

**BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA**



**ESCUELA DE BIÓLOGIA**

**DEPREDACIÓN DE SEMILLAS DE *EUPHORBIA TEHUACANA* POR VERTEBRADOS EN  
UNA ZONA SEMIÁRIDA DEL CENTRO DE MÉXICO.**

**TESIS**

**PARA OBTENER EL GRADO:  
BIOLOGÍA**

**PRESENTA:**

**ERIKA ESMERALDA NAVA SIERRA**

**DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Juan Héctor García Chávez.**

**Febrero de 2015**

**Puebla, Pue.**



## AGRADECIMIENTOS

Agradezco principalmente a Dios por cada una de las cosas que me ha regalado en esta vida, por brindarme la oportunidad de concluir esta etapa de mi vida, pero sobre todo darme la hermosa familia que tengo; les agradezco de todo corazón, su apoyo, compañía, sobre todo cada uno de sus consejos que me han dado y que de algo estoy segura que sin ellos nada de esto sería posible. Mami, Papi, manitas, manito los amo y les agradezco infinitamente.

De manera muy especial agradezco a la M. En C. Ana Lucia Castillo Meza de la Escuela de Biología, al Dr. Carlos Montaña Carubelli y al Dr. Roger Guevara del instituto de Ecología por sus comentarios y por brindarme su valioso tiempo en la revisión de mi tesis.

Agradezco al Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Puebla por la beca de tesis otorgada en 2014 para la realización de mis trámites de titulación.

Por su valerosa colaboración durante toda la fase de trabajo de campo; agradezco enormemente a Alvaro Ilhuicamina, que con su apoyo y compañía, hizo que todo fuera más fácil, y alcanzamos la meta :D.

Por obvias razones agradezco infinitamente a mi tutor Dr. Juan Héctor García Chávez (que aunque me dijo que no lo pusiera, porque está convencido que esta es una de sus obligaciones y cuando uno las cumple, no deben ser sujetas de agradecimientos, aquí está xD), a la maestra Ana Lucia Castillo Meza (nuevamente XD) por todo el conocimiento, tiempo y apoyo que me dieron para la realización de esta tesis, del mismo modo a sus padres a doña Mary Meza y a don Francisco Castillo, por el alojamiento y cariño que me brindaron.

Finalmente agradezco el apoyo y consejos de mis amigos del laboratorio de Ecología de poblaciones que me ayudaron a la mejora de esta tesis y a todos mis amigos, principalmente la generación 2009, gracias.

## INDICE

<b>Resumen</b>	4
<b>Introducción</b>	5
<b>Métodos</b>	8
Zona de estudio.	8
<i>Euphorbia tehuacana</i> .	9
...Colecta de semillas.	10
Pruebas de depredación de semillas por hormigas.	10
Depredación por parte de los vertebrados.	11
Diseño experimental y análisis estadístico.	12
Abundancia de roedores	12
Observaciones de consumo de semillas	12
Abundancia de semillas en el suelo	13
<b>Resultados</b>	14
Depredación de semillas	14
Abundancia de roedores	15
Observaciones de consumo de semillas	16
Abundancia de semillas en el suelo	16
<b>Discusión</b>	18
<b>Referencias</b>	24

## Resumen

La depredación post-dispersión de semillas juega un papel importante en la dinámica poblacional de las plantas, limitando la regeneración natural y afectando la composición y estructura de las comunidades y poblaciones. En zonas áridas y semiáridas, las hormigas, aves y roedores son los principales depredadores de semillas. Tanto las características de las semillas, como el sitio determinan la importancia relativa de cada uno de estos grupos de granívoros. Dado los efectos demográficos negativos de la depredación de semillas es importante estimar la depredación de semillas para las especies con distribución restringida, pues sus poblaciones con frecuencia están en riesgo de extinción, y conocer los factores que determinan su abundancia es crucial para establecer planes de conservación de sus poblaciones. *Euphorbia tehuacana* es una especie endémica del Valle de Tehuacán, Puebla, cuya población más importante se encuentra en los alrededores de esta ciudad. Con un experimento de campo, evalué la intensidad de depredación de semillas de *Euphorbia tehuacana* por vertebrados diurnos y nocturnos en dos sitios que difieren en su composición vegetal. Al mismo tiempo cuantifiqué la abundancia de semillas en el suelo, viendo su relación con la pedregosidad. Finalmente se observó el consumo de semillas de *E. tehuacana* por parte de roedores. Encontré que los vertebrados nocturnos son los depredadores más importantes de semillas de *E. tehuacana*, consumiendo el 68% de las semillas ofrecidas experimentalmente. La depredación es diferente en los dos sitios muestreados y es más intensa en el sitio donde la vegetación es menos densa. Esta diferencias entre sitios podrían deberse a que en el sitio donde la depredación es más intensa tiene un grado de perturbación mayor y quizá menor cantidad de semillas disponibles para los roedores. Las diferencias entre los vertebrados diurnos y nocturnos, podría deberse a que las especies de aves granívoras no se encuentran en la zona o que las características de estas semillas no cumplen con las características para ser consumidas por este grupo de vertebrados. Por otro lado, los roedores son importantes, debido a que están representados por especies que se conocen como depredadores importantes de semillas (*Peromyscus maniculatus*, *Liomys irroratus* y *Baiomys musculus*). Con base en la observaciones del consumo de semillas, puedo mencionar que las especies con las que trabajé consumen las semillas, pero con niveles de preferencia distintos. Sin embargo, es necesario hacer observaciones que involucren a mayor número de individuos para que las conclusiones sean más confiables. Los conteos de semillas en el suelo refleja que el grado de pedregosidad no influye en su abundancia, por lo que es necesario hacer más estudios para conocer con más precisión los factores que están relacionados con el escape de las semillas a la depredación por vertebrados.

## **Introducción**

Las semillas son la etapa del ciclo de vida fundamental por el cual las plantas se regeneran y se dispersan en el espacio, pero al mismo tiempo es la fase más crítica en el ciclo de la vida, ya que en ella se presenta la mayor mortalidad ( Howe & Smallwood 1982). Es por eso, que cualquier proceso que incremente la probabilidad de supervivencia de semillas, juega un papel importante en las dinámicas demográficas dentro de las poblaciones de plantas, repercutiendo en la estructuración y composición de las comunidades vegetales ( Howe & Smallwood 1982).

Debido a que las semillas son ricas en carbohidratos, lípidos, proteínas, vitaminas y minerales ( Rodríguez-Estevéz et al. 2008), constituyen recursos alimenticios de primera calidad para los granívoros, lo que origina una fuerte presión de depredación desde su formación hasta la germinación ( Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1987).

