

TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PEDECIBA ÁREA BIOLOGÍA, SUBÁREA ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN

**ROL DEL ÑANDÚ (*Rhea americana*) COMO DISPERSOR
DEL BUTIÁ (*Butia odorata*): PATRONES DE CONSUMO E
INCIDENCIA DE DEPREDADORES PREDISPERSIVOS**



Estudiante: Lic. Manuel Cruces

Tutora: Dra. Matilde Alfaro

Cotutor: Dr. Adrián Azpiroz

Departamento de Ecología y Gestión Ambiental, Centro Universitario
Regional del Este, Universidad de la República

Agosto 2026

TRIBUNAL EVALUADOR

Presidente

Dr. Alejandro Brazeiro

Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Vocales

Dra. Alexandra Cravino Mol

Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Dra. Verónica Quirici

Centro de Investigación para la Sustentabilidad, Facultad de Ciencias de la Vida, Universidad Andrés Bello

Agradecimientos

En primer lugar, agradecer a mi orientadora, Matilde Alfaro, que permitió que este trabajo sea posible a partir de sus ideas y me acompañó en todo el proceso de manera muy cercana para que lo pueda realizar de la mejor manera. En todo momento fue una prioridad suya que logre culminar este proceso y eso es algo valorable.

Luego agradecer a quien se unió como co-orientador de este trabajo, Adrián Azpiroz. Integrarse en el momento en que lo hizo, con un trabajo avanzado el cual no había ido procesando de a poco, sino que tuvo que hacerlo todo acumulado, no era una tarea sencilla, y su disposición siempre fue la de hacer todo lo posible para que termine la maestría lo antes posible.

Luego agradecer al tribunal, Alejandro Brazeiro, Alexandra Cravino y Verónica Quirici, ya que se comprometieron en profundidad con el tema, corrigiendo el trabajo con una búsqueda real de mejora. La versión final del mismo luce mucho más concisa y globalmente coherente gracias a sus aportes.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) y a la Comisión Académica de Posgrado (CAP) por la financiación otorgada, que hizo posible la realización de este proyecto.

A los demás integrantes del equipo palmar, Ignacio Lado y Matias Zarucki, con los que compartí y me ayudaron en las salidas de colocación de cámaras.

A Jenni, porque la vida sigue siendo cada día mejor gracias a su compañía. Siempre cree en mí y me alienta para seguir progresando en el mundo académico. Una vez más debo decir, este trabajo es en parte un logro suyo.

A la facción, que sigue siendo el lugar donde uno quiere estar para ser uno mismo.

A mis padres y hermanos, que, aunque hoy su rol sea otro que en el grado, el apoyo para conseguir mis metas siempre está, y si hoy culmino este paso es también gracias a ellos.

Tabla de contenido

1.	Resumen	6
2.	Abstract.....	7
3.	Introducción general	8
3.1.1	Interacciones biológicas: Endozoocoria	8
3.1.2	Interacciones biológicas: Depredación de semillas	9
3.1.3	Sistema de estudio: Los palmares de <i>Butia odorata</i>	10
3.2	Preguntas, hipótesis y objetivos.....	13
4.	Capítulo I Rol del ñandú como dispersor: patrones de consumo de frutos de <i>Butia odorata</i> en palmares con uso ganadero	14
4.1	Introducción.....	14
4.1.1	Dispersores de semillas	14
4.2	Preguntas, hipótesis y objetivos.....	17
4.3	Materiales y métodos.....	18
4.3.1	Área de estudio	18
4.3.2	Colecta de datos.....	18
4.3.3	Procesamiento y análisis de datos	21
4.4	Resultados.....	22
4.4.1	Período de fructificación	22
4.4.2	Registros de especies	23
4.4.3	Efecto de la fructificación sobre la frecuencia de registros.....	24
4.4.4	Interacción con el ganado	26
4.5	Discusión	28
4.6	Conclusiones.....	31
5.	Capítulo II Calidad de la dispersión de semillas en <i>Butia odorata</i> : efectos del tránsito digestivo sobre la germinación y los depredadores de semillas	32
5.1	Introducción.....	32
5.2	Preguntas, hipótesis y objetivos.....	36

5.3	Materiales y métodos.....	37
5.3.1	Diseño experimental y obtención de muestras	37
5.3.2	Preparación del experimento de germinación	37
5.3.3	Análisis de germinación	38
5.3.4	Evaluación de la infestación	39
5.3.5	Análisis estadístico de la infestación	39
5.4	Resultados.....	40
5.4.1	Germinación	40
5.4.2	Parasitismo de frutos	40
5.5	Discusión	43
5.6	Conclusiones.....	47
6.	Síntesis y conclusiones generales	48
7.	Referencias bibliográficas	50
8.	Anexo.....	61
9.	Material suplementario	66

1. Resumen

Los palmares de *Butia odorata* en el sureste de Uruguay presentan una baja regeneración natural asociada a múltiples factores, entre ellos la depredación de semillas por insectos y el impacto del ganado sobre las plántulas. En este contexto, el presente trabajo evalúa el rol del ñandú (*Rhea americana*) en la dispersión de semillas, considerando tanto la cantidad como la calidad del proceso de dispersión. Para ello, se combinaron dos enfoques complementarios: (i) el monitoreo mediante cámaras trampa en tres establecimientos ganaderos durante el período de fructificación, con el objetivo de analizar el rol del ñandú como consumidor y potencial dispersor de frutos de butiá, evaluando su frecuencia de ocurrencia en relación con la disponibilidad de frutos y la presencia de ganado, y (ii) un experimento de germinación, junto con un análisis de infestación, orientado a evaluar cómo el paso de las semillas por el tracto digestivo de los dispersores afecta su capacidad de germinación y la incidencia de insectos depredadores. Se registraron 44 especies de vertebrados en las inmediaciones de las palmeras, siendo el ganado el visitante más frecuente y el ñandú el principal consumidor entre las especies silvestres. Se detectó una asociación negativa significativa entre la presencia de ganado vacuno y la ocurrencia del ñandú, lo que sugiere una interferencia que limita su rol como dispersor. Por otro lado, se detectó una asociación positiva significativa con la presencia de ganado ovino. En cuanto a la calidad de la dispersión, el paso de los frutos por el tracto digestivo de los animales redujo significativamente la probabilidad de infestación por insectos en comparación con los frutos recolectados directamente de la planta. Aunque la germinación fue extremadamente baja, todos los eventos registrados ocurrieron en semillas que habían sido consumidas por animales, lo que sugiere un posible efecto positivo de la endozoocoria. En conjunto, estos resultados indican que los vertebrados frugívoros, y en particular el ñandú, no solo contribuyen al transporte de semillas, sino que también pueden mejorar su calidad al reducir la carga de insectos depredadores. Sin embargo, la alta presión ganadera no solo afecta directamente la supervivencia de plántulas y juveniles, sino que también reduce la ocurrencia de dispersores silvestres, comprometiendo la funcionalidad ecológica del sistema y la regeneración a largo plazo del palmar.

Palabras clave: Bruchinae, Curculionidae, Endozoocoria, Ganadería, Palmar.

2. Abstract

Palm groves of *Butia odorata* in southeastern Uruguay present low natural regeneration associated with multiple factors, among them seed predation by insects and the impact of livestock on seedlings. In this context, the present work evaluates the role of the greater rhea (*Rhea americana*) in seed dispersal, considering both the quantity and the quality of the dispersal process. To this end, two complementary approaches were combined: (i) monitoring with camera traps in three livestock establishments during the fruiting period, with the objective of analyzing the role of the rhea as a consumer and potential disperser of butia fruits, evaluating its frequency of occurrence in relation to fruit availability and livestock presence, and (ii) a germination experiment, together with an infestation analysis, aimed at evaluating how the passage of seeds through the digestive tract of dispersers affects their germination capacity and the incidence of insect predators. Forty-four vertebrate species were recorded in the vicinity of the palms, with livestock being the most frequent visitor and the rhea the main consumer among wild species. A significant negative association was detected between cattle presence and rhea occurrence, suggesting interference that limits its role as a disperser. On the other hand, a significant positive association was detected with sheep presence. Regarding dispersal quality, the passage of fruits through the digestive tract of animals significantly reduced the probability of insect infestation compared to fruits collected directly from the plant. Although germination was extremely low, all recorded events occurred in seeds that had been consumed by animals, suggesting a possible positive effect of endozoochory. Taken together, these results indicate that frugivorous vertebrates, and particularly the rhea, not only contribute to seed transport but may also improve seed quality by reducing the load of insect predators. However, high livestock pressure not only directly affects the survival of seedlings and juveniles, but also reduces the occurrence of wild dispersers, compromising the ecological functionality of the system and the long-term regeneration of the palm grove.

Keywords: Bruchinae, Curculionidae, Endozoochory, Livestock, Palm groves.

3. Introducción general

3.1.1 Interacciones biológicas: Endozoocoria

Dentro de las comunidades biológicas, las especies cumplen distintos roles e interactúan entre sí de diversas maneras (e.g. mutualismo, competencia) (Borthagaray et al., 2018; Bascompte y Jordano, 2007; Li et al., 2020). En particular, gran parte de las interacciones entre plantas y vertebrados involucran la ingesta de estructuras vegetales, lo que puede generar efectos contrastantes sobre el destino de las semillas (Howe y Smallwood, 1982; Jordano, 2013).

Entre estas interacciones, la frugivoría ocupa un lugar central. En aves y otros vertebrados, el consumo de frutos puede dar lugar a diferentes relaciones: desde depredación, cuando las semillas consumidas son destruidas, hasta relaciones comensalistas, cuando se consume la pulpa sin afectar la semilla, e incluso mutualistas, cuando los animales actúan como dispersores al ingerir los frutos y defecar las semillas intactas, proceso conocido como endozoocoria (Jordano & Schupp, 2000; Sekercioglu, 2006). En este último caso, la interacción resulta beneficiosa para ambas partes: las plantas logran la dispersión de sus semillas y los animales obtienen recursos alimenticios (Jordano, 2013). Este mecanismo constituye un proceso ecológico clave, ya que permite el transporte de semillas lejos de la planta madre, reduciendo la mortalidad denso-dependiente asociada a la competencia y a patógenos, y favoreciendo la colonización de nuevos sitios, incluso en localizaciones distantes o de difícil acceso (Howe y Smallwood, 1982).

La efectividad de la dispersión de semillas depende tanto de la cantidad de semillas transportadas como de la calidad del proceso, entendida como la probabilidad de que una semilla dispersada sobreviva y se establezca (Schupp et al., 2010). En este sentido, factores como el tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo y la distancia recorrida por los animales durante dicho período determinan las distancias de dispersión (Nathan y Muller-Landau, 2000), mientras que el paso por el tracto digestivo de los vertebrados puede favorecer la germinación (Fedriani y Wiegand, 2014; Jordano y

Schupp, 2000), por ejemplo mediante procesos de escarificación (Janzen et al., 1985). Sin embargo, el establecimiento final de las plántulas también depende de la disponibilidad de micrositios adecuados y de otros procesos que actúan sobre las semillas en distintas etapas de su ciclo de vida (Janzen et al., 1985). Conjuntamente, estos procesos influyen de manera determinante en la colonización de hábitats, la distribución de las especies y el flujo génico entre poblaciones (Crawley, 2000; Vander Wall, 2001).

En los sistemas naturales, el destino final de las semillas no depende de una única interacción, sino del balance entre múltiples procesos que ocurren antes y después de la dispersión. Mientras que los vertebrados frugívoros pueden favorecer el movimiento y potencial establecimiento de las semillas, otros organismos, como los insectos depredadores, pueden reducir su viabilidad. Asimismo, distintos consumidores de frutos pueden diferir en su efecto sobre las semillas, ya sea favoreciendo su dispersión, alterando su condición o modificando indirectamente su susceptibilidad a otros agentes bióticos. En este contexto, comprender el reclutamiento de las plantas requiere integrar tanto la identidad de los organismos que interactúan con los frutos como los efectos que estas interacciones tienen sobre las semillas (Jordano y Schupp, 2000; Nathan y Muller-Landau, 2000; Fedriani y Wiegand, 2014).

3.1.2 Interacciones biológicas: Depredación de semillas

La producción de semillas constituye una etapa crítica en la historia de vida de las plantas con flor, y los procesos que afectan a semillas y plántulas son fundamentales para comprender la dinámica de poblaciones y comunidades vegetales (Schupp, 1992). Entre estos procesos, la depredación de semillas puede tener un impacto significativo, reduciendo el número de semillas viables y afectando etapas posteriores como la dispersión, el establecimiento y el reclutamiento (Janzen, 1971).

La depredación puede ocurrir tanto antes como después de la dispersión, siendo los insectos uno de los principales grupos involucrados en la depredación predispersiva (Janzen, 1971; Zona y Henderson, 1989; Higaki, 2016). En estos casos, las hembras ovipositan sobre flores o frutos en desarrollo (Östergård et al., 2007), y tras la eclosión, las larvas consumen las semillas y posteriormente completan su ciclo de vida emergiendo del fruto (Crawley y Long, 1995; Higaki, 2016). De este modo, las semillas no sólo actúan como recurso alimenticio, sino también como refugio durante parte del ciclo de vida del insecto (Chen et al., 2025). En este sentido, la depredación previa a su dispersión reduce

el número de semillas viables (Leiva y Fernández-Alés, 2005; Espelta et al., 2009) y puede generar efectos en cascada sobre etapas posteriores, como la dispersión, el establecimiento de plántulas y el éxito de reclutamiento (Perea et al., 2012; Wang et al., 2021; Crawley & Long, 1995; Fukumoto & Kajimura, 2003).

Entre los principales insectos depredadores de semillas se destacan los escarabajos de la subfamilia Bruchinae y diversos curculiónidos (Anderson, 2002; Grenha et al., 2008). En el caso de los brúquidos, sus larvas se desarrollan dentro de las semillas, de las cuales se alimentan, consumiendo tejidos ricos en nutrientes y utilizando la semilla como refugio para completar su ciclo de vida (Bondar, 1936; Johnson, 1981; Johnson et al., 1995; Grenha et al., 2008). Estas especies pueden presentar distintos grados de especificidad con sus hospedadores, desde asociaciones generalistas hasta relaciones más estrechas a nivel de género o familia vegetal (Johnson, 1981). Por su parte, los curculiónidos incluyen numerosas especies cuyas larvas se desarrollan en estructuras reproductivas de las plantas, como frutos y semillas, a menudo en asociación con hospederos específicos tanto herbáceos como leñosos (Anderson, 2002).

La intensidad de esta interacción está influenciada por rasgos de la semilla, como su tamaño y contenido nutricional (Vander Wall, 2001). Los compuestos de reserva, esenciales para la germinación y el establecimiento de las plántulas, representan al mismo tiempo un recurso de alta calidad para numerosos insectos, generando un potencial conflicto entre la inversión en reclutamiento y la susceptibilidad a la depredación (Sallabanks & Courtney, 1992). De este modo, el éxito reproductivo de las plantas depende del balance entre los beneficios asociados a la dispersión y los costos derivados de la depredación de semillas.

3.1.3 Sistema de estudio: Los palmares de *Butia odorata*

La palmera butiá (*Butia odorata*) es una especie endémica del sudeste de Uruguay y el sur de Brasil (Rivas, 2005), que se destaca por formar palmares con estructura de sabana, donde predomina un estrato herbáceo de pastizales anegadizos, constituyendo un ecosistema único a nivel mundial (Rivas et al., 2017). En Uruguay, las mayores concentraciones de butiá se encuentran en el departamento de Rocha, con aproximadamente 70.000 hectáreas registradas en el año 2005 (Rivas, 2005). Estos palmares forman parte de la Reserva de la Biosfera “Bañados del Este” y poseen un alto valor paisajístico y cultural, siendo además fuente de ingresos para pobladores locales

mediante la comercialización de productos derivados del fruto (Barilani, 2002; Dabezies, 2018; Dabezies, 2019).

A pesar de su protección legal bajo la Ley Forestal N°15.939 (Ley Forestal N° 15.939, art. 25, 1987) que prohíbe su tala o cualquier otra operación que atente contra su sobrevivencia, este ecosistema presenta serios problemas de conservación (Barilani, 2002; Rivas, 2005; Rivas et al., 2017). Se encuentra fuertemente amenazado en toda su distribución, principalmente debido al sobrepastoreo por ganado, que limita el reclutamiento de nuevos individuos al afectar procesos como la dispersión, germinación y establecimiento (Chebataroff, 1960; Del Puerto, 1969; Del Puerto, 1987; Delfino, 1992; Rivas, 2005; Rivas et al., 2017). Como consecuencia, se observa una estructura poblacional envejecida, con individuos que pueden alcanzar entre 200 y 300 años, y una escasa regeneración natural, lo que compromete la persistencia del ecosistema (Barilani 2002; Rivas et al. 2017).

