UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR

DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES

Remoción post-dispersión de semillas de especies arbóreas por vertebrados terrestres en la Estación Científica Las Joyas

Tesis presentada por el sustentante:

BIOLOGO MARCIAL ALEJANDRO ROJO CRUZ

Como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

AUTLÁN DE NAVARRO, JALISCO
JUNIO 2015

DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

Por este conducto el abajo firmante, autor del trabajo recepcional (Tesis) titulado“Remoción post-dispersión de semillas de especies arbóreas por vertebrados terrestres en la Estación Científica Las Joyas.”, declaro que el contenido del mismo constituye un documento inédito y original por lo que cumple con los términos de originalidad a los que se hace mención en el Artículo 73 del Reglamento General de Posgrado y el Artículo 14, Fracción I del Reglamento General de Titulación de la Universidad de Guadalajara.

ATENTAMENTE

Autlán de Navarro, Jalisco, Fecha

Biol. Marcial Alejandro Rojo Cruz

Código 214839607

JUNTA ACADÉMICA DE LA MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES

DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL

CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

PRESENTE

Por este medio nos permitimos informar a ustedes que habiendo revisado el trabajo de Tesis de maestría titulada **Remoción post-dispersión de semillas de especies arbóreas por vertebrados terrestres en la Estación Científica Las Joyas**, que realizó el sustentante **Marcial Alejandro Rojo Cruz** con número de código 214839607, este Comité abajo firmante consideramos que el trabajo ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorizar su impresión y, en su caso, programación de fecha de examen de titulación respectivo.

Sin otro particular agradecemos de antemano la atención que se sirva brindar a la presente y aprovechamos la ocasión para enviarle un cordial saludo.

Atentamente

En la Cd. de Autlán de Navarro a 12 de abril del 2016

Dra. Martha Susana Zuloaga Aguilar

Director de la Tesis

Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos

Asesor

Dr. Juan Pablo Esparza Carlos

Asesor

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
CENTRO UNIVERSITARIO DE LA COSTA SUR
DIVISIÓN DE DESARROLLO REGIONAL
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA Y RECURSOS NATURALES - IMECBIO
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES

Oficio No. MIRN 023/2016

C. MARCIAL ALEJANDRO ROJO CRUZ
ESTUDIANTE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA
PRESENTE

Anteponiendo un cordial saludo, aprovecho este medio para informarle que de acuerdo con la autorización para la impresión de su Trabajo Recepcional, emitida por su Comité Académico con fecha del 12 de abril del 2016 y dirigida a la Junta Académica de la Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales, este Cuerpo Colegiado **AUTORIZA** la impresión de su trabajo de tesis titulado:

"REMOCIÓN POST-DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE ESPECIES ARBÓREAS POR VERTEBRADOS TERRESTRES EN LA ESTACIÓN CIENTÍFICA LAS JOYAS"

El Jurado Evaluador del Trabajo Recepcional estará conformado por el Dr. Ramón Cuevas Guzmán (Presidente), la M. C. Martha Pilar Ibarra López (Secretaria), el Dr. Luis Ignacio Iñiguez Dávalos (Vocal), el Dr. Juan Pablo Esparza Carlos (Vocal) y la Dra. Martha Susana Zuloaga Aguilar (Vocal), conforme a los artículos 78 y 79 del Reglamento General de Posgrado de la Universidad de Guadalajara.

Sin más por el momento le envío un cordial saludo deseándole éxito en la presentación y defensa de los resultados su trabajo de Tesis.

Atentamente
"Piensa y Trabaja"
Autlán de Navarro, Jalisco a 30 de mayo de 2016

Dr. Oscar Gilberto Cárdenas Hernández
Coordinador

CUCSUR
COORDINACIÓN
Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Naturales

C.c.p. Archivo

Mis más sinceros agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada para que pudiese continuar mis estudios de posgrado.

A la Universidad de Guadalajara, por seguir dándome la formación académica que tanto me gusta.

A la Doctora Martha Susana Zuloaga Aguilar, por dirigir este trabajo, su infinita paciencia, sus invaluables consejos y su invaluable amistad.

Al Doctor Luis Ignacio Iñiguez Dávalos, por la asesoría a este trabajo, por sus consejos, su paciencia, sus chistes y por su invaluable amistad.

Al Doctor Juan Pablo Esparza Carlos, por la asesoría a este trabajo, sus consejos, aquellas pláticas en el arena y por su invaluable amistad.

Al Doctor Ramón Cuevas y la Maestra Pilar Ibarra, por sus comentarios y observaciones a este documento.

Al Maestro Rubén Ramírez, por su gran apoyo en la logística de las salidas al campo.

A Víctor Güitron, por su apoyo en la logística de todas mis salidas al campo.

A Meño, Ferruco, María, Celso, Doña Yaya, Don Paulino, Migue y Gilote, por su invaluable apoyo en esos días en el campo, por los buenos ratos y las buenas charlas.

A todos aquellos que me apoyaron en el campo, especialmente a Manuel Ramírez Santana, por su invaluable ayuda en el campo, su invaluable amistad y su constante buen humor.

A mi amigo Esteban Magaña, por su gran e invaluable amistad, su apoyo en campo, sus invaluables consejos y su infinita paciencia hacia mí.

A todos mis profesores de la maestría, ya que gracias a ellos pude generar nuevo conocimiento y ganar madurez personal y académica.

Dedicatoria

A Lucero, por ser el amor de mi vida, por amarme como nadie y enseñarme tantas cosas.

A mis padres, por su infinito amor hacia mí.

A mis hermanos, por estar siempre a mi lado.

A todos aquellos que dedican su vida a generar nuevo conocimiento.

Remoción post-dispersión de semillas de especies arbóreas por vertebradosterrestres en la Estación Científica Las Joyas.

Marcial Alejandro Rojo Cruz.

RESUMEN

La remoción de semillas por animales terrestres puede afectar significativamente la dinámica y la regeneración de diferentes poblaciones de plantas. El impacto de la remoción de semillas podría ser mayor en poblaciones de especies de distribución fragmentada y restringida, como puede ser el caso de diferentes especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña. Debido a su abundancia y alta capacidad de consumo, los vertebrados terrestres, principalmente mamíferos y aves, son considerados importantesremovedores de semillas. Existen una serie de factores que influyen en el consumo de semillas por vertebrados terrestres, algunos de estos son: la calidad nutricional, la disponibilidad del alimento y la estructura del hábitat donde se distribuye. Por lo que los objetivos del trabajo fueron, identificar las especies de vertebrados removedores de semillas de algunas especies arbóreas de importancia forestal presentes en la Estación Científica Las Joyas, evaluar la influencia de la cobertura vegetal en el consumo de semillas por diversos grupos de vertebrados terrestres y finalmente evaluar la influencia que posee el contenido nutricional de las semillas en la selección de las mismas.Mediante el uso de fototrampas se identificaron 15 especies de vertebrados terrestres removedores de semillas de siete especies arbóreas. La influencia de la vegetación en la remoción de las semillas, se evaluó con ayuda de cajas de exclusión con semillas para dos tipos tamaños de vertebrados, las cuales fueron establecidas en dos tipos de bosque con y sin sotobosque y un área abierta. Los resultados muestran que independientemente del tamaño del consumidor, existe una mayor remoción de semillas en zonas con un sotobosque más denso con respecto a aquellos sitiossin un sotobosque. Para evaluar la influencia de los nutrientes y tamaño de semillas de siete especies en la preferencia de consumo, se realizaron experimentos tipo cafetería utilizando dos especies abundantes de ratones granívoros. Obtuvimos que semillas con un mayor contenido de proteína y lípidos fueron consumidas a una mayor velocidad, que lasque tienen una menor cantidad de nutrientes. En conclusión, los mamíferos fueron los removedores de semillas más importantes de las especies de árboles estudiados y la densidad del sotobosque y el contenido energético de las semillas son factores importantes que pueden influir en la densidad de consumo y selección del alimento por los vertebrados en el área de estudio.

Post-dispersal seed removal of tree species for terrestrial vertebrates at the Las Joyas Scientific Station

Marcial Alejandro Rojo Cruz

ABSTRACT

Seed removal by terrestrial vertebrates can affect significantly the dynamic and regeneration of different plant population. The seed removal impact could be higher in population species whit fragmented and restricted distribution, as can be the case of different species of mountain cloud forest. Because of its abundance and the great potential of seed consumption that they have, the terrestrial vertebrates, mainly mammals and birds, are considered an important consumer group seeds. There are several factors influencing consumption of seeds by terrestrial vertebrates; some of these are the nutritional quality, food availability and habitat structure where seeds are located. In this work, we identify some species of vertebrates that consume seeds of treesat Las Joyas Scientific Station, evaluate the influence of habitat in the interaction (specifically the density of vegetation cover in seed selection) and evaluate the influence ofseeds' nutritional content in itsconsumption.Using trap cameras, a total of 15 species of terrestrial vertebrates were identified as seed removers. To evaluate the influence of vegetation in seed selection, we conducted an experiment with exclusions for vertebrates of different sizes in several understory cover conditions. The results show that areas with more understory coverage are most selected than those with little coverage. To assess the influence of nutrients in seed selection,cafeteria experiments were performed using two species of mice. Seeds with a higher amount of nutrients were selected over those with lower nutrients. We conclude that mammals are more important than birds as seeds removers, because their highest number of species and individuals associated with the interaction. Another conclusion we draw is that density of understory is an important factor in food consumption. Finally, the energy content is an important factor for rodents in selecting food.

TABLA DE CONTENIDO

Introducción…… 1
Hipótesis……. 3
Objetivo general…… 3
Particulares……. 3
Antecedentes…… 4
Interacciones planta animal: Remoción de semillas…….. 4
Aves y mamíferos como removedores de semillas……... 4
Hábitat, vegetación y remoción de semillas…… 6
Calidad nutricional de la semilla y preferencia alimenticia…… 7
Métodos…… 8
Área de estudio…….. 8
Identificación de vertebrados removedores de semillas…… 9
Influencia de la vegetación en la remoción de semillas……... 10
Preferencia alimenticia de roedores granívoros…… 12
Análisis estadísticos…….. 13
Resultados…….. 14
Especies de vertebrados removedores de semillas de especies arbóreas delbosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino…… 14
Influencia de la estructura de la vegetación en la remoción de semillas deespecies arbóreas por vertebrados terrestres…… 23
Preferencia alimenticia de ratones granívoros sobre las semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino…….. 30
Discusión…… 36
Especies removedoras de semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña…….. 36
Efecto de la vegetación en la remoción de semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña…….. 38
Preferencia alimenticia de ratones granívoros de las semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino en laboratorio…… 40

Conclusiones…… 41
Recomendaciones de manejo……. 42
Bibliografia…… 44

Lista de figuras

Figura 1. Mapa del área de estudio……... 9
Figura 2. Ejemplo de experimento en cada tipo de vegetación…… 11
Figura 3. Especies removedoras de semillas de las especies arbóreas…… 16
Figura 4. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Persea hintonii*……..... 17
Figura 5. Frecuencia relativa de las especies consumidoras de semillas *de Hasseltiopsis dioica*…… 18
Figura 6. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Quercus acutifolia*……... 19
Figura 7. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Quercus nixoniana*…….. 20
Figura 8. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Cinammomum pachypodum*……... 21
Figura 9. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Pinus douglasiana*……... 22
Figura 10. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Pinus oocarpa*…… 23
Figura 11. Porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii* entre los diferentes tipos de bosque…… 24
Figura 12. Porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii* entre las diferentes categorías de consumidor……... 25
Figura 13. Porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii* a través del tiempo…….. 26
Figura 14. Correlación entre el porcentaje de cobertura vegetal y el porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii*…… 27
Figura 15. Porcentaje de consumo de semillas *Pinus douglasiana* entre los

diferentes tipos de bosque……. 28
Figura 16. Porcentaje de consumo de semillas de *Pinus douglasiana* entre las diferentes categorías de consumidor…….. 28
Figura 17. Porcentaje de consumo de semillas de *Pinus douglasiana* a través del tiempo……. 29
Figura 18. Porcentaje de consumo total de semillas de especies arbóreas por las dos especies de roedores……. 31
Figura 19. Correlación entre velocidad de remoción y contenido de proteínas y lípidos en semillas porR.fulvescens…… 33
Figura 20. Correlación del tamaño con respecto al consumo……. 33
Figura 21. Porcentaje de consumo de semillas por la especie *Reithrodontomys fulvescens* en diferentes periodos de monitoreo…….. 35
Figura 22. Porcentaje de consumo de semillas por organismos del genero *Peromyscus* en diferentes periodos de monitoreo……. 36

Lista de cuadros

Cuadro 1. Especies removedoras de semillas de todas las especies arbóreas…. 15
Cuadro 2. Valores de ANOVA para las especies removedoras de semillas de *Persea hintonii*…… 17
Cuadro 3. Valores de ANOVA para las especies removedoras de semillas de *Quercus acutifolia*……. 18
Cuadro 4. Valores de ANOVA para las especies removedoras de semillas de *Quercus nixoniana*……. 19
Cuadro 5. Valores de ANOVA para las especies removedoras de semillas de *Pinus oocarpa*……. 22
Cuadro 6. Porcentaje de consumo promedio de semillas por *Reithrodontomys fulvescens*……. 30
Cuadro 7. Porcentaje de consumo promedio de semillas por *Peromyscus*……. 31
Cuadro 8. Contenido nutricional de las diferentes semillas de especies arbóreas.. 32

1. Introducción

La remoción de semillas es una forma de interacción planta-animal que se define como el traslado de estas de un sitio a otro (Briones-Salas, 1996; Perea et al., 2014), ydurante el cual la semilla puede ser consumida odispersada (Howe y Smallwood, 1982; Price y Jenkins, 1986). En la dispersiónla viabilidad de las semillas no es afectada, por lo que la posibilidad de germinar se mantiene y eventualmente ocurre el establecimiento de nuevas plántulas (Janzen, 1971; Martínez-Gallardo, 1988).Por otro lado, el consumo o depredaciónpuede disminuir la densidad de semillas dispersadas o dañar su viabilidad por lo que puede ocasionar severas pérdidas en el banco de semillas (Martínez-Gallardo, 1988).

Los mamíferos terrestres representan una de las mayores fuerzas removedoras de frutos y semillas en ambientes neotropicales y templados, por lo que estos jueganun importante rol en la reproducción y establecimiento de nuevas plantas (Flemming y Sosa, 1994; Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo,1998). Dentro del grupo de los mamíferos, a los roedores removedores de semillas se les ha equiparado con“ingenieros forestales”, debido a que el grado de consumo afecta la densidad del banco de semillas y la distribución espacial de algunas especies de plantas (Cavers, 1983, Vélez-García y Pérez-Torres, 2010).La mayoría de los trabajos sobre remoción de semillas, se han centrado en evaluar el efecto de los roedores como principales agentes removedores, prestando poca atención a otros grupos de mamíferos (e.g. Dirzo et al., 2007; Mendoza y Dirzo 2007).

Dentro del grupo de organismos terrestres, las aves son consideradas un gremio importante en la remoción de semillas (Pizo y Vieira, 2004; Perea et al., 2014). Este gremio puede influir significativamente en la dispersión y regeneración de algunas especies de plantas debido a su gran capacidad de movilidad dentro de los ecosistemas y a la amplia variedad de semillas que pueden consumir (Böhning-Gaese, 2012).

Existen diferentes factores que pueden influir en la selección de frutos y semillas por vertebrados (Janzen, 1971; Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo, 1998; Briones-Salas, 1996; Perea et al, 2014). La calidad del alimento con respecto al contenido deproteínas, lípidos, carbohidratos, presencia de agua y sustancias químicas secundarias (como los taninos) así como la palatabilidad, pueden influir en la preferencia de los consumidores (Henderson, 1989). La mayoría de los organismosmuestran una marcada predilección por alimentos que resultan más redituables en términos de alto valor energético o nutricional, la selección también involucra los tiempos de manipulación y la abundancia de los recursos (MacArthur y Pianka, 1966)

Otro factor que influye en la selección del alimento a consumir es el tamaño de las semillas (Mendoza y Dirzo, 2007). Para el caso de roedores se ha observado que las semillas de menor tamaño son consumidas *in situ* con mayor frecuencia, mientras que las de mayor tamaño generalmente tienden a ser almacenadas para consumirse después (Lobo et al., 2013). En el caso de mamíferos de mayor tamaño no existe una discriminación en el consumo de las semillas por su tamaño (DeMattia et al., 2004). Por su parte,en aves la selección del alimento se relaciona con el tamaño del organismo, por lo que aves de mayor tamaño consumen semillas de mayor tamaño y viceversa (Collins y Horn, 2012).

La conformación del hábitat, específicamente la estructura de la vegetación, puede ser otro factor determinante en la remoción de semillas. La selección de sitios con una mayor cobertura vegetal puede representar para los organismos un mayor o menor riesgo de depredación, lo cual puede afectar los patrones de forrajeo de manera positiva o negativa (Brown, 1988). En la mayoría de los casos se menciona que laselección de sitios con una mayor cobertura vegetal puede representar para los organismos un menor riesgo de depredación lo cual contribuye a optimizar el forrajeo (Cuautle-García, 2007;Fanson et al., 2008; Sunyer et al., 2013; Halliday y Morris, 2013). No obstante Brown (1988) plantea cierta dualidad del efecto de la vegetación, ya que para organismos como los roedores, sitios con mayor cobertura arbustiva puede disminuir el riesgo de depredación por aves, no obstante aumenta el riesgo de depredación por serpientes.

