

EXPERIMENTOS DE OFERTA DE SEMILLAS PARA ESTIMAR GRANIVORÍA Y SUS ERRORES METODOLÓGICOS

CAFETERIA-STYLE EXPERIMENTS FOR GRANIVORY AND ITS METHODOLOGICAL ISSUES

María del Mar Weisz^{1,3}, Jafet M. Nassar¹, y Elizabeth M. Pérez²

¹*Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Caracas, Venezuela.*

²*Instituto de Estudios Científicos y Tecnológicos (IDECYT), Universidad Simón Rodríguez,
Caracas, Venezuela. ³E-mail: marweisz328@gmail.com*

RESUMEN

La oferta de semillas ha sido el método más usado en los estudios experimentales de granivoría. Estos experimentos presuponen que las semillas faltantes en cada tratamiento han sido consumidas por los granívoros, y que el consumo experimental es similar al consumo en situaciones naturales. No obstante, estos experimentos son afectados por algunos factores, que van desde la selección de las semillas a ofertar hasta la medición de la variable respuesta, que podrían poner en duda el cumplimiento de al menos uno de dichos supuestos. A pesar de las potenciales fuentes de error que puedan encontrarse en las estimaciones de las tasas de remoción de semillas, es importante tener una idea de la magnitud de semillas que son removidas por los granívoros porque dichas cantidades pueden llegar a afectar la disponibilidad futura de semillas para la regeneración de la vegetación. Ciertamente, muchos aspectos asociados a la estimación de la granivoría merecen ser revisados continuamente para obtener estimados más realistas; pero como se enfatiza en esta revisión, lo importante es que los investigadores estén conscientes de las posibles fuentes de error y ajusten los diseños experimentales en función de minimizar estos efectos.

Palabras clave: granivoría, depredación de semillas, remoción de semillas, métodos de exclusión, hormigas, aves, roedores, problemas metodológicos

ABSTRACT

Cafeteria-style experiments have been the main methodology in studies of granivory. These experiments are based on the assumption that missing seeds in each treatment have been consumed by granivores, and that experimental consumption is similar to natural situations. However, in this review we examine several factors that may call into question the fulfillment of at least one of the cases, ranging from the seed selection to the measurement of the response variable. Despite the potential sources of error that can be found in the estimates of seed removal rates, it is important to have an idea of the magnitude of seeds that are removed by granivores because these amounts can affect the future availability of seeds for plant regeneration. Certainly many aspects associated with estimating granivory need to be constantly reviewed to obtain more realistic estimates, but as emphasized in this review, it is important that researchers are aware of the possible sources of error and so adjust the experimental designs to minimize these effects.

Key words: granivory, seed predation, seed removal, exclosures, ants, birds, rodents, methodological issues

INTRODUCCIÓN

La granivoría es una interacción ecológica que por más de treinta años ha sido objeto de numerosos estudios. El interés en esta estrategia de alimentación se debe a su influencia en la ecología poblacional y evolución de las plantas afectadas, a través de la variación en la densidad de semillas en el suelo (en el caso de la granivoría postdispersión) y la modificación en la distribución, composición y abundancia de las especies vegetales (Nelson y Chew 1977, Samson *et al.* 1992, Anderson y MacMahon 2001).

La vía más directa para cuantificar la granivoría postdispersión sería a través de una determinación de cuántas semillas hay disponibles en el suelo y cuántas de ellas son removidas por los granívoros. Sin embargo, el suelo es un reservorio que capta continuamente nuevas semillas procedentes de las plantas y que además se caracteriza por una enorme heterogeneidad espacial (Nelson y Chew 1977, Price y Reichman 1987, Kemp 1989), lo que obliga a utilizar un número de muestras considerablemente alto y el esfuerzo concomitante de trabajo asociado (Benoit *et al.* 1989, Pérez y Santiago 2001). Por otra parte, la remoción de semillas por granívoros es sólo uno de los factores que pueden causar la desaparición de una semilla del suelo (Chambers y MacMahon 1994). De manera que debe encontrarse algún modo de diferenciar las pérdidas de semillas por granivoría de aquellas causadas por germinación o mortalidad de la semilla. Por estas dificultades es que los métodos indirectos para estimar granivoría son ampliamente usados y especialmente los experimentos de oferta de semillas, los cuales han sido por mucho el método preponderante en estas estimaciones.

Desde que fueron utilizados por vez primera (Mares y Rosenzweig, 1978), los experimentos de oferta de semillas, o “experimentos de cafetería”, han sido usados en todos los continentes y en múltiples ambientes debido a su facilidad de ejecución en el campo y replicabilidad en distintos ecosistemas. En estos experimentos, se ofrece un número determinado de semillas en dispositivos que permiten acceso diferencial a los granívoros y se monitorea su remoción en el tiempo. De esta forma, se obtienen estimados de consumo para cada uno de los principales grupos de granívoros de acuerdo a los siguientes supuestos: 1) las semillas faltantes en cada dispositivo de oferta

han sido consumidas, y esa depredación se debe al granívoro con acceso a esa fuente y no a otro, y 2) el consumo observado en las bandejas de semillas resulta de preferencias que también gobiernan el consumo en situaciones naturales (Kelrick *et al.* 1986, Lopez de Casenave *et al.* 1998, Taraborelli *et al.* 2003, Sassi *et al.* 2004).

Más allá del factor práctico que implica que los experimentos de oferta de semillas sean relativamente fáciles de ejecutar y de replicar, cabe la pregunta de si realmente se cumplen los supuestos subyacentes y si los estimados que se obtienen de estos experimentos son una representación válida de las tasas de consumo de semillas observadas en la naturaleza.