Existe información limitada sobre los agentes dispersores de los frutos de butiá. Entre los principales dispersores reportados se encuentra el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) (Alonso et al., 1995; San Martin et al., 1996; Rodríguez-Mazzini, 2000; Molina Espinosa, 2001), cuyo rol ha sido evaluado en estudios que analizan distancias de dispersión y consumo de frutos, evidenciando su importancia como agente dispersor (Alonso et al., 1995; Rodríguez-Mazzini, 2000; Molina Espinosa, 2001). El ganado también ha sido propuesto como dispersor potencial (San Martin et al., 1996), aunque su efecto neto es negativo debido al consumo de plántulas luego de la germinación (Molina Espinosa, 2001). Asimismo, otras especies han sido sugeridas como posibles dispersores, como el zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*), el mano pelada (*Procyon cancrivorus*), la cotorra (*Myiopsitta monachus*) y el ñandú (*Rhea americana*), aunque carecen de evidencia empírica que confirme este rol (San Martin et al., 1996).

En particular, el ñandú ha sido reportado como consumidor frecuente de frutos de *Butia spp.* (Molina Espinosa, 2001; Masat et al., 2011) y como dispersor de otras especies de palmeras (Moraes, 1991; Masat et al., 2011). Sin embargo, se desconoce en qué medida actúa como dispersor efectivo de butiá, así como su influencia sobre procesos clave como la germinación y la interacción con depredadores de semillas. Asimismo, la información disponible sobre la comunidad de vertebrados que interactúa con los frutos de butiá y sobre los efectos diferenciales de estos consumidores sobre el destino de las semillas es aún limitada. Esta falta de conocimiento dificulta la comprensión de los procesos que

regulan el reclutamiento y, en consecuencia, el diseño de estrategias de conservación y manejo de los palmares.

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar el rol del ñandú (*Rhea americana*) como potencial dispersor de butiá considerando tanto su frecuencia de interacción con los frutos como su efecto sobre la viabilidad de las semillas, analizando también las posibles interferencias con la ganadería, con el fin de aportar información relevante para la conservación y manejo de los palmares del este de Uruguay.

3.2 Preguntas, hipótesis y objetivos

Pregunta de investigación

¿Cuál es el rol del ñandú (*Rhea americana*) en la dispersión de semillas de *Butia odorata*, y cómo influye su consumo de frutos sobre el destino de las semillas en términos de germinación y depredación por insectos?

Hipótesis general

El ñandú (*Rhea americana*) actúa como un dispersor de semillas de *Butia odorata*, consumiendo sus frutos y dispersando los endocarpos a través de las heces. El pasaje por el tracto digestivo del ñandú modifica la condición de los endocarpos, favoreciendo la germinación de las semillas. Asimismo, este proceso reduce la supervivencia de larvas de insectos depredadores presentes en el interior de los frutos, disminuyendo la incidencia de infestación y aumentando la viabilidad de las semillas.

Objetivo general

Evaluar el rol del ñandú (*Rhea americana*) como dispersor de semillas de *Butia odorata*, considerando su uso del espacio en paisajes con presencia de ganado y los efectos del pasaje por el tracto digestivo sobre la germinación y la incidencia de depredadores de semillas.

4. Capítulo I

Rol del ñandú como dispersor: patrones de consumo de frutos de *Butia odorata* en palmares con uso ganadero

4.1 Introducción

4.1.1 Dispersores de semillas

La dispersión se define como el movimiento de un organismo alejándose de su lugar de origen (Levin et al., 2003). En organismos sésiles como las plantas, este proceso ocurre principalmente durante etapas tempranas del ciclo de vida y, en plantas superiores, se da fundamentalmente a través de las semillas (Levin et al., 2003). Una dispersión exitosa implica no solo la remoción de las semillas desde la planta madre, sino también su deposición en sitios adecuados para la germinación y el establecimiento de plántulas (Janzen, 1970).

La dispersión de semillas por parte de vertebrados constituye un proceso clave en la dinámica de la vegetación y en la regeneración de ecosistemas, especialmente en contextos de perturbación antrópica (Corlett, 1995). En escenarios de deforestación, fragmentación y cambio climático, la limitación en la dispersión de las plantas puede convertirse en un factor crítico para la persistencia de las especies vegetales (Primack y Miao, 1992), por lo que la pérdida de agentes dispersores representa, a largo plazo, una amenaza significativa para la diversidad vegetal (Bond, 1994).

A su vez, numerosos estudios han demostrado que la supervivencia de semillas y plántulas disminuye en condiciones de alta densidad de individuos conespecíficos, debido a procesos como competencia, depredación y ataque de patógenos (HilleRisLambers et al., 2002; Harms et al., 2000). En este sentido, los mecanismos de dispersión determinan tanto la cantidad como la distribución espacial de los reclutas, influyendo directamente en la dinámica poblacional de las plantas y, en general, reduciendo la densidad conespecífica a

la que se enfrentan las semillas, incrementando así sus probabilidades de supervivencia (Levin et al., 2003).

En el caso de la palmera butiá (*Butia odorata*), especie estructuradora de los palmares del este de Uruguay (Rivas et al., 2017), es esperable que la distancia a la planta madre influya en la supervivencia de plántulas, como ha sido documentado en otras especies de Arecaceae (Silva y Tabarelli, 2001). Por ejemplo, en el noreste de Brasil se ha observado una alta abundancia de plántulas bajo la copa de individuos adultos de *Bactris acanthocarpa*, acompañada de una ausencia de estadios juveniles y adultos, lo que sugiere la existencia de mortalidad denso-dependiente (Silva y Tabarelli, 2001). En este contexto, la dispersión de semillas lejos de la planta madre podría permitir a las plántulas escapar de la acción de depredadores, patógenos y competencia intraespecífica (Janzen, 1970).

Uno de los potenciales dispersores en el palmar de butiá es el ñandú (*Rhea americana*), una especie endémica de Sudamérica característica de pastizales y sabanas arboladas (Folch, 1992; Giordano et al., 2008), con presencia relevante en los palmares de Rocha (Lado et al., 2024; Alfaro et al., 2025). Aunque no se encuentra amenazada en Uruguay, a nivel global está categorizada como “Casi Amenazada” debido a la pérdida y fragmentación de hábitat, así como a la presión de caza (Azpiroz et al., 2012; BirdLife International, 2022). En un estudio de dieta del ñandú realizado en Argentina mostraron que los frutos de palmeras del género butiá pueden constituir un recurso clave para esta especie. En particular, se ha reportado que durante los períodos de fructificación de *Butia yatay*, estos frutos representan el componente predominante, e incluso exclusivo, en la dieta del ñandú (Masat et al., 2011). En este contexto, el ñandú podría desempeñar un rol relevante como dispersor de semillas de butiá, no solo por su capacidad de consumir grandes cantidades de frutos, sino también por su movilidad en el paisaje. Sin embargo, su rol efectivo como dispersor en los palmares del este de Uruguay no ha sido evaluado en detalle.

En los palmares de butiá, la presencia de ganado doméstico es un componente relevante del sistema, con potenciales efectos sobre la fauna nativa (Puechagut et al., 2018). El ganado puede interactuar con los frutos de butiá consumiéndolos, pero también puede afectar indirectamente a otros consumidores mediante competencia por recursos o alteración del hábitat (Rivas, 2005; Rivas et al., 2017; Puechagut et al., 2018). En este sentido, las interacciones entre el ganado y la fauna silvestre podrían influir en los patrones de consumo de los frutos de butiá por parte de especies nativas como el ñandú.

Evaluar cómo la presencia de ganado modula el uso del recurso por parte del ñandú resulta clave para comprender su rol como dispersor en sistemas productivos.

En este capítulo se analiza el rol del ñandú como consumidor y potencial dispersor de frutos de butiá, evaluando su frecuencia de ocurrencia en relación con la disponibilidad de frutos y la presencia de ganado. Este enfoque permite integrar aspectos comportamentales con su posible rol funcional en la dispersión de semillas.

4.2 Preguntas, hipótesis y objetivos

Pregunta de investigación

¿Cómo varía la interacción del ñandú (*Rhea americana*) con los frutos de *Butia odorata* en función de la disponibilidad de frutos y la presencia de ganado?

Hipótesis

- H1.** El ñandú utiliza los frutos de *Butia odorata* como recurso alimenticio, incrementando su frecuencia de ocurrencia en palmeras durante el período de fructificación.
- H2.** La presencia de ganado doméstico influye negativamente en la frecuencia de ocurrencia del ñandú en las palmeras, potencialmente debido a competencia por el recurso o interferencia.

Predicciones

- P1.** La frecuencia de registros de ñandú en las inmediaciones de las palmeras será mayor durante el período de fructificación que fuera de este.
- P2.** La frecuencia de registros de ñandú disminuirá espacial o temporalmente en respuesta a una mayor presencia de ganado.

Objetivo general:

Evaluar el rol del ñandú como consumidor y potencial dispersor de frutos de *Butia odorata*, considerando su interacción con el ganado.

Objetivos específicos:

- (1) Estimar la frecuencia de ocurrencia del ñandú en relación con la disponibilidad de frutos.
- (2) Evaluar la relación entre la frecuencia de ocurrencia del ñandú y la presencia de ganado (ovino y bovino).
- (3) Reportar la frecuencia de ocurrencia del ñandú en relación con la de otros consumidores registrados.

4.3 Materiales y métodos

4.3.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un ecosistema de palmares de butiá ubicados en establecimientos ganaderos en las inmediaciones de la Laguna Negra, en el entorno de la ciudad de Castillos en el departamento de Rocha, Uruguay (Fig. 1). La región presenta una alta variabilidad en la densidad de palmeras, con valores que oscilan entre 50 y 350 individuos por hectárea (Zaffaroni et al., 2005). El clima es templado-subtropical, con una precipitación media anual de 1100-1200 mm y una temperatura media anual de 16 °C (Instituto Uruguayo de Meteorología, s.f.). El uso del suelo es predominantemente ganadero (bovinos y ovinos), con una carga promedio de 0,9 unidades ganaderas por hectárea (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, 2015; Rivas et al., 2014).

4.3.2 Colecta de datos

Se utilizaron cámaras trampa (Browning Trail Cameras, modelo Dark Ops, Birmingham, Alabama, EE. UU.), distribuidas en tres establecimientos: “Laguna Negra” (LN), “Lucas” y “Matruta” (Fig. 2). Se instalaron 10 cámaras por establecimiento, muestreando dos establecimientos por año, en el período 2023 – 2024, totalizando un esfuerzo de 2918 cámaras-día (ver Anexo, Tabla A1). El establecimiento LN fue muestreado en ambos años. El período de muestreo se definió para abarcar la totalidad del período de fructificación de butiá, el cual ocurre principalmente entre marzo y abril (Barilani, 2002; Rivas & Scarpitta Altez, 2022). En consecuencia, las cámaras permanecieron activas entre marzo y mayo en cada año de muestreo, con la excepción del segundo año en LN, donde el muestreo se extendió hasta agosto debido a condiciones climáticas adversas. Las cámaras estuvieron activas las 24 horas y fueron programadas para registrar ráfagas de tres fotografías por evento, con alta sensibilidad.

Para su instalación, se seleccionaron palmeras que presentaban dos racimos de frutos verdes y en las que aún no había comenzado la caída de frutos, con el objetivo de estandarizar las condiciones iniciales y capturar la totalidad del período de fructificación. Las cámaras se colocaron a aproximadamente 4 m de altura, orientadas hacia la base de la palmera, con el fin de registrar tanto la caída de frutos como la actividad de los animales que los consumen. La separación media entre las cámaras fue de 539 m y la distancia

mínima promedio fue de 212 m, debido a la disponibilidad limitada de palmeras con las características requeridas y al tamaño de los establecimientos.

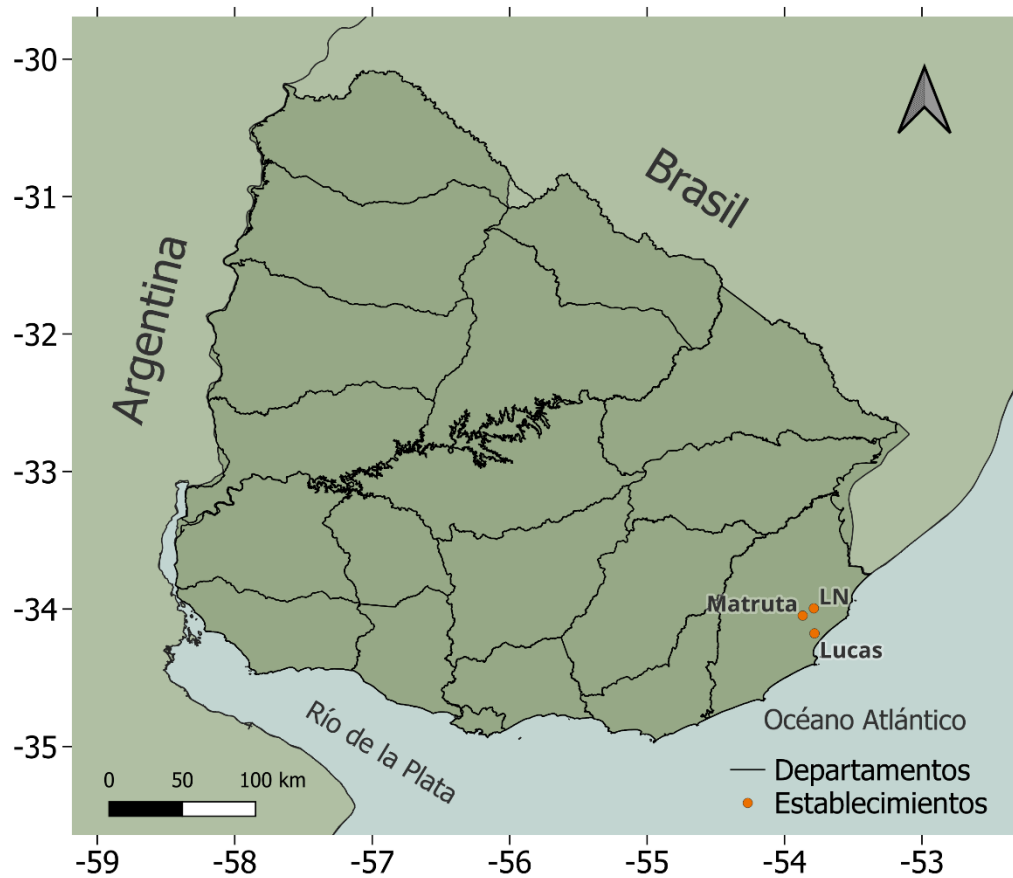


Figura 1. Ubicación de las áreas de estudio con cada uno de los establecimientos marcados en naranja.