Sin embargo, no se ha generado suficiente información sobre el patrón de forrajeo y los factores que influyen en el comportamiento de forrajeo de los de depredadores de semillas en ecosistemas forestales subtropicales. La evaluación del posible impacto de la remoción-depredación de semillas es particularmente importante en especies de plantas que poseen una distribución restringida o se encuentran en un estatus especial de conservación debido a la baja densidad de sus poblaciones (Cuevas et al., 2010). Esto puede ser el caso de algunas especies del bosque mesófilo de montaña (BMM), el cual presenta una distribución fragmentadaen las zonas montañosas del territorio nacional. La remoción de las semillas de estas especies puede resultar en la dispersión y establecimiento de nuevas plántulas contribuyendo al incremento desus poblaciones. Por otro lado, la depredación de estas puede representar pérdidas importantes en el establecimiento de futuros individuos y la viabilidad de la población (Hulme, 1996; Crawley, 2000). Por lo que, con base en resultados de este trabajo, esperamos generar conocimiento nuevo sobre las preferencias alimenticias de los consumidores de especies arbóreas del BMM y dar recomendaciones sobre la

conservación y el manejo in-situ de especies arbóreas de importancia forestal en la Estación Científica Las Joyas (ECLJ) y la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM).

Por lo tanto, surge la siguiente pregunta de investigación: ¿Identificar a las principales especies de vertebrados removedorasde semillas y de qué manera la estructura de la vegetación y la calidad de las semillas influyen en la remoción de estas?

2. Hipótesis

Las conductas de alimentación de los animales se modifican en respuesta a las condiciones del ambiente y a la estructura de la vegetación para maximizar la obtención de energía y nutrientes y reducir el riesgo de depredación. Por lo tanto, se espera que, independientemente del tipo de bosque, los sitios con sotobosque denso presenten mayor remoción de semillas comparados con aquellos que poseen una menor densidad y que las semillas con mayor cantidad de nutrientes serán preferidas sobre aquellas menos nutritivas.

3. Objetivo General

Evaluar la influencia de la estructura de la vegetación y de la calidad nutricional de las semillas en la remoción post-dispersión por vertebrados en la ECLJ.

.

3.1 Objetivosparticulares

1)Identificar las especies de vertebrados removedores de semillas de siete especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino en la ECLJ.

2)Evaluar la influencia de la densidad de la vegetación en laremoción de semillas de especies arbóreaspor vertebrados terrestres.

3)Evaluar la preferencia alimenticia de ratones granívoros sobre las semillas de siete especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino.

4. Antecedentes

4.1 Interacciones planta animal: Remoción de semillas

La remoción de semillas es una interacción que puede favorecer o limitar el establecimiento de nuevas plántulas (Begon, et al., 2006; Vélez-García y Pérez-Torres, 2010).Se reconocen dos tipos de remoción de frutos y semillas en la naturaleza: 1) Remoción pre-dispersión, cuando el fruto/semilla se encuentra en la planta madre y es tomado directamente de ésta y 2) Remoción post-dispersión, cuando el fruto/semilla es tomado del suelo una vez que se desprendió de la planta madre (Briones-Salas, 1996). Una vez que la semilla es removida puede tener dos diferentes destinos, ser depredada o ser dispersada (Howe y Smallwood, 1982).Cuando la semilla es dispersada sin daño, las poblaciones deplantas pueden verse beneficiadas ya que puede aumentar el establecimiento de una mayor cantidad de plántulas e incrementar su distribución espacial (Begon et al., 2006; Vélez-García y Pérez-Torres, 2010;Crawley, 2014).Tras la depredación las semillas pueden perder la viabilidad por el consumo parcial, por lo que la depredación afecta directamente el número de individuos que pueden ser incorporados a la población. (Archer y Pyke, 1991; Martínez-Gallardo, 1998). La cantidad de semillas depredadas puede ser importante en diferentes especies; ardillas, conejos y otros mamíferos herbívoros pueden comer casi en su totalidad la producción de semillas de *Quercus robur* (Crawley, 2000) y los roedores pueden remover de manera eficaz hasta el 100% de las semillas de gramíneas como *Festuca ovina* y *Dactilis glomerata*, ocasionando pérdidas en el banco de semillas (Hulme, 1996). La remoción puede también generar efectos benéficos ya que muchas de las veces las semillas no son consumidas y logran germinar produciendo nuevos individuos lo cual a la larga es benéfico para las poblaciones de las plantas (Vélez-García y Pérez-Torres, 2010)

4.2 Aves y mamíferos como removedores de semillas

En ambientes templados y neotropicales la mayoría de los frutos y semillas caen al suelo y estos son consumidos casi en su totalidad por mamíferos terrestres y aves, por lo que estos grupos se consideran clave en la remoción post-dispersión de semillas (Wilson, 1991; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, 1998; Pizo y Vieira, 2004; DeMattia et al., 2004 Vélez-García y Pérez-Torres, 2010).

En el caso de ambientes templados existe una variedad de tamaños de organismos removedores de frutos y semillas, entre los cuales se encuentran los pequeños roedores, animales grandes como venado y pecarí y algunas especies de marsupiales (didélfidos en

América) (Willson, 1991; DeMattia et al., 2004).La evaluación del consumo potencial de semillas por diferentes órdenes de mamíferos ha recibido una especial atención (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, 1998). DeMattia y colaboradores (2004) identificaron al grupo más efectivo en la depredación de semillas, a través de exclusiones a diversas escalas y usandosemillas de varias especies. Demostraron que los mamíferos medianos y pequeños son importantes depredadores de semillas, destacando los roedores debido a que consumieron una mayor cantidad de semillas que otros grupos. Se ha demostrado el gran potencial de muchos mamíferos como removedores de semillas, sin embargo, los roedores han tenido una mayor atención debido al gran número de especies depredadoras y el gran tamaño de sus poblaciones que puede afectar negativamente el reclutamiento de nuevas plantas (Briones-Salas, 1996). En un bosque mesófilo de montaña en Costa Rica, se reporta a los roedores como el principal grupo depredador de semillas (Chinchilla, 2009). Así mismo, debido a la abundancia de los roedores en zonas sujetas a procesos de defaunación donde su número aumenta debido a la falta de carnívoros, se les puede considerar como los principales depredadores y dispersores de semillas (Dirzo et al., 2007; Mendoza y Dirzo, 2007).En el continente americano, las especies de roedores que poseen una gran capacidad removedora de semillas se encuentran en las familias Heteromyidae, Cricetidae y Sciuridae, y en algunas regiones tropicales, también en las familias Agoutidae y Dasyproctidae se constituyen como roedores altamente efectivos en el consumo de semillas (DeMattia et al., 2004).

Las aves son otro grupo importante en la remoción post-dispersión de semillas (Snow, 1981; Pizo y Vieira, 2004). Al poseer la capacidad de volar, las aves tienen una gran movilidad dentro de los ecosistemas, lo que puede facilitar el avistamiento del alimento y por ende hacer más efectiva la remoción (Böhning-Gaese, 2012). Entre las familias que se han identificado con un gran potencial consumidor de semillas, se encuentran los fringílidos (gorriones) y colúmbidos (palomas y tórtolas) (Snow, 1981; Pizo y Vieira, 2004). Tanto aves como mamíferos son importantes consumidores de semillas y frutos; sin embargo, algunos estudios han concluido que los mamíferos son consumidores más efectivos, con respecto a la cantidad de semillas que puede ser consumida por cada grupo (Martínez-Delgado et al., 1996; Christianini y Oliveira, 2010).

4.3 Hábitat, vegetacióny remoción de semillas

La mayoría de los organismos removedores de semillas tienen preferencias por atributos específicos del hábitat (Pons y Pausas, 2007 a). La estructura de la vegetación, en este caso la densidad, es un elemento importante del hábitat, por lo que es uno de los factores que pueden afectar el comportamiento de forrajeo de las especies de vertebrados consumidoras de semillas (Fanson et al., 2008;Perea et al., 2014). La vegetación es uno de los elementos más importantes en la selección de hábitat de los animales, ya que puede ser fuente de alimento y de sitios seguros para el forrajeo y reproducción (Mandelik et al., 2003). La mayoría de los animales, al realizar las actividades de forrajeo tienen el riesgo de ser depredados, por lo que prefieren buscar sitios seguros con una adecuada complejidad estructural. Estos sitios pueden presentaruna densa cobertura vegetal para esconderse (Kollman, 1995; Mandelik et al., 2003), o una mejor visibilidad para detectar a los depredadores desde una distancia segura (Hixon, 2003; Doherty et al., 2015). Por lo tanto, la estructura y la composición de especies vegetales presentes en un área pueden limitar o facilitar la distribución y área de forrajeo de los organismos (Hartung y Brawn, 2005).

El tiempo es otro factor que puede llevar a los animales a buscar sitios más aptos para el forrajeo (Charnov, 1976; Fanson et al., 2008). En la naturaleza los recursos se encuentran distribuidos de manera heterogénea en diversos parches del hábitat, por lo que los animales una vez identificada una zona con cierto nivel dedisponibilidad de recursos tienen poco tiempo para decidir si consumen los recursos o buscan zonas más redituables (Fanson et al., 2008).

Se han hecho diversas comparaciones sobre el efecto de diferentes tipos de vegetación en la depredación de semillas por mamíferos. Vélez García y Pérez Torres (2010), comparan la remoción de semillas enzonas abiertas, zonas de pastizal y zonas con cobertura arbórea y herbácea en un fragmento de bosque ubicado en Rizaralda, Colombia. Los organismos mostraron preferencia por los sitios con una mayor cobertura vegetal ya que fueron mayormente visitados, y la remoción de semillas fue mayor, por lo que se concluyó que en estas zonas disminuyen el riesgo de depredación. Pons y Pausas (2007a) compararon la preferencia en la selección de semillas de encinos por roedores, y describieron los factores que influyen en la selección de las mismas (densidad vegetal y estructura del terreno); concluyeron que la composición del hábitat, específicamente la densidad de la vegetación es un factor determinante en la decisión de consumir o no las semillas. Algunos otros estudios sostienen que el forrajeo por mamíferos pequeños

regularmente ocurre en zonas con una mayor cobertura de herbáceas, condición que puede disminuir el riesgo de depredación (Bachen, 2014).

De igual manera, la predilección por zonas donde la vegetación tiende a ser más densa se ha reportado para el caso del forrajeo en aves. En zonas con mayor cobertura vegetal, las aves tienden a utilizar los espacios tanto en el suelo y entre los arbustos para llevar a cabo sus actividades de forrajeo, mientras en zonas más abiertas es más común que las aves se alimenten a alturas mayores en el dosel (Adamik et al., 2003; Pereaet al., 2014).

4.4 Calidad nutricional de la semilla y preferencia alimenticia

Cada uno de los alimentos disponibles para un animal tiene un determinado valor nutritivo, posee una distribución espacial y temporal específica, es limitado en cantidad y obtenerlo representa un costo energético (MacArtur y Pianka, 1966). La teoría del forrajeo optimo postula que la selección de un alimento debe representarle una ganancia en términos de consumo calórico en el menor tiempo posible, pues una mayor inversión de tiempo en búsqueda y consumo puede representar perdidas energéticas, o privarse de un alimento energéticamente más redituable. (Pyke, 1984; MacArthur y Pianka, 1966; Goodenough et al.,2010). Para el caso de las semillas se ha observado que aquellas con un alto valor nutricional tienden a ser colectadas y almacenadas cuando existe abundancia de estas, mientras que si poseen bajos contenidos energéticos, tienden a ser ignoradas (Jensen 1985; Jansen et al., 2004, Perea et al., 2011;Lobo et al., 2013). La experiencia delorganismoremovedor en el consumo de diferentes especies de semillas, puede ayudarlo en su apreciación del contenido energético que le aporta cada una de las semillas (Jensen 1985; Jansen et al., 2004, Perea et al., 2011).

Existe una definición conocida como respuesta a la calidad, esta menciona que los organismos especializados en la remoción prefieren semillas que presentan una alta calidad nutricional y evaden aquellas que contienen sustancias tóxicas, como se observa en el trabajo de Briones-Salas (1996). Todos los organismosbuscan tener una alimentación balanceada, López-Espinoza (2007) demostró para el caso de ratones que, al alimentarlos con componentes nutricionales individuales por separado (proteínas, carbohidratos, lípidos, sodio) los ratones buscaban un poco de cada uno de los elementos ofrecidos. Algunos otros estudios mencionan que elementos como proteínas y lípidos son más importantes ya que determinan en gran medida la selección de semillas por roedores (Henderson, 1989; Kearley y Erasmus, 1990; Wang et al., 2014).

Un segundo factor asociado a la nutrición que se considera importante para la selección de semillas por aves y roedores es el tamaño de las mismas. Mendoza y Dirzo, 2007; realizaron una serie de experimentos en el laboratorio llegando a la conclusión de que los roedores mostraban preferencia por las semillas pequeñas. Dichas observaciones se reafirmaron en experimentos de campo, ya que allí también los roedores mostraban una mayor preferencia por semillas pequeñas ignorando aquellas de mayor tamaño. Una posible conclusión a esto es que, debido a la facilidad y tiempo de manipulación era más fácil consumir las semillas de tamaño pequeño con respecto a las grandes (Dirzo et al., 2007;Mendoza y Dirzo, 2007).Las semillas de tamaño pequeño tienden a ser consumidas en el momento, mientras que las que poseen un tamaño mayor son ignoradas o transportadas (Lobo et al., 2013). Un aspecto importante en el que se hace énfasis, es que las semillas de un tamaño mayor y que representan una mayor ganancia energética, eran trasladadas del sitio para su almacenamiento y posterior consumo;sin embargo, esto fue un patrón de comportamiento poco común en los estudios (Lobo et al., 2013; Wang y Yang 2015).

5. Métodos

5.1 Área de estudio

El área de estudio fue la Estación Científica Las Joyas (ECLJ), ubicada en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (RBSM); es partede la zonas núcleo Manantlán-Las Joyas, que se ubica en el centro de la reserva (Fig. 1). La ECLJ se localiza entre los 19°34’14’’- 19°37’30’’ de latitud norte y 104°14’49’’-104°18’16’’ de longitud oeste, en los municipios de Autlán y Cuautitlán, del Estado de Jalisco. Posee una extensión territorial de 1257 ha y la cota elevacional va de los 1560 a los 2242 ms.n.m. (Cuevas y Jardel, 2004).El área presenta un clima templado subhúmedo con verano cálido, con temperaturas medias anuales entre los 12° y 18°C(Martínez-Rivera et al., 1991). Los tipos de vegetación presentes en Las Joyas son bosque mesófilo de montaña, bosque mixto de pino-latifoliadas, bosque de pino, bosque de pino-encino, bosque de encino caducifolio con renuevo de pino, matorrales secundarios, praderas y vegetación dispersa sobre afloramientos rocosos y terrenos erosionados (Cuevas y Jardel, 2004).

En el bosque mesófilo de montaña de la ECLJ dominan las siguientes especies arbóreas: *Dendropanax arboreus, Carpinus tropicallis, Cinnamomum pachypodum, Clethra fragrans, Persea hintonii, Zinowiewia concinna, Cornus disciflora, Magnolia iltisiana, Quercus acutifolia, Ilex brandegana y Symplococarpon purpusii* (Cuevas y Jardel, 2004). De todas las

especies mencionadas,*Magnolia iltisiana* se encuentra en la NOM-059 bajo la categoría de amenazada (DOF, 2010).El bosque mixto de pino-latifoliadas presenta una dominancia de *Pinus douglasiana* en el dosel y aparece mezclado con encinos y latifoliadas dispersas *como Quercus candicans, Q. scytophylla, Q. praineana, Q. obtusata, Q. nixoniana, Arbutus xalapensis, Carpinus tropicalis, Clethra fragrans, Cornus disciflora, Ilex bandegeana y Magnolia iltisiana*. De las especies dominantes ninguna se encuentra en la NOM-059.Para el bosque de pino la especie dominante es *Pinus douglasiana*, en segunda instancia se encuentran presentes *Pinus oocarpa y Pinus herrerae*. Finalmente en las zonas de vegetación secundaria existe una marcada dominancia de plantas arbustivas y herbáceas;especies como *Rubus adenotrichus, R. corrifolius, R. glaucus, Acacia angustissima y Buddleja parviflora* resultan los elementos más conspicuos de este tipo de vegetación (Cuevas y Jardel, 2004).

Figura 1.Mapa de ubicación geográfica de la Estación Científica Las Joyas (Tomado de Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad).

5.2 Identificación de vertebrados removedoresde semillas

Debido a su importancia forestal, se seleccionaron para el monitoreo de depredación de semillas a *Pinusdouglasiana, P. oocarpa*, *Quercusnixoniana*y *Q. acutifolia*. Debido a su importancia en la sucesión ecológica también se seleccionaron tres especies arbóreas del BMM: *Persea hintoni*y *Cinnamomum pachypodum*especies típicas del BMM maduro y que se

establece de manera frecuente en el sotobosque de pino-encino y *Hasseltiopsis dioica*,una especie de árbol bajo poco abundante.

Para la identificación de las especies de vertebrados removedores de semillas se usaron cámaras trampa (Bushnell Trophy 119537 y Moultrie MCG-12631). Se seleccionaron tres individuos de cada especie de árbol con fructificación abundante, a los cuales se les instaló una cámara apuntando hacia un punto focal, donde se colocó una cantidad abundante de semillas en el suelo; en los casos de *H. dioica* y *C. pachypodum* se utilizaron solo dos cámaras debido a que hubo pocos individuos con fructificación. El registro de fotos de los consumidores de semillas se realizó durante el periodo completo de fructificación de las especies seleccionadas. En el caso de *P. hintonii y H. dioica*, el periodo de fototrampeo fue de enero a abril, para las especies de encinos y *Cinnamomum pachypodum* el periodo de fototrampeo fue de junio a agosto, y el monitoreo de las especies de pinos se trabajó de octubre a diciembre. De cada cámara trampa, se obtuvo la frecuencia relativa de ocurrencia o aparición de individuos de cada especie consumidora. La frecuencia relativa y el porcentaje de ocurrencia se calculó por cámara a partir de la suma de los foto-registros independientes de la especie entre el número total de foto-registros de todas las especies. Se consideró un foto-registro independiente a la aparición en fotografía de un individuo por especie cada 24 horas (O' Connell et al., 2011).

