



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Efectos del comportamiento de dispersores en la dinámica de la plantas: selección de hábitat y patrones de movimiento del Monito del Monte (*Dromiciops gliroides*) y sus efectos en la dinámica poblacional de la planta parásita aérea *Tristerix corymbosus*

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Lic. Agustina Balazote Oliver

Directores de tesis: Dr. Juan Manuel Morales
Dr. Guillermo Amico

Consejero de Estudios: Dra. Maria Busch

Lugar de trabajo: INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue)
T. corymbosus 1250. Bariloche, Rio Negro ARGENTINA

Buenos Aires, 2018

Fecha de defensa: 12 de abril del 2018

**Efectos del comportamiento de dispersores en la dinámica de plantas:
Selección de hábitat y patrones de movimiento del Monito del Monte
(*Dromiciops gliroides*) y sus efectos en la dinámica poblacional de la planta
parásita aérea *Tristerix corymbosus***

Resumen:

La dispersión de semillas es un proceso importante para las plantas ya que determina los procesos espaciales de organismos que de otra forma serían sésiles. Muchas especies de plantas dependen de los animales para la dispersión debido a que el paso de las semillas por el tracto digestivo del dispersor influye en la tasa de germinación de las mismas. Un proceso ecológico que está estrechamente relacionado con la dispersión de semillas es el movimiento de los dispersores. Los dispersores al ir moviéndose seleccionan entre los ambientes posibles influyendo en el lugar donde van a llegar las semillas, lo que determina el éxito de establecimiento de las plantas y parte de su dinámica poblacional. En el bosque templado austral existe una interacción mutualística entre la planta parásita aérea *Tristerix corymbosus* y el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides*. Las semillas de *T. corymbosus* son dispersadas casi exclusivamente por *D. gliroides* dentro del bosque templado. El objetivo de esta tesis es entender los efectos del comportamiento de *D. gliroides* sobre la dinámica poblacional de *T. corymbosus*. En esta tesis se estimaron parámetros poblacionales de *D. gliroides* (entendiendo que la abundancia de *D. gliroides* va a afectar la dispersión de *T. corymbosus*). También se estudió la selección de hábitats de *D. gliroides* a dos escalas del micro-hábitat dentro del bosque con el objetivo de relacionar este comportamiento del dispersor con el éxito reproductivo del *T. corymbosus*. Por último se estudiaron los patrones de movimiento y el tiempo de retención de las semillas de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de *D. gliroides* con el fin de comprender como éstos influyen en las distancias de dispersión de la planta. El estudio se realizó en la Reserva Municipal Llao Llao (Rio Negro, Argentina) entre 2009 y 2017. Se encontró que las abundancias de *D. gliroides* varían entre años (alrededor de 11 ind/ha y 23 ind/ha), asociando esta variación con perturbaciones naturales y factores ecológicos ocurridos en

el sitio de estudio. En cuanto a la selección de hábitats se encontró que *D. glioides* selecciona ramas con diámetros intermedios (5-15 mm), ángulos horizontales y sitios dentro del bosque donde el sotobosque es cerrado. Respecto a las distancias de dispersión de las semillas, se encontró que existe gran variabilidad (entre 4,5m y 104m), aunque el 95% de las semillas caen a menos de 34 m. Los resultados obtenidos muestran que existe una relación entre el comportamiento de *D. glioides* y la dinámica de *T. corymbosus*. Las variaciones en la abundancia de *D. glioides* en cada año podrían implicar un efecto en la cantidad de frutos de *T. corymbosus* removidos, y por lo tanto en la dispersión de esta planta semiparásita. Por otra parte se observa que *D. glioides* selecciona sitios adecuados para el establecimiento de *T. corymbosus*. Respecto a la dispersión de semillas se puede concluir que generalmente es a corta distancia, lo que podría explicar los patrones agregados de las plantas. Sin embargo se puede observar que valores de distancias de dispersión a larga distancia (más de 100 metros) son raros pero posibles.

Palabras clave: Dispersión de semillas, Selección de hábitat, Bosque Templado Austral, Muérdago, Parámetros poblacionales, *D. glioides*.

Effects of dispersant behavior on plant dynamics: Habitat selection and movement patterns of the Monito del Monte (*Dromiciops gliroides*) and their effects on the population dynamics of the aerial parasitic plant *Tristerix corymbosus*

Abstract:

Seed dispersal is an important process for plants because it determines spatial processes in organisms that are sessile otherwise. Many species of plants depend on animals for dispersal because the passage of seeds through the gut of the disperser influences the germination rate. Animal movement is an ecological process that is closely related to the dispersion of seeds. While the dispersers move, they select among the possible environments hence influencing the place where the seeds will arrive. This process determines the success of establishment of the plants and therefore their population dynamics. In the southern Andean temperate forest there is a unique mutual interaction between the aerial parasitic plant *Tristerix corymbosus* and the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. While most aerial parasitic plants are dispersed by birds, seeds of *T. corymbosus* are dispersed exclusively by *D. gliroides*. The objective of this thesis is to understand the effects of the behavior of *D. gliroides* on *T. corymbosus* population dynamics. In this ground, population parameters of *D. gliroides* were estimated in order to understand how the abundance of *D. gliroides* will affect the dispersion of *T. corymbosus*. Habitat selection of *D. gliroides* was studied at two scales of the microhabitat within the forest in order to understand if *D. gliroides* selects favorable sites for *T. corymbosus* growth. Moreover, movement patterns and gut passage time of *T. corymbosus* seeds through the digestive tract of *D. gliroides* were studied to understand how they influence the dispersion distances of *T. corymbosus*. The study was conducted in the Llao Llao Municipal Reserve (Rio Negro, Argentina) between 2009 and 2017. It was found that abundances of *D. gliroides* changes between years (between 11 individuals / ha to 23 individuals / ha), this variation is associated with the natural disturbances and ecological factors occurring at the site of study. *Dromiciops gliroides* selected branches with

intermediate diameters (5-15 cm), horizontal angles and forest sites where understory is closed. Dispersal distances had great variability (between 4.5 m and 104 m); however, 95% of seeds fall within 34 m. Results show that there is a relationship between the behavior of *D. gliroides* and the dynamics of *T. corymbosus*. Variations in the abundance of *D. gliroides* each year could influence the amount of *T. corymbosus* fruits removed, and therefore on the dispersion of *T. corymbosus*. On the other hand, it is observed that *D. gliroides* selects suitable sites for the establishment of *T. corymbosus*. With respect to seed dispersal, it can be concluded that it is usually at close range, which could explain the aggregate patterns of plants. However, it can be seen that values of long-range dispersion distances are possible.

Keywords: Seed dispersal, Habitat selection, Southern Temperate Forest, Mistletoe, Population parameters, *D. gliroides*.

Agradecimientos:

En primer lugar quiero agradecer a mis directores, *Pajaro y Guille*, por abrirme las puertas, por enseñarme, por la paciencia, pero por sobre todo por darme la libertad que necesitaba para poder desarrollarme por fuera del ambiente científico.

A mis compas de grupo: *Juan, Pablo, Sofi, Agus, Flor y Tere*, por hacer los días de oficina más divertidos. Por todo lo que me ayudaron para terminar esta tesis colectiva! En particular a *Agus, Tere y Flor*, gracias por toda la ayuda analizando los datos, por revisar la escritura, por los mates y risas compartidas! Infinitamente agradecida!

A todas las personas que me ayudaron en el campo (¡son muchas!): Por levantarse a las 5 de la mañana, por la predisposición a pesar del sueño, por disfrutar del bosque conmigo.

A *Sole, Ramiro y Pauli*: Por toda la ayuda con la tesis, por el aguante, por compartir el mundo laboral pero por sobre todo el personal.

A *Suyai, Juli, Vale, Jesi, Ana y Mai* (Lo más lindo que me dejó el IFDC-Bariloche!): Por acompañarme en estos años, por compartir esas ganas locas de ir a jugar y transformar las aulas y que ese fuera el motor para terminar la tesis!

A los abuelos: Por ser mis primeras amistades en el mundo de la biología y seguir siéndolo a pesar de los años y la distancia. Por estar siempre ahí!

A *Vito* por estar siempre, por todas las visitas, por la ayuda con la burocracia, por la ayuda con los datos. Pero por sobre todo por ser un amigo con todas las letras!

Lalu, Jime, Cyn y Romi, amigas de la vida, por tener la palabra justa en todo momento. Por seguir compartiendo la vida juntas.

A *Pachu*, por volver en el momento justo. Por ser mi compañero de vida. Por seguir creciendo juntos!

A mi familia: Por apoyarme. Por hacer siempre que todo fuera más fácil y lindo! A *Sashi* por venir a ayudarme al campo!

A *Pandi*, por llenar mis días de alegría, por ser mis cuatro patas sobre la tierra!

Por último, quiero agradecer al Parque Municipal Llao Llao por permitirme realizar esta tesis y a CONICET y Agencia por financiar mi beca para poder realizar el doctorado.

“Vine tambaleando, chamuyando historias, que solía escuchar. Llegaron de a poco, las sedientas almas que no quieren descansar. Y aunque se hace tan difícil aguantar, se que vos estas ahí como el sonido. Y ya no me queda nada por hacer más que dar mi corazón y agradecer que estén conmigo!” (El bordo)

Índice:

Capítulo 1: Introducción general	1
Introducción:	1
Sistema de estudio:	6
<i>D. gliroides</i> (monito del monte):	6
<i>T. corymbosus</i> (quintral):	10
Importancia de la interacción <i>D. gliroides</i> - <i>T. corymbosus</i> :	12
Área de estudio:	13
Objetivos:	14
Estructura de la tesis:	15
Capítulo 2: Estimación de parámetros poblacionales de <i>Dromiciops gliroides</i>	17
Introducción:	17
Metodología:	20
Captura de individuos:	20
Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:	22
Análisis de medidas morfométricas:	23
Resultados:	25
Captura de individuos:	25
Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:	30
Análisis de medidas morfométricas:	32
Discusión:	36
Captura de individuos:	36
Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:	36
Análisis de medidas morfométricas:	40
Apéndice 2.1:	42
Modelo utilizado para estimar abundancia, tasa de supervivencia y reclutamiento:	42
Modelo utilizado para el análisis de medidas morfométricas:	43
Capítulo 3: Selección de hábitat del dispersor de semillas <i>Dromiciops gliroides</i>	45
Introducción	45
Metodología:	50
Análisis de datos:	53
Resultados:	56
Patrones de uso:	56
Selección de hábitat:	57
Discusión:	62

Apéndice 3.1:	66
Modelo utilizado para la escala de micro-sitio:	66
Modelo utilizado para la escala de micro-ambiente:	67
Apéndice 3.2:	69
Gráficos de patrones de uso de la escala de micro-sitio:	69
Gráficos de patrones de uso de la escala de micro-ambiente:	71
Capítulo 4: Efecto del comportamiento de <i>Dromiciops gliroides</i> en las distancias de dispersión de <i>Tristerix corymbosus</i>	73
Introducción:	73
Metodología:	80
Descripción de los patrones de movimiento de <i>D. gliroides</i> :	80
Aproximación a las velocidades de desplazamiento de <i>D. gliroides</i> :	81
Estimación de periodos de actividad y reposo de <i>D. gliroides</i> :	83
Estimación de tiempo de paso de la semilla de <i>T. corymbosus</i> por el tracto digestivo de <i>D. gliroides</i> :	84
Estimación de las distancias de dispersión:	86
Resultados:	90
Descripción de los patrones de movimiento de <i>D. gliroides</i> :	90
Aproximación a las velocidades de <i>D. gliroides</i> :	93
Estimación de periodos de actividad y reposo de <i>D. gliroides</i> :	95
Estimación de tiempo de paso de la semilla de <i>T. corymbosus</i> por el tracto digestivo de <i>D. gliroides</i> :	97
Estimación de las distancias de dispersión:	98
Discusión:	101
Descripción de los patrones de movimiento de <i>D. gliroides</i> :	101
Aproximación a las velocidades de <i>D. gliroides</i> :	102
Estimación de periodos de actividad y reposo de <i>D. gliroides</i> :	102
Estimación del tiempo de paso de la semilla de <i>T. corymbosus</i> por el tracto digestivo de <i>D. gliroides</i> :	103
Estimación de las distancias de dispersión:	105
Consideraciones finales	109
Bibliografía:	113

Capítulo 1

Introducción general

Introducción:

Las poblaciones que comparten un área común interactúan entre ellas como así también con el ambiente. Existen varios tipos de interacciones ecológicas entre los organismos. Un tipo de interacción es el mutualismo, en este caso ambos participantes de la interacción obtienen algún beneficio. Las relaciones mutualistas entre plantas y animales pueden ser muy importantes para el mantenimiento de la biodiversidad, ya que estructuran las comunidades y proporcionan servicios ecosistémicos (Bond 1994; Bronstein 2009; Gerardo et al. 2004; Palmer et al. 2009). Dentro de los mutualismos asociados al ciclo de reproducción de las plantas se encuentra la polinización y la dispersión de semillas mediada por animales.

La dispersión de semillas en plantas, así como de otros organismos sésiles, es principalmente mediante el transporte a través de vectores (como animales, viento y agua) que llevan la semilla lejos de la planta madre (Nathan 2006). La dispersión de semillas mediada por animales es un mutualismo en el que el animal se beneficia alimentándose de la pulpa que contiene el fruto, y la planta por el traslado de las semillas a nuevos sitios donde puede establecerse. Esta interacción biológica es muy común en la naturaleza; en regiones tropicales el 90% de las plantas son dispersadas por animales y en

Capítulo 1: Introducción general



zonas templadas cerca del 60% (Farwig & Berens 2012). Además un 30% de familias de Angiospermas presentan dispersión mediada por animales, mientras que otro 22% poseen dispersión tanto biótica como abiótica (el 48% restante es dispersado de forma abiótica) (Tiffney 2004). En el Bosque Templado Austral existe una gran cantidad de plantas que son dispersadas por vertebrados y esto está asociado al ensamble extremadamente pobre de animales mutualistas (Aizen et al. 2002). La dispersión de semillas proporciona una vía de escape a la competencia entre plántulas, facilita la colonización de sitios vacantes para el reclutamiento, contribuye a mantener la diversidad genética y permite la adaptación de las plantas a ambientes cambiantes (Traveset et al. 2013). Además, eventos de dispersión a larga distancia son esenciales para la expansión de las poblaciones y el mantenimiento de la conectividad genética (Trakhtenbrot et al. 2005).

El proceso de dispersión de semillas donde los animales trasladan las semillas de las plantas dentro de su tracto digestivo se conoce como endozoocoria. Durante millones de años las características de los frutos (tamaño, forma, color, contenido de la pulpa y semillas) han sido sometidas a presiones selectivas ejercidas por frugívoros (Traveset et al. 2007). Los frugívoros pueden mostrar preferencia por rasgos de fruta tales como tamaño, forma, y composición química entre otros. A su vez presentan una morfología y fisiología específica del tracto digestivo que afectan la probabilidad de supervivencia de las semillas ingeridas (Herrera 2002). Por otra parte, en muchas especies de plantas el paso de las semillas por el tracto digestivo del dispersor influye en la tasa de germinación (Herrera 2002; Traveset et al. 2007).

En el ciclo reproductivo de las plantas ocurren una sucesión de procesos dentro de los que se incluye el proceso de dispersión de semillas (Figura 1). En el ciclo, las semillas producidas por la planta adulta se mueven, germinan y posteriormente las plántulas se establecen y se agrupan o no (según el efecto de los procesos posteriores a la dispersión), afectando la disponibilidad de frutos y semillas de la generación siguiente (Figura 1) (Herrera et al. 1994; Wang & Smith 2002). Existen al menos dos factores importantes en el éxito reproductivo de una planta antes de la remoción de frutos por animales: la



polinización efectiva y el desarrollo del fruto (Jordano 1989). Sin embargo, si bien una planta puede tener un buen servicio de polinización y una gran tasa de desarrollo de frutos, los esfuerzos en las etapas pre-remoción se verán opacados si las semillas no logran ser dispersadas (Herrera et al. 1998; Herrera et al. 1994; Jordano 1989; Schupp & Fuentes 1995; Wang & Smith 2002). El proceso de dispersión involucra dos pasos fundamentales: remover los frutos de la planta materna (*remoción de frutos*) y regurgitar o defecar las semillas lejos de ella (*dispersión de semillas*).

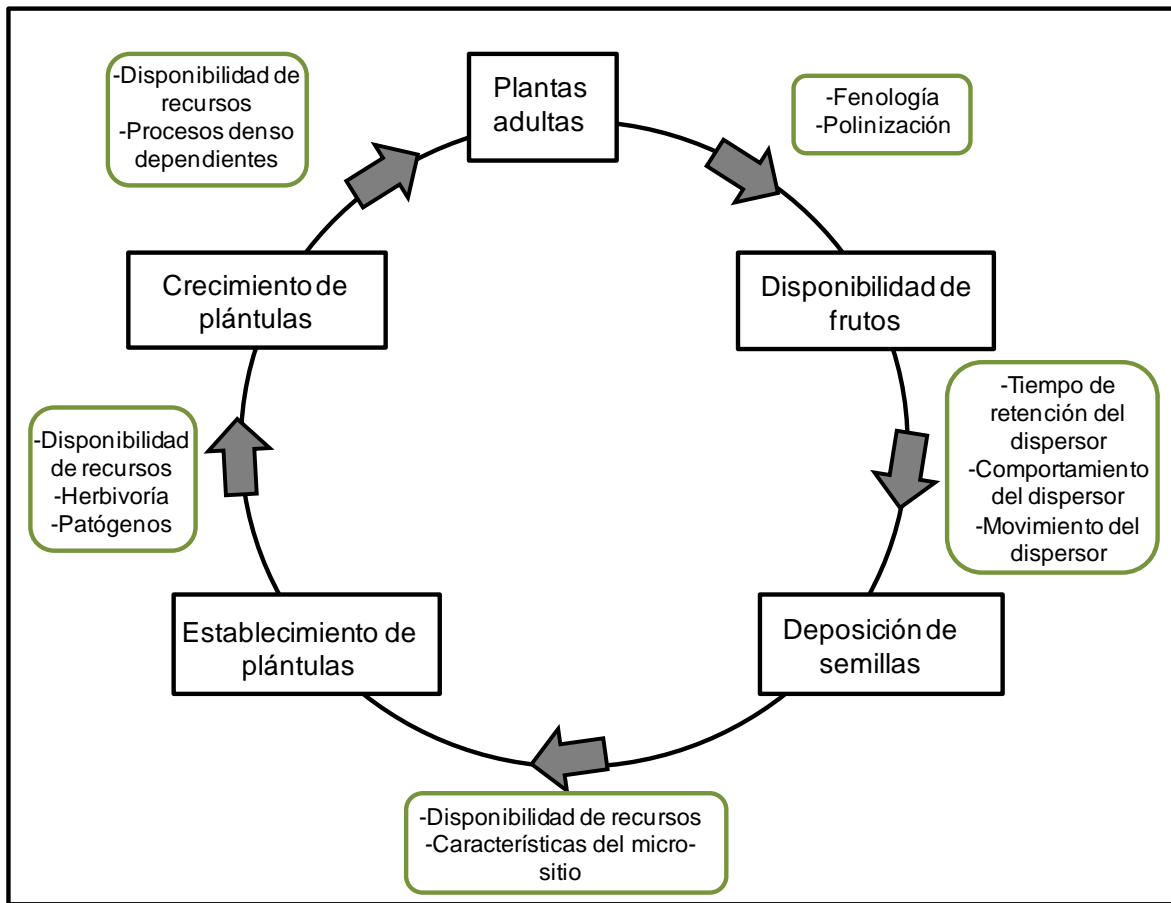


Figura 1. Ciclo reproductivo de las plantas, modificado de Wang & Smith, 2002. En las cajas negras se muestran las “etapas” del ciclo. En las cajas verdes se muestran los factores que influyen en cada una de las etapas.

Capítulo 1: Introducción general



Un proceso ecológico que está estrechamente relacionado con la dispersión de semillas es el movimiento de los animales (dispersores). Los animales interactúan con el paisaje por medio de su comportamiento y esta interacción se refleja en sus patrones de movimiento (Morales & Ellner 2002; Morales et al. 2004; Morales et al. 2010). Así, el comportamiento animal afecta la dinámica poblacional de las plantas al proveer los servicios de dispersión de semillas (Carlo et al. 2007; Carlo & Morales 2008; Morales & Carlo 2006; Sasal & Morales 2013) y determina en gran medida la estructura espacial de las futuras generaciones de plantas. Al mismo tiempo, la distribución de las plantas en las generaciones subsiguientes va a afectar los movimientos y rutas de búsqueda de los animales que se alimentan de frutos. Es decir, que considerando que existen especies de plantas que dependen de animales para la dispersión de semillas y, que los animales responden a la distribución espacial de recursos (Cousens et al. 2010; Kwit et al. 2004; Levey 1987; Russo & Augspurger 2004; Russo et al. 2006; Saracco et al. 2005), es de esperarse que exista una relación importante entre la distribución de las plantas y los comportamientos animales (Carlo & Morales 2008; Morales & Carlo 2006).

Los modelos de dispersión de semillas generalmente asumen que la lluvia de semillas es descrita por una curva del número de semillas en función de la distancia a la planta madre. En el caso de las plantas dispersadas por animales las características de las curvas de dispersión resultan de los patrones de movimiento de los animales, los cuales dependen del medio ambiente, el estado interno (saciedad, reservas, etc.), las interacciones con otros individuos y las experiencias previas (Morales et al. 2005; Morales et al. 2010; Nathan 2006; Nathan et al. 2008; Smouse et al. 2010). A partir de estos patrones de movimiento los animales tienden a utilizar rutas de movimiento más o menos repetidas (se detienen en algunos sitios en particular para alimentarse, descansar y dormir) y eso determina los sitios de agregación de las semillas dispersadas.

En el estudio del movimiento animal, la respuesta de los individuos en relación a la heterogeneidad del hábitat es uno de los problemas más difíciles e importantes de abordar (Ovaskainen 2004). Los animales al ir moviéndose seleccionan entre los

Capítulo 1: Introducción general



ambientes posibles. La selección de hábitats que realizan los dispersores de semillas influye en el lugar donde van a llegar las semillas, y determina el éxito de establecimiento de las plantas y su dinámica poblacional (Diffendorfer 1998; Lima & Zollner 1996; Oleksy et al. 2015; Pulliam 1988; Stamps et al. 2005). Debido a esto los estudios sobre la evaluación de los factores ambientales que determinan la selección de hábitat por dispersores mejoran la comprensión de la dinámica de regeneración de plantas en paisajes heterogéneos. La selección de hábitat ocurre cuando los ambientes son usados desproporcionadamente respecto a su disponibilidad (Johnson, 1980), e implica la identificación y selección de una condición determinada del hábitat, ya sea la presencia de una especie vegetal en particular o algún factor físico específico (Rabenold & Bromer 1989). Según Johnson (1980) la selección de hábitat de los animales es un proceso jerárquico. En dicha jerarquía espacial la selección ocurre en un primer nivel de rango de distribución de la especie; un segundo nivel que implica el área de acción de un individuo; un tercer nivel que abarca los distintos componentes del ambiente presentes dentro del área de acción y por último, un cuarto nivel que se refiere a “micrositios”.

En el caso de los muérdagos (plantas parásitas aéreas), conocer que hábitats seleccionan los dispersores de sus semillas y cómo se mueven es crítico. En los muérdagos la dispersión de semillas representa una etapa clave en su ciclo de vida (Mathiasen et al. 2008; Norton & Carpenter 1998) ya que el establecimiento de la semilla depende obligatoriamente del dispersor, quien debe ingerir los frutos y trasladar las semillas hasta hospedadores adecuados para el establecimiento (de Buen et al. 2002; Norton & Reid 1997; Rawsthorne et al. 2012; Reid et al. 1995). Los principales dispersores de semillas de las más de 1000 especies de muérdagos distribuidos por todos el mundo son aves (Mathiasen et al. 2008). Las especies que dispersan los muérdagos presentan adaptaciones para manipular y digerir la pulpa mucilaginoso que contienen los frutos (Reid 1991). Además, para los muérdagos las áreas de reclutamiento adecuadas pueden identificarse fácilmente (es decir, los hospedadores). Por eso, los muérdagos y sus dispersores ofrecen una gran oportunidad para estudiar cómo el movimiento y



comportamiento de los animales dispersores de semillas determina la dinámica de las plantas.

Sistema de estudio:

El Bosque Templado Austral es una isla biogeográfica que presenta gran cantidad de interacciones planta-animal (Aizen et al. 2002). En la porción norte del Bosque Templado Austral existe una interacción mutualística única entre un marsupial y un muérdago. Las semillas de *Tristerix corymbosus*, (Loranthaceae) son dispersadas casi exclusivamente por el marsupial arbóreo *Dromiciops gliroides*, Microbiotheriidae (Amico & Aizen 2000; Amico et al. 2011).

Dromiciops Gliroides (monito del monte):

Dromiciops gliroides es un marsupial endémico del Bosque Templado Austral, que se encuentra entre los 36°S y los 43°S, estando presente tanto en Chile como en Argentina (Gurovich et al. 2015; Hershkovitz 1999; Martin 2010; Saavedra & Simonetti 2001). *Dromiciops gliroides* representa la única especie viviente de la Familia Microbiotheriidae (Ameghino 1887; Hershkovitz 1999). Una de las particularidades de esta especie es que presenta un mayor parentesco o afinidad filogenética con los marsupiales australianos (Australidelphia) que con los americanos (Ameridelphia) (Hershkovitz 1992; Palma & Spotorno 1999; Spotorno et al. 1997).

Respecto a sus características morfológicas, se caracteriza por un pelaje denso y corto, de coloración parda en el dorso y más clara en la zona ventral. Posee orejas redondeadas y cortas; y ojos redondos y grandes en posición frontal (Figura 2). Los individuos juveniles miden entre 12 y 18 cm, mientras que los adultos pueden medir hasta 23 cm (Marshall 1978). Posee una cola prensil la cual representa casi el 50% de la longitud

Capítulo 1: Introducción general



total del cuerpo. El diámetro de la misma varía durante el año, siendo más gruesa al final del verano y comienzos del otoño como estrategia de almacenaje de grasa para reserva durante el período de torpor (Rodríguez-Cabal et al. 2008). El peso de los individuos puede variar entre 16 y 40 g. También posee pulgar oponible lo que lo hace un hábil trepador.



Figura 2. Ejemplar de *Dromiciops gliroides*.

Se trata de una especie nocturna que está comúnmente asociada a bosques maduros dominados por especies de *Nothofagus* y caña colihue (*Chusquea culeou*, Poaceae) (Fonturbel & Jimenez 2009; Hershkovitz 1999; Jimenez & Rageot 1979; Marshall 1978). Sin embargo también se ha documentado que *D. gliroides* se encuentra en pequeños fragmentos (5 ha.) de bosques secundarios dominados por Myrtaceae (Fonturbel et al. 2010; Rodríguez-Cabal et al. 2007) y en áreas dominadas por formas esclerófilas como *Lithraea caustica*- Anacardiaceae, *Cryptocarya alba*- Lauraceae y *Azara integrifolia*- Salicaceae (Lobos et al. 2005). Por otra parte, recientemente se encontró que esta especie también utiliza hábitats transformados, como bosques de *Eucalyptus* (Salazar



& Fonturbel 2016). Este tipo de ambientes podría usarlos para propósitos de alimentación pero aparentemente depende obligatoriamente de vegetación nativa para anidar (Fonturbel et al. 2017; Salazar & Fonturbel 2016).

Los caracteres sexuales incluyen una línea transversal en el abdomen de la hembra, color canela, constituyendo el borde del marsupio, en cuyo interior hay cuatro mamas. En el caso de los machos, incluye un escroto con pedúnculo corto cubierto de un pelaje suave color blanquecino (Marshall 1978) (Figura 3). Ambos caracteres son visibles solo durante la temporada reproductiva (Noviembre-Febrero) (Muñoz-Pedrerros et al. 2005).

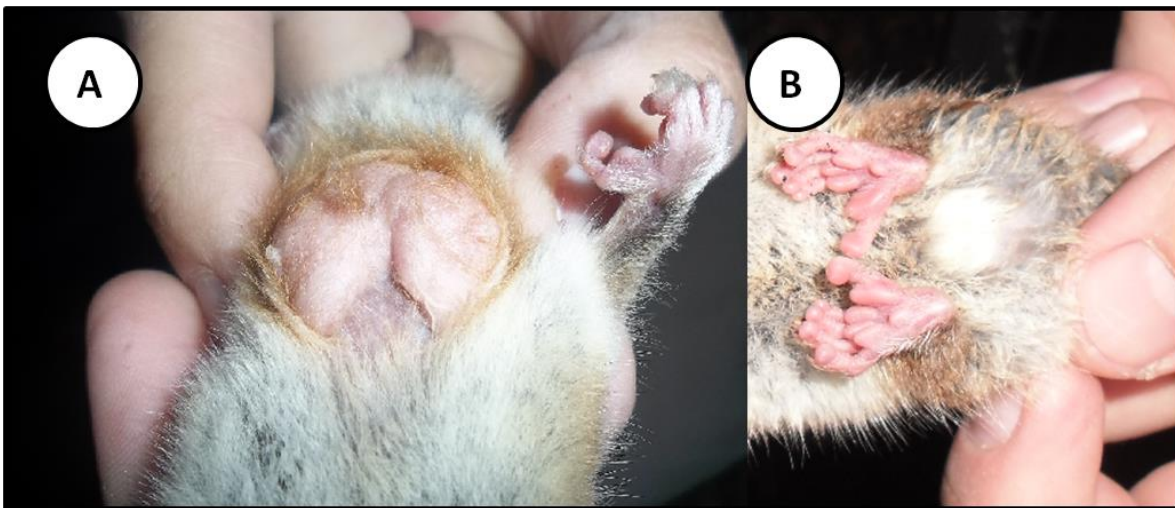


Figura 3. A) Fotografía del marsupio activo de una hembra de *D. gliroides*. B) Fotografía del escroto de un macho de *D. gliroides*.

Durante el invierno dadas las bajas temperaturas la especie permanece en torpor, pudiendo recuperar su ritmo de actividad normal por cortos periodos de tiempo en que la temperatura ambiente aumenta. En ese momento realizan breves excursiones en busca de alimento (Bozinovic et al. 2004; Geiser 1994). Contrario a lo que se creía, recientemente se observó en cautiverio que la condición nutricional alcanza un máximo en el invierno y un mínimo en verano (Franco et al. 2017). Estos individuos parecen iniciar la preparación nutricional para el invierno durante el otoño y alcanzar las reservas

Capítulo 1: Introducción general



máximas del cuerpo en invierno. Cabe destacar que en el trabajo de Franco et al. (2017) la disponibilidad de alimento es ilimitada durante todo el periodo estudiado, mientras que en la naturaleza la disponibilidad de alimento durante el invierno disminuye. Durante la primavera los individuos recuperan su ritmo de actividad normal, momento en el que utilizan las reservas de grasa y se vuelven reproductivamente activos (Franco et al. 2017).

Dromiciops gliroides tiene una dieta omnívora compuesta de insectos, huevos de aves (Jimenez & Rageot 1979) y una variedad de frutos carnosos (Amico et al. 2009). Datos de campo y ensayos en cautiverio revelan que *D. Gliroides* es el dispersor de al menos 16 especies de plantas (Amico et al. 2009). De estas, cuatro especies (*Asteranthera ovata* – Gesneriaceae; *Mitraria coccínea*- Gesneriaceae; *Luzuriaga sp*- Luzuriagaceae; *Desfontainia spinosa*-Desfontaineaceae) poseen frutos de tamaño mayor a los 11 mm, tamaño que las aves presentes en estos bosques no pueden consumir (Amico et al. 2009; Mora & Soto-Gamboa 2011). Además de consumir frutos de varias especies, *D. gliroides* también ha sido descrito como insectívoro (Jimenez & Rageot 1979; Meserve et al. 1988), hallándose en sus heces coleópteros, ortópteros y lepidópteros (Amico et al. 2009; Celis-Diez et al. 2012). En cautiverio se lo ha visto alimentarse de frutos, insectos, huevos, polluelos, aves pequeñas e incluso lagartijas y pequeños mamíferos (Jimenez & Rageot 1979; Kelt & Martinez 1989; Pearson 1983).

Respecto a su estado de conservación, debido a su sensibilidad a la pérdida y fragmentación del hábitat natural *D. gliroides* ha sido clasificado como especie “casi amenazada” por la IUCN (Iucn 2010). Respecto a las clasificaciones locales, en Argentina fue clasificada como vulnerable (Diaz & Ojeda 2012) y como “especie insuficientemente conocida” por la resolución 1030/04 en 2005 por la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, al igual que en Chile donde tiene el mismo status de conservación (Fonturbel et al. 2012).



***Tristerix corymbosus* (quintral):**

Tristerix corymbosus (quintral), pertenece a la familia Loranthaceae. El género *Tristerix* contiene 11 especies que se distribuyen desde Colombia hasta Chile y Argentina a lo largo de la Cordillera de los Andes (Amico et al. 2007). *Tristerix corymbosus* se distribuye en Chile desde los 30°S, en el matorral de Chile Central, hasta aproximadamente los 42°S, en el Bosque Templado Austral. En Argentina sólo se encuentra en las provincias de Neuquén y Río Negro.

Tristerix corymbosus es una planta hemiparásita arbustiva que parasita a varias especies nativas, como maqui (*Aristotelia chilensis*- Elaeocarpaceae), chin-chin (*Azara microphylla*- Salicaceae), maitén (*Maytenus boaria*- Celastraceae), chacay (*Discaria chacaye*- Rhamnaceae), y también exóticas como álamo (*Populus sp*- Salicaceae) y retama (*Cytisus scoparius*- Fabaceae). La floración de *T. corymbosus* se extiende desde marzo hasta noviembre. Los frutos maduran a partir de octubre hasta abril y están dispuestos en infrutescencias péndulas, erectas o expandidas y terminales (corimbos). Los frutos son carnosos de forma elipsoidal (9 x 6 mm) y contienen una sola semilla de color blanca (7 x 4 mm) (Figura 4). La semilla está “desnuda”, ya que como es característico de la familia, carece de tegumento y está rodeada de mucílago.



Figura 4. A) Rama de *T. corymbosus* con flores y frutos. B) Flores de *T. corymbosus*. C) Frutos de *T. corymbosus*.

La dispersión de *T. corymbosus* varía de dispersor según el bioma y la coloración del fruto. En el Bosque Templado Austral los frutos de *T. corymbosus* tienen una coloración verde a la madurez que no es llamativo para las aves, por lo tanto es dispersada casi exclusivamente por *D. gliroides* (Amico et al. 2011). Sin embargo en el matorral chileno los frutos son amarillos y la dispersión es realizada por tres especies de aves (Amico et al. 2011).

Dromiciops gliroides ingiere los frutos y luego defeca las semillas en forma de ristras (Figura 5), las que se adhieren fácilmente al sustrato debido al recubrimiento viscoso de las mismas. La posibilidad de establecimiento de una semilla de muérdago que no fue dispersada y que cae al suelo es nula (Reid 1991). Paralelamente, la posibilidad de germinar de una semilla que no pasó por el tracto digestivo de *D. gliroides* es baja, como así también su posibilidad de infectar al hospedador adecuado con su consecuente establecimiento (Amico & Aizen 2000). Si la dispersión ocurre de manera efectiva, la germinación se produce a los pocos días (Figura 5). La infección al hospedador se produce



por un disco formado por la fusión de los cotiledones, con el cual la semilla se adhiere al hospedador. A través de los haustorios *T. corymbosus* extrae agua del xilema de la planta hospedadora (Norton & Carpenter, 1998). Transcurridos aproximadamente ocho meses de la adhesión al hospedador, aparecen las primeras hojas verdaderas (Figura 5) (Amico et al. 2017)

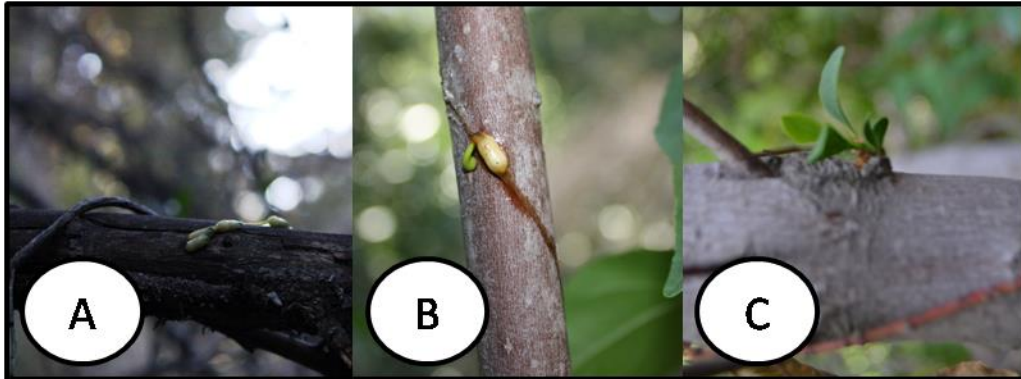


Figura 5. A) Ristra de semillas de *T. corymbosus*. B) Semilla de *T. corymbosus* germinando. C) Plántula de *T. corymbosus* con hojas verdaderas

Importancia de la interacción D. gliroides-T. corymbosus:

Durante el invierno el néctar de las flores de *T. corymbosus* es la única fuente de alimento para el picaflor Rubí (*Sephaniodes sephaniodes*- Trochilidae). Esta especie de picaflor es la responsable de la polinización del 20% de los géneros de la flora leñosa del bosque (Aizen et al. 2002). En consecuencia, *T. corymbosus* representa una especie clave en el mantenimiento de las poblaciones del picaflor e indirectamente de una fracción importante de la biodiversidad vegetal de esta región. A su vez, *D. gliroides* actúa como dispersor de semillas de numerosas especies de plantas con frutos carnosos dentro del Bosque Templado Austral (Amico et al. 2009). Esto hace que el marsupial sea esencial para la conservación de la biodiversidad de los bosques de la Patagonia (Rodríguez-Cabal et al. 2007).



