

Almacenadores y frugívoros oportunistas: el papel de los mamíferos en la dispersión del algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC) en el desierto del Monte, Argentina

C.M. Campos^{1,*}, S. Velez²

(1) Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA- CONICET), CCT Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n, Parque San Martín, Mendoza, Argentina.

(2) Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA- CONICET), CCT Mendoza. Av. Ruiz Leal s/n, Parque San Martín, Mendoza, Argentina.

* Autor de correspondencia: C. Campos [ccampos@mendoza-conicet.gob.ar]

> Recibido el 12 de febrero de 2015 - Aceptado el 11 de septiembre de 2015

Campos, C.M., Velez, S. 2015. Almacenadores y frugívoros oportunistas: el papel de los mamíferos en la dispersión del algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC) en el desierto del Monte, Argentina. *Ecosistemas* 24(3): 28-34. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.05

Los bosques de *Prosopis flexuosa* proporcionan múltiples bienes y servicios. Actualmente, sufren una fuerte retracción debido a un uso histórico extractivista y se hace necesario promover la conservación y el manejo sostenible de los bosques como sistema. El objetivo del trabajo es sintetizar el conocimiento disponible acerca de las interacciones mutualistas y antagonistas entre mamíferos, frutos y semillas de *P. flexuosa*, comparando con estudios realizados en otras especies de *Prosopis* de Argentina. Se considera a dos grupos de consumidores oportunistas de frutos: almacenadores en cúmulos dispersos y frugívoros. Los roedores pequeños (como *Eligmodontia typus* y *Microcavia australis*) son dispersores de semillas porque depredan pocas semillas y almacenan el resto en cúmulos sobre la superficie del suelo. Mamíferos frugívoros oportunistas silvestres (*Dolichotis patagonum*, *Lepus europaeus*, *Lycalopex griseus*, *Lama guanicoe*, etc.) y domésticos (burro, caballo, vaca) son dispersores endozoocóricos y proporcionan beneficios como el traslado de grandes cantidades de semillas, la eliminación de estructuras que mantienen la dormición y la desinfección de semillas atacadas por insectos. Sin embargo, la endozoocoria tiene costos sobre la viabilidad y la capacidad germinativa de las semillas. Ante un panorama de continuos cambios en el uso de la tierra y el cambio climático global, el conocimiento acerca del espectro diverso de animales que proporcionan el beneficio de dispersión de semillas aporta bases científicas para considerar que la biodiversidad asociada a los bosques debe incluirse en la gestión y conservación de los mismos.

Palabras clave: Conservación; dispersión de semillas; endozoocoria; interacciones planta-animal; cúmulos de semillas; tierras secas**Campos, C.M., Velez, S. 2015. Opportunistic scatter hoarders and frugivores: the role of mammals in dispersing *Prosopis flexuosa* in the Monte desert, Argentina. *Ecosistemas* 24(3): 28-34. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-3.05**

Prosopis flexuosa woodlands provide multiple goods and services. Currently, they are undergoing a strong retraction as a result of a historical extractive use; hence it becomes urgent to promote the conservation and sustainable management of these woodlands as a system. The objective of this study is synthesizing the knowledge of mutualistic and antagonistic interactions between mammals and *Prosopis* fruits and seeds, particularly considering opportunistic animals that consume fruits: scatter hoarders and frugivores. Small rodents (such as *Eligmodontia typus* and *Microcavia australis*) are potential seed dispersers because they predate on a few seeds and store the rest in caches on the ground surface. Opportunistic frugivores, like wild mammals (*Dolichotis patagonum*, *Lepus europaeus*, *Lycalopex griseus*, *Lama guanicoe*, etc.), and domestic mammals (donkey, horse, cow) disperse seeds by endozoochory, affording benefits such as transport of huge numbers of seed, removal of the barriers maintaining dormancy and disinfection of insect-attacked seeds. However, endozoochory brings costs to the viability and germination capacity of seeds, depending on the disperser involved. In a scenario of continuous land use changes and global climate change, knowledge of the diverse array of animals that benefit dispersal provides scientific grounds for considering that the biodiversity associated with woodlands must be included in their management and conservation.

Key words: Conservation; drylands; endozoochory; plant-animal interactions; seed caches; seed dispersal

Importancia de los bosques de algarrobo

El género *Prosopis* (Fabaceae) comprende 44 especies y numerosos híbridos (Bukart 1976), comúnmente llamados "algarrobos" o "mesquites". Cuarenta de estas especies son originarias de las regiones áridas y semiáridas del continente americano, siendo Argentina el centro de diversidad con 28 especies presentes y 13 de ellas endémicas (Bukart 1976; Hunziker et al. 1986; Galera 2000). Las cuatro especies restantes son nativas de África (*P. afri-*

cana), Medio Oriente y Paquistán (*P. kodziana*, *P. farcta* y *P. cineraria*). Numerosos *Prosopis* fueron extensamente introducidos alrededor del mundo para la recuperación de tierras degradadas debido a su carácter de especie de usos múltiples, su tolerancia a la sequía, la capacidad de fijar nitrógeno y la provisión de servicios como forraje, madera y leña (Rosenschein et al. 1999; Pasiecznik et al. 2001; Gallaher y Merlin 2010; Shakleton et al. 2014). Algunas especies (principalmente *P. glandulosa*, *P. velutina*, *P. juliflora* y *P. pallida*) se volvieron invasoras en sitios donde fueron introducidas,

afectando actualmente grandes áreas de Australia (van Klinken et al. 2006), África (El houri 1986; Zimmermann 1991; Pasiecznik et al. 2001; Shiferaw et al. 2004; Mworio et al. 2011), Medio Oriente (El-Keblawy y Al-Rawai 2007) y Asia (Pasiecznik 1999).

Contrariamente a lo que sucede en las regiones donde se comporta como invasora, dentro de su rango de distribución natural los algarrobos son considerados "especies clave". Son elementos esenciales del ecosistema, tanto para las comunidades vegetales y animales, como para la subsistencia de numerosos grupos humanos ancestrales y actuales (Kingsolver et al. 1977; Mares et al. 1977; Felker 1981; Or y Ward 2003; García-Sánchez et al. 2012). Especies arbóreas, como *P. flexuosa* var. *flexuosa* DC ("algarrobo dulce") distribuida en los biomas de Monte, Chaco y Espinal de Argentina (Álvarez y Villagra 2009), son las principales proveedoras de madera de la región (Álvarez y Villagra 2009; Álvarez et al. 2011), ofreciendo además otros productos no maderables como frutos con los que se elaboran harinas y bebidas, medicinas, gomas, forraje para el ganado, entre otros bienes (Hieronymus 1882; Ruiz Leal 1972; Karlin y Diaz 1984; Galera 2000; Roig 2001; Demaio et al. 2002; Villagra y Álvarez 2006; Capparelli 2007).