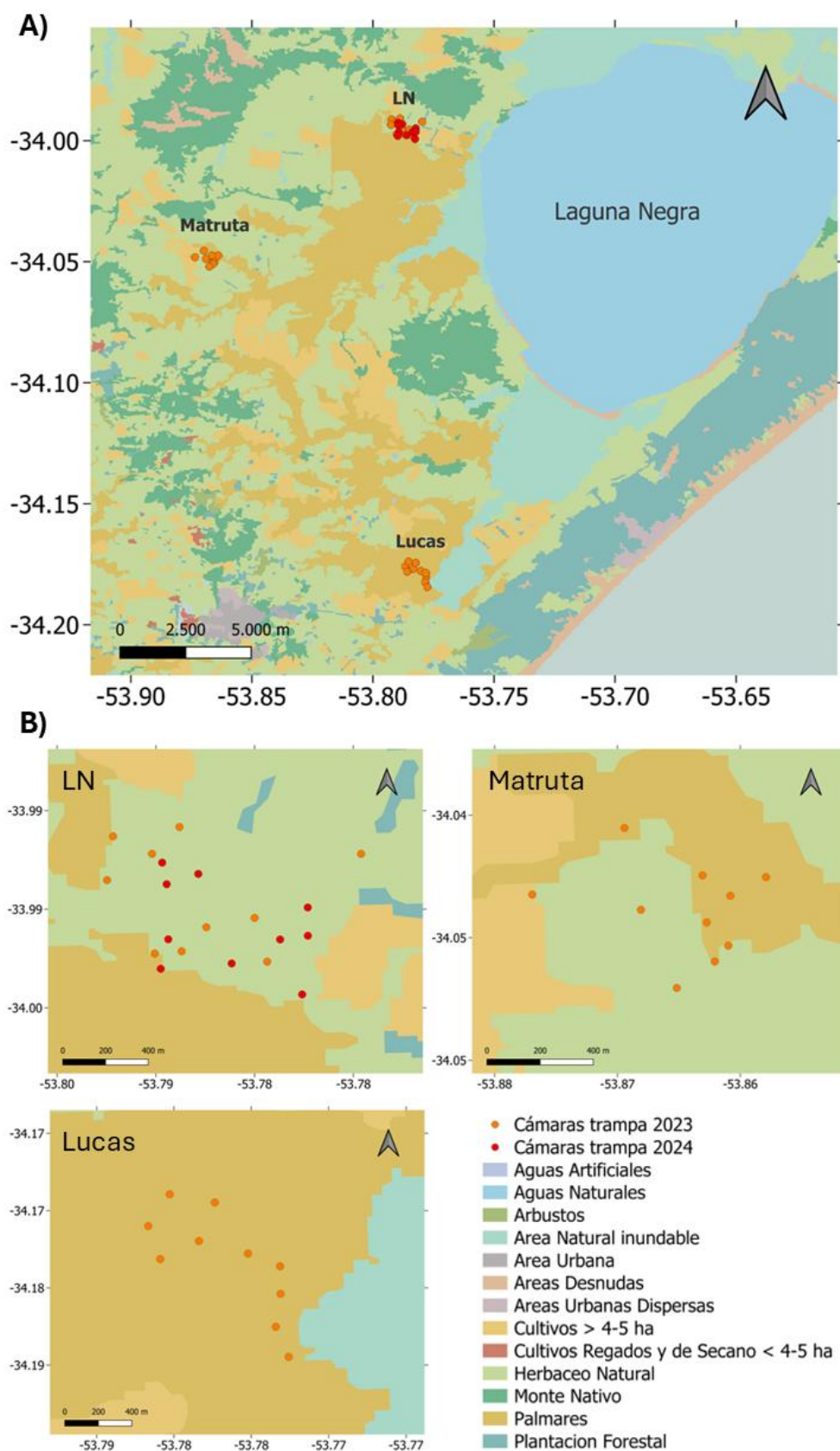


Figura 2. A) Vista general de los establecimientos y su contexto paisajístico. B) Detalle de la distribución espacial de las cámaras trampa y de su ubicación respecto de las diferentes coberturas del suelo. La cobertura del suelo corresponde al año 2015 y fue elaborada según la metodología Land Cover Classification System (LCCS) de la FAO. Fuente de la cobertura del suelo: Ministerio de Ambiente, Uruguay.

4.3.3 Procesamiento y análisis de datos

Las imágenes fueron procesadas utilizando el software Exifpro 2.1 (Kowalski, 2013) que permite etiquetar metadatos asociados a cada registro y extraerlos para su posterior análisis. Se asignaron etiquetas correspondientes a la especie (*e.g.* “Sp_Rhea americana”), identificador de cámara (*e.g.* “P_R1”), número de individuos, y su relación con los frutos. Se incluyó la categoría “de paso” para aquellos registros en los que los individuos no mostraban interacción evidente (*e.g.* ráfaga de fotos con el individuo corriendo) con los frutos, dichos registros fueron excluidos de los análisis centrados en la interacción con el fruto. Para cada punto de muestreo se identificaron las fechas de inicio y fin del período de disponibilidad de frutos, definidas por la aparición del primer fruto caído y la desaparición del último. A partir de esta información se estimó la duración del período de fructificación.

Se consideraron como registros independientes aquellas detecciones separadas por al menos una hora (*i.e.* varias detecciones dentro de ese lapso son un único registro). En los casos en que múltiples individuos fueron registrados en un mismo evento, se contabilizó cada individuo como un registro independiente. Este criterio se basó en estudios previos de monitoreo con cámaras trampa en la región (Lantschner, 2012; Decarre, 2015; Cravino & Brazeiro, 2021). Este mismo criterio fue utilizado para todas las especies animales tanto salvajes como domésticas, identificando individuos mediante coloración y patrones de manchas.

Los análisis estadísticos se realizaron en el entorno R (R Core Team, 2025). Para evaluar la frecuencia de ocurrencia, se modeló el número de registros diarios por punto de muestreo (*i.e.* número de registros por cámara por día) mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) con distribución binomial negativa, con el fin de controlar la sobredispersión. La variable respuesta fue el número de registros diarios, y la variable explicativa principal fue el estado de fructificación (“Fruto” vs. “No fruto”). Para controlar la variación temporal se incluyó el mes como covariable fija, mientras que la identidad de las cámaras se incorporó como efecto aleatorio para considerar la dependencia espacial de los registros. Este análisis se aplicó al ñandú, así como a las principales especies ganaderas (bovinos y ovinos) y a las especies de zorros registradas (ver Material suplementario), ya que han sido reportados como importantes dispersores (Rodríguez-Mazzini, 2000; Molina Espinosa, 2001).

Para analizar la interacción entre el ñandú y el ganado, se utilizaron únicamente los datos del establecimiento LN, ya que en los otros establecimientos la baja frecuencia de registros de ñandú limitaba el análisis. Se ajustó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con distribución binomial negativa, con cada cámara como efecto aleatorio, mediante la función glmmTMB (Brooks et al., 2025), utilizando los registros diarios de ñandú como variable respuesta y los registros diarios de bovinos y ovinos como variables explicativas. Se incluyó el intercepto aleatorio por cámara para capturar la heterogeneidad espacial y evitar que las repeticiones en un mismo punto sean interpretadas como observaciones independientes.

4.4 Resultados

4.4.1 Período de fructificación

La mayoría de las palmeras presentó su período de fructificación entre el 31 de marzo y el 21 de abril, con una duración promedio de 22 días (Fig. 3). Este período fue estimado a partir de la aparición del primer fruto caído y la desaparición del último.

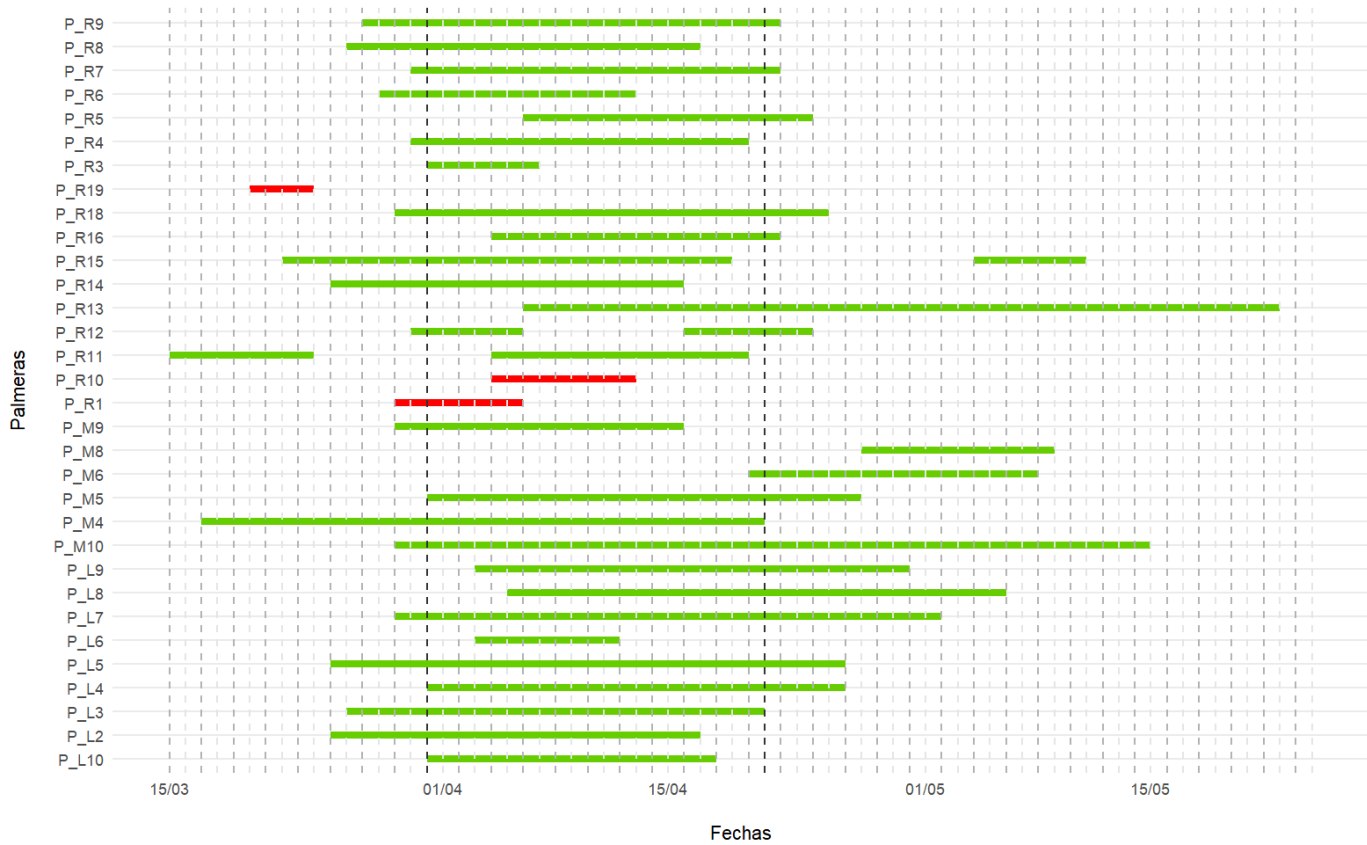


Figura 3. Período de fructificación de cada una de las palmeras muestreadas. Las líneas punteadas en negro marcan las fechas de inicio y finalización promedio de la fructificación. En verde se presenta el período de fructificación de las palmeras, en rojo están las palmeras cuyas cámaras correspondientes dejaron de muestrear antes de finalizado el período de fructificación.

4.4.2 Registros de especies

En total se registraron 44 especies (ver Anexo, tabla A2) en las inmediaciones de las palmeras muestreadas, incluyendo 27 aves (con una especie exótica) y 17 especies de mamíferos (cuatro domésticas y una exótica). El ganado vacuno (*Bos taurus*) fue la especie con más registros (n = 5165), seguido por el ganado ovino (*Ovis aries*, n = 1767) y el ñandú (n = 898). Al considerar únicamente especies silvestres con más de 10 registros durante el período de fructificación, se identificaron 10 especies (seis aves y cuatro mamíferos, Tabla 1). Dentro de este grupo, el ñandú fue la especie con mayor número de registros, superando ampliamente al zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*), segunda especie más frecuente (Tabla 1).

Se obtuvieron un total de 898 registros de ñandú considerando los tres establecimientos y los cuatro períodos de muestreo. De estos, 883 registros correspondieron al establecimiento LN, mientras que en los establecimientos “Lucas” y “Matruta” solamente se registraron 14 y 1 eventos respectivamente (ver Anexo, tabla A3).

Al discriminar los registros según el período de fructificación de cada palmera, se observaron 466 registros durante la fructificación y 432 fuera de este período (ver Anexo, tabla A4). Sin embargo, estos valores no fueron estandarizados por el tiempo de muestreo, siendo el período sin fructificación más extenso, estos números son descriptivos y no fueron utilizados en los análisis estadísticos, los cuales se basaron en el número de registros diarios por punto de muestreo, considerando la fructificación como variable explicativa categórica.

Tabla 1. Especies silvestres con más de 10 registros dentro del período de fructificación, con su número de registros y si hacen o no uso del fruto, según lo observado en las cámaras trampa.

Clase	Especies	Registros	Consumo del fruto
Aves	<i>Rhea americana</i>	466	✓
Mamíferos	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	34	✓
Aves	<i>Vanellus chilensis</i>	22	X
Mamíferos	<i>Conepatus chinga</i>	21	✓
Aves	<i>Machetornis rixosa</i>	23	X
Aves	<i>Furnarius rufus</i>	17	X
Aves	<i>Myiopsitta monachus</i>	13	✓
Mamíferos	<i>Cerdocyon thous</i>	12	✓
Aves	<i>Colaptes campestris</i>	11	X
Mamíferos	<i>Dasypus septemcinctus</i>	11	✓

4.4.3 Efecto de la fructificación sobre la frecuencia de registros

A partir del análisis del número de registros diarios por punto de muestreo, utilizando el estado de fructificación como variable explicativa y los meses como covariable (ver Anexo, figura 1) se observó que el ñandú presentó una mayor frecuencia de registros en palmeras con fruto. Las medias predichas fueron de 0,37 registros/día durante el período de fructificación frente a 0,18 fuera de este período. Esto representa una disminución cercana al 51% en ausencia de fruto ($\beta = -0.76$, $SE = 0.13$, $z = -5.92$, $p < 0.0001$, Fig. 4).

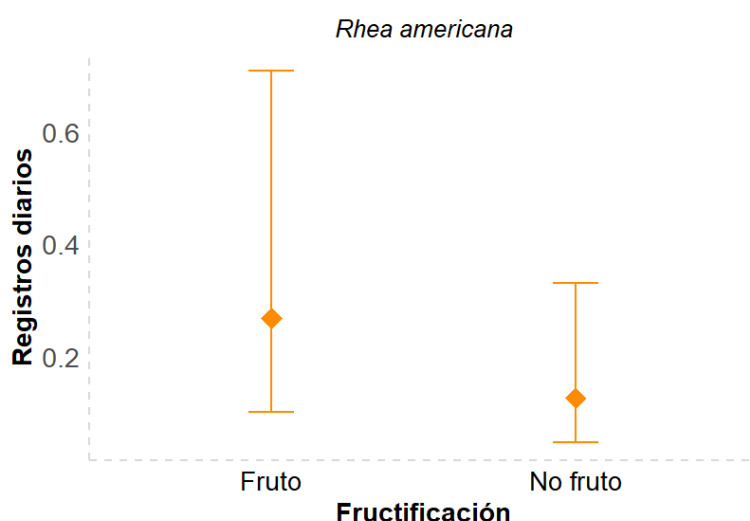


Figura 4. Valores predichos del número de registros diarios de *Rhea americana* en función del estado de fructificación (con y sin fruto), según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

El ganado vacuno (*Bos taurus*) presentó una mayor actividad en palmeras en fructificación, con medias predichas de 3,48 registros/día frente a 2,24 registros/día en ausencia de fruto. Este patrón representa una disminución cercana al 36% en ausencia de fruto ($\beta = -0.44$, $SE = 0.05$, $z = -9.20$, $p < 0.0001$, Fig. 5).

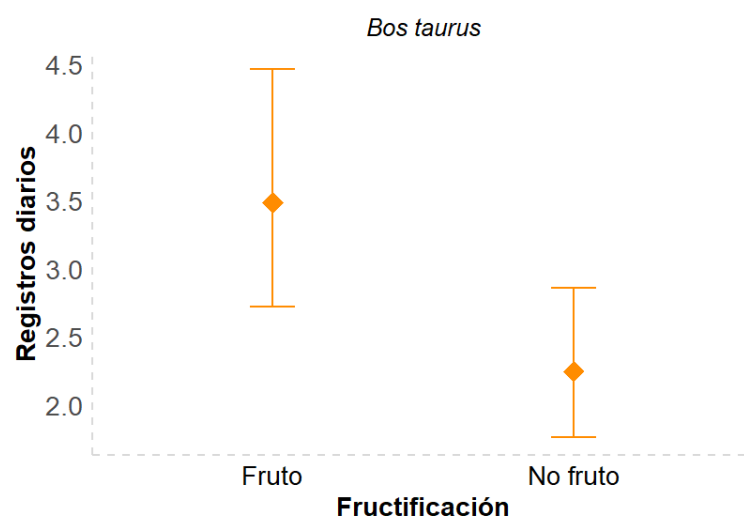


Figura 5. Valores predichos del número de registros diarios de *Bos taurus* en función del estado de fructificación (con y sin fruto), según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

De manera similar, el ganado ovino (*Ovis aries*) mostró un aumento en la frecuencia de registros en presencia de fruto. Las medias predichas fueron de aproximadamente 0,07 registros/día en palmeras con fruto frente a 0,03 sin fruto, lo que representa una reducción cercana al 56% fuera del período de fructificación ($\beta = -0.81$, $SE = 0.15$, $z = -5.43$, $p < 0.0001$, Fig. 6).