Área de estudio:

El trabajo se realizó en el Parque Municipal Llao Llao ubicado a 30 km de la ciudad de San Carlos de Bariloche, Rio Negro, Argentina (41° 8' S, 71° 19' W) (Figura 6). El área se encuentra dentro del Bosque Templado Austral dentro de la Región biogeográfica de la Provincia Subantártica (Cabrera 1976; Mermoz & Martin 1986; Morrone 2015). La precipitación media anual es de aproximadamente 1800 mm y la temperatura media anual es de 9°C (Mermoz & Martin 1986). El estrato arbóreo de estos bosques está dominado por coihue (*Nothofagus dombeyi*- Nothofagaceae) y ciprés (*Austrocedrus chilensis*- Cupressaceae) y en el arbustivo predomina la caña colihue (*Chusquea culeou*- Poaceae), el maqui (*Aristotelia chilensis*- Elaeocarpaceae), el chin-chin (*Azara microphylla*- Salicaceae) y el maitén (*Maytenus boaria*- Celastraceae)(Mermoz & Martin 1986). Con respecto a la fauna, el parque se caracteriza por varias especies nativas tales como la rana verde (*Pleurodema thaul*-Leptodactylidae), reptiles (*Liolaemus pictus*- Liolaemidae), aves como el chucao (*Scelorchilus rubecula*- Rhinocryptidae), el picaflor rubí (*Sephanoides sephanoides*- Trochilidae), el fío fío (*Elaenia albiceps*-Tyrannidae), el rayadito (*Aphrastura spinicauda*- Furnariidae) y rapaces nocturnas como la lechuza del campanario (*Tyto alba*- Tytonidae) y lechuza bataraz (*Strix rufipes*- Strigidae). Entre los mamíferos se encuentran el gato huiña (*Oncifelis guigna*- Felidae) y el zorro colorado (*Pseudalopex culpeus*- Canidae) y numerosas especies de micromamíferos (Asbeda et al. 1994).

Tal como se mencionó previamente, en el área de estudio una de las principales especies del sotobosque es la caña colihue (*Chusquea culeou*). La floración de esta especie es masiva, y después de producir miles de semillas, la planta muere (Sage et al. 2007). Durante la primavera de 2010 la caña floreció en el sitio, produciendo gran cantidad de semillas. Dado que es una zona con presencia de varias especies de roedores, después de la explosión de semillas se produjo un aumento la población de roedores producto de la gran cantidad de alimento disponible. A fines del 2012 la población de roedores volvió a abundancias similares a antes de la floración.

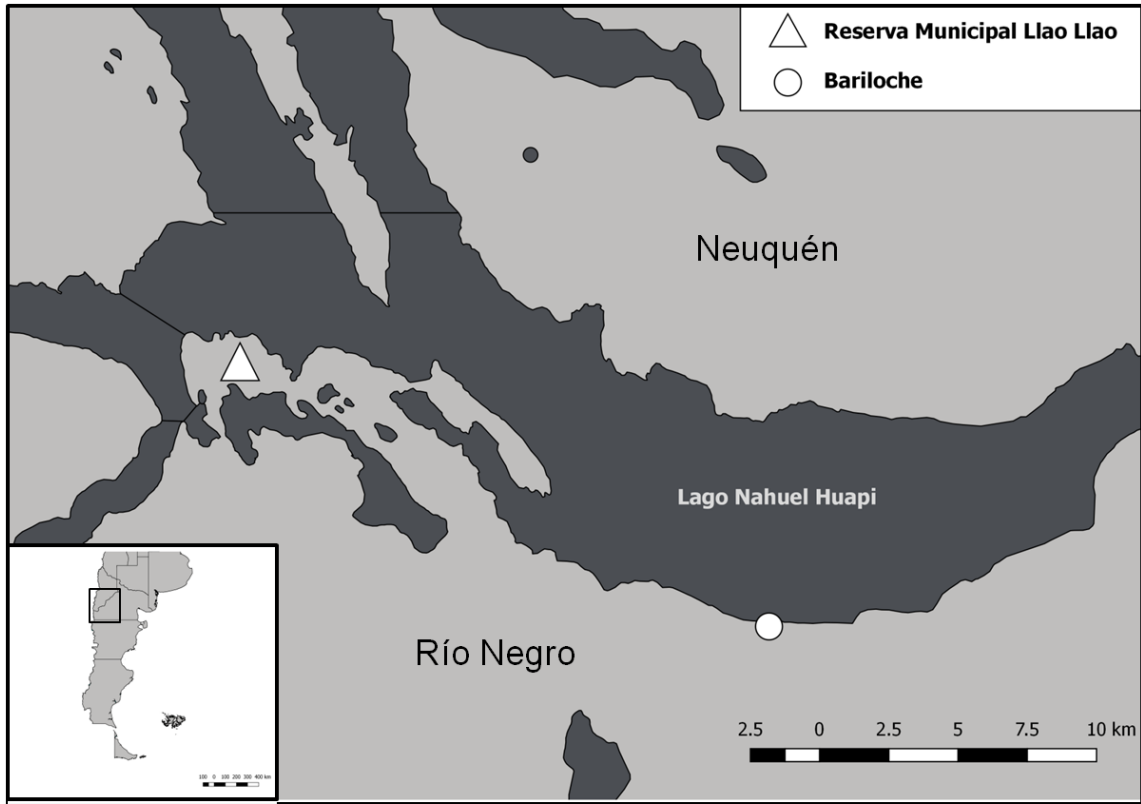


Figura 6. Mapa del área de estudio (Reserva Municipal Llao Llao).

Objetivos:

El objetivo de esta tesis es evaluar el efecto del comportamiento de *D. gliroides* sobre la dinámica poblacional de *T. corymbosus*. En esta tesis se pretende:

- Estimar la abundancia de *D. gliroides* en el área de estudio, entendiendo que la abundancia va a influir en la dispersión de *T. corymbosus* (mayor abundancia, mayor cantidad de frutos de *T. corymbosus* dispersados).
- Conocer los sitios que selecciona *D. gliroides* dentro del bosque, entendiendo que los sitios que selecciona van a ser los sitios de deposición de las semillas de *T. corymbosus*.

Capítulo 1: Introducción general



- Conocer los patrones de movimiento y el tiempo de retención de las semillas de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de *D. gliroides* y comprender cómo éstos influyen en las distancias de dispersión.

Los objetivos específicos son:

- Estimar parámetros poblacionales de *D. gliroides* tales como: abundancia, densidad, supervivencia, proporción de sexos y de edades, y medidas morfométricas (Capítulo 2).
- Conocer los patrones de uso y selección de hábitat de *D. gliroides* a escala de micro-ambientes dentro del bosque, y a escala de plantas individuales, ramas y microestructura del ambiente (Capítulo 3).
- Estimar los periodos de actividad y velocidad de desplazamiento de *D. gliroides* (Capítulo 4).
- Estimar el tiempo de retención de las semillas de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de *D. gliroides* (Capítulo 4).
- Modelar la dispersión de semillas de *T. corymbosus* por *D. gliroides* combinando el tiempo de retención de la semilla en el tracto digestivo con los patrones de movimiento en relación con la complejidad del hábitat (Capítulo 4).

Estructura de la tesis:

Esta tesis fue organizada en una introducción general (éste capítulo), 3 capítulos centrales y las consideraciones finales. En el capítulo 2 se estimaron parámetros poblacionales de *D. gliroides* en el área de estudio a partir de 8 años de datos de captura-recaptura. Se calculó abundancia, densidad y se caracterizaron medidas morfométricas de los individuos. En el capítulo 3 se analizó el patrón de uso y selección de hábitat por parte de *D. gliroides* a dos escalas diferentes de microhábitat. En el capítulo 4 se calcularon las

Capítulo 1: Introducción general



distancias de dispersión posibles a partir de datos de movimiento, velocidad, tiempo de retención de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de los individuos, y períodos de actividad e inactividad de *D. gliroides*. Para finalizar se presentan las consideraciones finales de la tesis donde se resumen y relacionan los principales resultados y conclusiones de cada capítulo.

Capítulo 2

Estimación de parámetros poblacionales de *Dromiciops gliroides*

Introducción:

Las poblaciones de micromamíferos se caracterizan por poseer variaciones anuales en el tamaño poblacional (Post et al. 1999). Estas fluctuaciones de las poblaciones son el producto de procesos demográficos como la supervivencia, natalidad y dispersión de los individuos (Eveleigh et al. 2007), los cuales influyen de manera diferente en las poblaciones (Oli & Dobson 2003). Las variaciones en los procesos demográficos pueden estar dadas por características individuales como edad, sexo, peso, estado reproductivo (Lebreton et al. 1992); y la influencia de factores endógenos (por ejemplo, competencia intraespecífica) y exógenos (por ejemplo, disponibilidad y abundancia de recursos, la competencia interespecífica o depredación) (Crespin & Lima 2006; Gentile et al. 2004). Entender la distribución y la variación temporal de las poblaciones es posible haciendo un seguimiento de su abundancia y estructura de sexos y edades, como así también registrando sus variaciones en las medidas morfométricas. Las medidas morfométricas de los individuos permiten estimar índices que indican la condición corporal de los animales (Peig & Green 2009). Este tipo de índices permite evaluar el estado nutricional de los



individuos de una población. A partir de eso es esperable que poblaciones en las que los individuos tengan mejores condiciones nutricionales tendrán mayor éxito reproductivo (Balaiauskien et al. 2015), y por lo tanto es posible observar un incremento en la abundancia de la población. Entender cómo varía espacial y temporalmente la abundancia de una población, y qué factores influyen en estas variaciones, es clave para la elaboración de medidas de conservación y manejo.

Existen estudios en distintas regiones del mundo, incluido el Bosque Templado Austral, donde se muestran que los factores ambientales (clima, continuidad del hábitat, disponibilidad de alimentos, etc.) influyen en la presencia, abundancia y diversidad de micromamíferos (Bonvicino et al. 1997; Ganesh & Davidar 2001; Mills et al. 1997; Patterson et al. 1990). En el caso particular de los animales dispersores de semillas, entender los factores que influyen en su distribución y abundancia es importante por el rol que estas especies juegan en el mantenimiento de la biodiversidad (Rodríguez-Cabal & Branch 2011). Dos factores importantes que influyen en la dispersión de semillas son: la madurez del fruto (a mayor madurez del fruto, mayor remoción por parte de los dispersores), y la densidad de dispersores.

Como se mencionó en la introducción general, *D. gliroides* dispersa las semillas de muchas especies con frutos carnosos del Bosque Templado Austral (Amico et al. 2009) y es el principal dispersor de *T. corymbosus* (Amico et al. 2011). Por esta razón, *D. gliroides* es una pieza clave en la conservación de la biodiversidad en el Bosque Templado Austral (Fonturbel et al. 2014; Rodríguez-Cabal et al. 2013). Sin embargo es una especie considerada vulnerable respecto a su estado de conservación (Díaz & Ojeda 2012). En relación a esto y dada la importancia ecológica de la especie, en los últimos 20 años se incrementaron los trabajos realizados con el seguimiento de las poblaciones de *D. gliroides*. Otro factor que influyó en el aumento de trabajos en relación a la especie fue el mejoramiento en la técnica de captura (Amico & Aizen 2000; Fonturbel & Jimenez 2009). Entre los trabajos realizados, varios de ellos estiman parámetros poblacionales de la especie en distintos ambientes (Celis-Díez et al. 2012; Fonturbel et al. 2012; Franco et al.



2012; Franco et al. 2011; Rodríguez-Cabal et al. 2008), sin embargo no hay trabajos donde se estudie una población de *D. gliroides* a largo plazo. Trabajos realizados en distintos sitios de estudio encontraron que la densidad de la población es de aproximadamente 23 ind/ha en el continente, mientras que en las islas es notablemente menor (alrededor de 7 ind/ha) (Celis-Díez et al. 2012; Fonturbel et al. 2012; Franco et al. 2012; Franco et al. 2011; Rodríguez-Cabal et al. 2008). Por otra parte, en estos mismos trabajos se encontró que en individuos adultos la media del peso oscila entre 24 y 28 g según el sitio, y que el Índice de Masa Corporal (IMC) también fluctúa igual que el peso.

Los procesos demográficos, son comúnmente estudiados con métodos de captura-marcado-recaptura (CMR). La utilización de modelos estadísticos de datos de CMR para obtener estimaciones de los parámetros demográficos provee una conexión ideal entre los mecanismos demográficos y las dinámicas poblacionales subyacentes (Lima et al. 2003).

En este capítulo se estudió la dinámica poblacional de la población de *D. gliroides* de la Reserva Municipal Llao Llao entre los años 2009 y 2017 y su posible relación con la remoción y dispersión de frutos de *T. corymbosus*.

Objetivos:

- Estimar los siguientes parámetros poblacionales de *D. gliroides*: abundancia, densidad, supervivencia, proporción de sexos y de edades.
- Evaluar y determinar diferencias morfométricas entre los individuos entre años, entre los meses de captura de cada año (enero a abril), la edad y el sexo de las capturas.



Metodología:

Captura de individuos:

Se estimó la abundancia de *D. gliroides* usando técnicas de captura-marcado-recaptura (CMR). Los muestreos se realizaron durante 8 años (2009, 2010, 2011, 2013, 2014, 2015, 2016 y 2017). No se muestreó durante el 2012 porque ese año hubo una explosión poblacional de roedores (ratada) debido a la floración de la caña colihue ocurrida durante el año anterior, y por lo tanto realizar los trampeos implicaba un alto riesgo sanitario (Jaksic & Lima 2003). Las grillas de trampeo abarcaron un área total de 2 hectáreas dentro del Parque Municipal Llao Llao. Para las capturas se usaron trampas tipo Tomahawk (30 x 14 x 14 cm) cebadas con banana y manzana (Figura 7).



Figura 7. Fotografía de los trapeos de *D. gliroides*. A) Trampa tipo Tomahawk colocada sobre una rama de *T. corymbosus* cebada con banana y manzana. B) Individuo de *D. gliroides* capturado dentro de una trampa tipo Tomahawk. C) Identificación de un individuo de *D. gliroides* con el lector de PIT-TAGS. D) Toma de medidas morfométricas de un individuo de *D. gliroides*.

Se utilizaron dos sets de 25 trampas cada uno, separados entre sí por 150 metros. En el 2009 las trampas se pusieron en un diseño de grilla mientras que en los otros años se utilizó un diseño de estrella ya que las estimaciones de abundancia poblacionales realizadas con un diseño de estrella son más eficaces (Parmenter et al. 2003). En el 2009 la distancia entre las trampas fue de 10 metros, mientras en los otros años la distancia fue de 15 metros. Las trampas fueron colocadas en ramas del sotobosque entre 1 y 2 metros de altura. El muestreo se realizó en los meses de enero, febrero, marzo y abril de cada año. Se muestreó durante 4 noches por mes, preferentemente cuanto menor era la intensidad de la luz de la luna ya que es cuando más activos están los individuos de *D. gliroides* (Di Virgilio et al. 2014). Las trampas fueron revisadas antes del amanecer. A los individuos capturados se los marcó con PIT-TAGS (modelo TXP148511B Biomark, 8.5 x



2.12 mm, 134.2 kHz ISO, 0.067g) y se les tomaron medidas morfológicas estándar para micromamíferos (edad: juvenil/adulto, sexo, largo total, largo de cola, peso; y ancho y alto en la base de la cola). Con el largo total y el peso de los individuos se calculó el Índice de Masa Corporal (IMC) (Ver detalle en la sección “Análisis de de medidas morfométricas”). Una vez medidos y marcados, los individuos fueron liberados en el mismo lugar en el que se los capturó. Con el ancho y el alto de la base de la cola se calculó el perímetro de la base de la cola. Se realizó un ANOVA para ver si había diferencias entre sexos y edades en el largo total, largo de cola, IMC y el perímetro de la base de la cola.

Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:

Para estimar abundancia, tasa de supervivencia y de reclutamiento se usó el modelo de Jolly-Seber con un diseño robusto (Pollock 1982). Este diseño considera que la población es abierta entre periodos primarios (en este caso, los años), y cerrada durante los periodos secundarios (meses de captura dentro de cada año) (Royle et al. 2013). Una población cerrada significa que su tamaño es constante a lo largo del tiempo: no ocurren reclutamientos (nacimientos o inmigraciones), ni pérdidas (muertes o emigraciones).

Los datos se organizaron de manera de obtener la historia de capturas por año por individuo, la cual se armó a partir de ver en cuántos de los cuatro meses trampeados los individuos fueron capturados. La historia de captura se modeló con una distribución binomial donde los parámetros fueron cp (probabilidad de captura) y k (cantidad de eventos secundarios = meses de muestreo). La probabilidad de captura se modeló a partir de la probabilidad de captura promedio por trampa, de la proporción de trampas abiertas (es decir que no capturaron individuos de otra especie o se cerraron durante la noche) y de una variable latente z . La variable latente z permite considerar a aquellos individuos que son parte de la población pero no fueron capturados (método de aumento de datos) (Royle & Kery 2007). Este método consiste en añadir a la población "pseudo-individuos" que nunca fueron capturados, es decir que su historia de captura es cero en todos los



eventos. Incorporando estos ceros a los datos se introdujo una variable que los vincula con la probabilidad de formar parte de la población estudiada (Gardner et al. 2009). A partir de esta variable se puede ver si un individuo que estaba presente en la población en un año está presente al año siguiente, y a partir de eso estimar la tasa de supervivencia. De la misma forma, se puede ver si un individuo que no estaba en la población en un año está presente en el año siguiente y a partir de ahí estimar la tasa de reclutamiento. El modelo se ajustó utilizando WinBUGS 1.4 (Bayesian Analysis utilizando Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. 1996) y R 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Los paquetes utilizados en R fueron: "coda" (Plummer, 2006) y "R2WinBUGS" (Sturtz et al. 2005). Los valores iniciales de todos los parámetros fueron asignados por funciones aleatorias, y se usaron previas no informativas. Se ejecutaron tres cadenas de Markov, con 100000 iteraciones, y se descartaron las primeras 50000. Se verificaron la convergencia y autocorrelación de las cadenas Markovianas. Para todos los análisis se usó la media de la distribución posterior como estimación puntual de los parámetros y los intervalos de credibilidad (HPD, del inglés "highest posterior density interval") como medidas de incertidumbre. A partir de los resultados de abundancia de este modelo se calcularon las densidades de la población utilizando el área de muestreo efectiva, estimada como el área de la cuadrícula más un área de amortiguación equivalente a la mitad del ancho de la mayor distancia de recaptura (Parmenter et al. 2003). La descripción del modelo se puede ver en el apéndice 2.1.

Análisis de medidas morfométricas:

Para analizar las variaciones en las medidas morfométricas de *D. gliroides* y obtener un indicador de estado nutricional de los individuos, se utilizó el Índice de Masa Corporal (IMC) (Peig & Green 2009), el cual se calculó de la siguiente forma:

$$IMC = \text{peso (gr)} / \frac{\text{promedio largo total (cm)}}{\text{largo total (cm)}} * \text{pendiente} \left(\frac{\ln \text{peso (gr)}}{\ln \text{largo total (cm)}} \right)$$



(Dónde el promedio del largo total es el promedio del largo de todos los individuos y la pendiente es la pendiente de la regresión lineal entre el logaritmo natural del peso y el logaritmo natural del largo total de los individuos)

Se estudiaron las variaciones del IMC entre los años, dentro de cada año (a lo largo de enero a abril), y entre sexos y edades. Respecto a la variación entre años se evaluó si las variaciones de IMC estaban asociadas a la media anual de temperatura y las precipitaciones estivales, ya que estas variables podrían indicar sequía y por lo tanto afectar a la población. Estos datos fueron obtenidos de la estación meteorológica de Bariloche (41°10'S, 71°11'W; elevación 825 m) localizada a 60 km del sitio de estudio.

El IMC se modeló con una distribución normal donde la media es una función lineal de los días del año (de enero a abril), sexo y edad. Para capturar la estructura jerárquica de los datos (mediciones dentro de años), se asumió que cada coeficiente de la función lineal provenía de una distribución de parámetros gaussianas. En particular, el hiperparámetro asociado al intercepto se modeló como una función lineal de la temperatura y las precipitaciones de cada año. Los valores iniciales de todos los parámetros fueron asignados por funciones aleatorias, y se usaron previas no informativas. El modelo se ajustó utilizando WinBUGS 1.4 (Bayesian Analysis utilizando Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. 1996) y R 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Los paquetes utilizados en R fueron: "coda" (Plummer et al. 2006) y "R2WinBUGS" (Sturtz et al. 2005). Se ejecutaron tres cadenas de Markov, con 50000 iteraciones, y se descartaron las primeras 25000. Se verificaron la convergencia y autocorrelación de las cadenas markovianas. Para todos los análisis se usó la media de la distribución posterior como estimación puntual de los parámetros y los intervalos de credibilidad (HPD, del inglés "highest posterior density interval") como medidas de incertidumbre. El modelo se detalla en el apéndice 2.1.



Resultados:

Captura de individuos:

El esfuerzo de muestreo correspondió a 6400 trampas-noche con un total de 800 trampas-noche por año. El éxito de captura fue en promedio de 13% aunque varió entre 5 y 21% según los años. En total se realizaron 835 capturas correspondientes a 351 individuos (Tabla 1). De los 351 individuos, 48 fueron capturados en más de una temporada. Se capturaron 36 individuos en dos temporadas seguidas, 6 individuos en 3 temporadas seguidas y 3 individuos en dos temporadas con una temporada en el medio sin ser capturados (es decir, estos últimos individuos tienen 3 años o más de edad). Hubo dos individuos que fueron capturados en 3 temporadas con una temporada en el medio sin ser capturados (es decir, tienen 4 años o más de edad), y un individuo capturado en 3 temporadas con dos temporadas en el medio sin ser capturado (es decir, este individuo tiene 5 años o más de edad). A lo largo de todas las temporadas hubo individuos que tuvieron entre 1 y 12 eventos de captura (Figura 8). En todos los años, a excepción del 2011, las capturas aumentan de enero a marzo, observándose una disminución al finalizar la temporada (abril) (Figura 9).

Capítulo 2: Estimación de parámetros poblacionales de *Dromiciops gliroides*



Tabla 1. Número de capturas, recapturas, capturas nuevas, porcentaje de recapturas, éxito de captura y roedores capturados en cada temporada.

Año	Número de capturas	Número de recapturas	Nuevas capturas	% recapturas	Éxito de captura	Roedores capturados
2009	152	80	72	53	19,250	2
2010	95	43	52	45	11,870	66
2011	168	100	68	60	21,000	7
2013	45	12	33	27	5,630	6
2014	96	45	51	47	12,000	3
2015	67	32	35	48	8,370	7
2016	77	32	45	42	9,625	6
2017	135	92	43	68	16,000	65
Total	835	436	351	49	13,000	162

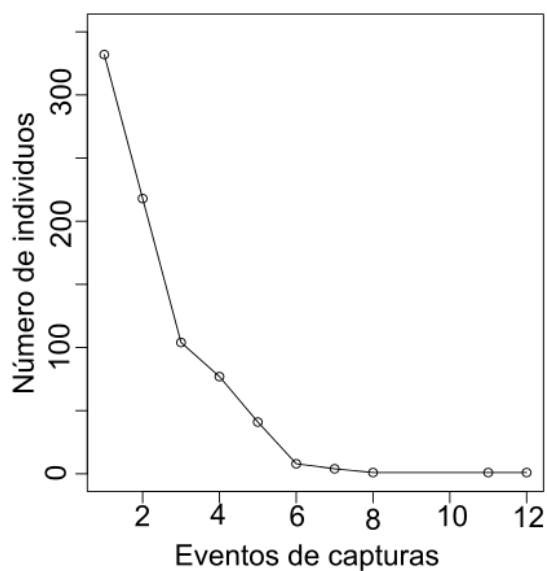


Figura 8. Eventos de capturas por individuos de *D. gliroides* a lo largo de las 8 temporadas (2009-2017).

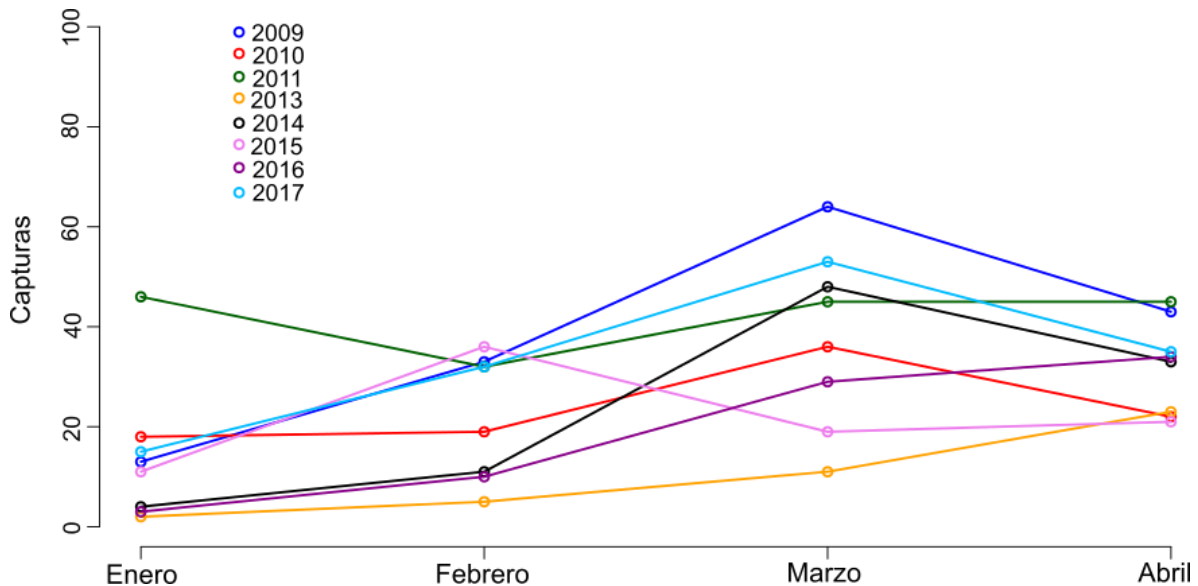


Figura 9. Capturas realizadas en cada mes de la temporada. Cada línea representa una temporada (año) distinta.

El 2009, 2011 y 2017 fueron los años en los que hubo mayor cantidad de capturas, a su vez estos años presentaron mayor cantidad de recapturas que de capturas nuevas (Figura 10). El número de recapturas en relación a las nuevas capturas para cada mes varió según el año (Figura 11). Sin embargo para los años en que hubo más recapturas que capturas de individuos nuevos (2009, 2011, 2015 y 2017), en marzo y abril hubo mayor cantidad de recapturas que de capturas nuevas, a diferencia de los otros años muestreados (Figura 11). En la mayoría de los individuos se pudo identificar el sexo y la edad, solo el 18.5% de los individuos no pudieron ser determinados por la ausencia de marsupio o escroto visible (Tabla2).

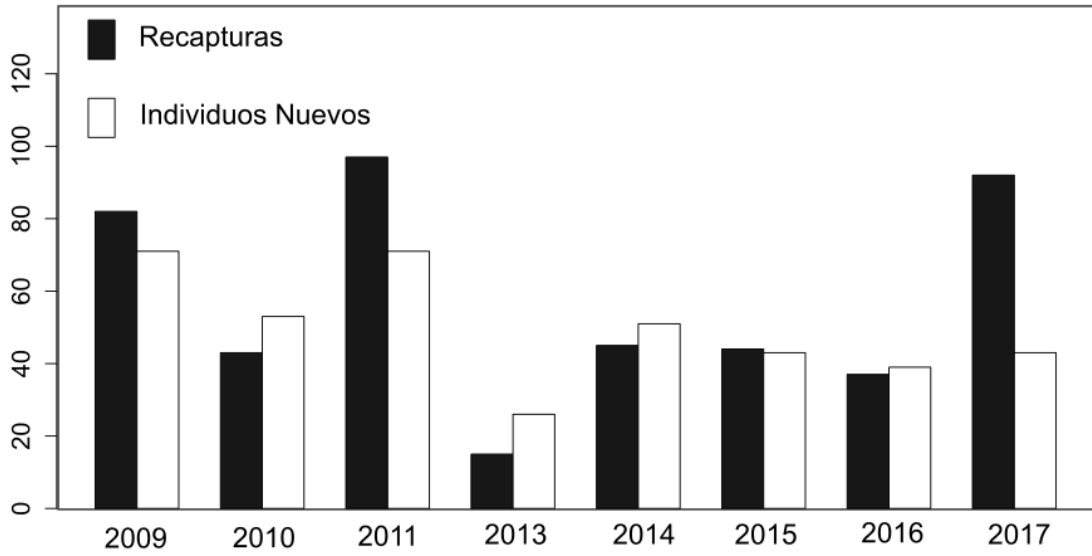


Figura 10. Cantidad de Individuos nuevos capturados y de recapturas de cada año.

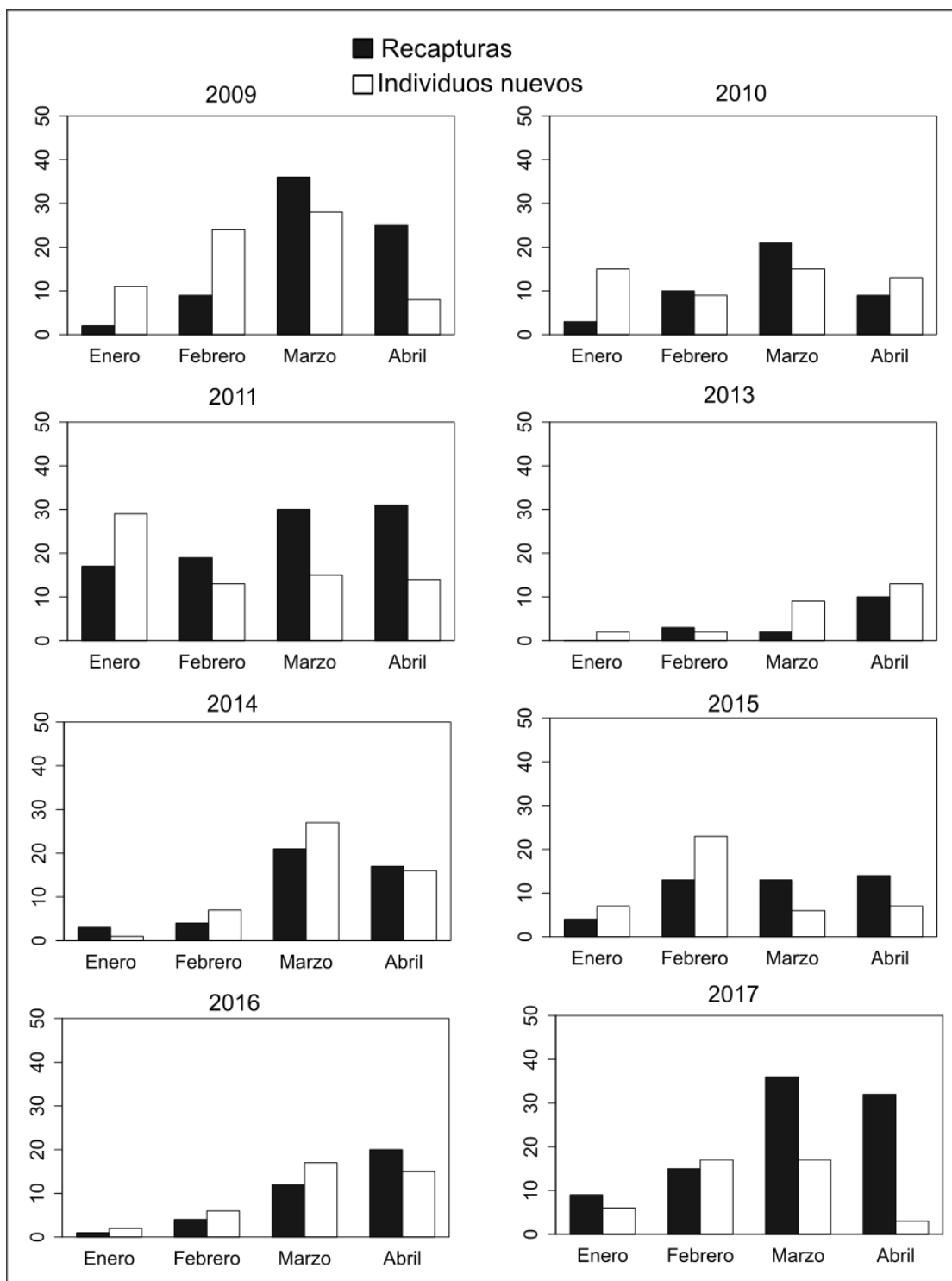


Figura 11. Cantidad de Individuos nuevos capturados y de recapturas de cada mes en cada temporada (año).



Tabla 2. Proporción de machos, hembras, adultos, juveniles e individuos con sexo y edad indefinida según cada año de muestreo y total de todos los años.

Año	Proporción de machos	Proporción de hembras	Proporción de adultos	Proporción de juveniles	Proporción de individuos con sexo y edad indefinida
2009	63,400	20,260	51,630	32,030	16,340
2010	55,790	25,260	58,950	22,110	18,950
2011	53,570	36,310	82,140	7,740	10,120
2013	58,540	34,150	73,170	19,510	7,320
2014	42,710	20,830	47,920	15,630	36,460
2015	62,070	24,140	68,970	17,240	13,790
2016	51,320	27,630	73,680	5,260	21,050
2017	51,110	25,190	74,070	2,220	23,700
Total	54,880	26,560	66,390	15,040	18,570

Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:

Las mayores abundancias y densidades de *D. gliroides* se registraron en 2009, 2010, 2011, 2014 y 2017 (Tabla 3, Figura 12). Los intervalos de credibilidad del 95% (HPD) fueron de 19 a 26 ind/ha en 2009, de 14 a 22 en 2010, de 18 a 24 en 2011, de 14 a 20 en 2014 y de 19 a 27 en 2017, mostrando superposición entre estos años. Las menores densidades se registraron en 2013, 2015 y 2016 (Tabla 3). Los intervalos de credibilidad también se superpusieron entre estos años: en 2013 el HPD fue de 9 a 13 ind/ha, de 10 a 14 ind/ha en 2015 y de 11 a 15 ind/ha en 2016 (Tabla 3).

La tasa de supervivencia fluctuó entre 0,18 y 0,23 a lo largo de los años y mostró un patrón similar al observado en las capturas y abundancias. Durante la temporada 2011-2013 la tasa de supervivencia fue menor que en las otras temporadas (Figura 12), aumentando levemente entre 2013-2014, volviendo a disminuir en 2014-2015 y 2015-2016, y aumentando nuevamente entre 2016-2017. Sin embargo, el reclutamiento no mostró el mismo patrón que la supervivencia y la abundancia. Los valores fueron



constantes en la mayoría de los años con un aumento del 2013 al 2014 y del 2015 al 2016 (Figura 12).

Tabla 3. Abundancia estimada con el modelo y densidad calculada para cada año de muestreo.

Año	Abundancia estimada con el modelo \pm desvío estándar	Densidad Abundancia/área (Individuos/Ha.) \pm desvío estándar
2009	100 \pm 7	22 \pm 1
2010	83 \pm 8	18 \pm 1
2011	96 \pm 7	21 \pm 1
2013	50 \pm 5	11 \pm 1
2014	77 \pm 6	17 \pm 1
2015	52 \pm 5	12 \pm 1
2016	59 \pm 5	13 \pm 1
2017	102 \pm 9	23 \pm 2

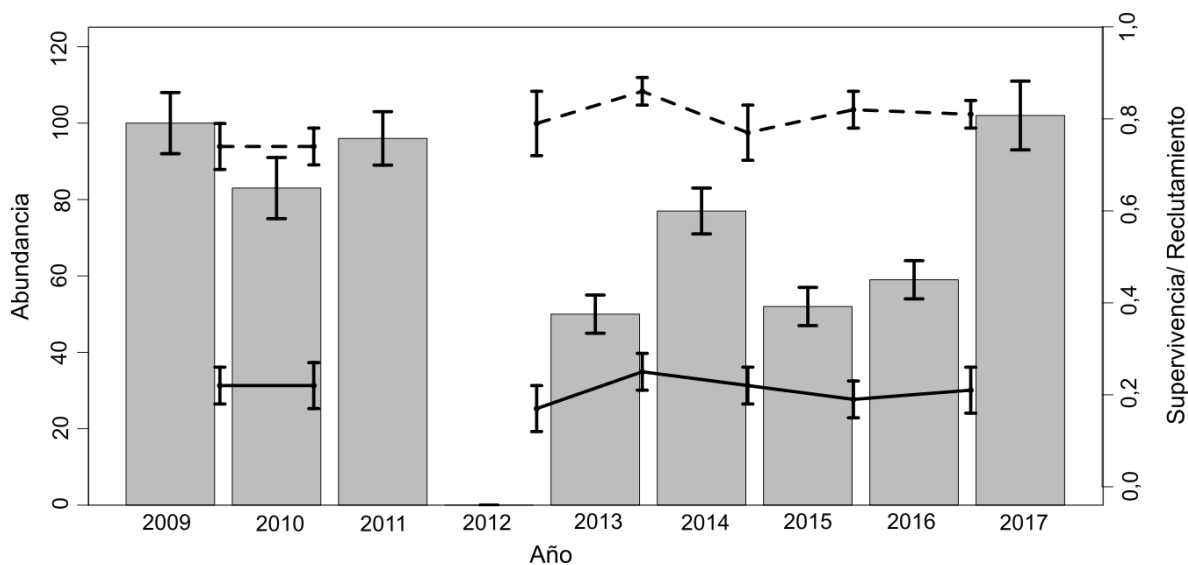


Figura 12. Abundancia y tasa de supervivencia y reclutamiento para cada año muestreado. Las barras indican la abundancia, la línea continua la tasa de supervivencia y la línea punteada la tasa de reclutamiento.