De manera adicional se recolectaron algunas excretas encontradas alrededor del área de caída de frutos, para buscar la presencia de semillas de las especies estudiadas. La identificación de la especie a la cual pertenece cada excreta se realizócon ayuda de guías de campo especializadas en el tema (Aranda, 2012).

5.3 Influencia de la vegetación en la remoción de semillas de especies arbóreaspor vertebrados terrestres

Para evaluar la influencia de la estructura de la vegetación en la remoción de semillas por vertebrados, se utilizaron estaciones de exclusión elaboradas con tela metálica con una luz de malla de un centímetro (DeMattia et al., 2004). Se utilizaron dos tipos de exclusión: entrada pequeña para uso exclusivo de roedores (P) y entrada intermedia que permite el uso tanto de roedores como de mamíferos medianos y aves (G) y estaciones control (C),las cuales consistieron en colocar semillas sin exclusión (Mendoza y Dirzo, 2007).

La preferencia de hábitat se evaluó en tres tipos de vegetación: bosque de pino, bosque mesófilo de montaña y áreas abiertas. Un segundo nivel de evaluación fue la condición de la

densidad vegetal en el sotobosque, por lo que de los dos tipos de bosque se seleccionaron áreas con y sin sotobosque. En cada tipo de vegetación y condición se establecieron tres sitios, y dentro de cada uno se colocaron cuatro repeticiones de los tratamientos P, G y C;por lo tanto 36 unidades experimentales fueron establecidas por cada tipo de vegetación y condición (Fig. 2). Con base en el número de semillas con las cuales se contó para los experimentos, dos de los tres sitios (repeticiones) fueron cebados con semillas de *Persea hintonii* y la tercer repeticiónfue cebada con semillas de *Pinus douglasiana*. Para el caso de las exclusiones de entrada pequeña (P) se utilizaron 15 semillas, para las de uso por mamíferos medianos, pequeños y aves (G) se utilizaron 25 semillas y finalmente en las estaciones control (C) se utilizaron 50.

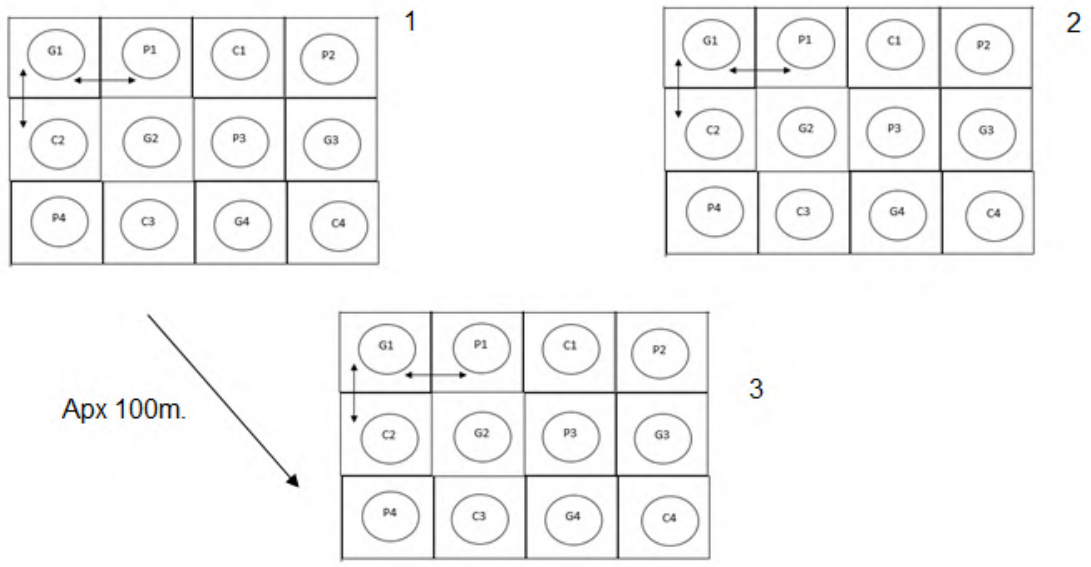

Figura 2. Esquema del experimento montado para cada uno de los tipos de vegetación. Dentro de los tres sitiosse señala con letras mayúsculas y se enumera cada una de las cuatro repeticiones de los tres tratamientos: P, G y C (las iniciales se aplican en el texto).

En cada sitio los tratamientos de exclusiones fueron colocados a manera de rejilla con una distancia de 20 metros uno a otro, y distribuidos al azar. Las repeticiones (sitios)se ubicaron a un mínimo de 100 metros de distancia uno del otro y, separados al menos a 10 metros del borde entre diferentes tipos de vegetación, esto con la finalidad de evitar la influencia entre ellos.

En cada uno de los sitios, la densidad vegetal se evaluó con base en el número de individuos por metro cuadrado. En tres cuadrantes o cuadros de un metro cuadrado se contabilizaron todos los individuos y las especies de herbáceas. El número y especies de arbustos se registraron en tres cuadros de 16 m^2 y el registro de la densidad de árboles se realizó en un círculo de radio de 12.62 m.

5.4 Preferencia alimenticia de roedores granívoros

Para determinar la preferencia alimenticia de los roedores en las semillas de las especies arbóreas seleccionadas, se les ofrecieron combinaciones de semillas frescas a individuos en condiciones de cautiverio temporal (una noche por individuo). Los roedores fueron capturados con trampas Sherman cebadas con una mezcla de avena y vainilla. Las trampas se ubicaron a manera de cuadrantes (rejilla) de 10 x 4 trampas, a 10 metros de distancia una de otra. Los organismos fueron colectados en bosque mesófilo de montaña y vegetación secundaria.

Las especies de ratones utilizadas en estos experimentos fueron *Reithrodontomysfulvescens*y *Peromyscus*sp. Estas dos especies de ratones,fueron las más abundantes durante los periodos de fructificación de las especies arbóreas seleccionadas. Los animales recolectados fueron trasladados al laboratorio de la ECLJ, donde se depositaron de manera individual en contenedores de vidrio. Los contenedores fueron previstos de un sustrato con una mezcla de hojarasca, pasto seco y algodón para evitar que los organismos perdieran calor corporal. Durante el día los ratones se alimentaron con cinco gramos de semillas de girasol y cuatro horas previas al experimento la alimentación fue suspendida (Briones-Salas, 1996; Dirzo et al., 2007;).

A partir del crepúsculo en pruebas tipo cafetería a cada ratón sele ofrecieron al mismo tiempo tres especies de semillas. Los experimentos de preferencia alimenticia se llevaron a cabo durante el tiempo de traslape de los periodos de fructificación de las especies arbóreas, los cuales ocurrieron de febrero a marzo para *Pinus oocarpa, P. douglasiana, Persea hintonii*y *Hasseltiopsisdioica*, y de junio a agosto para *Quercus nixoniana, Q.acutifolia y Cinnamomumpachypodum.*

Cada combinación se le ofreció individualmente a 10 ratones adultos por especie, dándoles aproximadamente tres gramos de semillas de ambas especies de *Pinus,* y de tres a cinco gramos de las especies de *Quercus, P. hintonii, C. pachypodum* y *H. dioica*. Con cada ratón se realizó un monitoreo del consumo a intervalos de 15 minutos durante un periodo de cuatro horas, registrando el número de semillas por especie de árbol. Las

semillas ofrecidas a los organismos y sus remanentes fueron pesadas antes y al final del experimento, respectivamente. Los ratones fueron liberados en su sitio de captura a la mañana siguiente del experimento.

5.5 Análisis estadísticos

Se llevaron a cabo pruebas de ANOVA de una vía para evaluar las diferencias entre la frecuencia relativa de las especies consumidoras de semillas a partir de los fotoregitros independientes de tres cámaras. Previamente se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad de la varianza. Una prueba de comparación múltiple de Tukey nos ayudó a detectar diferencias en la frecuencia relativa de foto-registros entre las especies. En los casosde *C. pachypodum, P. douglasiana y H. dioica* los datos no se ajustaron a los supuestos paramétricos por lo que se utilizó una ANOVA no paramétrica (Kruskall-Wallis).

Para evaluar la influencia de la densidad de la vegetación en la proporción de semillas removidas, las diferencias entre las diferentes exclusiones y la velocidadmáxima de remoción de *P. hintonii* por vertebrados, se llevó a cabo una ANOVA no paramétrica (Kruskall-Wallis). Posterior al análisis Kruskall-Wallis se realizó una prueba pareada de Wilcoxon para identificar diferencias entre pares de tratamientos conuna corrección de Bonferroni sobre el valor de probabilidad. Para obtener la velocidad máxima de remoción de semillas (primera derivada máxima) de *P. hintonii*se ajustó una curva sigmoide sobre el número acumulado de semillas consumidas en los diferentes tipos y densidades de vegetación. La velocidad máxima se evaluó para establecer en qué tipo de vegetación hubo mayor consumo en el menor tiempo.

Para evaluar la influencia de la densidad de la vegetación en el consumo de semillas *de Pinus douglasiana* se utilizó un análisis de chi-cuadrada de bondad de ajuste, con baseen la frecuencia de remoción o no remoción por tipo de bosque, condición y tipo de exclusión. Esto debido a que se registró en la mayoría de los casos 0 ó 100% de consumo. Una correlación de Pearson nos permitió evaluar la relación entre la densidad de la vegetación y el promedio de semillas consumidas en los experimentos de exclusión, en este caso no se evaluó la velocidad de consumo debido a la naturaleza de los datos.

Para evaluar las diferencias en la preferencia en el consumo de semillas en los experimentos tipo cafeteríase hicieronpruebas de ANOVA no paramétricas (Kruskall-Wallis). Paraestablecer la relación entre el porcentaje de consumo de semillas con respecto al

contenido nutricional, al tamaño y la velocidad de consumo, se utilizaron pruebas de correlación de Pearson.

El ajuste de la curva sigmoide, para obtener la velocidad de consumo, se llevó a cabo en el programa TableCurve 2D v 5.01 (Systat). Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo en el programaR v 3.1.0 (The R Foundation for Statistical Computing)

6. Resultados

6.1 Especies de aves y mamíferos removedores de semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino.

Se identificaron 15 especies de vertebrados removedores de semillas de lasespecies arbóreas seleccionadas. El 60% de las especies consumidoras fueron mamíferos (9 especies) y el 40% restante (seis especies) pertenece al grupo de las aves (cuadro 1). *Didelphis virginiana* se identificó como la especie consumidora de semillas de todas lasespecies arbóreas estudiadas. *Peromyscus* sp. fue la segunda especie con mayor presencia ya que fue consumidora de semillas de cinco especies. *Neotoma mexicana, Oligorizomys fulvescens* y *Silvilagus floridanus* solo removieron semillas de una especie (Fig.- 3).

Cuadro 1. Especies removedoras de semillas de siete especies arbóreas.

Clase	Orden	Familia	Especie
Mammalia	Didelphimorphia	Didelphidae	*Didelphis virginiana*
Mammalia	Lagomorpha	Leporidae	*Sylvilagus floridanus*
Mammalia	Rodentia	Sciuridae	*Sciurus colliaei*
Mammalia	Rodentia	Cricetidae	*Neotoma mexicana*
Mammalia	Rodentia	Cricetidae	*Peromyscus* sp.
Mammalia	Rodentia	Cricetidae	*Oligorizomys fulvescens*
Mammalia	Canidae	Carnivora	*Urocyon cinereoargenteus*
Mammalia	Artiodactyla	Tayassuidae	*Dicotyles angulatus*
Mammalia	Artiodactyla	Cervidae	*Odocoileus virginianus*
Aves	Galliformes	Cracidae	*Penelope purpurascens*
Aves	Galliformes	Odontophoridae	*Colinus virginianus*
Aves	Columbiformes	Columbidae	*Leptotila verreauxi*
Aves	Passeriformes	Turdidae	*Catharus* sp.
Aves	Passeriformes	Turdidae	*Turdus* sp.
Aves	Passeriformes	Emberizidae	*Arremon virenticeps*

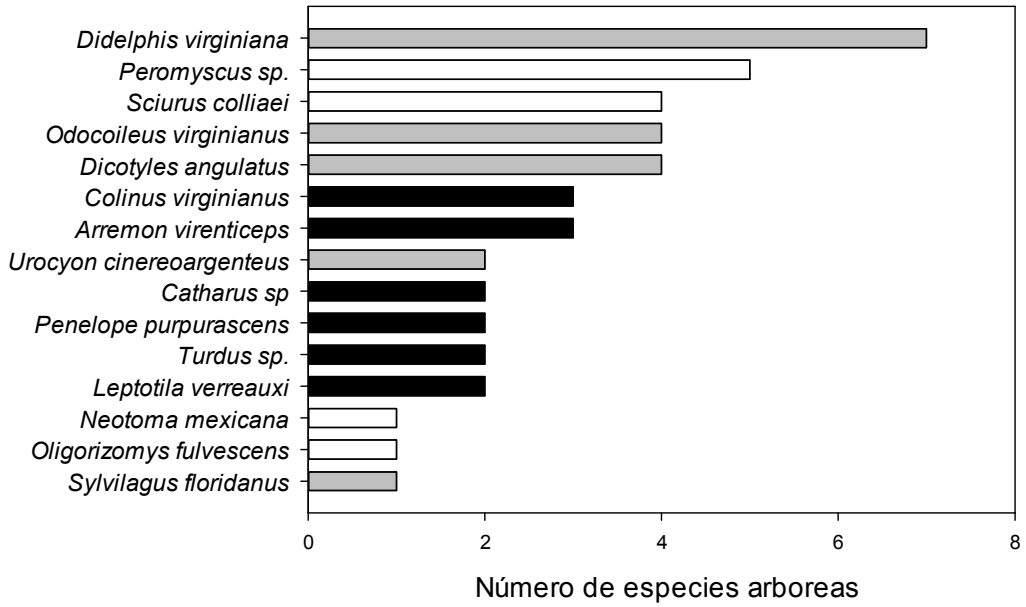

Figura 3Número de especies arbóreas consumidas por cada removedor detectado.Las barras en negro representanlas especies de aves, en blanco los roedores y en gris los mamíferos medianos y grandes

Para *Persea hintonii* se identificaron 10 especies de vertebrados terrestres que remuevensus semillas. El 70% de los consumidores totales de las semillas de *P. hintonii* fueron mamíferos (siete especies). Se obtuvieron un total de 16, 33 y 45 foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las tres cámaras trampa con un esfuerzo de muestreo de 36 días/trampa por cámara. Se registran diferencias significativas entre las frecuencias de los diferentes organismos consumidores (cuadro 2). Se observó que los organismoscon mayor frecuencia de visitas a las zonas de fructificación fueron el pecarí *Dycotiles angulatus*40% y el tlacuache *Didelphis virginiana* con el 22%,mientras quela ardilla *Sciurus colliaei; la rata Neotoma mexicana*y el ratón*Oligoryzomys fulvescens* fueron poco frecuentes (5%, Fig.4). La identificación de semillas de *P. hintonii* en las excretas colectadas nos indican que la zorra gris, *Urocyon cinereoargenteus y el choncho, Penelope purpurascens*también son consumidores de esta especie.

Tres especies consumieron las semillas de *Hasseltiopsis dioica*. El 66% fueron aves (dos especies). Una sola especie de mamífero (*Didelphis viriginiana*) fue observado como removedor de semillas de esta especie. En 20 días/trampa por cámara, se obtuvieron un total de seis foto-registros independientes para la cámara uno y dos para la segunda cámara.

Catharus sp., fue la especie observada con mayor frecuencia (50%) removiendo semillas de *H. dioica* (Fig.5).

Cuadro 2. Análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar la variación en las frecuencias de foto-registros entre las especies removedoras de semillas de*P. hintonii*.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	P
Especie	7	18.20	3.03	5.32	0.004
Residuales	14	7.98	0.57		

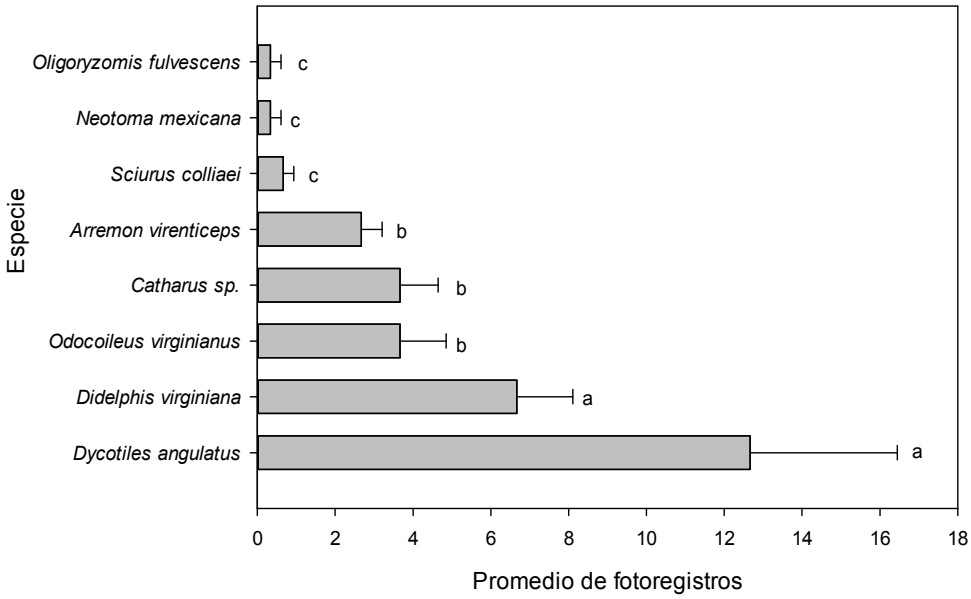

Figura 4. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *P. hintonii*, registrada en las cámaras trampas (n=3). Las letras distintas representan medias diferentes.