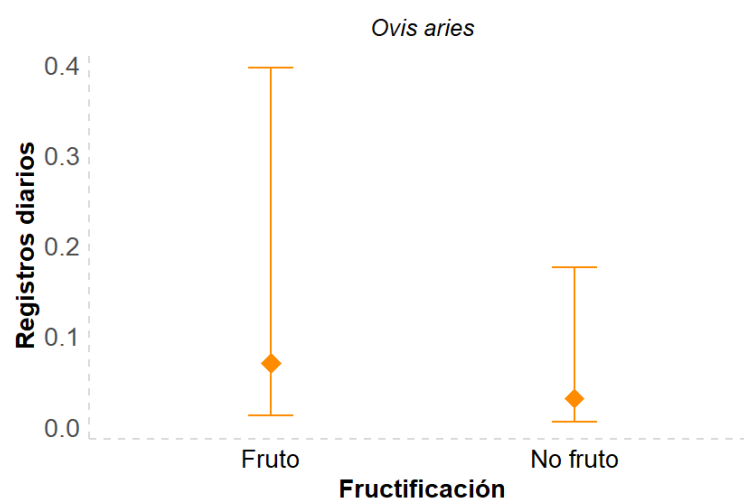


Figura 6. Valores predichos del número de registros diarios de *Ovis aries* en función del estado de fructificación (con y sin fruto), según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

4.4.4 Interacción con el ganado

4.4.4.1 Ganado vacuno

Se registraron 2099 eventos de ganado vacuno durante el período de fructificación contabilizando los tres establecimientos (ver Anexo, tabla A5). El número de registros diarios de vaca (datos únicamente de LN) presentó un efecto negativo y significativo sobre los registros de ñandú (coeficiente = $-0,187$, $p < 9.79e^{-07}$). Esto implica que, manteniendo constante la presencia de ovinos, cada unidad adicional de vaca se asocia con una disminución del 17% en los registros esperados de ñandú (Fig. 7). La visualización del efecto aislado mostró una relación descendente continua, sin umbrales abruptos del ganado vacuno sobre la presencia del ñandú (Fig. 7). La relación observada sugiere una segregación espacial o temporal entre ambas.

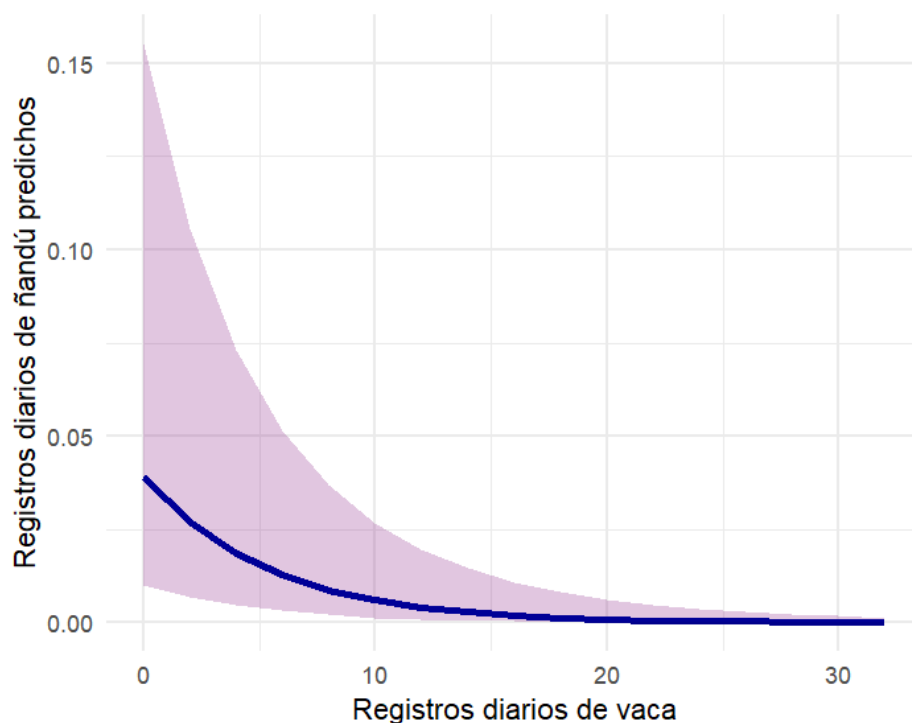


Figura 7. Relación predicha entre los registros diarios de vaca (*Bos taurus*) y el número esperado de registros de ñandú (*Rhea americana*). La línea azul muestra los valores esperados según el GLMM con distribución binomial negativa, controlando el efecto aleatorio por cámara. El área sombreada representa el intervalo de confianza del 95%.

4.4.4.2 Ganado ovino

Se registraron 501 eventos de ganado ovino durante el período de fructificación contabilizando los tres establecimientos (ver Anexo, tabla A6). Se detectó un efecto significativo y positivo del número de registros de oveja (datos provenientes de LN) sobre los registros de ñandú (coeficiente = 0,114, $p = 0,007$). Esto implica que un incremento en la actividad de ovinos se asocia con un aumento del 12% en los registros esperados de ñandú, manteniendo constante la presencia de vacas (Fig. 8).

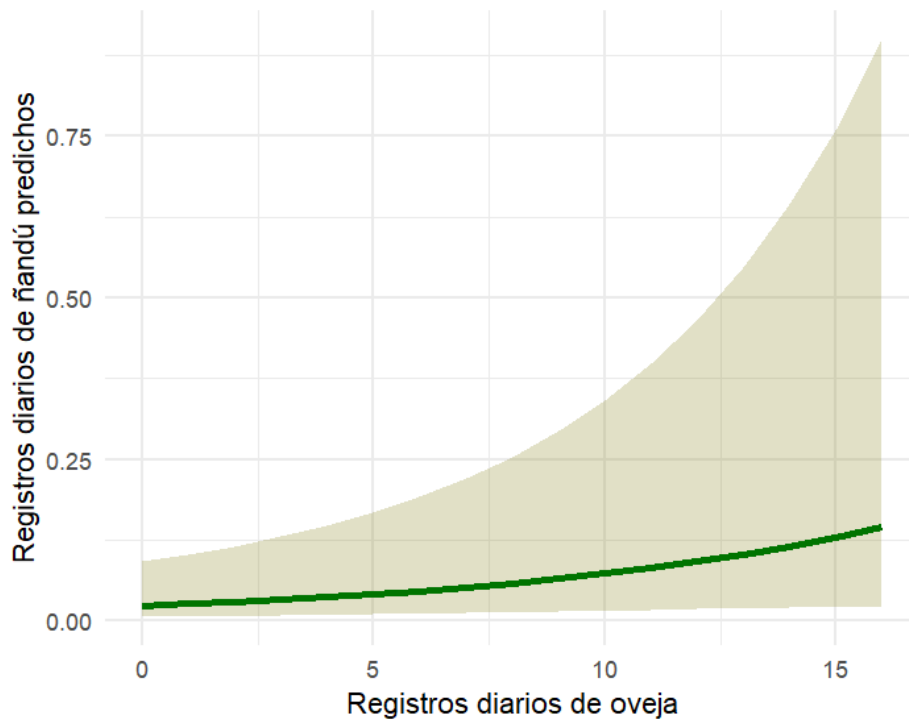


Figura 8. Relación predicha entre los registros diarios de oveja (*Ovis aries*) y el número esperado de registros de ñandú (*Rhea americana*). La línea verde muestra los valores esperados según el GLMM con distribución binomial negativa, controlando el efecto aleatorio por cámara. El área sombreada representa el intervalo de confianza del 95%.

4.5 Discusión

En el presente estudio se registró la presencia de 44 especies de vertebrados, varias de ellas interactuando con los frutos de butiá, lo que evidencia la relevancia de este recurso dentro del sistema. Al analizar la frecuencia de registros y su variación en función de la disponibilidad de frutos, se identificaron claramente los principales consumidores terrestres.

El ganado vacuno y ovino concentraron la mayor cantidad de registros, lo cual es consistente con su alta abundancia en el área de estudio. Entre las especies silvestres, el ñandú destacó por presentar la mayor frecuencia de registros, superando ampliamente a otros potenciales consumidores como el zorro de campo. Este patrón sugiere que el ñandú podría desempeñar un rol relevante en el consumo de frutos de butiá dentro de los palmares estudiados.

Sin embargo, la elevada frecuencia de consumo por parte del ganado no necesariamente implica un aporte positivo al reclutamiento de la especie. Si bien estos animales consumen frutos y pueden dispersar semillas viables, distintos estudios han documentado que el ganado ejerce una fuerte presión de herbivoría sobre plántulas y juveniles de butiá, lo que limita su establecimiento. En este sentido, el efecto neto de la ganadería sobre la regeneración del palmar ha sido señalado como negativo (Chebataroff, 1960; Del Puerto, 1969; Del Puerto, 1987; Delfino, 1992; Rivas M., 2005; Rivas et al., 2017). En particular, se ha documentado que las plántulas de butiá pueden requerir varios años para escapar del consumo por ganado (Molina Espinosa, 2001), lo que limita fuertemente el reclutamiento. Brazeiro et al. (2026) mostraron que en un palmar de *Butia yatay*, aunque las parcelas con pastoreo tenían una alta densidad de plántulas, la mayoría de ellas mostraban daños por ramoneo, y que la exclusión de la ganadería a largo plazo favorecía la supervivencia y crecimiento de juveniles.

En contraste, el ñandú podría representar un agente de dispersión potencialmente más favorable, ya que consume frutos y no ejerce presión directa sobre plántulas. Además, estudios previos sugieren que el pasaje por su tracto digestivo podría favorecer la germinación de las semillas (Renison et al., 2010), aunque este efecto requiere ser evaluado específicamente (ver Capítulo II).

La mayoría de los principales consumidores terrestres analizados (ganado, ñandú y zorro de campo) mostraron una mayor frecuencia de registros durante el período de fructificación, lo que indica una asociación positiva con la disponibilidad de frutos. En el caso del ñandú, este patrón es consistente con lo reportado en otros sistemas. Por ejemplo, un estudio de dieta realizado en Corrientes (Argentina) documentó que durante el período de fructificación de *Butia yatay*, sus frutos constituían en muchos casos el principal componente de la dieta, registrándose en una alta proporción de las heces (Masat et al., 2011). Esto refuerza la idea de que el ñandú responde activamente a la disponibilidad de frutos de palmeras del género *Butia*.

Finalmente, el análisis de la relación entre el ñandú y el ganado mostró una asociación negativa con el ganado vacuno, mientras que se detectó un efecto positivo significativo con el ganado ovino. Este patrón sugiere que la presencia de bovinos podría estar limitando la ocurrencia del ñandú en las palmeras, ya sea por competencia por recursos o por efectos indirectos asociados a la perturbación del ambiente. En este sentido, el aumento en la abundancia de ganado vacuno no solo podría afectar directamente la presencia del ñandú, sino también tener implicancias sobre la funcionalidad del palmar: si bien el ganado puede contribuir a la dispersión en etapas tempranas, también puede generar efectos negativos posteriores, como el consumo de plántulas y juveniles, así como la reducción de la actividad del principal dispersor terrestre silvestre del butiá. Estos resultados son consistentes con estudios que reportan asociaciones negativas entre ganado y fauna nativa en sistemas similares, en el Chaco argentino se ha documentado una relación negativa entre la presencia de ganado vacuno y la actividad de mamíferos nativos en ambientes de palmar (Puechagut et al., 2018).

El efecto positivo observado de los ovinos sobre el ñandú en el modelo puede sugerir una coincidencia en el uso de microhábitats dentro de las áreas de estudio. A diferencia del ganado vacuno, que mostró una segregación clara, la actividad de ovinos parece solaparse con la del ñandú, posiblemente debido a requerimientos similares de pastizal o una mayor tolerancia entre ambas especies, ya que está reportado un cierto solapamiento de nicho con las mismas (Martella et al., 1996).

Un resultado destacado fue la marcada diferencia en el número de registros de ñandú entre establecimientos, con una fuerte concentración en el sitio LN. Una posible explicación para este patrón podría estar asociada a diferencias en la presión de caza (Azpiroz et al., 2012). En particular, en el establecimiento LN se reportó un control activo de cazadores,

mientras que en otros sitios se observaron indicios de caza reciente o mayor accesibilidad desde rutas y centros poblados. Si bien esta hipótesis no fue evaluada directamente, sugiere que factores antrópicos podrían influir en la distribución local de la especie.

En conjunto, los resultados indican que la fructificación de butiá constituye un recurso importante para diversos vertebrados, y que el ñandú podría desempeñar un rol relevante como consumidor y potencial dispersor. Asimismo, la presencia de ganado – particularmente bovino – podría afectar tanto directamente el reclutamiento de la especie como indirectamente, al alterar sus interacciones con dispersores nativos como el ñandú.

4.6 Conclusiones

A continuación, se presentan las conclusiones del Capítulo I, centradas en el rol del ñandú como dispersor de butiá y la interacción con la ganadería en el palmar.

1. El ñandú se identificó como la especie silvestre terrestre con mayor frecuencia de registros en palmeras durante el período de fructificación, lo que demuestra que desempeña un rol relevante como consumidor y potencial dispersor de *Butia odorata* en el sistema estudiado.
2. Existe un ensamble de consumidores de frutos de butiá, dominado por el ganado vacuno, el ñandú y el zorro de campo, cuya actividad responde positivamente a los pulsos de fructificación.
3. El consumo de frutos de butiá por ñandúes se redujo con la mayor ocurrencia de ganado vacuno, sugiriendo interferencia negativa.

5. Capítulo II

Calidad de la dispersión de semillas en *Butia odorata*: efectos del tránsito digestivo sobre la germinación y los depredadores de semillas

5.1 Introducción

Como se menciona en el capítulo anterior, el palmar de butiá (*Butia odorata*) atraviesa un serio proceso de debilitamiento ecosistémico, caracterizado por la dominancia de individuos longevos (frecuentemente más de doscientos años), y una escasa incorporación de nuevos reclutas (Barilani, 2002; Rivas et al., 2017). El pastoreo intensivo de ganado vacuno y ovino, que limita el establecimiento de plántulas, junto con otros factores como la fragmentación del hábitat, actúan de forma conjunta reduciendo la funcionalidad del sistema (Chebataroff, 1960; Del Puerto, 1969; Del Puerto, 1987; Delfino, 1992; Rivas M. , 2005; Rivas et al., 2017). En este contexto, cualquier proceso que afecte negativamente el éxito reproductivo del butiá adquiere particular relevancia para la persistencia del palmar.

En palmeras, la regeneración depende principalmente de la reproducción sexuada (Lorenzi et al., 2010), por lo que la calidad e integridad de las semillas resultan determinantes para el éxito del reclutamiento (Tonietto et al., 2021). Diversos factores pueden influir en este proceso. Por un lado, la dormancia, frecuente en semillas de Arecaceae, puede limitar la germinación (Fior et al., 2011; Schlindwein et al., 2013), aunque en algunos casos puede ser parcialmente superada mediante procesos de endozoocoria, que favorecen la escarificación y remoción de la pulpa (Fedriani & Wiegand, 2014; Jordano & Schupp, 2000). Por otro, la infestación por insectos depredadores de semillas puede comprometer directamente su viabilidad al consumir tejidos esenciales para el desarrollo embrionario (Tonietto et al., 2021).

En este contexto, la endozoocoria, que es la dispersión de semillas a través del consumo y posterior defecación por animales, puede desempeñar un rol clave en la modificación de la calidad de las semillas. El paso por el tracto digestivo puede generar procesos de escarificación que faciliten la imbibición y aceleren la germinación (Fedriani & Wiegand, 2014; Janzen et al., 1985; Jordano & Schupp, 2000). Asimismo, la interacción con otros elementos ingeridos (e.g. otras semillas) puede provocar abrasión mecánica adicional, favoreciendo la ruptura de estructuras protectoras como el endocarpo, lo que incrementa la permeabilidad de la semilla y su capacidad de absorber agua tras la deposición (Samuels & Levey, 2005).

Tradicionalmente, la endozoocoria ha sido interpretada como una interacción mutualista en la que las plantas son dispersadas a la vez que los animales obtienen un recurso alimenticio. Sin embargo, este enfoque simplificado no contempla que los dispersores también pueden alterar otros procesos asociados a las semillas. En particular, la calidad de la dispersión no solo depende del transporte espacial, sino también de los efectos que los dispersores ejercen sobre el estado fisiológico de las semillas y sobre los organismos asociados a ellas, como patógenos o depredadores (Galindo-Gonzalez, 1998; Yagihashi et al., 1999; Buckley et al., 2006).