Análisis de medidas morfométricas:

Las hembras superaron a los machos en IMC, largo de cola, largo total y perímetro de la base de la cola (Figura 13, Tabla 4). A su vez, los adultos superaron para cada una de estas variables a los juveniles. (Figura 13, Tabla 4).

Los resultados del modelo donde se estudiaron las variaciones del IMC indican que el IMC varía entre los años pero que la variación observada no está relacionada a las precipitaciones o temperaturas de cada año (Tabla 5). La mayoría de los años el IMC aumenta de enero a marzo y decae en abril, a excepción del 2014 donde todos los meses hay un aumento del IMC (Figura 14). Los resultados del modelo indican que hay un efecto del sexo y la edad en el IMC (Tabla 5), donde los adultos tienen mayor IMC que los juveniles y las hembras mayor IMC que los machos (Figura 17).

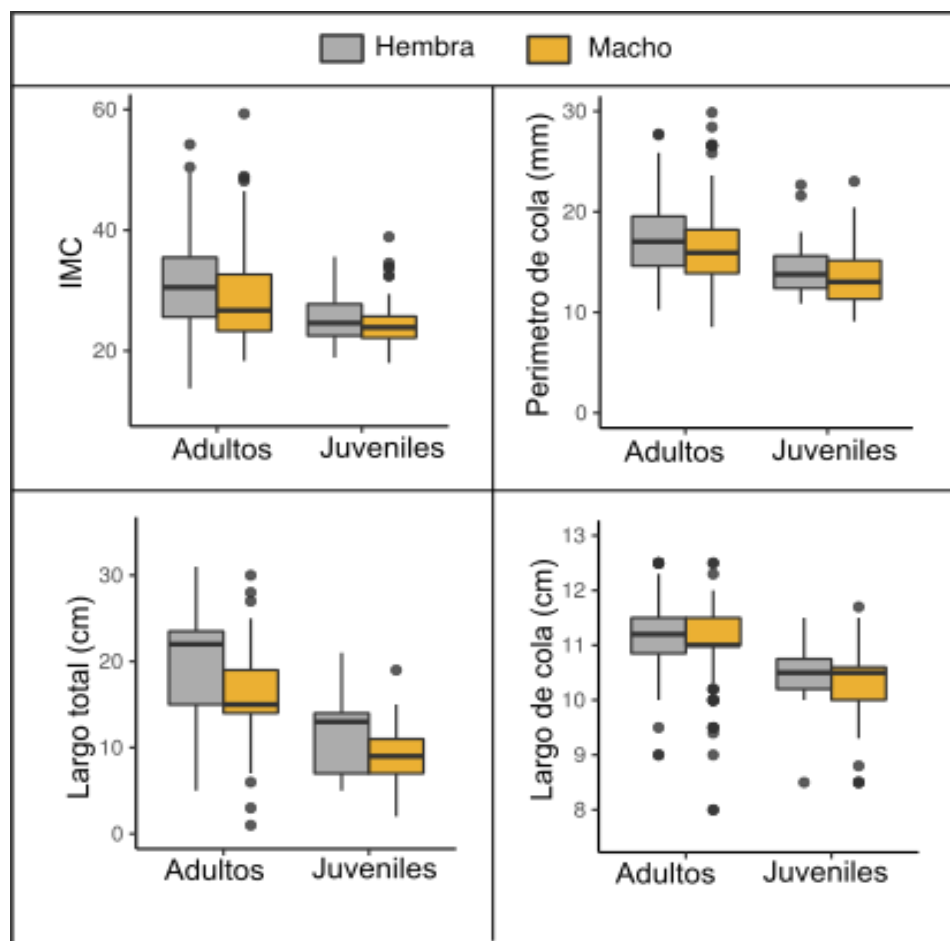


Figura 13. Índice de Masa Corporal (IMC), Largo total (cm), Largo de cola (cm) y Perímetro de la base de la cola (mm) según edad y sexo.

Tabla 4. Resultado de los ANOVA realizados para evaluar diferencias entre sexo y edad en el IMC, largo total, Largo de cola y Perímetro de la base de la cola.

	IMC			Largo total			Perímetro de la cosa			Largo de la cola		
	GL	F	p	GL	F	p	GL	F	P	GL	F	p
Sexo	1	10,83	0,001*	1	52,96	<0,001*	1	62,53	0,001*	1	48,5	0,008*
Edad	1	24,07	<0,001*	1	116,96	<0,001*	1	100,13	<0,001*	1	112,45	<0,001*



Tabla 5. Promedio, Desvío Estandar y Intervalo HPD para cada parámetro estimado con el modelo de IMC.

Parámetro	Promedio	Desvío Estandar	95% Intervalo HPD	
			Límite inferior	Límite superior
b0 (Año 2009)	19,704	1,990	15,671	23,496
b0 (Año 2010)	20,176	1,899	16,402	23,932
b0 (Año 2011)	20,951	1,752	17,590	24,566
b0 (Año 2013)	20,410	1,795	16,943	24,060
b0 (Año 2014)	20,918	1,874	17,369	24,842
b0 (Año 2015)	20,459	1,819	16,938	24,194
b0 (Año 2016)	20,665	1,841	17,121	24,478
b0 (Año 2017)	20,472	1,806	16,952	24,145
b1 (Meses 2009)	0,054	0,054	-0,060	0,155
b1 (Meses 2010)	0,060	0,054	-0,052	0,161
b1 (Meses 2011)	0,073	0,053	-0,038	0,173
b1 (Meses 2013)	0,064	0,054	-0,047	0,165
b1 (Meses 2014)	0,079	0,056	-0,036	0,186
b1 (Meses 2015)	0,062	0,053	-0,049	0,163
b1 (Meses 2016)	0,069	0,054	-0,044	0,170
b1 (Meses 2017)	0,067	0,053	-0,044	0,167
b2 (Meses ² 2009)	-0,001	0,000	-0,001	0,000
b2 (Meses ² 2010)	-0,001	0,001	-0,002	0,000
b2 (Meses ² 2011)	0,000	0,000	-0,001	0,001
b2 (Meses ² 2013)	-0,001	0,000	-0,001	0,000
b2 (Meses ² 2014)	0,000	0,000	-0,001	0,001
b2 (Meses ² 2015)	-0,001	0,000	-0,001	0,000
b2 (Meses ² 2016)	-0,001	0,000	-0,001	0,000
b2 (Meses ² 2017)	0,000	0,000	-0,001	0,000
$\mu b1$	0,066	0,052	-0,043	0,164
$\mu b2$	0,000	0,000	-0,001	0,000
b3 (Sexo)	3,135	0,754	1,664	4,619
b4 (Edad)	4,710	1,035	2,686	6,754
a1 (Precipitaciones)	0,116	0,212	-0,301	0,529
a2 (Temperatura)	0,090	31,651	-61,781	62,028

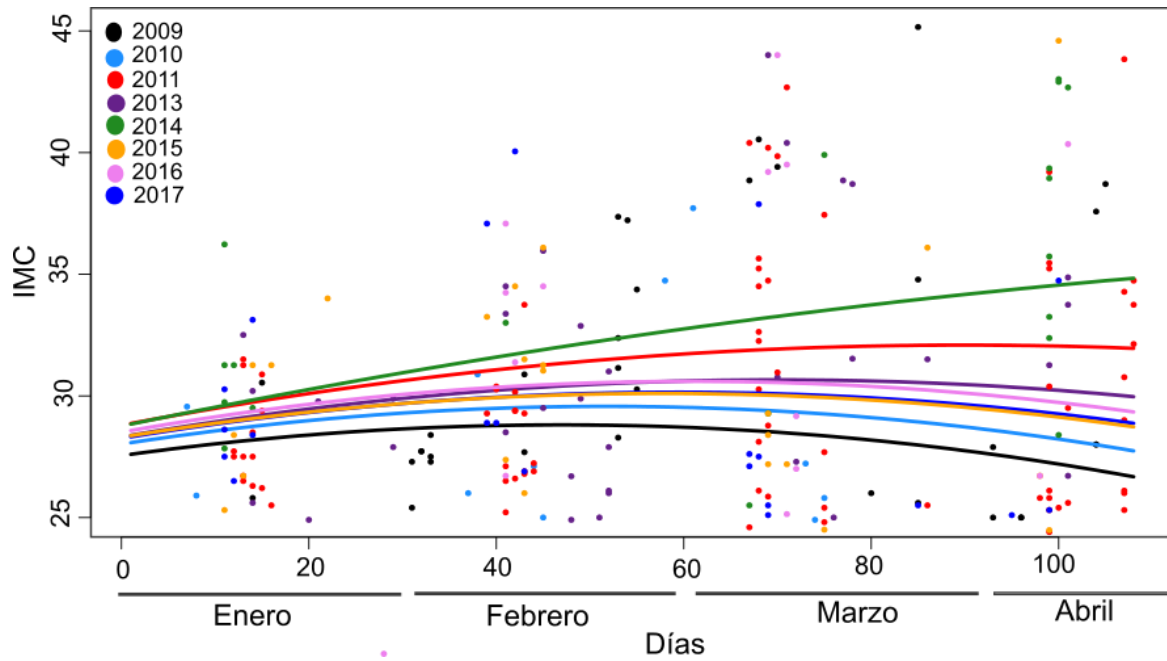


Figura 14. Variación de la media del IMC (Índice de masa corporal) obtenido con el modelo según cada año muestreado.

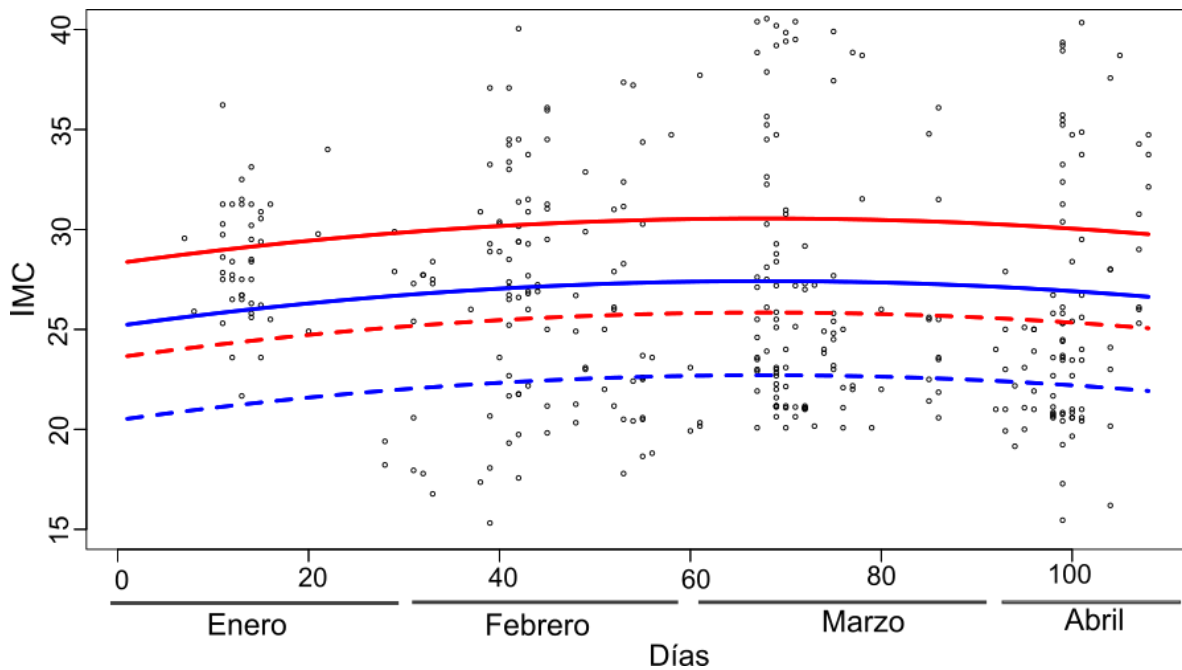


Figura 15. Media de la media del IMC (Índice de Masa Corporal) obtenido con el modelo según los meses de muestreo para cada clase de individuos. Azul: Machos, Rojo: Hembras, Línea continua: Adultos, Línea punteada: Juveniles



Discusión:

Captura de individuos:

La cantidad de capturas de *D. gliroides* varió entre los años, capturando más individuos en 2011 y menos en 2013. A su vez, dentro de todos los años muestreados se observó que la mayor cantidad de capturas se obtuvo durante los meses de marzo y abril (principalmente en marzo). Este aumento en el número de capturas a fines de verano/principios de otoño podría deberse a que los individuos estarían más activos en búsqueda de alimento debido a que es la época de maduración de los frutos de los que se alimenta *D. gliroides*.

En relación a esto, Di Virgilio y colaboradores (2014) encontraron en un trabajo con cámaras trampa, mayor presencia de *D. gliroides* en plantas de *T. corymbosus* en los meses de marzo y abril. Esto podría indicar que los meses en los que hay mayor disponibilidad de alimento, los individuos están más activos y por lo tanto es probable obtener más capturas en esos meses. Por otra parte, las variaciones en la abundancia de *D. gliroides* en cada año podrían implicar un efecto en la cantidad de frutos de *T. corymbosus* removidos, y por lo tanto en su dispersión. Esto coincide con lo encontrado por Tiribelli et al. (2014), quienes trabajando entre los años 2011 y 2013 en el sitio de estudio observaron que la media de la proporción de frutos de *T. corymbosus* removidos fue menor en 2013 (año con menor cantidad de capturas de *D. gliroides*) que en el 2011 y 2010.

Estimaciones de abundancia, tasa de supervivencia, reclutamiento y densidad:

La densidad de *D. gliroides* varió entre 11 y 23 ind/ha entre años. Estudios previos de *D. gliroides* realizados en Chile y Argentina indicaron que la población continental



presenta densidades entre 11 ± 1 y 23 ± 2 ind / ha (Fonturbel et al. 2012). Las densidades estimadas para el sitio de estudio en 2009, 2010, 2011, 2014 y 2017 fueron similares a las densidades reportadas previamente en otros estudios, sin embargo para 2013, 2015 y 2016 las densidades se redujeron entre 4 y 12 individuos / ha. Si bien es especulativo, la disminución de la densidad encontrada para estos años podría estar relacionada con una serie de perturbaciones naturales asociadas y factores ecológicos ocurridos en el sitio de estudio.

Durante los años que se llevó a cabo el muestreo en el área de estudio ocurrieron distintos disturbios naturales que pueden haber afectado la dinámica poblacional de la especie. Los disturbios naturales como el fuego, los terremotos, las sequías y el volcanismo ocurren frecuentemente en la región norte de la Patagonia (Gonzalez & Donoso 1999; Veblen 1992; Veblen et al. 2011). En mamíferos se han realizado muchos estudios sobre los efectos de los disturbios naturales en las poblaciones (por ejemplo, Previtali et al. 2009; Swan et al. 2016) y en algunos de ellos se ha observado que los disturbios generaron consecuencias severas para la población (Jones et al. 2001; Zwolak 2009). Varios disturbios naturales ocurrieron en el área de estudio entre 2009 y 2017: la erupción del volcán Puyehue-Cordón Caulle, la floración de la caña colihue y la posterior ratada, y la ocurrencia de veranos secos. Los principales disturbios (erupción del volcán y la floración masiva de la caña con la posterior ratada) ocurrieron desde la primavera de 2010 a 2013. Después de estos eventos, las poblaciones muestreadas de *D. gliroides* disminuyeron de alrededor de 100 individuos a cerca de 50 individuos. La caña floreció en la primavera (octubre-diciembre) de 2010, generando una gran fuente de alimento en otoño de 2011 (≈ 3.000 semillas/m², o 18 gms/m² (Sage R., comunicación personal). La gran cantidad de alimento disponible fue seguida por una explosión en la población de roedores (principalmente de las especies *Oligoryzomys longicaudatus* y *Abrothrix longipilis*) que tuvo su punto máximo en el verano de 2012. El aumento del número de roedores fue asociado con un número creciente de depredadores aviares (particularmente, las lechuzas *Tyto alba* y *Strix rufipes*) en el área, hecho que es frecuente



posterior a las explosiones de roedores (Akre et al. 1981; Holz 2012; Jaksic & Lima 2003). Debido a que los roedores y *D. gliroides* comparten depredadores aviarios como *S. rufipes* la baja densidad de *D. gliroides* observada en 2013 podría explicarse como un caso de competencia aparente (Sinclair et al. 1998).

Otro factor ecológico asociado con la floración de la caña es el cambio en la estructura del sotobosque. La caña colihue murió después de la floración (durante 2011), disminuyendo la "conectividad" entre las plantas en el sotobosque. Particularmente para *D. gliroides*, la conectividad juega un papel importante en la conservación de la especie (Fonturbel & Jimenez 2011; Tiribelli et al. 2017). Dado que la conectividad forestal influye en la dispersión de los animales, la pérdida de hábitat causada por la muerte de la caña podría haber tenido un efecto importante en la dinámica de la población (Koprowski 2005; Lancaster et al. 2011). La pérdida de hábitat puede causar pérdida de refugio, reducción en las áreas de forrajeo y mayor exposición a depredación de *D. gliroides*. Además, la pérdida de conectividad podría influir en la movilidad de los individuos y por lo tanto reducir la probabilidad de captura, tal como se observó en 2013.

Además de la floración de la caña, el volcán Puyehue-Cordón Caulle (40 ° 02'S, 70 ° 14'W) erupcionó en 2011, cubriendo el área de estudio con cenizas. La erupción del volcán dispersó alrededor de 100 millones de toneladas métricas de ceniza, cubriendo alrededor de 7,5 millones de ha en la Patagonia, Argentina (Gaitan et al. 2011). Estudios simultáneos a este mostraron que la ceniza volcánica afectó la abundancia de insectos en el área (Masciocchi et al. 2013). A su vez, otros estudios mostraron que la ceniza volcánica se adhiere a la cutícula corporal de los insectos y es tóxica para ellos (Buteler et al. 2011). Los insectos, principalmente Lepidoptera y Coleoptera, son elementos importantes en la dieta de *D. gliroides* (Amico et al. 2009). El efecto de la ceniza en las poblaciones de insectos puede haber afectado la disponibilidad de alimento para *D. gliroides* y por lo tanto su densidad. La combinación de estos tres eventos (floración de la caña colihue, la ratada y la erupción volcánica), que operan individualmente o conjuntamente, pueden haber sido la causa de la disminución de la densidad del marsupial en 2013. La densidad de *D. gliroides*



aumentó después de estos eventos, y para 2014 alcanzó valores similares a las temporadas anteriores. Sin embargo, en 2015 y 2016 la población volvió a declinar. Esta segunda reducción puede estar relacionada con la sequía que ocurrió en el área de estudio durante estas temporadas (Figura 16). A pesar de no encontrar efectos de las precipitaciones en la condición corporal de los individuos, las sequías pueden aumentar directamente las muertes de animales individuales (Gould et al. 1999), y esto puede haber ocurrido en esta población. Por otra parte, las sequías pueden afectar el crecimiento y madurez de los frutos (Ogaya & Peñuelas 2007). Como se mencionó previamente los frutos de varias especies de plantas son importantes en la dieta de *D. gliroides* (Amico et al. 2011), por lo tanto si se producen cambios en el crecimiento y maduración de estos frutos, la disminución de la disponibilidad de alimentos puede afectar negativamente a la abundancia de *D. gliroides*.

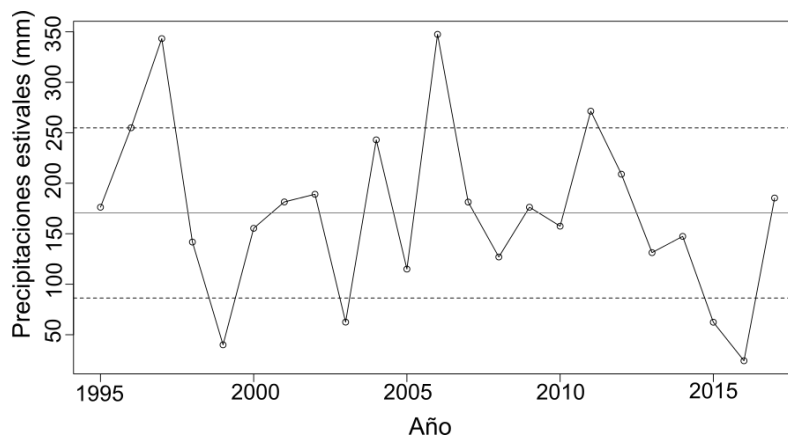


Figura 16. Precipitaciones estivales (mm) de los últimos 22 años obtenidas de la estación meteorológica de Bariloche (41°10'S, 71°11'W; elevación 825 m) localizada a 60 km del sitio de estudio. La línea gris continua indica la media de las temperaturas estivales de los últimos 20 años y la línea punteada es la media \pm desvío estándar de las temperaturas estivales de los últimos 20 años.

El patrón de la tasa de supervivencia fue similar al patrón observado en el número de capturas y abundancia (Tabla 1). Previamente no se han realizado estudios de reclutamiento y supervivencia de la población de *D. gliroides*. Sin embargo, existen



estudios que han evaluado las tasas de supervivencia y reclutamiento de otros mamíferos pequeños. La mayoría de los estudios muestran una gran variabilidad según la especie con respecto a estas tasas (Larsen et al. 2016; Lima et al. 2003; Marescot et al. 2015). Hay varios casos, principalmente en roedores, donde las tasas aumentan en el año siguiente a disturbios similares a los que ocurrieron en el área de estudio de *D. gliroides*.

Este estudio muestra que la población de *D. gliroides* fluctúa a lo largo de los años. Considerando que *D. gliroides* es el principal dispersor de *T. corymbosus*, las variaciones en la abundancia de la población podrían tener un efecto sobre la dinámica poblacional de *T. corymbosus*. Un aumento de la abundancia de la población de *D. gliroides* implicaría mayor dispersión de *T. corymbosus*, aumentando su reclutamiento. Dado el papel clave que tiene *D. gliroides* en el ecosistema es fundamental continuar con estudios a largo plazo en los que la población pueda ser monitoreada a lo largo del tiempo.

Análisis de medidas morfométricas:

Los resultados del modelo analizado indicaron que las hembras tienen mayor IMC que los machos. Esta diferencia en el IMC entre los sexos también podría estar relacionada con el almacenamiento de energía por parte de las hembras para el período reproductivo (Noviembre-Febrero) (Rodríguez-Cabal et al. 2008). Estudios realizados en marsupiales indican que las especies marsupiales que hibernan o tienen períodos de torpor almacenan grasa en la base de la cola durante sus periodos de actividad para tener disponible energía para el momento en el que se reduce la tasa metabólica (Geiser & Broome 1993; Geiser & Stawski 2011).

A pesar de que los resultados del modelo de IMC mostraron que el índice varía con los años, estas variaciones no están relacionadas con las variables de temperatura y precipitaciones. Existen trabajos en otras especies de micromamíferos donde se vincula variaciones en las medidas morfométricas con distintas variables climáticas (Spinks et al.



2000; Stenseth & Mysterud 2002). Sin embargo también hay estudios donde se vinculan las variaciones morfométricas con otras variables como por ejemplo la disponibilidad de alimento (Spinks et al. 2000; Witter et al. 1995). En el caso de *D. gliroides* las variaciones del IMC entre los años podrían estar asociadas a variaciones en las fuentes de alimento producidas por disturbios ocurridos en el área de estudio que afectaron el ecosistema local.



Apéndice 2.1:

Modelo utilizado para estimar abundancia, tasa de supervivencia y reclutamiento:

```

for(t in 1:T){
  N[t] <- -sum(z[1:M,t])
  R[t] <- -sum(r[1:M,t])
  rec[t] <- -R[t]/N[t]
  gamma[t] ~ dunif(0,1)
  phi[t] ~ dbeta(b,c)}

for(i in 1:M){
  z[i,1] ~ dbern(theta)
  cp[i,1] <- -z[i,1] * p.mean * propt[1]
  Y[i,1] ~ dbin(cp[i,1],K)
  A[i,1] <- -(1 - z[i,1])}

for(tin 2:T){
  a1[i,t] <- -sum(z[i,1:t])
  A[i,t] <- -1 - step(a1[i,t] - 1)
  r[i,t] <- -(1 - z[i,t-1]) * z[i,t]
  mu[i,t] <- -(phi[t] * z[i,t-1]) + (gamma[t] * A[i,t-1])
  z[i,t] ~ dbern(mu[i,t])
  cp[i,t] <- z[i,t] * p.mean * propt[[t]
  Y[i,t] ~ dbin(cp[i,t],K)}

```

Donde:

$N[t]$ es la abundancia poblacional en el tiempo t .

$R[t]$ es el reclutamiento en el tiempo t

$Rec[t]$ es el reclutamiento per capita en el tiempo t

$\gamma[t]$ es la probabilidad de reclutamiento de los pseudo-individuos agregados en la población en el tiempo t .

$\phi[t]$ es la probabilidad de supervivencia en el tiempo t

$z[i,t]$ es el estado de vida del individuo i en el tiempo t

$cp[i,t]$ es la probabilidad de captura en el tiempo t

$propt[t]$ es la proporción de trampas abiertas en el tiempo t



$Y[i,t]$ es el número de capturas del individuo i en el tiempo t

$A[i,t]$ es el indicador de si el individuo está disponible para ser reclutado

$a1[i,t]$ es la suma de todos los individuos vivos desde t a $t+1$

$M[t]$ es el total de individuos

θ es la probabilidad de ser parte de la población

$mu[i,t]$ es una variable que vincula el reclutamiento y la supervivencia

K es el número de periodos secundarios

T es el número de periodos primarios

Modelo utilizado para el análisis de medidas morfológicas:

$$\begin{aligned}
 & \text{for}(i \text{ in } 1:n.\text{obs})\{ \\
 & \quad IMC[i] \sim \text{dnorm}(\mu[i], \tau) \\
 \mu[i] = & b0[año[i]] + b1[año[i]] * días + b2[año[i]] * días^2 + b3 * sexo[i] + b4 * \\
 & edad [i] \} \\
 & \text{for}(k \text{ in } 1:n.\text{años})\{ \\
 & \quad bo[k] \sim \text{dnorm}(\mu_{bo}[k], \tau_{bo}) \\
 \mu_{bo}[k] = & a0 + a1 * precipitaciones[k] + a2 * temperatura [k] \\
 & \quad b1[k] \sim \text{dnorm}(\mu_{b1}, \tau_{b1}) \\
 & \quad b2[k] \sim \text{dnorm}(\mu_{b2}, \tau_{b2}) \}
 \end{aligned}$$

Donde:

$n.obs$ es total de observaciones

$IMC[i]$ es el índice de masa corporal en cada observación

$\mu[i]$ es la media de la normal de los datos de IMC

τ es el desvío de la normal de los datos de IMC

$b0[año[i]]$ representa el efecto del año en el IMC

$b1[año[i]]$ representa el efecto del día del año en el IMC

$b2[ind[i]]$ representa el efecto del día del año al cuadrado en el IMC

$b3$ representa el efecto sexo en el IMC



b_4 representa el efecto de la edad en el IMC

$n.años$ es el total de años muestreados

μb_1 es el hiperparámetro del efecto del año en el IMC.

μb_2 es el hiperparámetro del efecto de los días del año en el IMC

μb_3 es el hiperparámetro global del efecto de los días al cuadrado en el IMC

a_1 representa el efecto de las precipitaciones estivales de cada año en el IMC

a_2 representa el efecto del delta entre el promedio de las temperaturas máximas y mínimas de cada año en el IMC.

Capítulo 3

Selección de hábitat del dispersor de semillas

Dromiciops gliroides

Introducción

La selección del hábitat implica un uso desproporcionado del mismo en relación a su disponibilidad (Johnson 1980). Esto se diferencia del uso de hábitat, el cual refiere a la manera en que un animal usa una colección de componentes físicos y biológicos dentro de un hábitat (Johnson 1980). La selección de hábitat implica la identificación de una condición particular del mismo, ya sea la presencia de una especie vegetal o cualquier factor físico específico particular (Rabenold & Bromer 1989). Ciertos hábitats pueden ser preferidos por una especie por poseer alimentos, refugio, recursos reproductivos etc., pero los más seleccionados probablemente sean aquellos que ofrezcan el mejor equilibrio entre la adquisición de recursos y las limitaciones de la competencia, depredación y otras amenazas (Morris 2003). A su vez, el proceso de selección está influenciado no sólo por la cantidad y calidad de los hábitats o elementos paisajísticos, sino también por su disposición, las posibilidades de uso efectivo y la plasticidad fenotípica individual (Godvik et al. 2009).

La selección de hábitat es un proceso importante en el caso de los animales dispersores de semillas, ya que influye en los patrones de deposición de las semillas



(Diffendorfer 1998; Lima & Zollner 1996; Oleksy et al. 2015; Pulliam 1988; Stamps et al. 2005). A su vez, los patrones de deposición de semillas influyen en procesos post-dispersivos que son determinantes en el éxito de establecimiento de las plántulas (Cortes & Uriarte 2013; Nathan & Muller-Landau 2000). Así, existe una íntima relación entre la dispersión y las áreas que seleccionan los animales al desplazarse (Stamps 2001). Por lo tanto, evaluar qué factores ambientales determinan la selección de hábitat por los dispersores nos ayudará a comprender mejor la efectividad de los agentes dispersores (Schupp et al. 2010), y por ende, la dinámica de la regeneración de plantas. En aquellas especies de plantas de dispersión zoócora, los impactos de la configuración del paisaje en la toma de decisiones de los dispersores puede generar efectos en cascada en su dinámica poblacional y en la estructura espacial de generaciones futuras (Fischer & Lindenmayer 2007; Morales & Carlo 2006; Sasal & Morales 2013; Wang & Smith 2002). En el caso de las plantas parásitas aéreas (muérdagos), la dispersión de semillas depende obligatoriamente de animales que trasladen sus semillas hasta ramas de un determinado diámetro y de un hospedador adecuado para poder establecerse (Amico et al. 2017; Norton & Carpenter 1998). Por lo tanto, en el caso de los muérdagos la selección de hábitat por parte de los dispersores de semillas va a cumplir un papel central en su éxito reproductivo.

Para entender los patrones de selección es necesario tener en cuenta distintas escalas espaciales y/o temporales ya que la toma de decisiones por parte de los animales puede ocurrir de manera jerárquica en escalas anidadas (Zeller et al. 2015). Además, los patrones de distribución de los recursos y sus costos son en muchos casos dependientes de la escala (Dussault et al. 2005; Wiens 1989). Es así que los animales pueden seleccionar diferentes objetivos en diferentes escalas espaciales (Bailey et al. 1996; Boyce et al. 2003; Dussault et al. 2005; Senft et al. 1987). Generalmente los estudios de una sola escala no abordan la forma jerárquica en que las especies hacen uso de su hábitat, y por lo tanto aumenta el riesgo de malinterpretar asociaciones potencialmente importantes (Bissonette 1997; Coppeto et al. 2006; Johnson 1980; Martin & McComb 2002; Wiens 1986). Según Johnson (1980) existen cuatro órdenes de selección. El primero implica el rango de



distribución geográfica de la especie. El segundo implica el área de acción de un individuo o población dentro del rango de distribución. Este nivel evalúa la selección a escala de paisaje, es decir, qué elementos del paisaje selecciona un individuo/población dentro de su área de distribución. El tercer orden está asociado con el uso de los recursos dentro del área de acción, es decir que un animal tomará decisiones de uso del espacio y sus recursos de acuerdo no sólo a la calidad y cantidad de los mismos sino también a factores tales como la disponibilidad de alimento y/o refugio, riesgo de depredación y las eventuales interacciones competitivas dentro del área de acción (Block & Brennan 1993; Corriale 2010; Krausman 1999; Morris 1987; Pedlar et al. 1997). Por último, el cuarto orden se refiere a la selección de micrositios dentro el área de acción.

De manera similar, para una especie podemos diferenciar el macrohábitat del microhábitat (Morris 1987). El primero está definido por porciones del ambiente usado dentro del área de distribución (Morris, 1987), mientras que el segundo está determinado por los ambientes usados dentro del área de acción (Kareal y Boonstra 1999). El macrohábitat está definido por el área en el cual un individuo puede llevar a cabo todas sus funciones biológicas (Morris, 1987). Es decir, es el área donde existe una combinación de ambientes que le permiten a un individuo una alta frecuencia de encuentros con aquellos recursos necesarios para su supervivencia (Pedlar et al., 1997; Garshelis, 2000) A su vez, el microhábitat está representado por las variables ambientales que afectan el comportamiento del individuo, como la disponibilidad y calidad de alimento, el riesgo de depredación y el incremento de la visibilidad a fin de disminuir el riesgo de depredación (Karels & Boonstra 1999).

En el caso de los mamíferos, estudios de selección de hábitat han mejorado la comprensión de los procesos que dan forma a las distribuciones de especies a escala geográfica (Pizzuto et al. 2007), y también permitieron identificar los componentes del hábitat que son necesarios para conservar y recuperar especies amenazadas (Dixo et al. 2009). En marsupiales existen múltiples trabajos de selección de hábitat y varios de ellos plantean que si bien es un proceso multifactorial, la importancia relativa de los distintos



factores depende de la escala espacial en la que se produce la selección (Finlayson et al. 2008; Leiner et al. 2010). Por ejemplo, si bien la precipitación y la depredación pueden limitar la distribución de algunas especies a escala regional, la disponibilidad de alimentos, cobertura vegetal y características del sustrato determinan las distribuciones locales (Haythornthwaite & Dickman 2006; Pizzuto et al. 2007).

En el caso concreto de *D. gliroides*, a escala regional se ha observado una selección positiva de bosques primarios y secundarios, mientras que rechaza matorrales y pastizales (Fonturbel et al. 2010; Franco et al. 2011). La selección de los bosques primarios parece estar influenciada por condiciones microclimáticas. Una economía de agua pobre por parte de *D. gliroides* (Withers et al. 2012) favorecería el uso de hábitats más húmedos y frescos que los bosques degradados y matorrales. De la misma manera en que la abundancia de *D. gliroides* no es homogénea entre macrohábitats, dentro de las zonas boscosas se espera encontrar una selección preferencial de determinados recursos y por tanto un mayor uso de ciertas estructuras y microhábitats. En función de cómo sean estos patrones de selección *D. gliroides* podría o no favorecer la deposición de las semillas en zonas donde *T. corymbosus* tiene mayor probabilidad de regeneración (dispersión dirigida *sensu* Wenny 2001). Por lo tanto, los procesos de selección de *D. gliroides* a escala de microhábitat tienen implicancias para ambos agentes de la relación mutualista *D. gliroides*-*T. corymbosus*.

Sin embargo, poco se sabe sobre la selección de hábitats a escala de microhábitat donde existen otras variables, además de los microclimas, que pueden estar influyendo en la selección, como la disponibilidad y calidad de alimento y el riesgo de depredación. En este capítulo se pretende estudiar la selección de hábitats de *D. gliroides* en dos escalas de microhábitat diferentes con el objetivo de relacionar este comportamiento con la dispersión de semillas de *T. corymbosus* a sitios de diferente calidad para el establecimiento y crecimiento. En la escala mayor se evaluó la selección de ambientes dentro del bosque (micro-ambiente), donde se estudió si los individuos están seleccionando determinadas características del bosque como cobertura arbórea y



arbustiva, especies de plantas predominantes y sotobosques más o menos cerrados. Por otro lado, con la escala menor se evaluó la selección del micro sitio (plantas individuales, ramas y microestructura del ambiente por parte de *D. gliroides* mientras se desplaza en la vegetación). En esta escala se evaluó si *D. gliroides*, dado que es un animal arbóreo, selecciona ramas de diámetros y ángulos de inclinación específicos. A su vez, se estudió si selecciona algún sustrato particular presente en el bosque.

Objetivos:

- Conocer los patrones de uso y selección de hábitat de *D. gliroides* a escala de ambientes dentro del bosque (micro-ambiente) y a escala de plantas individuales, ramas y microestructura del ambiente (micro-sitio).
- Evaluar la relación entre los sitios que selecciona *D. gliroides* y los sitios de deposición de las semillas de *T. corymbosus*.