Al igual que la mayoría de los bosques a escala mundial, los bosques nativos de Argentina han sufrido una drástica reducción durante los últimos 30 años debido a causas globales como el cambio climático (Spittlehouse y Stewart 2003) y los procesos de desertificación (Santibáñez y Santibáñez 2007; Veblen et al. 2007); pero también a procesos regionales como la sobreexplotación (Álvarez et al. 2006; Álvarez y Villagra 2009; Rojas et al. 2009) y la expansión de la frontera agrícola, en la mayoría de los casos para cultivar soja (Montenegro et al. 2004; Aizen et al. 2009).

Prosopis flexuosa constituye un importante recurso alimentario para los vertebrados silvestres y domésticos, que consumen sus hojas, ramas, corteza, frutos y semillas (Mares et al. 1977; Guevara et al. 1996; Campos 1997; Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2001; Giannoni et al. 2005, 2013; Rosi et al. 2009; Lanzzone et al. 2012). Al inicio de la fase dispersiva, los frutos maduros se acumulan en el suelo ofreciendo un recurso nutritivo, concentrado y eventualmente superabundante para los animales. Estos animales interactúan de distintas maneras con los frutos, en algunos casos depredando las semillas y en otros eliminando las capas que mantienen la dormición. El objetivo principal de este trabajo es sintetizar el conocimiento disponible acerca de las interacciones mutualistas y antagonistas entre mamíferos, frutos y semillas de *P. flexuosa*, comparando con estudios realizados en otras especies de *Prosopis* de Argentina.

El papel de los animales en la dispersión de semillas de *Prosopis flexuosa*

La producción de frutos de *P. flexuosa* presenta una marcada variabilidad espacial e interanual (32-100 kg/ha; Dalmasso y Anconetani 1993) y, aunque algunos años produce grandes cantidades de frutos, esta especie está mínimamente representada en el banco de semillas del Monte central (Marone y Horno 1997; Marone et al. 1998). Esto se debe a que los frutos y semillas son rápidamente removidos por los animales una vez que alcanzan el suelo (Villagra et al. 2002; Campos et al. 2007). El fruto es una legumbre indehiscente y alargada (Burkart 1976), de 16 cm aproximadamente (12-22 semillas) compuesta por un epicarpio fino y liso, un mesocarpio esponjoso altamente nutritivo (Wainstein y González 1971; Orofino 2006) y un endocarpio lignificado y resistente que protege individualmente a cada semilla (0.02-0.05 g; Velez 2013). Las semillas presentan una cubierta seminal impermeable y requieren de escarificación para poder germinar (Kingsolver et al. 1977). Sin escarificación, sólo el 2% de las semillas germina luego de 30 días (Campos y Ojeda 1997). Todas estas características físico-químicas de los frutos y semillas están relacionadas con la dispersión mediada por animales (Peinetti et al. 1993; Campos y Ojeda 1997). Como ocurre en otras especies de *Prosopis*, si los frutos permanecieran bajo la planta madre la germinación sería poco pro-

bable porque la escarificación en el suelo ocurre muy lentamente bajo el efecto de factores abióticos (abrasión con partículas del suelo, ruptura del fruto, etc.), dando tiempo a una larga exposición de las semillas ante la depredación producida por sucesivas generaciones de brúquidos (Ortega-Baes et al. 2001).

En el Pleistoceno, las especies de *Prosopis* de Argentina eran dispersadas probablemente por endozoocoria llevada a cabo por megaherbívoros actualmente extintos (p.e. especies de Glyptodontidae, Megatheriidae, Mylodontidae, Machrauchenidae, Toxodontidae, Gomphoteridae y Equidae; Mehninger 1967; Bucher 1987). En la actualidad, diversas especies interactúan con los frutos y semillas de *P. flexuosa* en el Monte (Fig. 1) pudiendo comportarse como depredadores o dispersores de las semillas. En la etapa pre-dispersiva, las semillas inmaduras pueden ser depredadas por insectos (como *Apion* sp.; Velez 2013) y aves (p.e. *Cyanoliseus patagonus*, *Myiopsitta monacha*, *Phytotoma rutila* y *Poospiza torquata*; Villagra et al. 2002; Milesi y López de Casenave 2004). Una vez que los frutos están maduros, las semillas pueden ser depredadas por algunas especies de brúquidos (*Scutubbruchus* spp.), tanto en frutos de la copa como en frutos ya caídos (Velez 2013). Luego de la caída de los frutos, ocurre la rápida remoción por parte de distintos animales. En esta etapa, entre las aves sólo el ñandú (*Rhea americana*) remueve frutos y semillas, aunque en cantidades bajas (Campos et al. 2014). También hormigas no granívoras como las cortadoras de hojas *Acromyrmex lobicornis*, *A. striatus* y la insectívora *Pheidole bergi*, remueven y transportan segmentos de frutos, dispersando semillas en los senderos y alrededor de los hormigueros (Milesi y López de Casenave 2004; Pirk et al. 2009).

Una remoción más intensa de frutos y semillas de *P. flexuosa* es la que llevan a cabo los pequeños roedores (p.e. pericotes de campo -*Graomys griseoflavus*, *Akodon molinae*-, tunduque -*Ctenomys mendocinus*-, cuis -*Microcavia australis*-), mamíferos medianos (p.e. mara -*Dolichotis patagonum*-, vizcacha -*Lagostomus maximus*-, zorro girs -*Lycalopex griseus*, quirquincho -*Chaetophractus vellerosus*-), mamíferos grandes (p.e. guanaco -*Lama guanicoe*-), y especies exóticas como la liebre europea (*Lepus europaeus*), el jabalí europeo (*Sus scrofa*) y el ganado doméstico (vaca -*Bos taurus*- burro -*Equus africanus asinus*-, caballo -*Equus ferus caballus*-) (Greegor 1980; Campos y Ojeda 1997; Villagra et al. 2002; Giannoni et al. 2005; Campos et al. 2008; Rosi et al. 2009). Estos animales son consumidores oportunistas de los frutos y pueden reunirse en dos grupos funcionales: almacenadores en cúmulos dispersos y frugívoros (van der Pijl 1982; Vander Wall y Beck 2012). Especies de ambos grupos actúan como dispersores legítimos de semillas, ya que trasladan cantidades variables de semillas no dañadas, alejándolas de la planta madre (Bustamante et al. 1992). Sin embargo, poco se puede decir aún de la eficiencia y de la efectividad de estos dispersores (Bustamante et al. 1992; Shupp et al. 2010), ya que en la mayoría de los casos no se conocen los sitios donde las semillas son depositadas ni la contribución que cada dispersor hace a la población.

