

Para la biblioteca del
Centro de Ecología



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



Carlos J. Jarama

**BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA**

**REMOCION POSTDISPERSION DE SEMILLAS Y FRUTOS
POR MAMIFEROS EN DIFERENTES GRADOS DE
PERTURBACION ANTROPOGENICA DE LA SELVA
ALTA PERENNIFOLIA EN LA REGION DE LOS
TUXTLAS, VER.**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
P R E S E N T A :
ROBERTO MARTINEZ GALLARDO

DIRECTOR DE TESIS: DR. VICTOR SANCHEZ CORDERO DAVILA

000230985



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A MI GRAN AMOR

TERESA EVA

COMPAÑERA, AMIGA, ESPOSA Y AMANTE EN
EL JUEGO DE LA VIDA.

A MI MADRE:

MARIA DE LA LUZ

Solo quiero decirle gracias

A MI PADRE:

WILIBALDO

Por todo lo que me dio,
aún después del último
viaje. Gracias.

A MIS HERMANAS

ANA

Y

Ma. DEL CARMEN

Con gratitud

DARIO WILIBALDO

Por lo importante que has
sido en mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es un producto de la cooperación, asistencia y apoyo otorgado por mucha gente.

Mi agradecimiento de forma muy especial es para Víctor Sánchez-Cordero por su invaluable dirección y asesoría, así como su estímulo y total apoyo para la realización de este trabajo.

A Miguel Martínez-Ramos quisiera expresarle mi más profundo agradecimiento por su asesoría para la realización de los análisis estadísticos, así como las ideas que me proporciono a lo largo del presente estudio.

A las personas que me ayudaron en el trabajo de campo: Silvano Ventura, Raquel Biciego, Claudio Vargas y Santiago Sinaca.

A los compañeros del Laboratorio de Mastozoología del Instituto de Biología, por la ayuda brindada, especialmente a mis compañeros del cubículo Z-116, Luis Ignacio Iñiguez, Miguel Angel Briones, Gerardo Sánchez Rojas, Enrique Martínez Meyer, Martina Prieto, Javier Sosa, José García, Graciela González y Antonio Santos. Así como a Rosa del Carmen Castro, Cristina Olgún y Teresa López por los buenos momentos que me hicieron menos pesadas las horas de trabajo en el laboratorio.

También quisiera agradecer de manera muy especial a Luz María Calvo, Horacio Paz, Guillermo Ibarra, Manuel Pérez, Aida Castillo, Angeles, Silvia Philips, Ernesto Diaz y David Curiel por su amistad y por los momentos tan agradables que vivimos en la Estación durante el trabajo de campo.

A Gonzalo Pérez-Higareda y Guillermo Angeles por su amistad y apoyo para la realización de este proyecto.

A todos los miembros de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, que fueron la base y soporte para la realización de este estudio.

Un especial agradecimiento es para los miembros del jurado Víctor Sánchez-Cordero, Carlos Vázquez-Yanes, Alma Orozco, Beatriz Villa, Miguel Martínez-Ramos, Fernando Cervantes y Rodolfo Dirzo.

Quisiera expresar mis más sinceras gracias al Dr. Bernardo Villa Ramírez por sus invaluable consejos y comentarios para hacerme crecer como persona y como científico.

Este trabajo se realizó con el apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la UNAM y de Conservación Internacional, A.C. México.



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

INDICE

I

Página

RESUMEN	1
---------------	---

CAPITULO 1

La Selva Alta Perennifolia y La Remoción de Semillas

Introducción	4
Remoción de semillas	4
Remoción Predispersión	4
Remoción Postdispersión	6
Factores determinantes de la remoción postdispersión por mamíferos terrestres	7
Literatura Citada	10

CAPITULO 2

Mamíferos terrestres removedores postdispersión de frutos y semillas presentes en tres zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica

Introducción	14
Objetivos	15
Materiales y Métodos.....	16
Ubicación de la zona de estudio	16
Ubicación y características de las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica	16
Registro de mamíferos terrestres removedores postdispersores de semillas o frutos	18
Resultados	20
Especies de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas y frutos detectados en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP)	20
Densidad poblacional y estructura de edades de <i>Peromyscus</i> <i>mexicanus</i> en cada una de las zonas estudiadas	22
Densidad poblacional y estructura de edades de <i>Heteromys</i> <i>desmarestianus</i> en cada una de las zonas estudiadas.....	27
Discusión	30
Efectos de la perturbación antropogénica sobre la mastofauna	30
Conclusiones	35
Literatura Citada	36

CAPITULO 3

*Valor dietético de frutos y semillas para el ratón *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae)*

Introducción	38
Objetivos	39
Materiales y Métodos	39
Resultados	43
Discusión	46
Literatura Citada	49

CAPITULO 4

Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos terrestres en sitios de diferente grado de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Veracruz

Introducción	51
Hipótesis	54
Objetivos	55
Materiales y Métodos	55
Resultados	61
Remoción postdispersión de frutos y semillas.....	61
Remoción postdispersión por zona	61
Efecto de la densidad de semillas o frutos en la remoción en la postdispersión	63
Efecto de las etapas sucesionales en la remoción postdispersión	68
Remoción postdispersión en cuadrantes con protección (CP) y sin protección (CS)	68
Discusión	69
Remoción postdispersión de semillas y frutos por roedores y por mamíferos de talla mayor	69
Remoción postdispersión de frutos y semillas de 19 especies de plantas por mamíferos terrestres	71
Efecto de las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica sobre la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos terrestres	73
Efecto de la densidad de semillas y frutos sobre la remoción postdispersión por mamíferos terrestres	75
Efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos	76
Conclusiones	79
Literatura Citada	80
Consideraciones finales	85

Apéndice I	87
Probabilidad de remoción postdispersión de:	
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	87
<i>Abuta panamensis</i>	88
<i>Brosimum alicastrum</i>	89
<i>Bumelia perspicillata</i>	90
<i>Bactris tricophylla</i>	91
<i>Chamaedorea alternans</i>	92
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	93
<i>Chamaedorea concolor</i>	94
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	95
<i>Cupania glabra</i>	96
<i>Chamaedorea oblongata</i>	97
<i>Dipholis minutiflora</i>	98
<i>Faramea occidentalis</i>	99
<i>Ficus yoponensis</i>	100
<i>Nectandra ambigens</i>	101
<i>Poulsenia armata</i>	102
<i>Pouteria campechiana</i>	103
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	104
 Apéndice II	 105
Análisis de varianza anidado para evaluar la remoción postdispersión de semillas o frutos de 18 especies de plantas por mamíferos terrestres en la región de Los Tuxtlas, Veracruz	105
Análisis de varianza anidado para evaluar la remoción postdispersión de semillas o frutos de 18 especies de plantas por mamíferos terrestres en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, considerando el efecto de las etapas sucesionales en la ZPP y ZP	111

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

	Página
CUADRO 2.1. Especies de mamíferos terrestres removedores postdispersores presentes	21
CUADRO 2.2. Densidades poblacionales de las dos principales especies de roedores en las áreas de estudio	23
CUADRO 2.3. Estructura de edades de las poblaciones de <i>H. desmarestianus</i> y <i>P. mexicanus</i>	24
FIGURA 2.1. Densidad poblacional y estructura de edades de <i>Peromyscus mexicanus</i>	26
FIGURA 2.2. Densidad poblacional y estructura de edades de <i>Heteromys desmarestianus</i>	29
CUADRO 3.1. Historia natural de las especies de plantas incluidas en el estudio	40
CUADRO 3.2. Resumen del consumo promedio de semillas o frutos	45
FIGURA 4.1. Diagrama del diseño experimental para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en la ZPP y ZP	57
FIGURA 4.2. Diagrama del diseño experimental para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en la ZPP, en la ZP y en la ZMP	59
CUADRO 4.1. Efectos de los factores zona, densidades y tratamientos sobre la remoción postdispersión	
CUADRO 4.2. Porcentajes con los que contribuyen los factores zona, variación de la densidad, y tratamiento a explicar la devianza en la remoción	64
CUADRO 4.3. Porcentajes con los que contribuyen los factores zona, etapas sucesionales, variación de la densidad, y tratamiento a explicar la devianza en la remoción	65
CUADRO 4.4. Efectos de los factores zona, etapas sucesionales, densidades y tratamientos sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres	66

RESUMEN

La remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres es una de las interacciones que se llevan a cabo cotidianamente en la selva alta perennifolia. Sin embargo, pocos son los trabajos que se han realizado para tratar de entender y describir la interacción mamíferos-frutos o semillas, y cuáles son los factores (densidad de semillas, microhabitat, tipo de semilla, etc.) que influyen o determinan esta relación planta-animal en la selva húmeda. Por otro lado, tampoco se ha estudiado cómo la perturbación antropogénica afecta o determina las relaciones entre las especies de la selva.

En el presente trabajo se evalúa la remoción postdispersión de frutos o semillas de 19 especies de plantas comunes por mamíferos terrestres de la selva alta perennifolia, y se analiza el efecto de tres factores (variación de la densidad, etapas sucesionales y tipo de semilla) sobre la remoción postdispersión. También se comparan las remociones postdispersión por mamíferos terrestres obtenidas entre tres zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica en la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas.

Se detectaron 35 especies de mamíferos terrestres removedores de semillas o frutos. El grupo más importante que constituye el gremio de mamíferos removedores postdispersores de frutos y semillas es el de los roedores con 15 especies. El principal removedor postdispersor de frutos y semillas fue *Heteromys desmarestianus* (Rodentia).

Se sometió, en el laboratorio, a individuos de *Heteromys desmarestianus* a dietas monoespecíficas de frutos o semillas de 19 especies de plantas para determinar lo adecuado, desde el punto de vista alimentario, de los frutos o semillas de las especies de plantas consideradas en el estudio. Después de cinco días de estar sometidos a estas dietas, se encontró que 11 de las 19 especies de plantas tienen valores dietéticos altos para los ratones (que van de - 7.11 a 14.97 con 6 individuos sobrevivientes), 4 especies de plantas tienen valores dietéticos moderados para los ratones (que van de - 4.53 a -14.49 con 5 individuos sobrevivientes), 3 especies

tienen valores dietéticos bajos (que van de - 5.32 a - 42.44 con 1 a 2 individuos sobrevivientes) y hubo una especie (*Omphalea oleifera*) cuyas semillas no fueron consumidas, y no hubo individuos sobrevivientes con esta dieta. Con base en estos resultados, se predijo que las semillas o frutos de las especies que tuvieron valores dietéticos altos serían altamente removidas, las especie de valores dietéticos moderados serían poco removidas y finalmente las especies de valores dietéticos bajos o no consumidas no serían removidas.

En el campo, se encontró que las probabilidades de remoción postdispersión por mamíferos terrestres para 14 especies fueron altas, mayores o iguales a 0.5, mientras que las probabilidades de remoción obtenidas para cuatro especies de plantas fueron bajas, menores 0.5, y finalmente las semillas de *Omphalea oleifera* no fueron removidas. Se observó una correspondencia del 80 % entre las remociones de frutos o semillas observadas en el campo y las remociones esperadas en función del valor dietético de los frutos o semillas para *Heteromys desmarestianus*.

Con respecto al efecto de la variación de la densidad de los frutos y semillas en su remoción postdispersión por mamíferos terrestres, se encontró que hay un efecto dependiente de la densidad, es decir, a mayor densidad de frutos o semillas mayor es la remoción postdispersión de los mismos por mamíferos terrestres.

En las etapas sucesionales de la selva se presenta un gradiente en la intensidad de la remoción postdispersión de los frutos o semillas por mamíferos terrestres en función de las etapas sucesionales, encontrándose en los sitios maduros la mayor probabilidad de remoción postdispersión de semillas o frutos, seguida de la probabilidad de remoción en fases sucesionales intermedias (FSI), siendo significativamente menor la probabilidad de remoción en los claros de la selva.

En la zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica se encontró que en la zona muy perturbada la probabilidad de remoción disminuye significativamente llegando, inclusive, en algunas especies a no haber remoción. De tal manera que en la zona poco perturbada (ZPP) se obtuvieron las mayores probabilidades de remoción postdispersión de frutos y semillas, seguido de la zona

perturbada (ZP) en la cual se obtuvo una probabilidad de remoción postdispersión menor y finalmente la probabilidad de remoción postdispersión más baja se obtuvo en la zona muy perturbada (ZMP).

En este trabajo se encontró que el valor dietético de la semilla, y el grado de perturbación antropogénica influyen de manera importante en la remoción postdispersión por mamíferos terrestres.

CAPITULO 1

LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA Y LA REMOCION DE SEMILLAS.

Las selvas húmedas son las más ricas y complejas de todas las comunidades vegetales, ya que una porción considerable de las especies del planeta se encuentran concentradas en éstas (Dirzo, 1991). Su distribución geográfica está prácticamente restringida a las zonas intertropicales del Nuevo y del Antiguo Mundo. Existen tres áreas principales de selvas en el mundo que corresponden a tres continentes, a saber: Africa, Asia y América. Cada una de esas áreas selváticas están separadas ampliamente por océanos y tierras áridas (Golley, 1983). México marca el extremo boreal del área de distribución de las selvas altas perennifolias en el Continente Americano (Rzedowski, 1986). En estas comunidades se presenta un gran número de interacciones bióticas ya que el número de especies de plantas y animales (por unidad de volumen) en estas comunidades es mayor que en otras (Raven, 1977; Ayensu, 1981; Janzen, 1983; Dirzo, 1987).

Remoción de semillas.

En los trópicos, la remoción de semillas es una interacción que acontece comúnmente. En el presente trabajo la remoción es considerada como el traslado de propágulos de un sitio a otro, el cual es realizado principalmente por vertebrados (Fleming *et al.*, 1987; Dinerstein y Wemmer, 1988; Janzen, 1982a). De acuerdo con la definición anterior, la remoción es llevada al cabo tanto por depredadores como por dispersores de semillas. Sin embargo, la división entre depredadores y dispersores de semillas es muy sutil, puesto que muchos vertebrados realizan ambas funciones (Janzen, 1970; 1971; 1986).

La remoción de semillas puede ser de dos tipos, a saber:

Remoción Predispersión de Semillas

Ocurre cuando las semillas o frutos son tomados directamente de la planta progenitora por los animales antes de que sean dispersadas.

Este tipo de remoción provoca dos efectos en la comunidad vegetal:

a).- La acción de los removedores predispersión de semillas determina el tamaño y la forma de la "sombra de semillas" (*sensu* Janzen, 1970, 1971) en la selva; es decir, que el arreglo espacial de las semillas en la selva va a estar determinado por la conducta del agente removedor (capacidad de desplazamiento, organización social, etc.).

b).- La remoción predispersión de semillas por mamíferos ocasiona la muerte de muchas semillas antes de que sean dispersadas. Por lo tanto, el tamaño de la cosecha de semillas o frutos de las plantas se ve fuertemente reducido. Esta reducción puede tener dos tipos de efectos: cualitativos y cuantitativos (Dirzo y Domínguez, 1986).