Entre estos organismos, los insectos depredadores de semillas constituyen un grupo clave. En butiá, se ha documentado la presencia de coleópteros de los taxones Bruchinae (registrada la especie *Pachymerus nucleorum*) y Curculionidae, cuyos ciclos de vida están estrechamente vinculados al desarrollo del fruto (San Martin et al., 1996; Barilani, 2002). Los adultos oviponen en etapas tempranas de la formación de la drupa, y las larvas se desarrollan consumiendo el endosperma, utilizando el fruto como fuente de alimento y refugio (San Martin et al., 1996). Esta asociación se ve favorecida por características propias de las palmeras, como el gran tamaño de sus semillas y la ausencia de mecanismos de dispersión especializados, que incrementan su vulnerabilidad al ataque de insectos (Tomlinson, 1990).

Existen, sin embargo, diferencias en las estrategias de desarrollo entre ambos grupos: los brúquidos completan su desarrollo dentro de la semilla, emergiendo posteriormente a través del endocarpo, mientras que los curculiónidos abandonan el fruto en estado larval para pupar en el suelo (San Martin et al., 1996). En el caso de los brúquidos, las larvas son estrictamente granívoras y se desarrollan consumiendo tejidos de la semilla, que constituyen un recurso nutritivo y relativamente protegido (Bondar, 1936; Johnson, 1981;

Johnson et al., 1995). Hay una gran variabilidad en ambas familias con respecto a los días desde la eclosión de la larva y la emergencia del fruto, está documentada una diapausa en la especie *P. nucleorum* de mínimo dos meses entre el primer estadio larval y la emergencia del adulto (Benton, 2015).

El impacto de la infestación depende principalmente del consumo del embrión y de la proporción de tejidos de reserva afectados, particularmente el endosperma, cuando estos daños son elevados, la viabilidad y la capacidad de germinación de las semillas se reducen drásticamente (Lamprey et al., 1974; Coe & Coe, 1987; Rohner & Ward, 1999). Los adultos, en cambio, se alimentan principalmente de polen y néctar (Johnson et al., 1995). En el caso de los curculiónidos, aunque su presencia en frutos de butiá ha sido documentada, existe comparativamente menos información sobre su ecología e impacto sobre la viabilidad de las semillas (Barilani, 2002). En ambos casos, el consumo de tejidos puede reducir significativamente la viabilidad de las semillas, particularmente cuando se ve comprometido el embrión o una proporción sustancial de las reservas.

En este sentido, el paso de las semillas por el tracto digestivo de vertebrados podría tener efectos no solo sobre la germinación, sino también sobre la supervivencia de estos insectos. Estudios experimentales han demostrado que la exposición prolongada a temperaturas elevadas puede generar alta mortalidad en estadios inmaduros de insectos, incluso cuando se encuentran protegidos dentro de las semillas, incluyendo especies de brúquidos (Fields, 1992; Mekasha et al., 2006; Beckett et al., 2007; Ajayi et al., 2021). La eficacia de estos efectos depende tanto de la temperatura alcanzada como del tiempo de exposición, existiendo una relación acumulativa entre ambos factores, por lo que incluso temperaturas moderadas pueden resultar letales si la exposición es suficientemente prolongada (Fields, 1992; Mekasha et al., 2006; Beckett et al., 2007; Ajayi et al., 2021). Dado que el tránsito digestivo en vertebrados implica condiciones relativamente constantes de temperatura elevada ($\approx 38\text{--}40\text{ }^{\circ}\text{C}$) durante períodos variables (Kardong, 2012), es plausible que este proceso genere efectos subletales o letales sobre insectos endófagos en desarrollo dentro de las semillas, actuando así como un filtro biótico que reduce la supervivencia de los depredadores de semillas.

Elevados niveles de infestación de insectos, con el consiguiente efecto de destrucción de semillas, pueden resultar particularmente limitantes para la regeneración, especialmente cuando las plántulas enfrentan estresores adicionales y depredación por otros animales (Southgate, 1979). En el sistema de estudio, especies como el ñandú (*Rhea americana*),

el ganado (bovinos y ovinos) y los zorros (*Lycalopex gymnocercus* y *Cerdocyon thous*) consumen frutos de butiá y dispersan sus endocarpos (Molina Espinosa, 2001; Masat et al., 2011). En este contexto, resulta relevante evaluar cómo el paso por sus tractos digestivos afecta tanto la germinación como la supervivencia de los insectos asociados a las semillas. Analizar estos procesos permite avanzar hacia una comprensión más integral de la calidad de la dispersión y su rol en la dinámica de regeneración del palmar.

5.2 Preguntas, hipótesis y objetivos

Pregunta de investigación

¿Cómo afecta el paso por el tracto digestivo de distintos dispersores la calidad de las semillas de *Butia odorata*, en términos de su germinación y su nivel de infestación por insectos depredadores?

Hipótesis

- H1.** El paso por el tracto digestivo de los dispersores aumenta el potencial de germinación de las semillas de *Butia odorata*.
- H2.** El paso por el tracto digestivo de los dispersores reduce la infestación por insectos depredadores de semillas.

Predicciones

- P1.** Las semillas que han pasado por el tracto digestivo de los dispersores presentarán una mayor proporción de germinación en comparación con aquellas que no han sido ingeridas.
- P2.** Las semillas que han pasado por el tracto digestivo de los dispersores presentarán una menor proporción de infestación y un menor número de larvas por semilla en comparación con aquellas que no han sido ingeridas.

Objetivos

Objetivos generales:

- Evaluar el efecto del paso por el tracto digestivo de distintos dispersores sobre la germinación de las semillas de *Butia odorata*.
- Analizar el efecto del paso por el tracto digestivo de distintos dispersores sobre la infestación por insectos depredadores de semillas.

Objetivos específicos:

- (1) Evaluar si existen diferencias en la proporción de semillas germinadas entre distintos tratamientos de dispersión.
- (2) Comparar la proporción de semillas infestadas entre los distintos tratamientos de dispersión.
- (3) Cuantificar el número de larvas por semilla de los distintos tratamientos de dispersión.

5.3 Materiales y métodos

5.3.1 Diseño experimental y obtención de muestras

Durante el muestreo con cámaras trampa descrito en el Capítulo I, realizado en tres establecimientos (“Laguna Negra”, “Lucas” y “Matruta”), se recolectaron frutos de butiá con distintos tratamientos, con el objetivo de evaluar el efecto del paso por el tracto digestivo de diferentes dispersores sobre la germinación y la infestación de las semillas.

Se colectaron frutos provenientes de: (1) heces de ñandú (*Rhea americana*), (2) heces de ganado vacuno (*Bos taurus*), (3) regurgitaciones de ganado vacuno —comportamiento observado durante la fructificación, en el cual los animales expulsan frutos parcialmente ingeridos—, (4) heces de zorros (sin distinción entre *Lycalopex gymnocercus* y *Cerdocyon thous*), y (5) frutos recolectados directamente de racimos en la palmera, utilizados como control. Todos los frutos fueron recolectados en campo el 4 de abril de 2023 y utilizados para establecer un experimento de germinación.

La recolección de muestras se realizó de manera oportunista, procurando maximizar la cantidad de material disponible en cada caso. En este sentido, se recolectaron todos los endocarpos observados en campo asociados a cada tipo de dispersor durante el muestreo. Como consecuencia, el número de endocarpos obtenidos varió entre tratamientos, en función tanto de la disponibilidad en el ambiente como de las características propias de cada especie (e.g. tamaño corporal, patrón de consumo y deposición).

5.3.2 Preparación del experimento de germinación

Previo a la siembra, se removió la pulpa de todos los frutos. Posteriormente, se clasificaron los endocarpos en función de la presencia de signos visibles de infestación, identificados como perforaciones en el endocarpo. Aquellos que presentaban perforaciones fueron clasificados como “picados”, mientras que aquellos sin evidencia externa fueron considerados “sanos” al momento de la siembra. Esta clasificación permitió trabajar principalmente con endocarpos sin evidencia externa de infestación, aunque se incluyó un tratamiento adicional de endocarpos picados, extraídos de un pool conformado por endocarpos provenientes de todos los orígenes, para evaluar su potencial de germinación.

Cabe destacar que esta clasificación se basó exclusivamente en evidencia externa. Sin embargo, al finalizar el experimento (dos años después) se observó que tanto algunos de

los endocarpos sembrados como aquellos almacenados inicialmente como “sanos” presentaban orificios de emergencia de insectos, lo que indica que al momento de la siembra podían contener infestaciones no detectables externamente.

Se establecieron seis tratamientos: ñandú, Vaca (heces), Vaca (regurgitación), Zorro, Fruto (control) y Picados. Para cada tratamiento se sembraron 80 endocarpos, distribuidos en 10 macetas con ocho endocarpos cada una, totalizando 480 endocarpos plantados en 60 unidades experimentales.

Los endocarpos fueron sembrados el 21 de abril de 2023 a una profundidad de 1,5 cm en macetas de 10 L con tres orificios de desagüe, llenas parcialmente con una mezcla de suelo sin preparar, fibra de butiá y restos vegetales. Las macetas fueron inicialmente mantenidas bajo techo y trasladadas cuatro días después (25 de abril) a un germinador al aire libre, protegido con malla para evitar el acceso de herbívoros. Las macetas fueron dispuestas siguiendo un diseño espacial tipo cuadrado latino rectangular, con el objetivo de minimizar posibles efectos de heterogeneidad ambiental sobre la germinación.

El germinador fue monitoreado periódicamente para registrar la emergencia de plántulas. En dos ocasiones se agregó más tierra a las macetas. Para cada evento de germinación se registró la fecha y el tamaño del plantín. Asimismo, se removieron plantas no objetivo que crecieran en las macetas. No se realizó riego ni ninguna otra actividad más allá que la mencionada.

La demora en la germinación está documentada que ocurre luego de los seis meses de sembrada, con una germinación irregular que se produce durante dos años (Carpenter, 1988; Broschat, 1998), por lo que el germinador se mantuvo activo durante este período de tiempo.

El experimento se mantuvo hasta el 14 de mayo de 2025, momento en el cual se desarmó el germinador y se recuperaron los frutos no germinados para su análisis posterior de infestación.

5.3.3 Análisis de germinación

Para evaluar el efecto del tratamiento sobre la germinación, dado que los datos presentaron una alta proporción de ceros, se realizó una prueba exacta de Fisher para comparar el número de endocarpos germinados entre tratamientos. También se modelaron a nivel de endocarpo mediante un GLMM binomial, incorporando la maceta (unidad

experimental) como efecto aleatorio y excluyendo los tratamientos en los que no se registró germinación (varianza = 0).

5.3.4 Evaluación de la infestación

La infestación se evaluó a nivel de endocarpo (unidad experimental), registrando la presencia o ausencia de infestación en cada uno. Se consideraron dos grupos principales de coleópteros: Bruchinae y Curculionidae, diferenciados en base al tamaño de los orificios de emergencia (≈ 5 mm y ≈ 2 mm, respectivamente) (San Martín et al., 1996).

Para cada endocarpo se registró la presencia/ausencia de infestación, así como el tipo de insecto asociado cuando fue posible. Dado que cada orificio corresponde a la salida de un individuo, se utilizó el número de perforaciones como estimador del número de larvas desarrolladas. Considerando que cada fruto puede contener hasta tres semillas, se asumió que cada orificio corresponde a una semilla infestada. El análisis de infestación incluyó tanto los endocarpos utilizados en el experimento de germinación como el material adicional recolectado en campo y no sembrado.

5.3.5 Análisis estadístico de la infestación

La probabilidad de infestación se modeló mediante modelos lineales generalizados (GLM) con distribución binomial, utilizando como variable respuesta la presencia/ausencia de infestación a nivel de endocarpo. El factor explicativo fue “Tratamiento”, con cinco niveles: Fruto, ñandú, Vaca (heces), Vaca (regurgitación) y Zorro. El modelo está limitado por desconocer la fuente de cada endocarpo, lo que imposibilita controlar la posible pseudoreplicación derivada de endocarpos provenientes de una misma fuente. Se utilizó el tratamiento “Fruto” como referencia, y se realizaron comparaciones múltiples entre pares mediante pruebas de Tukey ajustadas. Adicionalmente, se cuantificó el número de larvas por endocarpo para cada tratamiento, tanto considerando el total de frutos como únicamente aquellos infestados.

5.4 Resultados

5.4.1 Germinación

La germinación se observó en una proporción muy reducida de las semillas. En total, se registraron siete plantines emergidos, de los cuales cuatro correspondieron al tratamiento ñandú, uno al tratamiento Zorro y dos a tratamientos asociados al ganado vacuno (uno en fecas y uno en regurgitación). No se registró germinación en los tratamientos Fruto (control) ni Picados. En cuanto a la temporalidad, dos de los plantines del tratamiento ñandú emergieron en mayo de 2024, mientras que los restantes lo hicieron entre abril y mayo de 2025, evidenciando una germinación tardía y prolongada en el tiempo.

La tasa de germinación fue muy baja, con apenas siete eventos sobre el total de semillas sembradas. Bajo estas condiciones no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos (Prueba Exacta de Fisher, $p = 0,0334$; GLMM binomial, $p > 0.2$). En este contexto, y bajo las condiciones del experimento, no se encontró evidencia de que el paso por el tracto digestivo de los dispersores evaluados incrementa la probabilidad de germinación en comparación con el control.

5.4.2 Infestación de frutos

La infestación fue elevada en el conjunto de muestras analizadas. En total, el 56% de los endocarpos evaluados presentaron signos de infestación (981 de 1752, Tabla 2), representado en un total de 2445 semillas infestadas. La proporción de infestación varió entre tratamientos. El tratamiento Fruto (control) presentó el mayor porcentaje de endocarpos infestados (79%), seguido por ñandú (65%), Vaca regurgitación (56%), Zorro (39%) y Vaca fecas (28%) (Tabla 2).

Tabla 2. Número y porcentaje de frutos sanos e infestados por tratamiento, con la probabilidad estimada y el intervalo de confianza al 95% calculado a partir de GLM binomial

Tratamiento	Total	Sanos	Picados	% Picados	Probabilidad estimada	IC 95%
Fruto	230	48	182	79	0,79	[0,73 - 0,84]
Ñandú	462	162	300	65	0,65	[0,60 - 0,69]
Vaca regurgitación	627	275	352	56	0,56	[0,52 - 0,60]
Zorro	238	146	92	39	0,39	[0,33 - 0,45]
Vaca fecas	195	140	55	28	0,28	[0,22 - 0,35]

Total	1752	771	981	56
--------------	------	-----	-----	----

Los GLM indicaron que la probabilidad de infestación fue significativamente mayor en el tratamiento control (i.e. Fruto) en comparación con todos los demás tratamientos evaluados. En particular, “Fruto” presentó una mayor probabilidad de infestación que Ñandú, Vaca regurgitación, Vaca fecas y Zorro (Tabla 3).

Tabla 3. Estimación del coeficiente en la escala logit (estimate), error estándar (SE), estadístico z y p-valor, obtenidos mediante el GLM, para cada contraste con relación al tratamiento control: Fruto

Fruto vs:	Estimate	SE	z	p-valor
Ñandú	0.717	0.189	3.79	0.0007
Vaca regurgitación	1.086	0.181	5.996	<0.0001
Vaca fecas	2.267	0.227	9.975	<0.0001
Zorro	1.795	0.210	8.551	<0.0001

Las comparaciones múltiples (Tukey) confirmaron este patrón general, evidenciando que el tratamiento “Fruto” difiere significativamente de todos los tratamientos asociados a dispersores (Fig 9). Entre estos, se observaron diferencias adicionales que configuran un gradiente en la probabilidad de infestación: Ñandú presentó valores intermedios, diferenciándose de los tratamientos asociados a ganado y de Zorro, mientras que Vaca fecas y Zorro tendieron a presentar las menores probabilidades de infestación (Fig. 9).