Metodología:

Para estudiar el uso y selección de hábitat de *D. gliroides* se utilizó la técnica de “bobinas de hilo” (Boonstra & Craine 1986). La ventaja de esta técnica radica en que no solo brinda información del uso de hábitat de los individuos, sino que también es posible recuperar la trayectoria del animal siguiendo el hilo a través de la vegetación¹ (Figura 17). Las bobinas utilizadas contenían 100 metros de hilo y pesaban aproximadamente 2.5 gramos. Éstas bobinas tipo “cocoon” están armadas de manera tal que el hilo sale con facilidad desde el centro de la misma y no requiere que la bobina gire. Las bobinas de hilo se adhirieron al dorso de los individuos de *D. gliroides* por medio de adhesivo de contacto cianoacrilato (la gotita) (Figura 18). Previo a la liberación de los individuos con bobinas, la punta del hilo se aseguró en la rama donde se efectuó la liberación. A medida que el individuo se movía, el hilo iba saliendo de la bobina y trabándose sobre los distintos sustratos por los que se desplazaba el animal hasta que terminaba de desenrollarse la bobina. Los individuos fueron liberados durante la noche, en el mismo sitio donde habían sido capturados. En los días consecutivos a la liberación, se realizó el seguimiento de las trayectorias de los hilos dejados por los individuos de *D. gliroides*. A medida que se rastrearon los hilos dejados por los animales se marcaron las heces de *D. gliroides* que contenían semillas de *T. corymbosus* que aparecían en la trayectoria. A su vez se registró si las heces estaban en hospedadores de *T. corymbosus* o no.

Las bobinas de hilo fueron colocadas a 26 individuos adultos (8 hembras y 18 machos) durante las temporadas de muestreo (enero a abril) de los años 2014 y 2015. La selección de hábitat se evaluó a dos escalas espaciales distintas. La escala menor (micrositio) es a nivel de plantas individuales, ramas y microestructura del ambiente; mientras que la escala mayor es a nivel de ambientes dentro del bosque. Para esta escala se midieron las siguientes variables: sustrato donde estaba depositado el hilo (especie de

¹ Las trayectorias se analizaron en el capítulo 4.



planta), diámetro de la rama y ángulo de la rama respecto al suelo. Las trayectorias de hilo fueron discretizadas como vectores de desplazamientos asociados a cambios de dirección. Para esta escala se consideró a cada vector como un punto de uso de hábitat, mientras que la disponibilidad se midió en tres ramas alternativas (seleccionadas al azar) que se originaban en las ramas por las que se encontraba el hilo. Estas tres ramas que representan vías que podría haber usado el individuo fueron consideradas como puntos de disponibilidad (Figura 19a). En el caso de no haber ramas alternativas se consideró que para ese punto de uso no había puntos de disponibilidad asociados. Para la escala mayor (micro-ambiente) se midieron las siguientes variables: cobertura arbórea, cobertura arbustiva, especies arbóreas y/o arbustivas predominantes, y una variable que indica qué tan cerrado es el sotobosque (relleno). La cobertura arbórea y arbustiva fue estimada visualmente entre 0 y 100 por ciento. El relleno se midió colocando una vara de 2 metros en cada punto, y contabilizando la cantidad de ramas de la vegetación que tocaban la vara. En esta escala se consideró como puntos de uso puntos ubicados cada 10 metros de la trayectoria del hilo. A partir de cada punto de uso se midieron dos puntos de disponibilidad ubicados en una dirección al azar y a 3 metros del punto de uso correspondiente (Figura 19b).



Figura 17. Fragmento de hilo encontrado en el bosque al seguir las trayectorias de un carrete.



Figura 18. Individuo de *D. gliroides* con carrete de hilo (Foto: Gabriela Calzolari).

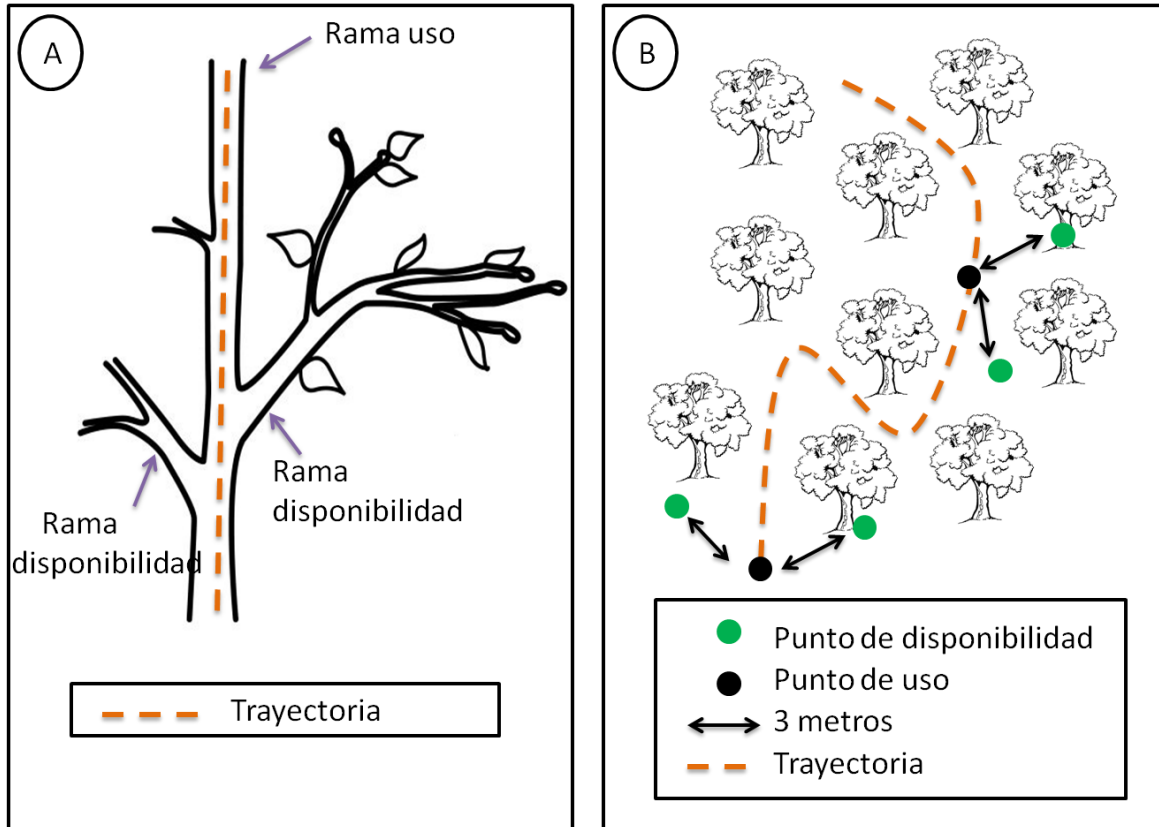


Figura 19. Esquema de la metodología utilizada para medir el uso de hábitat de *D. gliroides* a dos escalas diferentes. Las trayectorias representan el hilo dejado por los individuos de *D. gliroides* a lo largo de su recorrido. A) Representa la escala de micro-sitio (a nivel de plantas individuales, ramas y microestructura del ambiente). B) Representa la escala de micro-ambiente (a nivel de ambientes dentro del bosque).

Análisis de datos:

En un análisis preliminar se calcularon las abundancias relativas de los distintos tipos de sustratos en ambas escalas. Respecto a la caña colihue (*Chusquea culeou*) se diferenció entre “renoval de caña” y “caña seca” ya que la caña había florecido en el 2012 y por lo tanto estructuralmente eran muy distintas las zonas de caña seca y de renovales de caña. En la escala de micro-sitio, aquellas especies que representaban menos del 5% de los datos (especies poco frecuentes) se agruparon en dos categorías en relación a si son parasitadas por *T. corymbosus*, como “hospedadoras de *T. corymbosus*” y “no hospedadoras de *T. corymbosus*”. En la escala de micro-ambiente, las especies poco



frecuentes (especies que representaban menos del 5% de los datos) eran en su mayoría especies no hospedadoras de *T. corymbosus* y por lo tanto no se agruparon en dos categorías.

Se realizó un análisis de selección con el fin de comparar lo que hay disponible en cada sitio de observación con lo que usó el animal en ese sitio de manera de incorporar que lo que el individuo usó es condicional a lo que hay disponible en ese sitio. De esta forma cada sitio de observación estuvo formado por un punto de uso y por 1, 2, 3 o ningún punto de disponibilidad. En ambas escalas el uso se modeló con una distribución multinomial donde los parámetros fueron: la probabilidad de uso de cada punto de cada sector relativizado a la probabilidad a cada sitio de observación (p), y la cantidad de puntos en cada sitio de observación (N) (máximo 4). En el modelo de la escala de micro-sitio la probabilidad de uso de cada punto se modeló con una función lineal del diámetro de la rama, diámetro al cuadrado (para tener en cuenta selección de valores intermedios), módulo del ángulo y tipo sustrato (maqui, caña colihue seca, rama muerta, especies poco frecuentes hospedadoras de *T. corymbosus* y especies poco frecuentes no hospedadoras de *T. corymbosus*). En el modelo de la escala de micro-ambiente la probabilidad de uso de cada punto se modeló con una función lineal de la cobertura arbórea y arbustiva, el relleno del bosque y especies predominantes a escala local (maqui, caña colihue seca, coihue, arrayan, renoval de caña, rama muerta y especies poco frecuentes). En los modelos de ambas escalas, para capturar la estructura jerárquica de los datos (diferencias entre individuos), se asumió que cada coeficiente derivó de una distribución de parámetros gaussiana. Los valores iniciales de todos los parámetros fueron asignados por funciones aleatorias, y se usaron previas no informativas. Los modelos se ajustaron utilizando WinBUGS 1.4 (Bayesian Analysis utilizando Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. 1996) y R 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Los paquetes utilizados en R fueron: "coda" (Plummer et al. 2006) y "R2WinBUGS" (Sturtz et al. 2005). Se ejecutaron tres cadenas de Markov, con 100000 iteraciones, y descartamos las primeras 50000. Se verificaron la convergencia y autocorrelación de los tres MCMC. Para todos los análisis se



usó la media de la distribución posterior como estimación puntual de los parámetros y los intervalos de credibilidad (HPD, del inglés “highest posterior density interval”) como medidas de incertidumbre. Los modelos se detallan en el apéndice 3.1.



Resultados:

Del registro de las trayectorias de los 26 individuos adultos de *D. gliroides* liberados para la escala de micro-sitio se obtuvieron 4504 puntos de observaciones, 1618 pertenecientes a puntos de uso por parte de *D. gliroides* y 2886 a puntos de disponibilidad. En la escala de micro-ambiente se registraron 639 puntos, 213 pertenecientes a puntos de uso y 426 puntos de disponibilidad.

A lo largo de todas las trayectorias se encontraron un total de 84 heces de *D. gliroides*. De las 26 trayectorias individuales en 20 se encontraron heces de *D. gliroides*. La cantidad de heces encontradas en cada trayectoria varió entre 1 y 17 heces. Al mismo tiempo, el 66% de las heces se encontraban en hospedadores de *T. corymbosus*.

Patrones de uso:

Escala de micro-sitio:

Dromiciops gliroides usa principalmente sustratos horizontales o con poca inclinación. La mayor cantidad de observaciones se encuentran en los ángulos menores a 30 grados de inclinación (Apéndice 3.2, Figura A). Respecto al diámetro, si bien *D. gliroides* llegó a usar diámetros cercanos a los 800 mm (Apéndice 3.2, Figura B.) el diámetro de uso promedio (\pm desvío estándar) fue de 33 ± 67 mm. Los sustratos encontrados en los puntos de uso fueron: suelo, rama muerta, caña seca y renoval de caña (*Chusquea culeou*), Coihue (*Nothofagus dombeyi*), Maqui (*Aristotelia chilensis*), *T. corymbosus* (*Tristerix corymbosus*), Ciprés (*Austrocedrus chilensis*), Patagua (*Crinodendron patagua*), Arrayán (*Luma apiculata*), Laura (*Schinus patagonicus*), Amancay (*Alstroemeria aurea*), Chin Chin (*Azara microphylla*), Cerezo (*Prunus cerasus*), Maitén (*Maytenus boaria*), Rosa Mosqueta (*Rosa eglanteria*) y Reina Mora (*Mutisia spinosa*). Los sustratos más usados (con más del



5% de las observaciones) fueron: caña seca, maqui, y rama muerta (Apéndice 3.2, Figura C).

Escala de micro-ambiente:

La mediana (\pm desvío estándar) de la cobertura arbórea de los puntos de uso de *D. gliroides* estuvo en el $55 \pm 27\%$. En el caso de la cobertura arbustiva la mediana (\pm desvío estándar) fue de $60 \pm 26\%$. La distribución de frecuencias de uso de cobertura arbórea y arbustiva se puede observar en el apéndice (Apéndice 3.2, Figura D y E) Los sustratos observados en los puntos de uso fueron: Maqui (*Aristotelia chilensis*), Chin Chin (*Azara microphylla*), Coihue (*Nothofagus dombeyi*), Ciprés (*Austrocedrus chilensis*), Patagua (*Crinodendron patagua*), Maitén (*Maytenus boaria*), *T. corymbosus* (*Tristerix corymbosus*) Laura (*Schinus patagonicus*), Arrayán (*Luma apiculata*), Cerezo (*Prunus cerasus*), Rosa Mosqueta (*Rosa eglanteria*), caña seca y renoval de caña (*Chusquea culeou*) y rama muerta. Los sustratos más abundantes (más del 5% de los datos) fueron: Maqui, Coihue, Arrayán, caña seca, renoval de caña y rama muerta (Apéndice 3.2, Figura F). Respecto a la variable indicadora del relleno del bosque, *D. gliroides* usó principalmente sitios con bajo relleno (es decir sitios donde 1 o 2 ramas interceptaran la vara) (Apéndice 3.2, Figura G).

Selección de hábitat:

Escala de micro-sitio:

Los resultados obtenidos mediante la regresión logística condicional indican que *D. gliroides* selecciona en esta escala ramas de ángulos horizontales y de diámetros intermedios (50 y 150 mm), mientras que respecto a los sustratos estaría seleccionando el maqui (Tabla 6, Figura 20).

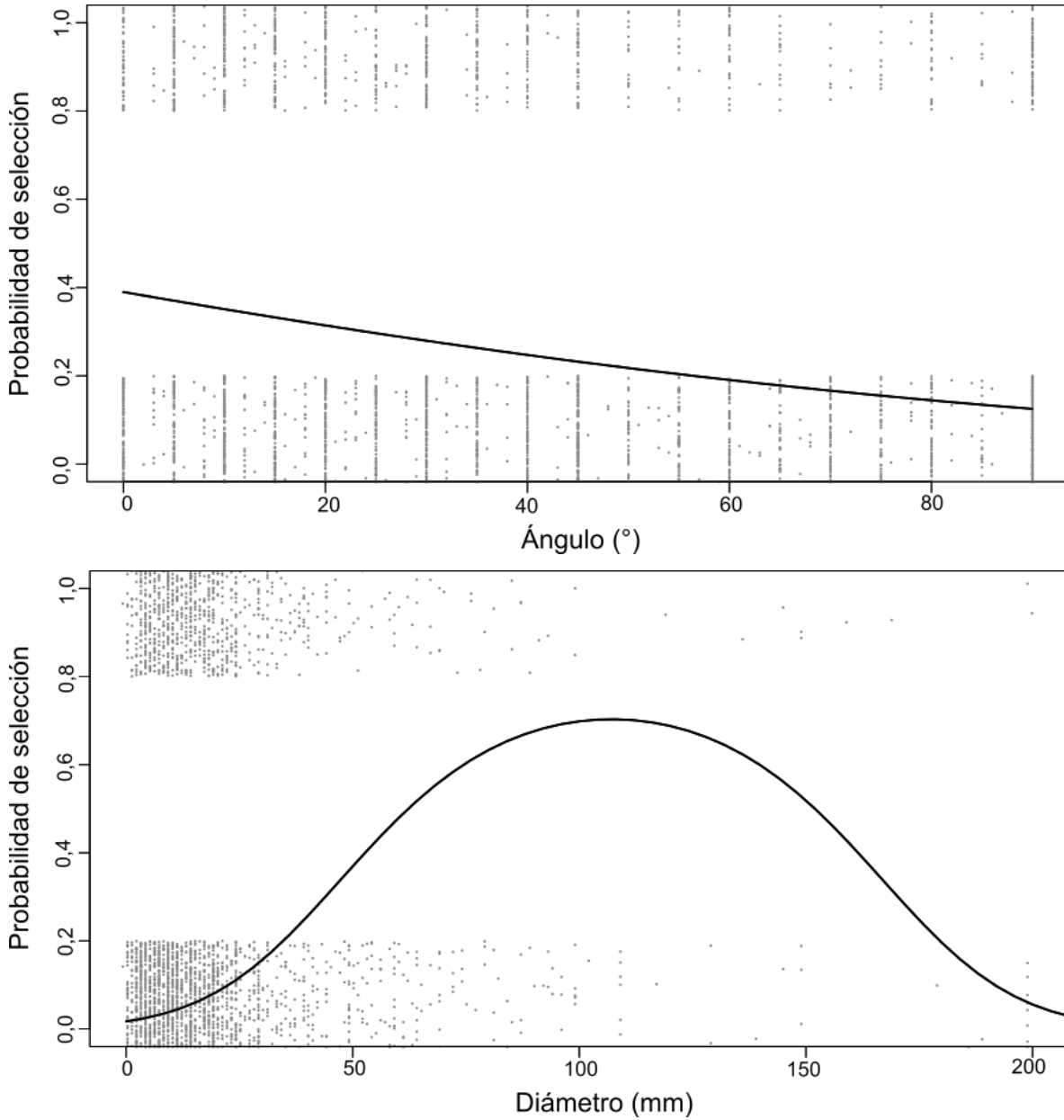


Figura 20. Probabilidad de selección de hábitat de *D. gliroides* a escala pequeña en relación del ángulo (arriba) y del diámetro (abajo). Los puntos en el eje Y iguales a 0 (cero) representan las observaciones de los puntos de disponibilidad y los puntos del eje y iguales a 1 (uno) representan las observaciones de los puntos de uso. Debido a que hay muchos valores con el mismo valor de Y, se usó la función jitter para extenderlos. La curva en cada figura representa la probabilidad relativa de selección según cada variable.



Tabla 6. Promedio, Desvío Estandar y Intervalo HPD para cada parámetro estimado con el modelo de la escala menor (microestructura del ambiente).

Parámetro	Promedio	Desvío Estándar	95% Intervalo HPD	
			Límite inferior	Límite superior
β_0 (Especies no hospedadoras del <i>T. corymbosus</i>)	0,640	3,120	-5,480	6,780
β_1 (Diámetro)	2,840	0,360	2,180	3,590
β_2 (Diámetro ²)	-0,680	0,210	-1,170	-0,370
β_3 (Ángulo)	-0,490	0,090	-0,680	-0,320
β_4 (Caña seca)	0,640	0,390	-0,210	1,360
β_5 (Maqui)	0,860	0,380	0,150	1,670
β_6 (Rama Muerta)	0,570	0,320	-0,010	1,250
β_7 (Especies hospedadoras del <i>T. corymbosus</i>)	-2,870	3,220	-8,460	4,090

Escala de micro-ambientes:

Dromiciops gliroides selecciona sitios con mayor cobertura arbustiva (Figura 21), sin embargo no selecciona sitios con mayor cobertura arbórea. Respecto al relleno, se puede observar que *D. gliroides* está seleccionando sitios con mayor relleno (mayor cantidad de ramas que toquen la vara de medición) (Figura 21), por lo tanto selecciona sitios más cerrados del bosque. Respecto a los sustratos, no se observa que seleccione alguna especie en particular (Tabla 7).

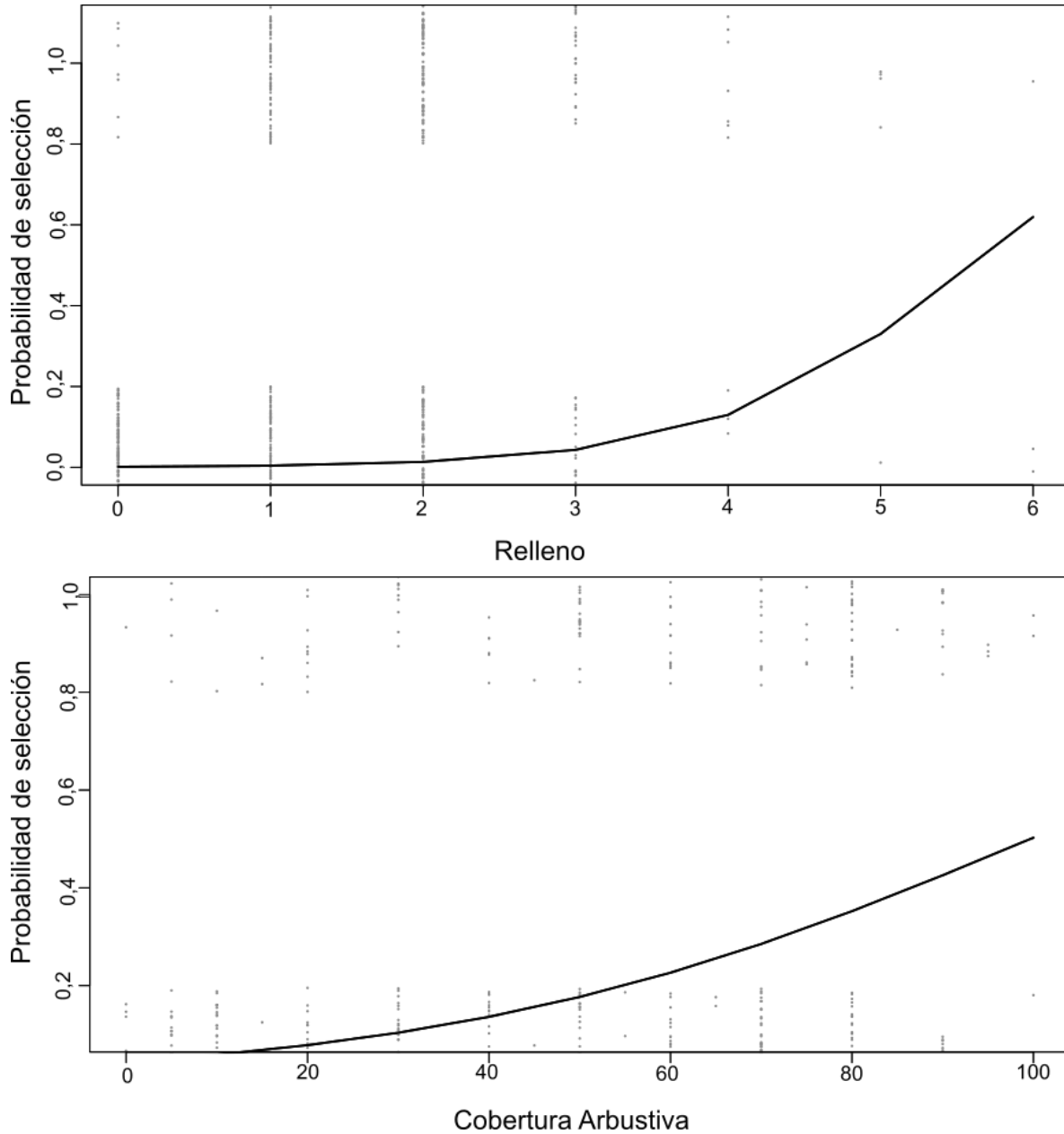


Figura 21. Probabilidad de selección de hábitat de *D. gliroides* a escala mayor en relación a la variable “relleno” (arriba) y a la cobertura arbustiva (abajo). Los puntos en el eje Y iguales a 0 (cero) representan las observaciones de los puntos de disponibilidad y los puntos del eje y iguales a 1 (una) representan las observaciones de los puntos de uso. Debido a que hay muchos valores con el mismo valor de Y, se usó la función jitter para extenderlos. La curva en cada figura representa la probabilidad relativa de selección según el “relleno” o la cobertura arbustiva.



Tabla 7. Promedio, Desvío Estandar y Intervalo HPD para cada parámetro estimado con el modelo de la escala mayor (ambientes dentro del bosque).

Parámetro	Promedio	Desvío Estándar	95% Intervalo HPD	
			Límite inferior	Límite superior
β_0 (Especies poco frecuentes)	10,790	31,200	-45,460	75,080
β_1 (Cobertura arbórea)	0,010	0,010	-0,010	0,030
β_2 (Cobertura arbustiva)	0,030	0,010	0,010	0,050
β_3 (Maqui)	0,730	0,550	-0,270	1,790
β_4 (Caña muerta)	-0,560	0,800	-2,320	0,910
β_5 (Coihue)	-0,150	0,590	-1,330	1,020
β_6 (Arrayán)	-0,960	0,940	-3,000	0,790
β_7 (Caña viva)	-0,280	0,780	-1,830	1,330
β_8 (Rama muerta)	-0,310	0,810	-2,060	1,210
β_9 (Relleno)	1,090	0,270	0,620	1,700



Discusión:

De manera similar a cómo ocurre a escala de paisaje, dentro del bosque *D. gliroides* selecciona cierto tipo de estructuras. En la escala de micro-sitio, *D. gliroides* selecciona ramas con diámetros intermedios y ángulos horizontales, y entre los sustratos selecciona el maqui. Por otra parte, en la escala de micro-ambiente, selecciona sitios con mayor cobertura arbustiva y mayor “relleno”, es decir zonas dentro del bosque donde el sotobosque es cerrado.

El uso de ramas con diámetros intermedios por parte de *D. gliroides* podría estar relacionado con la accesibilidad a fuentes de alimento, principalmente a plantas con frutos, considerando que esta especie se alimenta de frutas principalmente durante el verano (Amico et al. 2009; Mora & Soto-Gamboa 2011). Además, en general las ramas más pequeñas están rodeadas por otras ramas (cimas de arbustos), lo que los convierte en lugares con mayor conectividad y cobertura, por lo que el uso de tales ramas podría también dar cuenta de refugios para protegerlos de los depredadores. Respecto al ángulo, como se mencionó previamente, se observó que *D. gliroides* estaría seleccionando ángulos pequeños, es decir que preferiría moverse en ramas horizontales. Estudios similares con otros marsupiales mostraron que en las especies terrestres los movimientos fueron principalmente horizontales mientras que los ángulos fueron mayores (movimientos verticales) en marsupiales arborícolas (Cunha & Vieira 2002). A su vez, este tipo de hábitos de selección de inclinaciones verticales suelen darse en especies que tienen alguna adaptación que les permite hacerlo (Cunha & Vieira 2002). Por ejemplo, *Didelphis aurita* (especie que pesa entre 0,7kg y 1,8 kg), tiene una gran capacidad de escalada debido a que posee garras relativamente grandes y miembros anteriores largos en comparación a otros marsupiales (Vieira 1997). Sin embargo *D. gliroides* a pesar de sus hábitos arborícolas selecciona ángulos horizontales.

En la escala de micro-sitio *D. gliroides* entre los sustratos presentes en la vegetación seleccionó el maqui. Los resultados mostraron que no sólo hay una tasa de uso alta de maqui debido a su disponibilidad (ya que domina el sotobosque del sistema de



estudio (García et al. 2009)) y a la estructura de sus ramas (en general horizontales), sino que *D. gliroides* lo selecciona al moverse. La selección del maqui podría estar relacionada por un lado, con la disponibilidad de alimento ya que *T. corymbosus* se encuentra parasitando al maqui (García et al. 2009), y por otro lado, a que el maqui también tiene frutos que son fuente de alimento para *D. gliroides* (fructificación de diciembre a febrero) (Amico et al. 2009).

Por otra parte, en la escala de micro-ambiente *D. gliroides* selecciona sitios con mayor relleno, lo que indica que prefiere sitios donde el bosque es más cerrado. En consonancia con esto, estudios previos realizados a mayor escala (macro-hábitat) con la misma especie mostraron que *D. gliroides* seleccionó bosques maduros y por lo tanto con vegetación más cerrada (Fonturbel et al. 2010). La selección de bosques cerrados podría ser una estrategia de protección contra posibles depredadores. Además de seleccionar sitios del bosque más cerrados *D. gliroides* selecciona sitios con mayor cobertura de arbustos. Una mayor cobertura arbustiva representa mayor conectividad de las ramas facilitando así su movimiento entre el sotobosque. Esto coincide con estudios realizados con otros marsupiales donde se plantea que el uso del estrato arbustivo en marsupiales es común, especialmente en especies de hábitos arbóreos (Cunha & Vieira 2005), así como también se observó que la abundancia y riqueza de ciertas especies de mamíferos nocturnos aumentaron con el dosel del sotobosque (Coppeto et al. 2006; Long et al. 2013).

Las variables que selecciona *D. gliroides* dentro del bosque nos permite inferir cuál es su eficiencia en la dispersión de semillas. En el caso particular de *T. corymbosus*, conocer los sitios que selecciona *D. gliroides* permite saber si deposita las semillas en lugares adecuados para el establecimiento. Amico et al. (2017) encontraron que el establecimiento de las semillas de *T. corymbosus* es mayor en ramas con diámetros entre 10 y 50 mm. Esto coincide con los diámetros seleccionados por *D. gliroides* lo que indicaría que este marsupial selecciona ramas con diámetros adecuados para el establecimiento del *T. corymbosus*. Por otra parte, Amico et al. (2017) encontraron también que las ramas en



las que se depositan la mayoría de las semillas del *T. corymbosus* en promedio tenían más de 2,7 cm de diámetro, mientras que los diámetros que se observaron en este trabajo que selecciona *D. gliroides* también son mayores a ese diámetro. En ese mismo trabajo se encontró que la mayoría de las semillas de *T. corymbosus* eran depositadas sobre el maqui, principal hospedador de *T. corymbosus*. La selección del maqui es relevante debido a la importancia de la interacción entre el maqui y *T. corymbosus* (Amico & Aizen 2000; Amico et al. 2011; García et al. 2009). El movimiento de *D. gliroides* sobre el hospedador principal de *T. corymbosus* significa que la probabilidad de deposición de heces (y por lo tanto de semillas) sobre sustratos adecuados para la planta parasitaria es significativa. Por otra parte, Amico (2000) encontró que el 55% de las heces de *T. corymbosus* se depositaron en hospedadores no infectados previamente. Seleccionando el maqui, principal hospedador de *T. corymbosus*, y depositando las semillas en hospedadores no infectados *D. gliroides* estaría favoreciendo la supervivencia de *T. corymbosus*.

En la escala de micro-ambientes se encontró que *D. gliroides* selecciona sitios con mayor relleno y mayor cobertura arbustiva, es decir que selecciona sitios con mayor conectividad. Sitios con mayor conectividad podrían representar mayor acceso a las plantas de *T. corymbosus*. Esto coincide con lo propuesto por Tiribelli y colaboradores (2017), quienes encontraron que la accesibilidad a las plantas de *T. corymbosus* influye en la probabilidad de remoción de los frutos por parte de *D. gliroides*. Sin embargo, a pesar de seleccionar sitios con mayor cobertura arbustiva no selecciona sitios con mayor cobertura arbórea. Este resultado es llamativo ya que la cobertura arbórea juega un rol importante en el ciclo de vida de *T. corymbosus* debido a que tiene un efecto positivo en la probabilidad de deposición de las semillas de *T. corymbosus* (Amico et al. 2017).

La mayoría de las trayectorias de los carretes tenían heces de *D. gliroides* con semillas de *T. corymbosus*. A su vez, la mayoría de las heces se encontraban en especies hospedadoras de *T. corymbosus* y, por lo tanto eran un sitio adecuado para su establecimiento y crecimiento. Esta relación muestra un efecto de la selección del hábitat de *D. gliroides* en la dispersión de *T. corymbosus*. La relación existente entre los sitios que



selecciona *D. gliroides* y los sitios donde deposita las semillas de *T. corymbosus* muestra que *D. gliroides* está dispersando las semillas a un huésped apropiado y a una rama adecuada dentro del hospedador (Amico et al. 2017). La abundancia y la distribución de nuevas plántulas de *T. corymbosus* depende de los patrones de dispersión de las semillas, los cuales están íntimamente relacionados al accionar de su único dispersor, *D. gliroides* (Amico & Aizen 2000; Amico et al. 2011; Amico et al. 2017). Por lo tanto, el comportamiento de *D. gliroides* estaría favoreciendo la regeneración de *T. corymbosus*. Realizar trabajos donde se relacione el efecto de la selección de hábitat del dispersor con el proceso de dispersión de semillas permite entender cómo el comportamiento animal afecta la dinámica poblacional de las plantas dispersadas al proporcionar servicios de dispersión de semillas, a su vez que la distribución de las plantas en las generaciones posteriores afectará los movimientos y los caminos de búsqueda de los animales que se alimentan de la fruta (Carlo et al. 2007; Morales & Carlo 2006; Sasal & Morales 2013).



Apéndice 3.1:

Modelo utilizado para la escala de micro-sitio:

```

        for (i in 1: M){
            Y[i, 1: N]~dmulti(p[i, 1: N], 1)
            for (j in 1: N){
                p[i, j] <- -t[i, j]/sum(t[i, ])
                t[i, j] =  $\beta_{0i} + \beta_{1i} * Diametro_{ij} + \beta_{2i} * Diametro^2_{ij} + \beta_{3i} * Angulo_{ij}$ 
                    +  $\beta_{4i} * Caña\ seca_{ij} + \beta_{5i} * Maqui_{ij} + \beta_{6i} * Rama\ Muertaij$ 
                    +  $\beta_{7i} * Especies\ poco\ frecuentes\ hospedadoras\ de\ quintral_{ij}$ 
            }
        }
    for (k in 1: nind){
        b0[k]~ (mu0, tau0)
        b1[k]~ (mu1, tau1)
        b2[k]~ (mu2, tau2)
        b3[k]~ (mu3, tau3)
        b4[k]~ (mu4, tau4)
        b5[k]~ (mu5, tau5)
        b6[k]~ (mu6, tau6)
        b7[k]~ (mu7, tau7)
    }

```

Donde:

M es la cantidad de sectores totales (por cada sector hay un punto de uso y como máximo tres de disponibilidad).

N es la cantidad de puntos por sector.

Y_i son los puntos de cada sector i .

$p[i, j]$ es la probabilidad de uso de cada punto j en cada sector i relativizado a la probabilidad de cada sector i .

$t[i, j]$ es la probabilidad de uso de cada punto cada punto j en cada sector i

$sum(t[i, j])$ es la sumatoria de todas las probabilidades de cada sector i .



β_{0i} representa el efecto de las especies poco frecuentes no hospedadoras del *T. corymbosus*, β_{1i} representa el efecto del diámetro, β_{2i} representa el efecto del diámetro al cuadrado, β_{3i} representa el efecto del módulo del ángulo, β_{4i} , β_{5i} , β_{6i} representa el efecto de los sustratos más abundantes, β_{7i} representa el efecto de las especies poco frecuentes hospedadoras del *T. corymbosus*.

Los parámetros β pueden variar entre individuos (k), pero no son independientes estadísticamente, ya que provienen de distribuciones Normales con medias μ y τ .

A cada uno de estos parámetros μ y τ se les asignaron una distribución normal con media 0 y precisión muy pequeña, de 0,001.

Modelo utilizado para la escala de micro-ambiente:

```

for (i in 1:M){
  Y[i, 1:N] ~ dmulti(p[i, 1:N], 1)
  for (j in 1:N){
    p[i, j] < -t[i, j]/sum(t[i, ])
    t[i, j] =  $\beta_{0i} + \beta_{1i} * Cobertura\ arborea_{ij} + \beta_{2i} * Cobertura\ arbustiva_{ij}$ 
      +  $\beta_{3i} * Maqui_{ij} + \beta_{4i} * Caña\ seca_{ij} + \beta_{5i} * Coihue_{ij} + \beta_{6i} * Arrayan_{ij}$ 
      +  $\beta_{7i} * Renoval\ de\ Caña_{ij} + \beta_{8i} * Rama\ muerta_{ij} + \beta_{9i} * Relleno_{ij}$ 
  }
}
for (k in 1:nind){
  b0[k] ~ (mu0, tau0)
  b1[k] ~ (mu1, tau1)
  b2[k] ~ (mu2, tau2)
  b3[k] ~ (mu3, tau3)
  b4[k] ~ (mu4, tau4)
  b5[k] ~ (mu5, tau5)
  b6[k] ~ (mu6, tau6)
  b7[k] ~ (mu7, tau7)
  b8[k] ~ (mu8, tau8)
  b9[k] ~ (mu9, tau9)
}

```

Donde:



M es la cantidad de sectores totales (por cada sector hay un punto de uso y dos de disponibilidad).

N es la cantidad de puntos por sector

Y_i son los puntos de cada sector i .

$p[i,j]$ es la probabilidad de uso de cada punto j en cada sector i relativizado a la probabilidad de cada sector i .

$t[i,j]$ es la probabilidad de uso de cada punto j en cada sector i

$sum(t[i,j])$ es la sumatoria de todas las probabilidades de cada sector i .

β_{0i} representa el efecto de las especies poco frecuentes, β_{1i} representa el efecto de la cobertura arbórea, β_{2i} representa el efecto de la cobertura arbustiva, $\beta_{3i}, \beta_{4i}, \beta_{5i}, \beta_{6i}, \beta_{7i}, \beta_{8i}$ representa el efecto de las especies arbóreas o arbustivas predominantes y β_{9i} representa el efecto de una variable que indica cuan cerrado es el bosque (relleno).

Los parámetros β pueden variar entre individuos (k), pero no son independientes estadísticamente ya que provienen de distribuciones Normales con medias μ y τ .