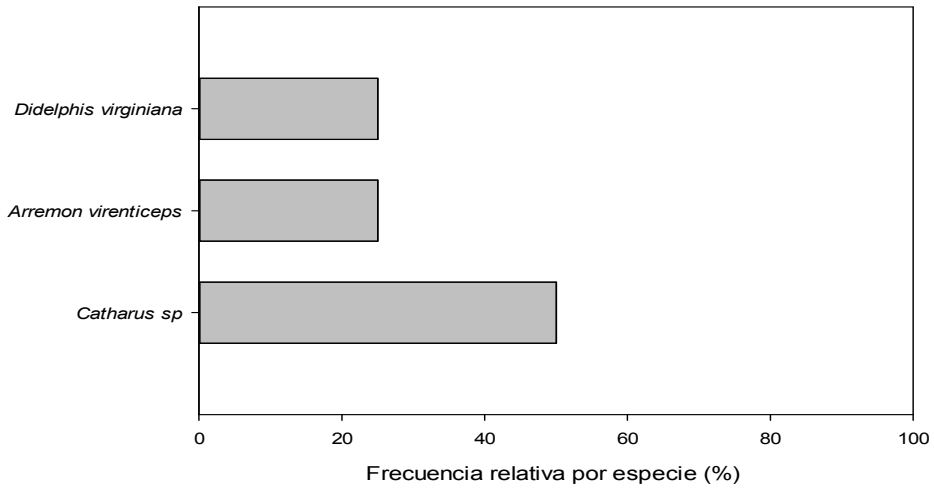

Figura 5. Frecuencia relativa de las especies consumidoras de semillas *de H. dioica*, registrada con en las cámaras trampas

Se identificaron ocho especies de vertebrados terrestres que remueven semillas de *Quercus acutifolia*, de las cuales cinco fueron mamíferos y tres fueron especies de aves. Se obtuvieron un total de 33, 35 y 91 foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las tres cámaras trampa,con un esfuerzo de muestreo de 36 días/trampa por cámara. La especie que con mayor frecuencia removió semillas de *Q. acutifolia* fue la ardilla *Sciurus colliaei* con una frecuencia de 25%, seguida por el tlacuache *Didelphis virginiana* y la codorniz *Colinus virginianus* <10% (Fig.6). Sin embargo, no se observaron diferencias estadísticas entre las frecuencias de los diversos consumidores(cuadro 3).

Cuadro 3. Análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar la variación en las frecuencias de foto-registros entre las especies removedoras de semillas de*Q. acutifolia*.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	P
Especie	7	8.91	1.48	0.64	0.69
Residuales	14	32.38	2.31		

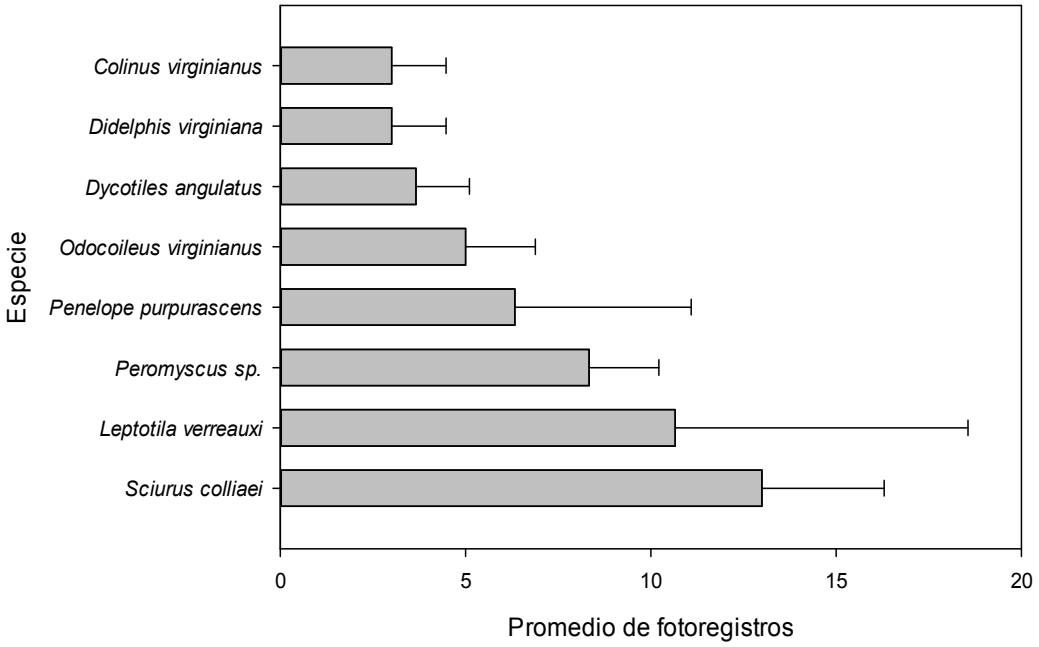

Figura 6. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Q. acutifolia*, registrada en las cámaras trampas (n=3).

Se identificaron 10 especies de vertebrados terrestres que remueven semillas de *Quercus nixoniana.* El 50% de los consumidores (cinco especies) fueronmamíferos. Se obtuvieron un total de 27, 28 y 36foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las tres cámaras trampa con un esfuerzo de muestreo de 36 días/trampa por cámara. La especie que con mayor frecuencia removió semillas de *Q. nixoniana* fue el tlacuache *Didelphis virginiana,* con una frecuencia de 25 foto-registros. Las especies con una menor frecuencia que se observaron removiendo semillas fueron el pecarí *Dicotyles angulatus* con el 5%y la codorniz *Colinus virginianus* con 3% (Fig.7). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre la frecuencia promedio de los diversos consumidores(cuadro 4).

Cuadro 4. Análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar la variación en las frecuencias de foto-registros entre las especies removedoras de semillas de *Quercus nixoniana*.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	P
Especie	9	12.87	2.14	2.46	0.07
Residuales	14	12.16	0.86		

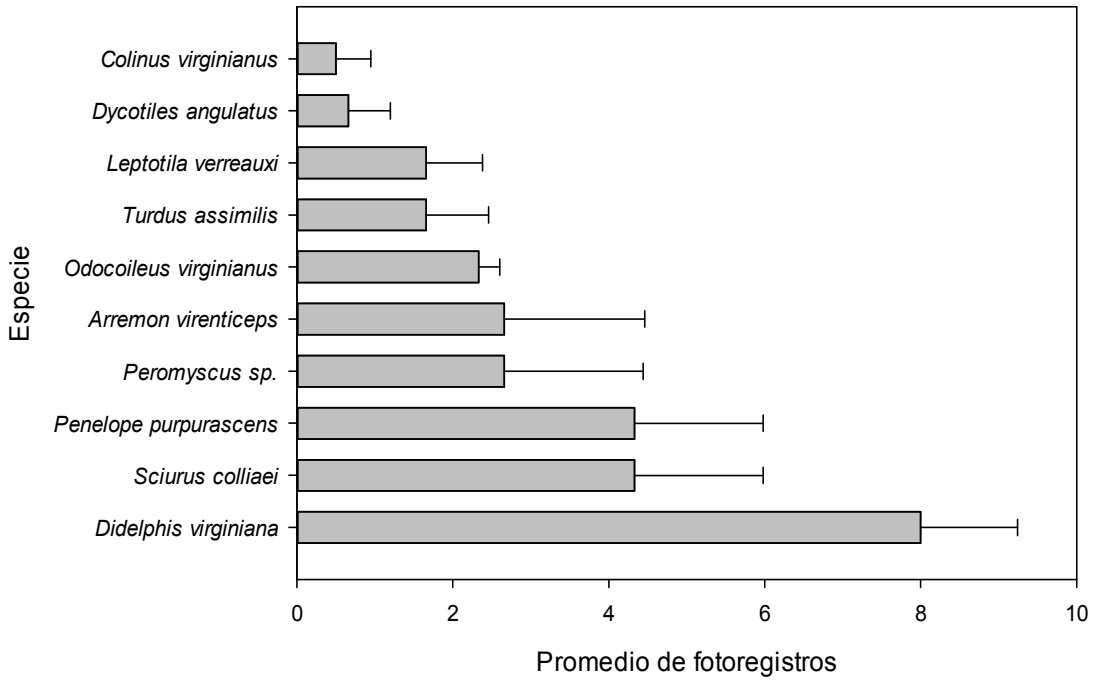

Figura 7. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *Q. nixoniana*, registrada en las cámaras trampas (n=3).

Se identificaron seis especies de vertebrados terrestres que remueven semillas de *Cinnamomum pachypodum.* El 83% fueron mamíferos (cinco especies) y una especie de ave. Se obtuvieron un total de 17 y 21 foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las dos cámaras trampa,con un esfuerzo de muestreo de29 días/trampa por cámara. La especie que con mayor frecuencia removió semillas de *C. pachypodum* fue el pecarí *Dycotiles angulatus*con una frecuencia de 45 foto-registros. Las especies con menor frecuencia fueron el venado*Odocoileus virginianus* y la zorra gris*Urocyon cinereoargenteus* con menos del 10% cada una (Fig.8). No se observaron diferencias significativas entre la frecuencia promedio de los diversos consumidores (χ^2= 8.08, gl= 5, *p*= 0.15).

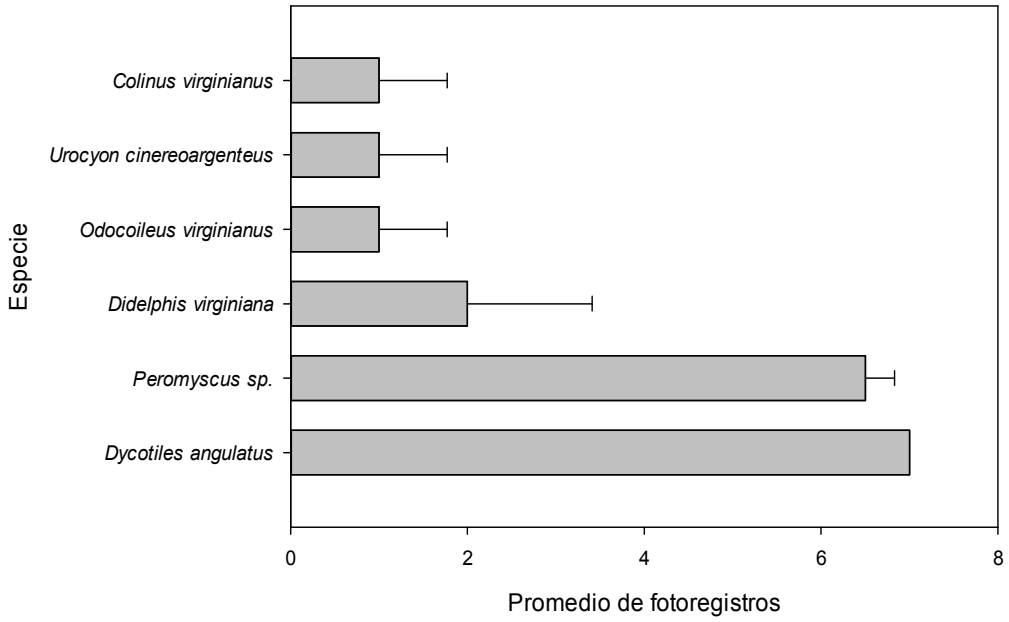

Figura 8. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *C. pachypodum*, registrada en las cámaras trampas (n=2).

Se identificaron tres especies de mamíferos terrestres que remueven semillas de *Pinus douglasiana.*Se obtuvieron un total de 4, 4 y11 foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las tres cámaras trampa,con un esfuerzo de muestreo de39 días/trampa por cámara. La especie que con mayor frecuencia removió semillas de *P. douglasiana*fue el ratón *Peromyscus* sp., con una frecuencia de16 foto-registros. La especies con menor frecuencia fue la ardilla *Sciurus colliaei* con menos del 10% (Fig.9).No se observaron diferencias significativas entre la frecuencia promedio de los diversos consumidores (χ^2= 3.43, gl= 2 *p*=0.17).

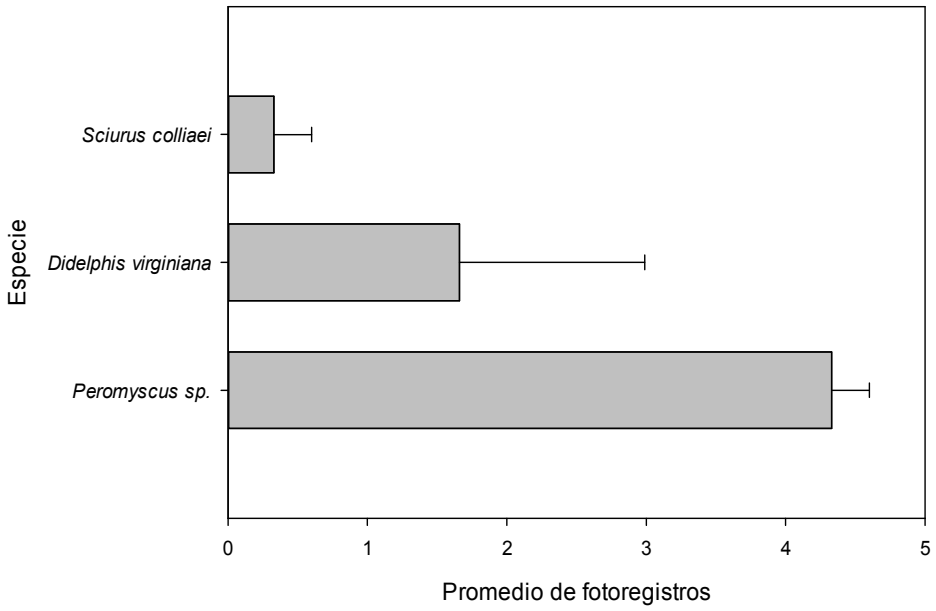

Figura 9. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *P. douglasiana*, registrada en las cámaras trampas (n=3).

Se identificaron cuatro especies de vertebrados terrestres que remueven semillas de *Pinus oocarpa*, de los cuales tres fueron mamíferos. Se obtuvieron 6, 6 y 10 foto foto-registros independientes de los consumidores de semillas para cada una de las tres cámaras trampa,con un esfuerzo de muestreo de39 días/trampa por cámara. La especie que con mayor frecuencia removió semillas de *P. oocarpa*fue el ratón *Peromyscus*sp., con una frecuencia de 10 foto-registros. La especie con menor frecuencia fue *Turdus* sp., con menos del 10% (Fig. 10). No se observaron diferencias significativas entre las frecuencias de los diversos consumidores(cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis de varianza (ANOVA) de una vía para evaluar la variación en las frecuencias de foto-registros entre las especies removedoras de semillas de*Pinus oocarpa*.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	Valor de F	P
Especie	3	4.31	1.43	1.91	0.20
Residuales	8	6.01	0.75		

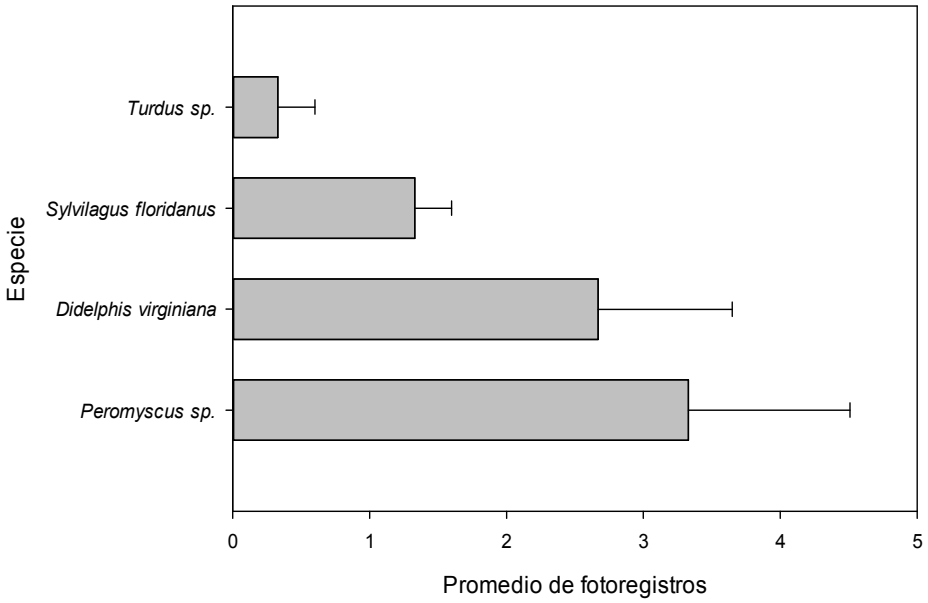

Figura 10. Promedio de foto-registros de las especies consumidoras de semillas de *P. oocarpa*, registrada en las cámaras trampas (n=3).

6.2 Influencia de la estructura de la vegetación en la remoción de semillas de especies arbóreas por vertebrados terrestres.

En los experimentos de exclusión encontramos diferencias en la remoción de semillas de *Persea hintonii* entre los diferentes tipos de bosque y las condiciones de estructura de la vegetación (χ^2=71.5, gl= 4, p< 0.05). El tipo de bosque que presentó un mayor porcentaje de remoción de semillas fue el bosque mesófilo sin sotobosque (BMMss= 85.5±10.25media± error estándar), seguido del bosque mesófilo con sotobosque (BMMcs= 65±3.53) y el bosque de pino con sotobosque (BPcs= 25.5±12.55). En el área abierta (AA= 14.99±2.12) y el bosque de pino sin sotobosque (BP= 3.75±1.59) fue donde se registró el menor número de semillas removidas (Fig.11).No hubo diferencias significativas con respectoa la remoción en las diferentes exclusiones (χ^2=3.46, gl=2, p= 0.17) (Fig. 12).