Los efectos cualitativos ocurren cuando la conducta del removedor predispersor no es completamente al azar; es decir, que el removedor exhibe diferentes grados de preferencia con base en las características propias (tamaño, calidad, toxicidad, etc.) de las semillas o frutos (Dirzo y Domínguez, 1986).

Los efectos cuantitativos son determinados por el número de semillas o frutos que son tomados por el removedor antes de la dispersión. Esto determina, en esencia, variaciones en el tamaño de la cosecha de semillas o frutos, lo cual trae como consecuencia las siguientes condiciones:

1).- Reducción del número de visitas a la planta por los agentes removedores (dispersores). En algunas especies de plantas se ha encontrado una correlación entre la reducción del tamaño de la cosecha de semillas y el número de visitas de animales de una especie, así como también con una reducción del número de visitas por animales de diferentes especies (Dirzo y Domínguez, 1986).

2).- Alteración del tamaño "óptimo" de la cosecha de semillas. En muchas especies, el número de frutos tomados por frugívoros se incrementa con el tamaño de la cosecha de frutos (Dirzo y Domínguez, 1986). Sin embargo, una alta fracción de frutos es tomada de cosechas de tamaño intermedio (Howe y Van der Kerckhove, 1979).

3).- Alteración de la sombra de semillas. La sombra de semillas es el número de semillas dispersadas en relación a la distancia del árbol progenitor. La reducción de la cosecha de semillas implica reducción de la distancia a la cual puede ocurrir, potencialmente, colonización del hábitat. Esto sucede principalmente entre especies con síndrome de dispersión por viento, que en general presentan una amplia sombra de dispersión. Por el contrario, en especies con dispersión por animales, muestran sombras de dispersión restringidas. Dirzo y Domínguez (1986) ejemplifican las posibles consecuencias de este efecto para un número de especies con diferente patrón de dispersión.

4).- Efecto en la remoción postdispersión. Dependiendo de los tipos de remoción postdispersión, es que se va a dar el efecto de la remoción predispersión. Si la actividad del removedor postdispersión está determinada por la distancia a la planta progenitora, el reclutamiento de plantas es débilmente afectado por los niveles de remoción predispersión. En tanto que si la actividad del removedor postdispersión está determinada por la densidad de semillas dispersadas, con removedores alimentándose más, independientemente de la distancia al árbol progenitor, entonces los niveles de remoción predispersión llegan a ser extremadamente importantes (Dirzo y Domínguez, 1986). Dirzo y Domínguez (*op.cit.*) discuten y ejemplifican las posibles consecuencias del efecto de la remoción predispersión con mayor amplitud.

Remoción Postdispersión de semillas

La remoción postdispersión de frutos y semillas se presenta una vez que la planta progenitora ha liberado sus semillas o frutos, o bien, cuando hay una acumulación de semillas o frutos en algún lugar en específico por parte de algún agente dispersor.

Janzen (1970) reconoce los siguientes tipos de remoción postdispersión de semillas:

1.- Los removedores pueden presentar respuestas a la distancia al árbol progenitor; ésto se da cuando la intensidad de remoción decrece con el incremento de la distancia al árbol progenitor.

2.- Los removedores pueden presentar respuestas a la variación de la densidad de semillas, y se da cuando la intensidad de remoción decrece cuando decrece la densidad de semillas.

En las selvas los árboles generan un sombreado inicial de semillas, que es la forma como se distribuyen las semillas en el suelo de la selva una vez liberadas por sus progenitores (Dirzo y Domínguez, 1986), dicho sombreado es comúnmente diluído por la remoción postdispersión obteniéndose finalmente un sombreado muy reducido en densidad y área (Janzen, 1986).

Las semillas representan un importante recurso para los vertebrados de las selvas (ej. mamíferos) por lo que la remoción postdispersión puede contribuir a determinar la estructura de las poblaciones vegetales en estos ecosistemas (Smythe, 1986; Terborgh, 1986). De acuerdo con la hipótesis del "anacronismo" propuesta por Janzen y Martin (1982), las características de muchos vegetales que se encuentran en las selvas húmedas sugieren que hace millones de años las semillas de dichos árboles eran consumidas por mamíferos de gran tamaño, los cuales se extinguieron hace aproximadamente 10,000 años. Lo anterior destaca la importancia de los mamíferos como removedores de semillas desde tiempos remotos, pero los conocimientos básicos acerca de las relaciones que existen entre los mamíferos terrestres (sobre todo de tallas medias a grandes) y las semillas de especies arbóreas en las selvas, son escasos y muy aislados (Aguirre y Fey, 1981; Gallina, 1981; Hallwachs, 1986; Janzen, 1982d; Kiltie, 1981; Navarro, 1982; Smythe, 1983).

Factores determinantes de la remoción postdispersión por mamíferos terrestres.

La mayoría de los estudios en los que se ha analizado la interacción mamífero-planta, se han avocado a estudiar las relaciones entre roedores, en particular ratones, y las semillas o frutos de algunas de las principales especies de árboles de las selvas.

Algunos de los resultados encontrados en los anteriores estudios son los siguientes: la remoción de semillas o frutos puede verse influenciada por tres factores fundamentales que son la densidad de semillas, el microhábitat en el que se encuentre la semilla, y el tipo de semilla o fruto (es decir, por las características propias de las

semillas o frutos como son por ejemplo: el tamaño, el color, el olor, valor calórico, calidad de nutrientes, dureza, valor dietético, etc.) (Martínez-Gallardo, 1988). La densidad de semillas afecta la intensidad de remoción por roedores ya que ésta aumenta cuando la densidad de semillas aumenta, es decir, entre más semillas ocurran por unidad de área mayor será la intensidad de remoción por roedores (Janzen, 1982b; 1982c; Price y Heinz, 1984; Casper, 1988). Un ejemplo de la importancia de los roedores (en particular heterómidos) como agentes removedores postdispersores de semillas en la selva se presenta en el trabajo de Janzen (1982a), en el que demuestra que *Liomys salvini* remueve el 93.34% de las semillas puestas bajo un árbol reproductivo. Por otra parte, el microhábitat en que se encuentren las semillas puede influir en la probabilidad de que las semillas o frutos lleguen a ser tomadas por los roedores (Janzen, 1982b; O'Dowd y Hay, 1980; Perry y Fleming, 1980; Hay y Fuller, 1981; Gonzalez-Espinosa, 1982; Casper, 1988).

En general, el patrón de altas tasas de remoción por roedores, en particular heterómidos, se presenta en diferentes ecosistemas como por ejemplo en desiertos, zonas semiáridas y selvas bajas caducifolias (ver Brown, Reichman y Davidson, 1979; Reichman y Van der Graaff, 1975; Janzen, 1969, 1970, 1971, 1981a, 1981b, 1982a, 1982b, 1982c, 1986; Fleming, 1971, 1974; Fleming y Brown, 1975; Anderson, 1982; Perry y Fleming, 1980; Price y Heinz, 1984; González-Espinosa, 1982; Hay y Fuller, 1981).

Es importante considerar un cuarto factor (perturbación antropogénica) que afecta o determina la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos, y en general, afecta la estructura de la vegetación. Se considera que en México las selvas húmedas hasta 1950 se estimaba que tenían una cobertura de 25,600,000 ha (Leopold, 1950), hacia 1978 Rzedowski estimaba la cobertura de las selvas húmedas mexicanas en 22,000,000 ha. Las estimaciones más recientes de la cobertura de selvas húmedas en territorio nacional son de aproximadamente 12,412,533 ha las cuales se encuentran básicamente en los estados de Quintana Roo, Campeche,

Chiapas, Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Puebla, y San Luis Potosí (Flores y Geréz, 1989).

Es verdaderamente notoria la reducción de la cobertura vegetal de este tipo de selvas sobre todo en los últimos años. Existen diferentes estimaciones de la deforestación que sufre este tipo de sistemas las cuales son verdaderamente alarmantes. Por ejemplo, de acuerdo a estimaciones de la FAO (1993) en la zonas tropicales de América las tasas de deforestación se han incrementado en un 32 % del periodo 1976-1980 (en el que se estima una tasa de 5.611×10^6 ha/año) al periodo 1981-1990 (en el que se estima una tasa de 7.4×10^6 ha/año). Para Latinoamérica durante el periodo de 1980-1985 aproximadamente dos tercios (66%) del área de bosque deforestada se convirtieron a tierras de cultivo y pastizales, y el resto (34%) a tierras degradadas (Houghton, 1994). Para una selva húmeda de México (Los Tuxtlas) se han estimado tasas de deforestación en un 4.2 % para el intervalo 1967-1976 y 4.3 % para 1976-1986 (Dirzo y García, 1992). De acuerdo con Dirzo y García (1992) si estas tendencias de deforestación se mantienen en Los Tuxtlas, para el año 2000 quedará solamente un 8.7 % de la selva original.

Como se puede observar, el estado de las selvas húmedas tanto a nivel mundial, como nacional, es preocupante ya que en muy poco tiempo se ha perdido una gran superficie de este tipo de sistema. Esta reducción de la cobertura vegetal debido a la transformación y destrucción del hábitat es la principal causa que propicia la extinción de especies tanto animales como vegetales (Wilson, 1992; Redford y Padoch, 1992; Reid y Miller, 1989; Alcérreca, *et al.*, 1988). Esto provoca que se modifiquen las relaciones entre plantas y animales. Por ejemplo Janzen y Vázquez-Yanes (1991) mencionan que la ausencia de vertebrados consumidores de semillas en el hábitat se refleja en una cobertura densa de plántulas de árboles, y es un testimonio de la importancia de las semillas como alimento para los animales y a su vez de lo importante que son los animales para determinar la estructura de la vegetación. Por todo lo anteriormente expuesto, el presente trabajo pretende determinar cuál es el

efecto de la perturbación antropogénica sobre la remoción postdispersión por mamíferos en la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

LITERATURA CITADA

Aguirre, L. G. y E. A. Fey. 1981. Estudio preliminar del tepezcuintle (*Agouti paca nelsoni*, Goldman) en la selva lacandona, Chiapas. Pp. 43-54 In: P.R. Castillo (Ed.). Estudios Ecológicos en el Tropicó Mexicano. Pub.Num. 6. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. México.

Alcérreca, C.; J.J. Consejo; O. Flores; D. Gutiérrez; E. Hentschel; M. Herzig; R. Pérez-Gil; J. Reyes y V. Sánchez-Cordero. 1988. Fauna Silvestre y Areas Naturales Protegidas. Fundación Universo Veintiuno, A.C. México, D.F. 198 pp.

Anderson, D.S. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Unpubl. Ph. D. Dissert University of Southern California.

Ayensu, E.S. 1981. Selvas. Ediciones Folio, Barcelona, España.

Brown, J.H., O.J. Reichman and H.D. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 201-227.

Casper, B.B. 1988. Postdispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. *Oikos* 52: 27-30

Dinerstein, E. and Wemmer, C.M. 1988. Fruits Rhinoceros eat: dispersal of Trewia nudiflora (Euphorbiaceae) in lowland Nepal. *Ecology* 69(6): 1768-1774.

Dirzo, R.M. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. *Rev. Biol. Trop.* 35 (supl.1): 119-131.

Dirzo, R.M. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 12(97): 33-45.

Dirzo, R.M. and C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. Pp. 237-249. In: A. Estrada and T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.

Dirzo, R.M. and M.C. García. 1992. Rates of Deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical Area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1): 84-90.

Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 143:1-47.

Fleming, T.H. 1974. The population of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.

Fleming, T.H. and J.O. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mammal.* 56: 301-315.

- Fleming, T.H., R. Breitwisch and G.H. Whitesides. 1987. Patterns of Tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann. Rev. Ecol.Syst.* 18: 91-109.
- Flores-Villela, O. y P. Geréz. 1989. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados Terrestres, Vegetación y uso del suelo. Instituto Nacional Sobre Recursos Bióticos. Jalapa, México, 302 pp.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 1993. Forest Resources Assessment 1990 Program: Tropical Countries. FAO Forestry Paper 112. Roma, Italia.
- Gallina, S. 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Agouti paca* Lin) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. Pp. 57-67. En: P.R. Castillo (Ed.). Estudios ecológicos en el trópico mexicano. Pub. núm. 6, Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- Golley, F.B. (ed.). 1983. Tropical Rain Forest Ecosystems. A Structure and Function. 381 pp. In: D.W. Goodall (Ed. en jefe). Ecosystems of the World. Vol. 14A. Elsevier Scientific Publ.Co. Inc. New York, E.U.A.
- González-Espinosa, M. 1982. Seed predator by desert harvester ants and rodents in Central Mexico. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvania, Philadelphia, U.S.A.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). Pp. 285-304. In: A. Estrada y T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.
- Hay, M.E. and P.J. Fuller, 1981. Seed escape from heteromyid rodents: The importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62: 1395-1399.
- Houghton, R.A. 1994. The Worldwide Extent of Land-use Change. *Bioscience* 44(5): 305-313.
- Howe, H.F. and G.A. Van der Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23(1): 1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am.Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1981a. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's Tapir. *Biotropica*, 13(suppl.):59-63.
- Janzen, D.H. 1981b. Patterns of herbivory in a tropical deciduos forest. *Biotropica*.13(4): 271-282.
- Janzen, D.H. 1982a. Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia* 19-20: 425-429.
- Janzen, D.H. 1982b. Removal of seed from horse dung by tropical rodents. Influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63(6): 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1982c. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Anim. Behavior* 30: 483-489.
- Janzen, D.H. 1982d. Seeds in tapir dung in Santa Rosa national park, Costa Rica. *Brenesia* 19/20: 129-133.