Chambers & MacMahon (1994) clasificaron la depredación de semillas como pre dispersión y post dispersión. La primera se presenta cuando la mortalidad de las semillas transcurre cuando aún se encuentran en la planta madre, lo que implica un efecto negativo en las semillas dispersadas. La depredación post-dispersión es aquella que se produce después de que la semilla ha sido dispersada por cualquier agente, afectando el establecimiento de las plántulas debido a que la mortalidad se presenta antes de la germinación ( Janzen 1971, 1980). En la etapa de post dispersión, la remoción de semillas por vertebrados se lleva a cabo con gran rapidez y un alto porcentaje de las semillas removidas son destruidas en su totalidad o dañadas a tal grado ( Herrera & Olle 2002), que elimina cualquier posibilidad de establecimiento. Sin embargo, existe la posibilidad de que una proporción de las semillas escape a la depredación y sobreviva, germine y eventualmente se establezca. Esto ocurre cuando las semillas quedan ocultas entre la hojarasca ( Shaw 1968, Willson 1988, Sosa 1997), y otros elementos en el suelo como las rocas. Así mismo semillas que se encuentran entre rocas, pueden incrementar su probabilidad de escape a la depredación, pues al ubicarse entre los intersticios que se forman entre

éstas, quedan fuera del alcance de los granívoros ( Munguía & Sosa 2008). Esto es importante considerarlo, ya que en muchos ambientes hay sitios rocosos que pueden propiciar la disminución en la depredación de semillas ( Peters et al 2008).

Los estudios sobre granívora en zonas áridas y semiáridas, han sido realizados en latitudes extra e inter tropicales, donde se ha encontrado que la depredación post-dispersión es muy importante. En ellos las hormigas, aves y roedores juegan el papel de principales consumidores ( Davidson et al. 1985). Para el desierto de Sonora los roedores constituyen el grupo más importante ( Mares y Rosensweig 1978), mientras que para el Valle de Zapotitlán Salinas Puebla, las hormigas son el grupo más importante en la depredación de semillas de cactáceas ( García-Chávez et al. 2010).

Las investigaciones indican que bajo condiciones naturales, todas las especies granívoras consumen una amplia gama de semillas, pero la elección está fuertemente correlacionada, tanto por su disponibilidad (CITA), como por su tamaño (CITA). Para el caso de las hormigas granívoras de ecosistemas áridos se ha señalado que existe una relación directamente proporcional entre el tamaño de las hormigas y de las semillas que consumen ( Davidson 1977 a y b); mientras que para las aves, la relación se encuentra entre la apertura máxima del pico y el de la semilla ( Díaz 1994), prefiriendo alimentarse en lugares abiertos ( Christianini & Galetti 2007). Por otro lado, los roedores consumen con mayor frecuencia semillas grandes ( 9 - 20 mm) ( Jansen et al. 2002; Xiao & Zang 2005) y depredan más en lugares con mayor disponibilidad de refugios para evitar la depredación ( Vélez-García & Pérez 2010), entre los que se encuentran lugares con mayor cobertura ( Püttker et al. 2008), o seleccionan microhábitats que les brinden mayor seguridad, como los matorrales ( Moser & Witmer 2000). Algunos estudios indican que el grosor y la dureza de la testa de la semilla presentan una relación con el tamaño del depredador. En el caso de roedores grandes, éstos consumen semillas que presentan la testa más gruesa ( Lemen 1978, Janzen 1971) y semillas de mayor tamaño( Brown & Lieberman 1973). Aunque también hay trabajos que indican que ambas variables no están

correlacionadas ( Lemen 1978).

En general, las actividades tróficas de los principales granívoros pueden llegar a modificar la cantidad de semillas dispersadas en el suelo e influenciar la densidad y la composición de especies de plantas ( Davidson et al. 1985). La depredación de semillas es un aspecto que incide en la conservación de especies vegetales. Siendo potencialmente negativa cuando afecta a especies que se encuentran en alguna categoría de riesgo ( Auld & Denham 2001).

Sin embargo, los efectos de la depredación de semillas post-dispersión están asociados a un conjunto de factores que, tienen un efecto diferencial sobre todo cuando se evalúan a escala de paisaje ( García-Chávez et al 2010). Es de resaltar que para la mayoría de las especies de plantas no existen datos concretos de los efectos que tiene la depredación post dispersión, por lo que mucha investigación en este campo es aún necesaria. En el contexto contemporáneo de una extensa transformación de los ecosistemas es urgente documentar las interacciones bióticas y abióticas entre las especies, ya que se ha demostrado que la erosión de los ecosistemas causa la extinción de interacciones, siendo esto un riesgo especialmente alto en las interacciones donde participan especies endémicas y que se encuentran en zonas muy restringidas.

*Euphorbia tehuacana* ( *Euphorbiaceae*), es una especie endémica al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, cuya única población conocida con precisión se encuentra en los límites urbanos de la ciudad de Tehuacán y fuera de los límites de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán ( Castillo-Meza 2011). Dada sus características demográficas y su distribución, es necesario incrementar el conocimiento para comprender que factores ecológicos pueden impactar su permanencia y determinar estrategias que contribuyan en su conservación. Por ello, el presente estudio tiene como objetivo estimar la intensidad de la depredación post-dispersión de semillas de *E. tehuacana*, por parte de los vertebrados nocturnos y diurnos, comparando la depredación en dos sitios que difieren en la estructura de la vegetación.

La investigación se plantea para responder las siguientes preguntas: ¿Cómo es la intensidad de la depredación de semilla en *E. tehuacana*? ¿Los vertebrados nocturnos son importantes en la depredación? ¿Las rocas servirán como protección de las semillas de *E. tehuacana* ante la depredación? Y se plantean las siguientes predicciones: 1) dado por el tamaño de las semillas de *E. tehuacana* que son relativamente grandes (7 mm de largo y 5.82 mm de ancho), y de acuerdo con observaciones previas en el lugar, espero mayor intensidad de depredación por los vertebrados nocturnos en comparación con los diurnos; 2) debido a la desigualdad en la estructura de la vegetación, y del grado de fragmentación entre las zonas, espero mayor intensidad de depredación de semillas en la zona La quebradora que es la zona con mayor perturbación; 3) En la zona de estudio hay sitios con distinto grado de pedregosidad, por lo que espero que mayor cantidad de semillas escape de la depredación en aquellos sitios donde las rocas sean relativamente grandes.

## **Métodos**

### **Zona de estudio**

El presente estudio se ubica en un polígono comprendido por lado norte a 97° 22 7" O y 18° 30 01" N, por el sur 97°22 25" O y 18° 28 58" N, por el este 97° 22 0.26" O y 18° 29 25.26" N y por el oeste 97° 22 35.72" O y 18° 29 30.70" N. Este sitio corresponde al área de distribución de la única población de *E. tehuacana* que se tiene plenamente identificada y que está restringida en una superficie de 108 ha en un intervalo altitudinal de 1600-1870 m., ubicada a 539 metros del límite noreste del área urbana de la ciudad de Tehuacán. Este lugar se encuentra fuera de los límites de la Reserva de la Biósfera Tehuacán-Cuicatlán. La vegetación característica es de matorral xerófilo (Castillo-Meza 2011). De acuerdo con los datos reportados por CONAGUA (2010) para la estación climatológica situada a 2.5 Km de la zona de estudio (para el periodo 1964-2010) la temperatura media anual es de 18.04 ° C (error estándar (EE)=0.1, N=48) y el promedio de lluvia es de 383.21 mm (EE)=5.32, n= 46). Las lluvias están

presentes entre mayo y octubre con mayor probabilidad de precipitación entre junio y septiembre (CONAGUA 2010).