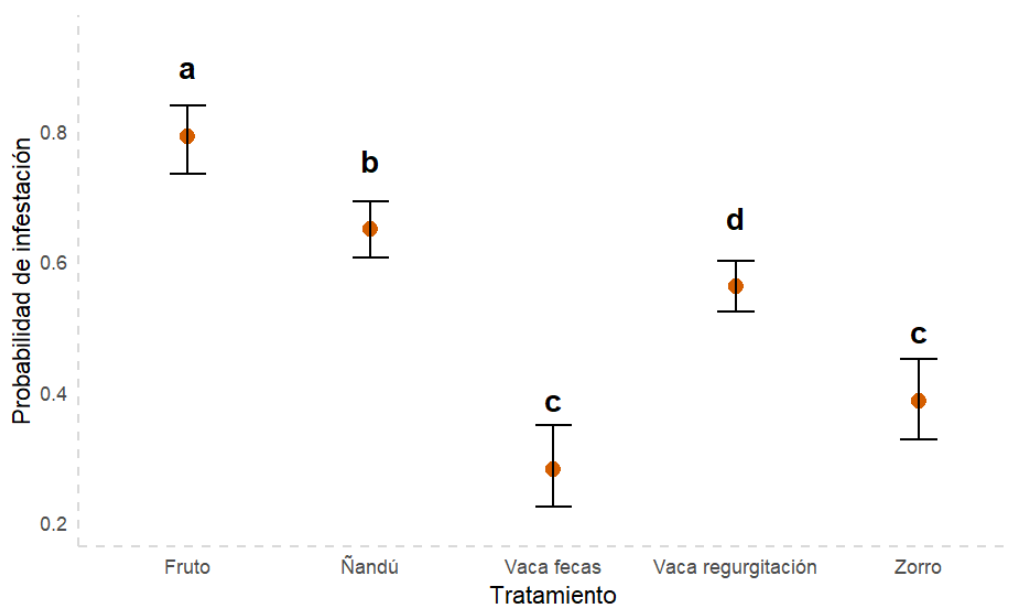


Figura 9. Probabilidad de infestación por tratamiento estimada por el modelo GLM. Letras distintas indican diferencias significativas según prueba post-hoc de Tukey ($\alpha = 0,05$). Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

En relación con la intensidad de infestación, los curculiónidos dominaron ampliamente en todos los tratamientos, mientras que los brúquidos representaron una proporción menor (Fig 10). Al considerar el total de endocarpos, el número promedio de insectos por endocarpo fue de 0,86. Este valor fue mayor en el tratamiento Fruto (1,40), seguido por ñandú (0,99), Vaca regurgitación (0,85), Zorro (0,49) y Vaca fecas (0,41).

Al restringir el análisis a los endocarpos infestados, las diferencias entre tratamientos se redujeron. El tratamiento Fruto presentó el mayor número promedio de insectos por fruto ($\approx 1,75$), mientras que los tratamientos ñandú, Vaca fecas y Vaca regurgitación mostraron valores intermedios y similares entre sí ($\approx 1,5$). El tratamiento Zorro presentó el valor más bajo ($\approx 1,25$).

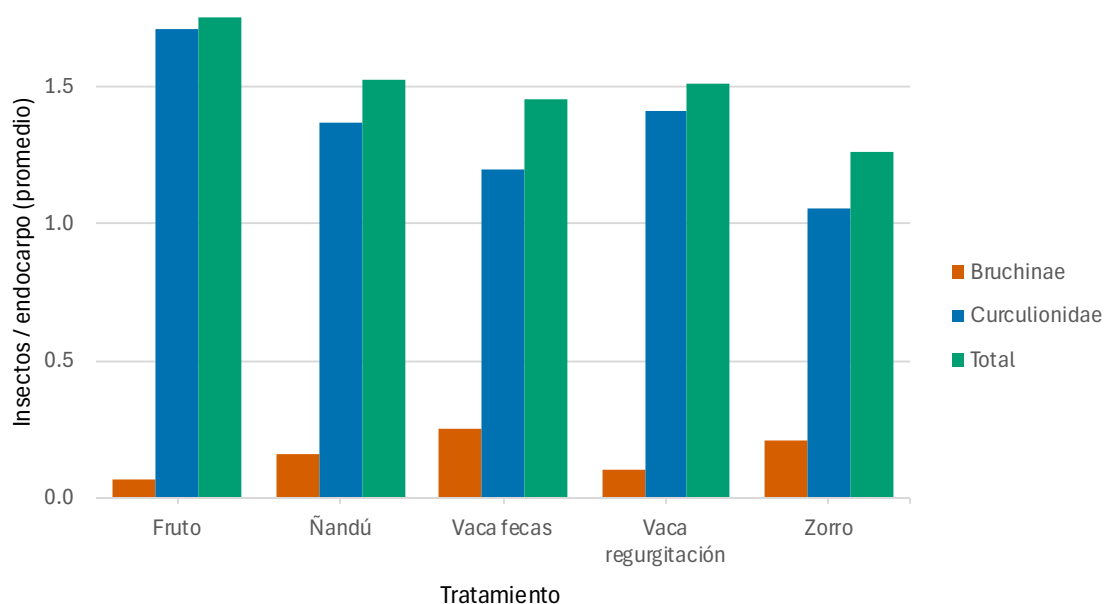


Figura 10. Número de insectos por endocarpo en los distintos tratamientos.

5.5 Discusión

A pesar de que el experimento de germinación presentó una tasa baja y no se detectaron diferencias significativas entre tratamientos, resulta destacable que todas las germinaciones registradas ocurrieron en tratamientos que implicaron el paso de los frutos por el tracto digestivo de animales, mientras que el tratamiento control (fruto intacto) no presentó germinación. Este patrón sugiere que la endozoocoria podría facilitar la germinación bajo ciertas condiciones, aunque este efecto no pudo ser corroborado estadísticamente debido a la baja potencia del experimento. En este sentido, el tratamiento correspondiente al ñandú fue el único que presentó más de un evento de germinación, aunque la vaca también mostró germinaciones al considerar conjuntamente sus dos vías de procesamiento (fecas y regurgitación).

Una posible explicación para la baja germinación observada radica en la propia estrategia reproductiva de la palmera. En el palmar de Castillos, se ha estimado que cada individuo produce en promedio unas 11.150 semillas, lo que equivale aproximadamente a 4478 frutos (endocarpos) al considerar las frecuencias de endocarpos con una, dos y tres semillas (0.07, 0.37 y 0.56 respectivamente) reportadas por los autores (Rivas y Barilani, 2004) para el palmar de Castillos. Sin embargo, la probabilidad de que una semilla logre establecerse como plántula en condiciones naturales es baja ($\approx 0,7\%$), ya que este valor integra la acción de múltiples factores, incluyendo la depredación de semillas y la mortalidad en etapas tempranas (Rivas y Barilani, 2004). Si bien en este estudio se intentó reducir algunos de estos efectos mediante la selección de frutos aparentemente sanos, los resultados evidenciaron que una proporción considerable de semillas se encontraba igualmente infestada. En este contexto, el número relativamente reducido de frutos utilizados en el experimento (80 por tratamiento, equivalentes a unas 199 semillas) limita fuertemente la probabilidad de detectar eventos de germinación y, por ende, posibles diferencias entre tratamientos. Así, la baja germinación registrada no necesariamente contradice un posible efecto de la endozoocoria, sino que es consistente con las restricciones demográficas propias de la especie.

En cuanto a la infestación de los frutos, los resultados muestran un patrón claro: los frutos recolectados directamente de la planta presentaron la mayor proporción de infestación y fueron el único tratamiento en el que el número promedio de insectos por fruto superó la

unidad, mientras que todos los tratamientos que implicaron el paso por el tracto digestivo mostraron una reducción en estos valores. Esto sugiere que los consumidores de frutos no solo cumplen un rol como dispersores, sino que también podrían contribuir a disminuir la carga de insectos depredadores de semillas, representando un beneficio adicional para la planta.

Al expresar los resultados en términos comparables con estudios previos, y utilizando las probabilidades de semillas por fruto reportadas por Rivas y Barilani (2004), se estima que 1.508 de un total de 4.363 semillas se encontraban infestadas, lo que representa aproximadamente un 35%. Este valor es superior al reportado previamente para Uruguay por Barilani (2002), quien documentó una depredación de semillas del 22,3%. Si bien esta comparación debe interpretarse con cautela, dado que se basa en una estimación indirecta, la mayor proporción observada podría estar asociada a cambios en la estructura y estado del palmar, particularmente a su envejecimiento, lo que podría incrementar su vulnerabilidad a la infestación por insectos (Quintero & Bowers, 2011; Li et al., 2021; Jeong et al., 2023).

Entre los dispersores, se observaron diferencias en la magnitud de este efecto. El tratamiento de fecas de vaca presentó la menor proporción de infestación, lo que podría estar asociado al mayor tiempo de retención del material en el sistema digestivo de los rumiantes (Kardong, 2012), exponiendo a los insectos a condiciones prolongadas de temperatura y procesos digestivos. En contraste, los frutos provenientes de regurgitación, que no completan el tránsito digestivo, mostraron valores más altos de infestación, lo que refuerza la importancia del procesamiento digestivo completo. Por su parte, los tratamientos correspondientes a ñandú y zorro también evidenciaron una reducción en la infestación respecto al control, aunque en menor magnitud. En este sentido, el zorro se posiciona como el segundo tratamiento con menor porcentaje de infestación, mientras que el ñandú presenta el valor más alto dentro de los dispersores. Este patrón es consistente con las diferencias en los tiempos de retención digestiva entre grupos, siendo generalmente más prolongados en mamíferos que en aves (Kardong, 2012), lo que podría favorecer una mayor exposición de los insectos a condiciones adversas en el tracto digestivo.

Al integrar los tratamientos por tipo de dispersor, el zorro aparece como el agente cuyos frutos presentan menor probabilidad de infestación, mientras que la vaca muestra valores intermedios al considerar conjuntamente fecas y regurgitación. Esto resalta la importancia

de considerar no solo los mecanismos de dispersión, sino también las particularidades del procesamiento digestivo al evaluar la calidad del servicio de dispersión.

En relación a los mecanismos subyacentes a la reducción de la infestación, no es posible determinar con certeza cuál es el proceso dominante. Sin embargo, la evidencia disponible permite discutir dos hipótesis principales. Por un lado, el tránsito por el tracto digestivo podría afectar negativamente la supervivencia de los insectos en desarrollo, principalmente a través de la exposición prolongada a temperaturas elevadas. Como se mencionó previamente, la mortalidad en estadios inmaduros depende tanto de la temperatura como del tiempo de exposición, existiendo un efecto acumulativo entre ambos factores, por lo que incluso temperaturas moderadas pueden resultar letales si la exposición es suficientemente prolongada (Fields, 1992; Mekasha et al., 2006; Beckett et al., 2007; Ajayi et al., 2021). En este sentido, las condiciones térmicas relativamente constantes del sistema digestivo, junto con los tiempos de retención, constituyen un mecanismo plausible para explicar la reducción observada en la infestación.

Por otro lado, se ha propuesto que algunos dispersores pudiesen seleccionar activamente frutos no infestados (García et al., 1999; Bravo, 2008; Xiao, 2020). Sin embargo, este mecanismo parece poco probable en el sistema de estudio. En los trabajos que documentan selección, los frutos infestados presentan señales externas detectables, como cambios en la coloración u orificios visibles (García et al., 1999; Bravo, 2008; Xiao, 2020), lo que no ocurre en el butiá, donde la oviposición se produce en etapas tempranas del desarrollo del fruto y la infestación permanece oculta hasta la emergencia de las larvas. En el caso del ñandú, además, está reportado que la elección de los alimentos se da principalmente de manera visual, ya que tienen mal sentido del gusto y olfato (Fernández, 1998). En concordancia con esto, en el presente estudio se observó la emergencia de larvas varios meses después de la recolección, incluso en frutos que no presentaban signos visibles de infestación, lo que sugiere que los dispersores difícilmente puedan discriminar entre frutos sanos e infestados al momento del consumo. Esto resulta particularmente relevante para especies como el ñandú o el ganado, que consumen grandes cantidades de frutos sin una manipulación individual detallada.

Una tercera posibilidad es que, cuando los dispersores ingieren frutos en los que la larva ya ha emergido, los endocarpos provenientes de esos frutos no resistan la masticación o los procesos gástricos posteriores. De este modo, los frutos colectados podrían haber estado sujetos previamente a un filtro que resultara en una mayor proporción de frutos no

infestados. No obstante, como ya se mencionó, la mayoría de los frutos colectados presentaba un aspecto exteriormente sano y las larvas emergieron mucho tiempo después de la colecta. En el caso de los brúquidos, los tiempos de emergencia reportados son prolongados (superiores a dos meses) (Benton, 2015), lo que prácticamente descarta la posibilidad de que el endocarpo se encontrara debilitado por la actividad de las larvas antes de la ingesta del fruto por los dispersores. Respecto a los curculiónidos, existe menor información sobre las especies que utilizan estos frutos y sobre la duración de su desarrollo larval, dado que su ciclo de vida se cumple parcialmente dentro del endocarpo y parcialmente afuera de este. Asimismo, no se observaron restos de endocarpos rotos en las fecas o regurgitaciones colectadas. Por todo esto, aunque no es posible descartar por completo este proceso, consideramos poco probable que haya modificado sustancialmente los niveles de infestación obtenidos.

Asimismo, aunque algunos estudios sugieren que las aves frugívoras no eliminan a los insectos durante el tránsito digestivo (Xiao, 2020), el ñandú presenta características fisiológicas marcadamente distintas a las de las aves frugívoras típicas, como los passeriformes, incluyendo un mayor tamaño corporal y un tracto digestivo más extenso (Jacques et al., 2025), lo que podría implicar tiempos de retención más prolongados y, por ende, una mayor exposición de los insectos a condiciones térmicas adversas.

En suma, estos resultados indican que los dispersores no solo influyen en la remoción y transporte de semillas, sino también en su calidad, modulando procesos clave como la infestación por insectos y, potencialmente, la probabilidad de establecimiento.

5.6 Conclusiones

Se presentan las siguientes conclusiones del Capítulo II, centradas en los efectos del paso por el tracto digestivo sobre la germinación y la infestación de las semillas de butiá.

1. Bajo las condiciones experimentales del germinador y con el tamaño muestral disponible, no se detectó un efecto significativo del paso por el tracto digestivo sobre la germinación. La tasa observada fue extremadamente baja (7 plantines sobre 400 frutos), lo que limita la capacidad de detectar diferencias entre tratamientos.
2. La ausencia de germinación en el tratamiento control y la ocurrencia exclusiva de plantines en tratamientos con paso digestivo constituyen un antecedente que justifica profundizar el estudio del efecto de la endozoocoria sobre la germinación, mediante diseños con mayor tamaño muestral y poder experimental.
3. El análisis de infestación evidenció que los frutos recolectados directamente del racimo presentaron la mayor probabilidad de infestación por coleópteros, mientras que todos los tratamientos que implicaron el paso por el tracto digestivo mostraron una reducción consistente en estos valores.
4. Los curculiónidos fueron el grupo dominante en los conteos de insectos, mientras que los brúquidos tuvieron una contribución menor. La proporción estimada de semillas infestadas fue elevada ($\approx 56\%$), superando valores reportados previamente para el sistema, lo que sugiere una alta presión de depredación de semillas en el contexto actual del palmar.
5. Los dispersores no solo intervienen en el transporte de semillas, sino también en su calidad, al modificar procesos como la infestación por insectos. Esto resalta la importancia de considerar tanto componentes cuantitativos como cualitativos al evaluar la efectividad de la dispersión.
6. Se observaron diferencias en la probabilidad de infestación entre los distintos dispersores, lo que indica que el efecto del paso digestivo no es uniforme entre especies y sugiere un rol diferencial de los dispersores en la calidad de las semillas.

6. Síntesis y conclusiones generales

Los resultados combinados de los dos capítulos muestran que el funcionamiento del palmar de butiá en Castillos, así como la dispersión y el posterior establecimiento de la especie, dependen de la interacción de múltiples procesos. Por un lado, la movilización de semillas por vertebrados, con el ñandú como un actor terrestre destacado, y, por otro, las pérdidas asociadas a la infestación de semillas y a los efectos directos e indirectos de la ganadería. Estas dinámicas ayudan a explicar por qué la alta producción de frutos del palmar no se traduce en una regeneración efectiva a escala del paisaje.

El ganado vacuno, por su elevada frecuencia de consumo de frutos, constituye el principal dispersor en términos cuantitativos dentro del palmar, seguido del ganado ovino, aunque en un rol mucho menor. El ñandú a su vez se posiciona como un dispersor terrestre relevante, al presentar la mayor frecuencia de visitas entre las especies silvestres durante el período de fructificación.

En el experimento de germinación, los escasos eventos registrados ocurrieron exclusivamente en tratamientos que implicaron el paso por el tracto digestivo, incluyendo el correspondiente al ñandú, lo que sugiere un posible efecto de la endozoocoria, aunque este no pudo ser corroborado estadísticamente. A su vez, los resultados indican que el tránsito digestivo puede reducir la carga de insectos depredadores de semillas, lo que sugiere que los dispersores no solo movilizan semillas, sino que también pueden modificar su calidad. Sin embargo, esta reducción es parcial y ocurre en un contexto de alta infestación inicial, por lo que la infestación continúa representando una limitante importante para la disponibilidad de semillas viables. A esto se suma la presencia de ganado vacuno, que reduce la ocurrencia de ñandúes y afecta negativamente la supervivencia de plántulas y juveniles, reforzando la existencia de múltiples presiones que condicionan la regeneración del palmar.