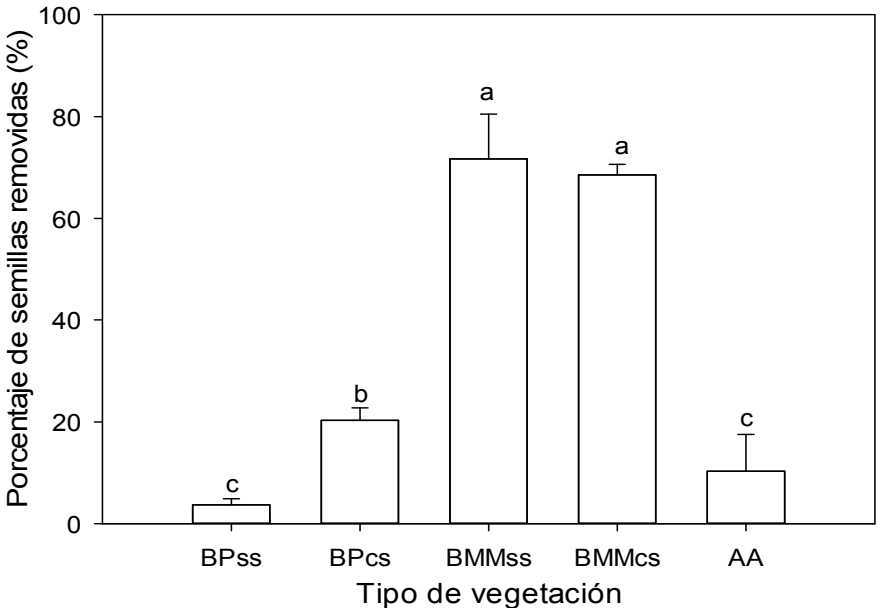

Figura 11. Porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii* entre los diferentes tipos de bosque. Las líneas sobre cada barra representan el error estándar. Las letras distintas representan grupos con diferencias significativas. BMMcs= Bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMMss= Bosque mesófilo sin sotobosque, BPcs= Bosque de pino con sotobosque, BPss= Bosque de pino sin sotobosque y AA= Área abierta.

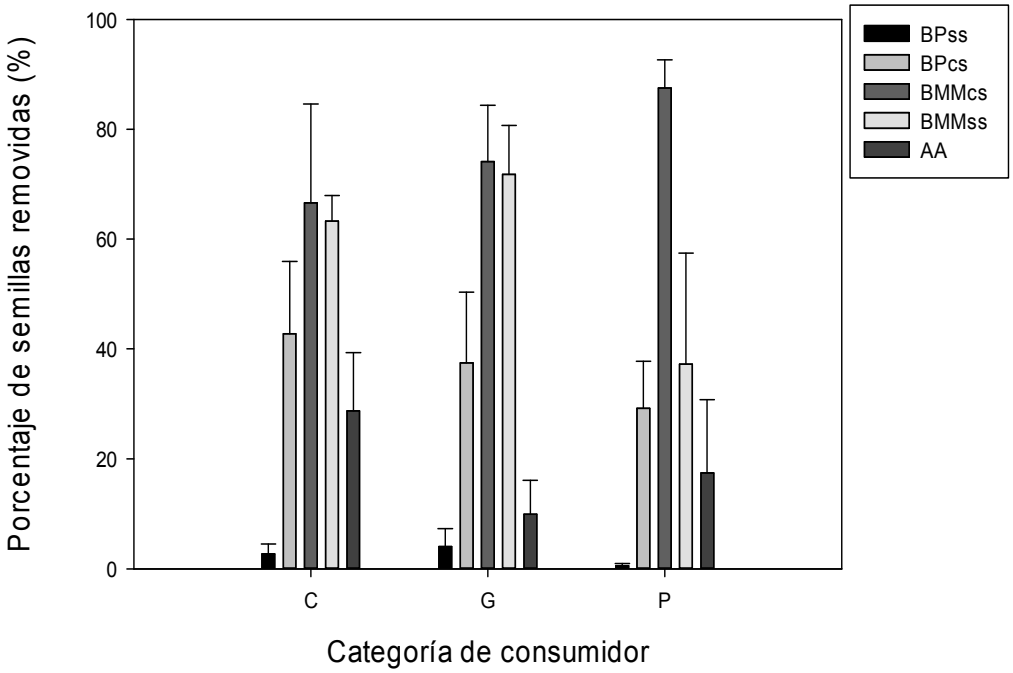

Figura 12. Porcentaje de consumo de semillas de *Persea hintonii*en los diferentes tipos de exclusión, tipo de bosque y estructura de la vegetación. Las líneas sobre cada barra representan el error estándar de cada tratamiento. BMMcs = bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMss = bosque mesófilo sin sotobosque, BPss = bosque de pino sin sotobosque, BPcs = bosque de pino con renuevo de latifoliadas, AA = área abierta. C= tratamiento control, G= exclusión con entrada para mamíferos medianos, pequeños y aves, P= exclusión con entrada solo para mamíferos pequeños.

Encontramos diferencias con respecto a la velocidad de remoción de semillas de *Persea hintonii* en los diferentes tipos de bosque y estructura de la vegetación (χ^2= 55.559, gl= 4, p< 0.05). En todos los tratamientos el consumo de semillas aumento a partir del sexto día. El hábitat donde la velocidad de consumo fue mayor en todos los tratamientos fue en el bosque mesófilo sin sotobosque, donde la máxima velocidad de remoción se alcanzó cerca del día siete (Fig. 13). Independientemente del tipo de bosque, el tratamiento control, donde todos los organismos podían consumir fue el que mostró mayor velocidad de remoción de semillas.

La condición con una mayor densidad vegetal entre los tipos de bosque (sotobosque + dosel) fue el bosque mesófilo de montaña con sotobosque (3.38±0.33 ind/m^2) seguida del

bosque mesófilo de montaña sin sotobosque (2.61±0.6 ind/m^2), bosque de pino con sotobosque (0.51±0.05 ind/m^2) y bosque de pino sin sotobosque (0.28±0.11 ind/m^2). En el área abierta la densidad vegetal de hierbas fue de 2.30±0.19 ind/m^2. En base a los resultados observamos que en general la densidad de la vegetación y la proporción de semillas consumidas de *Persea hintonii* se correlacionaron de manera significativa (t= 2.94, gl=9, p< 0.05, r=0.72). Se observa que a mayor cobertura vegetal, el consumo de semillas es mayor con respecto a aquellos sitios donde existe poca o nula cobertura de sotobosque (r= 0.72) (Fig. 14).

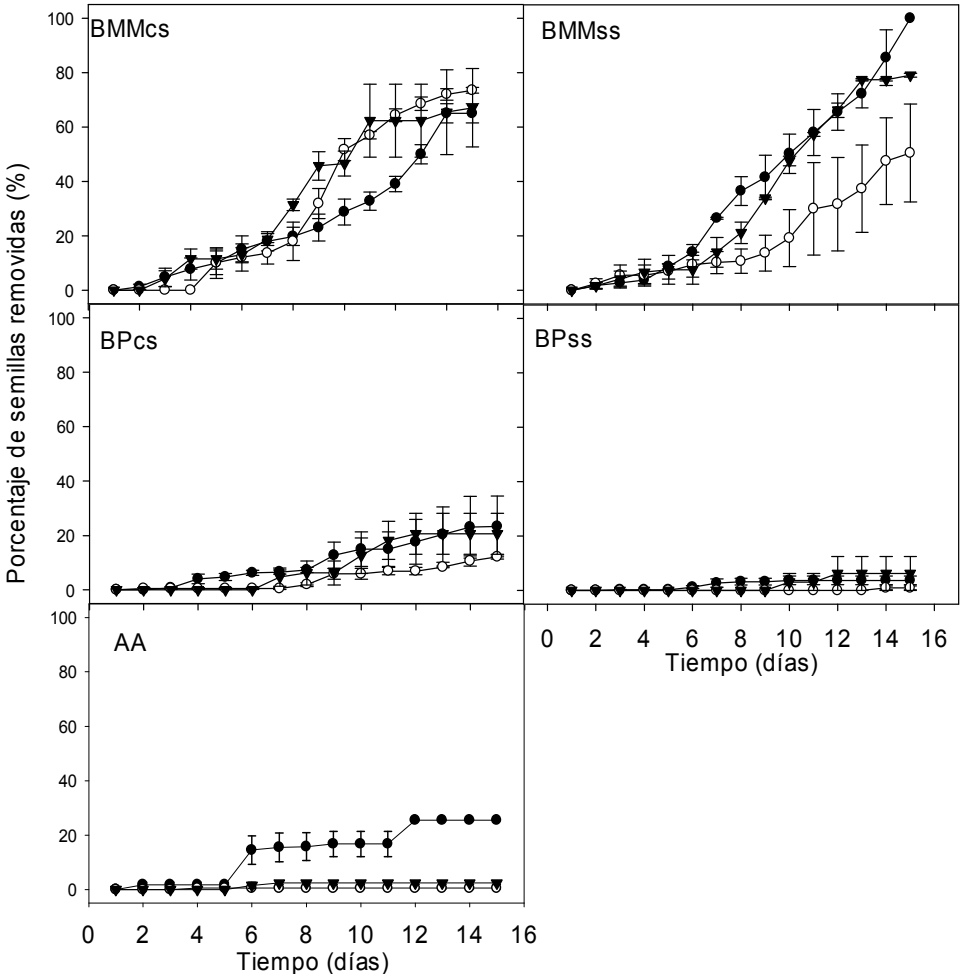

Figura 13. Porcentaje acumulado deremoción de semillas de *Persea hintonii* a través del tiempo (días acumulados) por tratamiento de exclusión por tipo de bosque y estructura de la vegetación. ●=Exclusión control (C), ○=exclusiones de entrada mediana (G) y ▼= exclusiones de entrada pequeña (P). Los bigotes representan el error estándar de cada tratamiento. BMMcs= Bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMMss= Bosque mesófilo sin sotobosque, BPcs= Bosque de pino con sotobosque, BP= Bosque de pino sin sotobosque y AA= Área abierta.

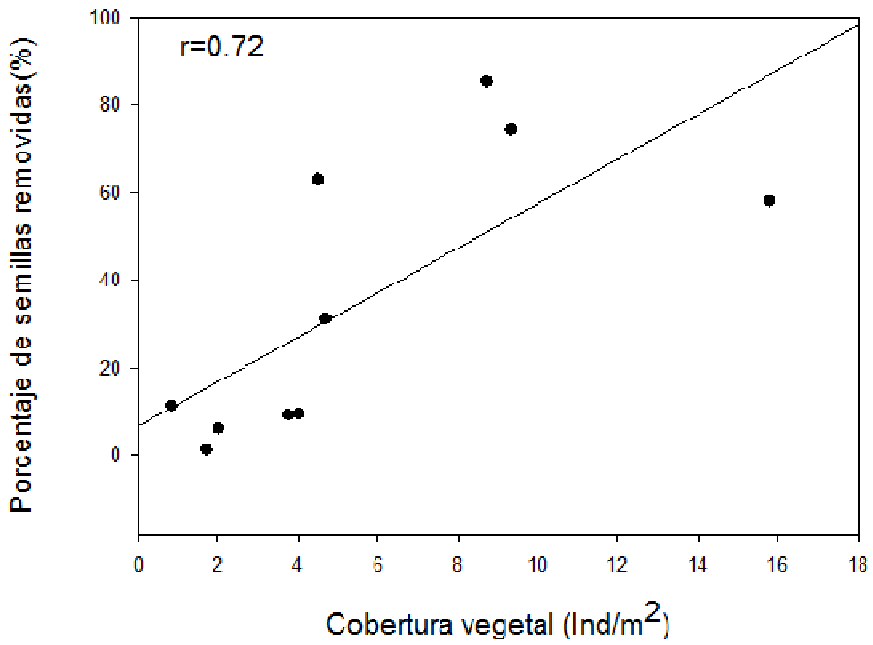

Figura 14. Correlación entre el porcentaje de cobertura vegetal y el porcentaje de remoción de semillas de *Persea hintonii*.

El consumo promedio de semillas de *Pinus douglasiana* mostró que existen diferencias significativas entre los diferentes tipos de bosque (χ^2 = 79.29, gl= 4 p<0.05). Una mayor remoción de semillas fue registrada en el bosque mesófilo de montaña con sotobosque (77.08±11.95) en comparación con la nula remoción registrada en el bosque de pino (BP) (Fig. 15). No existieron diferencias significativas en el consumo promedio de semillas entre tratamientos de exclusión (x^2= 3.5, gl= 2 p=0.86, Fig. 16). La velocidad de remoción de semillas fue mayor en el bosque mesófilo de montaña, donde la máxima velocidad de remoción se alcanzó cerca del día ocho (Fig. 17). No existe una correlación entre el consumo de semillas de *P. douglasiana*y la presencia del sotobosque (t= 1. 61, gl= 13, p= 0.13).

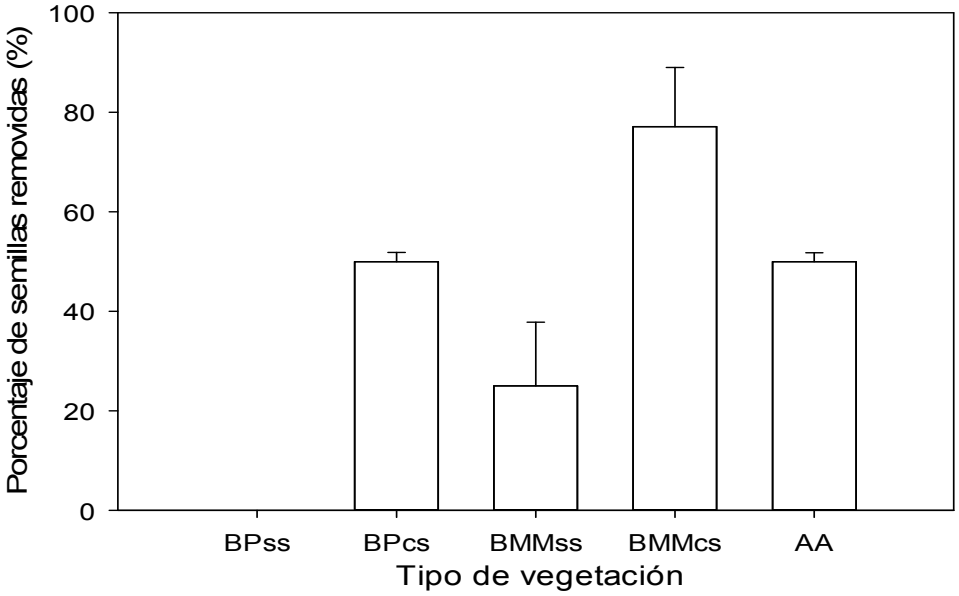

Figura 15. Porcentaje de remoción de semillas *Pinus douglasiana* entre los diferentes tipos de bosque. Las líneas sobre cada barra representan el error estándar. BMMcs= Bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMss= Bosque mesófilo sin sotobosque, BPcs= Bosque de pino con sotobosque, BP= Bosque de pino sin sotobosque y AA= Área abierta.

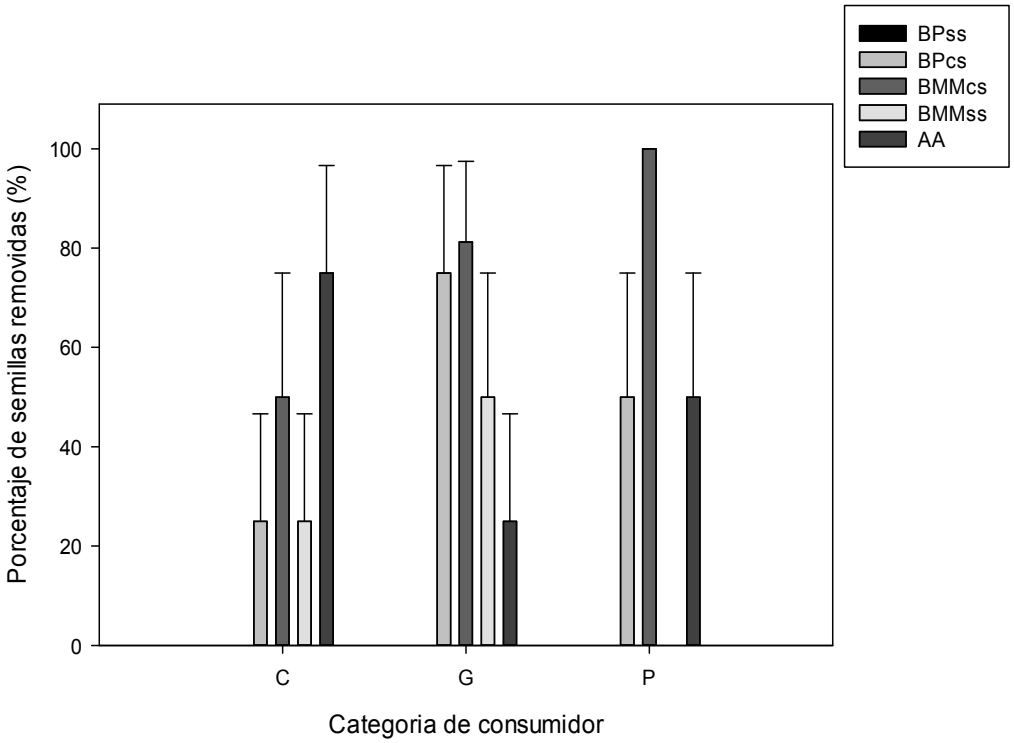

Figura 16. Porcentaje de remoción de semillas de *Pinus douglasiana* entre los diferentes tipos de exclusión, tipo de bosque y estructura de la vegetación. Las líneas sobre cada barra representan el

error estándar de cada tratamiento. BMM- bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMMss- bosque mesófilo sin sotobosque, BP- bosque de pino sin sotobosque, BPcs- bosque de pino con sotobosque, AA- área abierta.