El experimento de campo se llevó a cabo en dos sitios conocidos localmente como La Quebradora y La Barranca y están ubicados entre los 1600 y 1800 m de altitud. La Quebradora es una comunidad dominada por *Polaskia chende* y *Opuntia pilífera*, acompañado por *Stenocereus stellatus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferrocactus floovirens*, *Hechtia podantha* y ya en menor cantidad de *Euphorbia antisiphilitica*, *Euphorbia cymbifera*, *Beucarnea gracilis*, *Ceiba parvifolia* e *Ipomea arborescens*. La estructura de la vegetación es relativamente abierta, con pendientes poco pronunciadas. En este sitio hay evidencia de que los habitantes extraen leña y desarrollan de forma frecuente el pastoreo de ganado caprino.

La Barranca, se encuentra a una distancia de 1 km al este de La Quebradora. Es una comunidad dominada por *Microcereus fulviveps*, *Cnidosculus tehucanensis*, acompañado por *Mimosa Luisiana*, *Acacia spp*, *Opuntia pilífera*, *Polaskia chende*, *Stenocereus stellatus*, *Echinocactus platyacanthus*, *Ferrocactus floovirens*, *Prosopis laevigata*, seguidas con menor cantidad por *Beucarnea gracilis*, *Bursera spp.*, *Ceiba parvifolia*, *Fouquieria formosa* y *Psittacantus calyculatus*. La estructura de la vegetación es relativamente densa, con baja actividad de extracción y de pastoreo.

### ***Euphorbia tehucana***

*Euphorbia tehucana* es un arbusto monoico de 1.5 a 2 metros de altura, de tallo delgado, ramificado desde la base. El fruto es una cápsula cónica esferoide de 14.8 mm de largo a 18.6 mm de ancho, su semilla es gris, ovoide, de 7 mm de largo (EE= 0.07, n=60) y 5.82 mm de ancho (EE=0.04, n=60), obtusas en la base y ápice agudo. Su tipo de dispersión es por dehiscencia explosiva de las valvas con columela persistente ( Dressler 1957, Martínez et al. 2002, Castillo Meza 2011).

La floración se extiende desde mediados de junio hasta noviembre y la fructificación de julio hasta

principios de enero (Castillo Meza 2011). Las semillas de *E. tehuacana* presentan depredación pre-dispersión por larvas de *Anastrepha tehuacana* (*Tephitidae*), las cuales se alimentan desde el interior de la semilla en su fase inmadura consumiendo totalmente el embrión (Allen et al. 2014).

### **Colecta de semillas.**

Para obtener las semillas se colectaron los frutos maduros de las plantas de manera directa durante diciembre del 2013, para su posterior secado y obtención de las semillas. Las semillas se manejaron con guantes de látex para evitar la impregnación de sustancias ajenas a las semillas, se mantuvieron en bolsas de papel, a la sombra y a temperatura ambiente hasta el inicio de los experimentos.

### **Prueba de depredación de semillas por hormigas.**

Antes de montar el experimento, realicé una prueba para determinar si las hormigas *Pogonomyrmex barabatus*, las principales depredadoras de semillas en la región, debido que para otras especies de cactáceae, opuntia y fabaceae se ha encontrado que son los principales removedores (García-Chávez 1998, 2010), por lo que podrían ser un depredador potencial de las semillas de *E. tehuacana*. Para ello localicé 10 hormigueros.

A cinco metros de cada hormiguero coloqué 10 semillas impregnadas con polvo fluorescente, para determinar de una forma más segura su destino después de su remoción, se revisaron 12 horas después para determinar la remoción. Las semillas las coloqué sobre uno de los senderos que usan las hormigas para incrementar la probabilidad de detección de las semillas por parte de las hormigas.

Encontré que las semillas no son depredadas por las hormigas y en algunos casos eran removidas a los lados del sendero. Por consiguiente, consideré que la remoción de semillas por estas hormigas no se lleva a cabo y por tal motivo no las incorporé en el diseño experimental.

### **Depredación de semillas por vertebrados.**

En primer lugar seleccioné al azar 30 plantas reproductivas de *E. tehuacana* con una altura mayor a 1 m, separadas entre sí por una distancia mínima de 10 m. Ubiqué 15 plantas en La Quebradora y 15 en La Barranca. Alrededor de la base de cada una de estas plantas ubiqué tres cuadros de 25 cm por lado, equidistantes entre sí, que constituyeron las unidades experimentales (dos exclusiones y un control). En cada uno de los cuadros se eliminó ramas y rocas pequeñas. Posteriormente se agregó suelo cernido colectado en los alrededores del lugar, para obtener el registro de las huellas de los vertebrados que removieran las semillas. En cada uno de los cuadros se colocaron al azar 15 semillas de *E. tehuacana*. Para excluir a los vertebrados nocturnos, en uno de los cuadros se colocó durante la noche una jaula de 25 cm por lado y 5 cm de altura con una luz de apertura de 10 mm, y se retiró en el día para permitir el acceso a los vertebrados diurnos. En otro cuadro, para excluir a los vertebrados diurnos, se colocó la jaula durante el día y se retiró durante la noche para permitir el acceso a los vertebrados nocturnos. El tercer cuadrado no se colocó ningún tipo de exclusión, para conformar el tratamiento control, pues tanto los vertebrados diurnos como los nocturnos tienen acceso. Este tratamiento nos mostró la magnitud de la depredación de semillas bajo condiciones naturales. Los tres cuadros en cada planta de *E. tehuacana* conformaron un bloque.

Las unidades experimentales se colocaron en la base de plantas adultas porque es donde se presenta una mayor cantidad de semillas en el suelo ( observación personal de Castillo-Meza).

El experimento lo realicé del 24 de febrero al 8 de marzo del 2014, con un total de 288 horas (12 días).

El criterio para finalizar el experimento fue que no se registraran cambios en la cantidad de semillas en todas las unidades experimentales en tres conteos consecutivos.

### **Diseño experimental y análisis estadístico.**

El experimento consistió en un diseño de efectos mixtos: dos factores fijos, el sitio (dos niveles: La Quebradora y La Barranca) y la exclusión ( tres niveles: vertebrados diurnos, nocturnos y control); uno aleatorio, el bloque, representado por la planta en la que se establecieron las unidades experimentales.

La variable que registré fue la cantidad de semillas remanentes en conteos sucesivos cada 12 horas. La variable de respuesta fue la proporción de semillas remanentes al final del experimento. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa R 3.1.0 ( R Core Team 2003), en conjunto con el paquete lme4 ( Bates et al. 2014).

### **Abundancia de roedores**

Con objeto de determinar la abundancia e importancia que juegan los roedores en la depredación de semillas de *E. tehuacana*, llevé a cabo la identificación y captura de roedores potencialmente depredadores de semillas en el área de estudio mediante el trampeo. Para determinar la riqueza y la abundancia de roedores, el 15 y 16 de marzo del 2014, coloqué un total de 120 trampas Sherman, en 12 transectos (seis transectos por sitio de estudio, 10 trampas en cada transecto). Coloqué una mezcla de cacahuates, nuez, avena, maíz machacado y unas gotas de vainilla como cebo. Cada trampa la establecí bajo el dosel de un arbusto o árbol elegido al azar.