Almacenadores en cúmulos dispersos

Ante la aparición masiva de un recurso alimentario nutritivo, especialmente en las tierras secas, los mamíferos pequeños utilizan la estrategia de almacenar el alimento para su consumo posterior, volviéndolo de esta manera disponible en épocas en que no se encuentra presente (Vander Wall 1990; Herrera y Pellmyr 2002). La remoción y el almacenamiento de los frutos no traen siempre aparejados la depredación y muerte de las semillas. Por el contrario, una proporción de las semillas puede escapar de la depredación y germinar, si el tipo de almacenamiento es el adecuado y la manipulación de los animales ayuda a la escarificación y (Herrera y Pellmyr 2002; Vander Wall y Beck 2012). Las semillas pueden ser almacenadas en cúmulos dispersos sobre la superficie del suelo (scatter-hoarding) o pueden ser acopiadas dentro de las madrigueras (larder-hoarding) donde disminuyen las probabilidades de sobrevivir debido al ataque de depredadores, hongos y bacterias (McAuliffe 1990; Vander Wall 1994; Longland et al. 2001).

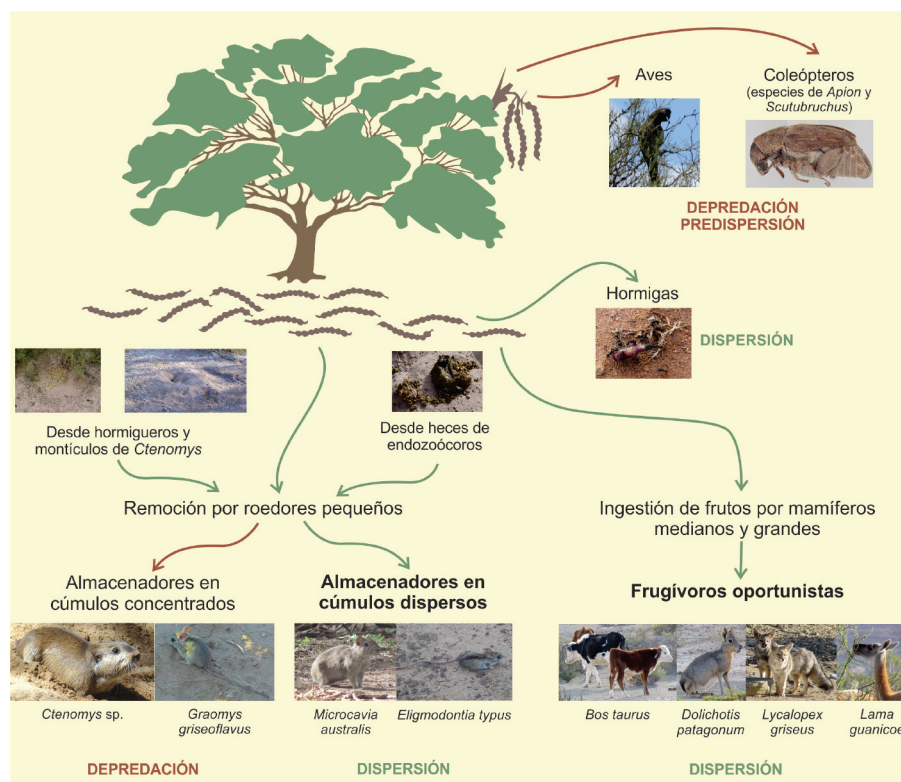


Figura 1. Modelo conceptual que representa las relaciones entre animales, frutos y semillas de *Prosopis flexuosa*. En negrita se destacan los grupos funcionales a los cuales se hace referencia en el texto. En verde se señalan las interacciones que tienen como resultado la dispersión de semillas y en marrón las que implican principalmente depredación. Autores fotografías: Claudia M. Campos y Silvina Velez excepto foto de *Ctenomys* (M. Daniela Rodríguez).

Figure 1. Conceptual model representing relationships between animals and *Prosopis flexuosa* fruits and seeds. Functional groups referred to in the text are highlighted in bold type. Indicated in green are the interactions resulting in seed dispersal and in brown are those primarily involving predation. Photographs' authors: Claudia M. Campos and Silvina Velez except for *Ctenomys* (M. Daniela Rodríguez).

La manipulación de las semillas por animales almacenadores puede producir desgastes de las cubiertas impermeables que mantienen la dormición, facilitándose de esta manera la escarificación mecánica (Howe y Smallwood 1982; Vander Wall 1990; Baskin y Baskin 1998; Longland et al. 2001; Li y Zhang 2003; Hollander y Vander Wall 2004).

En el Monte, los roedores constituyen más del 50 % de las 73 especies de mamíferos presentes (Ojeda y Tabeni 2009). Entre los roedores más pequeños se encuentran los sigmodontinos (<100 g; llamados en general pericotes de campo -*Eligmodontia* spp., *Calomys musculinus*, *A. molinae*, *G. griseoflavus*-) y algunos hystricognatos (<400 g; cuis y tunduque). Estas especies remueven, transportan y acumulan frutos y semillas de *P. flexuosa* (Villagra et al. 2002; Campos et al. 2007), llevándose el 30 % de las semillas ofrecidas en sus frutos durante 48 hs, de las cuales el 17 % aparece luego en cúmulos dispersos. Los cúmulos de semillas se encuentran a una distancia de la fuente no mayor a 2 m, lo cual indica que estos animales son dispersores a cortas distancias (Campos et al. 2007). Luego de la manipulación por parte de los roedores pequeños, las semillas pueden ser depredadas o pueden quedar liberadas, en menor o mayor grado, de las diferentes barreras que retardan la germinación. Algunas especies, como *G. griseoflavus*, *C. musculinus* y *A. molinae*, depredan gran parte de las semillas removidas y almacenan el resto dentro de las madrigueras. *E. typus*, en cambio, depreda sólo el 18 % de las semillas removidas, dejando una gran proporción de semillas vivas en cúmulos dispersos (Giannoni et al. 2013), similar a lo que ocurre con el cuis (Campos, datos sin publicar). Teniendo en cuenta el efecto de la manipulación y el tipo de almacenamiento, *E. typus* y el cuis conforman el grupo funcional de almacenadores en cúmulos dispersos y pueden ser considerados dispersores legítimos de semillas de *P. flexuosa*. De todas formas, aún no se conoce cuán propicios son los lugares donde las semillas son almacenadas por estas especies

ni el aporte de estos dispersores a las poblaciones de *P. flexuosa*, por lo cual futuros estudios deberían indagar acerca de la eficiencia y la eficacia de la dispersión por animales almacenadores en cúmulos dispersos.

El proceso de dispersión de semillas puede involucrar movimientos en serie llevados a cabo por diferentes agentes (Vander Wall y Longland 2004, 2005). Por ejemplo, a partir de un movimiento inicial que puede ser producido por los frugívoros, continúa el traslado de las semillas por escarabajos, hormigas, roedores, etc. que las remueven a partir de las heces (Manzano et al. 2010). Los roedores pequeños que consumen *P. flexuosa* pueden obtener semillas de fuentes alternativas, como los excrementos de dispersores endozoocóricos (Campos 2012; Velez 2015) y los hormigueros (Milesi y López de Casenave 2004), produciéndose así triples interacciones (p.e. semilla-dispersor endozoocórico-roedor almacenador). A partir de excrementos de ganado vacuno, los roedores pequeños y las hormigas remueven casi el 30 % de las semillas, aún cuando hay frutos de *P. flexuosa* disponibles en el ambiente. Los roedores, en particular, remueven más semillas cuando los excrementos están bajo cobertura vegetal (Velez 2015), porque en esos sitios los animales corren menos riesgo de ser atacados por depredadores que en espacios abiertos (Taraborelli et al. 2003).

Frugívoros oportunistas: costos y beneficios de la dispersión endozoocórica

La frugivoría implica la ingestión de los frutos y semillas, su pasaje por el tracto digestivo y la eliminación de las semillas a través de las heces o regurgitaciones (Vander Wall y Beck 2012). Durante este proceso, puede producirse la escarificación de las semillas, aumentando así la velocidad de germinación, aunque también puede aumentar la mortalidad si las cubiertas que las protegen se debilitan demasiado (Janzen et al. 1985). Los efectos producidos por el paso a través del tracto digestivo dependen de diversos fac-

tores, como el tipo de masticación y digestión, el tiempo de retención de las semillas en el tracto, el tamaño de las semillas, la dureza de las cubiertas según el grado de maduración del fruto, etc. (Janzen 1981, 1982; Janzen et al. 1985). Finalmente, la eficacia y la eficiencia de la dispersión por frugívoros dependerá de los sitios donde las semillas sean depositadas y de la probabilidad de aportar nuevos individuos a la población (Bustamante et al. 1992; Shupp et al. 2010).

Los frugívoros oportunistas que dispersan las semillas de *Prosopis* por endozoocoria, son mamíferos medianos y grandes que consumen los frutos tragando fortuitamente las semillas. Estos dispersores participan en la liberación de las semillas eliminando en la heces semillas desprovistas de pericarpio y mesocarpio e, incluso, algunos de ellos (como la vaca, los roedores medianos y el guanaco), también liberan a las semillas del endocarpio leñoso (Campos y Ojeda 1997; Ortega-Baes et al. 2001; Campos et al. 2008). Las vacas movilizan entre 70 y 200 semillas de *P. flexuosa* en 100g de excremento (Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2011). Otros dispersores, como la mara y la liebre europea, transportan entre 150 y 200 semillas/100g de heces (Campos et al. 2008), mientras que equinos como el caballo y el burro movilizan entre 200 y 800 semillas de *P. flexuosa* (Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2008).

En general, existe una gran variabilidad de efectos de la endozoocoria sobre la viabilidad y la capacidad germinativa de las semillas (Verdú y Traveset 2005). La **Tabla 1** resume los resultados de estudios acerca del efecto de la endozoocoria por mamíferos sobre distintas especies de *Prosopis* en Argentina. La viabilidad de las semillas se mantiene al menos en el 45% de las semillas que atravesaron el tracto digestivo de dispersores endozoocóricos, con la excepción de la ingesta de semillas de *P. flexuosa* por el jabalí europeo que provoca la muerte del 95% de las semillas (Campos y Ojeda 1997). En semillas de *P. caldenia* y *P. ferox*, cerca del 90% de las semillas conserva su viabilidad cuando son ingeridas por ga-

nado doméstico (Peinetti et al. 1993; Ortega Baes et al. 2002). Particularmente para el caso de *P. flexuosa*, entre el 50 y el 75% de las semillas mantienen su viabilidad después de ser ingeridas por los diferentes dispersores, excepto por el jabalí europeo (Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2008; Fig. 2). En cuanto al efecto de la endozoocoria sobre la germinación de las semillas, se han encontrado desde casos en que aproximadamente el 40% de las semillas germina en 30 días (*P. chilensis* dispersadas por el guanaco), hasta casos donde la geminación es muy baja (**Tabla 1**). Resulta difícil definir la magnitud del efecto de la endozoocoria sobre la capacidad germinativa de las semillas cuando se compara la germinación de las semillas extraídas de las heces de dispersores con la de semillas control, a las cuales se escarificó químicamente o mecánicamente en laboratorio (p.e. Peinetti et al. 1992; Ortega-Baes et al. 2002). Una comparación más realista debería considerar el tiempo que tardan en germinar las semillas contenidas en los frutos, tal como se encuentran cuando no son ingeridas por los dispersores endozoocóricos.

Si bien se podría pensar que la materia fecal ofrece un microambiente enriquecido con nutrientes favorable para la germinación y el desarrollo de las plántulas (Cosyns et al. 2006), cuando se analizó la germinación de semillas de *Prosopis* contenidas en excrementos como sustrato se consiguieron bajos porcentajes de germinación (p.e. 5% en excrementos de caballo y vaca para semillas de *P. caldenia* y *P. ruscifolia*; 0.2% en excrementos de vaca para *P. flexuosa*; Eilberg 1973, Peinetti et al. 1992; Campos et al. 2011) y las plántulas que crecieron en los excrementos sobrevivieron un tiempo muy corto en condiciones naturales (Campos et al. 2011). Estos resultados han sido explicados por la rápida deshidratación y endurecimiento (momificación) que sufren los excrementos en las zonas áridas al poco tiempo de ser depositados (Peinetti et al. 1992). De todas formas, a mediano y largo plazo, las semillas que estuvieron contenidas en excrementos que con el tiempo fueron perdiendo su estructura (p.e. por el pisoteo de los animales)

Tabla 1. Resultados obtenidos a partir de estudios acerca de los efectos de la endozoocoria sobre semillas de *Prosopis* sp. en Argentina. Se muestran entre paréntesis los porcentajes de semillas que quedan viables luego del pasaje por el tracto digestivo y los de semillas que germinan durante los 15-30 días posteriores. Los porcentajes de germinación de semillas obtenidas directamente de los árboles (control) fueron indicados cuando los estudios los incluyeron.

Table 1. Results obtained from studies about the effects of endozoocory on *Prosopis* seeds in Argentina. Viability is expressed between parentheses as percentage of viable seeds obtained from trials; germination is expressed as percentage of germinated seeds in relation to total seeds obtained from trials, during 15-30 days. Germination of control seeds was indicated when the study included such data.