Los resultados también ponen de manifiesto algunas limitaciones del estudio, como la marcada heterogeneidad espacial en la presencia de ñandúes entre establecimientos y el bajo tamaño muestral en el experimento de germinación, lo que restringe la capacidad de detectar efectos estadísticos. En este sentido, futuros estudios deberían incrementar el

número de semillas evaluadas y explorar estos procesos en distintos contextos, ya que podrían diferir según la carga ganadera y la estructura del palmar.

En conjunto, esta tesis evidencia que la efectividad de la dispersión no depende únicamente de la remoción de frutos, sino también de procesos posteriores que afectan la calidad y el destino de las semillas. En este contexto, la conservación y recuperación del palmar dependen en gran medida de los dispersores que movilizan sus semillas. El ñandú, junto a otros vertebrados, cumple un rol clave en este proceso, por lo que comprender y proteger la dinámica de estas especies resulta fundamental para que la producción de frutos se traduzca en reclutamiento efectivo y en la persistencia del ecosistema.

7. Referencias bibliográficas

- Ajayi, F. A., Peter, E., Okrikata, E., Emmanuel, R. A., Dattijo, S. A., y Kayode, E. A. (2021). Impact of solar heat enhanced by the use of black polypropylene sheets on the development of *C. allosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Chrysomelidae) eggs and germinability of cowpea seeds. *International Journal of Tropical Insect Science*, 41(4), 2867-2872.
- Alfaro, M., Illarze, M., Zarucki, M., Lado, I., Arim, M., y Borthagaray, A. I. (2025). Landscape Connectivity and Bird Communities in Fragmented Butiá Palm Groves. e70156. *Austral Ecology*, 50(12), e70156. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/aec.70156>
- Alonso, E., Rodriguez, E., y Clara, M. (1995). Dispersión de la palma butiá (*Butia capitata*) por el zorro de monte (*Cercopithecus thous*) en montes nativos de la reserva de biosfera, Bañados del Este, Uruguay. *Comunicaciones Botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 5 , (104): 3pp.
- Anderson, R. S. (2002). 131 Curculionidae Latreille 1802. En R. H. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley, y J. Howard Frank, *American Beetles, Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea* (pp. 722-815). Boca Raton, Florida, USA: CRC Press.
- Azpiroz, A., Alfaro, M., y Jiménez, S. (2012). *Lista Roja de las Aves del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la avifauna nacional con base en los criterios de la Unión Mundial para la Naturaleza*. Montevideo: Dirección Nacional de Medio Ambiente.
- Barilani, A. (2002). Caracterización de los palmares de Butiá capitata (Mart.) Becc. de Castillos y San Luis (Rocha). Incidencia de los coleópteros consumidores de semillas. *Tesis de grado. Montevideo : Udelar. FA*.
- Bascompte, J., y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual review of ecology, evolution and systematics*, 567-593.
- Beckett, S. J., Fields, P. G., y Subramanyam, B. (2007). Disinfestation of stored products and associated structures using heat. En J. Tang, E. Mitcham, S. Wang, y S. Lurie,

- Heat treatments for postharvest pest control: theory and practice* (pp. 182-237). Wallingford UK: CABI.
- Bellis, L. M., Martella, M. B., Navarro, J. L., y Vignolo, P. E. (2004). Home range of greater and lesser rhea in Argentina: relevance to conservation. *Biodiversity & Conservation*, 13(14), 2589-2598.
- BirdLife International. (2022). *Rhea americana*. Retrieved 29 de julio de 2025, from The IUCN Red List of Threatened Species 2022: e.T22678073A219615764: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2022-2.RLTS.T22678073A219615764.en>
- BirdLife International. (2022). *Species factsheet: Rhea americana*. Retrieved 30 de 08 de 2022, from <http://www.birdlife.org>
- Bond, W. J. (1994). Do mutualisms matter ? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 344, 83–90.
- Bondar, G. (1936). *Notas biológicas sobre bruquídeos observados no Brasil. Arquivos do Instituto de Biologia Vegetal*.
- Borthagaray, A. I., Soutullo, Á., Carranza, A., y Arim, M. (2018). A modularity-based approach for identifying biodiversity management units. *Revista chilena de historia natural*, 91(1), 1-10.
- Bravo, S. (2008). Seed Dispersal and Ingestion of Insect-Infested Seeds by Black Howler Monkeys in Flooded Forests of the Parana River, Argentina. . *Biotropica*, 40, 471-476. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00400.x>
- Brazeiro, A., Haretche, F., Cravino, A., Fernández-Santiago, P. G., y Bombi-Haedo, K. (2026). Livestock exclusion boosts regeneration and ecosystem complexity in an endangered palm savanna. *Ecological Processes*, 15:70. <https://doi.org/https://doi.org/10.1186/s13717-026-00729-x>
- Brooks, M., Bolker, B., Kristensen, K., Maechler, M., Magnusson, A., McGillicuddy, M., . . . Krieger, N. (2025). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.glmmTMB>

- Broschat, T. (1998). Endocarp Removal Enhances *Butia capitata* (Mart.) Becc. (Pindo Palm) Seed Germination. *HortTechnology*, 8, 586-587.
<https://doi.org/10.21273/HORTTECH.8.4.586>.
- Buckley, Y. M., Anderson, S., Catterall, C. P., Corlett, R. T., Engel, T., Gosper, C. R., . . . Westcott, D. A. (2006). Management of plant invasions mediated by frugivore interactions. *Journal of Applied Ecology*, 43, 848-857.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01210.x>
- Carpenter, W. J. (1988). Seed after-ripening and temperature influence *Butia capitata* germination. *HortScience*, 23(4), 702-703.
- Chebataroff, J. (1960). El Palmar de Porrúa : una reliquia botánica en el territorio uruguayo. *Humanidades Digitales*. Retrieved 22 de 08 de 2022, from <http://humanidades-digitales.fhuce.edu.uy/items/show/463>
- Chen, X., Li, X., y Li, Q. (2025). Interspecific variation in seed traits facilitates divergent pre-dispersal seed predation among five stone oak species. *Ecological Processes*, 14(1), 42.
- Coe, M., y Coe, C. (1987). Large herbivores, acacia trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science*, 83(10), 624.
- Corlett, R. T. (1995). Tropical secondary forests. *Progress in Physical Geography*, 19, 159–172.
- Crawley, M. J. (2000). Seed predators and plant population dynamics. En *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (pp. 167–182).
- Crawley, M. J., y Long, C. R. (1995). Alternate Bearing, Predator Satiation and Seedling Recruitment in *Quercus Robur* L. *Journal of Ecology*, 83(4), 683–696.
<https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2261636>
- Dabezies, J. M. (2018). Heritagization of nature and its influence on local ecological knowledge in Uruguay. *International Journal of Heritage Studies*, 24(8), 828-842.
- Dabezies, J. M. (2019). Negotiating the taskscape. Relocating human–Environmental relationships in conservation proposals around Palm Forests in Uruguay. *Conservation and Society*, 17(3), 236-249.

- Decarre, J. (2015). Diversity and structure of bird and mammal communities in the Semiarid Chaco Region: response to agricultural practices and landscape alterations. 191. Imperial College London.
- Del Puerto, O. (1969). *Hierbas del Uruguay; Nuestra Tierra* (Vol. 19). Montevideo, Uruguay.
- Del Puerto, O. (1987). *La extensión de las comunidades primitivas en el Uruguay. Notas técnicas* (Vol. 1). Montevideo, Uruguay.
- Delfino, L. (1992). Palmeras y palmares del Uruguay. *Revista Agropecuaria*(10), pp. 15-34.
- Espelta, J. M., Bonal, R., y Sánchez-Humanes, B. (2009). Pre-dispersal acorn predation in mixed oak forests: interspecific differences are driven by the interplay among seed phenology, seed size and predator size. *Journal of Ecology* , 97:1416–1423. [https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01564.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01564.x)
- Fedriani, J. M., y Wiegand, T. (2014). Hierarchical mechanisms of spatially contagious seed dispersal in complex seed-disperser networks. *Ecology*, 95(2), 514-526.
- Fernández, G. J. (1998). Ecología reproductiva del Ñandú. *Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias*.
- Fields, P. G. (1992). The control of stored-product insects and mites with extreme temperatures. . *Journal of Stored Products Research*, 28(2), 89-118.
- Fior, C. S., Rodrigues, L. R., Leonhardt, C., y Schwarz, S. F. (2011). Superação de dormência em sementes de *Butia capitata*. *Ciência Rural*, 41, 1150-1153.
- Folch, A. (1992). Rheidae (Rheas). En J. del Hoyo, A. Elliott, y J. Sargatal, *Handbook of the birds of the world* (pp. 84-89). Barcelona, España: Lynx Edicions.
- Fukumoto, H., y Kajimura, H. (2003). Seed-insect fauna in pre-dispersal acorns of *Quercus variabilis* and *Q. serrata* and its impact on acorn production. En I. Kanazawa, *Forest Insect Population Dynamics and Host Influences* (pp. 90–93).
- Galindo-Gonzalez, J. (1998). Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica Mexicana (México)*, 73, 57-74.

- García, D., Zamora, R., Gómez, J. M., y Hódar, J. A. (1999). Bird Rejection of Unhealthy Fruits Reinforces the Mutualism between Juniper and Its Avian Dispersers. *Oikos*, 85(3), 536–544. <https://doi.org/doi:10.2307/3546703>
- Giordano, P. F., Bellis, L. M., Navarro, J. L., y Martella, M. B. (2008). Abundance and spatial distribution of Greater Rhea *Rhea americana* in two sites on the pampas grasslands with different land use. *Bird Conservation International*, 18(1), 63-70.
- Grenha, V., Macedo, M. V., y Monteiro, R. F. (2008). Predação de sementes de *Allagoptera arenaria* (Gomes) O’Kuntze (Arecaceae) por *Pachymerus nucleorum* Fabricius (Coleoptera, Chrysomelidae, Bruchinae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 52:50-56.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., y Herre, E. A. (2000). Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature*, 404: 493-495.
- Higaki, M. (2016). Prolonged diapause and seed predation by the acorn weevil, *Curculio robustus*, in relation to masting of the deciduous oak *Quercus acutissima*. *Entomol Exp Appl*, 159:338–346. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/eea.12444>
- HilleRisLambers, J., Clark, J. S., y Beckage, B. (2002). Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature*, 35, 417:732.
- Howe, H. F., y Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13, 201-228.
- Instituto Uruguayo de Meteorología. (s.f.). *Características climáticas*. Retrieved 1 de 10 de 2025, from INUMET: <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/caracteristicas-climaticas>
- Jacques, C. L., Mariano, V., y Christianini, A. V. (2025). Gut-passage time and the role of the Greater Rhea (*Rhea americana*) influencing seed dispersal and predation in Neotropical grasslands and savannas. *Emu-Austral Ornithology*, 125(1), 60-72.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104, 501–528.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 465-492.

- Janzen, D. H., Demment, M. W., y Robertson, J. B. (1985). How fast and why do germinating Guanacaste seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses? *Biotropica*, 17, 322–325.
- Jeong, S. J., Nam, B. E., Jeong, H. J., Jang, J. Y., Joo, Y., y Kim, J. G. (2023). Age-dependent resistance of a perennial herb, *Aristolochia contorta* against specialist and generalist leaf-chewing herbivores. *Front Plant Sci*, 14, 1145363. . <https://doi.org/doi: 10.3389/fpls.2023.1145363>
- Johnson, C. D. (1981). Seed beetle host specificity and the systematics of the Leguminosae. En R. M. Polhill, y P. H. Raven , *Advances in Legume Systematics* (pp. 995-1027).
- Johnson, C. D., Zona, S., y Nilson, J. A. (1995). Bruchid Beetles and palm seeds: recorded relationships. *Principes*, 39:25-35.
- Jordano, P. (2013). Fruits and frugivory. En M. Fenner, *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Vol. 3, pp. 18-61). <https://doi.org/10.1079/9781780641836.0018>
- Jordano, P., y Schupp, E. W. (2000). Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological monographs*, 70(4), 591-615.
- Kardong, K. V. (2012). *Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution*. New York: McGraw-Hill.
- Kowalski, M. (2013). Exifpro 2.1. California, US.
- Lado, I., Alfaro, M., Arim, M., Borthagaray, A., Fascioli, S., Illarze, M., . . . Zarucki, M. (2024). Aves de los palmares de Butiá (*Butia odorata*) en Uruguay: datos de cinco años de muestreos. *Ecosistemas*, 33(3), 2795. <https://doi.org/https://doi.org/10.7818/ECOS.2795>
- Lamprey, H. F., Halevy, G., y Makacha, S. (1974). Interactions between *Acacia*, bruchid seed beetles and large herbivores. *East African Wild life Journal*, 12, 81-85.
- Lantschner, M. (2012). *Efecto de las forestaciones sobre el uso de hábitat y disponibilidad de recursos de mamíferos carnívoros nativos en el NO Patagónico*. Tesis de Doctorado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

- Leiva, M. J., y Fernández-Alés, R. (2005). Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands. *For Ecol Manage*, 212:221–229. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.36>
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R., y Chave, J. (2003). The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *34(1)*, pp. 575–604.
- Ley Forestal N° 15.939, art. 25. (28 de 12 de 1987). Uruguay.
- Li, H. D., Tang, L., Jia, C., Holyoak, M., Fründ, J., Huang, X., y Xiao, Z. (2020). The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird–plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23(8), 1252-1262.
- Li, X. Q., Shen, S., y Guo, W. F. (2021). Age-dependent resistance and tolerance of an invasive tree to above-and belowground herbivore interactions: Implications for invasiveness and biological control. *Biological Control*, 161.
- Lorenzi, H., Kahn, F., Noblick, L. R., y Ferreira, E. (2010). *Flora brasileira: Arecaceae (palmeiras)* (2nd ed.). Nova Odessa, Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Martella, M. B., Navarro, J. L., Gonnet, J. M., y Monge, S. A. (1996). Diet of Greater Rheas in an Agroecosystem of Central Argentina. *The Journal of Wildlife Management*, 60(3), 586–92. <https://doi.org/10.2307/3802076>
- Masat, O. M., Chatellenaz, M. L., y Fontana, J. L. (2011). Dieta del Ñandú, Rhea americana (Aves: Rheidae), en el Parque Nacional Mburucuyá, Argentina. *Brenesia*, 83-89.
- Mekasha, C., Dzolkifli, O., Yusuf, S., Rita, M., y Noorma, O. (2006). Effect of heat treatment on developmental stages of *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) in stored adzuki bean *Vigna angularis*. *International Journal of Tropical Insect Science.*, 26(4), 273.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (2015). *Regiones: Clasificación por regiones según la explotación realizada*. Dirección de Estadísticas Agropecuarias (DIEA).
- Molina Espinosa, B. (2001). *Biología y conservación del palmar de butiá (Butia capitata) en la Reserva de Biosfera Bañados del Este*. Avances de investigación / Bethy Molina Espinosa - PROBIDES - Rocha, UY.