### **Observación de consumo de semillas.**

En 20 trampas Sherman colocadas debajo de la copa de los 20 individuos de *E. tehuacana* en cuales se presentó la mayor depredación de semillas, capturé cinco roedores. Estos fueron mantenidos en terrarios individuales. Para determinar si mostraban preferencia por el consumo de semillas de

*E.tehuacana*. Los individuos capturados fueron: dos *Peromyscus maniculatus*, dos *Liomys irroratus* y un *Baiomys musculus*.

Realicé las observaciones de consumo de semillas en dos etapas. En la primera etapa, a los individuos de *P. maniculatus* y *L. irroratus* se les ofreció una mezcla de 20 semillas de *E. tehuacana* en buen estado y su equivalente en peso de avena y maíz. Para el caso de *B. musculus*, fue la misma mezcla de semillas pero empleando únicamente cinco semillas de *E. tehuacana*, debido a que es una especie de roedor de menor tamaño que las anteriores. En esta etapa el objetivo fue observar si realmente los roedores consumen las semillas de *E. tehuacana*.

En la segunda etapa, a los individuos de *P. maniculatus* y *L. irroratus* les ofrecí 10 semillas de *E. tehuacana* en buen estado y 10 semillas dañadas (producto de la depredación pre-dispersión por *Anastrepha tehuacana*), debido a que éstas se encuentran en el suelo con alta frecuencia, además equivalente en peso de avena. Debido a su pequeño tamaño, para *B. musculus*, fue la misma proporción de la mezcla, pero con 3 semillas de cada tipo de estado de *E. tehuacana*. Las observaciones tuvieron una duración de 2 días por etapa. Esta prueba se hizo para observar si los roedores eran capaces de discriminar las semillas en buenas condiciones de aquellas que presentaban depredación pre-dispersión.

La mezcla se colocó en la tarde y eran revisadas a la mañana siguiente. Finalmente obtuve el porcentaje de consumo de semillas de manera general y por tipo de especie.

### **Abundancia de semillas en el suelo.**

Se diseñó un muestreo para determinar la abundancia de semillas en el suelo. Se eligieron al azar cuarenta individuos de *E. tehuacana* (veinte en cada sitio: La Quebradora y La Barranca), a los cuales se les midió el diámetro menor, diámetro mayor y la altura, para calcular el volumen de la copa, como

una medida del tamaño de la planta, con la fórmula del cono. Debajo de la copa de estas plantas seleccioné un sitio en el suelo al azar, donde tracé un cuadro de 40×40 cm. En este cuadro colecté todo el material de suelo, hasta una profundidad de 5 cm, el cual se cernió para separar las semillas de *E. tehuacana*. Paralelamente a lo anterior, seleccioné un cuadro de las mismas dimensiones, colocando en suelo abierto sin ningún tipo de cobertura de vegetación, que se encontrara alejado a 5 m como mínimo de cualquier planta adulta de *E. tehuacana*, donde realicé el mismo procedimiento descrito anteriormente. En estos dos cuadros, y antes de hacer cualquier cosa, tome una fotografía, para contar y medir el tamaño de las rocas que se encontraban sobre la diagonal imaginaria de la fotografía. Este método sirvió para medir la abundancia y el tamaño de las rocas que se encontraron en el cuadro muestreado. Las medidas de las rocas se obtuvieron con el programa tpsDig2, versión 2.17 ( Rohlf 2006).

Posteriormente se ajustó un modelo lineal generalizado con distribución de Poisson para estimar la relación entre la abundancia de semillas en buen estado en el suelo, con el área total promedio del tamaño de las rocas por foto; del mismo modo para el volumen de la planta.

## **Resultados**

### **Depredación de semillas**

El análisis de contrastes (en el que todos los tratamientos se comparan contra el tratamiento control de La Barranca) mostró que el tratamiento de exclusión diurna (con acceso de los roedores nocturnos a las semillas) de La Barranca y el control de La Quebradora no difieren del control de La Barranca ( $z = 1.6$ ,  $P = 0.104$  y  $z = 1.21$ ,  $P = 0.22$ , respectivamente, Figura 1), mientras que este último tratamiento difiere de tratamiento de exclusión nocturna (acceso a las aves en el día) de La Barranca ( $z = 2.65$ ,  $P = 0.008$ ), del tratamiento de exclusión nocturna de La Quebradora ( $z = 2.11$ ,  $P = 0.03$ ) y del tratamiento de

exclusión diurna de La Quebradora ( $z = 8.4, P < 0.001$ , Figura 1).

En cuanto a la comparación entre sitios, se encontró que la depredación por vertebrados nocturnos y diurnos fue significativamente mayor en La Quebradora. Siendo los vertebrados nocturnos los principales depredadores de semillas de *E. tehuacana*, depredando en promedio el 68%.

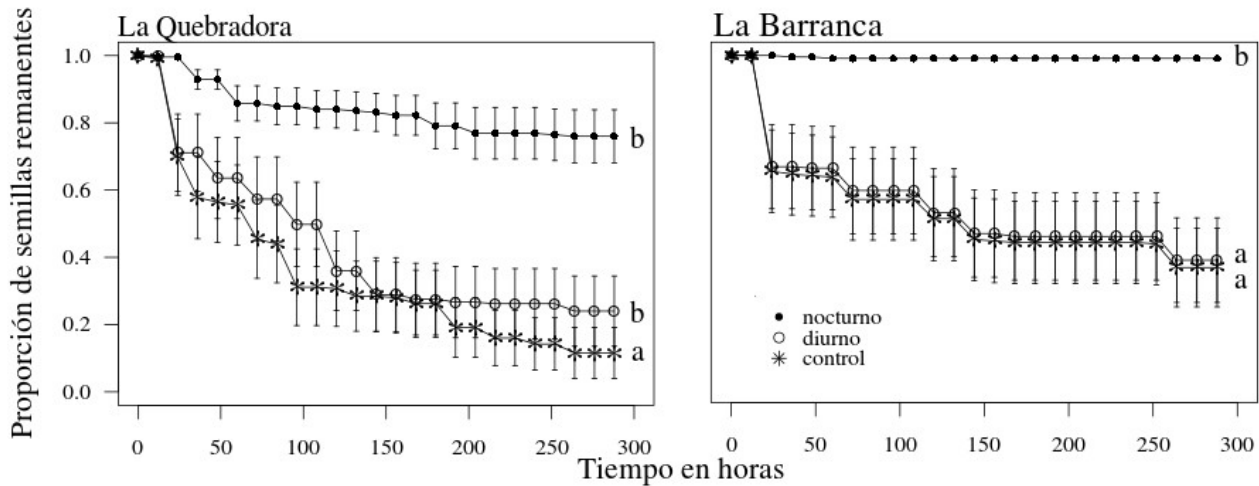


Figura 1: Proporción promedio de semillas remanentes en conteos sucesivos de cada 12 horas, agrupadas en los dos sitios de estudio y por tratamiento de exclusión, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Letras distintas indican una diferencia en la proporción de depredación entre los tratamientos de acuerdo al análisis de contrastes. ( $P < 0.05$ ). Las barras verticales un error estándar.