Especies de <i>Prosopis</i>	Dispersores	Sitio de estudio	Porcentajes de viabilidad y germinación después del paso por el tracto digestivo	Referencias
<i>P. caldenia</i>	vaca	La Pampa, Argentina	Viabilidad entre 45 y 86%. Germinación dependiente de estado de maduración de las vainas consumidas	Peinetti et al. 1993
<i>P. caldenia</i>	vaca	La Pampa, Argentina	Germinación en los excrementos (5); control: semillas escarificadas (100)	Peinetti et al. 1992
<i>P. chilensis</i>	guanaco	San Juan, Argentina	Viabilidad (58). Germinación (41); control (5)	Campos et al. 2008
<i>P. ferox</i>	cabra, burro	Salta, Argentina	Viabilidad (90). Germinación: cabra (5) y burro (4); control (0)	Ortega-Baes et al. 2002
<i>P. flexuosa</i>	jabalí europeo, zorro gris, caballo, vaca, roedores medianos (mara y vizcacha)	Mendoza, Argentina	Viabilidad: caballo (74), zorro (72), roedores (70), vaca (50), jabalí (5). Germinación: vaca (15), roedores (14), caballo (5), zorro (4), jabalí (0); control (1)	Campos y Ojeda 1997
<i>P. flexuosa</i>	burro, guanaco, jabalí, liebre europea, mara	San Juan, Argentina	Viabilidad: liebre europea (61), mara (58), burro (50), guanaco (47). Germinación: guanaco (24), burro (12), mara (14), liebre europea (25); control (5)	Campos et al. 2008
<i>P. ruscifolia</i>	vaca, caballo		Viabilidad: (96). Germinación: caballo (7), vaca (6); control (0). Germinación en excremento: caballo (5), vaca (0.7)	Eilberg 1973

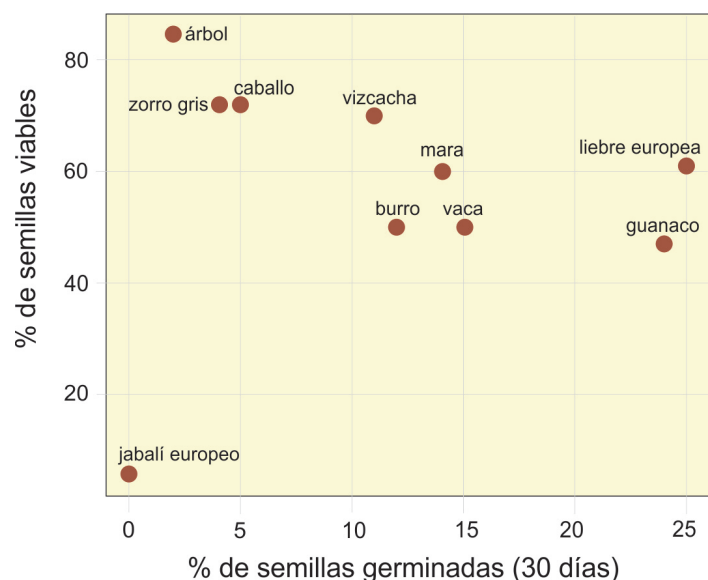


Figura 2. Porcentajes de semillas viables de *Prosopis flexuosa* y de semillas germinadas en 30 días. Las semillas se extrajeron directamente de los árboles y de heces frescas de jabalí europeo (*Sus scrofa*), liebre europea (*Lepus europaeus*), zorro gris (*Lycalopex griseus*), vizcacha (*Lagostomus maximus*), mara (*Dolichotis patagonum*), guanaco (*Lama guanicoe*), burro (*Equus asinus*), vaca (*Bos taurus*) y caballo (*E. ferus caballus*) (Campos y Ojeda 1997; Campos et al. 2008).

Figure 2. Percentages of viable *P. flexuosa* seeds and seeds germinated during 30 days. Seeds were obtained from trees and from animal faeces: *Sus scrofa*, *Lepus europaeus*, *Lycalopex griseus*, *Lagostomus maximus*, *Dolichotis patagonum*, *Lama guanicoe*, *Equus asinus*, *Bos taurus* and *E. ferus caballus* (Campos and Ojeda 1997; Campos et al. 2008).

pueden germinar después de las lluvias o en años subsiguientes (Campos et al. 2011). Como ya se ha mencionado, un destino alternativo de las semillas contenidas en los excrementos es la remoción por animales (como ratones y hormigas), iniciándose así otro paso del proceso de dispersión (Velez 2015).

Un beneficio adicional de la endozoocoria lo constituye la reducción de la infección de semillas por insectos que ocurre luego del pasaje por el tracto digestivo de los dispersores (Miller 1994). El procesamiento total o parcial del fruto por la masticación, el movimiento del bolo alimenticio, la actividad bacteriana y la acción de los ácidos gástricos pueden matar huevos y larvas de brúquidos que se encuentran en distintas partes del fruto al momento de la ingestión (Herrera 1989; Hauser 1994; Gómez y González-Megías 2002; Bonal y Muñoz 2007). Aún cuando la semilla está bien protegida por endocarpios leñosos, los ácidos gástricos pueden penetrar por orificios que dejan las larvas, matando los estadios que se incuban dentro de la semilla (Pellet y Southgate 1984; Coe y Coe 1987; Miller y Coe 1993). Este tipo de interacción triple poco conocida ha sido recientemente estudiada en semillas de *P. flexuosa* dispersadas por la mara y el zorro gris. El pasaje por el tracto digestivo de estos dispersores produce la mortalidad del 50% de los brúquidos contenidos en las semillas y aproximadamente el 10% de las semillas desinfectadas conserva su capacidad germinativa (Velez 2013).

En síntesis, los frugívoros resultan ser dispersores legítimos de *P. flexuosa* y la endozoocoria, por especies como la mara y el zorro, desinfecta parte de las semillas atacadas por brúquidos. En cuanto a la eficiencia de la dispersión, estudiando los sitios de deposición de semillas por las vacas se ha encontrado que las mayores cantidades de semillas son depositadas en los bordes de los senderos por donde las vacas circulan y bajo los *P. flexuosa* donde descansan. La emergencia de plántulas es mayor sobre los senderos de circulación, en los bordes de los mismos y bajo los árboles, probablemente debido al efecto del pisoteo que acelera la escarificación y entierra las semillas. Finalmente, los bordes de los senderos son

los sitios donde se establece la mayor cantidad de renovales porque las plantas tienen mayor disponibilidad de radiación solar y la mortalidad por pisoteo es menor que en los sitios de circulación y descanso (Campos et al. 2011). Estudios como éste, que analicen la calidad de los sitios de deposición de semillas por parte de los diferentes dispersores de *P. flexuosa*, aún son escasos.

