977. **On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees**. *Am. Nat.*, **111**: 817-832
- Huxley, C. y J. Servín. 1995. **Estimación del ámbito hogareño del coyote (*Canis latrans*) en la Reserva de la Biosfera La Michilía, México**. *Vida Silvestre Neotropical*, **4(2)**: 98-106
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. **La vegetación**. p. 61-181. En: *Historia natural de Los Tuxtlas*. González Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Janzen, D. H. 1970. **Herbivores and the number of tree species in tropical forest**. *Am. Nat.*, **104**: 501-528
- Lombardi, J. A. and J. C. Motta Junior. 1993. **Seed dispersal of *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) by the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* Illiger (Mammalia, Canidae)**. *Ciencia e Cultura*, **45(2)**: 126-127
- Maccracken, J. H. and D. H. Uresk. 1984. **Coyote foods in the Black Hills, South Dakota**. *J. Wildl. Manage.*, **48**: 1420-1423
- Massoia, E. 1982. ***Dusicyon gymnocercus lordi*, una nueva subespecie del "zorro gris grande" (Mammalia Carnivora Canidae)**. *Neotrópica*, **28(80)**: 147-52
- Medel, R.G. y F.M. Jaksic. 1988. **Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión**. *Revista Chilena de Historia Natural*, **61**: 67-79
- Mones, A. y J. Olazarri. 1990. **Confirmación de la existencia de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) en el Uruguay (Mammalia: Carnivora: Canidae)**. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, **12 (174)**: 1-6

- Motta-Junior, J. C., J. A. Lombardi and S. A. Talamoni. 1994. **Notes on Crab-eating fox (*Dusicyon thous*), seed dispersal and food habits in southeastern Brazil.** *Mammalia* **58**: 156-159
- Nowak, R. M. and J. L. Paradiso. 1983. **Walker's Mammals of the World. Vol. 2.** 4th. ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, London. 1362 p.
- Puig y Nattino, J. 1915. **La palma butiá.** Bol. N° 16. Ministerio de Industrias, Montevideo. 8 p.
- Rau, J. R., M. Delibes y J. F. Beltran. 1987. **Estudio comparado de la dieta de los zorros mediterráneos (Carnivora, Canidae).** An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, **18**: 163-168
- Redford, K. H. and J. F. Eisenberg. 1992. **Mammals of the Neotropics, The Southern Cone. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay.** University of Chicago Press, Chicago. 430 p.
- Servín, J. 1992. **Ecología de la conducta del coyote.** En: Primer Congreso Nacional de Etología. Memoria de ponencias. Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México.
- Servín, J. y C. Huxley. 1991. **La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la Sierra Madre Occidental de Durango, México.** Acta Zoológica Mexicana (ns), **44**: 1-26
- Servín, J., J. Rau and M. Delibes. 1991. **Activity pattern of the red fox *Vulpes vulpes* in Doñana, SW Spain.** Acta Theriologica, **36 (3-4)**: 369-373
- Stiles, E. W. 1993. **Animals as seed dispersers.** p. 87-104. En: Fenner M. (ed.). Seed. The ecology of regeneration in plant communities. Redwood Books, Trowbridge, UK.
- Van der Pijl, L. 1969. **Principles of dispersal in higher plants.** Springer-Verlag, Berlin. 153 p.
- Vaughan, C. 1983. **Coyote range expansion in Costa Rica and Panamá.** *Brenesia*, **21**: 27-32
- Vaughan, C. y M. Rodríguez. 1986. **Comparación de los hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en dos localidades en Costa Rica.** *Vida Silvestre Neotropical*, **1**: 6-11
- Vogl, R. J. and L. T. McHargue. 1966. **Vegetation of California fan palm oases on the San Andreas Fault.** *Ecology*, **47 (4)**: 532-540
- Willson, M. F. 1993. **The ecology of seed dispersal.** p. 61-85. En: Fenner M. (ed.). Seed. The ecology of regeneration in plant communities. Redwood Books, Trowbridge, UK.
- Zar, J. H. 1996. **Biostatistical analysis.** Prentice Hall. 662 p.
- Zona, S. and A. Henderson. 1989. **A review of animal-mediated seed dispersal of plants.** *Selbyana*, **11**: 6-21

ANEXO
CARTAS GEOGRÁFICAS



Plano de Ubicación

Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa