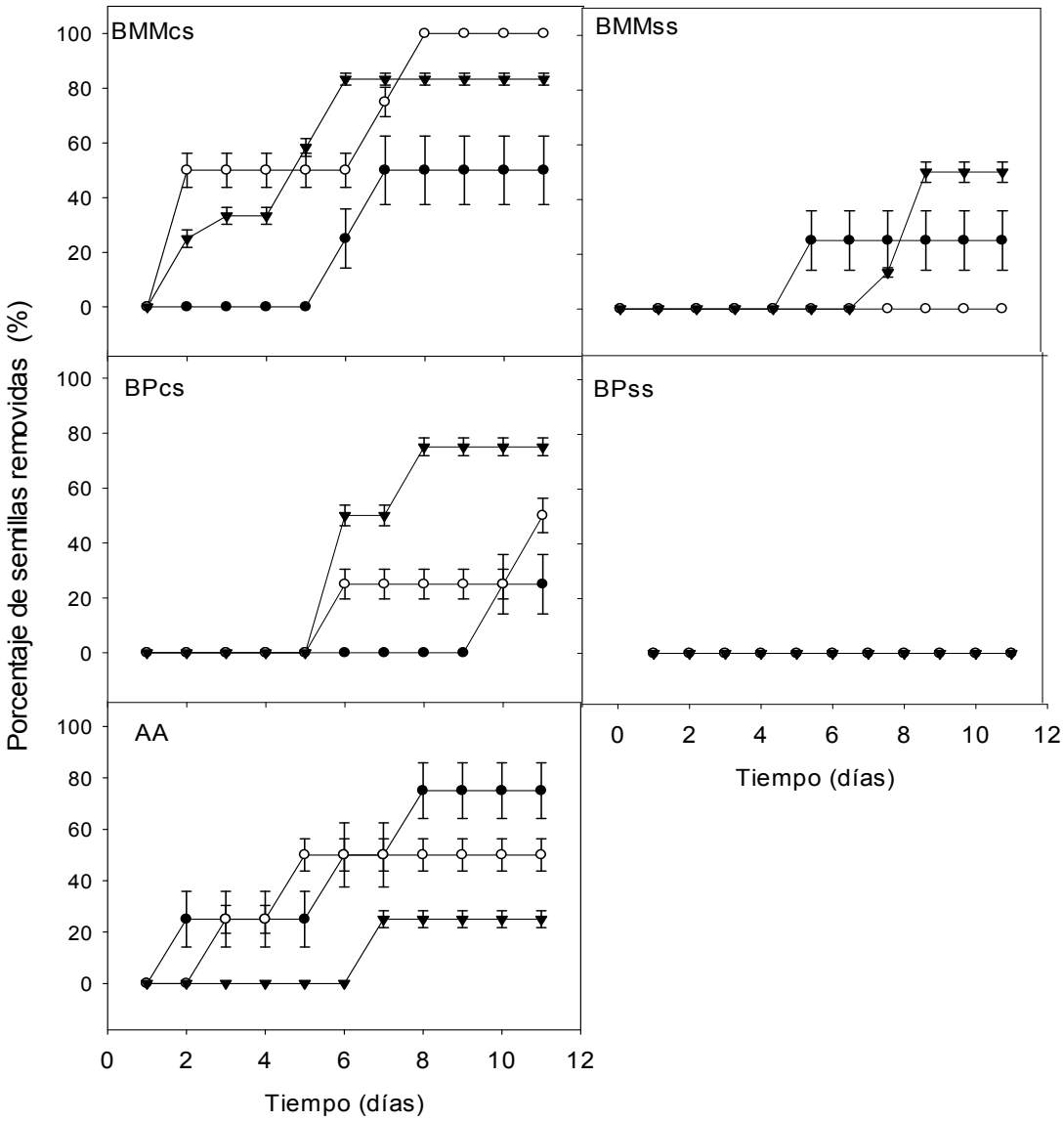

Figura 17. Porcentaje acumulado deremoción de semillas de *Pinus douglasiana* a través del tiempo (días acumulados) por tratamiento de exclusión por tipo de bosque y estructura de la vegetación. ●= Exclusión control (C), ○= exclusiones de entrada mediana (G) y ▼= exclusiones de entrada pequeña (P). Los bigotes representan el error estándar de cada tratamiento. BMMcs= Bosque mesófilo de montaña con sotobosque, BMMss= Bosque mesófilo sin sotobosque, BPcs= Bosque de pino con sotobosque, BP= Bosque de pino sin sotobosque y AA= Área abierta.

6.3 Preferencia alimenticia de ratones granívoros sobre las semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino.

El porcentaje de consumo por *Reithrodontomys fulvescens* en el laboratorio difiere con respecto a las especies arbóreas (χ^2=47.82, gl= 6, p< 0.05). En los cuadros 6 y 7 se registran los valores relacionados con porcentaje de consumo de *Reithrodontomys fulvescens y Peromyscussp.* respectivamente. Las especies que tuvieron mayor porcentaje de consumo fueron *Pinus oocarpa* y *Pinus douglasiana,* mientras las que tuvieron menor fueron *Quercus acutifolia* y *Cinammomum pachypodum* (figura 18). Por su parte, los individuos de*Peromyscussp*. no mostraron diferencias en el porcentaje de consumo de semillas (cuadro 7; χ^2= 21.64, gl= 6, p= 0.11); todas las especies de semillas mostraron un consumo en peso de más del 60% (Fig.18).

Cuadro 6. Valores de consumo de semillas por *Reithrodontomys fulvescvens* (n=10) de las diferentes especies arbóreas. El porcentaje promedio de peso consumido se calculó como (peso promedio consumido*100)/peso promedio inicial.

Semilla	Número de semillas inicial	Número promedio de semillas sin consumir	Peso promedio inicial (gr.)	Peso promedio restante(gr.)	Peso promedio consumido (gr.)	Porcentaje promedio de peso consumido
Pinus oocarpa	20	3±1.8	0.29±0.01	0.04±0.03	0.24±0.03	85±9.7%
Pinus douglasiana	20	4±2.4	0.29±0.01	0.05±0.03	0.24±0.04	80.4±12.3%
Hasseltiopsis dioica	2	1±0.1	1.18±0.13	0.38±0.12	0.80±0.10	70.3±7.9%
Persea hintonii	3	2.7±0.2	2.08±0.10	1.70±0.15	0.29±0.09	15±5.7%
Quercus acutifolia	2	2	4.95±0.25	4.90±0.25	0.05±0.04	1.02±0.7%
Quercus nixoniana	2	2	2.06±0.10	1.79±0.11	0.27±0.08	12.8±3.5%
Cinnamomum pachypodum	2	2	1.70±0.06	1.64±0.06	0.06±.03	3.2±1.7%

Cuadro 7. Valores de consumo de semillas por *Peromyscus* (n=10) de las diferentes especies arbóreas. El porcentaje promedio de peso consumido se calculó como (peso promedio consumido*100)/peso promedio inicial

Semilla	Número de semillas inicial	Número promedio de semillas sin consumir	Peso promedio inicial (gr.)	Peso promedio restante(gr.)	Peso promedio consumido (gr.)	Porcentaje promedio de peso consumido
Pinus oocarpa	20	0	0.27±0.01	0	0.27±0.01	100±0%
Pinus douglasiana	20	2±2	0.25±0.01	0.03±0.03	0.22±0.03	90±9.5%
Hasseltiopsis dioica	2	0.5±0.2	1.10±0.9	0.18±0.09	0.91±0.15	80±10.1%
Persea hintonii	3	0.7±0.3	1.83±0.13	0.36±0.17	1.47±0.13	83±7.3%
Quercus acutifolia	2	0.4±0.2	4.52±0.20	1.90±0.77	2.62±0.67	61±15%
Quercus nixoniana	2	0.5±0.2	2.13±0.16	0.23±0.23	1.89±0.26	90±9.4%
Cinnamomum pachypodum	2	0.7±0.2	1.76±0.07	0.63±0.18	1.12±0.20	63±10.5%

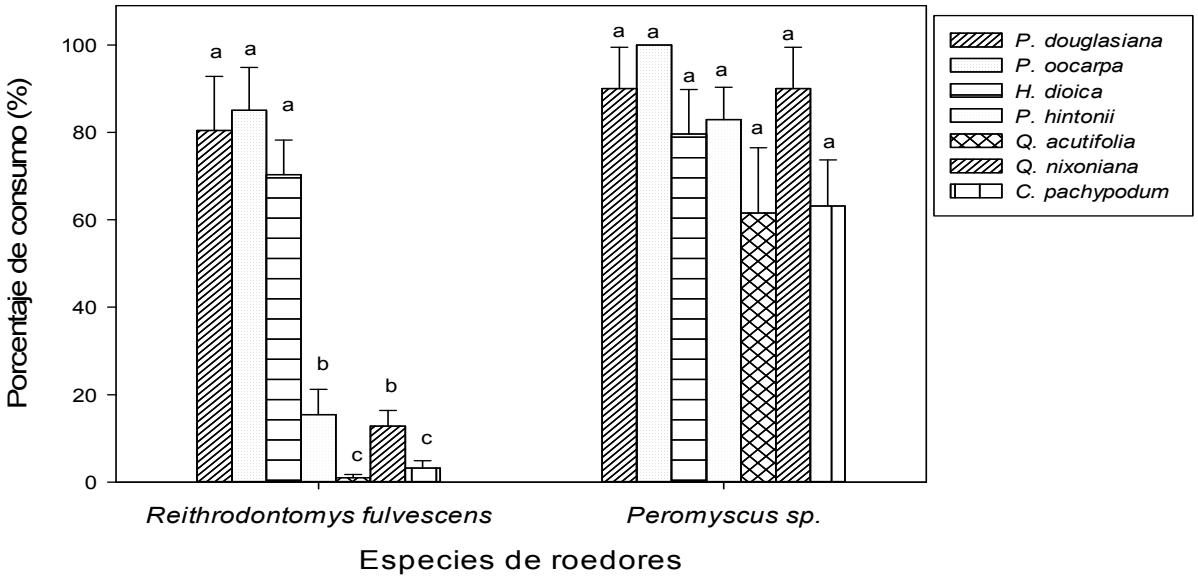

Figura 18. Porcentaje promedio de peso consumidode semillas de especies arbóreas por las dos especies de roedores. Las letras diferentes representan grupos que presentaron diferencias significativas entre sí.

Con respecto a la relación que muestra la selección de las semillas con el contenido nutricional (cuadro 8),*Reithrodontomys fulvescens* mostró correlaciones positivas entre la

velocidad máxima de consumo y el contenido de proteínas (t=3.96, gl= 4, p= 0.049) y lípidos (t=3.97, gl= 6,p=0.01); esto quiere decir que semillas con mayor concentración de estos nutrientes son consumidas con mayor velocidad con respecto a las que poseen menos (Fig.19). En el caso de *Peromyscus sp.* no se encontró relación. Con respecto al tamaño, existe una correlación negativa en la relación tamaño-consumo de las semillas para ambas especies de roedores (*Peromyscus sp.*: t= -2.01, gl= 6; p= 0.09; *Reithrodontomys fulvescens.*: t= -3.21, gl= 6,p = 0.02); se observa que las semillas de menor tamaño son más consumidas que las grandes (Fig.20).

Cuadro 8. Contenido nutricional de las diferentes semillas de especies arbóreas.

Especie	Peso promedio fresco (gr.)	Proteínas totales (µg/mg)	Azucares (%)	Almidón (%)	Lípidos (%)
Persea hintonii	0.74±0.01	0.086	2.00	1.60	2.00
Pinus duglasiana	0.007±0.0007	2.254	4.60	0.30	21.60
Pinus oocarpa	0.012±0.001	0.362	2.50	0.75	8.20
Hasseltiopsis dioica	1.142±0.07	0.085	14.50	5.00	9.00
Quercus acutifolia	3.8±0.10	0.00026*	2.3	0.73	9.0
Quercus nixoniana	0.37±0.03	0.00029*	4.1	2.0	4.5
Cinnamomum pachypodum	1.42±0.06	0.013	2.6	1.8	1.0

**Insuficiente contenido de proteína para ser cuantificado adecuadamente*

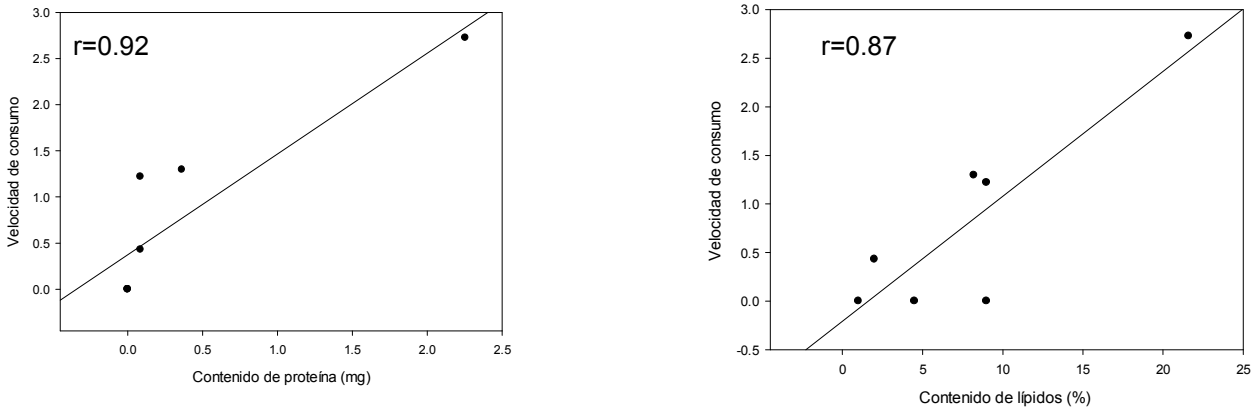

Figura 19. Correlación entre la velocidad de remoción y el contenido de proteínas y lípidos para *Reithrodontomys fulvescens*.

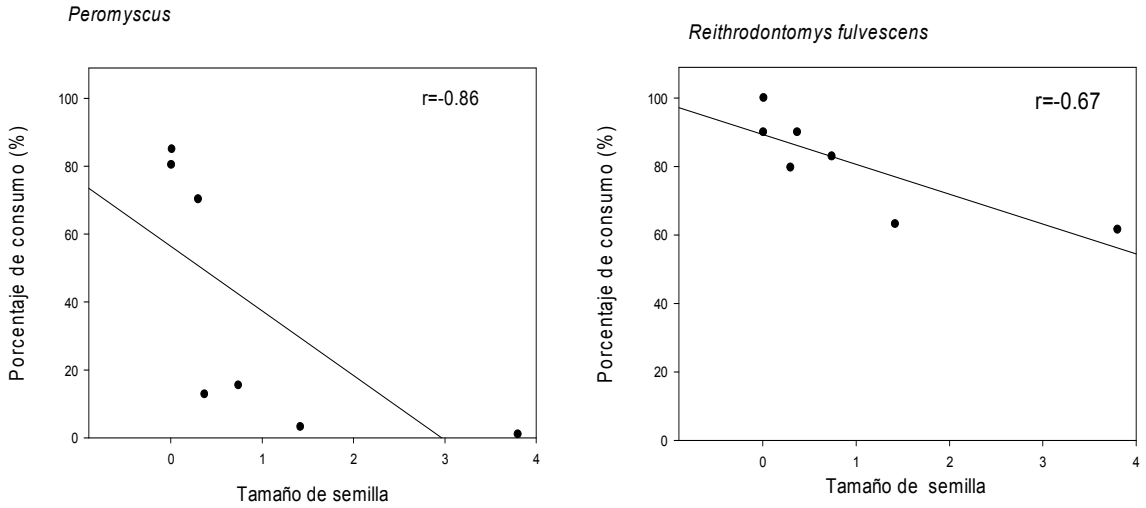

Figura 20.Correlación entre el tamaño de las semillasysuporcentaje de consumo por dos especies de ratones. A.- *Reithrodontomys fulvescens*, B.- *Peromyscus*.

Existieron diferencias en la velocidad de consumo de semillas de *Pinus, H. dioica y P. hintonii* por *R. fulvescens* (χ^2= 19.77; gl= 3, p< 0.05). Tanto las semillas de *Pinus oocarpa y*

*Pinus douglasiana*fueron consumidas a una mayor velocidad (W= 75, *p*= 0.06) en comparación a las semillas de *H. dioica y P. hintonii*. Durante los primeros 45 min. *R. fulvescens* consumió en primer lugar las semillas de *P. douglasiana* y *P. oocarpa* con una velocidad máxima de consumo entre los minutos 60 y 75 respectivamente. *R. fulvescens*consumió las semillas de *P. douglasiana* y *P. oocarpa*en casi su totalidad en el lapso de una 135 minutos. Después de consumir las semillas de *Pinus*, *R. fulvescens* consume en menor proporción las semillas de *P. hintonii*, no obstante el consumo es mínimo para posteriormente consumir en mayor proporción *H. dioica.* En el caso del experimento donde se utilizaron *Q. nixoniana, Q. acutifolia y C. pachypodum* no existieron diferencias significativas (χ^2= 21.64, gl= 2, *p*= 0.67) en la velocidad de consumo de las semillas. *R. fulvescens*consume en poca proporción las semillas de *Q. nixoniana* con respecto a las semillas de *Q. acutifolia* y *C. pachypodum*, las que en su mayoría quedan intactas durante este periodo. (Figura 21).

Existieron diferencias significativas entre la velocidad de consumo de*Peromyscus* por las semillas de *P. douglasiana, P. oocarpa, H. dioica y P. hintonii* (χ^2= 22.76; gl= 3, *p*<0.05), siendo los menos disimiles *Pinus oocarpa y Pinus douglasiana* (W= 84, *p*= 0.011). En el caso de *Peromyscus* durante los primero 45 minutos de iniciado el experimento no se mostró un patrón definido de consumo, ya que consumieron un poco de casi todas las semillas. La preferencia de consumo se observó después de 45 min con un incremento en el consumo de las semillas de *P. douglasiana y P. oocarpa* y en menor medida de *P. hintonii*. Se observó una menor preferencia por *H. dioica* (Figura 22). No existieron diferencias significativas en la velocidad de consumo para las especies *Q. nixoniana, Q. acutifolia y C. pachypodum* (χ^2= 2.54; gl= 2, *p*= 0.27). *Peromyscus* inicia con el consumo de las semillas de *Q. acutifolia y Q. nixoniana* cerca del minuto 35 del experimento, no obstante *Q. nixoniana* es más consumida, finalmente *C. pachypodum* es la que mostró menos preferencia ya que fue la última en consumirse.

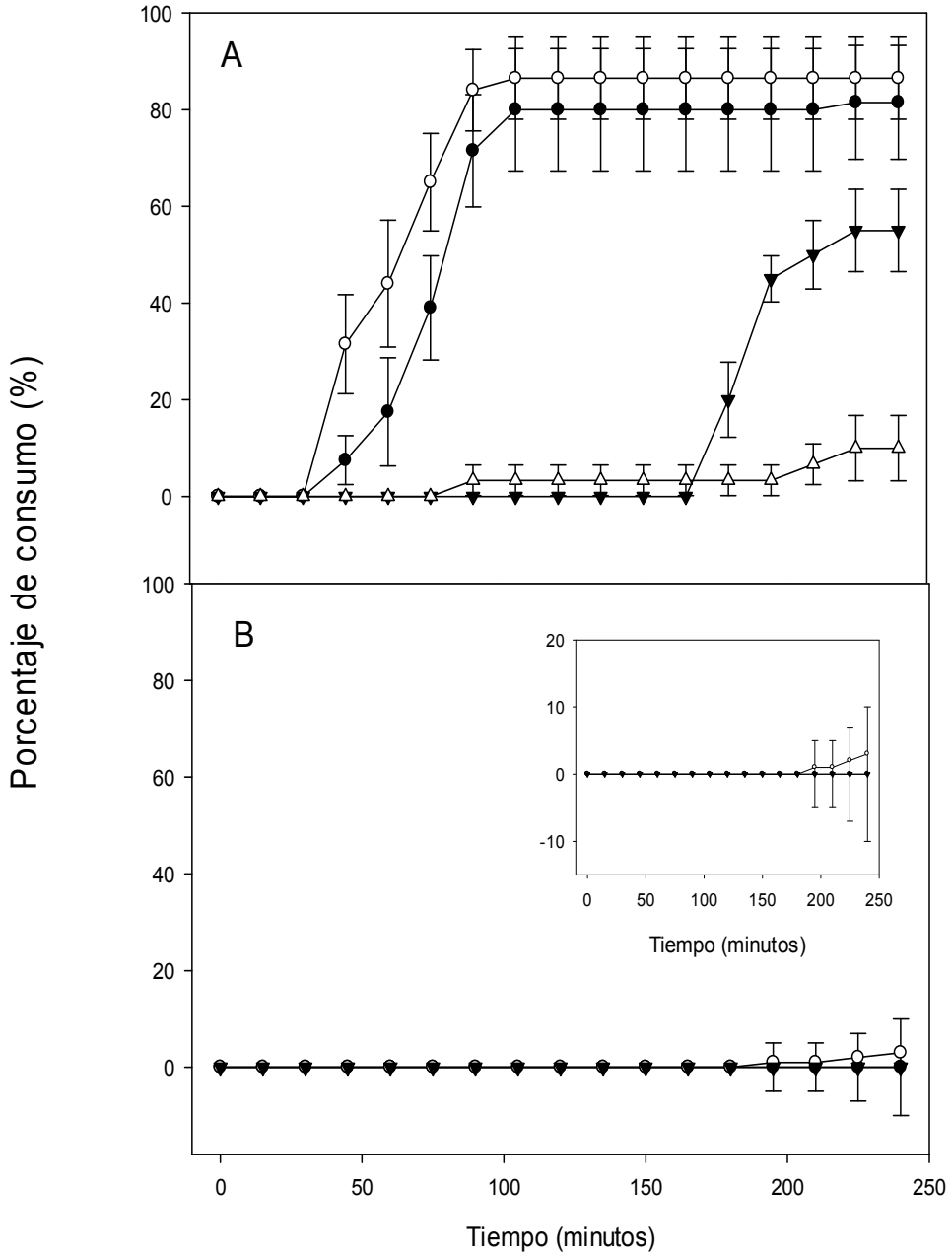

Figura 21. Porcentaje acumulado del consumo promedio de semillas por la especie *Reithrodontomys fulvescens* en experimentos tipo cafetería con diferentes combinaciones de especies arbóreas de la ECLJ; las barras representan los errores estándar. A.- Experimento con *Pinus douglasiana*(○), *Pinus oocarpa*(●),*Hasseltiopsis dioica*(▼)y *Persea hintonii*(△). B.- Experimento con *Quercus acutifolia*(●),*Quercus nixoniana*(○)y *Cinnamomum pachypodum*(▼).

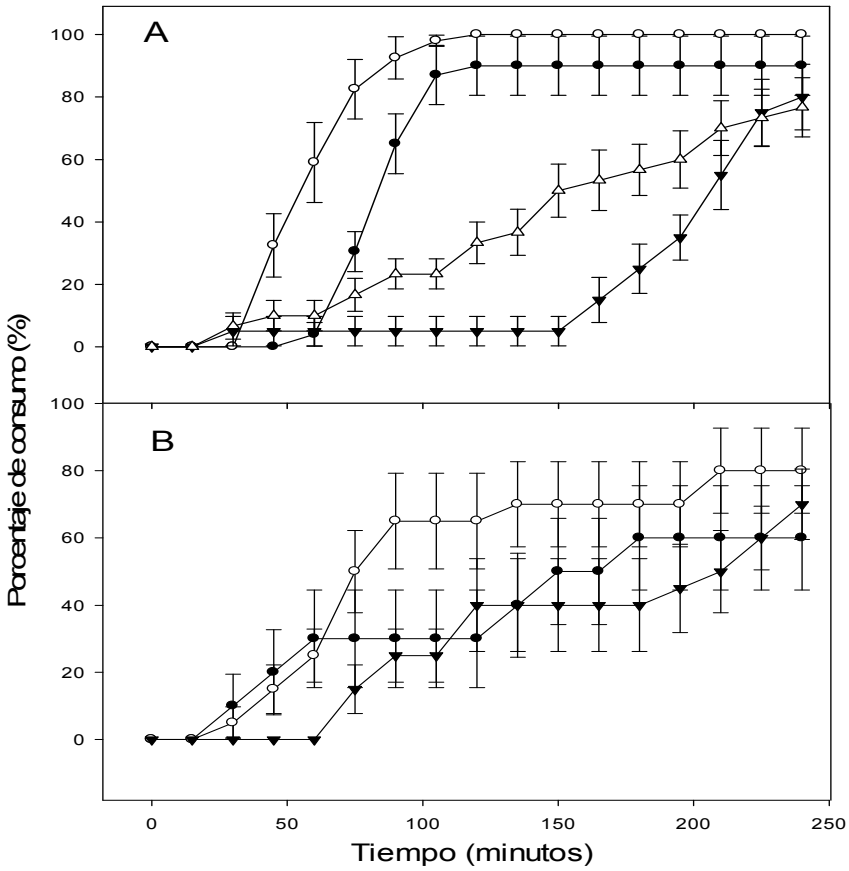

Figura 22. Porcentaje acumulado del consumo promedio de semillas por ratonesde *Peromyscus*en experimentos tipo cafetería con diferentes combinaciones de especies arbóreas de la ECLJ; las barras representan los errores estándar. A.- Experimento con *Pinus douglasiana (*○), *Pinus oocarpa*(●)*Hasseltiopsis dioica*(▼)y *Persea hintonii*(△). B.- Experimento con *Quercus acutifolia*(●)*Quercus nixoniana*(○)y *Cinnamomum pachypodum (*▼)

7. Discusión

7.1 Especies removedoras de semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña.

Al menos cinco especies de los mamíferos grandes y medianos registrados para la ECLJ son removedores frecuentes de semillas de las especies arbóreas estudiadas, por lo que las semillas pueden ser un importante recurso alimenticio para diferentes especies de mamíferos en la zona. Nuestros resultados coinciden con lo reportado por DeMattia et

al.(2004) y Trucco y Cazziani (2008), quienes señalan a los mamíferos de mayor tamaño como un grupo importante en la remoción post-dispersión.

En el área de estudio se identificaroncuatro especies de roedores, no obstante se registraron en menor frecuencia con respecto a los mamíferos de mayor tamaño.La menor frecuencia de los roedores puede estar asociada a la alta competencia de los organismos de mayor tamaño, los cuales pueden forrajear una mayor área y en mayor cantidad que los ratones o bien debido al tamaño de las semillas (DeMattia, 2004)

La riqueza de especies de mamíferos, la presencia de depredadores tope como puma y jaguar y el registro de una relativa baja frecuencia relativa de ratones consumiendo semillas, puede ser un indicador del buen estado de conservación del área de estudio. Dirzo et al. (2007) argumentan que la defaunación de mamíferos grandes, junto con la perdida de hábitat, pueden favorecer la abundancia de roedores pequeños depredadores de semillas.

Una de las especies consumidora de semillas más frecuente para la mayoría de las especies arbóreas estudiadas fue la ardilla*Sciurus colliaei*. Esta especie ha sido catalogada como una importante removedora pre-dispersión (Crawley, 2014). Crawley (2000; 2014) reporta que especies de este género pueden consumir casi el 80% de la producción total de semillas de algunas especies de fagáceas. Sin embargo, nuestros registros muestran que estos organismos también actúan como removedores post-dispersion.

Otra especie que se identificó como consumidor frecuente de la mayoría de las especies fue el jabalí *Dycotiles angulatus.* Martínez Romero y Mandujano (1995) mencionan que esta especie presenta hábitos alimenticios muy variados, prefiriendo generalmente tubérculos y raíces; no obstante, una buena parte de su dieta la constituyen los frutos y semillas de varias especies arbóreas, como fue observado en este trabajo.

No se observaron consumidores especialistas estrictos de un tipo de semilla, ya que la mayoría consume semillas de más de una especie. El único patrón con respecto al consumo de semillas fue la relación entre el tamaño de semilla y el tamaño del consumidor.

Durante el periodo de fructificación de *Quercus acutifolia, Quercus nixoniana* y *Cinnamomum pachypodum*, además de las especies identificadas como removedoras de semillas, se observaron en los sitios otros organismos que pertenecen al gremio de los carnívoros. Estas especies fueron el tigrillo *Leopardus weidii,*el ocelote *Leopardus pardalis* y la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus*. Si bien la presencia de carnívoros puede deberse al azar, la presencia de estas especies en sitios con abundante fructificación, puede explicarse debido a que la disponibilidad de frutos y semillas atrae a sus potenciales presas, por lo que aprovechan de manera indirecta el recurso (Santos et al., 2011). El caso de *Urocyon*

cinereoargenteus es especial; su presencia también puede explicarse debido a que es un organismo de hábitos alimenticios prácticamente omnívoros, ya que puede alimentarse tanto de frutos y semillas como de otros organismos (Guerrero et al., 2002).

La participación de las aves como removedores post-dispersión de semillas de las especies estudiadas fue menor que la de los mamíferos y con la participación de pocas especies.La dispersión o depredaciónde semillas de las especies arbóreas estudiadas por parte de las aves, puede estar relacionada con el tamaño del fruto o semillas de las especies estudiadas.Es más probable que semillas grandes sean removidas en mayor proporción por especies de aves de mayor tamaño (Perea et al., 2014).*Penelope purpurascens* (1.6-2.5 kg)(González-García et al., 2012) y *Leptotila verreauxi* (200 g) fueron frecuentes consumidores de las semillas relativamente grandes de *Quercus acutifolia* y *Quercus nixoniana.* Por su parte, especies de aves de menor tamaño, como *Arremon virenticeps, Catharus* sp. y *Turdus* sp.,fueron consumidoras frecuentes de *Persea hintonii, Hasseltiopsis dioica* y *Cinammomum pachypodum*, las cuales son más pequeñas en comparación con las de *Quercus*.

7.2 Efecto de la vegetación en la remoción de semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña.

La estructura de la vegetación es un factor determinante que influye en los patrones de forrajeo de las especies consumidoras de frutos o semillas. Se observó que sitios con una cobertura vegetal más densatuvieron un mayor porcentaje de remoción de semillas con respecto a aquellos en los que la vegetación fue menor. Un denso estrato arbustivo puede favorecer una mayor remoción de semillas (Pons y Pausas, 2007 a; Fanson et al., 2008;Velez-Garcia y Pérez-Torres, 2010), como ocurrió en los sitios de bosque de pino-encino y mesófilo que presentaron una mayor cobertura de sotobosque. Lo anterior sugiere que los animales buscan sitios con una cobertura vegetal más densa, ya que esto probablemente disminuye el riesgo de depredación al proveer demayor área para ocultarse de depredadores aéreos y trasladarse en busca del alimento (Adamik et al., 2003; Hixon, 2003; Doherty et al., 2015).

Los puntos con un mayor consumo de semillas fueron los sitios control (sin exclusión), posiblemente por el acceso de organismos de mayor tamaño. El tamaño de estos

animales les permite recorrer distancias más largas y consumir el alimento en menor tiempo. Estos factores asociados con una densa cobertura vegetal, maximiza el tiempo de forrajeo y una mayor consumo de semillas (Robinson y Holmes, 1982; De Mattia et al., 2004). La presencia de organismos de mayor tamaño y de depredadores tope, como puma y jaguar, nos habla de un buen estado de conservación del área, ya que éstos contribuyen en mayor medida a la remoción de semillas con respecto a organismos pequeños. Ocurre lo contrario en ambientes degradados donde la extirpación de mamíferos medianos y grandes convierte a los organismos pequeños en removedores más efectivos (Terborgh et al., 2001; De Mattia et al., 2004; Dirzo et al., 2007).

Nuestros registros muestran que el grado de remoción de semillas por organismos pequeños fue menor con respecto a los organismos de mayor tamaño. El hecho de que el promedio de remoción sea menor puede estar asociado a que los animales pequeños, como los roedores, poseen una menor capacidad de movilidad y a que requieren de micro-hábitats con una estructura más compleja para evitar la depredación, además, sus requerimientos alimenticios son menores con respecto a organismos de mayor tamaño (Price y Jenkins 196; Pons y Pausas, 2007 b; Stevens y Tello, 2009). Aunque diferentesfactores pueden influir en la selección de las semillas, nuestros resultados muestran que existió un patrón general de mayor consumo en zonas con sotobosque. Al igual que lo reportado en otros estudios (De Mattia et al., 2004;Pons y Pausas, 2007 a) la presencia de una cobertura vegetal más densa puede influir en los patrones de selección del alimento por organismos pequeños, como pueden ser los ratones.

La velocidad de consumo puede ser un indicador de comportamiento en los patrones de forrajeo de los animales removedores de semillas. La falta de dosel puededar pauta a que algunos factores abióticos puedan influir en el comportamiento de forrajeo de los animales.Uno de estos puede ser la luminosidad causada por la luna llena. En el área de estudio,se observó un incremento en la remoción de semillas en los sitios con menor cobertura vegetal inmediatamente después de la luna llena. Es sabido que la luna llena puede afectar los patrones de comportamiento principalmente de mamíferos pequeños, esto debido a que una alta luminosidad puede generar un mayor grado de exposición ante ciertos depredadores (Hupman y Hafner, 2013). En este estudio se observó que posiblemente la luminosidad es un factor que influye en la selección de sitios de alimentación por organismos removedores de semillas, ya que estos prefieren forrajear aquellos sitios con mayor densidad vegetal.

7.3 Preferencia alimenticia en laboratorio de ratones granívoros de las semillas de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino.

Peromyscus es un importante consumidor de semillas de las especies arbóreas seleccionadas para este estudio. Durante el tiempo evaluado esta especie puede consumir la mayoría de todas las semillas, sin mostrar una preferencia específica. Por lo tanto podemos decir que los *Peromyscus*tienen hábitos generalistas con respecto a su alimentación con base en semillas (Stancampiano y Caire, 1995). *Reithrodontomys fulvescens* en cambió se muestra como un consumidor de semillas más específico ya que su atención se centra sobre *P. douglasiana* y *P. oocarpa,*mientras que en algunas otras como *Q. nixoniana, Q. acutifolia y C. pachypodum*el consumo es reducido.