Conclusiones finales

El consumo oportunista de frutos por mamíferos cumple una importante función en la dispersión de semillas en los bosques de *P. flexuosa*. Los almacenadores en cúmulos dispersos remueven semillas, las transportan distancias cortas y las almacenan en cúmulos sobre la superficie del suelo, liberándolas de las capas que mantienen la dormición. Los mamíferos frugívoros, a través de la endozoocoria, movilizan grandes cantidades de semillas y las liberan de las capas del fruto, acelerando la germinación y desinfectándolas, aunque con costos sobre la supervivencia de las semillas. A los fines de completar el conocimiento acerca del papel de ambos grupos funcionales en la regeneración del bosque de *P. flexuosa*, aún quedan por dilucidar los patrones espaciales de la redistribución de semillas, así como el aporte de ambos grupos al reclutamiento de plántulas.

Así como en muchas especies de plantas los agentes de dispersión de semillas son abióticos (como el aire o el agua), en otras especies el movimiento de las semillas depende en gran medida del transporte mediado por los animales. En este último caso, las plantas ofrecen a los animales recompensas nutritivas para así obtener el beneficio del traslado de sus frutos y semillas. De esta manera, la fauna se convierte en un elemento clave para la conservación de los bosques. Cuando se reduce la biodiversidad o se pierden los roles funcionales de especies animales, debido a factores principalmente antropogénicos como la cacería de herbívoros grandes, la modificación de los hábitats, etc., el balance entre depredadores y dispersores de semillas se modifica afectándose así los beneficios del proceso de dispersión para las plantas.

Los bosques de *Prosopis* brindan bienes y servicios cruciales en las tierras secas de Argentina. La retracción que actualmente sufren debido al uso extractivista al que históricamente han sido sometidos, lleva a aunar esfuerzos para promover su conservación y manejo sostenible. El conocimiento acerca de las funciones que cumplen las especies animales asociadas a los bosques brinda herramientas para la gestión y conservación de los mismos, considerando la conservación de la biodiversidad y de las interacciones ecológicas.

Referencias

- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Dondo, M. 2009. Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral* 19: 45-54.
- Álvarez, J.A., Villagra, P.E. 2009. *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 35: 49-63.
- Álvarez, J.A., Villagra, P.E., Cony, M.A., Cesca, E.M., Boninsegna, J.A. 2006. Estructura y estado de conservación de los bosques de *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Subfamilia: Mimosoideae) en el noreste de Mendoza (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 75-87.
- Álvarez, J.A., Villagra, P.E., Villalba, R., Cony, M., Alberto, M. 2011. Wood productivity of *Prosopis flexuosa* D.C. woodlands in the central Monte: influence of population structure and tree-growth habit. *Journal of Arid Environments* 75: 7-13.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M. 1998. A geographical perspective on germination ecology: tropical and subtropical zones. En: Baskin, C.C., Baskin, J.M. (eds.), *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*, pp. 239-329. Academic Press, California, Estados Unidos.
- Bonal, R., Muñoz, A. 2007. Multi-trophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia* 152: 533-540.
- Bucher, E.H. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 265-273.
- Burkart, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). *Journal Arnold Arboretum* 57: 219-525.