### Abundancia de roedores

Se capturaron sólo dos roedores en 12 transectos realizados, un individuo macho de *Baiomys musculus*, con un peso de 11.14 g y otro de *Peromyscus maniculatus* macho con un peso de 28.3 g. Debido a la baja captura consideré que no era conveniente realizar ningún análisis de abundancia.

## **Observación de consumo de semillas**

En la primera prueba los roedores, sin considerar la especie, consumieron el 96.38% (EE=1.79) de la avena, seguida de *E. tehuacana* con 64.05% (EE=11.47) y de 56.24% (EE=10.54) de maíz. El consumo por: *Peromyscus maniculatus* fue del 100% de avena, el 99.17% (EE= 0.83) de *E. tehuacana* y el 44.77% (EE=13.1) de maíz. *Liomys irroratus* consume el 95.35% (EE=2.5) de avena, seguida del maíz con el 66.04%(EE=4.24), y el 57.15% (EE=0.45) de *E. tehuacana*; finalmente *Baiomys musculus* consume el 100% de maíz, 91.2% de la avena y el 7.65% de *E. tehuacana*.

En esta prueba observé que *Peromyscus maniculatus*, es la especie que tuvo un mayor consumo de las semillas de *E. tehuacana*. Para *Liomys irroratus* observe que cuando tiene contacto con las semillas de *E. tehuacana* elimina la testa de todas las semillas Finalmente *Baiomys músculus* es la especie que mostró el menor consumo de semillas de *E. tehuacana*.

En la segunda prueba la capacidad de los roedores de discriminar o ignorar a las semillas dañadas es del 20% (EE=8.94) del total de las semillas.

Por especie, *P. maniculatus* discriminó el 30% (EE=25), *L. irroratus* 17.5% (EE=17.5) y *B. musculus* el 5% de las semillas que se les proporcionó.

## **Abundancia de semillas en el suelo.**

La predicción de que a mayor tamaño de rocas habría mayor cantidad de semillas no se verificó. Ya que encontré mayor cantidad de semillas en cuadros que contenían rocas de menor tamaño. (Figura 2)

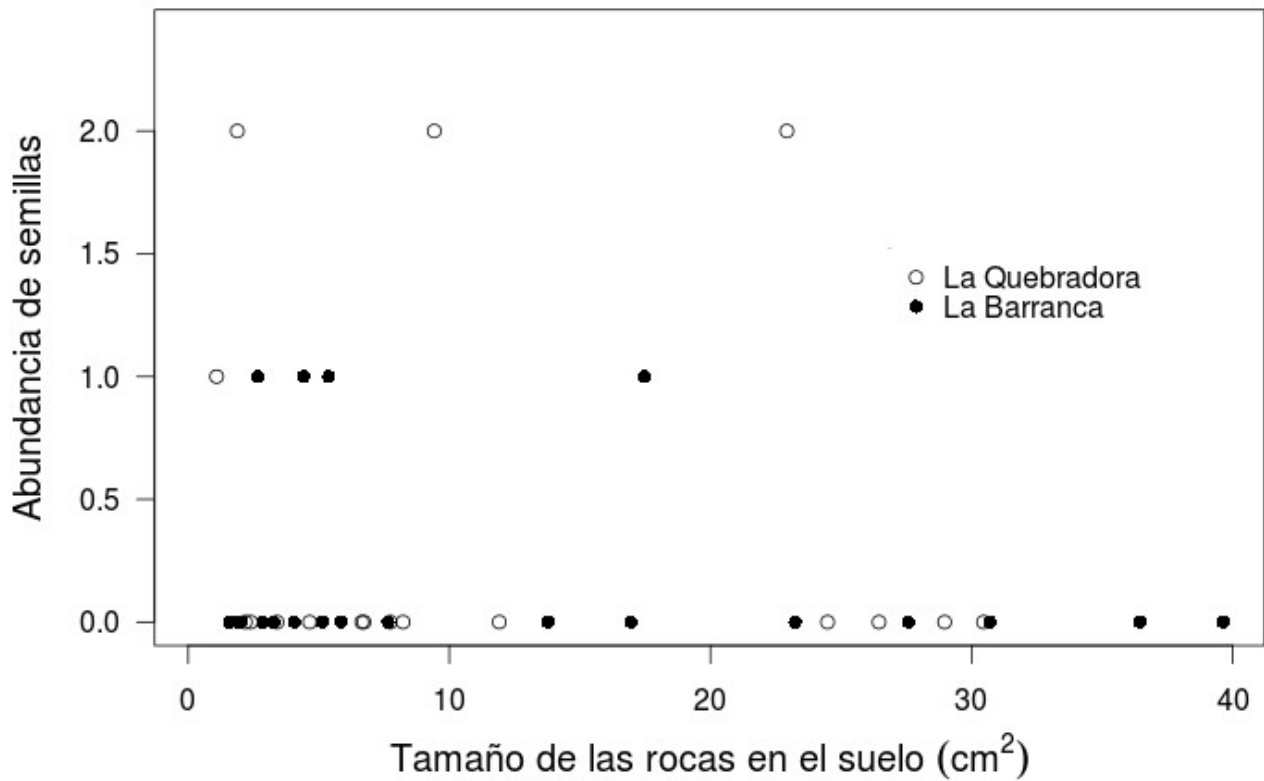


Figura 2: Abundancia de semillas en el suelo dependiendo del área total promedio del tamaño de las rocas en el suelo, por tipo de sitio.

Respecto a la relación entre número de semillas y volumen de las plantas encontramos un comportamiento similar, es decir que a menor volumen de la planta existe mayor cantidad de semillas (Figura 3). Por otro lado, hay un efecto del tamaño de la planta con la cantidad de semillas presentes bajo la sombra de ésta. Encontré mayor cantidad de semillas en plantas de menor tamaño.