A cada uno de estos parámetros μ y τ se les asignaron una distribución normal con media 0 y precisión muy pequeña, de 0,001.



Apéndice 3.2:

Gráficos de patrones de uso de la escala de micro-sitio:

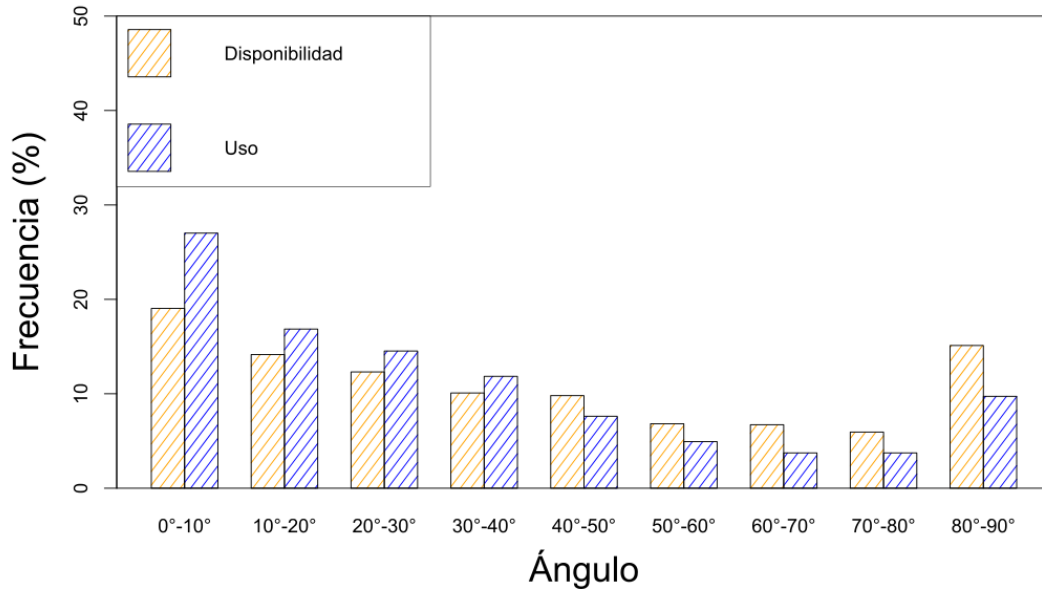


Figura A. Distribución de ángulos usados por *D. gliroides* (barra azul) y de ángulos disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala menor (microestructura del ambiente).

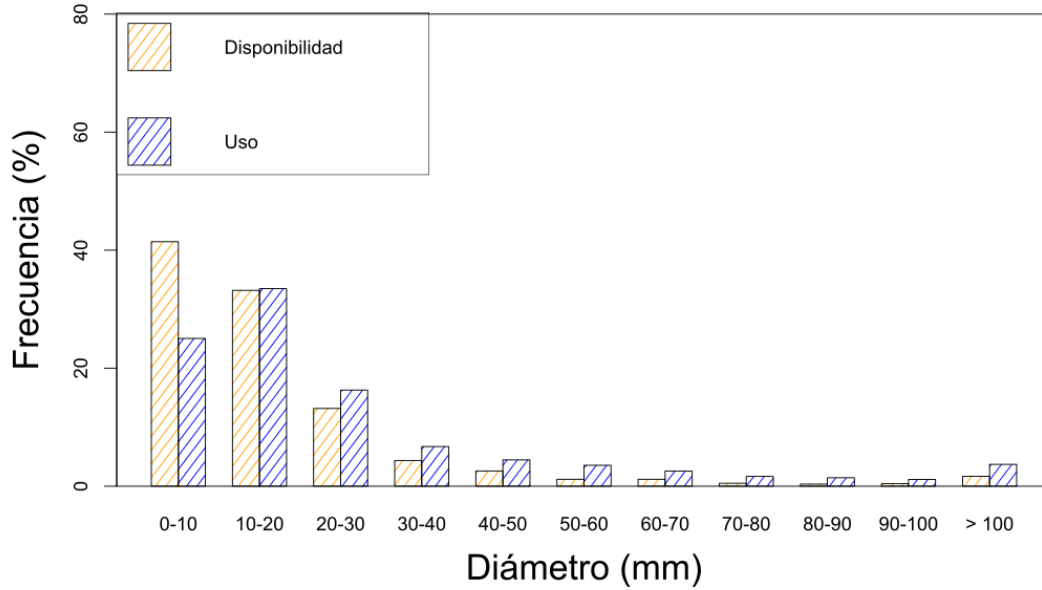


Figura B. Distribución de diámetros usados por *D. gliroides* (barra azul) y de diámetros disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala menor (microestructura del ambiente).

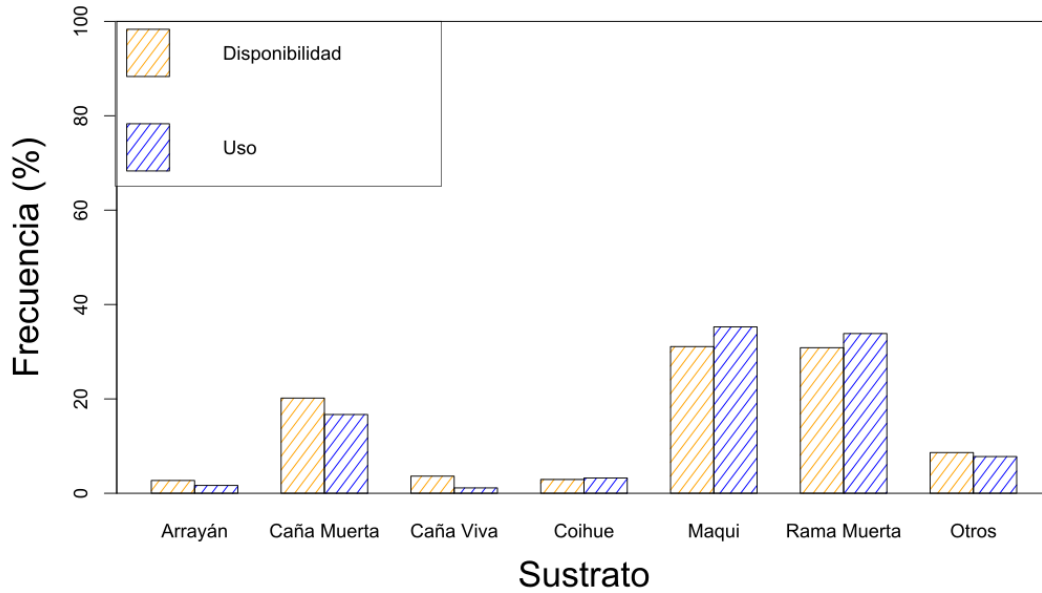


Figura C. Distribución de sustratos usados por *D. gliroides* (barra azul) y de sustratos disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala menor (microestructura del ambiente).



Gráficos de patrones de uso de la escala de micro-ambiente:

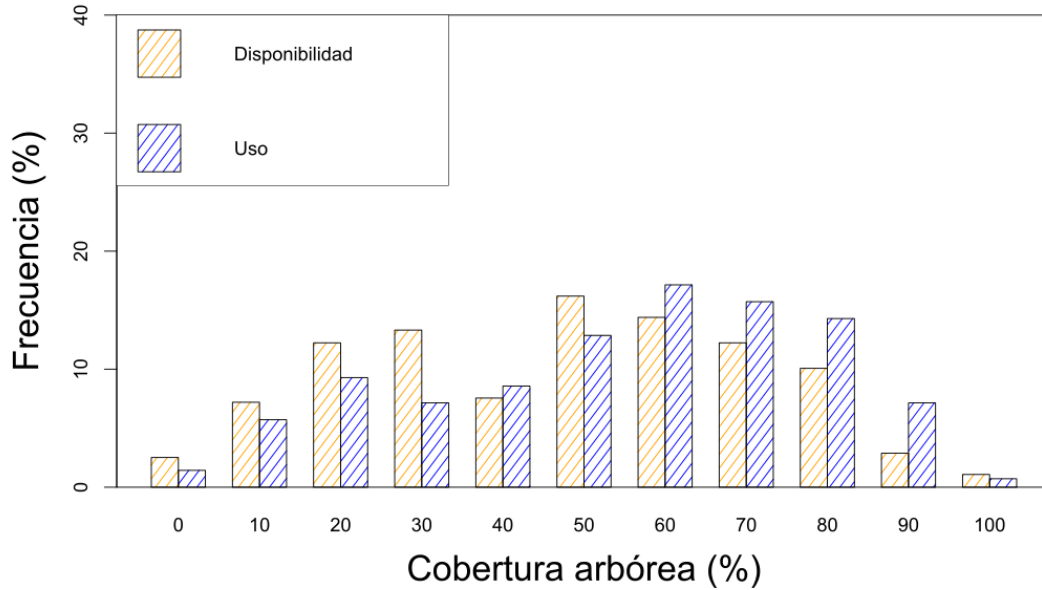


Figura D. Distribución de coberturas arbóreas usados por *D. gliroides* (barra azul) y de coberturas arbóreas disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala mayor (ambientes dentro del bosque).

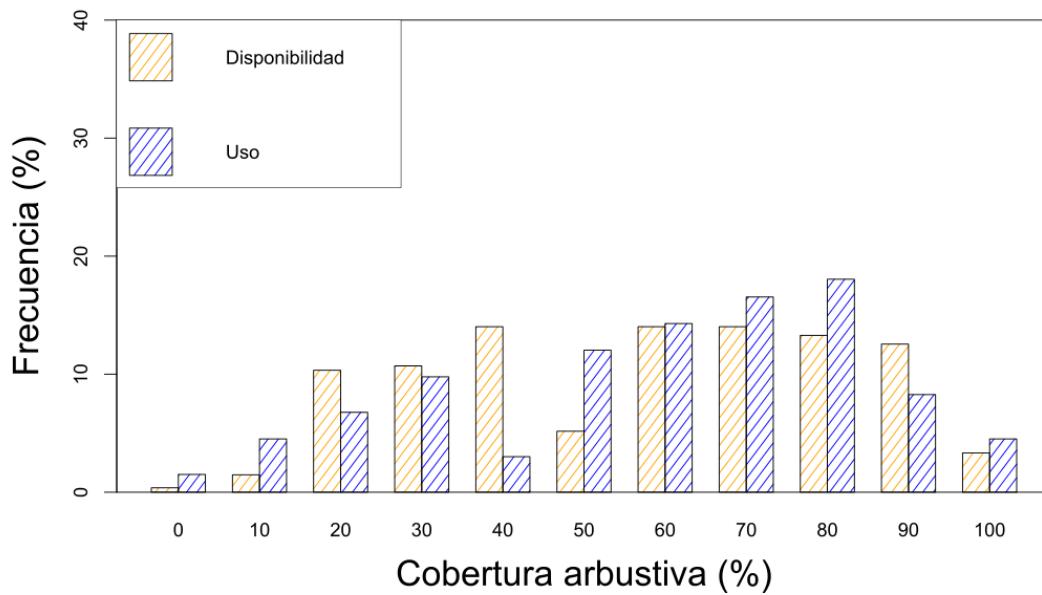


Figura E. Distribución de coberturas arbustivas usadas por *D. gliroides* (barra azul) y de coberturas arbustivas disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala mayor (ambientes dentro del bosque).

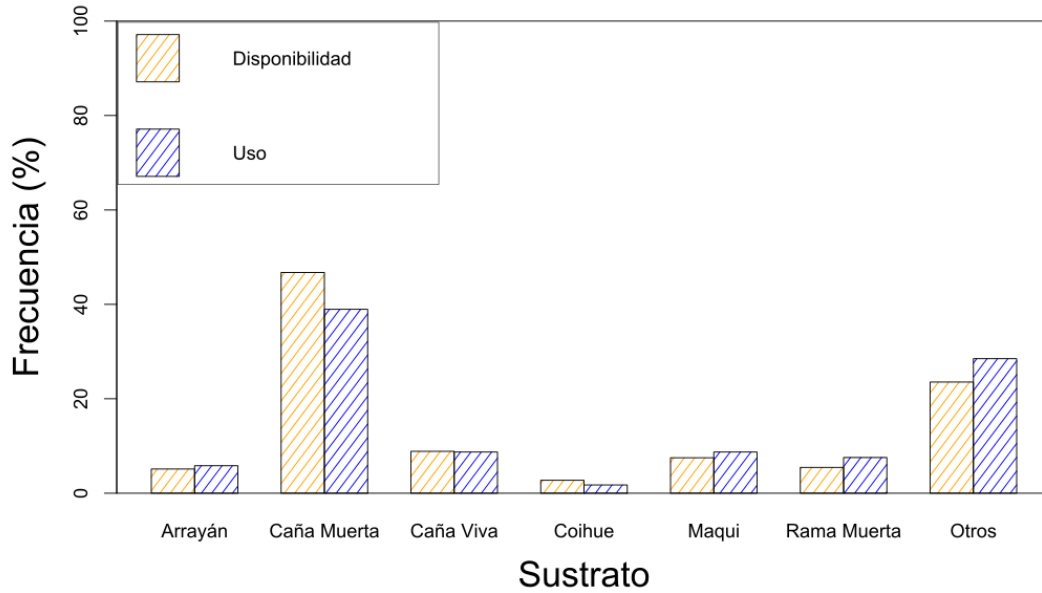


Figura F. Distribución de sustratos principales usados por *D. gliroides* (barra azul) y de sustratos principales disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala mayor (ambientes dentro del bosque).

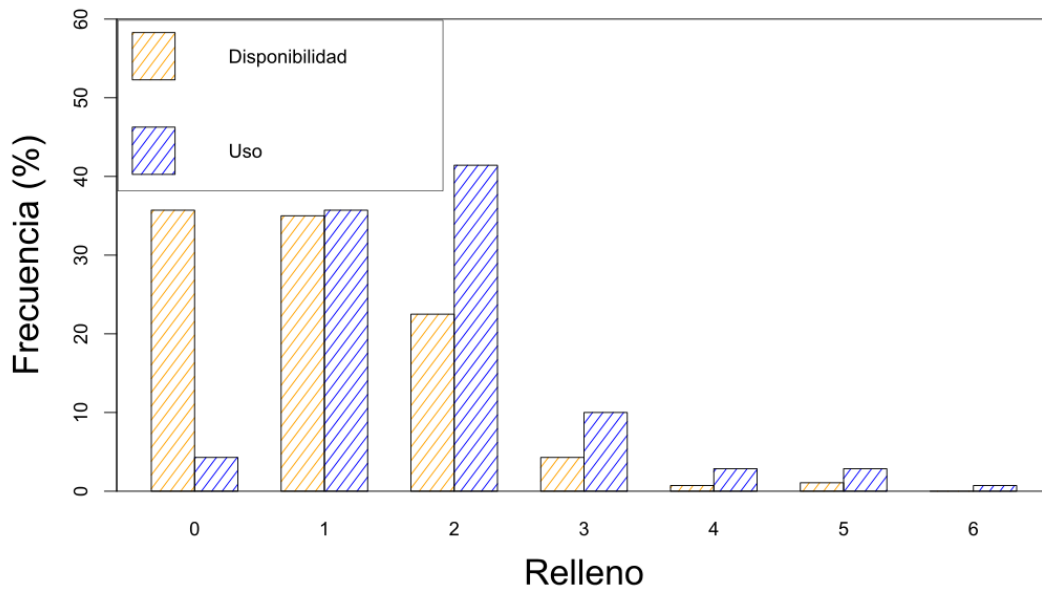


Figura G. Distribución de puntos de relleno usados por *D. gliroides* (barra azul) y de puntos de relleno disponibles en el bosque (barra naranja) en la escala mayor (ambientes dentro del bosque).

Capítulo 4

Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión de *Tristerix corymbosus*

Introducción:

El ciclo de vida de las plantas es una sucesión de procesos (incluido el proceso de dispersión) en el cual las semillas producidas por la planta adulta se mueven, agrupan y germinan influenciando la disponibilidad de frutos y semillas de la generación siguiente (Figura 22) (Wang & Smith 2002). Este ciclo enfatiza el rol de la dispersión como un puente demográfico entre el final del ciclo reproductivo de una planta adulta con el establecimiento de su descendencia (ya que no todas las semillas de una planta son dispersadas y a su vez muchas semillas dispersadas no completan por alguna razón el ciclo) (Wang & Smith 2002).

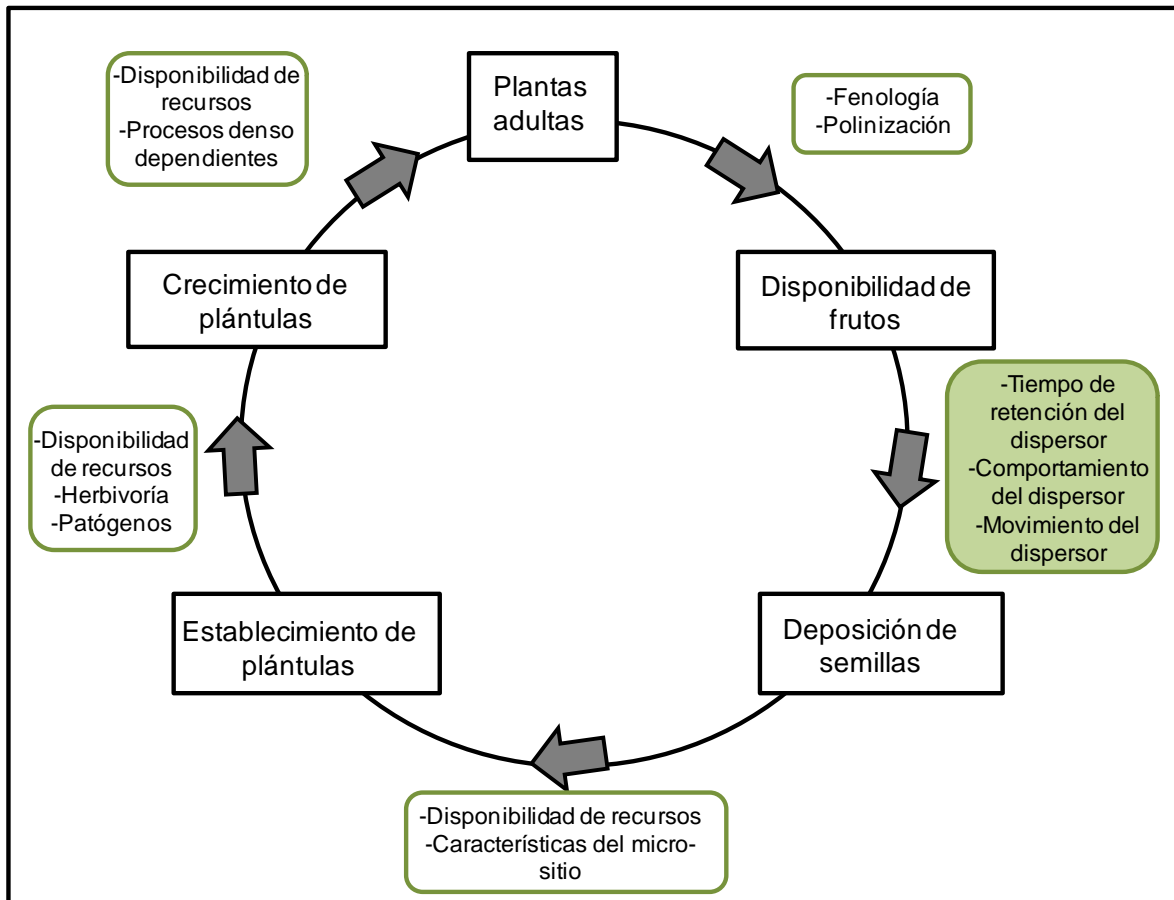


Figura 22. Ciclo de dispersión de semillas, modificado de Wang & Smith, 2002. En las cajas negras se muestran las “etapas” del ciclo. En las cajas verdes se muestran los factores que influyen en cada una de las etapas. La caja rellena color verde indica lo que se estudiará en este capítulo.

La dispersión de semillas vincula a las plantas adultas con su descendencia siendo el resultado de este proceso la estructura espacial de las futuras generaciones de plantas (Wang & Smith 2002). El patrón de dispersión de semillas no sólo determina el área potencial de agrupación de las plantas y la dinámica de la población (Beckage & Clark 2003; Jordano & Herrera 1995; Ness et al. 2006; Schupp & Fuentes 1995), sino que también influye en muchos procesos ecológicos. Entre ellos la estructura y dinámica de la comunidad (Howe & Miriti 2004; Levin et al. 2003; Levine & Murrell 2003), la estructura genética (Hurtt & Pacala 1995; Nathan & Muller-Landau 2000; Ouborg et al. 1999; Tilman & Kareiva 1997), la dinámica de metapoblaciones (Spiegel & Nathan 2007), y las redes de



interacción (Bascompte & Jordano 2007). También influye en el mantenimiento de la biodiversidad (Bascompte & Jordano 2007), en las consecuencias ecológicas de la fragmentación de hábitat (Cordeiro & Howe 2003) y en los procesos de restauración ecológica (Nuttle & Haefner 2007).

Los patrones de dispersión de semillas pueden ser cualitativamente diferentes según la cercanía de la fuente, ya que distintos procesos de dispersión operan en diferentes rangos de distancias. Janzen (1971) postula que la lluvia de semillas, descrita por una curva del número de semillas en función de la distancia a la planta madre, suele presentar un patrón leptocúrtico con un pico de densidad de semillas en torno a la planta madre y una cola extendida, donde la densidad disminuye a medida que aumenta la distancia a la planta madre menos de lo esperado para una distribución Gaussiana (Nathan & Muller-Landau 2000). La hipótesis de Janzen-Connell predice una mortalidad negativamente correlacionada con la distancia de la fuente de semillas o positivamente correlacionada con la densidad de conespecíficos (Janzen 1971).

A diferencia de lo propuesto por Janzen, donde se hace hincapié en la dispersión a corta distancia, otros autores plantean la importancia de los eventos de dispersión a larga distancia (LDD, Long Distance, Dispersal) (Nathan 2006). Estos eventos son raros (poco probables), pero juegan un papel importante en los procesos de gran escala, como la propagación de la población, la colonización de hábitats desocupados y el ensamble de las comunidades locales en la metacomunidad (Levine & Murrell 2003; Wehncke et al. 2003). De esta manera, mientras que los movimientos cortos influyen principalmente en la regeneración local de la población, los movimientos de larga distancia afectan la migración de individuos entre diferentes parcelas o poblaciones, la propagación de la población y los patrones de colonización a través del paisaje (Clark et al. 2001; Chambers et al. 1999; Ehrlén & Eriksson 2000). En los eventos LDD los animales con mayor masa corporal tienden a favorecer la LDD. Sin embargo, aunque una mayor tasa de consumo implica mayor capacidad de carga de semillas, los animales pequeños podrían compensar

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



visitando plantas frutales más frecuentemente o teniendo poblaciones locales más densas (Nathan et al. 2008; Spiegel & Nathan 2007). También existen casos donde el dispersor tiene algún tipo de comportamiento excepcional, logrando mayores longitudes en las distancias de dispersión que las que alcanza habitualmente (Higgins et al. 2003; Hoshizaki et al. 1999).

Las plantas presentan una variedad de mecanismos de dispersión de semillas que les permiten superar la falta de movilidad. Algunos de estos mecanismos pueden incluir estructuras físicas que faciliten su dispersión, como alas, ganchos o cubiertas carnosas ricas en nutrientes, dependiendo de su agente de dispersión. En el caso de las plantas dispersadas por animales (plantas que tienen recompensa para los dispersores de semillas en forma de estructuras carnosas), la interacción entre el paisaje y el comportamiento de los dispersores, determina en gran medida la estructura espacial de las futuras generaciones (Sasal & Morales 2013). A su vez, las nuevas estructuras espaciales afectarán a las poblaciones de dispersores, ya que pueden afectar los patrones de movimiento durante la dispersión, la selección de hábitat y la supervivencia del dispersor (Hanski 1999; Martin et al. 2001; Tilman & Kareiva 1997).

Los modelos mecanicistas predicen curvas de dispersión de semillas basadas en características particulares del comportamiento del dispersor, tales como el tiempo de paso de la semilla por el tracto digestivo y las tasas de desplazamiento del animal (Wright et al. 2005). El tiempo de paso de la semilla por el tracto digestivo del dispersor es importante ya que el destino de una semilla ingerida y su viabilidad dependen tanto de la forma en que se manipula el fruto como del tratamiento que recibe en el tracto digestivo del animal. Por otra parte, el desplazamiento del dispersor también es de gran importancia ya que en última instancia, hasta qué punto se dispersa una semilla depende de hasta qué punto su dispersor se aleja de la planta madre mientras la retiene en el tracto digestivo (Westcott et al. 2005).

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



Muchas especies de plantas logran dispersar sus semillas a través del tracto digestivo de animales (endozoocoria). En el caso de las especies de plantas leñosas, la mayoría son dispersadas por animales frugívoros que comen la fruta y defecan o regurgitan las semillas (Herrera 2002). Se ha estudiado que este tipo de dispersión también posee ciertos beneficios además de la dispersión propiamente dicha. El pasaje por el tracto digestivo de los dispersores puede matar las larvas de insectos o limpiar las semillas de agentes infecciosos y sustancias químicas que atraen a los depredadores reduciendo así la tasa de mortalidad de las semillas (Bravo 2008; Fricke et al. 2013; Giombini et al. 2009; Miller 1994; Or & Ward 2003; Traveset & Verdu 2002). Comprender las interacciones frugívoro-planta sigue siendo un desafío ya que existen múltiples factores que influyen en la relación. Por ejemplo, la respuesta del dispersor de semillas a la distribución de alimentos y sus sitios de anidación, sus características individuales (por ejemplo, edad, sexo y rango de dominancia) y el sistema social (Bascompte & Jordano 2007; Boinski & Garber 2000; Chapman 1989; Norconk & Kinzey 1994; Russo et al. 2006; Symington 1988; Westcott & Graham 2000). La recolección de datos empíricos donde se vincula el comportamiento de los frugívoros con los patrones de dispersión de las semillas; y a su vez éstos con los patrones de reclutamiento, tiene una complejidad que dificulta la comprensión de la interacción (Wang & Smith 2002).

En el caso de plantas como los muérdagos, el comportamiento de los animales es crítico, ya que las semillas deben depositarse en una rama apropiada para el establecimiento exitoso de las plántulas (de Buen et al. 2002; Norton & Reid 1997; Rawsthorne et al. 2012; Reid et al. 1995). De hecho, los frugívoros que se alimentan de muérdagos ofrecen una gran oportunidad para estudiar las relaciones entre los frugívoros, los patrones de dispersión de semillas y las poblaciones de plantas, ya que las áreas de reclutamiento adecuadas pueden identificarse fácilmente (es decir, los hospedadores). Por lo tanto, los vínculos entre el comportamiento de los frugívoros y la demografía de las



plantas pueden establecerse más directamente que en las plantas no parásitas con dispersión mediada por animales (Reid 1991).

El sistema *D. gliroides*- *T. corymbosus* presenta varias ventajas para el estudio de la dispersión de semillas. Por un lado, como se mencionó previamente, la dispersión de plantas hemiparásitas presenta la ventaja de saber dónde puede establecerse la descendencia (hospedadores). Por otra parte, un enfoque apropiado para el estudio de los sistemas de frugívoros y dispersión de semillas debe basarse en la consideración de las interacciones múltiples y simultáneas entre plantas y frugívoros. Esto se debe a que generalmente estos sistemas se caracterizan por especies vegetales dispersadas por múltiples especies de frugívoros, que a su vez dispersan o dependen de otras especies de plantas o alimentos (Bascompte & Jordano 2007; Herrera 1985). En el caso de nuestro sistema de estudio, *T. corymbosus* es dispersado de manera casi exclusiva por *D. gliroides*, lo que permite comprender toda la ventana de dispersión a partir de estudiar el comportamiento y movimiento de *D. gliroides*. En este capítulo se estudiará el efecto del comportamiento de *D. gliroides* (patrones de movimiento y tiempo de paso de las semillas en el tracto digestivo) (Figura 22) sobre la distancia de dispersión de *T. corymbosus*.

Objetivos:

- Describir patrones de movimiento de *D. gliroides* en función de los ángulos de giro, las distancias de movimiento y la tortuosidad de las trayectorias.
- Estimar la velocidad de desplazamiento de *D. gliroides* y ver su relación respecto al tipo de movimiento (horizontal, ascendente o descendente), el diámetro de ramas y la especie del sustrato.
- Cuantificar los periodos de actividad y reposo (entendiéndolo como los momentos en que los individuos no se están moviendo) de *D. gliroides* durante la noche.
- Estimar el tiempo de paso de las semillas de *T. corymbosus* por el tracto digestivo de *D. gliroides*, y evaluar el efecto del sexo, la edad y el peso de los individuos.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



-
- Estimar las distancias de dispersión de las semillas de *T. corymbosus* por parte de *D. gliroides* contemplando los patrones de movimiento, velocidades de desplazamiento, los periodos de actividad, y el tiempo de paso de las semillas por el tracto digestivo.



Metodología:

Descripción de los patrones de movimiento de D. gliroides:

Para caracterizar los patrones de movimiento se analizaron trayectorias de 26 individuos de *D. gliroides* obtenidas a partir de la técnica de bobinas de hilo descrita en el capítulo 3 (ver también Moura et al. 2005). Con esta técnica, a medida que un animal se va desplazando, el hilo va saliendo de la bobina y sujetándose sobre el sustrato que el individuo utilizó para desplazarse. A los pocos días de la liberación se realizó el seguimiento de las trayectorias de los hilos dejados por los individuos. Estas trayectorias fueron discretizadas como vectores de desplazamiento asociados a los cambios de dirección del individuo. Las variables medidas en cada vector fueron: distancia (m), altura sobre el suelo (m), y dirección (respecto al Norte magnético) (Figura 23). Las distancias y alturas se midieron en metros (con resolución a 1 cm) con cinta métrica. La altura se midió desde el suelo hasta donde se encontraba el hilo. Cuando los individuos se desplazaron por el suelo, la altura considerada fue cero; en los casos en que la altura registrada superó los 2 metros, se estimó visualmente. Los cambios de dirección de desplazamiento fueron medidos con una brújula, la cual se posó sobre el hilo y se registró la cantidad de grados que esa posición se desviaba del norte magnético. Con la dirección y las distancias recorridas por cada individuo se calcularon las coordenadas (x , y) de las trayectorias. Con esas coordenadas se calculó el desplazamiento al cuadrado (r^2) de la siguiente manera: $\sum (x - x_0)^2 + (y - y_0)^2$. Para describir los patrones de movimiento se utilizaron las distribuciones de los datos de distancia (entendido como el largo de los vectores), altura, ángulos de giro y se graficó el desplazamiento al cuadrado (r^2) en función de la distancia recorrida para ver la tortuosidad de las trayectorias. Si la relación entre el r^2 y la distancia recorrida es lineal, implica que el individuo se mueve aleatoriamente, si la relación es mayor que lineal implica que los individuos tienen persistencia en una dirección respecto



a la caminata al azar y si la relación es menor que lineal implica que se mueven atraídos a un centro de actividad (Turchin 1998).

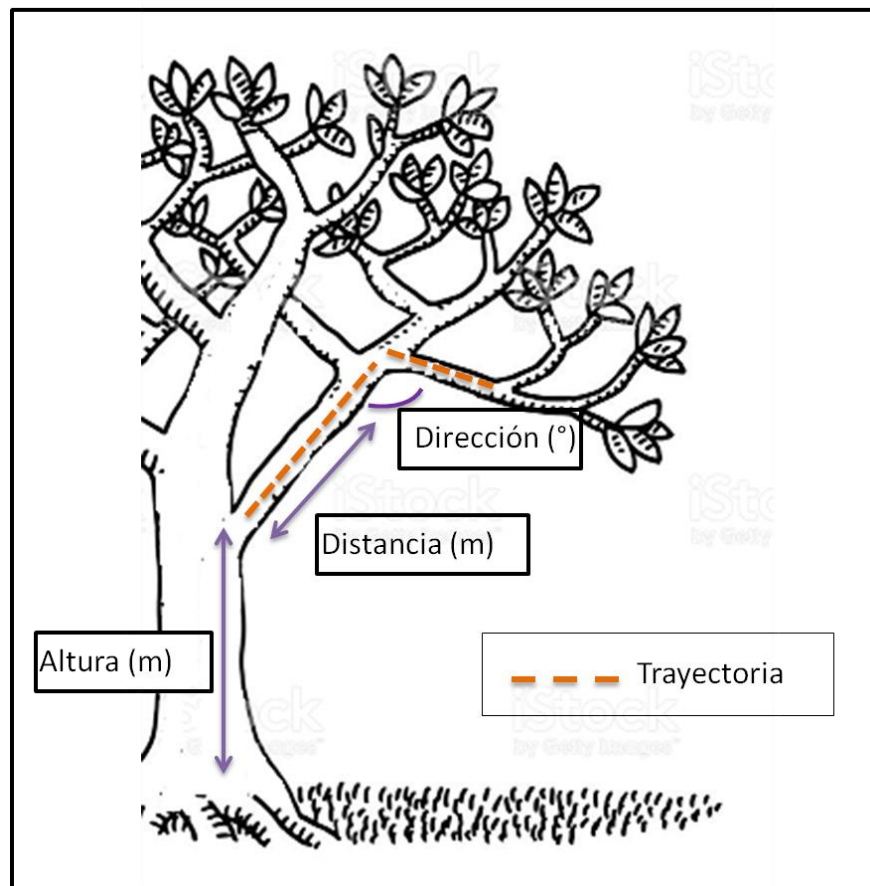


Figura 23. Esquema de las variables medidas en el campo para el cálculo de los parámetros de movimiento de *D. gliroides*.

Aproximación a las velocidades de desplazamiento de D. gliroides:

Para calcular la velocidad de desplazamiento de *D. gliroides* se utilizaron cámaras trampa marca Bushnell® Trophy Cam Infra Red (Figura 24). Se colocaron 12 cámaras en 2014 y 16 en 2015 durante los meses de enero a abril de cada año. Esta técnica ha sido usada previamente con éxito para estimar las velocidades de desplazamiento de esta

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



especie cuando se estaba alimentando en plantas de *T. corymbosus* y cuando estaba en tránsito (Di Virgilio et al. 2014). Las cámaras se programaron para grabar videos de 60 segundos con una resolución de 320 x 240 píxeles por fotograma, y con un tiempo de respuesta de 10 segundos. Las cámaras se revisaron cada 15 días y se descargaron todos los videos de las tarjetas de memoria (8G). Las cámaras se colocaron entre 1-2 metros de altura y a una distancia entre 50 cm y 1 metro de las ramas por donde pudieran desplazarse los individuos de *D. gliroides*. Las ramas fueron seleccionadas de manera que la cámara quedara en la mejor posición para poder filmar a los individuos desplazándose. En cada video obtenido con las cámaras, se cronometró el tiempo en el que el individuo se desplazaba por la rama. En el campo, observando el video, se midió la distancia en centímetros que recorría cada ejemplar sobre la rama. Con los datos de distancia recorrida sobre la rama y el tiempo obtenido en el video se calculó la velocidad de desplazamiento sobre la rama (sólo se consideraron los videos donde se podía observar a los individuos moviéndose por más de 1 segundo). También se midió el diámetro de la rama y se registró la especie de la rama y si los individuos estaban subiendo, bajando, o desplazándose horizontalmente.

Para analizar la velocidad de desplazamiento en relación al tipo de movimiento (ascendente, descendente u horizontal), diámetro de la rama y especie de la rama, se realizó una regresión lineal. La especie de rama y el tipo de movimiento se tomaron como variables categóricas, de manera que el intercepto representa la velocidad en el sustrato caña (*Chusquea culeou*) y con movimientos descendentes. Se probaron los supuestos de homocedasticidad e independencia de la varianza, y para cumplir con el supuesto de normalidad, se transformó la variable respuesta (velocidad de desplazamiento) a escala logarítmica. El modelo fue ajustado usando la función `lm` en el programa R 2.15.3 (R Development Core Team 2012).



Figura 24. Fotografía de una cámara trampa tipo Bushnell® Trophy Cam Infra Red colocada en el campo para las estimaciones de velocidad de *D. gliroides*.

Estimación de periodos de actividad y reposo de D. gliroides:

Para cuantificar periodos de actividad se trabajó con 19 individuos de *D. gliroides* (5 hembras y 14 machos) en cautiverio que fueron capturados en la temporada 2015. Los individuos tuvieron 48 horas de aclimatación en jaulas bajo techo hasta el momento de ser filmados. Al momento de la filmación, cada individuo fue colocado en jaulas individuales con agua y comida (banana y manzana) *ad libitum*. La jaula también contaba con una rueda de circular (tipo hámster) donde podían moverse de forma continua (aunque solo algunos individuos hicieron uso de ella). Para cubrir toda el área de la jaula (40 x 45 x 30 cm) se utilizaron dos cámaras trampa (Camara Mini Spy Camera, Modelo SG-



CAMSTICK) las cuales filmaron de manera continua entre 1 y 10 hs la actividad de los individuos. Dado que los individuos fueron filmados en distintos días, las condiciones del experimento se homogeneizaron manteniendo la oscuridad del ambiente. En base a los videos obtenidos se cronometró el tiempo en el que el individuo estaba activo durante la noche y el tiempo que estaba inactivo (reposo). Los individuos fueron filmados entre las 22 hs y las 8 hs y una vez finalizado el experimento fueron liberados en el mismo lugar donde fueron capturados.