- Bustamante, R., Simonetti, J., Mella, J. 1992. Are foxes legitimate and efficient seed dispersers? A field test. *Acta Oecologica* 13: 203-208.
- Campos, C.M. 1997. *Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del desierto del Monte*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Campos, C.M., Ojeda, R.A. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35: 707-714.
- Campos, C.M., Ojeda, R.A., Monge, S., Dacar, M. 2001. Utilisation of food resources by small and medium-sized mammals in the Monte desert biome, Argentina. *Austral Ecology* 26: 142-149.
- Campos, C.M., Giannoni, S.M., Taraborelli, P., Borghi, C.E. 2007. Removal of mesquite seeds by small rodents in the Monte desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 69: 228-236.
- Campos, C.M., Peco, B., Campos, V.E., Malo, J.E., Giannoni, S.M., Suárez, F. 2008. Endozoochory by native and exotic herbivores in dry areas: consequences for germination and survival of *Prosopis* seeds. *Seed Science Research* 18: 91-100.
- Campos, C.M., Mangeaud, A., Borghi, C., de los Ríos, C., Giannoni, S.M. 2011. Relationships between *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) and cattle in the Monte desert: seed, seedlings and saplings on cattle-use site classes. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 289-299.
- Campos, C.M., Borghi, C.E., Campos, V.E., Cappa, F., Fernández, V., Beninato, V., Giannoni, S.M. 2014. La conservación de los bosques nativos y su biodiversidad asociada: el caso del Parque Provincial Ischigualasto (San Juan, Argentina). *Revista Forestal Barco* 33: 431-440.
- Campos, V.E. 2012. *Biología de Octomys mimax (Rodentia: Octodontidae): selección de hábitat y conservación en el Monte árido de San Juan*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Capparelli, A. 2007. Los productos alimenticios derivados de *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz y *P. flexuosa* DC., Fabaceae, en la vida cotidiana de los habitantes del NOA y su paralelismo con el algarrobo europeo. *Kurtziana* 33: 103-119.
- Coe, M., Coe, C. 1987. Large herbivores, *Acacia* trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science* 83: 624-635.
- Cosyns, E., Bossuyt, B., Hoffmann, M., Vervaeke, H., Lens, L. 2006. Seedling establishment after endozoochory in disturbed and undisturbed grasslands. *Basic Applied Ecology* 7: 360-369.
- Dalmasso, A., Anconetani, D. 1993. Productividad de frutos de *Prosopis flexuosa* (Leguminosae), algarrobo dulce, en Bermejo, San Juan. *Multequina* 2: 173-181.
- Demaio, P., Karlin, U.O., Medina, M. 2002. *Árboles nativos del centro de Argentina*. Editorial Colin Sharp, Buenos Aires, Argentina.
- Eilberg, B.A. 1973. Presencia de diseminulos de "vinal" (*Prosopis ruscifolia* Griseb) en deyecciones de equinos y bovinos. *Ecología* 1: 56-57.
- El Houry, A.A. 1986. Some aspects of dryland afforestation in the Sudan, with special reference to *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne, *Acacia seyal* Willd. and *Prosopis chilensis* (Molina) Stunz. *Forest Ecology and Management* 16: 209-221.
- El Keblawy, A., Al-Rawai, A. 2007. Impacts of the invasive exotic *Prosopis juliflora* (Sw.) D.C. on the native flora and soils of the UAE. *Plant Ecology* 190: 23-35.
- Felker, P. 1981. Uses of tree legumes in semiarid regions. *Economic Botany* 35(2): 174-186.
- Galera, F.M. 2000. *Las especies del género Prosopis (algarrobos) de América Latina, con especial énfasis en aquellas de interés económico*. Universidad Nacional de Córdoba y FAO, Córdoba, Argentina.
- Gallaher, T., Merlin, M. 2010. Biology and impacts of Pacific island invasive species: *Prosopis pallida* and *Prosopis juliflora*, Algarroba, Huarango, Mesquite, Kiawe (Fabaceae). *Pacific Science* 64: 489-526.
- García-Sánchez, R., Camargo Ricalde, S.L., García Moya, E., Luna Cavazos, M., Romero Manzanares, A., Montaña, M. 2012. *Prosopis laevigata* and *Mimosa biuncifera* (Leguminosae), jointly influence plant diversity and soil fertility of a Mexican semiarid ecosystem. *Revista de Biología Tropical* 60: 87-103.
- Giannoni, S.M., Dacar, M., Borghi, C.E., Campos, C.M. 2005. Main food categories in the diet of sigmodontine rodents in the central Monte (Mendoza, Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12: 181-187.
- Giannoni, S.M., Campos, V.E., Andino, N., Ramos-Castilla, M., Orofino, A., Borghi, C.E., de los Ríos, C., Campos, C.M. 2013. Hoarding patterns of sigmodontine rodent species in the Central Monte desert (Argentina). *Austral Ecology* 38: 485-492.
- Gómez, J.M., González-Megías, A. 2002. Asymmetrical interactions between ungulates and phytophagous insects: being different matters. *Ecology* 83: 203-211.
- Gregor, D.H. 1980. Diet of the little hairy armadillo, *Chaetophractus vellerosus*, of Northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 61: 331-334.
- Guevara, J.C., Estevez, O.R., Stasi, C.R., Monge, A.S. 1996. Botanical composition of the seasonal diet of cattle in the rangelands of the Monte Desert of Mendoza, Argentina. *Journal of Arid Environments* 32: 387-394.
- Hauser, T.P. 1994. Germination, predation, and dispersal of *Acacia albida* seeds. *Oikos* 70: 421-426.
- Hieronymus, G. 1882. *Plantae Diaphoricae Florae Argentinae*. Editorial Kraft, Buenos Aires, Argentina.
- Herrera, C.M. 1989. Vertebrate frugivores and their interaction with invertebrate fruit predators: supporting evidence from a Costa Rican dry forest. *Oikos* 54: 185-188.
- Herrera, C.M., Pellmyr, O. 2002. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Publishing, Oxford, Estados Unidos.
- Hollander, J.L., Vander Wall, S.B. 2004. Effectiveness of six species of rodents as dispersers of singleleaf piñon pine (*Pinus monophylla*). *Oecologia* 138: 57-65.
- Howe, H.F., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hunziker, J.H., Naranjo, C.A., Palacios, R.A., Poggio, L., Saidman, B.O. 1986. Studies on the taxonomy, genetic variation and biochemistry of Argentine species of *Prosopis*. *Forest Ecology and Management* 16: 301-315.
- Janzen, D.H. 1981. *Enterolobium cyclocarpum* seed passage rate and survival in horses, Costa Rican Pleistocene seed dispersal agents. *Ecology* 62: 593-601.
- Janzen, D.H. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D.H., Demment, M.W., Robertson, J.B. 1985. How fast and why do germinating guanacaste seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? *Biotropica* 17: 322-325.
- Karlin, O.U., Díaz, R. 1984. *Potencialidad y manejo de algarrobos en el árido subtropical argentino*. Ed. SECYT, Buenos Aires, Argentina.
- Kingsolver, J.M., Johnson, C.D., Swier, S.R., Teran, A. 1977. *Prosopis* fruits as a resource for invertebrates. En: Simpson, B.B. (ed.), *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*, pp. 108-122. Dowden, Hutchinson and Ross Inc, Pennsylvania, Reino Unido.
- Lanzone, C., Chillo, V., Rodríguez, D., Dacar, M.A., Campos, C.M. 2012. Dry season diet composition of *Eligmodontia moreni* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in a hyper-arid region of the Monte desert (Mendoza, Argentina). *Multequina* 21: 25-30.
- Li, H.J., Zhang, Z.B. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management* 176: 387-396.
- Longland, W.S., Jenkins, S.H., Vander Wall, S.B., Veech, J.A., Pyare, S. 2001. Seedling recruitment in *Oryzopsis hymenoides*: are desert granivores mutualists or predators? *Ecology* 82: 3131-3148.
- Manzano, P., Azcárate, F., Peco, B., Malo, J. 2010. Are ecologists blind to small things? The missed stories on non-tropical seed predation on feces. *Oikos* 119: 1537-1545.
- Mares, M.A., Enders, F.A., Kingsolver, J.M., Neff, J.L., Simpson, B.B. 1977. *Prosopis* as a niche component. En: Simpson, B.B. (ed.), *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*, pp. 123-149. Dowden, Hutchinson and Ross Inc, Pennsylvania, Estados Unidos.
- Marone, L., Horno, M.E. 1997. Seed reserves in the central Monte Desert, Argentina: implications for granivory. *Journal of Arid Environments* 36: 661-670.
- Marone, L., Rossi, B.E., Horno, M.E. 1998. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137: 143-150.
- McAuliffe, J.R. 1990. Paloverdes, pocket mice, and bruchid beetles: interrelationships of seeds, dispersers, and seed predators. *Southwestern Naturalist* 35: 329-337.
- Mehring, P.J. 1967. The environment of extinction of the late-Pleistocene megafauna in the arid southwestern United States. En: Martin, P.S., Wright, H.E. (eds.), *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, pp. 247-266. Yale University Press, New Haven, Estados Unidos.