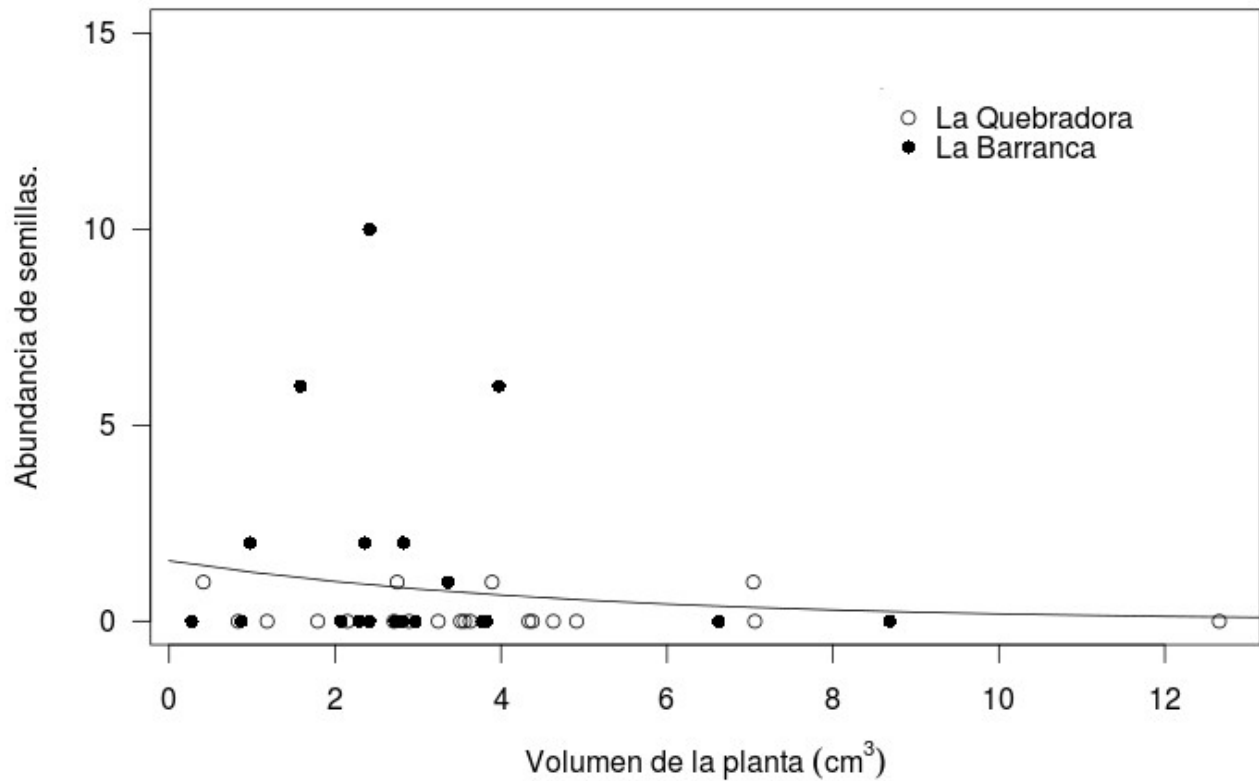


Figura 3: Abundancia de semillas de *E. tehuacana* en el suelo dependiendo del volumen de la planta y por sitio.

## DISCUSIÓN

La predicción de que los roedores son los principales depredadores de semillas se cumplió, pues el tratamiento de exclusión diurna (con acceso de los roedores nocturnos a las semillas) fue la que presentó la mayor proporción de depredación, y esto correlaciona con la alta frecuencia de huellas de roedores que se registraron en las unidades experimentales. En contraste, en el tratamiento de exclusión nocturna (acceso a las aves en el día) encontré la menor proporción de semillas depredadas por las aves. En la mayoría de los casos las aves solo fragmentaban las semillas; esto podría deberse a que las

especies de aves granívoras tienen poca preferencia por estas semillas, debido a características de la semilla como su tamaño, morfología, dureza de la testa o su composición nutricional. También porque las aves tienen un desplazamiento mayor y por ende una mayor capacidad de búsqueda de alimento en otras áreas (Díaz 1994). Finalmente, de acuerdo a las observaciones en el campo, me percaté que los roedores consumían las semillas de las unidades experimentales a las que tenían acceso (control y exclusión diurna), resultado similar al encontrado por Philip y Melanie en el 2001.

*Peromyscus maniculatus*, *Baiomys musculus* y *Liomys irroratus* son especies que observé como importantes depredadores de semillas de *E. tehuacana*. *Liomys irroratus* es una especie que de manera accidental podría estar dispersando las semillas ya que no las consumen inmediatamente, y las almacena para consumirlas posteriormente. Por lo que, estas semillas almacenadas pueden ser olvidadas en sitios seguros para germinar (Longland et. al 2001). Esto es particularmente importante, pues el mecanismo de dispersión de la semilla (por propulsión) es poco eficiente, porque las semillas caen directamente debajo de la copa de la planta progenitora (observación personal de Castillo-Meza). Bajo esta perspectiva *L. irroratus* podría ser uno de los dispersores de semillas importantes, llevándolas a sitios alejados con respecto a la planta madre y con ello favorecer el establecimiento de nuevos individuos en sitios que represente menor competencia.

Los vertebrados nocturnos depredan el 68% de las semillas de *E. tehuacana* lo cual cae dentro del rango de depredación reportada en otros estudios. Por ejemplo en Colombia se han encontrado hasta un 50% de depredación de semillas al interior del bosque seco (Vélez-García & Pérez 2010), otro estudio hecho con semillas de *Quercus* en Barcelona reportó que el 62.8 % fueron dispersadas y depredadas (Gili 2012), mientras que la remoción total de semillas en un bosque continuo y fragmentos en el suroeste de México fue de 87.83% y 82.96% respectivamente (Martínez-Sánchez 2004). Así la depredación post dispersión de *E. tehuacana* es similar a la de otras especies en ambiente diferentes y no representa en particular una presión de selección desmedida. Sin embargo hay que considerar que *E.*

*tehuacana* es una especie endémica, con una zona restringida y que en la fase de pre-dispersión es depredada por *Anastrepha tehuacana*, por lo que la depredación por parte de los roedores tiene sin duda un papel significativo en los aspectos demográficos de esta especie, encontrándose un bajo reclutamiento anual (Castillo-Meza 2011). Además del efecto que representan los aspectos antropogénicos, que también impactan la permanencia de los individuos.

Por otro lado, encontré evidencia que apoya la predicción que postula diferencias en la intensidad de depredación entre sitios. El sitio con mayor depredación es La Quebradora, que tiene mayor grado de perturbación y quizá menor cantidad de semillas disponibles para los roedores y como Martínez-Sánchez (2004) menciona que la tasa de remoción de semillas es un buen indicador de la depredación, ya que la velocidad con que es removido el alimento podría indicar una diferencia en la actividad o en la abundancia de la fauna entre sitios. Considero que puede estar dado por la estacionalidad. El estudio se realizó en la época seca y es sabido que los cambios en la fenología de las plantas genera cambios en la disponibilidad temporal de recursos y en la disponibilidad de agua, y los organismos generan diferentes estrategias para poder sobrevivir (Ceballos 1995) y para buscar o cambiar su alimentación. Por ejemplo *Liomys irroratus* consume más semillas en la temporada de secas que en lluvias (Mason 2005).

La baja captura de roedores podría deberse al bajo esfuerzo que se realizó en su captura. En el trampeo capturé seis roedores, cinco en la zona La Barranca y uno en La Quebradora lo que sugiere mayor abundancia de roedores en La Barranca. Esto podría ser explicado porque La Barranca presenta mayor cobertura vegetal, menor perturbación antropogénica, lo que indicaría que éste sitio es más conservado, por lo que, la presencia de roedores sería mayor. Becerra-Ramírez (2002) sugiere que la composición, abundancia y desarrollo de especies de pequeños mamíferos varía con respecto al grado de alteración o fragmentación del hábitat. Por otro lado el bajo éxito de captura de roedores en La Quebradora, se puede explicar por qué el muestreo se realizó durante fase lunar llena (González 2012). La

Quebradora, al ser una zona abierta se puede esperar que los roedores presente poca actividad durante esta fase para minimizar el riesgo de depredación ( Jones y colaboradores 2003). *P. maniculatus* es la especie que fue capturada en este sitio y es considerada una especie común en zonas abiertas y de escasa cobertura vegetal ( Cervantes & Galindo 1987). Al mismo tiempo se ha encontrado que el género *Peromyscus* tiene una amplia distribución, sin embargo sus densidades son naturalmente bajas en algunos sitios ( Aragón et al 2009).