En las últimas tres décadas, numerosas investigaciones han reportado las limitaciones de este tipo de experimentación. Por ejemplo, Vásquez *et al.* (1995) y Marone *et al.* (2000) señalaron el problema de comparar los resultados de los experimentos de oferta debido a la falta de procedimientos estandarizados, en particular lo relacionado a las especies de semillas utilizadas. Este aspecto también fue abordado por Kelrick *et al.* (1986), así como una discusión detallada del cumplimiento de cada uno de los supuestos. Otros aspectos de la metodología como la duración del experimento (Kerley 1991, Marone *et al.* 2000), la forma de exclusión (Marone *et al.* 2000, Christianini y Galetti 2007), y la interpretación de los resultados (Vander Wall *et al.* 2005), también han sido discutidos, sin embargo, y a pesar del continuo proceso de revisión y críticas a la metodología, los experimentos de oferta de semillas se mantienen como el principal método en las estimaciones de granivoría.

Hasta la fecha, los estimados de tasas de remoción de semillas, han resultado de investigaciones en las que posiblemente se han cometido uno o varios errores experimentales. Aunque esto no desmerita la información que han proporcionado en pro del conocimiento de la granivoría como proceso estructurante, el método se puede mejorar y contribuir a minimizar las fuentes de error en las que se ha incurrido. Por ejemplo, si se toman en cuenta factores tales como la utilización de semillas nativas, el uso de medios de oferta que se mimeticen en el ambiente y las diferencias conductuales de los grupos a estudiar, se puede disminuir el error asociado a los estimados de remoción de semillas.

MÉTODOS

El propósito principal de esta revisión es describir las principales fuentes de error referidas en los trabajos experimentales de granivoría llevados a cabo hasta ahora y evaluar si dichos errores han sido tomados en cuenta al momento de analizar y discutir los resultados obtenidos. Para este fin, se revisaron 167 investigaciones de campo publicadas entre 1975 y 2012, en las cuales se estimó remoción de semillas postdispersión mediante el uso de experimentos de oferta de semillas. El 61% de estas investigaciones corresponden a estimaciones de granivoría en localidades del continente americano, principalmente de Estados Unidos (48%) y Argentina (10%), en tanto que el 18% de las investigaciones han sido llevadas a cabo en Europa y un 15% en Oceanía.

RESULTADOS

Los resultados de este estudio se presentan divididos de acuerdo a cada fuente de error: las semillas, forma de exclusión de los consumidores de semillas, duración del experimento e interpretación de los resultados. Del análisis realizado, se derivan una serie de recomendaciones que esperamos contribuyan a reducir dichas fuentes de error al llevar a cabo futuros estudios experimentales para estimar granivoría.

Las semillas

En virtud de que en los experimentos de semillas es el investigador quien toma la decisión de seleccionar la diversidad y cantidad de la oferta de semillas, se espera que esta decisión siga algún criterio biológico, sin embargo, en el 25,8% (n= 40) de las investigaciones publicadas entre 1975 y 2012 se optó por el uso de semillas disponibles en comercios, debido posiblemente a la necesidad de disponer de grandes cantidades para realizar los estudios.

La principal fuente de error cuando se utilizan semillas comerciales es que se asume que la conducta trófica de los granívoros ante este recurso va a ser la misma que ante las semillas nativas del ambiente estudiado. No obstante, las semillas comerciales suelen ser variedades de especies usadas para alimentación humana o animal que resultan de procesos de selección dirigidos a incrementar su contenido nutricional, digestibilidad, y/o palatabilidad. De allí que

usualmente tienen mayores contenido de proteínas y fósforo, y menores concentraciones de compuestos fenólicos (Folgarait y Sala 2002). Por ello, no sorprende que en algunas investigaciones las semillas nativas sean menos consumidas que las exóticas (Kelrick *et al.* 1986, Folgarait y Sala 2002). Sin embargo, el mayor consumo no es la única respuesta posible del depredador ante este nuevo recurso. La neofobia es un fenómeno que se ha estudiado principalmente en aves (Greenberg 1990), y se manifiesta porque algunas especies son más propensas que otras a rechazar un recurso nuevo, independientemente de su contenido nutricional. Es por ello que, a menos que el objetivo específico de la investigación sea hacer una comparación entre recursos comerciales versus nativos, hay que tener en cuenta que al usar ítems alimenticios cultivados o exóticos podemos obtener una sobrestimación de la verdadera tasa de remoción de semillas si éstos son particularmente atractivos, o a subestimaciones si en comparación con los nativos tienden a ser ignorados. Es por ello que de todas las fuentes de error, ésta podría ser una de las más importantes, pero que se puede controlar.

El uso de semillas nativas en los experimentos de remoción, requiere identificar el momento de fructificación de las especies de plantas seleccionadas, coleccionar y almacenar la mayor cantidad posible de semillas. Esto se hace porque muchas plantas nativas tienen períodos limitados de fructificación y con baja producción de semillas, cuya disponibilidad de semillas es un factor que puede limitar el funcionamiento de los experimentos. Algunos estudios indican que los granívoros pueden preferir semillas recientemente diseminadas (Price y Joyner 1997). De ser así, los cambios bioquímicos que experimenta una semilla mientras está almacenada pueden influir en su selectividad por los granívoros. Esto afecta de manera particular aquellas semillas con estructuras lipídicas denominadas eleosomas, que son muy atractivas para las hormigas, pero que luego de ser liberadas de la planta pueden desecarse y afectar su tasa de remoción (Kjellsson 1985, Smith *et al.* 1986, Brew *et al.* 1989, Mark y Olesen 1996 pero ver Hughes y Westoby 1990).