Estimación de tiempo de paso de la semilla de T. corymbosus por el tracto digestivo de D. gliroides:

Los tiempos de retención de las semillas se obtuvieron a partir de filmaciones de 17 de los 19 individuos de *D. gliroides* que se utilizaron en la estimación de periodos de actividad y reposo (5 hembras y 12 machos). Durante el tiempo que estuvieron en cautiverio se ofreció a los individuos agua *ad libitum* y se les ofreció banana y manzana, la cual se les quitó 4 hs antes al experimento. Ningun individuo comió frutos de *T. corymbosus* en las últimas 24 hs. Las filmaciones (una por individuo) se hicieron con cámaras (Camara Mini Spy Camera, Modelo SG-CAMSTICK). Se colocaron en jaulas individuales (jaula circular de 50 cm de diámetro y 1 m de altura) a individuos de *D. gliroides*, y se les ofrecieron frutos maduros de *T. corymbosus*. A cada individuo se le ofrecieron simultáneamente 5 frutos, los cuales estaban en la jaula en el momento que se colocaba el individuo y comenzaba la filmación. Todas las filmaciones se hicieron durante la noche (periodo de actividad de esta especie). El tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo se obtuvo de los videos de las cámaras, donde se registró el tiempo transcurrido desde la ingesta de los frutos hasta la defecación de las semillas. De cada individuo se registró también el sexo, la edad y el peso.



En primer lugar se evaluó si el tiempo de retención se relacionaba con el sexo, la edad o el peso de los individuos a partir de realizar un modelo lineal generalizado (glm) ajustando los datos de tiempo de retención de las semillas en el tubo digestivo a una distribución gamma con la función “glm” del programa R 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Como ninguna de las variables mostraron un efecto sobre el tiempo de retención de las semillas no fueron incluidas en el modelo final, que consistió en un modelo bayesiano jerárquico por individuo. Esta estructura jerárquica permitió considerar la variabilidad en el tiempo de paso entre los individuos y permitió obtener los parámetros de la distribución Gamma para cada individuo. El modelo se ajustó utilizando WinBUGS 1.4 (Bayesian Analysis utilizando Gibbs Sampler, Spiegelhalter et al. 1996) y R 2.15.3 (R Development Core Team 2012). Los paquetes utilizados en R fueron: “coda” (Plummer et al. 2006) y “R2WinBUGS” (Sturtz et al. 2005). Se ejecutaron tres cadenas de Markov, con 10000 iteraciones, y se descartaron las primeras 3000. Los valores iniciales de todos los parámetros fueron asignados por funciones aleatorias, y se usaron previas no informativas. Se verificaron la convergencia y autocorrelación de los tres MCMC.

El modelo utilizado fue:

$$\begin{aligned} & \text{for } (i \text{ in } 1:n)\{ \\ & \text{Tiempo } [i] \sim \text{dgama} (b[\text{ind}[i]], a [\text{ind}[i]])\} \\ & \text{for } (j \text{ in } 1:k)\{ \\ & b[j] \sim \text{dnorm} (mub, \text{taub}) \\ & a[j] \sim \text{dnorm} (mua, \text{taua})\} \end{aligned}$$

Donde:

Tiempo [i] es el tiempo de retención de la semilla de cada evento de paso de la semilla por el tracto digestivo *i*.

b[j] es el parámetro “forma” de cada individuo *j*.

a[j] es el parámetro “tasa” de cada individuo *j*.

mub es el hiperparámetro de la “forma”

taub es el desvío estándar del hiperparámetro de “forma”



mua es el hiperparámetro de “tasa”

$taua$ es el desvío estándar del hiperparámetro de “tasa”.

$a[j]$ y $b[j]$ fueron truncadas para que no pudieran tomar valores negativos.

Estimación de las distancias de dispersión:

Se realizaron dos modelos complementarios para estimar las distancias de dispersión. Por un lado se utilizó el modelo de (Morales & Carlo 2006) (“Modelo de difusión”) en el cual se obtiene el kernel de dispersión de semillas de un frugívoro a partir de combinar el movimiento del frugívoro y el tiempo de paso de la semilla por el tubo digestivo (Morales & Carlo 2006; Murray 1988; Schupp 1993). En este modelo se asume que luego de comer el fruto el animal se mueve de manera aleatoria, siendo así posible aproximar el movimiento con una ecuación de difusión (Turchin 1998). La solución de esta ecuación, combinada con la función de densidad de probabilidad de tiempo de paso de la semilla por el tracto digestivo permite calcular la distancia a la cual el frugívoro puede dispersar la semilla (Morales & Carlo 2006). Sin embargo, la difusión puede ser una aproximación pobre al movimiento del frugívoro, especialmente a la pequeña escala temporal definida por el tiempo de paso de las semillas por el tracto digestivo (Holbrook & Smith 2000; Morales & Carlo 2006; Wenny 2001; Westcott & Graham 2000). Por este motivo, se complementó con otro modelo (“Modelo de simulación”) para estimar la distancia de dispersión. Este modelo de simulación se basó en la realización de simulaciones a partir de remuestrear los datos de movimiento del dispersor y el tiempo de paso de la semilla por el tracto digestivo del dispersor.

Modelo de difusión:



En este modelo se consideró que un individuo de *D. gliroides* consume un fruto de *T. corymbosus* y luego comienza una caminata aleatoria, aproximada por la ecuación de difusión:

$$\frac{\delta n(x,y,t)}{\delta t} = D \left(\frac{\delta^2 n}{\delta x^2} + \frac{\delta^2 n}{\delta y^2} \right) \quad \text{Ecuación 1}$$

Donde $n(x, y, t)$ es la probabilidad de encontrar al individuo en las coordenadas (x, y) , asumiendo coordenadas iniciales $(0,0)$ y asumiendo que se mueve con una tasa de difusión D durante el tiempo t (Turchin 1998).

Definiendo el desplazamiento como: $r = \sqrt{(x - x_0)^2 + (y - y_0)^2}$, la solución para la ecuación 1 es:

$$n(r, t) = \frac{r}{2Dt} \exp\left(-\frac{r^2}{4Dt}\right) \quad \text{Ecuación 2}$$

Por otra parte en este modelo se consideró que las semillas viajarán con el animal por un período de tiempo dado por el tiempo de paso del tracto digestivo (Murray 1988; Wahaj et al. 1998). El tiempo de paso por el tubo digestivo para las semillas puede ser descrito por una distribución Gamma:

$$g(t) = \frac{1}{b \Gamma(a)} \left(\frac{t}{b}\right)^{a-1} \exp\left(-\frac{t}{b}\right) \quad \text{Ecuación 3}$$

Dónde a y b son los parámetros de forma y escala, respectivamente. Por último, el kernel de dispersión de las semillas $f(r)$ (ecuación 4) se obtiene integrando a lo largo del tiempo t el producto de la densidad de probabilidad de desplazamiento (ecuación 2) y la densidad de probabilidad para el tiempo de paso por el intestino (ecuación 3) (Turchin 1998).

$$f(r) = \int_0^{\infty} n(r, t)g(t)dt \quad \text{Ecuación 4}$$

De esta forma se obtiene la ecuación 5 (Morales & Carlo 2006) la cual puede ser evaluada numéricamente para mostrar como el kernel de dispersión cambia con el tiempo de paso por el intestino y con la tasa de difusión.

$$f(r) = \frac{1}{r} \left(\frac{1}{2} \lambda r\right)^2 [2aK_f(\lambda r) - \lambda rK_{f+1}(\lambda r)] \quad \text{Ecuación 5}$$

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



$$(\lambda = \sqrt{\frac{1}{bd}}, K_f \text{ =son funciones de Besel modificadas de segundo orden})$$

Con los datos de desplazamiento al cuadrado (r^2) obtenidos con los carretes de hilo y la velocidad obtenida con las cámaras trampa se obtuvo el tiempo medio (t) y se calculó la tasa de difusión (D). Para contemplar los periodos de actividad y reposo de los individuos se introdujo en el cálculo del tiempo medio (t), la proporción de tiempo que los individuos estaban activos y la proporción de tiempo que estaban en reposo. De esta forma, se obtuvieron dos tiempos medios, uno que consideró que los individuos realizan pausas y otro en el que el movimiento fue continuo. Ambos modelos representan distintos momentos de actividad de *D. gliroides*. Los individuos de esta especie realizan pausas en el momento de alimentarse de los frutos de *T. corymbosus* y su movimiento es más continuo cuando realizan exploración de recursos.

Respecto al tiempo de paso por el tracto digestivo, en el análisis no se utilizó una única gama, sino que tal como se mencionó previamente dada la variabilidad de tiempos de retención entre los individuos se ajustó un modelo jerárquico que contemplaba la variabilidad interindividual que permitió estimar una gama para cada individuo (descrito en la sección: “Estimación de tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* por el tracto digestivo de *D. gliroides*”). El modelo se realizó con el programa R 2.15.3 (R Development Core Team 2012).

Modelo de simulación:

La distancia de dispersión se calculó a partir de simular trayectorias de individuos con los datos de movimiento y el tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* por el tracto digestivo. En cada simulación se simuló la trayectoria de un individuo durante un tiempo determinado seleccionado al azar de los datos de tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* por el tracto digestivo. Para tener en cuenta la temporalidad del movimiento se utilizó la velocidad, de esta forma se calculó el tiempo que demoraba cada

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



paso y así se simularon pasos hasta alcanzar el tiempo de paso de la semilla. Se propusieron dos situaciones distintas, una en la que el individuo se estaba moviendo constantemente y otra en la que el individuo realizaba pausas. Para la situación que contempla las pausas se incluyeron los datos de tiempo de inactividad, para ello se consideró que después de cada paso el individuo estaba un tiempo en reposo, el cual se sumó al tiempo del paso anterior. Se simularon 10000 trayectorias de cada situación (con pausas y sin pausas), es decir 10000 distancias de dispersión. Las simulaciones se hicieron con el programa R 2.15.3 (R Development Core Team 2012).



Resultados:

Descripción de los patrones de movimiento de D. gliroides:

En total se obtuvieron 1398 vectores de desplazamientos a partir de las trayectorias de 26 individuos de *D. gliroides*. La distancia media de desplazamiento fue de $1,07 \pm 0,92$ m (Figura 25). El vector de mayor longitud fue de 12,01 m y el de menor longitud de 0,5 m. Respecto a la altura sobre el nivel del suelo, el 67% de las observaciones fue menor a 2 m. La altura promedio fue de $1,53 \pm 1,29$ m. La altura máxima fue de 12,61 m y la mínima fue 0 (suelo). La mayoría de los vectores se encuentran entre el suelo y el metro de altura (Figura 26).

En el gráfico de la distribución de los ángulos de giro, se observó que la mayoría de los individuos realizaron cambios de dirección de poca magnitud (Figura 27). Respecto al desplazamiento al cuadrado, el promedio fue de 296,05 m y el r^2 máximo fue de 3822,81 m^2 . La relación del r^2 con la distancia, para todos los individuos, se aleja levemente de la relación lineal lo que indicaría que los individuos realizan trayectorias poco tortuosas (Figura 28).

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*

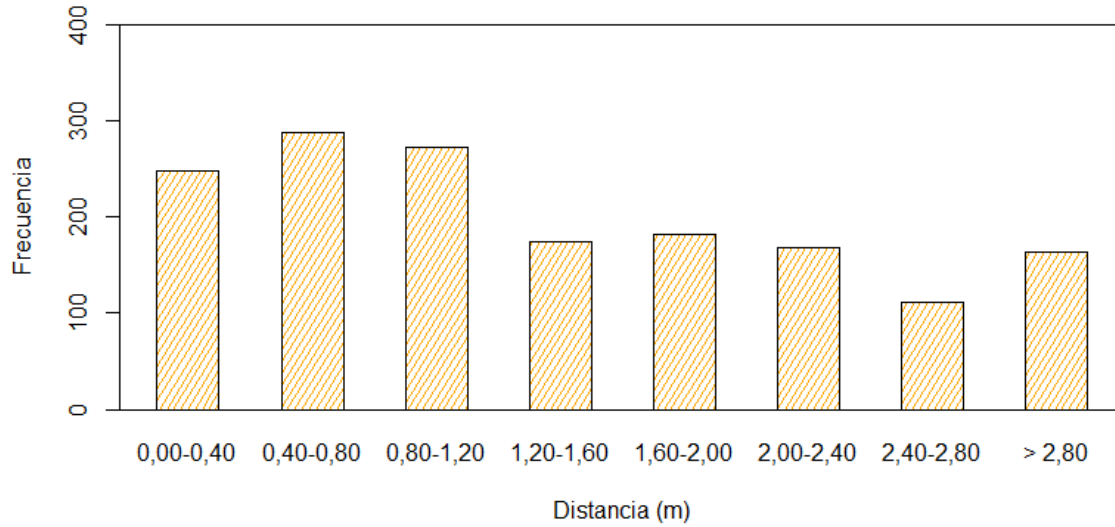


Figura 25. Histograma de frecuencias absolutas del largo de los segmentos (Distancias) recorridas en el bosque por *D. gliroides*.

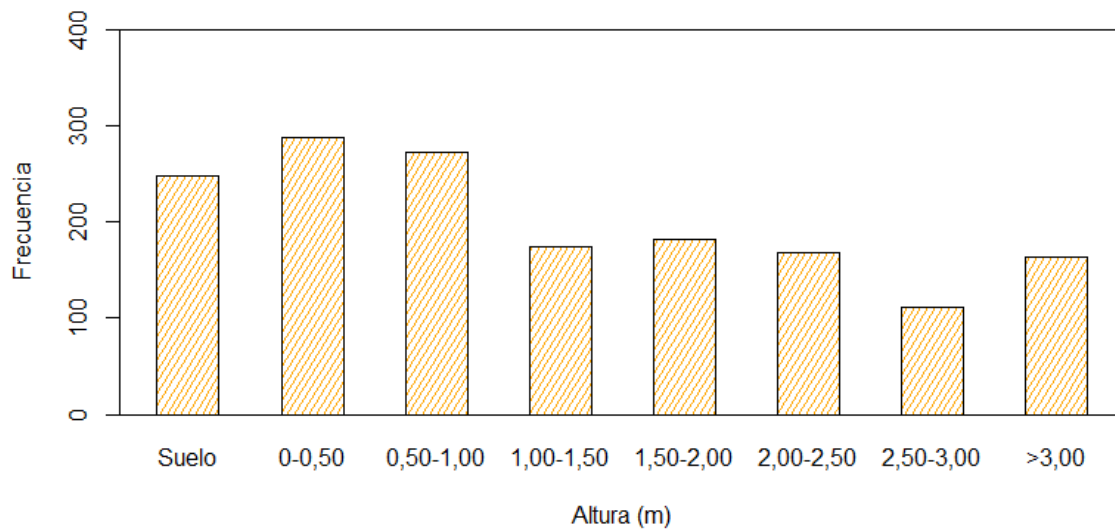


Figura 26. Histograma de frecuencias absolutas de las alturas utilizadas en el bosque por *D. gliroides*.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*

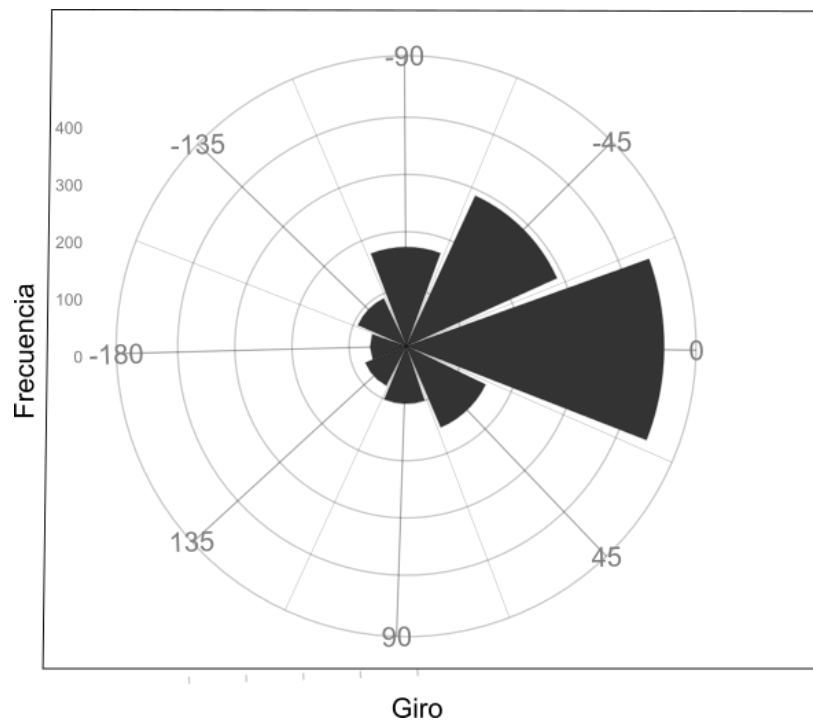


Figura 27. Histograma circular de los ángulos de giro realizados por *D. gliroides*.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*

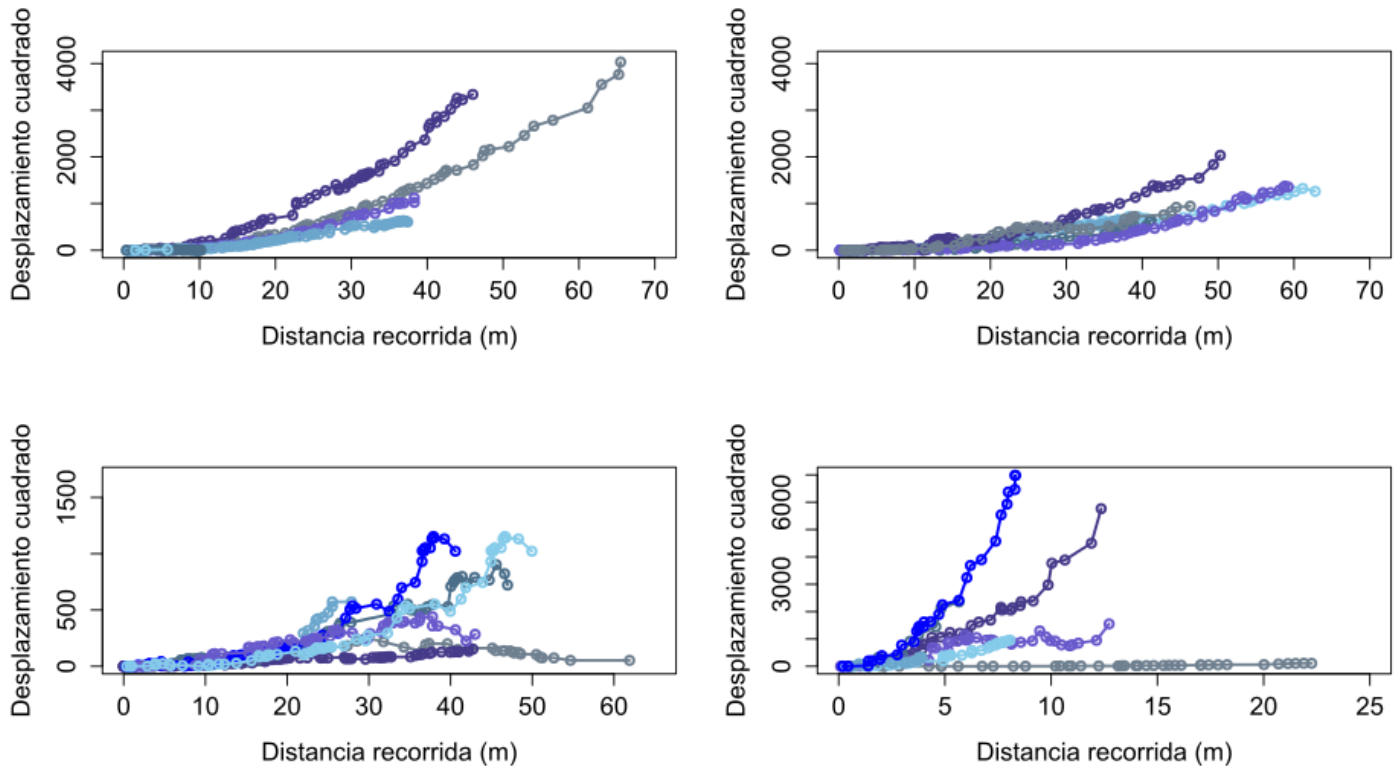


Figura 28. Trayectorias de los individuos de *D. gliroides*. Se realizaron cuatro gráficos para representar con mayor claridad los desplazamientos de todos los individuos. En los dos gráficos superiores se representan 6 trayectorias en cada gráfico mientras que en los dos inferiores se representan 7 trayectorias en cada gráfico. Cada color indica la trayectoria de un individuo.

Aproximación a las velocidades de *D. gliroides*:

En total se obtuvieron 210 videos con las cámaras trampa colocadas en el campo, de los cuales se estimaron las velocidades de desplazamiento. De esos 210 videos, 49 fueron con movimientos horizontales, 68 con movimientos descendentes y 93 con movimientos ascendentes. Las mayores velocidades de desplazamiento se obtuvieron en los movimientos descendentes $21,09 \pm 14,84$ cm/s. En los movimientos ascendentes la velocidad promedio fue de $15,63 \pm 8,88$ cm/s. y en los movimientos horizontales fue de $15,78 \pm 10,9$ cm/s.



Los resultados de la regresión indican que la especie de la rama y el tipo de movimiento influyen sobre la velocidad (Tabla 8). No se detectó un efecto del diámetro de rama sobre la velocidad de desplazamiento (Tabla 8). *D. gliroides* se mueve a mayor velocidad cuando se mueve por caña con cualquier tipo de movimiento (ascendente, descendente u horizontal) (Figura 29). Cuando se mueve por ramas muertas la velocidad es menor a los movimientos por caña. Las menores velocidades se obtuvieron en *T. corymbosus* y en maqui. Respecto a los movimientos se obtuvo que siempre la velocidad es mayor cuando el movimiento es descendente, sin embargo, las velocidades cuando los movimientos son ascendentes son ligeramente mayores a los horizontales (Figura 29).

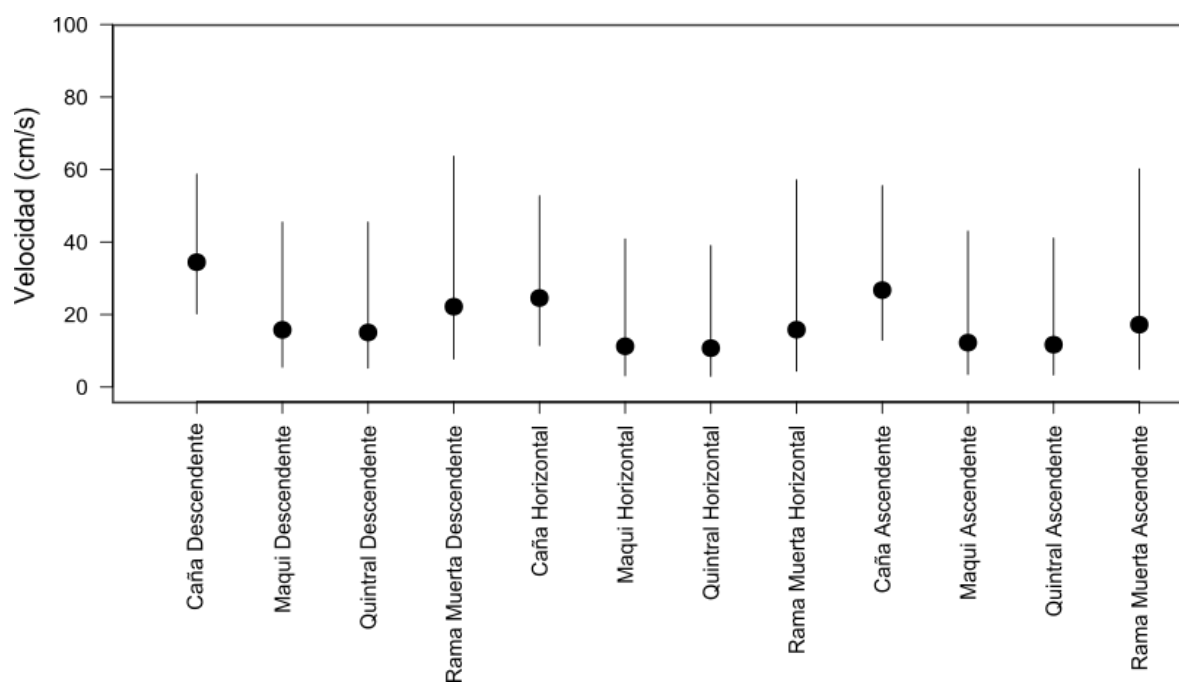


Figura 29. Velocidades (cm/s) de *D. gliroides* según el sustrato y el tipo de movimiento del animal. El punto negro representa el promedio estimado por el modelo y la línea el intervalo de confianza del 95%.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



Tabla 8. Resultados del modelo de regresión lineal múltiple donde se evaluó el efecto del diámetro de las ramas, el sustrato y el tipo de movimiento en la velocidad de *D. gliroides*. Valores con asterisco (*) indican valores p estadísticamente significativos.

	Estimador	Error Estándar	Intervalo de Confianza		p valor
			2,5%	97,5%	
Intercepto (Caña - Descendente)	3,540	0,270	3,010	4,07	< 2e-16*
Diámetro	0,002	0,003	-0,004	0,009	0,551
Maqui	-0,780	0,266	-1,310	-0,255	0,003*
<i>T. corymbosus</i>	-0,827	0,266	-1,350	-0,301	0,002*
Rama Muerta	-0,440	0,263	-0,960	0,080	0,096*
Horizontal	-0,338	0,116	-0,568	-0,107	0,004*
Ascendente	-0,253	0,099	-0,449	-0,056	0,012*

Estimación de periodos de actividad y reposo de D. gliroides:

Los individuos de *D. gliroides* están casi el doble de tiempo en estado de reposo que en movimiento (Figura 30). Respecto a los tiempos de actividad y reposo de cada individuo (Figura 31), se puede observar que los tiempos de reposo tienen más variabilidad que los de actividad. En todos los individuos estudiados, los tiempos de reposo fueron mayores a los de actividad. En promedio los individuos estuvieron activos 3 min 20 seg \pm 2 min 05 seg antes de realizar una pausa. La duración promedio de las pausas fue de 6 min 50seg \pm 9 min 20 seg. La pausa de mayor duración fue de 1h 9min 44 seg y la de menor duración de 2 seg.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*

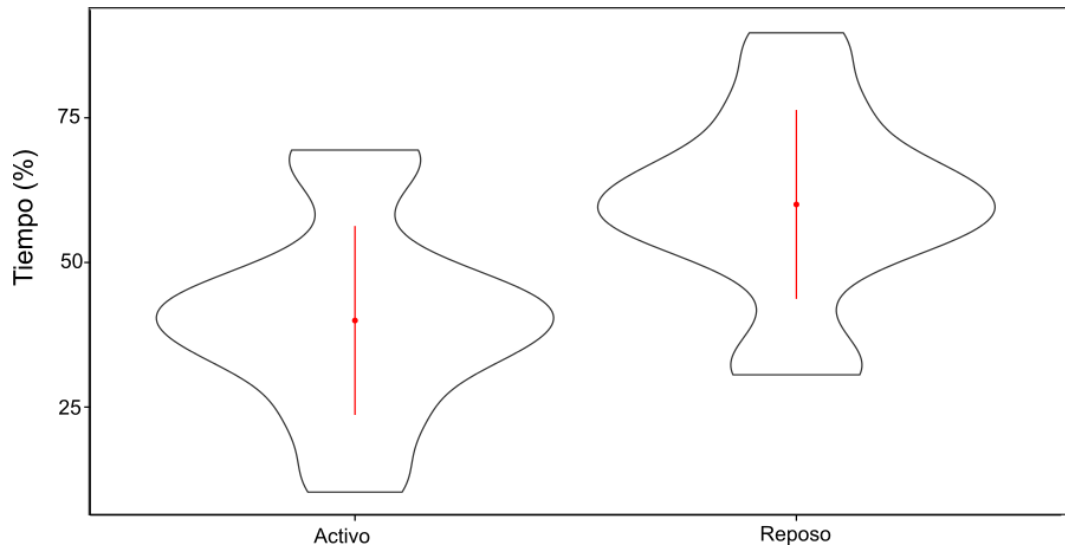


Figura 30. Porcentaje de tiempo activo y en reposo de los individuos de *D. gliroides* estudiados. La línea roja representa el Intervalo de confianza del 95%, el punto rojo representa la mediana del tiempo activo y en reposo.

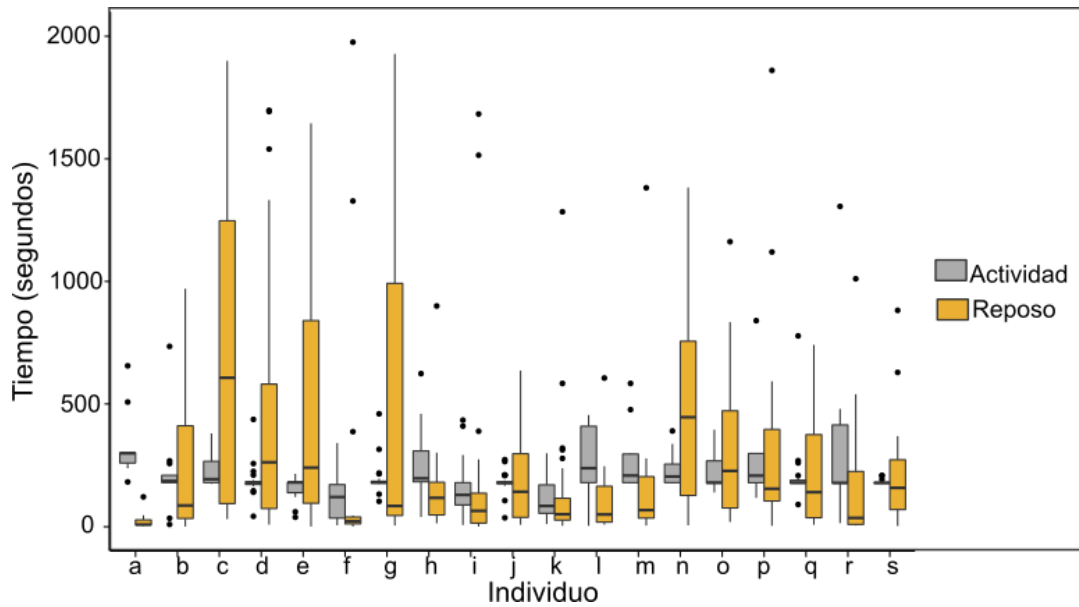


Figura 31. Periodos (en segundos) de actividad (gris) y periodos de reposo (naranja) de *D. gliroides*.



Estimación de tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* por el tracto digestivo de *D. gliroides*:

En total se obtuvieron 121 datos de tiempo de retención de semillas en el tracto digestivo de los 17 animales de *D. gliroides* analizados. El promedio del tiempo de paso de las semillas en el tracto digestivo fue de 35 ± 27 minutos. Los tiempos de retención variaron entre 2 y 88 minutos. Los parámetros obtenidos con el modelo de ajuste de los datos a la distribución gama muestran que hay una gran variabilidad en los tiempos de paso de las semillas por el tracto digestivo (Figura 32). Respecto a la relación entre el tiempo de paso de *T. corymbosus* por el digestivo y el peso, el sexo y la edad, los resultados del modelo lineal generalizado indican que ninguna de las variables estudiadas influyen en el tiempo de retención de las semillas en el tracto (Tabla 9).

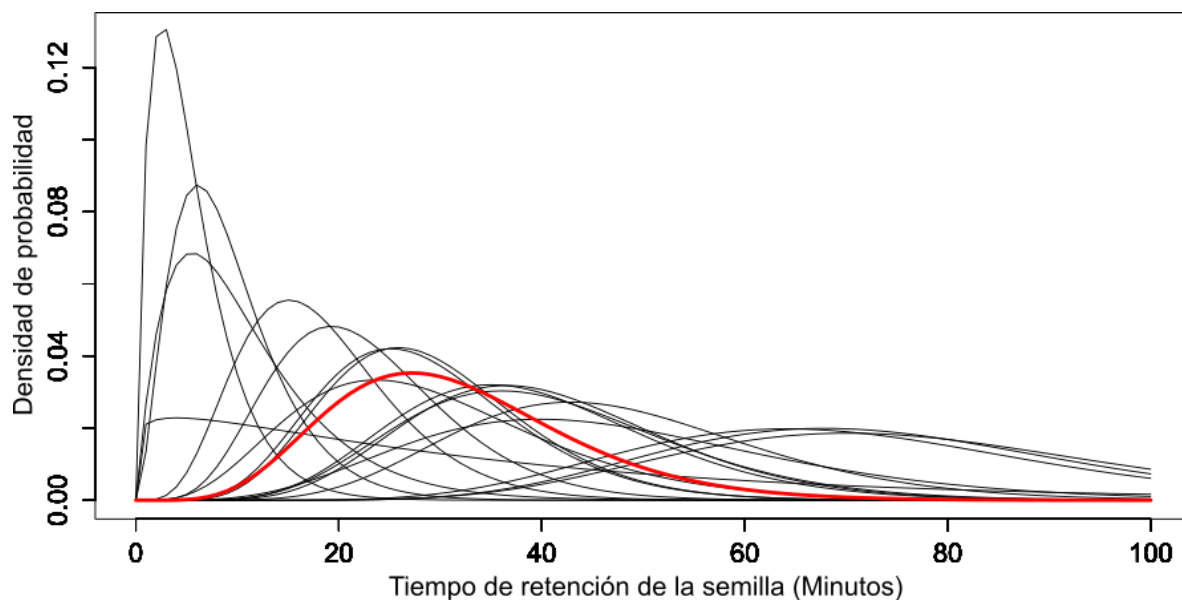


Figura 32. Densidad de probabilidad (kernel) de los tiempos de paso de las semillas de *T. corymbosus* por el tracto digestivo de *D. gliroides* a partir del ajuste de los datos a la distribución gamma. Las líneas negras son la distribución de cada individuo y la línea roja es la distribución promedio.

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



Tabla 9. Resultados del modelo lineal generalizado donde se evaluó el efecto del peso, el sexo y la edad en el tiempo de paso de las semillas de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de *D. gliroides*.

	Estimador	Error Estandar	p valor
Intercepto (Macho-Juvenil)	0,043	0,028	0,125
Peso	-0,001	0,001	0,544
Hembra	0,014	0,012	0,252
Adulto	-0,011	0,006	0,082

Estimación de las distancias de dispersión:

Las distancias de dispersión de las semillas de *T. corymbosus* por *D. gliroides* presentaron diferencias entre ambos modelos. Las estimaciones de dispersión obtenidas con el modelo de difusión variaron entre 4,5 y 20 m, y fueron menores a las obtenidas con el modelo de simulación (Figura 33 y 34). La distancia máxima obtenida con el modelo difusión con pausas fue de 12 metros mientras que en el modelo que no se incluyeron las pausas la distancia máxima fue de 20 metros. En el modelo de difusión en el que se incluyeron las pausas, la mayoría de las semillas (95%) caen antes de los 11 metros de distancia de la planta madre, mientras que en el modelo en el que no se incluyeron las pausas la mayoría de las semillas caen antes de los 19,5 metros (Figura 33).

Respecto al modelo de simulación las distancias obtenidas fueron mayores. La distancia máxima en el modelo que incluyó las pausas alcanzó una distancia de 71 m, mientras que en el modelo que no contempla las pausas de los individuos la distancia máxima fue de 104m. En el modelo en el que se incluyeron las pausas, la mayoría de las semillas (95%) caen antes de los 37 metros de distancia de la planta madre, mientras que en el modelo en el que no se incluyeron las pausas la mayoría de las semillas caen antes de los 54 metros (Figura 34).