- Janzen, D.H. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? Pp. 167-182. In: F.B. Golley (Ed.). Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier Scientific Publ. New York, E.U.A.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271. In: A. Estrada y T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.
- Janzen, D.H. and P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphoteres ate. *Science* 215: 19-27.
- Janzen, D.H. and C. Vázquez-Yanes. 1991. Aspects of tropical seed ecology of relevance to management of tropical forested wildlands. Pp 137-157. In: A. Gómez-Pompa, T.C. Whitmore and M. Hadley (Eds.). Rainforest Regeneration and Management. UNESCO Paris and The Parthenon Publishing Group, Paris. Man and Biosphere series Vol. 6. 457 pp.
- Kiltie, R.A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica* 13: 141-145.
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31: 507-518
- Martínez-Gallardo, R. 1988. Estudio Experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (Heteromys desmarestianus y Peromyscus mexicanus) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la estación de biología tropical "Los Tuxtlas". Tesis Licenciatura(Biología) ENEP Zaragoza, UNAM.
- Navarro, L.D. 1982. Mamíferos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. 128 pp.
- O'Dowd, D. and M. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 41: 531-540.
- Perry, A. and T.H. Fleming. 1980. Ants and rodents predation on small animal dispersed seeds in a dry tropical forest. *Brenesia* 17: 11-22.
- Price, M.V. and K.M. Heinz. 1984. Effects of seed density and soil texture on rates of seed harvest by heteromyid rodents. *Oecologia* 61: 420-425.
- Raven, P.H. 1977. Perspectives in tropical botany: concluding remarks. *Ann.Miss.Bot.Gard.* 64: 746-748
- Redford, K.H. and C. Padoch (eds.). 1992. Conservation of Neotropical Rainforests: Working from Traditional Resource Use. Columbia University Press. NY. E.U.A.
- Reichman, O.J. and K. Van der Graaff. 1975. Influence of green vegetation on desert rodent reproduction. *J. Mammal.* 53: 503-506.
- Reid, W.V. and K.R. Miller. 1989. Keeping Options Alive: The Scientific Basis for Conserving Biodiversity. World Resources Institute, Washington, D.C. E.U.A.
- Rzedowski, J. 1986. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Smythe, N. 1983. *Dasyprocta punctata* and *Agouti paca*. Pp. 463-465. In: D.H. Janzen (Ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. Chicago. 816 pp.

Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 169-188.

Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp. 371-384. In: A. Estrada y T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.

Wilson, E.O. 1992. The Diversity of life. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. E.U.A.

CAPITULO 2

Mamíferos terrestres removedores postdispersión de frutos y semillas presentes en tres zonas con diferente grado de perturbación antropogénica.

La perturbación antropogénica del bosque tropical produce fuertes cambios ambientales a los que muchas especies no son capaces de adaptarse (Connell, 1978). Se dan cambios y modificaciones a nivel florístico, así como en la estructura de la vegetación, que dependen del tipo y tiempo de perturbación (Kellman, 1970; Purata, 1986; Stromgaard, 1986). En consecuencia, los recursos que proveen las plantas, para los vertebrados en general, y en particular para la mastofauna, varían en diversidad, calidad y cantidad dependiendo de los grados de perturbación que se presentan en la selva (Bowman, *et al.*, 1990).

Opler, Baker y Frankie (1980) encontraron, al comparar entre un bosque primario y un bosque en principio de regeneración, que algunos recursos usados por vertebrados (por ejemplo líquenes, flores y frutos), son mucho menos abundantes en los bosques en regeneración. Así por ejemplo, los frutos de las plantas en bosques primarios son más frecuentemente removidos por animales, mientras que en las etapas sucesionales tempranas o en los sitios fuertemente perturbados, las plantas presentan semillas pequeñas y dehiscentes poco removidas por vertebrados (Opler *et al.*, 1980).

Las semillas y los frutos pueden llegar a ser, para algunas especies de mamíferos, un recurso limitante a diferentes niveles; para algunas especies la disponibilidad del recurso determina la sobrevivencia de los individuos, para otras la disponibilidad del recurso limita el crecimiento de los individuos. Finalmente hay especies cuya reproducción está en función de la disponibilidad del recurso (Fleming, 1988; Glanz, *et al.*, 1982; Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993). En particular en Los Tuxtlas, Veracruz, hay dos especies de roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) muy comunes en el interior de la selva, cuya dinámica poblacional está fuertemente ligada a la disponibilidad de

frutos y semillas en el suelo de la selva (Martínez Gallardo, 1988; Quintero y Sánchez-Cordero, 1989; Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993)

Por otro lado DeSteven y Putz (1984) muestran el impacto que tienen los mamíferos en el reclutamiento de las plántulas de *Dipteryx panamensis* en la isla de Barro Colorado en Panamá, y el efecto detrimental de la perturbación antropogénica (cacería) en la comunidad de mamíferos de la selva y por ende en la vegetación. Por su parte, Dwyer (1978, 1984) también encontró que en áreas con fuertes niveles de perturbación antropogénica hay una pérdida de diversidad en la comunidad de roedores mientras que por otro lado algunas especies oportunistas, como por ejemplo *Rattus exulans*, resultan beneficiadas con la perturbación.

En Los Tuxtlas se presentan 10 órdenes, 30 familias, 94 géneros y 128 especies de mamíferos terrestres (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, en prensa). De estas 128 especies de mamíferos el 32.08 % se alimentan de frutos y semillas que se encuentran en el suelo de la selva constituyendo de esta manera un gremio (es un conjunto de especies que realizan una actividad común) de agentes removedores postdispersión de frutos y semillas (Smythe, 1986; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, en prensa). Por lo tanto, se espera que la perturbación antropogénica de la selva afecte al gremio de removedores postdispersores de semillas de manera negativa, es decir, a mayor grado de perturbación antropogénica menor número de especies conformarán el gremio.

Desafortunadamente, no se conocen muchos aspectos de la biología y de la historia natural de las especies de mamíferos que forman este "gremio", y se desconoce el efecto que tiene la perturbación antropogénica de la selva sobre la comunidad de mamíferos en general, y en particular sobre los mamíferos removedores postdispersores de semillas y frutos de la selva de la región de Los Tuxtlas.

El presente trabajo pretende:

- 1.- Determinar el número de especies de mamíferos removedores postdispersión de semillas o frutos presentes en la zona de estudio.

2.- Comparar el número de especies de mamíferos removedores postdispersores de frutos y semillas presentes en tres zonas de selva con diferentes grados de perturbación antropogénica.

3.- Determinar la dinámica poblacional de dos especies de mamíferos removedores de frutos y semillas (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) más comunes de la selva en tres zonas con diferente grado de perturbación antropogénica.

MATERIALES Y METODOS

Ubicación de la zona de estudio

La región de Los Tuxtlas se encuentra en la vertiente del Golfo de México, al SE del Estado de Veracruz. Es una pequeña cadena montañosa, con orientación noreste-sureste, constituida principalmente por la Sierra de Santa Martha y el Volcán de San Martín Pajapan, y el Volcán de San Martín Tuxtla (Gómez-Pompa *et al.*, 1976). La región de Los Tuxtlas se ubica entre los 18°00' y 18°43' de latitud norte y 94°40' y 95°30' de longitud oeste. La región está conformada por 8 municipios, a saber: Angel R. Cabada, San Andrés Tuxtla, Catemaco, San Pedro Soteapan, Pajapan, Santiago Tuxtla, Hueyapan de Ocampo y Mecayapan.

Las zonas en las que se realizaron las observaciones, y de las cuales se recopiló la información para hacer la descripción del gremio de mamíferos removedores postdispersión presentes, se encuentran en las instalaciones y terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" y los terrenos del Parque Ecológico-Recreativo Nanciyaga, cercano a la Cd. de Catemaco en el Estado de Veracruz.

Ubicación y características de las zonas con diferente grado de perturbación antropogénica

Zona poco perturbada (ZPP)

Esta zona se encuentra en los terrenos de la Estación y comprende los lotes 71 y 73 denominados como la Reserva de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Su tipo de vegetación es el de selva alta perennifolia con dominancia de especies como: *Ulmus mexicana*, *Roupala montana*, *Aphananthe monoica*, *Chionanthus dominguensis*, *Junglans olanchana*, *Ceiba pentandra* y *Bursera simaruba* (Martínez-

Ramos, 1980; Ibarra y Sinaca, 1987). El suelo de la ZPP es un pedregal de roca volcánica, es decir no hay un suelo como tal y si lo hay es muy escaso.

En esta zona no se realiza ningún tipo de actividad antropogénica consistentemente, además que se encuentra lejos de los poblados aledaños a la Estación y es una zona poco accesible y poco frecuentada por la gente.

Zona perturbada (ZP)

Esta zona se encuentra en los terrenos de la Estación, específicamente en el lote 67 en el área denominada "zona de investigación"; presenta vegetación de selva alta perennifolia y vegetación secundaria, se encuentran especies tales como *Astrocaryum mexicanum*, *Nectandra ambigens*, *Piper hispidum*, *Cecropia obtusifolia*, *Brosimum alicastrum* entre otras (Martínez-Ramos, 1980; Ibarra y Sinaca, 1987). En esta zona se presenta una actividad antropogénica moderada, en la cual se han realizado investigaciones consistentemente durante aproximadamente 26 años, es transitada por los lugareños y por la gente que realiza sus investigaciones en esta zona por lo que hay un gran número de veredas y ruido que realiza la gente durante el desarrollo de sus actividades.

Zona muy perturbada (ZMP)

Esta área se encuentra en los terrenos del Parque Ecológico y de Recreación "Nanciyaga" a 8 Km. de la Cd. de Catemaco por la carretera al poblado de Coyame. Es un acahual (vegetación secundaria resultado del abandono de la tierra por parte del hombre) con muchos elementos de vegetación primaria. Presenta especies como *Bursera simaruba*, *Guarea glabra*, *Ficus* sp., *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonii*, *Brosimum alicastrum*, *Mangifera indica*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Chamaedorea alternans*, entre otras (Ibarra y Sinaca, 1987).

La ZMP está circundada por pastizales y el Lago de Catemaco. El suelo de la ZMP es muy similar al de la ZPP dado que es un pedregal de roca volcánica. Esta zona, debido a su proximidad a el Lago de Catemaco, es usada como atractivo turístico, por lo tanto, fué y es consistentemente perturbada por actividades humanas.

La afluencia de gente a la zona es constante durante todo el año y se han realizado modificaciones importantes en el hábitat, como por ejemplo desde apertura constante de veredas y caminos para el tránsito de vehículos y personas, hasta para filmar películas.

Registros de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas o frutos

Se realizaron censos de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas y frutos para tener una estimación del número de especies que se encuentran en las tres zonas estudiadas.

Se utilizaron diferentes métodos, que van desde observaciones directas hasta la búsqueda de evidencias de la actividad de mamíferos removedores, mediante transectos para la colecta de excretas, registros de huellas, madrigueras, rascaderos, echadores y restos de alimentos. Para determinar la presencia de mamíferos removedores postdispersión de frutos y semillas en las tres zonas se realizaron transectos diurnos y nocturnos, dos transectos diurnos (uno por la mañana y otro por la tarde) y uno nocturno diariamente durante siete días al mes por espacio de 36 meses para cada una de las zonas consideradas, en total se realizaron 756 transectos, en cada transecto se recorrieron aproximadamente 3 km en un tiempo de 3 hrs. Por otra parte se colocaron 30 cuadros, en cada una de las zonas, con una superficie de un metro cuadrado los cuales fueron recubiertos con una mezcla de arena y arcilla cernida, en una proporción de 2 a 1, con un espesor de 0.5 cm, de tal manera que en los cuadros de arena preparada se registraron las huellas de los animales que los habían visitados. Para identificar las huellas de los animales visitantes se utilizó la guía de Aranda y March (1987). El trabajo se realizó durante el período de 1991 a 1993.

Para comparar los resultados del el número de especies de mamíferos postdispersores de semillas y frutos presentes en cada una de las tres zonas estudiadas, se efectuó un análisis estadístico basado en un modelo lineal generalizado (GLIM, 3.77, Royal Statistical Society, London, 1985). El modelo considera un error tipo Poisson en lugar de incluir los errores normales, ligado a una función Logarítmica.

Este modelo es el más adecuado para analizar datos de conteos, como es número de especies (Crawley, 1993).

Para el caso de ratones, se establecieron tres cuadrantes permanentes con una superficie de 2700 m² cada uno, de tal manera que en cada zona estudiada se tuvieron 8100 m² de superficie muestreada. En cada cuadrante se realizaron censos de roedores en las tres zonas (ZPP, ZP, ZMP) por medio del método de captura-marcaje-recaptura, para lo cual en cada cuadrante se trazó una cuadrícula de 4 líneas por diez estaciones dando un total de 40 estaciones de trampeo por cuadrante.

Los censos se realizaron durante 5 noches consecutivas cada mes por espacio de 12 meses, utilizando un total de 120 trampas tipo Sherman cebadas con semillas de girasol en cada una de las zonas consideradas.

Los individuos capturados fueron marcados por ectomización de falanges. Se tomaron los datos de peso, el sexo, condición reproductiva, edad y especie. Se obtuvo la densidad poblacional y estructura de edades de las especies *Peromyscus mexicanus* y *Heteromys desmarestianus*. Las densidades poblacionales de estas especies se obtuvieron por medio de método del Número Mínimo de Individuos Vivos (NMIV) (Krebs y Boonstra, 1984). Se compararon las densidades obtenidas en cada una de las tres zonas estudiadas durante los doce meses en que se realizó el censo de las poblaciones de roedores mediante un modelo lineal generalizado (GLIM, 3.77, Royal Statistical Society, London, 1985) considerando un error tipo Poisson ligado a una función Logarítmica. Para analizar el efecto sobre la densidad se utilizó un análisis anidado. Se anido el factor tiempo (meses) dentro del factor zonas, con el objeto de analizar jerárquicamente la importancia de ambos factores. Los cambios obtenidos en la devianza fueron comparados con las tablas de X² para evaluar su significancia (Crawley, 1993).

RESULTADOS

Especies de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas y frutos

Se registraron 35 especies de mamíferos terrestres, 15 fueron roedores, 12 carnívoros, 4 didélfidos, 1 edentado, 2 lagomorfos y 1 artiodáctilo, contituyendo el gremio de mamíferos removedores postdispersores de semillas y frutos en la zona de estudio (Cuadro 2.1)

Al comparar el número de especies de mamíferos removedores postdispersores presentes en las tres zonas (ZPP, ZP y ZMP), se encontró un cambio en la devianza de 7.841 con g.l. = 2 que es mayor al valor de la X^2 de tablas con g.l. = 2 (5.991 al 5 %), por lo tanto las zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP) son significativamente diferentes en cuanto al número de especies de mamíferos removedores postdispersores presentes. En la zona poco perturbada (ZPP) se registraron 31 especies de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas, seguido de la zona perturbada (ZP) la cual presenta una pérdida de especies en relacion a la ZPP de 19% ya que se registraron 25 especies. La zona muy perturbada (ZMP) presento un pérdida del 58% en relación a las especies registradas en la ZPP (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Especies de mamíferos removedores postdispersores presentes en el área de estudio. Con una X se indica la presencia de la especie en la zona. ZPP= zona poco perturbada, ZP= zona perturbada, ZMP= Zona muy perturbada.