Además de la procedencia y características de las semillas, la diversidad y densidad de la oferta también son factores a considerar. Una oferta poco diversa de semillas por parte del

investigador, aumenta el riesgo de subestimar su depredación, al incrementar la probabilidad de que las semillas ofrecidas no coincidan con las preferencias por los granívoros de la zona de estudio, o que inclusive no se encuentren dentro del espectro de recursos usados por ellos. Hasta la fecha, 42% de las investigaciones realizadas ($n=71$) han ofrecido solo una o dos especies de semillas (Anderson y MacMahon 2001, Fedriani y Manzaneda 2005, Baraibar *et al.* 2012). Por otra parte, una oferta mucho más diversa que aquella que está disponible en el ambiente también tendría el potencial de inducir conductas tróficas anómalas. De allí que es importante realizar experimentos con una oferta de semillas tal que represente la diversidad natural encontrada en el ambiente, lo cual implica a su vez la necesidad de realizar estimaciones del banco de semillas presente en las localidades de estudio.

En combinación con la diversidad, la densidad de semillas ofertadas también debería ser un reflejo de lo que se encuentra en el ambiente examinado. Sin embargo, solo 11% de los trabajos publicados ($n=18$) menciona haber medido la densidad de semillas del ambiente y no todos usan este valor para determinar la cantidad de semillas a ofrecer (Klinkhamer *et al.* 1988, Díaz 1992, Burkey 1993). Aquellos que no miden de forma directa la densidad señalan el uso de densidades similares a las del ambiente sin mención alguna de cómo llegan a esa conclusión (Willson y Whelan 1990, Veech 2000, Fleury y Galetti 2004) o indican haber utilizado los valores de densidad reportados por otros trabajos, muchas veces en localidades distintas a la de estudio y de varios años atrás (Hulme 1994, Caccia *et al.* 2006, O'Rourke *et al.* 2006). Es así como se pueden encontrar ofertas que van desde una sola semilla a aproximadamente 35.256 semillas (Smith *et al.* 1989, Kerley 1991), y pesos desde $1,25 \times 10^{-5}$ hasta 200 g por dispositivo (Mittelbach y Gross 1984, Sassi *et al.* 2004).

La cantidad de semillas a ofrecer puede afectar la conducta trófica de los distintos taxa de granívoros (Hughes y Westoby 1992, Celis-Diez *et al.* 2004) y por tal motivo se deberían esperar resultados más confiables en aquellos experimentos que utilicen una densidad experimental cercana a la densidad de semillas en el ambiente al momento de realizar el experimento. En función de satisfacer este criterio, Pérez *et al.* (2006) diseñaron una serie de experimentos de oferta de semillas en sabanas venezolanas, en los que se proporcionaron semillas

en una densidad próxima al valor promedio anual en el área. Sin embargo, la depredación de semillas inferida a partir de los experimentos casi duplicó los estimados por el banco de semillas, por lo que los autores concluyeron que, aun cuando la oferta sea similar a la del ambiente, el supuesto de igual consumo en el experimento y el ambiente es difícil de satisfacer.

Adicional al problema de que la oferta de semillas asemeje la densidad estimada en el ambiente, hay que considerar la forma de presentación de las semillas, sea de manera agrupada en una pila, o de manera más dispersa. Un sesgo potencial en los experimentos de oferta de semillas surge de la oferta de semillas en bandejas o cápsulas, que hace que el consumidor lo perciba como un recurso agrupado. La tasa de encuentro y la tasa de remoción de semillas parecen ser dependientes de la densidad y la agregación, tanto en el caso de las hormigas (Hughes y Westoby 1992) como de vertebrados granívoros (Reichman y Oberstein 1977, Celis-Diez *et al.* 2004). Ciertos estudios con roedores de desiertos de Norte América indican que algunas especies son más eficientes cosechando semillas con una particular forma de dispersión, ya sea agrupadas o dispersas (Reichman y Oberstein 1977). También las hormigas muestran diferentes eficiencias en la remoción de semillas con distintos patrones de dispersión, dependiendo de si se aprovisionan en grupo o de manera solitaria (Davidson 1977). Cuando Brown *et al.* (1975) estudió la depredación de semillas en hábitats desérticos y montanos, obtuvo entre sus resultados que los roedores eran más eficientes que las hormigas en cosechar las semillas. Sin embargo, una posible falla en la experimentación realizada, es que las semillas se dispusieron en grupos grandes de 10 g distribuidos alrededor de un arbusto. Esta disposición pudo sesgar los resultados a favor de los roedores con mayor movilidad y habilidad para cosechar muchas semillas a la vez. Estos resultados indican como los estimados de remoción pueden inclinarse a favor de un taxa a otro, dependiendo de la densidad y diversidad de semillas ofrecidas.

Forma de exclusión

Los dispositivos más utilizados en los experimentos de ofertas de semillas son las cápsulas de Petri (64,0%), o bandejas y platos de distintos materiales como plástico, aluminio, malla, zinc o cartón. Las ventajas de estos recipientes es que pueden

ser colocados y removidos de manera sencilla, disminuyen el riesgo de pérdida de semillas, permiten visualizar rápidamente las semillas experimentales, reducen el tiempo de trabajo en el campo y hacen más fácil cumplir las distintas etapas del diseño experimental.