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*

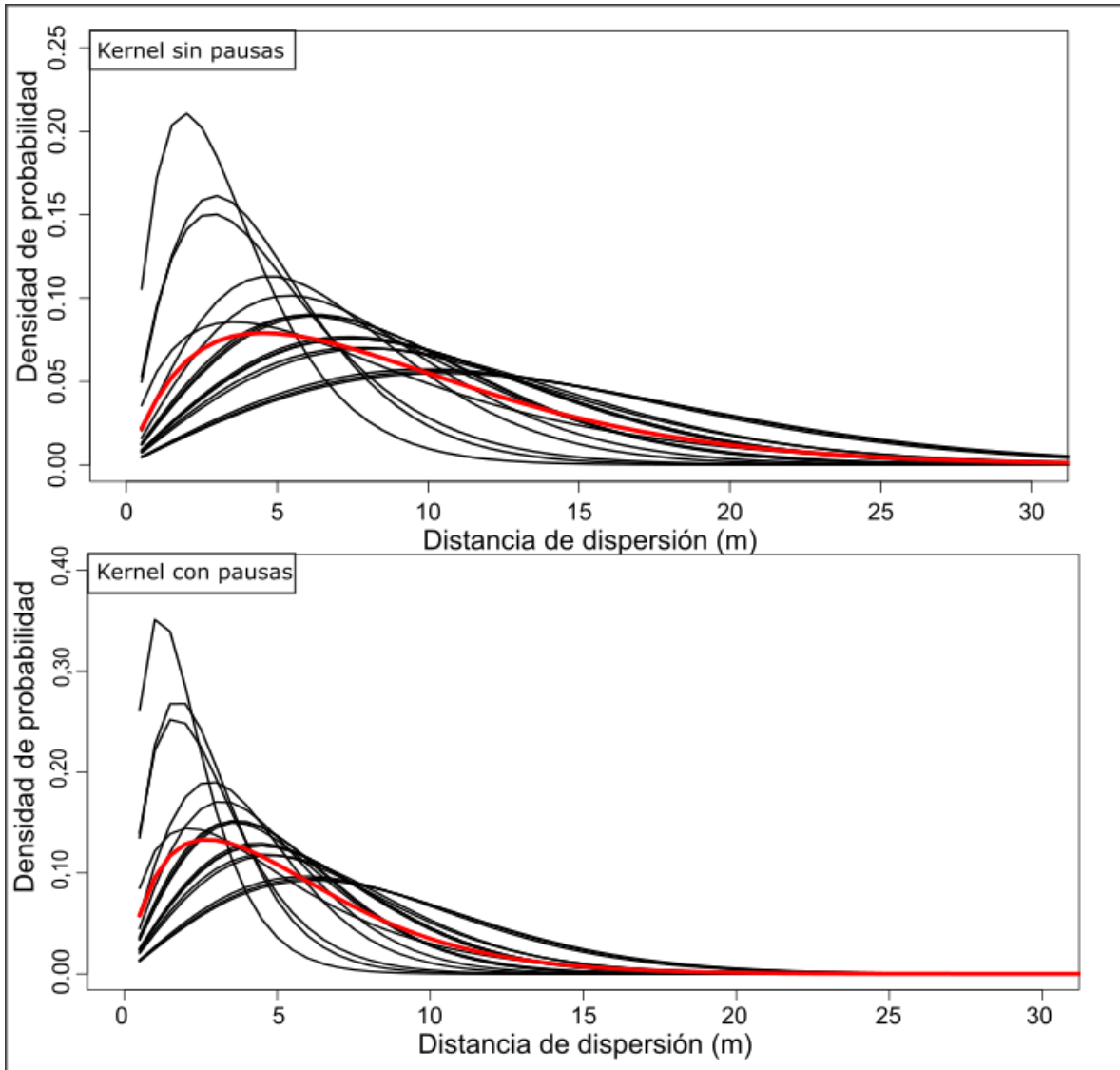


Figura 33. Kernels de dispersión obtenidos con el modelo de difusión. Las líneas negras son los kernel de cada individuo, la línea roja es el kernel promedio. Arriba: Kernel sin considerar pausas en el movimiento, Abajo: Kernel considerando pausas en el movimiento.

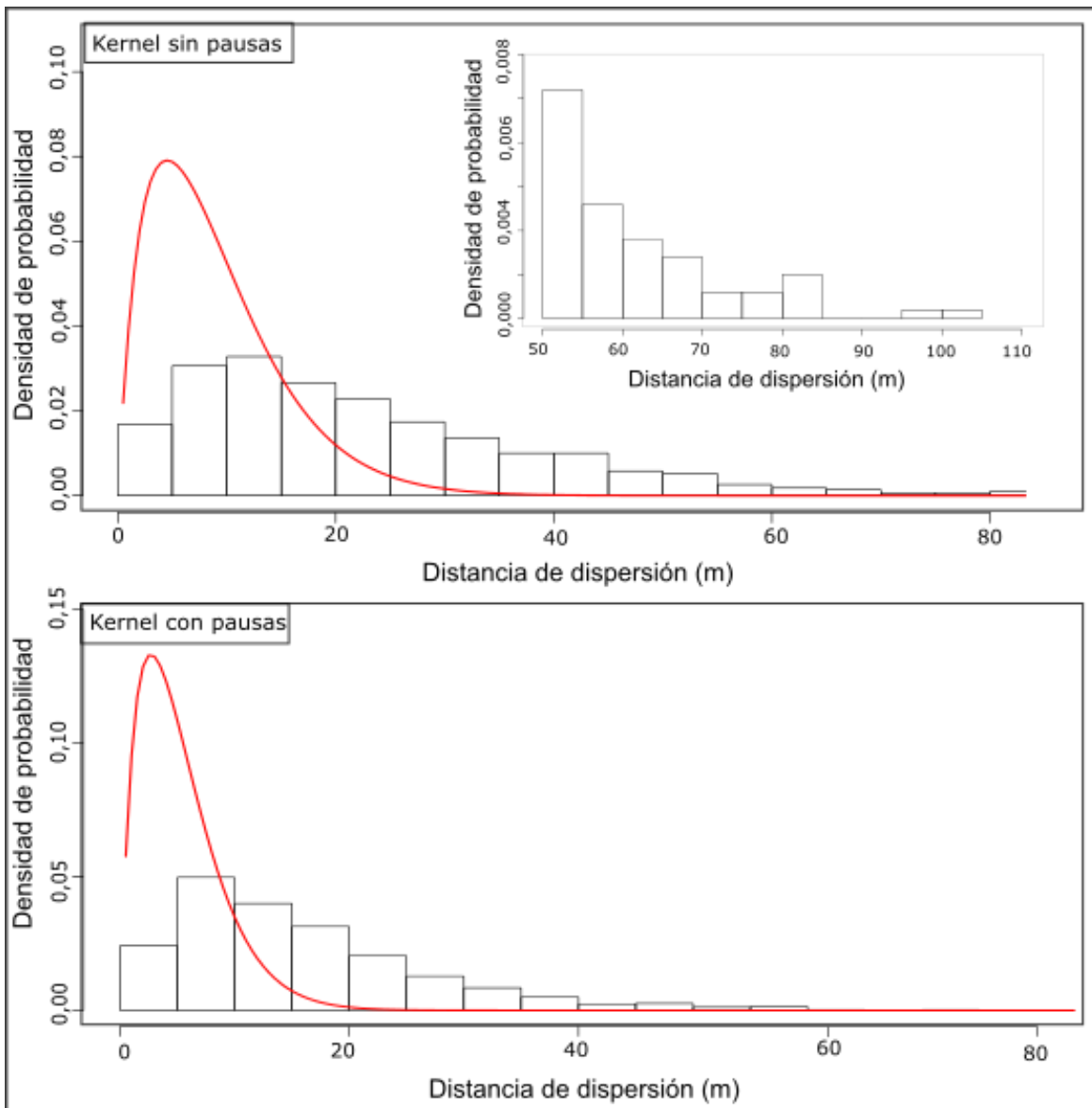


Figura 34. Distancias de dispersión obtenidas con las simulaciones. Los histogramas muestran las distancias obtenidas con las simulaciones. La línea roja muestra las distancias estimadas con el modelo de difusión. Abajo: modelo de dispersión con pausas, arriba: modelo de dispersión sin pausas (el gráfico de menor tamaño muestra las distancias de dispersión más extremas, que en el gráfico general no llegan a verse).



Discusión:

Descripción de los patrones de movimiento de D. gliroides:

La mayoría de los vectores de desplazamiento de *D. gliroides* fueron menores a 80 cm, y disminuyó la cantidad de vectores a medida que aumentó la longitud del desplazamiento de los vectores. Estos patrones de actividad de *D. gliroides* en general fueron similares a los observados para otras especies de micromamíferos (Cunha & Vieira 2002; Charles-Dominique et al. 1981; Voss & Emmons 1996). Cuando el estudio del movimiento se realiza a una escala pequeña, es común observar este patrón en el que la frecuencia de los vectores de desplazamiento disminuye con la distancia de los mismos. Y esto a su vez coincide con lo reportado en otros trabajos realizados en micromamíferos (Cunha & Vieira 2002; Morales et al. 2004; Wells et al. 2006).

En relación a las alturas utilizadas por *D. gliroides*, se observó que usa principalmente el sotobosque, usando alturas menores a 2 metros. Sin embargo la altura máxima observada en los carretes de hilo fue de 9 metros. Estudios previos coinciden con estos resultados ya que se propone que esta especie se mueve principalmente entre 1 y 2 metros de altura (Calzolari 2013). Esto también coincide con trabajos realizados en otros marsupiales de hábitos arbóreos que hacen uso del estrato arbustivo realizando movimientos verticales además de horizontales (Cunha & Vieira 2002).

Respecto a los ángulos de giro, la frecuencia fue mayor en los ángulos cercanos a 0, y fue disminuyendo con los ángulos de giro más elevados. Por otra parte, al graficar el desplazamiento al cuadrado (r^2) en función de la distancia recorrida se observa que la pendiente es suave. Ambas cosas indicarían que a la escala que se está estudiando, *D. gliroides* tiene principalmente movimientos rectilíneos, un patrón que también suele repetirse en muchos mamíferos (Ramos-Fernandez et al. 2004; Razafindratsima et al. 2014).



Aproximación a las velocidades de D. gliroides:

Las velocidades estimadas para *D. gliroides* variaron entre los 10 cm/s y los 34 cm/s según el sustrato por el que se mueve el animal y el tipo de movimiento que realiza (descendente, ascendente u horizontal). Estos resultados son similares a los reportados por Di Virgilio et al. (2014) quienes encontraron que la velocidad de los individuos de *D. gliroides* que están transitando por una rama es de 35,5 cm/s, mientras que cuando están alimentándose/buscando alimento en las ramas de *T. corymbosus* es de 19,83 cm/s. Los resultados de velocidad de los individuos “en tránsito” obtenidos por Di Virgilio (2014) son similares a los hallados en esta tesis para los individuos que descienden por caña, siendo la caña uno de los sustratos más utilizados por esta especie (Fonturbel & Jimenez 2009; Rodriguez-Cabal & Branch 2011). También los resultados de velocidad en las ramas de *T. corymbosus* son similares a los obtenidos por Di Virgilio (2014).

Por otra parte, los resultados son similares también a los encontrados en otras especies de mamíferos arborícolas. Sin embargo las velocidades de los mamíferos son variables según la especie. Si bien se encontraron especies de mamíferos donde las velocidades son similares a las de *D. gliroides* (Bovet & Benhamou 1991; Draï et al. 2001), otras especies presentan velocidades menores como el lémur ratón gris (*Microcebus murinus*) que tiene una velocidad promedio de 5 cm/s (Schliehe-Diecks et al. 2012). Por otra parte ciertas especies de ardillas presentan velocidades mayores (67 cm/s) (Flaherty et al. 2010). Estas diferencias de velocidad podrían estar asociadas a diferencias morfológicas, principalmente de tamaño, entre las especies.

Estimación de periodos de actividad y reposo de D. gliroides:

Dromiciops gliroides está aproximadamente el doble de tiempo en reposo que activo. Estos resultados son los primeros datos donde se cuantifica cuanto tiempo de



actividad durante la noche tienen los individuos en cautiverio. Hasta el momento solo existían datos donde se describen los periodos de mayor actividad durante la noche y durante los meses del año (Di Virgilio et al. 2014; Fonturbel et al. 2014; Franco et al. 2011). Si bien esto es una aproximación realizada en cautiverio queda pendiente poder discriminar los comportamientos realizados durante los periodos de actividad e intentar estudiar los mismos a campo.

Por otra parte, la mayoría de los trabajos en relación a los periodos de actividad de animales están asociados al estudio de distintos tipos de comportamiento a lo largo del día (actividad diurna/nocturna), entre distintos días (actividad según temperatura diaria, estaciones, precipitaciones, etc.), o estudios donde se observa el tiempo asignado a ciertos comportamientos (alimentación, apareamiento, etc.) (Rovero et al. 2013; Zipkin et al. 2010). Gran parte de estos trabajos son realizados con el uso de cámaras trampa ya que esta herramienta ayuda a caracterizar con mayor precisión los patrones de actividad a la vez que permite seguir animales pequeños que no se pueden seguir por observación directa (Jackson et al. 2006; Oliveira-Santos et al. 2008; van Schaik & Griffiths 1996). La mayoría de estos trabajos suelen estar hechos a campo, siendo difícil encontrar trabajos en cautiverio donde se estudien patrones de actividad asociados al comportamiento. Sin embargo existen muchos trabajos en cautiverio donde se investigan los periodos de actividad en relación al metabolismo de los individuos, asociando determinado comportamiento a cierto patrón metabólico (Lindstedt et al. 1986). Este tipo de trabajos son ampliamente desarrollados en marsupiales ya que muchas especies ahorran energía entrando en un torpor diario donde reducen temporalmente la temperatura basal y la tasa metabólica (Geiser 2004; Godfrey 1968; Kartner et al. 2004).

Estimación del tiempo de paso de la semilla de T. corymbosus por el tracto digestivo de D. gliroides:



El tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* por el tracto digestivo de *D. gliroides* presenta gran variabilidad entre los individuos. En algunos eventos la semilla demoró 2 minutos dentro del tracto digestivo mientras que en otros la retención fue de 88 minutos. Los individuos generalmente presentaron tiempos de retención similares entre los 5 eventos de medición y solo algunos ejemplares mostraron variabilidad en sus tiempos de retención. Esta variación en los tiempos determina la distancia de dispersión de la semilla; aquellos individuos con mayor tiempo de retención podrán alejar más la semilla de la planta madre que aquellos de menor tiempo de retención. Sin embargo, no se encontró un efecto del peso de los individuos, la edad o el sexo sobre la variabilidad de los tiempos de retención. Existen múltiples investigaciones destinadas a ver los efectos en la germinación del paso de las semillas por el tracto digestivo de los animales (Samuels & Levey 2005; Traveset & Verdu 2002; Verdu & Traveset 2004; Wongsriphuek et al. 2008), pero son muy pocos los estudios donde se investiga el tiempo de retención de las semillas y su relación con las condiciones corporales de los animales (Figuerola et al. 2010; Murphy et al. 1993). Las principales investigaciones de tiempo de retención de semillas están focalizadas en dispersores de gran tamaño (principalmente herbívoros), ya que se ha planteado la hipótesis de que los frugívoros de gran tamaño corporal dan forma a las comunidades vegetales a través de su capacidad para dispersar grandes frutos y semillas, evitando así la selección para frutos más pequeños (Lord 2004; Mack 1993; Westcott et al. 2005). Las investigaciones encontradas en las que se estudia el tiempo de retención de semillas en dispersores de pequeño tamaño como *D. gliroides* muestran que los tiempos de retención son siempre menores a una hora (Baldwin & Whitehead 2014; Murphy et al. 1993), siendo llamativo los resultados encontrados en esta tesis donde el tiempo de paso de la semilla de *T. corymbosus* alcanzó los 88 minutos. Por otra parte, la mayoría de las investigaciones de tiempo de paso de semillas por el tracto digestivo están focalizadas en aves principalmente (Ladley & Kelly 1996; Traveset et al. 2001).



Dentro de los trabajos sobre tiempo de retención realizados con aves, se encuentran trabajos realizados con el muérdago *Amyema quandang* (Murphy et al. 1993; Rawsthorne et al. 2012). En estos trabajos se encontró que el tiempo de paso de las semillas variaba entre $13 \pm 0,5$ min y $40 \pm 0,6$ min según la especie del dispersor (Murphy et al. 1993). Estos tiempos de paso del fruto son similares a los obtenidos para *D. gliroides* y *T. corymbosus* aunque la variabilidad de los tiempos de retención es superior en ésta interacción. La variabilidad en los tiempos de retención podrían tener un efecto en las distancias de dispersión alcanzadas por las semillas.

Estimación de las distancias de dispersión:

Las distancias de dispersión de las semillas de *T. corymbosus* por *D. gliroides* obtenidas con los modelos de difusión y de simulación variaron entre los 4,5 m y los 104 m. Sin embargo, las distancias estimadas con el modelo de difusión fueron menores a las del modelo de simulación. La diferencia en las distancias calculadas por cada modelo se incrementa al calcular la distancia máxima de dispersión (la distancia máxima en el modelo de difusión con pausas fue de 12 metros mientras que en el modelo de simulación la distancia máxima de dispersión con pausas fue de 71 metros). Esta distancia máxima calculada con el modelo de simulación podría indicar algún tipo de comportamiento excepcional alcanzando mayores distancias de dispersión que las que alcanza habitualmente (Higgins et al. 2003; Hoshizaki et al. 1999; Nathan 2006) y por lo tanto ser considerado un evento de dispersión a larga distancia (LDD) (Jordano 2017). Eventos de dispersión a larga distancia afectarían la estructura espacial de las futuras generaciones de *T. corymbosus* ya que podrían implicar la colonización de nuevos lugares donde la competencia intraespecífica sea menor. Por otra parte, los resultados de la distancia de dispersión del 95% de las semillas son similares a los hallados en un estudio previo a campo dónde se mostró que la mayoría de las semillas caían en un radio de 10 metros de



distancia de la planta madre, aunque un alto número se encontraban entre los 10 y los 20 metros (Morales et al. 2012). A su vez, éste patrón de lluvia de semillas (en relación a la proporción de semillas dispersadas a cada radio de dispersión) es consistente con lo que se ha mostrado en otros trabajos cuando la dispersión está mediada por animales (Hampe 2008; Russo et al. 2006).

Sin embargo existen estudios donde se muestra que el comportamiento de los animales puede generar irregularidades en la lluvia de semillas, asociadas a eventos de dispersión de larga distancia (LDD) (García et al. 2009), tal como el que se puede observar que ocurre con la dispersión de *T. corymbosus* por parte de *D. gliroides*. Por ejemplo, Fragoso (1997) vinculó la estructura espacial a gran escala de la palmera *Maximiliana maripa* con los patrones de dispersión de semillas por tapires, cuyos movimientos a larga distancia y defecación de semillas en letrinas generaron grupos de reclutas alejados de palmas adultas. Del mismo modo, Aukema (2004) explicó la irregularidad en la estructura espacial del muérdago *Phoradendron californicum* como consecuencia de los patrones de dispersión de semillas de los frugívoros.

Los resultados obtenidos evidencian que ambos modelos aportan información diferente que se complementa. El modelo de difusión permite obtener de manera sencilla una aproximación de las distancia de dispersión, mientras que el modelo de simulación permite contemplar la variabilidad de los datos. De esta forma, pudieron compararse ambos modelos y si bien con ambos se pudo estimar las distancias que representan la lluvia de semillas, con el modelo de simulaciónse pudo estimar la distancia de los eventos de dispersión de larga distancia (LDD) siendo éstos clave en la colonización de nuevos sitios y por lo tanto influyentes en la dinámica poblacional de *T. corymbosus*.

Por otra parte, en los casos de dispersión de semillas por frugívoros, también es importante considerar el compromiso que existe entre el beneficio que implica una mayor distancia de dispersión para la planta en cuanto a no competir con la planta madre, y la viabilidad de las semillas que permanecen en el tracto digestivo del dispersor (Murray et

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



al. 1994). Existe un efecto sobre la viabilidad de la semilla según el tiempo que ésta pase por el tracto digestivo del dispersor (Spiegel & Nathan 2007). En general, la viabilidad de las semillas que pasan por el digestivo de especies frugívoras con tracto digestivo corto (minutos) no se ve perjudicada (Jordano & Herrera 1995; Levey 1986; Roxburgh 2007; Traveset & Verdu 2002). Por el contrario, el paso de una semilla por el tracto digestivo de especies con tracto digestivo largo (como herbívoros de cuerpo grande) a menudo causa una alta mortalidad de semillas resultante de una exposición prolongada a líquidos digestivos (Jordano & Herrera 1995; Varela & Bucher 2006). En el caso del tiempo de retención de *T. corymbosus* en el tracto digestivo de *D. gliroides* (el cual presenta gran variabilidad entre individuos), si bien se sabe que para que la semilla de *T. corymbosus* germine es necesario que pase por el tracto digestivo de un dispersor (Amico & Aizen 2000), no se han estudiado los efectos de la viabilidad de las semillas que permanecen más tiempo en el tracto digestivo.

Tradicionalmente se ha estudiado cómo las diferencias entre las especies de frugívoros influyen en la distancia de dispersión de una determinada planta. Sin embargo pocas veces se realizan estudios donde se evalúe cómo las diferencias entre individuos de una misma especie pueden explicar las variaciones en la distancia de dispersión, como se ha realizado en este capítulo. Conocer las fuentes de variación individual, como el dimorfismo sexual, los cambios asociados con el crecimiento y el envejecimiento, la especialización individual y la “personalidad” de los animales, proporciona una alternativa complementaria para descifrar la enorme variación observada en la dispersión de semillas mediada por animales (Zwolak 2017). En el caso particular de la dispersión del *T. corymbosus*, contemplar las variaciones entre individuos de *D. gliroides* permite tener una aproximación más realista al efecto del comportamiento de *D. gliroides* en la dinámica poblacional de *T. corymbosus*. De esta forma al abarcar las diferentes escalas de dispersión se puede conocer las implicancias sobre la demografía de *T. corymbosus*, la

Capítulo 4: Efecto del comportamiento de *Dromiciops gliroides* en las distancias de dispersión del *Tristerix corymbosus*



posibilidad de sitios de agregación, así como también la posible colonización de nuevos sitios.

Consideraciones finales

La dispersión de semillas influye fundamentalmente en las poblaciones de plantas y en la dinámica de la comunidad (Russo et al. 2006). Particularmente en el caso de las plantas dispersadas por animales, el comportamiento del dispersor influye en la estructura espacial de las futuras generaciones de plantas a partir de sus movimientos. En este marco, esta tesis tuvo como objetivo evaluar los efectos del comportamiento de *D. gliroides* en la dinámica poblacional de *T. corymbosus*. El trabajo aportó información sobre el funcionamiento de esta importante interacción, como así también sobre la población de *D. gliroides* presente en el Parque Municipal Llao Llao. Entender los factores que influyen la distribución y abundancia de los dispersores de semillas es importante por el rol que estas especies juegan en el mantenimiento de la biodiversidad, particularmente para el caso de *D. gliroides*, en la dispersión de *T. corymbosus* (Rodríguez-Cabal & Branch 2011).

Previamente a esta tesis no había estudios a largo plazo de las poblaciones de *D. gliroides*, los resultados de este trabajo permitieron ver cómo se comporta la población a largo plazo y cómo son las fluctuaciones poblacionales. En esta tesis se encontró que la abundancia de *D. gliroides* varía según los años. Si bien no pudo ser probado, estas variaciones en la abundancia podrían estar relacionadas con la presencia de disturbios. Conocer la dinámica poblacional de esta especie clave dentro del Bosque Templado Austral permite mejorar las condiciones para su conservación ya que al hacer un seguimiento de la población se puede saber cuando las declinaciones en la población son “normales”, y por lo tanto la población se puede reponer, y cuando la declinación en la población alcanzó un estado crítico. Por otra parte, conservar las poblaciones de *D.*



gliroides influye indirectamente en la conservación de *T. corymbosus*, única fuente de néctar para el colibrí *Sephanoides sephanioides* (picaflor responsable de la polinización del 20% de los géneros de plantas leñosas del Bosque Templado Austral (Aizen & Ezcurra 1998; Aizen et al. 2002)). La disrupción de interacciones clave, como la de *D. gliroides* y *T. corymbosus*, puede tener efectos en cascada y conducir al desmontaje de toda la red de interacción alterando las diversas relaciones entre las especies de la comunidad (Aizen 2003; Rodriguez-Cabal et al. 2013).

En esta tesis se estudiaron por un lado, las fluctuaciones en la abundancia poblacional de *D. gliroides*, y por otro las variaciones en el índice de masa corporal a lo largo de los años y entre los meses. Sin embargo queda pendiente comprender la relación entre el índice de masa corporal de cada año y la supervivencia de los individuos entre temporadas. Esta información permitiría saber si aquellos años en los que la abundancia y las tasas de supervivencia y reclutamiento fueron menores, los individuos tenían condiciones corporales más pobres, y a partir de esto ver si la condición corporal es un indicador de una población que decreció.

Respecto a la selección de hábitats, estudios previos evidenciaron que esta especie selecciona positivamente bosques primarios y secundarios debido a la estructura tridimensional que estos tienen, la cual favorece el movimiento de *D. gliroides* (Fonturbel et al. 2010). Sin embargo antes de esta tesis no se conocía la selección de microhábitats de *D. gliroides*. A partir de este trabajo se pudo inferir el rol de *D. gliroides* en la dispersión de semillas de *T. corymbosus* ya que selecciona sitios adecuados para el establecimiento de sus semillas. La deposición de semillas en sitios específicos, donde tendrán una alta y predecible probabilidad de supervivencia en comparación con los sitios de dispersión al azar, podría significar un caso de dispersión dirigida, la cual es común en otras especies de muérdagos (Carlo & Aukema 2005; Green et al. 2009; Wenny 2001). La hipótesis de dispersión direccionada plantea que los dispersores pueden depositar diferencialmente una cantidad de semillas mayor en ciertos sitios donde la probabilidad de que la semilla sobreviva y se transforme en un adulto reproductivo es mayor (Howe & Smallwood 1982;



Wenny 2001). La dispersión direccionada implica entonces la acumulación diferencial de semillas en microhábitats particulares con alta llegada de semillas (Wenny 2001). En este caso los microhábitats están determinados por los sitios que selecciona *D. gliroides* (ramas horizontales, diámetros intermedios, sitios con sotobosque cerrado y mayor cobertura arbórea).

Por otra parte, los resultados de esta tesis mostraron que *D. gliroides* selecciona sitios del bosque más cerrados con mayor cobertura arbustiva. De esta forma, la conectividad del bosque, la presencia de ramas y la cobertura arbustiva constituyen un medio indispensable para el desplazamiento de *D. gliroides*. Estos resultados son clave al momento de tomar medidas de conservación de la especie ya que tanto la tala de bosques, la extracción de leña, como la creación de nuevas sendas podría interferir con los movimientos del marsupial, el uso de hábitats y como consecuencia, en las visitas a las plantas de *T. corymbosus*, su remoción y dispersión.

Además del sitio de deposición de las semillas, en la dinámica poblacional de las plantas influye la distancia de dispersión ya que va a determinar la lluvia de semillas y por lo tanto la probabilidad de supervivencia de las plantas. La dispersión permite escapar de la alta mortalidad en las cercanías de la planta materna causada por factores que son densodependientes. En el caso de las plantas dispersadas por vertebrados, el comportamiento del dispersor influye en la lluvia de semillas, sin embargo el comportamiento está poco integrado en los modelos de dispersión de semillas (Russo et al. 2006). En esta tesis se integró el comportamiento de *D. gliroides* a modelos de dispersión de semillas a partir de combinar las decisiones de movimiento del dispersor y el tiempo de paso de la semilla por el tracto digestivo. Se encontró que generalmente la dispersión de *T. corymbosus* es a corta distancia (aproximadamente entre 20 y 30 m), lo que podría explicar los patrones agregados de las plantas. Sin embargo antes de esta tesis no se sabía que las semillas de *T. corymbosus* presentaban eventos de dispersión de larga distancia y que por lo tanto las semillas podían alcanzar distancias superiores a los 100 m. Conocer este tipo de información tiene un efecto directo sobre la dinámica poblacional de

Consideraciones finales



T. corymbosus ya que estos eventos de dispersión permitirían a las plantas alcanzar sitios poco colonizados. Los resultados de esta tesis son consistentes con lo que se ha encontrado en otros trabajos de dispersión mediada por animales (Hampe 2008; Russo et al. 2006) donde la mayoría de las semillas son dispersadas en un rango de distancia corto, pero existen eventos excepcionales donde algunas pocas semillas alcanzan distancias de dispersión llamativamente superiores. A futuro queda pendiente integrar los resultados de selección de micro-hábitats con las distancias de dispersión de semillas. A partir de esta integración se podrá conocer concretamente donde “caen” las semillas de *T. corymbosus* y por lo tanto ver los efectos que tiene el comportamiento de selección de *D. gliroides* sobre la población de *T. corymbosus*.

La combinación de la eficiencia de *D. gliroides* como dispersor de *T. corymbosus* y su alta densidad poblacional hacen que este animal, y en particular la interacción *D. gliroides*-*T. corymbosus*, sean claves para el funcionamiento del Bosque Templado Austral. Los resultados de esta tesis contribuyen a la caracterización del ciclo de dispersión de *T. corymbosus* y, dado que se trata de una interacción clave, la información obtenida permitirá asesorar sobre mejores condiciones de manejo para su conservación, como así también la de otras especies nativas dependientes del bosque, y como consecuencia de la biodiversidad existente en el bosque.

Bibliografía:

- Aizen, M. A. 2003 Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology* **84**, 2613-2627.
- Aizen, M. A. & Ezcurra, C. 1998 High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest of southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* **8**, 217-236.
- Aizen, M. A., Vazquez, D. & Smith-Ramirez, C. 2002 (Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica Austral. . *Revista Chilena de Historia Natural* **75**, 79-97.
- Akre, R. D., Greene, A., MacDonald, J. F., Landolt, P. J. & Davis, H. G. 1981 *The yellowjackets of America north of Mexico*: United States Department of Agriculture Washington, DC.
- Amico, G. & Aizen, M. A. 2000 Ecology: Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* **408**, 929-930.
- Amico, G. C., Rodriguez-Cabal, M. A. & Aizen, M. A. 2009 The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica* **35**, 8-13.
- Amico, G. C., Rodriguez • Cabal, M. A. & Aizen, M. A. 2011 Geographic variation in fruit colour is associated with contrasting seed disperser assemblages in a south • Andean mistletoe. *Ecography* **34**, 318-326.
- Amico, G. C., Sasal, Y., Vidal • Russell, R., Aizen, M. A. & Morales, J. M. 2017 Consequences of disperser behaviour for seedling establishment of a mistletoe species. *Austral Ecology*.
- Amico, G. C., Vidal-Russell, R. & Nickrent, D. L. 2007 Phylogenetic relationships and ecological speciation in the mistletoe *Tristerix* (Loranthaceae): the influence of pollinators, dispersers, and hosts. *American Journal of Botany* **94**, 558-567.
- Asbeda, C. A., Grigera, D. & Reca, A. 1994 Conservación de la fauna de tetrapodos: II Estado de conservación de los mamíferos del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi. *Mastozoología Neotropical* **1**, 29-44.
- Aukema, J. E. 2004 Distribution and dispersal of desert mistletoe is scale dependent, hierarchically nested. *Ecography* **27**, 137-144.
- Bailey, D. W., Gross, J. E., Laca, E. A., Rittenhouse, L. R., Coughenour, M. B., Swift, D. M. & Sims, P. L. 1996 Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* **49**, 386-400.

Bibliografía



- Balalaušien, L., Vitkauskas, V. & Podanas, S. 2015 Indoor small mammals in Lithuania: some morphometrical, body condition, and reproductive characteristics. *Zoology and Ecology* **25**, 305-313.
- Baldwin, J. W. & Whitehead, S. R. 2014 Fruit secondary compounds mediate the retention time of seeds in the guts of Neotropical fruit bats. *Oecologia* **177**, 453-466.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007 Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38**, 567-593.
- Beckage, B. & Clark, J. S. 2003 Seedling survival and growth of three forest tree species: the role of spatial heterogeneity. *Ecology* **84**, 1849-1861.
- Bissonette, J. A. 1997 Scale-sensitive ecological properties: historical context, current meaning. In *Wildlife and Landscape Ecology*, pp. 3-31: Springer.
- Block, W. M. & Brennan, L. A. 1993 The habitat concept in ornithology. In *Current ornithology*, pp. 35-91: Springer.
- Boinski, S. & Garber, P. A. 2000 *On the move: how and why animals travel in groups*: University of Chicago Press.
- Bond, W. J. 1994 Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 83-90.
- Bonvicino, C. R., Freitas, S. R., Dandrea, P. S. & Leite, L. L. 1997 Influence of bordering vegetation, width, and state of conservation of gallery forest on the presence of small mammals. *Contribuisao ao conhecimento ecologico do Cerrado. Brasalia, Universidade de Brasalia*, 164-167.
- Boonstra, R. & Craine, I. T. M. 1986 Natal nest location and small mammal tracking with a spool and line technique. *Canadian Journal of Zoology* **64**, 1034-1036.
- Bovet, P. & Benhamou, S. 1991 Optimal sinuosity in central place foraging movements. *Animal Behaviour* **42**, 57-62.
- Bowman, J., Jaeger, J. A. G. & Fahrig, L. 2002 Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* **83**, 2049-2055.
- Boyce, M. S., Mao, J. S., Merrill, E. H., Fortin, D., Turner, M. G., Fryxell, J. & Turchin, P. 2003 Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. *Ecoscience* **10**, 421-431.
- Bozinovic, F., Ruiz, G. & Rosenmann, M. 2004 Energetics and torpor of a South American living fossils •, the microbiotheriid *Dromiciops gliroides*. *Journal of Comparative Physiology B* **174**, 293-297.
- Bravo, S. P. 2008 Seed Dispersal and Ingestion of Insects • Infested Seeds by Black Howler Monkeys in Flooded Forests of the Parana River, Argentina. *Biotropica* **40**, 471-476.
- Bronstein, J. L. 2009 The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology* **97**, 1160-1170.
- Buteler, M., Stadler, T., Lopez García, G. P., Lassa, M. S., Trombotto Liaudat, D., D'Adamo, P. & Fernandez-Arhe, V. 2011 Propiedades insecticidas de la ceniza del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle y su posible impacto ambiental: Insecticidal properties of ashes from the volcanic complex Puyehue-Caulle Range

Bibliografía



- and their possible environmental impact. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* **70**, 149-156.
- Cabrera, A. L. 1976 *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería: regiones fitogeográficas Argentinas*: Acme.
- Calzolari, G. 2013 Uso de micro-habitats por el D. gliroides (*Dromiciops gliroides*) y posibles consecuencias para la dinámica del *T. corymbosus* (*Tristerix corymbosus*). *Undergraduate thesis, Comahue National University, Bariloche, Argentina*.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Gittleman, J. L. & Purvis, A. 2006 Latent extinction risk and the future battlegrounds of mammal conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**, 4157-4161.
- Carlo, T., Aukema, J. E. & Morales, J. M. 2007 Plant-frugivore interactions as spatially explicit networks: integrating frugivore foraging with fruiting plant spatial patterns. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world*. Wallingford, UK: CAB International, 369-390.
- Carlo, T. A. & Aukema, J. E. 2005 Female directed dispersal and facilitation between a tropical mistletoe and a dioecious host. *Ecology* **86**, 3245-3251.
- Carlo, T. s. A. & Morales, J. M. 2008 Inequalities in fruit removal and seed dispersal: consequences of bird behaviour, neighbourhood density and landscape aggregation. *Journal of Ecology* **96**, 609-618.
- Celis-Diez, J. L., Hetz, J., Maran-Vial, P. A., Fuster, G., Necochea, P., Vasquez, R. A., Jaksic, F. M. & Armesto, J. J. 2012 Population abundance, natural history, and habitat use by the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* in rural Chiloé Island, Chile. *Journal of Mammalogy* **93**, 134-148.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R. & Parker, V. T. 2001 The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* **33**, 606-620.
- Coppeto, S. A., Kelt, D. A., Van Vuren, D. H., Wilson, J. A. & Bigelow, S. 2006 Habitat associations of small mammals at two spatial scales in the northern Sierra Nevada. *Journal of Mammalogy* **87**, 402-413.
- Cordeiro, N. J. & Howe, H. F. 2003 Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**, 14052-14056.
- Corriale, M. J. 2010 Uso y selección de hábitat del carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) a distintas escalas espacio-temporales en los Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina: Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Cortes, M. C. & Uriarte, M. 2013 Integrating frugivory and animal movement: a review of the evidence and implications for scaling seed dispersal. *Biological Reviews* **88**, 255-272.
- Cousens, R. D., Hill, J., French, K. & Bishop, I. D. 2010 Towards better prediction of seed dispersal by animals. *Functional ecology* **24**, 1163-1170.
- Crespin, L. & Lima, M. 2006 Supervivencia adulta y dinámica poblacional del lauchon orejudo *Phyllotis darwini* en Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* **79**, 295-308.

Bibliografia



- Cunha, A. A. & Vieira, M. V. 2002 Support diameter, incline, and vertical movements of four didelphid marsupials in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Zoology* **258**, 419-426.
- Cunha, A. A. & Vieira, M. V. 2005 Age, season, and arboreal movements of the opossum *Didelphis aurita* in an Atlantic rain forest of Brazil. *Acta Theriologica* **50**, 551-560.
- Chambers, J. C., Vander Wall, S. B. & Schupp, E. W. 1999 Seed and seedling ecology of pinon and juniper species in the pygmy woodlands of western North America. *The Botanical Review* **65**, 1-38.
- Chapman, C. A. 1989 Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, 148-154.
- Charles-Dominique, P., Atramentowicz, M., Charles-Dominique, M., Gerard, H., Hladik, A., Hladik, C. M. & Pravost, M.-F. 1981 Les mammiferes frugivores arboricoles nocturnes d'une foret guyanaise: inter-relations plantes-animaux.
- de Buen, L. L., Ornelas, J. F. & Garcia • Franco, J. G. 2002 Mistletoe infection of trees located at fragmented forest edges in the cloud forests of Central Veracruz, Mexico. *Forest Ecology and Management* **164**, 293-302.
- Di Virgilio, A., Amico, G. C. & Morales, J. M. 2014 Behavioral traits of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* during *Tristerix corymbosus* fruiting season. *Journal of Mammalogy* **95**, 1189-1198.
- Diaz, G. B. & Ojeda, R. A. 2012 Libro rojo de mamíferos amenazados de la Argentina. *SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos)*, Mendoza, 1-106.
- Diffendorfer, J. E. 1998 Testing models of source-sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos*, 417-433.
- Dixo, M., Metzger, J. P., Morgante, J. o. S. & Zamudio, K. R. 2009 Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation* **142**, 1560-1569.
- Drai, D., Kafkafi, N., Benjamini, Y., Elmer, G. & Golani, I. 2001 Rats and mice share common ethologically relevant parameters of exploratory behavior. *Behavioural brain research* **125**, 133-140.
- Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R. h., Huot, J., Breton, L. & Jolicoeur, H. l. n. 2005 Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**, 619-628.
- Ehrlen, J. & Eriksson, O. 2000 Dispersal limitation and patch occupancy in forest herbs. *Ecology* **81**, 1667-1674.
- Eveleigh, E. S., McCann, K. S., McCarthy, P. C., Pollock, S. J., Lucarotti, C. J., Morin, B., McDougall, G. A., Strongman, D. B., Huber, J. T. & Umbanhowar, J. 2007 Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 16976-16981.
- Farwig, N. & Berens, D. G. 2012 Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology* **13**, 109-115.
- Figuerola, J., Charalambidou, I., Santamaria, L. & Green, A. J. 2010 Internal dispersal of seeds by waterfowl: effect of seed size on gut passage time and germination patterns. *Naturwissenschaften* **97**, 555-565.