- Milesi, F.A., López de Casenave, J. 2004. Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology* 29: 558-567.
- Miller, M.F. 1994. Large African herbivores, bruchid beetles and their interactions with *Acacia* seeds. *Oecologia* 97: 265-270.
- Miller, M.F., Coe, M. 1993. Is It advantageous for *Acacia* seeds to be eaten by ungulates? *Oikos* 66: 364-368.
- Montenegro, C., Gasparri, I., Manghi, E., Strada, M., Bono, J., Parmuchi, M.G. 2004. *Informe sobre deforestación en Argentina*. Unidad de Manejo del Sistema de Evaluación Forestal, Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, República Argentina. [Disponibile en: www2.medioambiente.gov.ar/documentos/bosques/um-sefcartografia/]
- Mworia, J.K., Kinyamario, J.I., Omari, J.K., Wambua, J.K. 2011. Patterns of seed dispersal and establishment of the invader *Prosopis juliflora* in the upper floodplain of Tana River, Kenya. *African Journal of Range and Forage Science* 28: 35-41.
- Ojeda, R.A., Tabeni, S. 2009. The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments* 73: 173-181.
- Or, K., Ward, D. 2003. Three-way interactions between *Acacia*, large mammalian herbivores and bruchid beetles- a review. *African Journal of Ecology* 41: 257-265.
- Orofino, A. 2006. *Comportamiento alimentario en condiciones de laboratorio de *Graomys griseoflavus* y *Eligmodontia typus* (Rodentia: Muridae)*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Ortega-Baes, P., de Viana, M., Saravia, M. 2001. The fate of *Prosopis ferox* seeds from unremoved pods at National Park Los Cardones. *Journal of Arid Environments* 48: 185-190.
- Ortega-Baes, P., de Viana M., Suhring, S. 2002. Germination in *Prosopis ferox*: effects of mechanical, chemical and biological scarifiers. *Journal of Arid Environments* 50: 185-189.
- Pasiecznik, N.M. 1999. *Prosopis* -pest or providence, weed or wonder tree? *European Tropical Forest Research Network* 28: 12-14.
- Pasiecznik, N.M., Felker, P., Harris, P.J., Harsh, L.N., Cruz, G., Tewari, J.C., Cadoret, K., Maldonado, L.J. 2001. The *Prosopis juliflora* -*Prosopis pallida* complex: A monograph. HDRA, Coventry, Reino Unido.
- Peinetti, R., Cabezas, C., Pereyra, M., Martínez, O. 1992. Observaciones preliminares sobre la diseminación del caldén (*Prosopis caldenia* Burk). *Turrialba* 42: 415-417.
- Peinetti, R., Pereyra, M., Kin, A., Sosa, A. 1993. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of caldén (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management* 46: 483-486.
- Pellew, R.A., Southgate, B.G. 1984. The parasitism of *Acacia tortilis* seeds in the Serengeti. *African Journal of Ecology* 22: 73-75.
- Pirk, G.I., di Pasquo, F., López de Casenave, J. 2009. Diet of two sympatric *Pheidole* spp. ants in the central Monte desert: implications for seed-granivore interactions. *Insectes Sociaux* 56: 277-283.
- Roig, F.A. 2001. *Flora medicinal mendocina. Las plantas medicinales y aromáticas de la provincia de Mendoza (Argentina)*. Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Rojas, J.F., Prieto, M. del R., Álvarez, J.A., Cesca, E. 2009. Procesos socioeconómicos y territoriales en el uso de los recursos forestales en Mendoza desde fines de siglo XIX hasta mediados del XX. *Proyección* 7: 1-33.
- Rosenschin, A., Tietema, T., Hall, D.O. 1999. Biomass measurement and monitoring of trees and shrubs in a semi-arid region of central Kenya. *Journal of Arid Environments* 42: 97-116.
- Rosi, M.I., Puig, S., Cona, M.I., Videla, F., Mendez, E., Roig, V.G. 2009. Diet of a fossorial rodent (Octodontidae), above-ground food availability, and changes related to cattle grazing in the Central Monte (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73: 273-279.
- Ruiz Leal, A. 1972. Aportes al inventario de los recursos naturales renovables de la Provincia de Mendoza. *Flora Popular Mendocina. Deserta* 3: 1-299.
- Santibáñez, S., Santibáñez, P. 2007. Trends in land degradation in Latin America and the Caribbean, the role of climate change. En: Sivakumar, M.V.K., Ndegwa Ndiang'ui, N. (eds.), *Climate and land degradation*, pp. 65-81. Springer Science and Business Media, Berlín, Alemania.
- Shakleton, R.T., Le Maitre, D.C., Pasiecznik, N.M., Richardson, D.M. 2014. *Prosopis*: a global assessment of the biogeography, benefits, impacts and management of one of the world's worst woody invasive plant taxa. Aob Plants, publicación en línea <http://aobpla.oxfordjournals.org/>.
- Shiferaw, H., Teketay, D., Nemomissa, S., Assefa, F. 2004. Some biological characteristics that foster the invasion of *Prosopis juliflora* (Sw.) DC at Middle Awash Rift Valley Area, Northeastern Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 58: 135-154.
- Schupp, E.W., Jordano, P., Gómez, J.M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188: 333-353.
- Spittlehouse, D.L., Stewart, R.B. 2003. Adaptation to climate change in forest management. *Journal of Ecosystems and Management* 4: 7-17.
- Taraborelli, P., Corbalán, V., Giannoni, S. 2003. Locomotion and escape modes in rodents of the Monte Desert (Argentina). *Ethology* 109: 475-485.
- van Klinken, R.D., Graham, J., Flack, L. 2006. The demography of exotic, invasive fire-tolerant mesquite *Prosopis* in Australia and the implications for ecosystem impacts and management. *Biological Invasions* 8: 727-741.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, New York, Estados Unidos.
- Vander Wall, S.B. 1990. *Food hoarding in animals*. University of Chicago Press, Chicago, Estados Unidos.
- Vander Wall, S.B. 1994. Seed fate pathways of antelope bitterbrush: dispersal by seed-caching yellow pine chipmunks. *Ecology* 75: 1911-1926.
- Vander Wall, S.B., Longland, W.S. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 155-161.
- Vander Wall, S.B., Longland, W.S. 2005. Diplochory and the evolution of seed dispersal. En: Forget, P.M., Lambert, J., Hulme, P., Vander Wall, S. (eds.), *Seed fate, Predation, Dispersal and Seedling Establishment*, pp. 297-314. CABI Publishing, Wallingford, Reino Unido.
- Vander Wall, S.B., Beck, M.J. 2012. A comparison of frugivory and scatter-hoarding seed-dispersal syndromes. *Botanical Review* 78:10-31.
- Veblen, T.T., Young, K.R., Orne, A.R. 2007. Future environments of South America. En: Veblen, T.T., Young, K.R., Orne, A.R. (eds.), *The Physical Geography of South America*, pp. 340-352. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- Velez, S. 2013. *Interacciones entre *Prosopis*, insectos y mamíferos: implicancias en la depredación y supervivencia de las semillas*. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Velez, S., Chacoff, N.P., Campos, C.M. 2015. Seed predation and removal from faeces in a dry ecosystem. *Basic and Applied Ecology* (en prensa) <http://dx.doi.org/10.1016/j.baae.2015.09.002>
- Verdú, M., Traveset, A. 2005. Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis. *Ecology* 86: 1385-1394.
- Villagra, P.E., Marone, L., Cony, M.A. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 27: 416-421.
- Villagra P.E., Álvarez, J.A. 2006. El algarrobo, fuente de recursos naturales. *Revista Ciencia Regional* 2: 12-15.
- Wainstein, P., González, S. 1971. *Valor nutritivo de plantas forrajeras del este de la provincia de Mendoza (Reserva Ecológica Ñacuñán)*. *Deserta* 2: 67-75.
- Zimmermann, H.G. 1991. Biological control of mesquite, *Prosopis* spp. (Fabaceae) in South Africa. *Agriculture Ecosystems and Environment* 37: 175-186.