Si bien el escenario ideal de experimentación sería presentar la oferta del mismo modo en que los granívoros lo encuentran en el medio ambiente, es decir directamente en el suelo, una investigación reporta brevemente que en el caso de las hormigas no se encontraron diferencias en la tasa de remoción entre semillas colocadas en cápsulas y semillas colocadas en el suelo (Andersen y Ashton 1985). Sin embargo, Willson y Whelan (1990) señalan que al colocar las semillas en cápsulas, éstas no pueden pasar de la hojarasca al suelo y desaparecer, por lo que los niveles absolutos de depredación pueden ser mayores que los esperados. Lo cierto es que a falta de más estudios, es necesario tener en cuenta que a pesar de su amplio uso, la utilización de cápsulas, o cualquier otro recipiente empleado para presentar la oferta de semillas, podría modificar de manera significativa la conducta de los granívoros al percibir la aparición repentina de un objeto conspicuo y novedoso.

En aquellos trabajos en que las semillas se colocaron directamente en el suelo (18,8%), algunos investigadores optaron por marcar las semillas experimentales con pintura, y así distinguirlas de las semillas existentes en el suelo (Casper 1987, 1988, Holl y Lulow 1997). Sin embargo, esta técnica sólo puede aplicarse si las semillas tienen un tamaño tal que permita realizar la marca e identificarla en el campo, por lo que el rango de tamaños y la diversidad de semillas a utilizar se vería disminuido por esta limitación. Además, el marcaje de las semillas con pintura puede hacerlas más conspicuas y atractivas al depredador. Aun así, en muchas ocasiones la recuperación individual de semillas (incluso aquellas marcadas) es logísticamente imposible dado que interfieren factores como la densidad de la vegetación, la materia orgánica y las precipitaciones. Por tales razones, en las investigaciones en las cuales se presentan las semillas en el suelo, usan especies de gran tamaño o concentradas en grupos para facilitar su recolección y conteo (Davidson 1977, Boucher, 1981, Cintra 1997, Wenny 2000). Esta presentación de las semillas en grandes grupos puede introducir los sesgos antes mencionados referentes a la densidad de semillas. Por otra

parte, la colocación de las semillas experimentales en el suelo implica una inversión mucho mayor de tiempo tanto para la instalación inicial del experimento como para el recambio de semillas.

Otras formas de presentación incluyen las semillas unidas a hilos (8,6%) y las tarjetas con semillas o “seed cards” (8,6%). En el caso de las semillas unidas a hilos, se usan fibras o materiales similares para atar las semillas. De acuerdo a Forget (1993) y Notman y Gorchoy (2001), esta técnica no afecta el comportamiento de los granívoros y tiene la ventaja de disminuir la incertidumbre asociada con la depredación o dispersión del recurso, dado que el investigador puede rastrear el área de estudio en búsqueda de los hilos removidos desde su sitio inicial de colocación (Forget 1993, Blate *et al.* 1998, Russell y Schupp 1998). No obstante, esto es aplicable en el caso de roedores e invertebrados, cuya distancia de desplazamiento es posiblemente menor que la de un ave.

En las tarjetas con semillas, el recurso se pega a un sustrato que puede ser papel, lija, madera o láminas (Rey *et al.* 2002, O'Rourke *et al.* 2006, Booman *et al.* 2009), con lo cual se reduce la probabilidad de que factores distintos a la acción de los granívoros puedan remover las semillas de los sitios de oferta. Sin embargo, esta técnica podría ser un obstáculo si los granívoros estudiados no son capaces de separar las semillas del sustrato. Por lo menos en el caso de los invertebrados, Westerman *et al.* (2003) señala que a los escarabajos de tamaño pequeño les costaba sacar las semillas de las tarjetas, dificultad que aumentaría con granívoros más pequeños como las hormigas. El hecho de que a las hormigas se les dificulta la obtención de las semillas pegadas lo confirman los trabajos de Whelan *et al.* (1991) y Rey *et al.* (2002), quienes utilizaron esta forma de presentación como medio de exclusión de las hormigas a la oferta de recursos. Posiblemente, en aquellos trabajos en los que se ha usado éste método, lo que realmente se está midiendo es el consumo por escarabajos granívoros, y no por hormigas (Meiss *et al.* 2010).

Duración del experimento

Los experimentos de estimación de granivoría presentan una gran variabilidad en duración, desde estudios que se limitan a unas horas de investigación (White y Robertson 2009) hasta algunos que se extienden por más de un año (Katz *et al.* 2001, Orrock *et al.* 2003). En la medida

en que aumenta la duración del experimento aumentan también las probabilidades de cambios en el recurso que no son provocados por la acción de los consumidores, como pérdidas por viento y/o por lluvia, y cambios bioquímicos en el recurso ofrecido. No obstante, y a diferencia de otros factores, el efecto de la acción del viento y la lluvia es fácilmente estimable a través del uso de controles. A pesar de que la colocación de controles es una práctica necesaria en toda experimentación para probar, por ejemplo, que las pérdidas debidas al viento y/o lluvia son insignificantes, el 76% (n= 127) de las investigaciones realizadas en granivoría no los usaron; o al menos no reportan su uso (Mares y Rosenzweig 1978, Hay y Fuller 1981, Kerley 1991, Garb *et al.* 2000, Linzey y Washok 2000).