A pesar de las diferencias en laconducta alimenticia de ambas especies, éstas muestran preferencia por las semillas de *P. douglasiana* y *P. oocarpa*. El contenido nutricional de las semillas es uno de los factores esenciales para la selección de las mismas, la presencia de proteínas, lípidos y azucares las vuelve sumamente atractivas (Kearley y Erasmus, 1990; Pons y Pausas, 2007 b). Generalmente los ratones buscan tener una dieta que les proporcione un buen contenido de proteínas y carbohidratos, las semillas de coníferas poseen en su mayoría un gran contenido proteico con respecto a otras semillas (Vázquez et al., 2000; Lobo et al., 2013). Esto puede explicar que ambas especies de roedores consumieran en mayor porcentaje y con mayor velocidad ambas especies de *Pinus*. Un ejemplo similar a nuestros resultados son los reportados por Wang y Yang (2014), quienes usando semillas de diversos tamaños y diverso grado nutricional obtuvieron que las semillas de menor tamaño, con un mayor contenido nutricionalson mayormente consumidas,

Además de la influencia que poseen los nutrientes en la selección del alimento se observó que otro factor que puede influir significativamente en la preferencia de consumo de las semillas es su tamaño. Las semillas de las especies de*Pinus* muestran altas concentraciones de proteínas y lípidos (Cuadro 6), pero además poseen un menor tamaño, lo cual hace más fácil su manipulación (Jansen et al., 2004). Por lo que el porcentaje de consumo de las semillas es mayor (Wang y Chen, 2009). Esto queda de manifiesto en las especies como *Quercus acutifolia, Quercus nixoniana y Hasseltiopsis dioica,* las cuales muestran una proporción de nutrientes más balanceada, no obstante su tamaño las hace más complicadas de manipular y por ende la selección es menor con respecto a las otras especies. Cabe mencionar que el tamaño de los animales actúa como un factor para la

selección del alimento (Theimer, 2003). Los organismos grandes poseen más facilidad para manipular objetos de mayor tamaño, el caso contrario ocurre en los organismos pequeños, los cuales seleccionan semillas de menor tamaño, ya que les facilita su eficiente manipulación o consumo (Wang et al., 2014). Un ejemplo de resultados similares a los nuestros son los reportadospor Mendoza y Dirzo, (2007) quienes compararon la selección de semillas de diferentes tamaños por ratones, obteniendo que aquellas semillas de menor tamaño eran más preferidas. Con base en lo anterior podemos asumir que en el caso de roedores las semillas de menor tamaño son mayormente consumidas debido a la facilidad de manipulación, lo cual representa una obtención rápida de energía y si estas poseen una redituable concentración de nutrientes el beneficio se duplica.

La presencia de taninos y otros compuestos de defensa de las semillas puede afectar el consumo de las semillas al reducir la palatabilidad de las mismas. Cuando existe una gran cantidad de taninos u otros compuestos, los organismos prefieren ignorar estas semillas para concentrarse en consumir aquellas que, aunque quizá no poseen el mejor grado nutricional, van a generar contribuciones energéticas adecuadas, pero sin consecuencias negativas (Lobo et al., 2013; Wang y Yang, 2014). De las siete especies seleccionadas en este trabajo, las semillas de *H. dioica*presenta el mayor contenido de azucares pero presenta menor preferencia con respecto a las demás especies. La coloración de las semillas y frutos de esta especie sugieren la existencia de taninos; en propágulos de color naranja existe la presencia de componentes secundarios como los terpenos, los cuales pueden influir en la palatabilidad de los mismos(Avalos García y Pérez-Urria Carril, 2009).

8. Conclusiones

Se registró un número importante de especies de vertebrados terrestres que actúan como removedores post-dispersión de semillas, de las especies arbóreas seleccionadas del bosque mesófilo de montaña y de pino-encino. Se observó que la mayoría de los removedores pertenecen al grupo de los mamíferos y que animales de mayor tamaño se registraron como removedores más frecuentes.

Hay un patrón generalizado en el cual se observa que la vegetación influye de manera positiva en el consumo de semillas. Aquellos sitios con cobertura vegetal más densa tuvieron un mayor porcentaje de remoción de semillas con respecto a aquellos donde la presencia de sotobosque era escasa o nula. Con base enlos resultados, la regeneración de las especies estudiadas de pinos, serían menos afectada por la remoción en áreas abiertas en

comparación a la semillas dispersadas en áreas con un denso sotobosque. Sin embargo, dado que las plántulas de pinos son heliófilas la alta depredación de semillas en áreas con sotobosque no tendría un efecto significativo en la regeneración, ya que las semillas pueden germinar pero la insuficiencia de luz perjudicaría el crecimiento de las plántulas.En el caso de especies latifoliadas tolerantes a la sombra, la remoción de las semillas por vertebrados terrestres es mayor en áreas con una mayor densidad vegetal, por lo cual podría representar un impacto negativo en el establecimiento de nuevos individuos de estas especies.

El contenido nutricional es un factor importante en la selección del alimento por roedores. Alimentos que poseen un buen contenido de proteínas fueron consumidos en primer lugar con respecto a aquellos que eran menos nutritivos o menos accesibles debido a su tamaño, ya que se observó que el tamaño de la semilla actúa como un segundo factor importante en la selección por parte de los roedores.

No fue posible establecer que organismos actúan como dispersores efectivos, no obstante especies como el choncho, la zorra gris y el pecarí de collar pueden tener potencial como dispersores. Al observar las excretas de estos tres organismos se aprecia que la mayoría de las semillas se encuentran intactas, las cuales de mantener su viabilidad y capacidad de germinar favorecerían el establecimiento de nuevos individuos.

Tras los resultados obtenidos, nuestra hipótesis se cumple de manera parcial ya que la mayoría de los sitios con sotobosque fueron más visitados por los organismos para el consumo y remoción de semillas. Sin embargo se observó que el efecto de la densidad del sotobosque en la remoción de semillas fue más evidente en bosque de pino que en bosque mesófilo de montaña. Con respecto a los nutrientes, aquellas semillas con mayor grado de elementos nutritivos fueron preferidas sobre aquellas con un menor contenido nutricional.

9. Recomendaciones de manejo

El uso de fototrampas es una técnica efectiva para el monitoreo de la depredación de semillas. Por lo que se recomienda continuar este tipo de estudios y hacerlo extenso a otras especies que posean vulnerabilidad o se encuentren en alguna categoría de riesgo de acuerdo con la NOM-059-SEMARNAT-2010 como puede ser el caso de especies endémicas.Se recomienda además la propagación *ex situ* de especies cuyas poblaciones tengan limitaciones en el reclutamiento de nuevos individuos por el consumo de sus semillas. En el caso de especies como *Pinus*, dada la preferencia de los roedores por sus semillas se

recomienda que los proyectos de reforestación o restauración se prefiera la introducción de plántulas más que la siembra por voleo.

10. Bibliografía

Adamik, P., M. Kornan y J. Vojtek. 2003. The effect of habitat structure on guild patterns and the foraging strategies of insectivorous birds in forests. Biologia Bratislava 58(2): 275-285.

Aranda-Sanchez, M. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. CONABIO. México D F. Pp: 225.

Archer, S. y D. Pyke. 1991. Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. Journal of Range Management 44(6): 558-565.

Avalos-García, A. y E. Perez-Urria Carril. 2009. Metabolismo secundario de plantas. Reduca (Biología). Serie Fisiología Vegetal 2(3): 119-145.

Bachen, D. A. 2014. Cheatgrass invasion of sagebrush steppe: Impacts of vegetation structure on small mammals. Tesis para obtener el grado de Master of Science. Universidad Estatal de Montana. 97 pp.

Begon, M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. Ecology. Blackwell Publishing. 759 pp.

Böhning-Gaese, K. 2012.Global change, biodiversity and seed dispersal in birds.Proceedings in: Ecosystem services: do we need birds?British Ornithologist Union Annual Confefrence. England

Briones-Salas, M. A. 1996. Estudio sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos en un bosque tropical caducifolio. Tesis para obtener el grado de Doctor en ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 146 PP.

Brown, J. S. 1988. Patch use as an indicator of habitat preference, predation risk and competition. Behavioral Ecology and Sociobiology 22: 37-47.

Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoretical Population Biology 9:129-136.

Chinchilla, F. A. 2009.Seed predation by mammals in forest fragments in Monteverde, Costa Rica. Revista de Biología Tropical 57(3): 865-877.

Cuautle-García, L.M. 2007.Diversidad de roedores en la Reserva de la Biosfera la Michilía en relación con la heterogeneidad ambiental a nivel macrohábitat y microhábitat. Tesis para obtener el título de Maestría en Ciencias en Manejo de Fauna Silvestre. Instituto de Ecología. A. C. 84 pp.

Crawley, M. J. 2000. Seed Predators and Plant Population Dynamics. Pp. 167-183.En: Fener, M. (ed) Seeds The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 2da edición. CABI Publishing. Reino Unido.

Crawley, M. J. 2014. Seed Predators and Plant Population Dynamics. Pp. 94-111.En: Gallagher, R. (ed) Seeds The Ecology of Regeneration in Plant Communities. 3era edición.CABI Publishing. Reino Unido.

Cuevas-Guzmán, R. y E. J. Jardel-Pelaez (Eds). 2004. Flora y Vegetación de la Estación Científica Las Joyas. Segunda edición. Petra ediciones. Guadalajara, Jalisco. México.

Cuevas-Guzmán, R., J.G. González., L. Hernández., L. I. Íñiguez., E.J. Jardel., P. Rodríguez. y A.L. Santiago. 2010. Sierra Madre del Sur y Franja Neovolcánica de Jalisco. En CONABIO El bosque mesófilo de montaña en México: amenazas y oportunidades para su conservación y manejo sostenible

Christianini, A. V. y P. S. Oliveira. 2010. Birds and ants provide complementary seed dispersal in a neotropical savanna. Journal of Ecology 98(3): 573-583.

Coolins, K. A. y D. J. Horn. 2012. The rol of oil content and size in seed selection by wild birds. Transactions of the Illinois State Academy of Science 105: 107-117.

DeMattia, A. E., L. M. Curran y B. J. Rathcke. 2004. Effects of Small Rodents and Large Mammals on Neotropical Seeds. Ecological Society of America. 85(8): 2161-2170.

Doherty, T. S, R. A. Davis y J. B. van Etten. 2015. A game of cat-and-mouse: microhabitat influences rodent foraging in recently burnt but not long unburnt shrublands. Journal of Mammalogy 96(2): 324-331.

Diario Oficial de la Federación. 2010. Norma Oficial Mexicana 059.

Dirzo, R., E. Mendoza y P. Ortiz. 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. Biotropica 39(3): 355-362.

Fanson, B. G., K. V. Fanson y J. Brown. 2008. Foraging behavior of two rodent species inhabiting a kopje (rocky outcrop) in Tsavo West National Park, Kenya. African Zoology 43(2): 184-191.

Goodenough, J., B. McGuire y E. Jakob. 2010. Foraging behavior. Pp. 264-274 En: Perspectives on animal Behavior. 3era edición. Ed. John Wiley & sons.Estados Unidos.

González-García, F; L. A. Pérez-Solano; O. E: Ramírez-Bravo; S. Mandujano; R. Ramírez-Julián; G. Reyes-Macedo; J. M. Salazar-Torres y A. Guillen-Servent. 2012. Localidades adicionales en la distribución de la pava cojolita (*Penelope purpurascens*) en Puebla y Oaxaca, México. Huitzil 13(1) 61:67.

Guerrero, S., M. H. Badii, S. Zalapa y A. E. Flores. 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del Estado de Jalisco, México. Acta Zoológica Mexicana 86: 119-137.

Halliday, W.D. y D. W. Morris. 2013. Safety from predators or competitors? Interference competition leads to apparent predation risk. Journal of Mammalogy 94(6):1380-1392.

Hixon, J. 2003. The Effects of Microhabitat on the Foraging Behavior of Vertebrate Seed Predators in Restored Grassland. *ESSAI*: Vol. 1, Article 20.

Hartung, S. C. y J. D. Brawn. 2005. Effects of savanna restoration on the foraging ecology of insectivorous songbirds. The Condor 107(4): 879-888.

Henderson, C. B. 1989. The influence of seed apparency, nutrient content and chemical defenseson dietary preference in *Dipodomysordii.* Oecologia 82: 333-341.

Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of Seed Dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 201-218

Hulme, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration and plant coexistence. Journal of Ecology 84: 609-615.

Hupman, N. S. y J. C. Hafner. 2013. Do nocturnal rodents in the Great Basin Desert avoid moonlight? Journal of Mammalogy 94(1): 59-72.

Jansen, P.A., F. Bongers y L.Hemerick 2004. Seed mass and mast seedling enhance dispersal by a Neotropical scatterhoarding rodent. Ecological Monographs 74: 569-589.

Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. Annuals Review of Ecology and Systematics 2: 465-492.

Jensen, T. S. 1985. Seed-seed predator interactions of European beech, *Fagus silvatica* and forest rodents, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*. Oikos 44:149-156.

Kearley, G.J.H. y T. Erasmus. 1990. What do mice select for in seeds? Oecologia 86: 261-267.

Lobo, N., D.J. Green y J.S. Millar. 2013. Effects of seed quality and abundance on the foraging behavior of deer mice. Journal of Mammalogy 94(6): 1449-1459.

López-Espinoza, A. 2007. Análisis experimental con conducta alimentaria. Anales de Psicología 23(2): 256-263.

MacArthur, R.H. y Pianka E. R. 1966.On optimal use of a patchy environment. Amer. Naturalist. 100:603-609.

Mandelik, Y., M. Jones y T. Dayan. 2003. Structurally complex habitat and sensory adaptations mediate the behavioral responses of a desert rodent to an indirect cue for increased predation risk. Evolutionary Ecological Research 5: 501-515.

Martínez-Gallardo, R. 1998. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las

principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la estación de biología tropical “Los Tuxtlas”. Tesis para obtener el grado de Biólogo. Universidad Nacional Autónoma de México.26 PP.

Martínez-Delgado, E., E. Mellink., J. R. Aguirre-Rivera y E. García Montoya. 1996. Removal of Piñon Seeds by Birds and Rodents in San Luis Potosí, México. The Southwestern Naturalist 41(3): 270-274.

Martinez-Rivera, L. M., J.J. Sandoval L. y R. D. Guevara G. 1991. El clima de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima, México) y su área de influencia. *Agrociencia*, serie Agua-Suelo-Clima 2:107-119.

Martínez-Romero, L. E., S. Mandujano. 1995. Hábitos alimenticios del Pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. Acta Zoológica Mexicana 64: 1-20.

Mendoza, E.y Dirzo, R. 2007. Does interspecific seed-size variation determine differential predation by mammals? An experimental test in a Neotropical rain forest. Oikos 116: 1841-1852.

O’Connell, A. F; J. D. Nichols y K. U. Karanth. 2011. Camera traps in Animal Ecology. P.p. 71-97. Springer.

Perea, R., A. San Miguel, M. Martínez-Jáuregui, M. Valbuena-Carabaña y L. Gil. 2011. Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. European Journal of Forest Research 131(3):623-631.

Perea, R., M. Venturas y L. Gil. 2014. Seed Predation on the Ground or in the Tree? Size-Related Differences in Behavior and Ecology of Granivorous Birds. Acta Ornithologica 49(1): 119-130.

Pizo, M. A. y E. M. Vieira. 2004. Granivorous birds as potentially important post-dispersal seed predators in a Brazilian forest fragment. Biotropica 36(3):417-423.

Pons, J y J. G. Pausas. 2007. Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. Ecological Research 22: 535-541.

Pons, J y J. G. Pausas. 2007. Acorn dispersal estimated by radiotracking. Oecologia 153: 903:911.

Price, M. V.y S. H. Jenkins.1986.Rodents as seed consumers and seed dispersers.In: Murray, D.R. *Seed Dispersal.* Academic Press, Sydney, pp.191-23.

Pyke, G. H. 1984. Optimal Foraging Theory A Critical Review. Annual Review of Ecology and Systematics 15: 523-575.

Robinson, S. K., y R. T. Holmes. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. Ecology 63:1918-1931.

Rosenzweig, M.L.1981. A theory of habitat selection. Ecology 62:327-335

Sánchez-Cordero, V. y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. Journal of Tropical Ecology14: 139-151.

Santos, M. J., H. M. Matos, F. Palomares y M. Santos-Reids. 2011. Factors affecting mammalian carnivore use riparian ecosystems in Mediterranean climates. Journal of Mammalogy 92 (5): 1060-1069.

Stancampiano, A. J. y W. Caire. 1995. Food Habits of *Peromyscus* and *Reithrodontomys* in the Wichita Mountains Wildlife Refuge, Oklahoma.Proceedings of the*Oklahoma Academy*of*Science* 75: 45-49

Snow, D.W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: A world survey. Biotropica 13: 1-14.

Stevens, R. D. y J. S. Tello. 2009.Micro-and Macrohabitat Associations in Mojave Desert Rodent Communities. Journal of Mammalogy 90(2):388-403.

Sunyer, P., A. Muñoz, R. Bonal y J. M. Espelta. 2013. The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. Functional Ecology 27: 1313-1321.

Terborgh, J., L. Lopez, P. Nunez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanio, G. H. Adler, T. D. Lambert, and L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. Science 294:1923-1926.

Theimer, T. C. 2003. Intraespecific variation in seed size affects scatterhoarding behavior of an Australian tropical rain-forest rodent. Journal of Tropical Ecology 19: 95-98.

Trucco, C. E. y S. M. Caziani. 2008. Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino. Ecosistemas 17(1): 123-133.

Vázquez, L. B., G. N. Cameron y R. A. Medellín. 2000. Hábitos alimentarios y biología poblacional de dos especies de roedores en el occidente de México. Revista Mexicana de Mastozoología 4: 5-21.

Vélez-García, F. y J. Pérez-Torres. 2010. Remoción de semillas por roedores en un fragmento de bosque seco tropical (Risaralda-Colombia). Revista de Medicina Veterinaria y Zootecnia Córdoba 15(3): 2223-2233.

Wang, B. y J. Chen. 2009. Seed size, more than nutrient or tannin content, affects seed caching behavior of a common genus of Old World rodents. Ecology 90:3023-3032.

Wang, B., J. Chen y T. Corlett. 2014. Factors influencing repeated seed movements by scatter-hoarding rodents in an alpine forest. Nature 4: 4786-54791.

Wang, B y X. Yang. 2015. Seed removal by scatter-hoarding rodents: The effects of tannin and nutrient concentration. Behavioural Processes 113: 94-98.

Willson, M. F. 1991. Dispersal of seeds by frugivorous animals in temperate forests. Revista Chilena de Historia Natural 64: 537-544.