- Finlayson, G. R., Vieira, E. M., Priddel, D., Wheeler, R., Bentley, J. & Dickman, C. R. 2008 Multi-scale patterns of habitat use by re-introduced mammals: a case study using medium-sized marsupials. *Biological Conservation* **141**, 320-331.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. 2007 Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography* **16**, 265-280.
- Flaherty, E. A., Ben-David, M. & Smith, W. P. 2010 Quadrupedal locomotor performance in two species of arboreal squirrels: predicting energy savings of gliding. *Journal of Comparative Physiology B* **180**, 1067-1078.
- Fonturbel, F. E., Candia, A. B. & Botto-Mahan, C. 2014 Nocturnal activity patterns of the *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*) in native and exotic habitats. *Journal of Mammalogy* **95**, 1199-1206.
- Fonturbel, F. E., Franco, M., Rodriguez-Cabal, M. A., Rivarola, M. D. & Amico, G. C. 2012 Ecological consistency across space: a synthesis of the ecological aspects of *Dromiciops gliroides* in Argentina and Chile. *Naturwissenschaften* **99**, 873-881.
- Fonturbel, F. E. & Jimenez, J. 2011 Environmental and ecological architects: Guidelines for the Chilean temperate rainforest management derived from the *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*) conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* **84**, 203-211.
- Fonturbel, F. E. & Jimenez, J. E. 2009 Underestimation of abundances of the *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*) due to a sampling artifact. *Journal of Mammalogy* **90**, 1357-1362.
- Fonturbel, F. E., Salazar, D. A. & Medel, R. 2017 Why mistletoes are more aggregated in disturbed forests? The role of differential host mortality. *Forest Ecology and Management* **394**, 13-19.
- Fonturbel, F. E., Silva-Rodriguez, E. A., Cardenas, N. H. & Jimenez, J. E. 2010 Spatial ecology of *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*) in a fragmented landscape of southern Chile. *Mammalian Biology-Zeitschrift fugetierkunde* **75**, 1-9.
- Fragoso, J. M. V. 1997 Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*, 519-529.
- Franco, M., Contreras, C., Cortes, P., Chappell, M. A., Soto-Gamboa, M. & Nespolo, R. F. 2012 Aerobic power, huddling and the efficiency of torpor in the South American marsupial, *Dromiciops gliroides*. *Biology open* **1**, 1178-1184.
- Franco, M., Contreras, C., Place, N. J., Bozinovic, F. & Nespolo, R. F. 2017 Leptin levels, seasonality and thermal acclimation in the Microbiotherid marsupial *Dromiciops gliroides*: Does photoperiod play a role? *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* **203**, 233-240.
- Franco, M., Quijano, A. & Soto-Gamboa, M. 2011 Communal nesting, activity patterns, and population characteristics in the near-threatened *D. gliroides*, *Dromiciops gliroides*. *Journal of Mammalogy* **92**, 994-1004.
- Fricke, E. C., Simon, M. J., Reagan, K. M., Levey, D. J., Riffell, J. A., Carlo, T. A. & Tewksbury, J. J. 2013 When condition trumps location: seed consumption by fruits • eating birds removes pathogens and predator attractants. *Ecology Letters* **16**, 1031-1036.

Bibliografía



- Gaitan, J. J., Lopez, C. R. & Bran, D. E. 2011 Vegetation composition and its relationship with the environment in mallines of north Patagonia, Argentina. *Wetlands ecology and management* **19**, 121-130.
- Ganesh, T. & Davidar, P. 2001 Dispersal modes of tree species in the wet forests of southern Western Ghats. *Current Science*, 394-399.
- García, D., Rodríguez • Cabal, M. A. & Amico, G. C. 2009 Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. *Journal of Ecology* **97**, 217-229.
- García, D., Rodríguez • Cabal, M. A. & Amico, G. C. 2009 Seed dispersal by a frugivorous marsupial shapes the spatial scale of a mistletoe population. *Journal of Ecology* **97**, 217-229.
- Gardner, B., Royle, J. A. & Wegan, M. T. 2009 Hierarchical models for estimating density from DNA mark-recapture studies. *Ecology* **90**, 1106-1115.
- Geiser, F. 1994 Hibernation and daily torpor in marsupials-a review. *Australian Journal of Zoology* **42**, 1-16.
- Geiser, F. 2004 Metabolic rate and body temperature reduction during hibernation and daily torpor. *Annu. Rev. Physiol.* **66**, 239-274.
- Geiser, F. & Broome, L. S. 1993 The effect of temperature on the pattern of torpor in a marsupial hibernator. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* **163**, 133-137.
- Geiser, F. & Stawski, C. 2011 Hibernation and torpor in tropical and subtropical bats in relation to energetics, extinctions, and the evolution of endothermy. *Integrative and comparative biology* **51**, 337-348.
- Gentile, R., Finotti, R., Rademaker, V. & Cerqueira, R. 2004 Population dynamics of four marsupials and its relation to resource production in the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Mammalia* **68**, 109-119.
- Gerardo, N. M., Mueller, U. G., Price, S. L. & Currie, C. R. 2004 Exploiting a mutualism: parasite specialization on cultivars within the fungus growing ant symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**, 1791-1798.
- Giombini, M. I., Bravo, S. P. & Martínez, M. F. 2009 Seed Dispersal of the Palm *Syagrus romanzoffiana* by Tapirs in the Semi deciduous Atlantic Forest of Argentina. *Biotropica* **41**, 408-413.
- Godfrey, G. K. 1968 Body temperatures and torpor in *Sminthopsis crassicaudata* and *S. larapinta* (Marsupialia Dasyuridae). *Journal of Zoology* **156**, 499-511.
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R. & Mysterud, A. 2009 Temporal scales, trade offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* **90**, 699-710.
- Gonzalez, M. E. & Donoso, C. 1999 Producción de semillas y hojarasca en *Chusquea quila* (Poaceae: Bambusoideae), posterior a su floración sincrónica en la zona centro-sur de Chile. *Revista Chilena Historia Natural (Chile)* **72**, 169-180.
- Gould, L., Sussman, R. W. & Sauther, M. L. 1999 Natural disasters and primate populations: the effects of a 2-year drought on a naturally occurring population of ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) in southwestern Madagascar. *International Journal of Primatology* **20**, 69-84.

Bibliografía



- Green, A. K., Ward, D. & Griffiths, M. E. 2009 Directed dispersal of mistletoe (*Plicosepalus acaciae*) by Yellow-vented Bulbuls (*Pycnonotus xanthopygos*). *Journal of Ornithology* **150**, 167-173.
- Gurovich, Y., Stannard, H. J. & Old, J. M. 2015 The presence of the marsupial *Dromiciops gliroides* in Parque Nacional Los Alerces, Chubut, Southern Argentina, after the synchronous maturation and flowering of native bamboo and subsequent rodent irruption. *Revista Chilena de Historia Natural* **88**, 17.
- Hampe, A. 2008 Fruit tracking, frugivore satiation, and their consequences for seed dispersal. *Oecologia* **156**, 137-145.
- Hanski, I. 1999 Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 209-219.
- Haythornthwaite, A. S. & Dickman, C. R. 2006 Distribution, abundance, and individual strategies: a multi • scale analysis of dasyurid marsupials in arid central Australia. *Ecography* **29**, 285-300.
- Herrera, C. M. 1985 Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 132-141.
- Herrera, C. M. 2002 Seed dispersal by vertebrates. *Plant animal interactions: an evolutionary approach*, 185-208.
- Herrera, C. M., Jordano, P., Guitián, J. & Traveset, A. 1998 Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* **152**, 576-594.
- Herrera, C. M., Jordano, P., Lopez-Soria, L. & Amat, J. A. 1994 Recruitment of a mast fruiting, bird • dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological monographs* **64**, 315-344.
- Hershkovitz, P. 1992 Ankle bones: the Chilean opossum *Dromiciops gliroides* Thomas, and marsupial phylogeny. *Bonner Zoologische Beiträge* **43**, 000-000.
- Hershkovitz, P. 1999 *Dromiciops gliroides* Thomas, 1894, Last of the Microbiotheria(Marsupialia), with a Review of the Family Microbiotheriidae. *Fieldiana. Zoology*, 1-60.
- Higgins, S. I., Nathan, R. & Cain, M. L. 2003 Are long • distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* **84**, 1945-1956.
- Holbrook, K. M. & Smith, T. B. 2000 Seed dispersal and movement patterns in two species of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia* **125**, 249-257.
- Holz, A. 2012 Floraciones de bambues en Chile y Argentina: actual floración masiva del colihue, historia natural y riesgos asociados. *Bosque Nativo* **50**, 40-46.
- Hoshizaki, K., Suzuki, W. & Nakashizuka, T. 1999 Evaluation of secondary dispersal in a large-seeded tree *Aesculus turbinata*: a test of directed dispersal. *Plant Ecology* **144**, 167-176.
- Howe, H. F. & Miriti, M. N. 2004 When seed dispersal matters. *AIBS Bulletin* **54**, 651-660.
- Howe, H. F. & Smallwood, J. 1982 Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics* **13**, 201-228.

Bibliografía



- Hurtt, G. C. & Pacala, S. W. 1995 The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants. *Journal of theoretical biology* **176**, 1-12.
- Iucn, U.-W. 2010 The world database on protected areas (WDPA). *Annual Release*, 1-9.
- Jackson, R. M., Roe, J. D., Wangchuk, R. & Hunter, D. O. 2006 Estimating snow leopard population abundance using photography and capture recapture techniques. *Wildlife Society Bulletin* **34**, 772-781.
- Jaksic, F. M. & Lima, M. 2003 Myths and facts on ratadas: Bamboo blooms, rainfall peaks and rodent outbreaks in South America. *Austral Ecology* **28**, 237-251.
- Janzen, D. H. 1971 Seed predation by animals. *Annual review of ecology and systematics* **2**, 465-492.
- Jimenez, J. & Rageot, R. 1979 Notas sobre la biología del D. gliroides (*Dromiciops australis* Philippi 1893). *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betin* **12**, 83-88.
- Johnson, D. H. 1980 The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65-71.
- Jones, K. E., Barlow, K. E., Vaughan, N., Rodriguez • Duran, A. & Gannon, M. R. 2001 Short term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto Rico. *Animal Conservation* **4**, 59-66.
- Jordano, P. 1989 Pre-dispersal biology of *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae): cumulative effects on seed removal by birds. *Oikos* **55**, D386.
- Jordano, P. 2017 What is long • distance dispersal? And a taxonomy of dispersal events. *Journal of Ecology* **105**, 75-84.
- Jordano, P. & Herrera, C. M. 1995 Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience* **2**, 230-237.
- Karels, T. J. & Boonstra, R. 1999 The impact of predation on burrow use by Arctic ground squirrels in the boreal forest. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **266**, 2117-2123.
- Kartner, G., Rojas, A. D. & Geiser, F. 2004 Thermal biology, torpor use and activity patterns of a small diurnal marsupial from a tropical desert: sexual differences. *Journal of Comparative Physiology B* **180**, 869-876.
- Kelt, D. A. & Martinez, D. R. 1989 Notes on distribution and ecology of two marsupials endemic to the Valdivian forests of southern South America. *Journal of Mammalogy* **70**, 220-224.
- Koprowski, J. L. 2005 The response of tree squirrels to fragmentation: a review and synthesis. *Animal Conservation* **8**, 369-376.
- Krausman, P. R. 1999 Some basic principles of habitat use. *Grazing behavior of livestock and wildlife* **70**, 85-90.
- Kwit, C., Levey, D. J. & Greenberg, C. H. 2004 Contagious seed dispersal beneath heterospecific fruiting trees and its consequences. *Oikos* **107**, 303-308.
- Ladley, J. J. & Kelly, D. 1996 Dispersal, germination and survival of New Zealand mistletoes (Loranthaceae): dependence on birds. *New Zealand Journal of Ecology*, 69-79.

Bibliografía



- Lancaster, M. L., Taylor, A. C., Cooper, S. J. B. & Carthew, S. M. 2011 Limited ecological connectivity of an arboreal marsupial across a forest/plantation landscape despite apparent resilience to fragmentation. *Molecular Ecology* **20**, 2258-2271.
- Larsen, A. L., Homyack, J. A., Wigley, T. B., Miller, D. A. & Kalcounis-Rueppell, M. C. 2016 Effects of habitat modification on cotton rat population dynamics and rodent community structure. *Forest Ecology and Management* **376**, 238-246.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. 1992 Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological monographs* **62**, 67-118.
- Leiner, N. O., Dickman, C. R. & Silva, W. R. 2010 Multiscale habitat selection by slender opossums (*Marmosops* spp.) in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Mammalogy* **91**, 561-565.
- Levey, D. J. 1986 Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. *Frugivores and seed dispersal*, 147-158.
- Levey, D. J. 1987 Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist* **129**, 471-485.
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. & Chave, J. r. m. 2003 The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 575-604.
- Levine, J. M. & Murrell, D. J. 2003 The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**, 549-574.
- Lima, M., Stenseth, N. C., Leirs, H. & Jaksic, F. M. 2003 Population dynamics of small mammals in semi-arid regions: a comparative study of demographic variability in two rodent species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **270**, 1997-2007.
- Lima, S. L. & Zollner, P. A. 1996 Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends in Ecology & Evolution* **11**, 131-135.
- Lindstedt, S. L., Miller, B. J. & Buskirk, S. W. 1986 Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* **67**, 413-418.
- Lobos, G., Charrier, A., Carrasco, G. & Palma, R. E. 2005 Presence of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) in the deciduous forests of central Chile. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Tierkunde* **70**, 376-380.
- Long, A. K., Bailey, K., Greene, D. U., Tye, C., Parr, C., Lepage, H. K., Gielow, K. H., Monadjem, A. & McCleery, R. A. 2013 Multiscale habitat selection of *Mus minutoides* in the Lowveld of Swaziland. *African Journal of Ecology* **51**, 493-500.
- Lord, J. M. 2004 Frugivore gape size and the evolution of fruit size and shape in southern hemisphere floras. *Austral Ecology* **29**, 430-436.
- Mack, A. L. 1993 The sizes of vertebrate-dispersed fruits: a neotropical-paleotropical comparison. *The American Naturalist* **142**, 840-856.
- Marescot, L., Forrester, T. D., Casady, D. S. & Wittmer, H. U. 2015 Using multistate capture mark recapture models to quantify effects of predation on age-specific survival and population growth in black-tailed deer. *Population Ecology* **57**, 185-197.
- Marshall, L. G. 1978 *Dromiciops australis*. *Mammalian Species*, 1-5.

Bibliografía



- Martin, G. M. 2010 Geographic distribution and historical occurrence of *Dromiciops gliroides* Thomas (Metatheria: Microbiotheria). *Journal of Mammalogy* **91**, 1025-1035.
- Martin, K. J. & McComb, W. C. 2002 Small mammal habitat associations at patch and landscape scales in Oregon. *Forest Science* **48**, 255-264.
- Martin, T. E., Muller, A. P., Merino, S. & Clobert, J. 2001 Does clutch size evolve in response to parasites and immunocompetence? *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**, 2071-2076.
- Masciocchi, M., Pereira, A. J., Lantschner, M. V. & Corley, J. C. 2013 Of volcanoes and insects: the impact of the Puyehue Cordon Caulle ash fall on populations of invasive social wasps, *Vespula* spp. *Ecological research* **28**, 199-205.
- Mathiasen, R. L., Nickrent, D. L., Shaw, D. C. & Watson, D. M. 2008 Mistletoes: pathology, systematics, ecology, and management. *Plant disease* **92**, 988-1006.
- Mermoz, M. & Martin, C. 1986 Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapi (ed. D. R. P. Secretaria de Ciencias y Técnica de la Nación), vol. 22 (ed. A. Bariloche).
- Meserve, P. L., Lang, B. K. & Patterson, B. D. 1988 Trophic relationships of small mammals in a Chilean temperate rainforest. *Journal of Mammalogy* **69**, 721-730.
- Miller, S. E. 1994 Dispersal of plant pests into the Virgin Islands. *Florida Entomologist* **77**, 520.
- Mills, J. N., Ksiazek, T. G., Ellis, B. A., Rollin, P. E., Nichol, S. T., Yates, T. L., Gannon, W. L., Levy, C. E., Engelthaler, D. M. & Davis, T. 1997 Patterns of association with host and habitat: antibody reactive with Sin Nombre virus in small mammals in the major biotic communities of the southwestern United States. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **56**, 273-284.
- Moermond, T. C. & Denslow, J. S. 1985 Neotropical avian frugivores: patterns of behavior, morphology, and nutrition, with consequences for fruit selection. *Ornithological Monographs*, 865-897.
- Mora, J. P. & Soto-Gamboa, M. 2011 Legítima dispersión de semillas *Ugni molinae* Turcz.(Myrtaceae), por *D. gliroides*, *Dromiciops gliroides*. *Gayana. Botánica* **68**, 309-312.
- Morales, J. M. & Carlo, T. A. 2006 The effects of plant distribution and frugivore density on the scale and shape of dispersal kernels. *Ecology* **87**, 1489-1496.
- Morales, J. M. & Ellner, S. P. 2002 Scaling up animal movements in heterogeneous landscapes: the importance of behavior. *Ecology* **83**, 2240-2247.
- Morales, J. M., Fortin, D., Frair, J. L. & Merrill, E. H. 2005 Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* **20**, 301-316.
- Morales, J. M., Haydon, D. T., Frair, J., Holsinger, K. E. & Fryxell, J. M. 2004 Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology* **85**, 2436-2445.
- Morales, J. M., Moorcroft, P. R., Matthiopoulos, J., Frair, J. L., Kie, J. G., Powell, R. A., Merrill, E. H. & Haydon, D. T. 2010 Building the bridge between animal movement

Bibliografía



- and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**, 2289-2301.
- Morales, J. M., Rivarola, M. D., Amico, G. & Carlo, T. A. 2012 Neighborhood effects on seed dispersal by frugivores: testing theory with a mistletoe marsupial system in Patagonia. *Ecology* **93**, 741-748.
- Morris, D. W. 1987 Ecological scale and habitat use. *Ecology* **68**, 362-369.
- Morris, D. W. 2003 Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**, 1-13.
- Morrone, J. J. 2015 Biogeographical regionalisation of the Andean region. *Zootaxa* **3936**, 207-236.
- Moura, M. C., Caparelli, A. C., Freitas, S. R., & Vieira, M. V. 2005 Scale-dependent habitat selection in three didelphid marsupials using the spool-and-line technique in the Atlantic forest of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **21**, 337-342.
- Muñoz-Pedreras, A., Lang, B. K., Bretos, M. & Meserve, P. L. 2005 Reproduccion y desarrollo de *Dromiciops gliroides* (Marsupialia: Microbiotheriidae) en el bosque templado humedo del sur de Chile. *Gayana (Concepcion)* **69**, 225-233.
- Murphy, S. R., Reid, N., Yan, Z. & Venables, W. N. 1993 Differential passage time of mistletoe fruits through the gut of honeyeaters and flowerpeckers: effects on seedling establishment. *Oecologia* **93**, 171-176.
- Murray, K. G. 1988 Avian Seed Dispersal of Three Neotropical Gap • Dependent Plants. *Ecological monographs* **58**, 271-298.
- Murray, K. G., Russell, S., Picone, C. M., Winnett-Murray, K., Sherwood, W. & Kuhlmann, M. L. 1994 Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* **75**, 989-994.
- Nathan, R. 2006 Long-distance dispersal of plants. *Science* **313**, 786-788.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. 2000 Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* **15**, 278-285.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A. & Tsoar, A. 2008 Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 638-647.
- Nespolo, R. F., Verdugo, C., Cortes, P. A. & Bacigalupe, L. D. 2010 Bioenergetics of torpor in the Microbiotherid marsupial, *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*): the role of temperature and food availability. *Journal of Comparative Physiology B* **180**, 767-773.
- Ness, J. H., Morris, W. F. & Bronstein, J. L. 2006 Integrating quality and quantity of mutualistic service to contrast ant species protecting *Ferocactus wislizeni*. *Ecology* **87**, 912-921.
- Norconk, M. A. & Kinzey, W. G. 1994 Challenge of neotropical frugivory: travel patterns of spider monkeys and bearded sakis. *American Journal of Primatology* **34**, 171-183.
- Norton, D. A. & Carpenter, M. A. 1998 Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology & Evolution* **13**, 101-105.

Bibliografía



- Norton, D. A. & Reid, N. 1997 Lessons in ecosystem management from management of threatened and pest loranthaceous mistletoes in New Zealand and Australia. *Conservation biology* **11**, 759-769.
- Nuttle, T. & Haefner, J. W. 2007 Design and validation of a spatially explicit simulation model for bottomland hardwood forests. *Ecological modelling* **200**, 20-32.
- Ogaya, R. & Peñuelas, J. 2007 Tree growth, mortality, and above-ground biomass accumulation in a holm oak forest under a five-year experimental field drought. *Plant Ecology* **189**, 291-299.
- Oleksy, R., Racey, P. A. & Jones, G. 2015 High-resolution GPS tracking reveals habitat selection and the potential for long-distance seed dispersal by Madagascan flying foxes *Pteropus rufus*. *Global Ecology and Conservation* **3**, 678-692.
- Oli, M. K. & Dobson, F. S. 2003 The relative importance of life-history variables to population growth rate in mammals: Coles prediction revisited. *The American Naturalist* **161**, 422-440.
- Oliveira-Santos, L. G. R., Tortato, M. A. & Graipel, M. c. E. 2008 Activity pattern of Atlantic Forest small arboreal mammals as revealed by camera traps. *Journal of Tropical Ecology* **24**, 563-567.
- 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.
- Ouborg, N. J., Piquot, Y. & Van Groenendael, J. M. 1999 Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology* **87**, 551-568.
- Ovaskainen, O. 2004 Habitat specific movement parameters estimated using mark recapture data and a diffusion model. *Ecology* **85**, 242-257.
- Palma, R. E. & Spotorno, A. E. 1999 Molecular systematics of marsupials based on the rRNA 12S mitochondrial gene: the phylogeny of Didelphimorphia and of the living fossil microbiotheriid *Dromiciops gliroides* Thomas. *Molecular phylogenetics and evolution* **13**, 525-535.
- Palmer, T. M., Doak, D. F., Stanton, M. L., Bronstein, J. L., Kiers, E. T., Young, T. P., Goheen, J. R. & Pringle, R. M. 2009 Synergy of multiple partners, including freeloaders, increases host fitness in a multispecies mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**, 17234-17239.
- Parmenter, R. R., Yates, T. L., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Dunnum, J. L., Franklin, A. B., Friggens, M. T., Lubow, B. C., Miller, M. & Olson, G. S. 2003 Small-mammal density estimation: a field comparison of grid-based vs. web-based density estimators. *Ecological monographs* **73**, 1-26.
- Patterson, B. D., Meserve, P. L. & Lang, B. K. 1990 Quantitative habitat associations of small mammals along an elevational transect in temperate rainforests of Chile. *Journal of Mammalogy* **71**, 620-633.
- Pearson, O. P. 1983 Characteristics of a mammalian fauna from forests in Patagonia, southern Argentina. *Journal of Mammalogy* **64**, 476-492.
- Pedlar, J. H., Fahrig, L. & Merriam, H. G. 1997 Raccoon habitat use at 2 spatial scales. *The Journal of Wildlife Management*, 102-112.

Bibliografía



- Peig, J. & Green, A. J. 2009 New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* **118**, 1883-1891.
- Pizzuto, T. A., Finlayson, G. R., Crowther, M. S. & Dickman, C. R. 2007 Microhabitat use by the brush-tailed bettong (*Bettongia penicillata*) and burrowing bettong (*B. lesueur*) in semiarid New South Wales: implications for reintroduction programs. *Wildlife Research* **34**, 271-279.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K. & Vines, K. 2006 CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R news* **6**, 7-11.
- Pollock, K. H. 1982 A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *The Journal of Wildlife Management* **46**, 752-757.
- Post, E., Peterson, R. O., Stenseth, N. C. & McLaren, B. E. 1999 Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* **401**, 905.
- Previtali, M. A., Lima, M., Meserve, P. L., Kelt, D. A. & Gutierrez, J. R. 2009 Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. *Ecology* **90**, 1996-2006.
- Pulliam, H. R. 1988 Sources, sinks, and population regulation. *American naturalist*, 652-661.
- Rabenold, K. N. & Bromer, W. R. 1989 Plant communities as animal habitats: effects of primary resources on the distribution and abundance of animals. *Plant Animal Interactions*, 291-353.
- Ramos-Fernandez, G., Mateos, J. L., Miramontes, O., Cocho, G., Larralde, H. & Ayala-Orozco, B. 2004 Levy walk patterns in the foraging movements of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **55**, 223-230.
- Rawsthorne, J., Watson, D. M. & Roshier, D. A. 2012 The restricted seed rain of a mistletoe specialist. *Journal of avian biology* **43**, 9-14.
- Razafindratsima, O. H., Jones, T. A. & Dunham, A. E. 2014 Patterns of movement and seed dispersal by three lemur species. *American Journal of Primatology* **76**, 84-96.
- Reid, N. 1991 Coevolution of mistletoes and frugivorous birds? *Austral Ecology* **16**, 457-469.
- Reid, N., Stafford Smith, M. & Yan, Z. 1995 Ecology and population biology of mistletoes. *Forest canopies*, 285-310.
- Rodriguez-Cabal, M. A., Aizen, M. A. & Novaro, A. J. 2007 Habitat fragmentation disrupts a plant-disperser mutualism in the temperate forest of South America. *Biological Conservation* **139**, 195-202.
- Rodriguez-Cabal, M. A., Amico, G. C., Novaro, A. J. & Aizen, M. A. 2008 Population characteristics of *Dromiciops gliroides* (Philippi, 1893), an endemic marsupial of the temperate forest of Patagonia. *Mammalian Biology-Zeitschrift fugetierkunde* **73**, 74-76.
- Rodriguez-Cabal, M. A., Barrios-Garcia, M. N., Amico, G. C., Aizen, M. A. & Sanders, N. J. 2013 Node-by-node disassembly of a mutualistic interaction web driven by species introductions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 16503-16507.

Bibliografía



- Rodriguez-Cabal, M. A. & Branch, L. C. 2011 Influence of habitat factors on the distribution and abundance of a marsupial seed disperser. *Journal of Mammalogy* **92**, 1245-1252.
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D. & Meek, P. 2013 " Which camera trap type and how many do I need?" A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* **24**, 148-156.
- Roxburgh, L. 2007 The effect of gut processing on the quality of mistletoe seed dispersal. *Journal of Tropical Ecology* **23**, 377-380.
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R. & Gardner, B. 2013 *Spatial capture-recapture*: Academic Press.
- Royle, J. A. & Kery, M. 2007 A Bayesian state-space formulation of dynamic occupancy models. *Ecology* **88**, 1813-1823.
- Russo, S. E. & Augspurger, C. K. 2004 Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* **7**, 1058-1067.
- Russo, S. E., Portnoy, S. & Augspurger, C. K. 2006 Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology* **87**, 3160-3174.
- Saavedra, B. & Simonetti, J. A. 2001 New records of *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria: Microbiotheriidae) and *Geoxus valdivianus* (Rodentia: Muridae) in central Chile: their implications for biogeography and conservation. *Mammalia* **65**, 96-100.
- Sage, R. D., Pearson, O. P., Sanguinetti, J., & Pearson, A. K. 2007. Ratada 2001: A rodent outbreak following the flowering of bamboo (*chusquea culeou*) in southwestern Argentina. *The quintessential naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson*, 134, 177.
- Salazar, D. A. & Fonturbel, F. E. 2016 Beyond habitat structure: Landscape heterogeneity explains the *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*) occurrence and behavior at habitats dominated by exotic trees. *Integrative zoology* **11**, 413-421.
- Samuels, I. A. & Levey, D. J. 2005 Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional ecology* **19**, 365-368.
- Saracco, J. F., Collazo, J. A., Groom, M. J. & Carlo, T. s. A. 2005 Crop size and fruit neighborhood effects on bird visitation to fruiting *Schefflera morototoni* trees in Puerto Rico. *Biotropica* **37**, 81-87.
- Sasal, Y. & Morales, J. M. 2013 Linking frugivore behavior to plant population dynamics. *Oikos* **122**, 95-103.
- Schliehe-Diecks, S., Eberle, M. & Kappeler, P. M. 2012 Walk the line-dispersal movements of gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **66**, 1175-1185.
- Schupp, E. W. 1993 Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*, pp. 15-29: Springer.
- Schupp, E. W. & Fuentes, M. 1995 Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* **2**, 267-275.

Bibliografía



- Senft, R. L., Coughenour, M. B., Bailey, D. W., Rittenhouse, L. R., Sala, O. E. & Swift, D. M. 1987 Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *BioScience* **37**, 789-799.
- Sinclair, A. R. E., Pech, R. P., Dickman, C. R., Hik, D., Mahon, P. & Newsome, A. E. 1998 Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology* **12**, 564-575.
- Smouse, P. E., Focardi, S., Moorcroft, P. R., Kie, J. G., Forester, J. D. & Morales, J. M. 2010 Stochastic modelling of animal movement. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**, 2201-2211.
- Spiegel, O. & Nathan, R. 2007 Incorporating dispersal distance into the disperser effectiveness framework: frugivorous birds provide complementary dispersal to plants in a patchy environment. *Ecology Letters* **10**, 718-728.
- Spiegelhalter, D. J., Thomas, A., Best, N., Gilks, W. & Lunn, D. 1996 BUGS: Bayesian inference using Gibbs sampling. Version 0.5,(version ii) <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs> **19**.
- Spinks, A. C., Bennett, N. C. & Jarvis, J. U. M. 2000 A comparison of the ecology of two populations of the common mole-rat, *Cryptomys hottentotus hottentotus*: the effect of aridity on food, foraging and body mass. *Oecologia* **125**.
- Spotorno, A. E., Marin, J. C., Yavenes, M., Walker, L. I., Fernandez-Donoso, R., Pincheira, J., Berraos, M. S. & Palma, R. E. 1997 Chromosome divergences among American marsupials and the Australian affinities of the American *Dromiciops*. *Journal of Mammalian Evolution* **4**, 259-269.
- Stamps, J. 2001 Habitat selection by dispersers: integrating proximate and ultimate approaches.
- Stamps, J. A., Krishnan, V. V. & Reid, M. L. 2005 Search costs and habitat selection by dispersers. *Ecology* **86**, 510-518.
- Stenseth, N. C. & Mysterud, A. 2002 Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**, 13379-13381.
- Sturtz, S., Ligges, U. & Gelman, A. 2005 R2WinBUGS: a package for running WinBUGS from R. *Journal of Statistical software* **12**, 1-16.
- Swan, M., Galindez • Silva, C., Christie, F., York, A. & Di Stefano, J. 2016 Contrasting responses of small mammals to fire and topographic refugia. *Austral Ecology* **41**, 443-451.
- Symington, M. M. 1988 Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology* **15**, 45-67.
- R Development Core Team 2012 R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing.
- Tiffney, B. H. 2004 Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**, 1-29.
- Tilman, D. & Kareiva, P. M. 1997 *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*: Princeton University Press.

Bibliografía



- Tiribelli, F. 2014 Caracterización de la remoción de frutos del muerdago *Tristerix corymbosus* por parte del marsupial *Dromiciops gliroides*. *Undergraduate thesis, Comahue National University, Bariloche, Argentina.*
- Tiribelli, F., Amico, G. C., Sasal, Y. & Morales, J. M. 2017 The effect of spatial context and plant characteristics on fruit removal. *Acta Oecologica* **82**, 69-74.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G. & Richardson, D. M. 2005 The importance of long distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions* **11**, 173-181.
- Traveset, A. 1998 Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics* **1**, 151-190.
- Traveset, A., Heleno, R. & Nogales, M. 2013 The ecology of seed dispersal. *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities* **3**, 62-93.
- Traveset, A., Riera, N. & Mas, R. E. 2001 Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional ecology* **15**, 669-675.
- Traveset, A., Robertson, A. W. & Rodriguez-Perez, J. 2007 A review on the role of endozoochory in seed germination. *Seed dispersal: theory and its application in a changing world. CABI Publishing, Wallingford, UK*, 78-101.
- Traveset, A. & Verdu, M. 2002 A Meta-analysis of the Effect of Gut Treatment on Seed Germination. In *Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution, and conservation: CABI Pub.*
- Turchin, P. 1998 Quantitative Analysis of Movement: measuring and modeling population redistribution in plants and animals: Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- van Schaik, C. P. & Griffiths, M. 1996 Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica*, 105-112.
- Varela, O. & Bucher, E. H. 2006 Passage time, viability, and germination of seeds ingested by foxes. *Journal of Arid Environments* **67**, 566-578.
- Veblen, T. T. 1992 Regeneration dynamics. *Plant succession: Theory and prediction* **11**, 152-87.
- Veblen, T. T., Holz, A., Paritsis, J., Raffaele, E., Kitzberger, T. & Blackhall, M. 2011 Adapting to global environmental change in Patagonia: what role for disturbance ecology? *Austral Ecology* **36**, 891-903.
- Verdu, M. & Traveset, A. 2004 Bridging meta-analysis and the comparative method: a test of seed size effect on germination after frugivores gut passage. *Oecologia* **138**, 414-418.
- Vieira, M. V. 1997 Body size and form in two Neotropical marsupials, *Didelphis aurita* and *Philander opossum* (Marsupialia: Didelphidae). *Mammalia* **61**, 245-254.
- Voss, R. S. & Emmons, L. 1996 Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. Bulletin of the AMNH; no. 230.
- Wahaj, S. A., Levey, D. J., Sanders, A. K. & Cipollini, M. L. 1998 Control of gut retention time by secondary metabolites in ripe *Solanum* fruits. *Ecology* **79**, 2309-2319.
- Wang, B. C. & Smith, T. B. 2002 Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution* **17**, 379-386.

Bibliografía



- Wehncke, E. V., Hubbell, S. P., Foster, R. B. & Dalling, J. W. 2003 Seed dispersal patterns produced by white faced monkeys: implications for the dispersal limitation of neotropical tree species. *Journal of Ecology* **91**, 677-685.
- Wells, K., Pfeiffer, M., Lakim, M. B. & Kalko, E. K. V. 2006 Movement trajectories and habitat partitioning of small mammals in logged and unlogged rain forests on Borneo. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1212-1223.
- Wenny, D. G. 2001 Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* **3**, 37-50.
- Westcott, D. A., Bentrupperbaumer, J., Bradford, M. G. & McKeown, A. 2005 Incorporating patterns of disperser behaviour into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. *Oecologia* **146**, 57-67.
- Westcott, D. A. & Graham, D. L. 2000 Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* **122**, 249-257.
- Wiens, J. A. 1986 Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. *Community ecology. Harper and Row, New York*, 154-172.
- Wiens, J. A. 1989 Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* **3**, 385-397.
- Withers, P. C., Cooper, C. E. & Nespolo, R. F. 2012 Evaporative water loss, relative water economy and evaporative partitioning of a heterothermic marsupial, the *D. gliroides* (*Dromiciops gliroides*). *Journal of Experimental Biology* **215**, 2806-2813.
- Witter, M. S., Swaddle, J. P. & Cuthill, I. C. 1995 Periodic food availability and strategic regulation of body mass in the European starling, *Sturnus vulgaris*. *Functional ecology*, 568-574.
- Wongsriphuek, C., Dugger, B. D. & Bartuszevige, A. M. 2008 Dispersal of wetland plant seeds by mallards: influence of gut passage on recovery, retention, and germination. *Wetlands* **28**, 290-299.
- Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Calderon, O. & Hernandez, A. 2005 Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* **86**, 848-860.
- Zeller, K. A., McGarigal, K., Cushman, S. A., Beier, P., Vickers, T. W. & Boyce, W. M. 2015 Using step and path selection functions for estimating resistance to movement: pumas as a case study. *Landscape Ecology*, 1-17.
- Zipkin, E. F., Gardner, B., Gilbert, A. T., O'Connell, A. F., Royle, J. A. & Silverman, E. D. 2010 Distribution patterns of wintering sea ducks in relation to the North Atlantic Oscillation and local environmental characteristics. *Oecologia* **163**, 893-902.
- Zwolak, R. 2009 A meta-analysis of the effects of wildfire, clearcutting, and partial harvest on the abundance of North American small mammals. *Forest Ecology and Management* **258**, 539-545.
- Zwolak, R. 2017 How intraspecific variation in seed dispersing animals matters for plants. *Biological Reviews*.