ZONAS CON DIFERENTES GRADOS DE PERTURBACION			
ESPECIES ANIMALES	ZPP	ZP	ZMP
Orden: Didelphimorphia			
Familia: Marmosidae			
<i>Marmosa mexicana</i>	X	X	
Familia: Caluromyidae			
<i>Caluromys derbianus</i>	X		
Familia: Didelphidae			
<i>Didelphis marsupialis</i>	X	X	X
<i>Philander opossum</i>	X	X	
Orden: Xenarthra			
Familia: Dasypodidae			
<i>Dasypus novemcinctus</i>	X	X	X
Orden: Lagomorpha			
Familia: Leporidae			
<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	X	X	
<i>Sylvilagus floridanus</i>		X	X
Orden: Rodentia			
Familia: Sciuridae			
<i>Sciurus aureogaster</i>	X	X	X
<i>Sciurus deppei</i>	X	X	
Familia: Geomyidae			
<i>Orthogeomys hispidus</i>	X	X	X
Familia: Heteromyidae			
<i>Heteromys desmarestianus</i>	X	X	X
Familia: Muridae			
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	X	X	
<i>Sigmodon hispidus</i>			X
<i>Oryzomys alfaroi</i>	X	X	X
<i>Oryzomys couesi</i>			X
<i>Oryzomys melanotis</i>			X
<i>Peromyscus mexicanus</i>	X	X	X
<i>Reithrodonthomys fulvescens</i>	X	X	X
<i>Tylomys nudicaudus</i>	X	X	
Familia: Erethizontidae			
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	X		X
Familia: Agoutidae			
<i>Agouti paca</i>	X		
Familia: Dasyproctidae			
<i>Dasyprocta mexicana</i>	X	X	
Orden: Carnivora			
Familia: Canidae			
<i>Canis latrans</i>	X		
Familia: Procyonidae			
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	X	X	
<i>Nasua narica</i>	X	X	
<i>Potos flavus</i>	X	X	
<i>Procyon lotor</i>	X	X	
Familia: Mustelidae			
<i>Conepatus semistriatus</i>	X	X	
<i>Eira barbara</i>	X	X	
<i>Mephitis macroura</i>	X	X	
<i>Mustela frenata</i>	X		
Familia: Felidae			
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	X	X	
<i>Leopardus pardalis</i>	X	X	
<i>Leopardus wiedii</i>	X		
Orden: Artiodactyla			
Familia: Tayassuidae			
<i>Pecari tajacu</i>	X		

Número Total de Especies

31

25

13

Densidad poblacional y estructura de edades de *Peromyscus mexicanus* en cada una de las zonas estudiadas.

Al comparar las densidades poblacionales de *Peromyscus mexicanus*, se encontró un cambio en la devianza, debido al factor zona, de 81.39 con g.l. = 2 que es mayor al valor de la X^2 de tablas con g.l. = 2 (5.991 al 5 %), por lo que las densidades poblacionales de *P. mexicanus* en las tres zonas de estudio son significativamente diferentes. Se encontró que la densidad poblacional estimada de la ZPP (26 individuos/ha) es significativamente mayor a la de la ZP (11 individuos/ha) ($t = 8.59$ $p < 0.05$) y a la de la ZMP (19 individuos/ha) ($t = 3.97$ $p < 0.05$). Mientras que la densidad poblacional estimada de la ZMP es significativamente mayor a la de la ZP ($t = 4.98$ $p < 0.05$).

Al comparar las densidades poblacionales de *P. mexicanus* considerando el factor tiempo, anidado dentro del factor zonas se encontró un cambio en la devianza de 193.1 con g.l. = 33 que es mayor al valor de la X^2 de tablas con g.l. = 33 (47.4 al 5 %), por lo que las densidades poblacionales de esta especie difieren significativamente entre meses en cada una de las zonas (Cuadro 2.2 y Fig. 2.1).

En la Figura 2.1 se puede apreciar que el comportamiento de la densidad poblacional es muy similar entre la ZPP y la ZP, el cual se caracteriza por una gran variación de la densidad poblacional entre mes y mes. Se puede apreciar que existen dos incrementos poblacionales bien definidos en ambas zonas, uno en agosto para las dos zonas (53 y 28 individuos/ha respectivamente), otro en diciembre para la ZPP con 38 individuos/ha y en enero para la ZP con 22 individuos/ha. Ambas zonas presentan sus densidades poblacionales menores en los meses de abril, mayo y junio con 10 individuos/ha para la ZPP y 2 individuos/ha para la ZP (Fig. 2.1 y Cuadro 2.2)

Cuadro 2.2. Densidades poblacionales (número de individuos/ha) de las dos principales especies de roedores en las áreas de estudio. Las densidades fueron estimadas por el método del número mínimo de individuos vivos.

	JULIO	AGOSTO	SEPT.	OCT.	NOV.	DIEC.	ENERO	FEB.	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO
<i>Heteromys desmarestianus</i>	ZONA POCO PERTURBADA	8	12	6	10	5	17	12	5	16	17	11
	ZONA PERTURBADA	28	31	11	4	5	10	10	11	10	20	34
	ZONA MUY PERTURBADA	1	2	5	4	5	4	4	5	5	0	7
<i>Peromyscus mexicanus</i>	ZONA POCO PERTURBADA	40	53	29	25	29	38	33	18	23	11	10
	ZONA PERTURBADA	19	28	9	2	15	10	22	12	7	2	2
	ZONA MUY PERTURBADA	27	37	23	18	16	18	20	20	15	7	15

Cuadro 2.3. Estructura de edades de las poblaciones de *H. desmarestianus* y *P. mexicanus* en las zonas de muestreo durante un año. Los números representan el porcentaje de las categorías de edad que están representadas en la población cada mes.

		JULIO	AGOSTO	SEPT.	OCT.	NOV.	DEC.	ENERO	FEB.	MARZO	ABRIL	MAYO	JUNIO
<i>Heteromys desmarestianus</i>	ZONA POCO PERTURBADA	JOVENES 37.5	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		SUBAD. 62.5	0	20	62.5	60	0	10	25	15.3	21.4	0	11.1
		ADULTOS 0	90	80	37.5	50	100	80	75	84.6	78.5	100	88.8
	ZONA PERTURBADA	JOVENES 32.1	12	0	0	0	0	12.6	11.1	0	6.2	2.8	39.3
		SUBAD. 67.8	28	11.1	0	0	25	25	11.1	25	18.7	14.3	32.1
		ADULTOS 0	60	88.8	100	100	75	62.6	77.7	75	75	82.8	28.6
	ZONA MUY PERTURBADA	JOVENES 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		SUBAD. 0	0	0	0	33.3	0	0	33.3	0	0	0	0
		ADULTOS 100	100	100	66.6	100	100	66.7	100	100	100	0	100
<i>Peromyscus mexicanus</i>	ZONA POCO PERTURBADA	JOVENES 52.5	0	0	0	0	3.2	0	0	0	5.5	11.1	28.5
		SUBAD. 47.5	2.3	16.6	5	4.2	9.7	11.1	13.3	0	0	14.3	0
		ADULTOS 0	87.8	83.3	95	95.8	87.1	88.9	86.7	84.7	88.8	57.1	100
	ZONA PERTURBADA	JOVENES 0	8.7	0	0	0	0	6.5	0	18.6	0	0	50
		SUBAD. 15.8	8.7	28.8	0	25	12.5	16.7	60	33.3	50	0	0
		ADULTOS 84.2	82.6	71.4	100	75	87.5	77.7	40	60	50	100	50
	ZONA MUY PERTURBADA	JOVENES 26	0	6.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		SUBAD. 74	20	10.5	6.6	7.7	13.3	12.5	12.5	16.6	33.3	8.3	0
		ADULTOS 74	73.34	89.5	93.3	92.3	86.7	87.5	87.5	83.3	66.6	91.6	100

Para la ZMP, el comportamiento de la densidad poblacional, a lo largo del estudio, es diferente al de las otras dos zonas; la densidad poblacional en esta zona es menos variable, sólo se encuentra un incremento poblacional en el mes de agosto y a partir de ahí una disminución, fluctuando la densidad poblacional por espacio de siete meses entre 15 y 23 individuos/ha. Sólo se percibieron dos fuertes caídas de la densidad poblacional una, la más baja, en abril y otra en junio con 7 y 9 individuos/ha respectivamente. La devianza (274.49) de la densidad poblacional de *Peromyscus mexicanus* es explicada en un 70.35 % por el factor tiempo y en un 29.65 % por el factor zonas.

Con respecto a la estructura de edades se puede apreciar en la Figura 2.1 que en la ZPP se presentan las tres clases de edad consideradas apareciendo individuos jóvenes en diciembre, marzo, abril y mayo como componentes de la población de *Peromyscus mexicanus* en esta zona en un 3.22, 5.56, 11.11 y 28.57 % respectivamente. En nueve meses se registraron individuos subadultos en la población variando sus porcentajes de composición en la población de 2.32 hasta 52.5 % en agosto y julio, respectivamente. Durante todos los meses se capturaron individuos adultos, constituyendo entre el 100 y 47.5 % de la población.

En la población de *Peromyscus mexicanus* de la ZP, también se presentan individuos jóvenes en agosto, enero, marzo y junio en un 8.70, 5.56, 16.66 y 50 % respectivamente. En nueve meses se registraron individuos subadultos constituyéndose desde el 8.70 % de la población en agosto hasta el 60 % en febrero.

En esta zona, al igual que en la anterior, se capturaron individuos adultos durante todo el año de estudio; en dos meses (octubre y mayo) la población estuvo conformada exclusivamente por individuos adultos, en el resto de los meses se obtuvo una composición de la población entre 40 y 87.50 % de individuos de esta misma edad (Cuadro 2.3 y Figura 2.1).

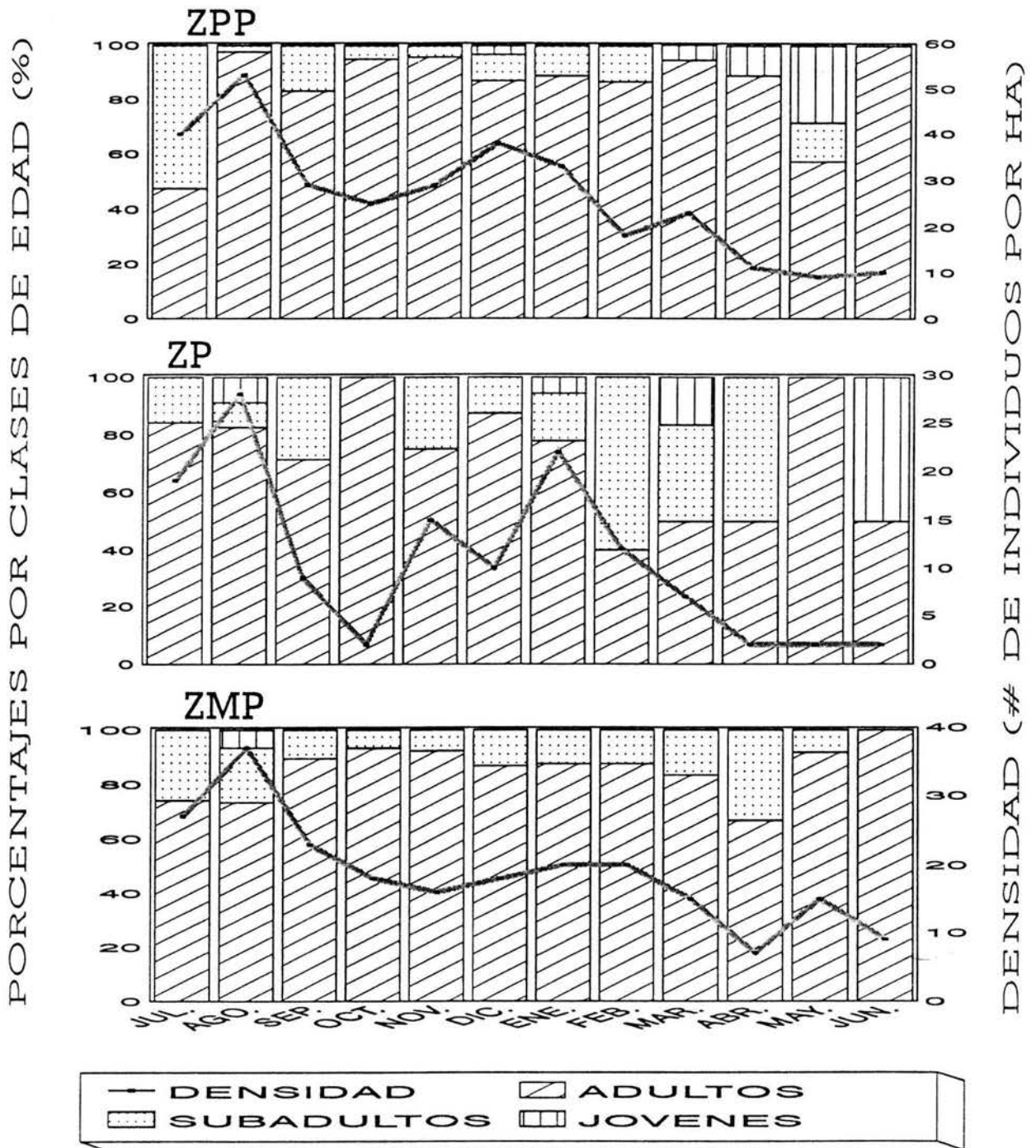


Figura 2.1. Densidad poblacional y estructura de edades de *Peromyscus mexicanus* durante un año, en tres zonas con diferente grado de perturbación antropogénica.

En la ZMP, solamente en agosto se registraron individuos juvenes formando el 6.66 por ciento de la población, que es el mes en el cual se presentó el único pico poblacional para la zona durante todo el estudio (Cuadros 2.2 y 2.3 y Figura 2.1). Durante 11 meses se registraron individuos subadultos formando parte de la población los porcentajes con los que esta clase de edad estuvo contribuyendo para conformar la población de esta zona que van desde un mínimo de 6.67 % hasta un máximo de 33.33 % en octubre y abril respectivamente. En términos generales, la población de esta zona estuvo conformada principalmente por individuos adultos durante los 12 meses de estudio, en abril los adultos registrados fueron el 66.67 % del total de la población, siendo el mes donde se encontró el menor número de adultos, y en junio se encontraron solamente individuos adultos formando parte de la población muestreada (Cuadro 2.3 y Figura 2.1).

Densidad poblacional y estructura de edades de *Heteromys desmarestianus* en cada una de las zonas estudiadas.

Al comparar las densidades poblacionales de *Heteromys desmarestianus* obtenidas se encontró un cambio en la devianza, debido al factor zona, de 129.5 con g.l. = 2 que es mayor al valor de la X^2 de tablas con g.l. = 2 (5.991 al 5 %) por lo que las densidades poblacionales de *H. desmarestianus* en las zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP) son significativamente diferentes.

Se encontró que la densidad poblacional estimada de la ZP (18 individuos/ha) es significativamente mayor a la de la ZPP (11 individuos/ha) ($t = 4.62$ $p < 0.05$) y ZMP (3 individuos/ha) ($t = 9.25$ $p < 0.05$). Mientras que la densidad poblacional estimada de la ZMP es significativamente menor a la de la ZPP ($t = 6.36$ $p < 0.05$). Al comparar las densidades poblacionales de *H. desmarestianus* considerando al factor tiempo anidado dentro del factor zonas se encontró un cambio en la devianza de 139.1 con g.l. = 33 que es mayor al valor de la X^2 de tablas con g.l. = 33 (47.4 al 5 %) por lo que las densidades poblacionales de esta especie difieren significativamente entre meses en cada una de las zonas. La mayor densidad poblacional en la ZPP,

ocurrió en diciembre y abril, las menores en noviembre y febrero (Cuadro 2.2 y Fig. 2.2).