La duración del experimento no sólo puede influir en el recurso semilla, sino también en los consumidores. Sin embargo, y debido a la diversidad de organismos granívoros, el efecto del tiempo sobre los estimados de consumo final dependerá del taxón involucrado. En el caso de las aves, muchos investigadores concuerdan en que el consumo en las estaciones de oferta para aves no parece coherente con los niveles poblacionales de este grupo en ese ambiente (Morton 1985, Pérez *et al.* 2006). Si bien las aves son altamente móviles y capaces de responder a cambios en la disponibilidad del alimento, generalmente dependen de fuentes de recursos relativamente predecibles y en consecuencia pasan poco tiempo buscando nuevas parcelas de alta densidad de semillas (Mares y Rosenzweig 1978). Sea esta o no la causa subyacente, muchos investigadores concuerdan en que los experimentos de corta duración podrían estar subestimando la contribución relativa de este grupo (Mares y Rosenzweig 1978, Morton 1985, Kerley 1991, Kerley y Whitford 1994). Como alternativa, varios autores han sugerido que para estimar adecuadamente la contribución de las aves a la remoción de semillas, los experimentos de oferta de semillas deberían durar más de tres días. Este período de tiempo, que puede parecer arbitrario, resulta de las investigaciones de Mares y Rosenzweig (1978). En su estudio de granivoría en zonas desérticas, los autores mostraron que la tasa de remoción de semillas por aves incrementaba en la medida que se dejaban las bandejas por más tiempo (>3 días).

DISCUSION

Como hemos visto, un método común en los estudios de granivoría es colocar un grupo de semillas en el área de estudio y monitorizar su remoción en el tiempo. Sin embargo, cuando finaliza el experimento y se determinan las cantidades faltantes de semillas, muchos investigadores asumen que éstas han sido consumidas, aunque esto no se puede asegurar con total certeza. Para el año 2005, Vander Wall *et al.* revisaron una serie de artículos en los que se asumía, usualmente con poca evidencia que lo apoyara, que las semillas removidas eran consumidas y que el uso de la tasa de remoción de semillas sirve como medida de la depredación de semillas. Sin embargo, a pesar de las observaciones de Vander Wall *et al.* (2005), el 72% (n= 21) de los artículos de granivoría publicados posteriormente, siguiendo estimados en los que remoción y depredación equivalen a lo mismo (O'Rourke *et al.* 2006, Murillo *et al.* 2007, Baraibar *et al.* 2009, Maron y Pearson 2011, Baraibar *et al.* 2012). Por tanto, cabe preguntarse si es válido asumir que la remoción de la oferta implica necesariamente depredación y mortalidad de las semillas. La respuesta a esta pregunta está estrechamente vinculada a la identidad del animal que las remueve.

Las hormigas cosechadoras han sido usualmente reportadas como dispersoras y depredadoras (Levey y Byrne 1993). Sin embargo, las investigaciones que han estudiado este doble rol señalan que, al menos en el caso del género *Messor*, el alto porcentaje de semillas depredadas (87%) sitúa a las hormigas como fuertes depredadoras de semillas (Retana *et al.* 2004).

En el caso de los roedores, algunos investigadores asumen que los restos de semillas encontrados en las estaciones de oferta son un indicio de que las semillas removidas fueron depredadas (Hulme 1997, Meiners y LoGiudice 2003, Orrock y Damschen 2005), y en consecuencia es válido igualar remoción y depredación. No obstante, algunos roedores al hallar las semillas, además de consumirlas en el sitio pueden trasladarlas a otro lugar en donde son almacenadas para ser consumidas luego (Giannoni *et al.* 2001). En el caso de los roedores granívoros, las familias Echimyidae y Muridae (Janzen 1971) depredan las semillas, pero la familia Heteromyidae presenta adaptaciones morfológicas que permiten a los

ratones coleccionar y transportar semillas (Vander Wall 1998, Price *et al.* 2000). Estas semillas que son almacenadas y muchas veces olvidadas tienen alta probabilidad de germinar si las condiciones son adecuadas (Reichman 1979).

Hasta hace poco se consideraba que las semillas que consumían las aves granívoras, eran totalmente digeridas y que por tanto no jugaban ningún papel en la dispersión. Sin embargo, estudios recientes han mostrado que este grupo tampoco encaja en la dicotomía entre depredadores y dispersores de semillas. Por ejemplo, Guerrero y Tye (2009) encontraron una elevada proporción de semillas viables en heces de pinzones y Heleno *et al.* (2011) reportaron que las semillas dispersadas por aves granívoras típicas constituían casi un tercio de todas las semillas dispersadas.

Por todas estas razones, debe tenerse en cuenta que la remoción de semillas no debe emplearse como un indicador inequívoco de que la semilla ha sido depredada, ya que puede representar el siguiente paso en un proceso de dispersión de semillas. Tampoco es válido igualar la remoción con la depredación, sólo porque trabajos anteriores lo hayan hecho, especialmente cuando estos trabajos lo hacen a su vez basándose en otras investigaciones.

Adicionalmente, y tal como lo hace Hulme (1997), quien iguala los dos términos sólo en el caso de los roedores y basándose en los restos de semillas que quedaban en las cápsulas; las aves, los roedores y las hormigas deben tratarse separadamente, porque las probabilidades de remoción y depredación son distintas para cada grupo, así como el sesgo en los estimados finales.

CONCLUSIONES

La manipulación de los sistemas naturales de modo que los resultados experimentales sean representativos, no es un proceso simple. La heterogeneidad del ambiente, la diversidad y complejidad de los ecosistemas, unido a la variabilidad espacio-temporal de los procesos ecológicos, hacen que la experimentación ecológica sea un reto exigente. De allí que, en la mayoría de los casos, esa complejidad deba ser reducida experimentalmente para hacer factible un experimento ecológico, con el consiguiente riesgo de que esa simplificación nos conduzca a conclusiones erróneas. Los experimentos

realizados para estimar granivoría, ilustran muchos de los problemas comunes a los que frecuentemente se enfrenta todo aquel que diseña un experimento ecológico.