A pesar de todo lo anterior, la alta remoción en el experimento de depredación de semillas por parte de vertebrados, es un indicio directo de la presencia y actividad de poblaciones de mamíferos pequeños ( Asquith et al.1997; Klinger & Rejmánek 2010).

El objetivo principal respecto al consumo de semillas, fue corroborar que los roedores se encuentran entre las principales especies que consumen semillas de *E. tehuacana*. Al mismo tiempo encontré que las semillas de esta especie presenta una alta preferencia por los roedores, después de la avena, aunque a esta última es imposible encontrarla, donde habitan.

Con relación al consumo de semillas por los roedores. En la primera prueba se obtuvo que *P. maniculatus* es la especie que más consumió las semillas de *E.tehuacana* y la que más discrimino la semillas dañadas. Estas dos observaciones considero que están relacionadas, porque se puede especular que *P.maniculatus* muestra mayor capacidad de discriminar una semilla dañada, respecto a una semilla que se encuentra en buen estado, ya que presenta hábitos de alimentación omnívoros ( Aragón et al 2009). La experiencia en el consumo por parte de los roedores, puede ser un factor que determine su habilidad para discriminar entre semillas dañadas o no dañadas, porque tiene mayor experiencia en la depredación de semillas de *E. tehuacana* en el campo y que posiblemente esta experiencia implique menor tiempo invertido en la manipulación y, al momento de consumir las semillas, ya que tendría menos riesgo a la depredación. Considero que esta especie es la que más podría estar depredando las semillas de *E. tehuacana* y la que más podría repercutir de manera importante, en la cantidad de

semillas disponibles para germinar y establecerse.

Por otro lado *B. musculus* mostró el menor grado de preferencia hacia las semillas de *E. tehuacana*, fue la única especie que dejó un total de 5 semillas de 10 que se le ofreció, del mismo modo es la especie que ignora menos las semillas dañadas de las semillas en buen estado. Esto podría estar dado por la zona donde fue capturado ya que fue en La Barranca donde al haber mayor cobertura de vegetación, así como que esta especie se encuentra en hábitats fragmentados y prefiere la hierba densa y campos de maleza ( Reid 1997, García-Estrada et al 2002). Así mismo se ha encontrado que *B.musculus* presenta hábitos semiarbóreos o altamente arbóreos ( Shnell et al 2008) y la dieta de esta especie es muy variada ( Alvarez et al. 1984). Por lo que su impacto como depredador podría ser considerado como "poco importante" debido a que el consumo de semillas de *E. tehuacana* podría ser muy baja, además que presenta hábitos semiarbóreos lo que le permite acceder a otros recursos.

*L. irroratus* es la segunda especie que más consumió las semillas de *E. tehuacana*, y la segunda con la capacidad de discriminar las semillas dañadas. Esta especie presentó que cuando tiene contacto con las semillas, elimina la testa de todas las semillas. Estas observaciones hay que tomarlas con mucha cautela porque se tiene un tamaño de muestra pequeño.

La abundancia de semillas en el suelo es mayor en los lugares donde las rocas son de menor tamaño, esto no concuerda con lo esperado, y considero que lo que obtuve se debe a la alta depredación por parte de roedores, que estaría inclinada a las plantas grandes es decir de mayor volumen, que generan mayor cantidad de semillas y por ende el roedor obtendría mayor cantidad de semillas sin necesidad de desplazarse tanto.

Estos resultados concuerdan con los de Castillo-Meza (2011) que encontró que los individuos de *E. tehuacana* presentan una permanencia alta, pero la incorporación de nuevos individuos es baja, por lo que menciona que lo anterior no podría estar dado por la falta de producción de semillas o frutos sino

por una germinación deficiente; pero otros estudios realizados sobre la germinación de *E. tehuacana* (datos no publicados) indican que presentan una alta germinación bajo condiciones controladas, de tal forma que esta baja incorporación de individuos de *E. tehuacana* podría estar dada por la alta depredación por parte de los roedores. De mismo modo considero que las rocas podrían facilitar el establecimiento y supervivencia de plántulas de *E. tehuacana*.

Puedo concluir que los roedores nocturnos son los principales depredadores de semillas de *E. tehuacana* y que el porcentaje de depredación está al rededor del 70%, dejando alrededor del 30% que eventualmente podrían germinar en la siguiente temporada de lluvias. La depredación es la misma en ambos sitios de estudio, lo cual refleja que los depredadores están consumiendo las semillas sin importar la estructura de la vegetación. Con base en la observaciones del consumo de semillas, puedo mencionar que las especies con las que trabajé consumen las semillas, pero con niveles de preferencia distintos. Sin embargo, es necesario hacer observaciones que involucren a mayor número de individuos para que las conclusiones sean más confiables. Los conteos de semillas en el suelo reflejan que el grado de predregosidad no está influyendo en su abundancia, por lo que es necesario hacer estudios más detallados, para conocer con más precisión los factores que están relacionados con el escape de las semillas a la depredación por vertebrados.

## Referencias

- Allen, L. N., Castillo-Meza A.L., García-Chávez J.H., Aluja M. & Rull J. 2014. A New species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) from *Euphorbia tehuacana* (Euphorbiaceae) in Mexico. *Zootaxa* 3780: 567 – 576.
- Alvarez, T., Domínguez, P. & Arroyo J. 1984. Mamíferos de la Angostura, región central de Chiapas. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Distrito Federal.
- Aragón, E. E., Garza, A. & Cervantes, F. A. 2009. Estructura y organización de los ensambles de roedores de un bosque de la Sierra Madre Occidental, Durango, México. *Chilena de Historia Natural* 82: 523-542.
- Asquith, N.M., Wright S.J. & Clauss, M. J. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests: Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941–946.
- Auld, T. D. & Denham A.J. 2001. The impact of seed predation by mammals on post-fire seed accumulation in the endangered shrub *Grevillea caleyi* (Proteaceae). *Biological Conservation* 97: 377-385.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker B. & Walker S. 2014. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7, <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Becerra-Ramírez, M. T. 2002. Influencia del disturbio antrópico sobre las comunidades de pequeños mamíferos de bosque seco tropical. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Brown, J. & Lieberman. G. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology* 54: 788-797.
- Castillo-Meza, A. L. 2011. Demografía de *Euphorbia tehuacana*, especie endémica y amenazada del Valle de Tehuacán Cuicatlán. Tesis de Maestría. Instituto de ecología, A.C. Xalapa, Veracruz.
- Ceballos, G. 1995 Biodiversidad y conservación en el Neotrópico. *Mastozoología Neotropical*, 2:3-4.
- Cervantes, R. & Galindo C. 1987. Population and community responses of grassland small mammals to