En la Figura 2.2 se puede observar que la densidad poblacional de *Heteromys desmarestianus* presenta una variación de 5 a 17 individuos/ha, la cual es menor a la que se presenta en la ZP, ya que las densidades poblacionales para esta área fluctúan de 4 a 43 individuos/ha, ocurriendo las mayores densidades poblacionales en mayo, junio y julio, las menores ocurren en octubre y noviembre (Cuadro 2.2). El comportamiento de la densidad poblacional es muy particular, pues por espacio de siete meses, de los doce que duró el estudio, se mantuvo con muy poca fluctuación (4 a 11 individuos/ha) asemejándose un poco al comportamiento observado para la ZPP, mientras que en los otros cinco meses se encontraron densidades muy altas (20 a 43 individuos/ha) (Cuadro 2.2).

En la Figura 2.2 se puede apreciar el comportamiento de la densidad poblacional de *Heteromys desmarestianus* en la ZMP, que a lo largo del estudio fue diferente al de las otras dos zonas. La ZMP se caracterizó por presentar bajas densidades poblacionales de *Heteromys desmarestianus*. La máxima densidad encontrada en esta zona fue de 7 individuos/ha en mayo, y la mínima de 1 individuo/ha en julio, aunque hubo meses (abril y junio) en los que no se registraron individuos de esta especie (Cuadro 2.2). La devianza (268.60) de la densidad poblacional de *Heteromys desmarestianus* es explicada en un 51.78 % por el factor tiempo y en un 48.22 % por el factor zonas.

Con respecto a la estructura de edades se puede apreciar en la Figura 2.2 que en la ZPP se presentan las 3 clases de edad consideradas, apareciendo individuos jóvenes en agosto como componentes de la población de *Heteromys desmarestianus* en esta zona en un 10 %. En 9 meses se registraron individuos subadultos en la población variando sus porcentajes de composición en la población de 11.11 % hasta 62.5 % en junio y octubre respectivamente. Durante todos los meses se capturaron individuos adultos, constituyendo entre el 100 % (diciembre) y 37.5 % (octubre) de la población.

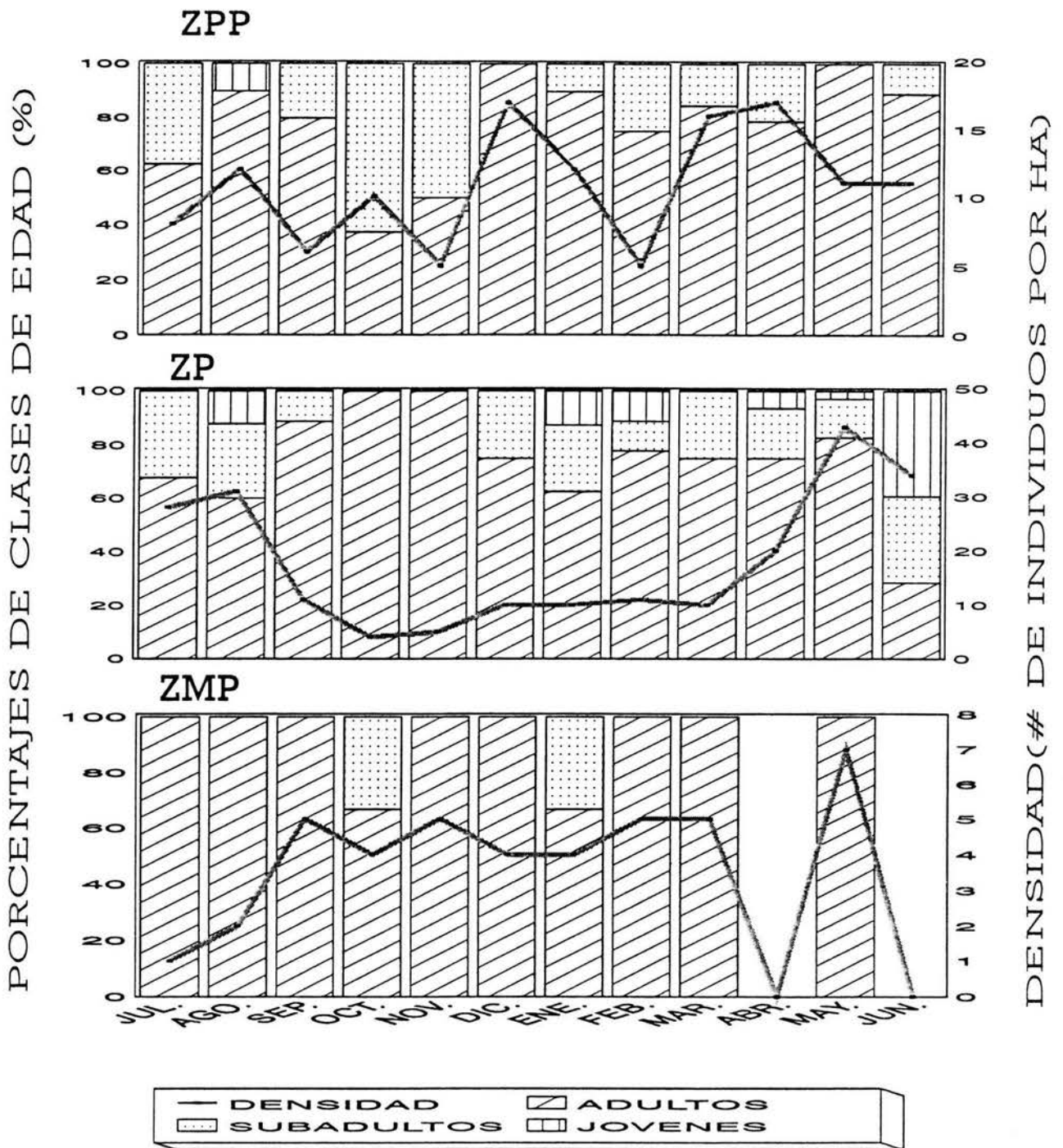


Figura 2.2.- Densidad poblacional y estructura de edades de *Heteromys desmarestianus* durante un año, en tres zonas con diferente grado de perturbación antropogénica.

En la población de *Heteromys desmarestianus* de la ZP, se presentan juveniles en agosto, enero, febrero, abril, mayo y junio en un 12, 12.5, 11.11, 6.25, 2.85 y 39.29 % respectivamente, durante 10 meses se registraron individuos subadultos, constituyendo desde el 11.11 % de la población en septiembre y febrero hasta el 32.14 % en julio y junio. En esta zona, se capturaron adultos durante todo el año de estudio; en dos meses (octubre y noviembre) la población estuvo conformada exclusivamente por adultos, en el resto de los meses se obtuvo una composición de la población entre 60 y 88.89 % de individuos adultos (Cuadro 2.3 y Figura 2.2).

En la ZMP, a diferencia de las dos zonas anteriores, solamente se registraron individuos subadultos en octubre y enero, los porcentajes con los que esta clase de edad estuvo contribuyendo para conformar la población de esta zona fueron de 33.33% . En términos generales la población estuvo conformada principalmente por individuos adultos durante los doce meses de estudio (Cuadro 2.3 y Figura 2.2).

DISCUSION

Efectos de la perturbación antropogénica sobre la mastofauna

Los resultados obtenidos en este trabajo establecen que el número de especies de mamíferos removedores postdispersión de frutos y semillas, disminuye gradualmente entre las zonas estudiadas siendo mayor en la ZPP seguido en orden descendente por la ZP y por último el menor número de especies de mamíferos removedores se encontró en la ZMP. La reducción del número de especies de mamíferos removedores presentes en cada una de las zonas estudiadas, probablemente se deba a las modificaciones del hábitat resultantes del incremento gradual de actividades antropogénicas (en términos de tiempo y tipo de actividades) que se realizan en cada una de las tres zonas consideradas en el estudio.

La reducción y el aislamiento de la vegetación son quizás las modificaciones que afecten más significativamente al gremio de mamíferos removedores de frutos y semillas. Dichas modificaciones producen fuertes cambios ambientales, a los que

muchas especies no son capaces de adaptarse (Connell, 1978). También pueden ocurrir cambios y modificaciones a nivel florístico así como en la estructura de la vegetación (Kellman, 1970; Purata, 1986; Stromgaard, 1986). Dependiendo del grado de cambio que se presente en el hábitat, como respuesta a la perturbación antropogénica, los recursos que proveen las plantas, para los vertebrados en general, y en particular para la mastofauna, variarán en calidad y cantidad (Bowman *et al.*, 1990). En el presente estudio, es muy probable que la perturbación antropogénica de la ZPP y la ZP no propicie cambios en el hábitat que modifiquen significativamente la calidad y cantidad de los recursos originales usados por el gremio de removedores postdispersión de semillas, y en consecuencia los gremios de estas dos zonas estén compuesto de un buen número de especies de mamíferos.

Es muy probable que la disponibilidad de recursos usados por las especies del gremio de removedores en la ZMP no se sea suficiente como para mantener un gremio tan rico en especies. Además hay que considerar que el grado de perturbación de esta zona es muy alto, dado que todos los días se desarrollan actividades humanas, lo que impide el establecimiento y permanencia de algunas especies de mamíferos típicos de selva. Esto provoca fuertes cambios en la composición del gremio, pues de las 13 especies registradas en la ZMP solo 9 se consideran como fauna propia de la selva, las otras 4 (*Sigmodon hispidus*, *Oryzomys couesi*, *Oryzomys melanotis* y *Reithrodonthomys fulvescens*) son fauna característica de sistemas tales como pastizales, bordes de selva, bordes de ríos y lagunas (Eisenberg, 1989; Emmons, 1990) es decir, de sitios sin dosel. Estas cuatro especies resultan beneficiadas con la perturbación antropogénica de la selva pues les permite tener acceso a recursos (sitios de anidación, alimentos) que sin la perturbación antropogénica de la selva no tendrían.

Por otra parte de las especies que no se encuentran tanto en la ZP como en la ZMP, hay tres (*Caluromys derbianus*, *Agouti paca* y *Pecari tajacu*) cuya ausencia en esta dos zonas probablemente se debe a que estas especies de mamíferos restringen su alimentación a semillas o frutos.

Estos resultados apoyan las conclusiones a las que llega Dwyer (1978, 1984) que concluye que en los bosques de Nueva Guinea en áreas con fuertes niveles de perturbación antropogénica en los bosques de Nueva Guinea haya una baja diversidad en la comunidad de mamíferos (roedores), inclusive algunas especies llegaron a ser extirpadas mientras que por otro lado aparecen especies oportunistas que resultan beneficiadas con la perturbación.

La reducción del hábitat primario en la región de Los Tuxtlas se ha visto acelerada en los últimos años (Dirzo y García, 1992), lo cual ha afectado de manera notable a la comunidad de mamíferos terrestres removedores de semillas.

Las especies más sensibles a las modificaciones del hábitat tienden a desaparecer o a reducir sus poblaciones drásticamente del área afectada, ya sea porque emigren a zonas más remotas y menos perturbadas, o bien porque mueran en el sitio, ya sea por depredación, cacería, o por falta de recursos (alimento, refugios, árboles para percharse, etc.) (Connell, 1978), o porque sean desplazadas por exclusión competitiva por las especies oportunistas que aparecen cuando se modifica el hábitat (Dwyer, 1978; 1984; Wolff, 1989).

Lo anterior es claro en el caso de *Heteromys desmarestianus*, que mostró significativamente menor densidad poblacional en la ZMP en relación a las otras dos zonas. Además durante todo el estudio en la ZMP se encontraron solamente individuos de edad adulta por lo que se infiere que no hay reclutamiento, o bien, que es muy bajo. Ya que durante los muestreos se atraparon casi siempre a los mismos individuos y en los mismos lugares, inclusive hubo dos meses en los que no se atraparon individuos de esta especie en la zona muy perturbada. Quizás esta especie, ante la presión de la reducción de su hábitat incrementen de manera notable la conducta de defensa del territorio (Wolf, 1989). Por lo anterior, se sugiere a *Heteromys desmarestianus* como una especie extremadamente sensible a la perturbación de su hábitat, pero sobre todo, a la perturbación antropogénica de la selva ya que tiene un fuerte impacto en su estructura poblacional.

Los resultados obtenidos con *Heteromys desmarestianus* en la ZPP y en la ZP muestran que hay un reclutamiento *in situ*, esto es, hay una incorporación de individuos nuevos a la población por nacimiento. Esto lo sugiere el hecho de tener una estructura de edades en la que se encuentran presentes las tres clases de edad consideradas en este estudio (jóvenes, subadultos y adultos) durante prácticamente todo el período de muestreo.

El comportamiento de las densidades poblacionales en ambas zonas difiere, pero si no se consideran los meses de julio, agosto, mayo y junio de la ZP el comportamiento de las densidades poblacionales es muy similar en ambas zonas, ya que en estos meses en la ZP se obtuvieron densidades muy altas (28 a 43 ind./ha).

Este comportamiento de las poblaciones de ambas zonas es posible que se deba a una disponibilidad de recursos para los ratones muy similar (Fleming y Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero, 1993).

Por otra parte, también, puede ser una respuesta a la poca competencia interespecífica por el recurso alimenticio en la ZP. Es muy probable que la competencia sea mayor en la ZPP pues se logró detectar un mayor número de especies de mamíferos terrestres removedores postdispersión de semillas o frutos.

Con respecto a *Peromyscus mexicanus*, se encontró que las variaciones en las densidades poblacionales también responden en buena parte a las zonas con diferente grado de perturbación. En las zonas de estudio el reclutamiento de *Peromyscus mexicanus* es principalmente *in situ*, es decir, por reproducción de los individuos que ahí habitan. Esto lo sugiere el hecho de que prácticamente durante todo el año de estudio se encontraron presentes individuos jóvenes y subadultos formando parte importante de la población residente en las zonas.

No obstante de que no hay un efecto evidente de las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica sobre el reclutamiento, en los resultados obtenidos en la ZMP con respecto a la densidad poblacional de esta especie se puede ver muy claramente que existen diferencias con el comportamiento de las densidades obtenidas en las otras dos zonas (ZPP y ZP). En la ZPP y ZP se pudieron apreciar

fuertes variaciones intramensuales de las densidades poblacionales de *Peromyscus mexicanus* y, además, se detectaron menos individuos residentes que en la ZMP (C. Vargas com. pers. y Obser.pers.). Las variaciones durante cada mes de las densidades poblacionales de *Peromyscus mexicanus* para el caso de la ZPP probablemente se deban a altos recambios poblacionales.