La granivoría puede alterar la composición de las comunidades vegetales debido a la remoción diferencial de semillas por aves, mamíferos e invertebrados. De allí la importancia de conocer las cantidades de semillas que son removidas por estos depredadores en determinados hábitats y/o momentos. Como se ha visto en esta revisión, son varias las fuentes de error asociadas a los experimentos de oferta de semillas como forma de estimar granivoría en el ambiente. No obstante, y a pesar de las revisiones sobre el tema (Kelrick *et al.* 1986, Marone *et al.* 2000, Vander Wall *et al.* 2005), los investigadores siguen cometiendo los mismos errores. Además de las recomendaciones ya señaladas para cada fuente de error, lo cierto es que para solucionar la mayor parte de los problemas señalados hay que tener en cuenta que se está trabajando con tres grupos de organismos como las aves, los roedores y los invertebrados, que difieren en su comportamiento y en las respuestas a las señales sensoriales del ambiente. Adicionalmente, a menos que expresamente se busque determinar el consumo de semillas exóticas o comerciales, los experimentos de granivoría deberían usar semillas de plantas nativas, de modo que los resultados de los experimentos sean estimaciones confiables de las tasas naturales de remoción. Son pocos los investigadores de los procesos de granivoría que han tenido la precaución de reducir las señales olfativas dejadas por la manipulación de las semillas y de las estaciones de alimentación, problema que se resuelve fácilmente empleando guantes o pinzas (Ej. Vander Wall 1998, Wong *et al.* 1998). Con respecto a la forma de exclusión, y debido a la falta de información, aún no está claro si la presencia de las estaciones de alimentación podría inducir a subestimados o sobreestimados de las tasas de remoción, principalmente porque esta respuesta dependería fuertemente del taxón estudiado. No obstante, y considerando que los tres principales taxa de granívoros no responden igual a la presentación de la oferta, lo conveniente sería realizar un muestreo previo y así estimar si los granívoros bajo estudio efectivamente pueden remover las semillas ofertadas.

Seguir el destino de las semillas es un problema complicado, pero no intratable. En los últimos 15

años se han desarrollado un número de técnicas, como isótopos o tintes fluorescentes, que podrían permitir ganar un conocimiento confiable del destino de las semillas removidas de la fuente (Frey y Rosenzweig 1980, Vander Wall 1998). Mientras, y en ausencia de tales estudios detallados, sería apropiado etiquetar la remoción de semillas postdispersión como sólo eso, y tener más cuidado al discutir las consecuencias de tal remoción. Finalmente, y esto es válido para cualquier tipo de experimento, lo más importante es que la crítica se debe utilizar no como un vehículo para desvalorizar los resultados obtenidos, sino como una herramienta que promueva una constante revisión de las técnicas practicadas.

LITERATURA CITADA

- AANDERSEN, A.N. y D.H. ASHTON. 1985. Rates of seed removal by ants at health and woodland sites in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 10: 381-390.
- ANDERSON, C.J. y J.A. MACMAHON. 2001. Granivores, exclosures, and seed banks: harvester ants and rodents in sagebrush-steppe. *Journal of Arid Environments* 49: 343-355.
- BARAIBAR, B., D. DAEDLOW, F. DE MOL y B. GEROWITT. 2012. Density dependence of weed seed predation by invertebrates and vertebrates in winter wheat. *Weed Research* 52: 79-87.
- BARAIBAR, B., P.R. WESTERMAN, E. CARRIÓN y J. RECASENS. 2009. Effects of tillage and irrigation in cereal fields on weed seed removal by seed predators. *Journal of Applied Ecology* 46: 380-387.
- BENOIT, D.L., N.C. KENKEL y P.B. CAVERS. 1989. Factors influencing the precision of soil seed bank estimates. *Canadian Journal of Botany* 67: 2833-2840.
- BLATE, G.M., D.R. PEART y M. LEIGHTON. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82: 522-538.
- BOOMAN, G.C., P. LATERRA, V. COMPARATORE y N. MURILLO. 2009. Post-dispersal predation of weed seeds by small vertebrates: interactive influences of neighbor land use and local environment. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 129: 277-285.
- BOUCHER, D.H. 1981. Seed predation by mammals and forest dominance by *Quercus oleoides*, a tropical lowland oak. *Oecologia* 49: 409-414.
- BREW, C.R., D.J. O'DOUWD y I.D. RAE. 1989. Seed dispersal by ants: behaviour-releasing compounds in elaiosomes. *Oecologia* 80: 490-497.
- BROWN, J.H., J.J. GROVER, D.W. DAVIDSON y G.A. LIEBERMAN. 1975. A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats. *Ecology* 56: 987-992.
- BURKEY, T.V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two Neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66: 139-143.
- CACCIA, F.D., E.J. CHANETON y T. KITZBERGER. 2006. Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. *Oikos* 113:469-480.
- CASPER, B.B. 1987. Spatial patterns of seed dispersal and postdispersal seed predation of *Cryptantha flava* (Boraginaceae). *American Journal of Botany* 74: 1646-1655.
- CASPER, B.B. 1988. Post-dispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. *Oikos* 52: 27-30.
- CELIS-DIEZ, J.L., R.O. BUSTAMANTE y R.A. VÁSQUEZ. 2004. Assessing frequency-dependent seed size selection: a field experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 307-312.
- CHAMBERS, J.C. y J.A. MACMAHON. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 263-292.
- CHRISTIANINI, A.V. y M. GALETTI. 2007. Toward reliable estimates of seed removal by small mammals and birds in the Neotropics. *Brazilian Journal of Biology* 67:203-208.
- CINTRA, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.
- DAVIDSON, D.W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 725-737.
- DÍAZ, M. 1992. Spatial and temporal patterns of granivorous ant seed predation in patchy cereal crop areas of central Spain. *Oecologia* 91: 561-568.
- FEDRIANI, J.M. y A.J. MANZANEDA. 2005. Pre and postdispersal seed predation by rodents:

- balance of food and safety. *Behavioral Ecology* 16: 1018-1024.
- FLEURY, M. y M. GALETTI. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica*. 26: 179-184.
- FOLGARAIT, P.J. y O.E. SALA. 2002. Granivory rates by rodents, insects, and birds at different microsites in the Patagonian Steppe. *Ecography* 25: 417-427.
- FORGET, P.M. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipteryx panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama. *Oecologia* 94: 255-261.
- FREY, R.J. y M.L. ROSENZWEIG. 1980. Clump size selection: a field test with two species of *Dipodomys*. *Oecologia* 47: 323-327.
- GARB, J., B.P. KOTLER y J.S. BROWN. 2000. Foraging and community consequences of seed size for coexisting Negev Desert granivores. *Oikos* 88: 291-300.
- GIANNONI, S.M., M. DACAR, P. TARABORELLI y C.E. BORGHI. 2001. Seed hoarding by rodents of the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 26: 259-263.
- GREENBERG, R. 1990. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Studies on Avian Biology* 13: 431-437.
- GUERRERO, A.M. y A. TYE. 2009. Darwin's finches as seed predators and dispersers. *Wilson Journal of Ornithology* 121: 752-764.
- HAY, M.E. y P.J. FULLER. 1981. Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62: 1395-1399.
- HELENO, R.H., G. ROSS, A. EVERARD, J. MEMMOTT, J.A. Ramos. 2011. The role of avian "seed predators" as seed dispersers. *Ibis* 153: 199-203.
- HOLL, K.D. y M.E. LULOW. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- HUGHES, L. y M. WESTOBY. 1990. Removal rates of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 71: 138-148.
- HUGHES, L. y M. WESTOBY. 1992. Effect of diaspore characteristics on removal of seeds adapted for dispersal by ants. *Ecology* 73: 1300-1312.
- HULME, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology*. 82: 645-652.
- HULME, P.E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- KATZ, G.L., J.M. FRIEDMAN y S.W. BEATTY. 2001. Effects of physical disturbance and granivory on establishment of native and alien riparian trees in Colorado, USA. *Diversity and Distributions* 7:1-14.
- KELRICK, M.I., J.A. MACMAHON, R.R. PARMENTER y D.V. SISSON. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* 68: 327-337.
- KEMP, P.R. 1989. Seed banks and vegetation processes in deserts. Pp. 257-281, In: M.A. Leck, V.T. Parker y R.L. Simpson (ed.): *Ecology of soil seed banks*. California, Academic Press.
- KERLEY, G.I.H. 1991. Seed removal by rodents, birds and ants in the semi-arid Karoo, South Africa. *Journal of Arid Environments* 20: 63-69.
- KERLEY, G.I.H. y W.G. WHITFORD. 1994. Desert-dwelling small mammals as granivores: intercontinental variations. *Australian Journal of Zoology*. 42: 543-555.
- KJELLSON, G. 1985. Seed fate in a population of *Carex pilulifera* L. I. Seed dispersal and ant-seed mutualism. *Oecologia* 67: 416-423.
- KLINKHAMER, P.G.L., T.J. DE JONG y E. VAN DER MEIJDEN. 1988. Production, dispersal and predation of seeds in the biennial *Cirsium vulgare*. *Journal of Ecology* 76: 403-414.
- LEVEY, D.J. y M.M. BYRNE. 1993. Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- LINZEY, A.V. y K.A. WASHOK. 2000. Seed removal by ants, birds and rodents in a woodland savanna habitat in Zimbabwe. *African Zoology* 35: 295-299.
- LOPEZ DE CASENAVE, J., V.R. CUETO y L. MARONE. 1998. Granivory in the Monte Desert, Argentina: is it less intense than in other arid zones of the world? *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 197-204.
- MARES, M.A. y M.L. ROSENZWEIG. 1978. Granivory in north and south american deserts: rodents, birds, and ants. *Ecology* 59: 235-241.