- Moraes, M. (1991). Contribución al estudio del ciclo biológico de la palma Copernicia alba en un áreas ganadera (Espíritu, Beni, Bolivia). *Ecología en Bolivia* , 18: 1-20
- Nathan, R., y Muller-Landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278–285.
- Östergård , H., Hambäck , P. A., y Ehrlén, J. (2007). Pre-dispersal seed predation: the role of fruit abortion and selective oviposition. *Ecology*, 88:2959–2965. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/07-0346.1>
- Perea, R., López, D., San Miguel, A., y Luis, G. (2012). *Incorporating insect infestation into rodent seed dispersal: better if the larva is still inside*. . *Oecologia*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00442-012-2350-8>
- Primack, R. B., y Miao, S. L. (1992). Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* , 6, 513–519.
- Puechagut, P. B., Politi, N., Ruiz de los Llanos, E., Lizarraga, L., Bianchi, C. L., Bellis, L. M., y Rivera, L. O. (2018). Association between livestock and native mammals in a conservation priority area in the Chaco of Argentina. *Mastozoología neotropical*, 25(2).
- Quintero, C., y Bowers, M. D. (2011). Plant induced defenses depend more on plant age than previous history of damage: implications for plant-herbivore interactions. *J Chem Ecol*, 37(9), 992-1001. <https://doi.org/doi:10.1007/s10886-011-0007-4>
- R Core Team. (2025). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Renison, D., Valladares, G., y Martella, M. B. (2010). The effect of passage through the gut of the Greater Rhea (Rhea americana) on germination of tree seeds: implications for forest restoration. *Emu-Austral Ornithology*, 110(2), 125-131.
- Rivas, M. (2005). Desafíos y alternativas para la conservación in situ de los palmares de Butia capitata (Mart.) Becc. *Agrociencia*, 9(1-2), 161-168.
- Rivas, M., Filippini Alba, J. M., Cunha, H., Resnichenko, Y., y Barbieri, R. L. (2017). Palm Forest Landscape in Castillos (Rocha, Uruguay): Contributions to the

- Design of a Conservation Area. *Open Journal of Forestry*, 7, 97-120.
<https://doi.org/10.4236/ojf.2017.72007>
- Rivas, M., Jaurena, M., Gutiérrez, L., y Barbieri, R. L. (2014). Diversidad vegetal del campo natural de *Butia odorata* (Barb. Rodr.) Noblick en Uruguay. *Agrociencia (Uruguay)*, 18(2), 14-27.
- Rivas, M., y Barilani, A. (2004). DIVERSIDAD, POTENCIAL PRODUCTIVO Y REPRODUCTIVO DE LOS PALMARES DE *Butia capitata* (MART.) BECC. DE URUGUAY. *Agrociencia*, 8(1), 11-20.
- Rivas, M., y Scarpitta Altez, N. (2022). Enfoque agroecológico: Acciones para la transición hacia la conservación, restauración y valorización del Palmar de Butiá. Una tarea de todos. *Revista Plan Agropecuario*(181).
- Rodríguez-Mazzini, R. (2000). *EL ZORRO DE MONTE (CERDOCYON THOUS) COMO AGENTE DISPERSOR DE SEMILLAS DE PALMA*. Estudios realizados en la Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa. Reserva de Biosfera Bañados del Este / Ricardo Rodríguez-Mazzini, Bethy Molina Espinosa. — Rocha, UY : PROBIDES, 2000.
- Rohner, C., y Ward, D. (1999). Large mammalian herbivores and the conservation of arid Acacia stands in the Middle East. *Conservation Biology*, 13(5), 1162-1171.
- Sallabanks, R., y Courtney, S. P. (1992). *Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions*.
- Samuels, I. A., y Levey, D. J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? . *Functional Ecology*, 19, 365–368.
- San Martín, H., Prigioni, C., Sappa, A., y San Martín, A. (1996). Informe preliminar sobre algunos grupos zoológicos vinculados al ciclo anual de la palma Butiá (*Butia capitata*) (Mart.) Becc. *Acta zoológica platense*, 1(2), 1-15.
- Schlindwein, G., Schlindwein, C. C., Tonietto, A., y Dillenburg, L. R. (2013). Alleviation of seed dormancy in *Butia odorata* palm tree using drying and moist-warm stratification . *Seed Science & Technology*, 41, 1-11.
- Schupp, E. W. (1992). Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* , 71: 504-515.

- Schupp, E. W., Jordano, P., y Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New phytologist*, 188(2), 333-353.
- Sekercioglu, C. H. (2006). Increasing awareness of avian ecological function. *Trends in ecology & evolution*, 21(8), 464-471.
- Silva, M. G., y Tabarelli, M. (2001). Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*, 22(5-6), 259–268. [https://doi.org/10.1016/s1146-609x\(01\)](https://doi.org/10.1016/s1146-609x(01))
- Southgate, B. J. (1979). Biology of the Bruchidae. *Annual review of entomology*, 24(1), 449-473.
- Tomlinson, P. B. (1990). *The structural biology of palms*. Claderon. Press. Oxford 477p.
- Tonietto, A., Schlindwein, G., y Efrom, C. F. (2021). Contribution about the occurrence of *Pachymerus bridwelli* (Prevet)(Coleoptera: Chrysomelidae) in diaspores of pindo palm (*Butia odorata*)(Barb. Rodr.) Noblick & Lorenzi. *Revista Ceres*, 68, 149-154. <https://doi.org/https://doi.org/10.1590/0034-737X202168020009>
- Vander Wall, S. B. (2001). The evolutionary ecology of nut dispersal. *Bot Rev.*
- Wang, Y., Montagne, J., Lin, F., Yuan, Z., Ye, J., Wang, X., y Hao, Z. (2021). Similarity between seed rain and neighbouring mature tree communities in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 31, 2435–2444. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119630>
- Xiao, Z. (2020). Endozoochory of frugivorous birds as potential dispersal of seed parasites from *Pistacia chinensis*: experimental evidence. . *Integrative Zoology*, 15, 149-155. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/1749-4877.12406>
- Yagihashi, T., Hayashida, M., y Miyamoto, T. (1999). Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecological Research*, 14, 71-76.
- Zaffaroni, C., Rivas, M., Resnichenko, Y., y Hernández, J. (2005). A Contribution for the Conservation of Unique Landscapes: *Butia capitata* Palm Forests (Mart.) Becc., in the Department of Rocha, Uruguay. In *10th Annual Report-Conference of Latin American Geographers* (pp. 116611-16622). Sao Paulo: EGAL.

Zona, S., y Henderson, A. (1989). A review of animal-mediated seed dispersal of palms.
Selbyana, 11: 621.

8. Anexo

Tabla A1. Número de cámaras-día por establecimiento

Establecimiento	Cámaras-día
Lucas	570
Matruta	564
Laguna Negra	461
Laguna Negra 2° año	1323

Tabla A2. Lista total de especies registradas en las cámaras en el área de estudio. *H. sapiens* y *C. familiaris* no suman a la riqueza específica.

Especie	Lucas	Matruta	LN	LN 2da	Total
<i>Bos taurus</i>	1179	1498	703	1785	5165
<i>Ovis aries</i>	361	0	590	816	1767
<i>Rhea americana</i>	14	1	505	378	898
<i>Equus caballus</i>	60	54	14	83	211
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	7	10	5	48	70
<i>Furnarius rufus</i>	18	1	15	19	53
<i>Myiopsitta monachus</i>	28	5	7	12	52
<i>Machetornis rixosa</i>	14	5	13	18	50
<i>Conepatus chinga</i>	9	2	14	23	48
<i>Dasypus septemcinctus</i>	0	2	23	14	39
<i>Cerdocyon thous</i>	3	6	17	12	38
<i>Vanellus chilensis</i>	26	1	1	4	32
<i>Aramides ypecaha</i>	4	0	0	22	26
<i>Procyon cancrivorus</i>	0	7	11	8	26
<i>Dasypus novemcinctus</i>	2	4	2	16	24
<i>Phimosus infuscatus</i>	0	0	0	23	23
<i>Plegadis chihi</i>	0	0	0	23	23
<i>Nothura maculosa</i>	0	12	7	4	23
<i>Drymornis bridgesii</i>	3	0	0	18	21
<i>Colaptes campestris</i>	7	0	0	13	20
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0	0	1	15	16
<i>Euphractus sexcinctus</i>	1	1	6	4	12
<i>Molothrus bonariensis</i>	3	2	1	5	11
<i>Colaptes melanochloros</i>	7	0	1	3	11
<i>Caracara plancus</i>	2	2	2	4	10
<i>Sturnus vulgaris</i>	0	0	0	10	10
<i>Lepus europaeus</i>	0	0	3	6	9
<i>Guira guira</i>	0	3	1	5	9

<i>Patagioenas maculosa</i>	2	6	0	0	8
<i>Mimus saturninus</i>	5	0	2	0	7
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0	0	1	5	6
<i>Anumbius annumbi</i>	1	0	0	2	3
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0	0	1	2	3
<i>Falco sparverius</i>	1	0	0	1	2
<i>Zonotrichia capensis</i>	2	0	0	0	2
<i>Myocastor coypus</i>	1	0	0	0	1
<i>Theristicus caerulescens</i>	1	0	0	0	1
<i>Daptrius chimango</i>	0	1	0	0	1
<i>Galictis cuja</i>	0	0	1	0	1
<i>Ardea cocoi</i>	0	0	0	1	1
<i>Ciconia maguari</i>	0	0	0	1	1
<i>Didelphis albiventris</i>	0	0	0	1	1
<i>Melanerpes candidus</i>	0	0	0	1	1
<i>Homo sapiens</i>	5	1	2	6	14
<i>Canis familiaris</i>	4	2	1	5	12

Tabla A3. Número de registros de ñandú por punto y por establecimiento.

Punto	Registros	Establecimiento	Registros
P_L2	3	Lucas	14
P_L5	5		
P_L7	6		
P_M10	1	Matruta	1
P_R1	10	Laguna Negra	505
P_R3	17		
P_R4	83		
P_R5	221		
P_R6	153		
P_R10	21		
P_R11	18	Laguna Negra 2° año	378
P_R12	17		
P_R13	27		
P_R14	17		
P_R15	58		
P_R16	95		
P_R17	95		
P_R18	48		
P_R20	3		
Total general	898		

Tabla A4. Número de registros de ñandú por punto y por establecimiento separado por período de fructificación.

Establecimiento	Punto	Fructificación		No fructificación	
		Registros	Registros totales	Registros	Registros totales
Lucas	P_L2	1	6	2	8
	P_L5	2		3	
	P_L7	3		3	
Matruta	P_M10	0	0	1	1
Laguna Negra	P_R1	10	315	0	190
	P_R3	1		16	
	P_R4	55		28	
	P_R5	139		82	
	P_R6	90		63	
	P_R10	20		1	
Laguna Negra 2° año	P_R11	13	145	5	233
	P_R12	7		10	
	P_R13	16		11	
	P_R14	10		7	
	P_R15	29		29	
	P_R16	47		48	
	P_R17	0		95	
	P_R18	23		25	
	P_R20	0		3	
Total		466		432	

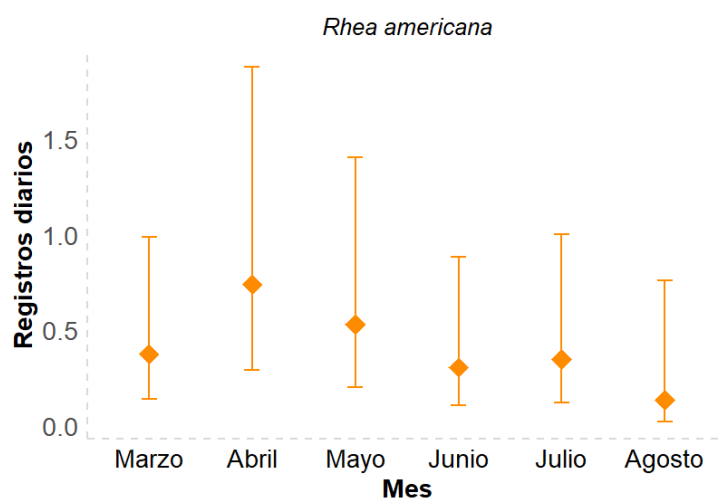


Figura A1. Valores predichos del número de registros diarios de *Rhea americana* en función del mes según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

Tabla A5. Número de registros de *Bos taurus* por punto dentro del período de fructificación.

Punto	Registros
P_L10	15
P_L2	77
P_L3	92
P_L4	147
P_L5	119
P_L6	54
P_L7	75
P_L8	145
P_L9	8
P_M4	133
P_M5	109
P_M6	63
P_M8	27
P_M9	64
P_R1	25
P_R10	6
P_R11	68
P_R12	49
P_R13	111
P_R14	167
P_R15	139
P_R16	25
P_R18	11
P_R3	29
P_R4	10
P_R5	3
P_R6	3
P_R7	102
P_R8	102
P_R9	121
Total	2099

Tabla A6. Número de registros de Ovis aries por punto dentro del período de fructificación.

Punto	Registros
P_L10	31
P_L9	176
P_R10	65
P_R12	2
P_R14	3
P_R15	2
P_R16	34
P_R18	16
P_R19	34
P_R4	9
P_R5	7
P_R6	7
P_R7	23
P_R8	54
P_R9	38
Total general	501

9. Material suplementario

Análisis del efecto de la fructificación sobre la frecuencia de registros en zorros.

A partir del análisis del número de registros diarios por punto de muestreo, utilizando el estado de fructificación como variable explicativa y controlado por mes, se observó que el zorro de monte (*Cerdocyon thous*) no presentó diferencias significativas entre períodos ($\beta = 0.33$, $SE = 0.41$, $z = 0.82$, $p = 0.41$), con tasas de registro bajas y similares en ambas condiciones (Fig. MS1). Por otra parte, el zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*) mostró una mayor frecuencia de registros en presencia de fruto, con medias predichas de 0,04 registros/día durante la fructificación frente a 0,02 registros/día fuera del período. Esto representa una disminución del 53% en ausencia de fruto ($\beta = -0.75$, $SE = 0.33$, $z = -2.27$, $p = 0,023$), aunque con valores absolutos bajos (Fig. MS2).

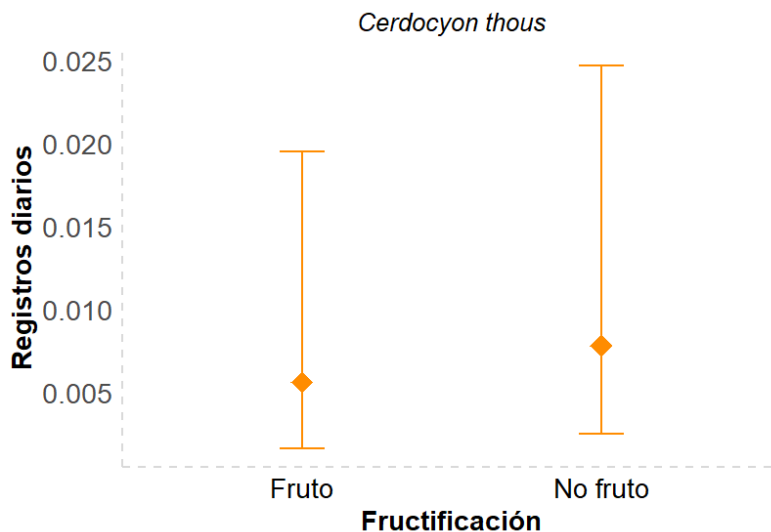


Figura MS1. Valores predichos del número de registros diarios de *Cerdocyon thous* dentro en función del estado de fructificación (con y sin fruto), según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

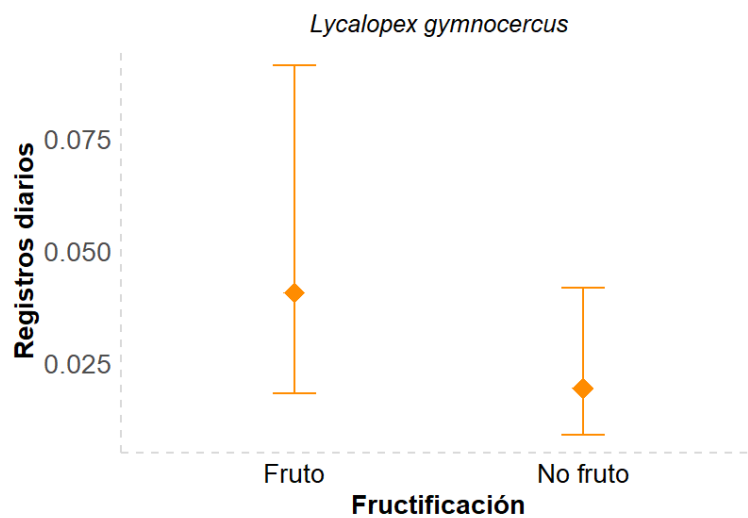


Figura MS2. Valores predichos del número de registros diarios de *Lycalopex gymnocercus* en función del estado de fructificación (con y sin fruto), según el modelo ajustado. Las barras indican los intervalos de confianza (95%) de los valores predichos.

El zorro de campo mostró una mayor frecuencia de registros durante el período de fructificación, lo que indica una asociación positiva con la disponibilidad de frutos. En contraste, el zorro de monte no presentó variaciones significativas entre períodos, lo que sugiere que su uso del espacio no estaría directamente vinculado a este recurso en el área de estudio. Este resultado difiere de estudios previos que reportan una alta proporción de frutos en su dieta (i.e. hasta un 90% de las heces colectadas) (Rodríguez-Mazzini, 2000). Esta diferencia podría explicarse por variaciones en la disponibilidad y configuración del hábitat, particularmente en términos de refugio y cobertura vegetal. En dicho estudio, realizado en la Estación Biológica Potrerillos de Santa Teresa, la presencia de un bosque nativo bien desarrollado podría haber proporcionado condiciones de refugio favorables para la especie, influyendo tanto en la abundancia local de individuos como en sus patrones de actividad y uso de recursos.