Al comparar el comportamiento de la densidad poblacional de *Peromyscus mexicanus* y *Heteromys desmarestianus* en la ZP se encuentra que al haber un incremento de la densidad de *Heteromys* hay un fuerte decremento en la de *Peromyscus*. Lo anterior probablemente se debe a dos causas, una es la depredación y otra es la competencia interespecífica por los recursos (sitios de anidación, alimento).

Por otra parte, en la ZMP la densidad poblacional de *Peromyscus mexicanus* se mantuvo con muy poca variación durante prácticamente todo el estudio; se observaron más individuos residentes en esta zona; de hecho, prácticamente se capturaron los mismos individuos cada mes; la población de esta especie en la ZMP es predominantemente adulta.

En síntesis, *Peromyscus mexicanus* es una especie de roedor que aparentemente no resulta afectada poblacionalmente por la perturbación antropogénica de su hábitat en términos de su densidad poblacional y estructura de edades como tal. Sin embargo si se considera la organización social de la población, si se tienen fuertes repercusiones por parte de la perturbación antropogénica.

Otro aspecto importante de destacar es el hecho de que *Peromyscus mexicanus* aparentemente no se ve limitado por el recurso alimenticio; esto se deduce a partir de que durante prácticamente todo el estudio se registraron individuos jóvenes y subadultos como integrantes de la población, esto sugiere una actividad reproductiva durante todo el año como respuesta a una alta disponibilidad de alimento en las tres zonas consideradas.

La perturbación antropogénica lleva a una disminución de las poblaciones de mamíferos terrestres, inclusive a una drástica disminución en la riqueza de especies

de mamíferos típicos de selva. Los efectos sobre las poblaciones dependen de la especie, encontrando mucha variación en las respuestas que exhiben las especies a la perturbación antropogénica. Existen respuestas tan claras como lo son las exhibidas por *Heteromys desmarestianus*, es decir, una severa disminución de la densidad poblacional, alteraciones en la estructura de edades y por lo tanto, fuertes efectos en la organización y estructura de las poblaciones. En cambio, con *Peromyscus mexicanus* no se perciben de manera tan clara los efectos de la perturbación.

CONCLUSIONES:

- 1.- El gremio de mamíferos postdispersores de frutos y semillas en la zona de estudio está constituido por 35 especies de mamíferos terrestres, siendo el Orden Rodentia el que mayor número de especies aporta.
- 2.- La zona con poca perturbación antropogénica presentó el gremio de mamíferos removedores de frutos y semillas con mayor número de especies seguido del gremio de la zona con perturbación antropogénica intermedia, y finalmente el gremio que menor número de especies de mamíferos removedores tuvo fue el de la zona muy perturbada. Esto es, a mayor grado de perturbación antropogénica de la selva, menor número de especies de mamíferos removedores postdispersión de semillas.
- 3.- *Heteromys desmarestianus* presentó una significativa disminución de la densidad poblacional y alteraciones en la estructura de edades en la zona muy perturbada, en relación a las otras dos zonas consideradas en el trabajo. Por su parte, las poblaciones de *Peromyscus mexicanus* de las tres zonas se comportan de manera muy similar, aunque la población de la zona muy perturbada difiere de las otras zonas en su organización social.
- 5.- Las devianzas de las densidades poblacionales de *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* se explican de manera diferencial por los factores considerados, las devianzas de las densidades poblacionales de *H. desmarestianus* están explicadas en un 48.22% por el factor zonas y en un 51.78% por el factor tiempo (meses) mientras que las de *P. mexicanus* están explicadas en un 29.65% por

el factor zonas y en un 70.35% por el factor tiempo (meses). Esto sugiere que las poblaciones de *Heteromys desmarestianus* son más sensible a la perturbación antropogénica de las zonas que las de *Peromyscus mexicanus*.

LITERATURA CITADA.

- Aranda, M. e I. March. 1987. Gufa de los mamíferos silvestres de Chiapas. INIREB. México. 149 pp.
- Bowman, D., J. Woinarski, D. Sands, A. Wells and V. McShane. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *J. Biogeography* 17: 227-239.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Crawley, M.J. 1993. Glim for Ecologists. Blackwell Scientific Publications. London. 379 pp.
- DeSteven, D. and F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dirzo, R.M. and M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6:84-90
- Dwyer, P. D. 1978. Rats, pigs and men: disturbance and diversity in the New Guinea highlands. *Aust. J. Ecol.* 3: 213-132.
- Dwyer, P. D. 1984. From garden to forest: small rodents and plant succession in Papua New Guinea. *Aust. Mammal.* 7: 29-36.
- Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Vol. 1. The University of Chicago Press. E.U.A. 449 pp.
- Emmons, L.H. and F. Feer. 1990. Neotropical Rainforest Mammals. The University of Chicago Press. E.U.A. 281 pp.
- Fleming, T.H. 1988. The Short-tailed fruit bat. The University of Chicago Press. 365 pp.
- Glanz, W.E., R.W. Thorington, J. Giacalone-Madden and L.H. Heaney. 1982. Seasonal food use and demographic trends in *Sciurus granatensis*. Pp. 239-252. In: E.G. Leigh, A.S. Rand, and D.M. Windsor (Eds.). The Ecology of a Tropical Forest. Washington, D.C. Smithsonian. Inst.
- Gómez-Pompa, A., C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (Eds.). 1976. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. CECSA, CNEB, INIREB. México, D.F. 640 pp.
- Ibarra, G.M. y S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Instituto de Biología, U.N.A.M. 51 pp.
- Kellman, M. 1970. Secondary plant succession in tropical montane Mindanao. Publication BG/2. Australian National University, Canberra.

- Krebs, C.J. and R. Boonstra. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. *Can. J. Zool.* 62: 2440-2444.
- Martínez-Gallardo, R. 1988. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Tesis. ENEP-Zaragoza, UNAM.
- Martínez-Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. En prensa. Lista de especies de mamíferos terrestres de la región de Los Tuxtlas en el Estado de Veracruz, México. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Voght. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología, U.N.A.M.
- Martínez-Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. En prensa. Historia Natural de algunas especies de mamíferos terrestres de la región de Los Tuxtlas en el Estado de Veracruz, México. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Voght. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología, U.N.A.M.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis. Fac. Ciencias, U.N.A.M. México. 181 pp.
- Opler, P. A., H. G. H. Baker and G. W. Frankie. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary successions in Neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica* 12(Supplement): 40-46.
- Purata, S. E. 1986. Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *J. Trop. Ecol.* 2: 257-276.
- Quintero, G. y V. Sánchez-Cordero. 1989. Estudio del área de actividad de *Heteromys desmarestianus* (Rodentia: Heteromyidae) en una selva alta perennifolia. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Zool.*, 60(2): 223-240.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio Poblacional de la rata espinosa (*Heteromys desmarestianus*) en una selva húmeda de Veracruz, México. Pp. 301-316. En: R.A. Medellín y G. Ceballos (Eds.). Avances en el estudio de los Mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. México, D.F. Publ. Esp. Vol.1. 464 pp.
- Sánchez-Cordero, V. and T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 596-617 In: H. Genoways and J.H. Brown (Eds.). Biology of the Heteromyidae. The American Society of Mammalogists. Special Publication 10. 719 pp.
- Sánchez-Cordero, V. y R. Martínez-Gallardo. En prensa. Mamíferos de la selva húmeda de México. En: S. Guevara y S. Purata (Eds.). Selvas Húmedas de México. Instituto de Ecología, A.C.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 169-188.
- Stromgaard, P. 1986. Early secondary succession on abandoned shifting cultivators' plots in the Miombo of south central Africa. *Biotropica* 18: 97-106.
- Wolff, O.J. 1989. Social Behavior. Pp. 271-292. In: G.L. Kirkland, Jr., and J.N. Layne (Eds.). Advances in the Study of *Peromyscus*. Texas Tech University Press. E.U.A. 366 pp.

CAPITULO 3

VALOR DIETETICO DE FRUTOS Y SEMILLAS PARA EL RATON *Heteromys desmarestianus* (HETEROMYIDAE)

La teoría del forrajeo óptimo provee un respaldo para predecir tendencias dietéticas de los animales con los diferentes alimentos que se encuentran en sus actividades de búsqueda de alimento (Pyke, 1984). El grupo de roedores granívoros es ideal para probar tendencias en la selección de alimento, ya que el alimento principal de este grupo son las semillas, las cuales se pueden manipular fácilmente para la realización de experimentos. Algunos estudios previos han demostrado que las ratas canguro (*Dipodomys* spp) y los ratones de abasones (*Perognathus* spp) seleccionan semillas de un alto contenido energético, nutricional, o contenido de agua, y evitan semillas con compuestos tóxicos (Frank, 1988; Reichman, 1977; 1983).

Los roedores terrestres de los géneros *Liomys* y *Heteromys* colectan frutos y semillas del suelo de la selva (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993). Algunos estudios han demostrado que *Liomys salvini* consume selectivamente frutos y semillas de plantas que producen grandes cosechas, y evitan otras que contienen compuestos tóxicos (Janzen, 1981, 1982a, 1982b, 1986).

En Los Tuxtlas hay especies de plantas cuyos frutos y semillas presentan características nutricionales y energéticas muy específicas, ya que hay especies como *Cymbopetalum baillonii* y *Brosimum alicastrum*, que producen semillas ricas en proteínas, mientras que las semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Chamaedorea alternans* son más pobres en contenido proteínico (Coates-Estrada y Estrada, 1988; Estrada y Coates-Estrada, 1986; Escalona, 1989). Así mismo, existen especies, por ejemplo *Ficus cotiniflora* (Moraceae), cuyos frutos son una fuente importante de energía, agua, y algunos nutrientes para los mamíferos en general, y en particular para *Heteromys desmarestianus* (Coates-Estrada y Estrada, 1986). En los trabajos de Sánchez-Cordero (1993) y Sánchez-Cordero y Fleming (1993), se proporciona una

lista de especies de plantas de las cuales se han encontrado restos de frutos o semillas en los abasones de *H. desmarestianus*. Sin embargo, se desconoce cómo seleccionan su alimento, ya que se han encontrado en los abasones semillas de alto (*C. baillonii* y *B. alicastrum*) y bajo valor nutricional (*P. oxyphyllaria* y *C. alternans*).

Por lo tanto en el presente estudio, se pretende determinar si las semillas o frutos que recolecta *Heteromys desmarestianus* son dietéticamente más valiosos que los frutos y semillas de otras especies no recolectadas, aunque son producidas en grandes cantidades. Con base en los resultados obtenidos se propone un conjunto de predicciones con respecto a la remoción postdispersión de los frutos y semillas en el suelo de la selva por *Heteromys desmarestianus*.

MATERIALES Y METODOS

En los laboratorios de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas del Instituto de Biología, U.N.A.M., se estableció una colonia con individuos de *Heteromys desmarestianus* que fueron capturados vivos con trampas tipo Sherman (8 x 9 x 23 cm) en áreas aledañas a la estación. Se procuró que los individuos utilizados en los experimentos fueran lo más homogéneos posible, de tal manera que los individuos experimentales presentaron las siguientes características: individuos adultos no reproductivos, con pesos de entre 50 y 70 g.

Por otro lado, se realizaron colectas de semillas de *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae), *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae), *Bactris tricophylla*, *Chamaedorea alternans*, *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea concolor*, *Chamaedorea ernesti-augustii* (Palmae), y los frutos de *Ficus yoponensis* (Moracea) y *Astrocaryum mexicanum* (Palmae) encontradas en los abasones de individuos de *Heteromys desmarestianus* por Sánchez-Cordero (1993; Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1.--Historia natural de las especies de plantas incluidas en este estudio. Los frutos y semillas encontrados en los abasones de *Heteromys desmarestianus* están marcados con un asterisco. Se indica el estado sucesional en el que se encuentra a la especie e incluye: M, selva madura; S, Sucesión intermedia y C, claro. Consultar Ibarra (1985) para información más detallada de estas especies de plantas.

Especies	Forma de vida	Estado sucesional	Epoca de fructificación (meses)	Tamaño* de frutos (cm)	Tamaño* de semillas (cm)	No. de semillas/fruto	Ofrecida como
Annonaceae							
<i>Cymbopetalum baillonii*</i>	Arbol	M, S, C	Feb-May	6.0-15.0	1.3-1.7	18-40	semilla
Euphorbiaceae							
<i>Omphalea oleifera</i>	Arbol	M, S, C	May-Sept	4.0-5.0	2.3-2.8	3	semilla
Lauraceae							
<i>Nectandra ambigens*</i>	Arbol	M, S	Ago-Nov	2.0-2.7	1.7-2.3	1	semilla
Menispermaceae							
<i>Abuta panamensis</i>	Liana	M	Ene-Mar	2.4-3.5	2.2-3.1	1	semilla
Moraceae							
<i>Brosimum alicastrum*</i>	Arbol	M, S	Abr-Jun	1.6-2.3	0.8-1.3	1-3	semilla
Ficus							
<i>yoponensis*</i>	Arbol	M, S, C	Ene-Dic	1.2-2.0	0.1-0.2	65-170	fruto
Poulsenia							
<i>armata*</i>	Arbol	M, S	May-Nov	2.0-3.0	0.6-0.9	6-17	semilla
Pseudolmedia							
<i>oxyphyllaria*</i>	Arbol	M, S	Mar-May	1.3-2.0	0.9-1.2	1	semilla
Palmae							
<i>Astrocaryum mexicanum*</i>	Palma	M, S, C	Sep-Dic	4.5-7.0	4.5-7.0	1	fruto
Bactris							
<i>tricophylla*</i>	Palma	M, S	Ago-Feb	0.8-1.1	0.7-1.0	1	semilla
Chamaedorea							
<i>concolor*</i>	Palma	M, S	Nov-Feb	0.4-0.6	0.3-0.45	1	semilla
<i>ernesti-aug.*</i>	Palma	M, S	Ene-Dic	0.7-1.4	0.6-1.4	1	semilla
<i>oblongata*</i>	Palma	M, S	Nov-Mar	1.0-1.6	0.9-1.3	1	semilla
<i>alternans*</i>	Palma	M, S, C	Jul-Ene	0.8-1.2	0.9-1.4	1	semilla
Rubiaceae							
Faramea							
<i>occidentalis</i>	Arbol	M, S	Sep-Feb	0.8-1.2	0.6-0.7	1	semilla
Sapindaceae							
<i>Cupania glabra</i>	Arbol	M, S	Abr-May	1.3-1.7	0.7-1.0	2-3	semilla
Sapotaceae							
Bumelia							
<i>perspicillata</i>	Arbol	M, S	Ene-Abr	1.0-1.3	0.9-1.2	1	fruto
Dipholis							
<i>minutiflora</i>	Arbol	M, S	Ene-Feb	1.7-2.0	1.1-1.5	1	semilla
Pouteria							
<i>campechiana</i>	Arbol	M, S	Oct-Ene	3.5-6.0	1.7-2.5	2-5	semilla

* Intervalos (min-max) son de una muestra de 100 frutos o semillas para cada especie.