- MARK, S. y J.M. OLESEN. 1996. Importance of elaiosome to removal of ant-dispersed seeds. *Oecologia* 107: 95-101.
- MARON, J.L. y D.E. PEARSON. 2011. Vertebrate predators have minimal cascading effects on plant production or seed predation in an intact grassland ecosystem. *Ecology Letters* 14: 661-669.
- MARONE, L., J. LOPEZ DE CASENAVE y V.R. CUETO VR. 2000. Granivory in Southern South American deserts: conceptual issues and current evidence. *BioScience* 50: 123-132.
- MEINERS, S.J. y K. LOGIUDICE. 2003. Temporal consistency in the spatial pattern of seed predation across a forest-old field edge. *Plant Ecology* 168: 45-55.
- MEISS, H., L.L. LAGADEC, N. MUNIER-JOLAIN, R. WALDHARDT y S. PETIT. 2010. Weed seed predation increases with vegetation cover in perennial forage crops. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 138: 10-16.
- MITTELBACH, G.G. y K.L. GROSS. 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- MORTON, S.R. 1985. Granivory in arid regions: comparison of Australia with North and South America. *Ecology* 66: 1859-1866.
- MURILLO, N., P. LATERRA y G. MONTERUBBIANESI. 2007. Post-dispersal granivory in a tall-tussock grassland: A positive feedback mechanism of dominance? *Journal of Vegetation Science* 18: 799-806.
- NELSON, J.F. y R.M. CHEW. 1977. Factors affecting seed reserves in the soil of a Mojave desert ecosystem, Rock Valley, Nye County, Nevada. *American Midland Naturalist* 97: 300-320.
- NOTMAN, E. y D.L. GORCHOV. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* 33: 621-636.
- O'ROURKE, M., A. HEGGENSTALLER, M. LIEBMAN y M. RICE. 2006. Post-dispersal weed seed predation by invertebrates in conventional and low-external-input crop rotation systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 116: 280-288.
- ORROCK, J.L. y E.I. DAMSCHEN. 2005. Corridors cause differential seed predation. *Ecological Applications* 15: 793-798.
- ORROCK, J.L., B.J. DANIELSON, M.J. BURNS y D.J. LEVEY. 2003. Spatial ecology of predator-prey interactions: Corridors and patch shape influence seed predation. *Ecology* 84: 2589-2599.
- PÉREZ, E.M. y E.T. SANTIAGO. 2001. Dinámica estacional del banco de semillas en una sabana en los Llanos Centro-Orientales de Venezuela. *Biotropica* 33: 435-446.
- PÉREZ, E.M., M. WEISZ, P. LAU, L. BULLA. 2006. Granivory, seed dynamics, and suitability of the seed-dish technique for granivory estimations in a neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 22: 255-265.
- PRICE, M.V. y J.W. JOYNER. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology* 78: 764-773.
- PRICE, M.V. y O.J. REICHMAN. 1987. Distributions of seeds in Sonoran desert soils: implications for heteromyid rodent foraging. *Ecology* 68: 1797-1811.
- PRICE, M.V., N.M. WASER y S. MCDONALD. 2000. Seed caching by heteromyid rodents from two communities: implications for coexistence. *Journal of Mammalogy* 81: 97-106.
- REICHMAN, O.J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. *Ecology* 60: 1085-1092.
- REICHMAN, O.J. y D. OBERSTEIN. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58: 636-643.
- RETANA, J., F.X. PICÓ y A. RODRIGO. 2004. Dual role of harvesting ants as seed predators and dispersers of a non myrmecorous Mediterranean perennial herb. *Oikos* 105: 377-385.
- REY, P.J., J.L. GARRIDO, J.M. ALCÁNTARA, J.M. RAMÍREZ, A. AGUILERA, L. GARCÍA, A.J. MANZANEDA y R. FERNÁNDEZ. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology* 16: 773-781.
- RUSSELL, S.K. y E.W. SCHUPP. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- SAMSON, D.A., T.E. PHILIPPI y D.W. DAVIDSON. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* 65: 61-80.
- SASSI, P.L., J. TORT y C.E. BORGHI. 2004. Effect of spatial and temporal heterogeneity on granivory in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 29: 661-666.

- SMITH, B.H., M.L. RONSHEIM, K.R. SWARTZ. 1986. Reproductive ecology of *Jeffersonia diphylla* (Berbericaceae). *American Journal of Botany* 73: 1416-1426.
- SMITH, T.J., H.T. CHAN, C.C. MCIVOR y M.B. ROBBLEE. 1989. Comparisons of seed predation in tropical, tidal forests from three continents. *Ecology* 70: 146-151.
- TARABORELLI, P.A., M. DACAR y S.M. GIANNONI. 2003. Effect of plant cover on seed removal by rodents in the Monte Desert (Mendoza, Argentina). *Austral Ecology* 28: 651-657.
- VANDER WALL, S.B. 1998. Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology* 79: 233-241.
- VANDER WALL, S.B., K.M. KUHN y M.J. BECK. 2005. Seed removal, seed predation, and secondary dispersal. *Ecology* 86: 801-806.
- VÁSQUEZ, R.A., R.O. BUSTAMANTE y J.A. SIMONETTI. 1995. Granivory in the Chilean matorral: extending the information on arid zones of South America. *Ecography* 18: 403-409.
- VEECH, J.A. 2000. Predator-mediated interactions among the seeds of desert plants. *Oecologia* 124: 402-407.
- WENNY, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation and seedling recruitment on a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- WESTERMAN, P.R., J.S. WES, M.J. KROPFF y W. VAN DER WERF. 2003. Annual losses of weed seeds due to predation in organic cereal fields. *Journal of Applied Ecology* 40: 824-836.
- WHELAN, C.J., M.F. WILLSON, C.A. TUMA y I. SOUZA-PINTO. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.
- WHITE, J.P. y I. ROBERTSON. 2009. Intense seed predation by harvester ants on a rare mustard. *Ecoscience* 16: 508-513.
- WILLSON, M.F. y C.J. WHELAN. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- WONG, T.C.M., N.S. SODHI y I.M. TURNER. 1998. Artificial nest and seed predation experiments in tropical lowland rainforest remnants of Singapore. *Biological Conservation* 85: 97-104.

Recibido 8 de agosto de 2013; revisado 1 de diciembre de 2013; aceptado 22 de diciembre 2013