- variation of vegetative cover in central Mexico. Tesis Doctoral, University of Kansas, Lawrence. Kansas.
- Christianini, A.V. & Galetti M. 2007. Spatial variation in post-dispersal seed removal in an Atlantic forest: Effects of habitat, location and guilds of seed predators. *Acta Oecológica*, 32:328-336.
- Chambers, J. C. & MacMahon J. A. 1994. A Day in the Life of a Seed: Movements and Fates of Seeds and Their Implications for Natural and Managed Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25:263-292.
- CONAGUA, (Comisión Nacional del Agua) 2010. Datos de Precipitación y Temperatura de Estaciones Meteorológicas. Sección Puebla. Puebla, México.
- Davidson, D., Inouye R. & Samson D. 1985. Granivory in the Chihuahuan desert: interactions within and between trophic levels. *Ecology*, 66: 486-502.
- Davidson, D. R. 1977 a. Species diversity and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* 58: 711-724.
- Davidson, D. R. 1977 b. Foraging ecology and community organization in desert seed eating ants. *Ecology* 58:725-737.
- Díaz, M. 1994. Variability in seed size selection by granivorous passerines: effects of bird size, bird size variability and ecological plasticity. *Oecologia* 99: 1-6.
- Dressler, R. L. 1957. The genus *Pedilanthus* (Euphorbiaceae). *Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University*. 182:1-188.
- García-Chávez, J. H. 1998. Remoción de semillas de *Myrtillocactus geometrizans* (C. Martius) Console (garambullo) y *Ziziphus amole* (Sesse y Mociño) M. C. Johnston (Cholulo) encontradas en excrementos de mamíferos carnívoros en un semidesierto intertropical. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz.
- García-Chávez, J., Sosa V. J., Montaña, C. 2010. Variation in post-dispersal predation of cactus seeds under nurse plant canopies in three plant associations of a semiarid scrubland in central México. *Journal of Arid Environments* 74: 54–62.
- García-Estrada, C., Romero-Almaraz, M. L. & Sánchez-Hernández, C. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern

- morelos, Mexico. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 85: 153-168.
- Gili, S. S. 2012. El riesgo de depredación y la competencia intraespecífica alteran el comportamiento de dispersión de Semillas por parte de roedores. (Tesis Licenciatura). Universidad Autónoma de Barcelona.
- González, B. R. 2012. Estudio de la selección y desplazamiento de bellotas por roedores bajo diferentes condiciones lumínicas y de microhábitat: implicaciones en el regenerado natural del género *Quercus*. (Tesis de Licenciatura). Universidad Politécnica De Madrid.
- Herrera, M. C. & Olle, P. 2002. *Plant- Animal Interactions An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Ltd. USA 185.
- Howe, H. F. & Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Jansen, P. A., Bartholomeus M., Bongers F., Elzinga J. A., Ouden J. Den & Wieren S. E. Van. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. *Cap. 14:209-225*. Janzen, H. D. 1971. Seed Predation by Animals. *Ecology and Systematics*, 2:465-492.
- Janzen, H. D. 1980. Specificity of Seed-Attacking Beetles in a Costa Rican Deciduous Forest. *Journal of Ecology*, 68: 929-952.
- Jones, F. A., Peterson C. J. & Haines B.L. 2003. Seed predation in neotropical premontane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica*; 35:219-225.
- Klinger, R. & Rejmánek M. 2010. A strong conditional mutualism limits and enhances seed dispersal and germination of a tropical palm. *Oecologia* 162:951–963.
- Longland, W. S., Jenkins S. H., Vander-Wall S. B., Veech J. A. & Pyare S. (2001) Seedling recruitment in *Oryzopsis himenoides*: Are desert granivores mutualists or predators? *Ecology* 82: 3131-3148.
- Lemen, C. 1978. Seed size selection in heteromyids: a second look. *Oecologia* 35:13-19.
- Mason, R. E. D. 2005. Efectos de la perturbación del hábitat y la estacionalidad climática en la dieta del ratón espinoso mexicano *Liomys irroratus* (Gray, 1868) en una selva seca del sur del estado de Morelos. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Martínez, G. M., R. J. Jiménez, D. R. Cruz, A. E. Juárez, R. García, A. Cervantes & H. R. Mejía. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México (Parte D). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 245, 73245-281.
- Martínez-Sánchez., J. L. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: El caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México. *Universidad y Ciencia*.

20:7-14.

- Mares, M. y M. Rosenzweig. 1978. Granivory in North and South American deserts: rodents, birds and ants. *Ecology* 59: 235-241.
- Moser, B.W. & Witmer G. W. 2000 .The effects of elk and cattle foraging on the vegetation, birds, and small mammals of the Bridge Creek Wildlife Area, Oregon. *International Biodeterioration and Biodegradation* 45: 151–157.
- Munguía, R. M.A. & Sosa J. V. 2008. Nurse plant vs. Nurse objects: Effects of Woody plants and rocky cavities on the reclutment of thr *Pilosocereus leucocephalus columnar* cactus. *Oxford Journal* 101: 175-185.
- Peters, E. M., Martorell, C. & Ezcurra, E.2008.Nurse rocks are more important than nurse plants in determining the distribution and establishment of globose cacti (*Mammillaria*) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72:593–601
- Philip, E. H. & Melanie K. H. 2001. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology*. 68:2 417-428.
- Püttker, T., Pardini R., Meyer L. & Sommer S.2008. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. *BMC Ecology* 8:9.
- R Core Team. 2003 R A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.URL <http://www.R-project.org/>
- Reid, F. 1997.A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press, New York, USA.
- Rodríguez-Estevéz, V., García, M. A.,Mata, M. C., Perea, M. J. M. & Gómez, C. A.G. 2008. Dimensiones y características nutritivas de las bellotas de los *Quercus* de la dehesa. *Zootecnia*. 57: 12.
- Rohlf, F. J. 2006. TPSDig. Ver. 2.05. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Schnell, G. D., Poindexter, C. J., Sánchez-Hernández, C., Romero-Almaraz, M. L., Kennedy, M. L., Best, T. L., Wooten, M. C. & Pérez, J. A.

- Sosa, V. J. 1997. Dispersal and recruitment ecology of columnar cacti in the Sonoran Desert. Tesis Doctoral. Universidad de Miami. Coral Gables, Florida, 168 pp.
- Shaw, M. W. 1968. Factors affecting the regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions, *Journal of Ecology* 56: 647-666.
- Vázquez-Yanes, C. & Orozco-Segovia, A. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación de biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Biología tropical*. 35: 85-96.
- Veléz-García F. & Perez T., J. 2010 Remoción de semillas por roedores en un fragmento de bosque seco tropical (Risaralda-Colombia). 15: 2223-2233.
- Willson, M. F. 1988, Spatial heterogeneity of post dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. *Australian Journal of Ecology*. 13: 137-146.
- Xiao, Z. & Zang Z. 2005. Effects of a seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica* 28: 221-229.