También se realizaron colectas de especies que no se encontraron en los abasones de los ratones pero que producen tamaños de cosechas muy grandes, y además sus frutos y semillas se encuentran comúnmente en el suelo de la selva durante la temporada de fructificación (Estrada y Coates-Estrada, 1986, 1991; Ibarra, 1985) siendo por lo tanto un recurso potencial para los ratones, dichas especies son: semillas de *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae), *Abuta panamensis* (Menispermaceae), *Cupania glabra* (Sapindaceae), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), *Dipholis minutiflora* y *Pouteria campechiana* (Sapotaceae), y frutos de *Bumelia perspicillata* (Sapotaceae) (Ver Cuadro 3.1).

Las semillas y frutos de las especies de plantas anteriormente mencionadas fueron colectados del suelo de la selva, se pusieron en bolsas de plástico, y se almacenaron en un refrigerador hasta el momento de realizar los experimentos. El período de almacenamiento de las semillas no excedió los 10 días a partir de que fueron colectadas. Los ratones se mantuvieron en condiciones de laboratorio de la siguiente manera:

- 1.- Los roedores fueron puestos en cajas de acrílico (60 x 30 x 20 cm).
- 2.- Se utilizaron 6 ratones para cada una de las plantas ofrecidas. Los ratones se capturaron cada que se tenía completa la cantidad de semillas, o frutos, necesaria para llevar a cabo los experimentos. En total se mantuvieron en el laboratorio 114 individuos, 6 individuos por cada una de las 19 especies de plantas estudiadas.
- 3.- Los ratones fueron sometidos a un período de preacondicionamiento, alimentándolos con semillas de girasol (*Helianthus annuus*) y agua, durante 5 días antes de someterlos a las dietas monoespecíficas; se utilizaron aquellos individuos que durante este período mantuvieron generalmente su peso corporal constante.
- 4.- Durante 5 días consecutivos se alimentó a cada uno de los individuos experimentales con 60 g de frutos o semillas de cada una de las especies de plantas colectadas y agua *ad libitum*. Este tiempo es el mínimo necesario para obtener respuesta a la dieta por parte de los animales y además este tiempo permitía a los

animales poder recuperarse en caso de perder peso durante la dieta y con ello disminuir la mortalidad en el laboratorio.

5.- Diariamente los remanentes de semillas o frutos del día anterior se retiraban y se pesaban. La cantidad consumida fue calculada por la diferencia entre el peso de la semillas y frutos remanentes, y el peso inicial de la ración. Se calculó la cantidad de semillas o frutos consumidos por gramo de peso animal.

6.- Se registró el peso de los roedores diariamente antes de poner una nueva ración de la semilla o fruto en la jaula del animal. Se obtuvo la variación del peso corporal diaria para cada animal por la diferencia entre el peso del animal antes de poner la ración, y el peso del animal al retirar el remanente de la misma.

7.- El registro del peso de los animales y el de la semilla o fruto remanente se hizo cada 24 hr. hasta finalizar el experimento.

8.- Una vez concluido el experimento con una especie de planta, se liberaban los animales en los sitios en los que habían sido capturados.

De esta manera, se obtuvo, el consumo promedio (CP) que es el consumo de semillas o frutos por gramo de peso animal (g semilla o fruto/g animal), después de 5 días de experimentación con 6 individuos, para cada una de las especies de plantas consideradas. La variación de peso corporal animal promedio (VPCAP) resultó de promediar la variación del peso corporal diaria de los individuos experimentales. El valor dietético de las semillas o frutos para *Heteromys desmarestianus* se obtuvo de del cociente entre el consumo promedio (CP), y la variación de peso corporal animal promedio (VPCAP) obtenidos para cada una de las 19 especies de plantas consideradas en el presente estudio.

Los resultados obtenidos para el CP, VPCAP y el Valor dietético se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis, y la prueba de comparación múltiple no paramétrica tipo Student-Newman-Keuls, con tamaños de muestra diferentes (Zar, 1984).

RESULTADOS

El consumo de frutos y semillas por *Heteromys desmarestianus* fué significativamente diferente ($H = 88.249$, $P < 0.00001$) entre las especies de plantas estudiadas. Los consumos promedios (CP) más altos, fueron los de los frutos de *Ficus yoponensis* y *Astrocaryum mexicanum*, así como de las semillas de *Nectandra ambigens*, *Brosimum alicastrum* y *Cymbopetalum baillonii* ($p < 0.05$) (Cuadro 3.2). Las especies que siguen en un orden descendente de CP son, *Pouteria campechiana* y *Dipholis minutiflora* (CP de 0.18 y 0.17 g de semilla/g de peso animal, respectivamente), seguidas de *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Chamaedorea oblongata*, *Bumelia perspicillata* y *Faramea occidentalis* (CP de 0.13 a 0.14 g de semilla/g de peso animal); aún más bajos fueron los CP de *Bactris tricophylla*, *Chamaedorea concolor*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis*, *Chamaedorea alternans*, y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (CP de 0.11 a 0.08 g de semilla/g de peso animal). El CP más bajo se obtuvo con *Poulsenia armata* (0.03 g de semilla/g de peso animal). Las semillas de *Omphalea oleifera* no fueron consumidas (Cuadro 3.2).

Como respuesta a las dietas monoespecíficas, la variación del peso corporal animal promedio (VPCAP) fué significativamente diferente ($H = 73.4985$, $P < 0.00001$), la VPCAP con dietas de catorce especies de plantas tendió a mantenerse constante (+ 2 a - 2 g, $\leq 3\%$ de variación del peso corporal animal), mientras que la respuesta de los animales a la dieta de las otras cuatro especies consumidas fué la de perder peso (pérdidas de peso mayores a 3 g, $\geq 6\%$ de pérdida de peso corporal) con respecto a su peso inicial. Ningún ratón ($N = 6$ individuos) sobrevivió a la pérdida de 15 g de su peso corporal inicial (aprox. 20 % de su peso corporal). No se observaron ganancias de peso corporal significativas por parte de los ratones (> 2 g, $\geq 6\%$ del peso corporal) con ningún tipo de dieta (Cuadro 3.2). Los valores dietéticos fueron calculados para medir qué tan adecuadas dietéticamente son cada una de las diferentes semillas y frutos para *H. desmarestianus*. Los valores dietéticos de frutos y semillas difieren significativamente ($H = 78.1016$, $P < 0.00001$) entre especies, variando de -42.44 a 14.97, con semillas de *C. alternans* y *A. panamensis* mostrando

los valores más bajos ($< - 40.0$). De acuerdo a la prueba de comparación múltiple no paramétrica con una $\alpha = 0.05$, once especies presentan valores dietéticos positivos ó fluctuando en torno a cero, además de que todos los individuos sobrevivieron a las dietas y mantuvieron sus pesos corporales fluctuando en torno al peso inicial, observándose de esta manera la tendencia a mantener un peso corporal estable. Las siete especies restantes (*Ficus yoponensis*, *Bumelia perspicillata*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Pouteria campechiana*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis* y *Chamedorea alternans*) tienen valores dietéticos negativos, y algunos ratones no sobrevivieron a las dietas con semillas o frutos de estas especies (ver Cuadro 3.2).

Se han colectado en los abasones de individuos de *H. desmarestianus* restos de 12 especies de plantas (Cuadro 3.1). De estas, 9 (75%) fueron encontradas en los abasones y probadas en este estudio, de acuerdo a la prueba de comparación múltiple no paramétrica, tienen valores dietéticos altos (de - 0.49 a 14.97). Solamente las semillas de *C. alternans* y *P. oxyphyllaria*, y frutos de *F. yoponensis*, que también se han encontrado en los abasones, tienen valores dietéticos bajos (de - 5.32 a - 42.44).

De las 7 especies no encontradas en los abasones, que fueron usadas en los experimentos, 1 no presenta ningún valor dietético (*O. oleifera*), 2 (*F. occidentalis* y *Dipholis minutiflora*) presentaron valores dietéticos que fluctuaron en torno a 0 (de 0.38 a - 7.11 respectivamente) y las 4 especies restantes presentaron valores dietéticos negativos (fluctuando de - 3.56 a - 52.31) (Cuadro 3.2).

Cuadro 3.2.--Resumen del consumo promedio de semillas o frutos, promedio de la variación del peso corporal de los individuos experimentales, y valor dietético (variación del peso corporal/consumo de semillas) de los frutos y semillas ofrecidos a los ratones *H. desmarestianus* de Los Tuxtlas. Frutos y semillas que se encontraron en los abasones de *H. desmarestianus* se indican con un asterisco. Las especies de plantas que compartan la misma letra (a-g) forman grupos homogéneos para cada variable de respuesta considerada, los cuales fueron determinados mediante la prueba de comparación múltiple no paramétrica tipo Student-Newman-Keuls con tamaños de muestra diferentes con una $Q_{0.05,18}$ (Zar, 1984). *Omphalea oleifera* no fue considerada en los análisis porque no hubo consumo de las semillas de esta especie.

Especies	Consumo promedio (CP) (g semillas/g animal)	Variación del peso corporal animal promedio (VPCAP) (g)	Valor dietético (VPCAP/CP)	No.de roedores sobrevivientes (N=6)	Remociones esperadas
<i>Poulsenia armata*</i>	0.03(± 0.002) g	0.43(± 0.10) a	14.97(± 2.80) a	6	alta
<i>Cymbopetalum baillonii*</i>	0.38(± 0.03) b	0.87(± 0.90) a	1.62(± 2.53) b	6	alta
<i>Nectandra ambigens*</i>	1.01(± 0.10) a	1.02(± 0.32) a	0.96(± 0.32) b	6	alta
<i>Brosimum alicastrum*</i>	0.93(± 0.10) a	1.10(± 0.52) a	1.18(± 0.54) b	6	alta
<i>Bactris tricophylla*</i>	0.11(± 0.01) e	-0.01(± 0.07) bc	0.05(± 0.64) c	6	alta
<i>Chamaedorea ernesti-aug.*</i>	0.14(± 0.01) d	0.00(± 0.02) bc	0.06(± 0.15) c	6	alta
<i>Chamaedorea concolor*</i>	0.11(± 0.01) e	0.02(± 0.02) b	0.11(± 0.21) c	6	alta
<i>Faramea occidentalis</i>	0.13(± 0.02) d	0.06(± 0.02) b	0.38(± 0.12) b	6	alta
<i>Astrocaryum mexicanum*</i>	0.88(± 0.04) a	-0.83(± 1.18) d	-0.49(± 1.42) c	6	alta
<i>Bumelia perspicillata</i>	0.14(± 0.01) d	-0.61(± 0.12) d	-4.53(± 0.97) de	6	alta
<i>Ficus yoponensis*</i>	1.52(± 0.33) a	-5.72(± 1.27) f	-5.32(± 1.94) de	1	baja
<i>Dipholis minutiflora</i>	0.17(± 0.01) c	-0.98(± 0.96) e	-7.11(± 6.93) c	5	baja
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria*</i>	0.08(± 0.01) e	-0.54(± 0.08) d	-8.19(± 1.95) ef	5	baja
<i>Pouteria campechiana</i>	0.18(± 0.02) c	-2.38(± 0.36) e	-13.77(± 2.03) fg	5	baja
<i>Cupania glabra</i>	0.09(± 0.01) e	-1.01(± 0.78) d	-14.49(± 12.2) d	5	baja
<i>Chamaedorea oblongata*</i>	0.14(± 0.015) d	-0.02(± 0.02) c	-0.20(± 0.2) c	6	alta
<i>Abuta panamensis</i>	0.10(± 0.01) e	-3.78(± 0.84) f	-40.47(± 11.8) g	2	no remoción
<i>Chamaedorea alternans*</i>	0.09(± 0.02) f	-3.16(± 0.54) f	-42.44(± 9.9) g	2	no remoción
<i>Omphalea oleifera</i>	no consumida	-15.15(± 3.32)		0	no remoción

DISCUSION

Se ha documentado que las especies de la familia Heteromyidae, selecciona el frutos y semillas disponible del suelo (Frank, 1988; Reichman, 1977). Las variaciones en el consumo de semillas y frutos probablemente sean determinadas por las características energéticas, nutricionales, o ambas, de las semillas y frutos (Frank, 1988; Janzen, 1986; Reichman, 1977), aunque también pueden ser determinadas por el tamaño de las semillas o frutos, por el contenido de agua, o presencia de compuestos tóxicos (Reichman y Price, 1993).

Las variaciones del peso corporal de los ratones observadas no corresponden a los consumos de semillas o frutos, es decir, no hay una relación directa entre el consumo y la variación del peso de los animales, excepto en *O. oleifera* la cual no fué consumida pereciendo todos los animales (N = 6) después de perder aproximadamente el 20% de su peso inicial. La falta de una relación directa entre el consumo de alimento y la variación de peso de los animales también ha sido observado en experimentos anteriores con roedores de los géneros *Liomys* y *Heteromys* (Fleming, 1977; Janzen, 1982b).

La ausencia de una relación directa entre la variación del peso corporal animal promedio (VPCAP) y el consumo promedio (CP) puede resultar de las diferencias en el contenido nutricional o de energía de las semillas y frutos, o de diferencias en la habilidad de los ratones a extraer, metabólicamente, los nutrientes de los alimentos (ej. digestibilidad). Once de las diecinueve especies de frutos y semillas fueron poco o moderadamente consumidas por los ratones en el laboratorio y no obstante, los animales mantuvieron su peso inicial. Esto sugiere que estas plantas tienen un contenido energético, nutricional, ó ambos, suficiente como para satisfacer los requerimientos metabólicos básicos de los ratones. Las semillas de *P. armata* son las que presentaron el mejor valor dietético seguidas en orden descendente por *C. baillonii*, *B. alicastrum*, *N. ambigens*, *F. occidentalis*, *C. concolor*, *C. ernesti-augusti*, *B. tricophylla*, *C. oblongata*, *A. mexicanum* y *D. minutiflora* (Cuadro 3.2). Como se

puede apreciar, dentro de las especies de plantas que presentaron mejores valores dietéticos, se encuentran nueve especies que han sido encontradas en los abasones de individuos de *H. desmarestianus* (Sánchez-Cordero, 1993) y dos, (*F. occidentalis* y *D. minutiflora*) que no se habían registrado en los abasones, pero que son comunes en la selva. Lo anterior sugiere que *Heteromys desmarestianus* selecciona sus alimentos de acuerdo a su valor dietético. Por lo tanto se predicen altas tasas de remoción de los frutos y semillas de estas plantas por ratones de la especie *H. desmarestianus* en el suelo de la selva.

La pérdida constante de peso corporal por parte de los individuos experimentales, e inclusive la muerte de algunos individuos, se presentó tanto con especies muy consumidas como poco consumidas. Esto sugiere que estos frutos y semillas tienen bajos valores energéticos o nutricionales, ó que contienen compuestos tóxicos, ó ambos para los roedores. Los frutos de *F. yoponensis* fueron más consumidos, aunque los ratones mostraron una significativa pérdida de peso, a tal grado, que solamente uno de seis individuos sobrevivió. Es evidente que el contenido energético y/o nutricional de los frutos de esta especie, no satisface los requerimientos metabólicos básicos de los ratones, por lo que tienen que ingerir una gran cantidad de frutos (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993).

A pesar de lo anterior, los ratones remueven los frutos de *F. yoponensis*, ya que se han encontrado restos de esta especie en los abasones de los ratones. Se ha informado que los ratones de la especie *H. desmarestianus* se alimentan de frutos de *Ficus cotiniflora* (Moraceae) en Los Tuxtlas; estos frutos son una importante fuente de energía, agua, y algunos nutrientes (Coates-Estrada y Estrada, 1986). Por lo tanto se deduce que los frutos y semillas de *F. yoponensis* son un complemento de la dieta de los ratones (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993).

Pseudomedia oxyphyllaria produce semillas con contenido proteínico ($X \pm SD$: 6.4 ± 0.4 % de peso seco) menor en 42 y 18 %, en comparación con las semillas de *C. baillonii* y *B. alicastrum* respectivamente (Coates-Estrada y Estrada, 1988), indicando un bajo valor nutricional. Las semillas de *C. alternans* son pobres en

proteínas (6% del peso seco), y altamente fibrosas (51% del peso seco), lo que probablemente haga que estas semillas sean poco digeribles (Escalona, 1989).

Se desconoce si las semillas de *C. glabra*, *P. campechiana*, *B. perspicillata* y *A. panamensis* contienen compuestos tóxicos, o si su bajo valor dietético es resultado de un pobre valor energético o nutricional de las semillas de estas especies.

Las semillas de *O. oleífera* probablemente no fueron consumidas, porque pueden contener compuestos tóxicos para los ratones. En otras especies de la familia Euphorbiaceae, a la cual pertenece *O. oleífera*, se encuentran presentes compuestos altamente tóxicos tales como diterpenos (Rosenthal y Janzen, 1979). Los ratones, en el experimento de dieta de *O. oleífera*, ni siquiera mordisquearon las semillas de esta especie, muriendo todos los individuos en experimentación por inanición. Dados sus bajos valores dietéticos se espera que los frutos y semillas de estas especie no sean removidos por los ratones del suelo de la selva (Martinez-Gallardo y Sanchez-Cordero, 1993).

Los frutos y semillas de cinco de las siete especies que no fueron encontrados en los abasones de los ratones, mostraron bajos valores dietéticos, o no fueron consumidos. Sin embargo, esto no es privativo de las especies de plantas no encontradas en los abasones, ya que algunos frutos y semillas encontrados en los abasones, también presentaron valores dietéticos bajos como en el caso de *C. alternans*. Es probable que los ratones también recolecten algunos frutos y semillas con valores dietéticos bajos, debido a que estos frutos y semillas sean muy abundantes en el suelo de la selva lo cual permite una fácil recolección por los ratones, para posteriormente realizar un manejo y selección del alimento en sus madrigueras. Este comportamiento se ha documentado con muchas especies de la familia Heteromyidae (Janzen, 1986; Reichman, 1983). Otra posibilidad es que los frutos y semillas con bajos valores dietéticos pueden ser consumidos porque estos contengan nutrientes esenciales.

Los diferentes valores dietéticos de los grupos de alimentos recolectados en los abasones, sugieren que los ratones *Heteromys desmarestianus* de Los Tuxtlas no remueven los frutos y semillas al azar del suelo de la selva.

LITERATURA CITADA

- Coates-Estrada, R. and A. Estrada. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J.Trop.Ecol.* 2: 349-357.
- Coates-Estrada, R. and A. Estrada. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae) at Los Tuxtlas, Mexico. *J.Trop.Ecol.* 4:157-172.
- Escalona, G.S. 1989. Algunos aspectos de la dispersión de semillas de *Chamaedorea alternans* (Palmae). Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México, 86 pp.
- Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. Pp. 93-104. In: A. Estrada y T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, 392 pp.
- Estrada, A. and R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J.Trop.Ecol.* 7: 459-474.
- Fleming, T.H. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *J. Mamm.* 58: 102-106.
- Frank, C.L. 1988. Diet selection by a heteromyid: role of net metabolic water production. *Ecology* 69: 1943-1951.
- Ibarra, G.M. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México, 322 pp.
- Janzen, D.H. 1981. Lectins and plant-herbivore interactions. *Recent Advances in Phytochemistry*, 15:241-258.
- Janzen, D.H. 1982a. Seed Removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia* 20: 425-429.
- Janzen, D.H. 1982b. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271. In: A. Estrada and T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, 392 pp.
- Martinez-Gallardo, R. and V. Sanchez-Cordero. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *J. Mamm.* 74(2):436-442.

- Pyke, G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Ann.Rev.Ecol.Sys.* 15: 523-575.
- Reichman, O.J. 1977. Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. *Ecology* 58:454-457.
- Reichman, O.J. 1983. Behavior of desert heteromyids. *Great Basin Naturalist Memoirs* 7:77-90
- Reichman, O.J. and M.V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-595 In: H.H. Genoways and J.H. Brown(Eds.). Biology of the Heteromyidae. The American Society of Mammalogists. Special Publication 10. 719 pp.
- Rosenthal, G.A. and D.H. Janzen (Eds.) 1979. Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Academic Press, New York. 718 pp.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional del ratón espinoso *Heteromys desmarestianus* en una selva húmeda en Veracruz, México. Pp. 301-316. En: R.A. Medellín y G. Ceballos (Eds.). Avances en el estudio de los mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. Méxioco, D.F. México. Publ. Esp. Vol. 1. 464 pp.
- Sánchez-Cordero, V. and T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 596-617 In: H.H. Genoways and J.H. Brown(Eds.). Biology of the Heteromyidae. The American Society of Mammalogists. Special Publication 10. 719 pp.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice Hall. Englewood Cliffs. New Jersey. 717 pp.

CAPITULO 4

Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos terrestres en sitios de diferente grado de perturbación antropogénica en la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

En el presente trabajo, la remoción es considerada como el traslado de propágulos de un sitio a otro, el cual es realizado principalmente por vertebrados (Fleming *et al.*, 1987; Dinerstein y Wemmer, 1988; Janzen, 1982a).

Janzen (1970) reconoce los siguientes tipos de remoción postdispersión de semillas:

- 1.- Los removedores pueden presentar respuestas a la distancia del árbol progenitor; esto sucede cuando la intensidad de remoción decrece con el incremento de la distancia.
- 2.- Los removedores pueden presentar respuestas a la variación de la densidad de semillas, y sucede cuando la intensidad de remoción decrece, cuando decrece la densidad.

En las selvas, los árboles generan una sombra inicial de semillas, que es la forma como se distribuyen las semillas en el suelo de la selva una vez que han sido liberadas por sus progenitores (Dirzo y Domínguez, 1986), el cual es comúnmente debilitado por la remoción postdispersión obteniendo finalmente un sombreado muy reducido en densidad y área (Janzen, 1986). Las semillas representan un importante recurso para los vertebrados de las selvas por lo que la remoción postdispersión puede contribuir a determinar la estructura de las poblaciones vegetales (Smythe, 1986; Terborgh, 1986). Janzen y Martin (1982) establecen que las características de las semillas o frutos (tamaño, color, forma, etc.) en la mayoría de los árboles que se encuentran en las selvas húmedas, sugieren que hace millones de años estas semillas eran consumidas por mamíferos de gran tamaño, los cuales se extinguieron hace aproximadamente 10,000 años. Lo anterior destaca la importancia de los mamíferos

como removedores de semillas desde tiempos remotos, aunque los conocimientos básicos acerca de las relaciones que existen entre los mamíferos terrestres y las semillas de especies arbóreas en las selvas, son incipientes y aislados (Aguirre y Fey, 1981; Coates-Estrada y Estrada, 1986; 1988; Estrada y Coates-Estrada, 1986; 1991; Gallina, 1981; Hallwachs, 1986; Janzen, 1982d; Kiltie, 1981; Navarro, 1982; Smythe, 1983, Janzen, 1983).

En diferentes ecosistemas (como por ejemplo en desiertos, zonas semiáridas y selvas bajas caducifolias) se presentan altas tasas de remoción causadas por roedores, en particular heterómidos (ver Brown, 1973; Brown y Davidson, 1977; Brown, Reichman y Davidson, 1979; Janzen, 1986; Fleming y Brown, 1975; Hulme, 1994). La mayoría de los estudios de la interacción mamífero-planta en la selva, se han avocado a estudiar las relaciones entre roedores, en particular ratones, y las semillas o frutos de algunas de las principales especies de árboles de las selvas. Algunos de los resultados encontrados son los siguientes: la remoción de semillas o frutos puede verse influenciada por tres factores:

1.- la especie de frutos o semillas 2.- la densidad de semillas, y 3.- el microhabitat en el que se encuentre la semilla, (Brown *et al.*, 1979; Brown y Heske, 1990; Hay y Fuller, 1981; Martínez-Gallardo, 1988; Schupp, 1988a).

La intensidad de la remoción postdispersión de frutos o semillas depende de la especie de fruto o semilla. Los mamíferos terrestres, como los ratones del suelo de la selva, muestran marcadas preferencias alimentarias por frutos y semillas con altos contenidos energéticos o nutricionales, y evitan aquellas que presentan compuestos tóxicos que puedan causarles daño (Janzen, 1971; 1983; 1986; Smythe, 1986; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993). La densidad de semillas afecta la intensidad de remoción por roedores ya que esta aumenta cuando la densidad de semillas aumenta, es decir, entre más semillas ocurran por unidad de área mayor será la intensidad de remoción por roedores (Brown *et al.*, 1979; Janzen, 1982b; 1982c; 1983; Price y Heinz, 1984; Casper, 1988). El microhabitat en que se encuentren las

semillas puede influir en la probabilidad de que las semillas o frutos lleguen a ser tomadas por los roedores, ya que por ejemplo se ha encontrado que la probabilidad de remoción de las semillas es mayor en sitios con cobertura vegetal que en sitios abiertos (Janzen, 1982b; O'Dowd y Hay, 1980; Perry y Fleming, 1980; Davidson y Morton, 1981; Hay y Fuller, 1981; Gonzalez-Espinosa, 1982; Casper, 1987). Por ejemplo en selvas húmedas se encuentran micohábitats contrastantes como claros y sitios maduros con cobertura vegetal (Smythe, 1986; Schupp *et al*, 1989, Schupp, 1988b, 1990). En la selva alta perennifolia de "Los Tuxtlas" también se ha documentado intensa remoción de semillas por ratones para algunas especies de plantas (Martínez-Gallardo, 1988). De acuerdo con trabajos realizados en la selva alta perennifolia del cerro del Vigía, ubicado en los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", se encontró que de las especies de mamíferos registradas para este sitio (Navarro, 1982; Coates-Estrada y Estrada, 1986), la que tuvo mayor actividad como removedora de semillas fue *Heteromys desmarestianus* (Martínez-Gallardo, 1988). En esta zona se encontraron evidencias de que las poblaciones de mamíferos terrestres removedores de semillas de talla mayor a la de un ratón se encuentran muy disminuidas o bien extintas en esta zona (cf. Martínez-Gallardo, 1988).

Existe un factor reciente, pero de gran importancia, en la dinámica natural de estos ecosistemas que posiblemente afecte la remoción postdispersión de semillas por mamíferos, pues ha propiciado una reducción de la vegetación de tal manera que, actualmente, sólo se encuentran pequeños fragmentos de lo que antes fue una selva extensa y continua (Dirzo y Miranda, 1992; Dirzo y García, 1992). Dicho factor es la perturbación antropogénica, el cual ha alterado la selva, y la sigue alterando; por consiguiente, probablemente muchas de las interacciones y procesos biológicos en los cuales participan las especies de mamíferos terrestres que habitan en la selva se estén modificando.

Por todo lo anterior se proponen las siguientes hipótesis y objetivos:

HIPOTESIS

1).- En el capítulo 2 se encontraron diferencias en la riqueza de especies de mamíferos removedores postdispersión de semillas y frutos entre las zonas, siendo significativamente mayor en la zona poco perturbada (ZPP) y menor en la zona muy perturbada (ZMP). Por lo consiguiente, se espera que la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos sea diferencial entre las zonas estudiadas, esperando tener la mayor remoción postdispersión de semillas o frutos por mamíferos en la zona poco perturbada, y la menor en la zona muy perturbada.

2).- La remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres se realiza en función de su valor dietético.

De acuerdo con los resultados obtenidos en el Capítulo 3 del presente trabajo, se espera que aquellas especies de plantas cuyos frutos o semillas tengan valores dietéticos altos, sean altamente removidas, las especies con valores dietéticos bajos, sean poco removidas y, las especies que no son consumidas, no sean removidas.

3).- Los mamíferos terrestres se comportan como especies depredadoras postdispersión de semillas o frutos, que presentan respuestas a la variación de la densidad de estas, de tal manera que a mayor densidad de frutos o semillas, mayor será la remoción postdispersión por mamíferos terrestres.

4).- El microhabitat influye sobre la remoción postdispersión por mamíferos terrestres. Como ya se mencionó anteriormente en otros sistemas se ha encontrado que la remoción postdispersión de semillas es mayor en los sitios con cobertura vegetal que en los sitios sin cobertura. De acuerdo con lo anterior se espera que en los claros de la selva se obtengan las remociones menores, en fases sucesionales intermedias (FSI) se obtengan remociones intermedias y finalmente en selva madura (SM) se obtengan las mayores remociones de frutos o semillas por mamíferos terrestres.

OBJETIVOS.

1.- Cuantificar la probabilidad de remoción postdispersión de frutos y semillas de 19 especies de plantas por mamíferos terrestres.

2.- Determinar el efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos y el efecto de las diferentes etapas sucesionales (claros, fases sucesionales intermedias y selva madura) en la remoción de semillas o frutos por mamíferos terrestres para 19 especies de plantas.

3.- Evaluar la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en tres zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica (zona poco perturbada, zona perturbada y zona muy perturbada).

MATERIALES Y METODOS.

El presente trabajo se desarrolló en las instalaciones y terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", y en áreas aledañas a la Cd. de Catemaco, Veracruz, México. El trabajo se efectuó por etapas, las cuales básicamente fueron determinadas por la disponibilidad de semillas o frutos en la selva. La ubicación de las zonas, con diferentes grados de perturbación antropogénica es la que se refiere en el Capítulo 2 del presente trabajo.

Diseño experimental para cuantificar la remoción postdispersión por mamíferos terrestres.

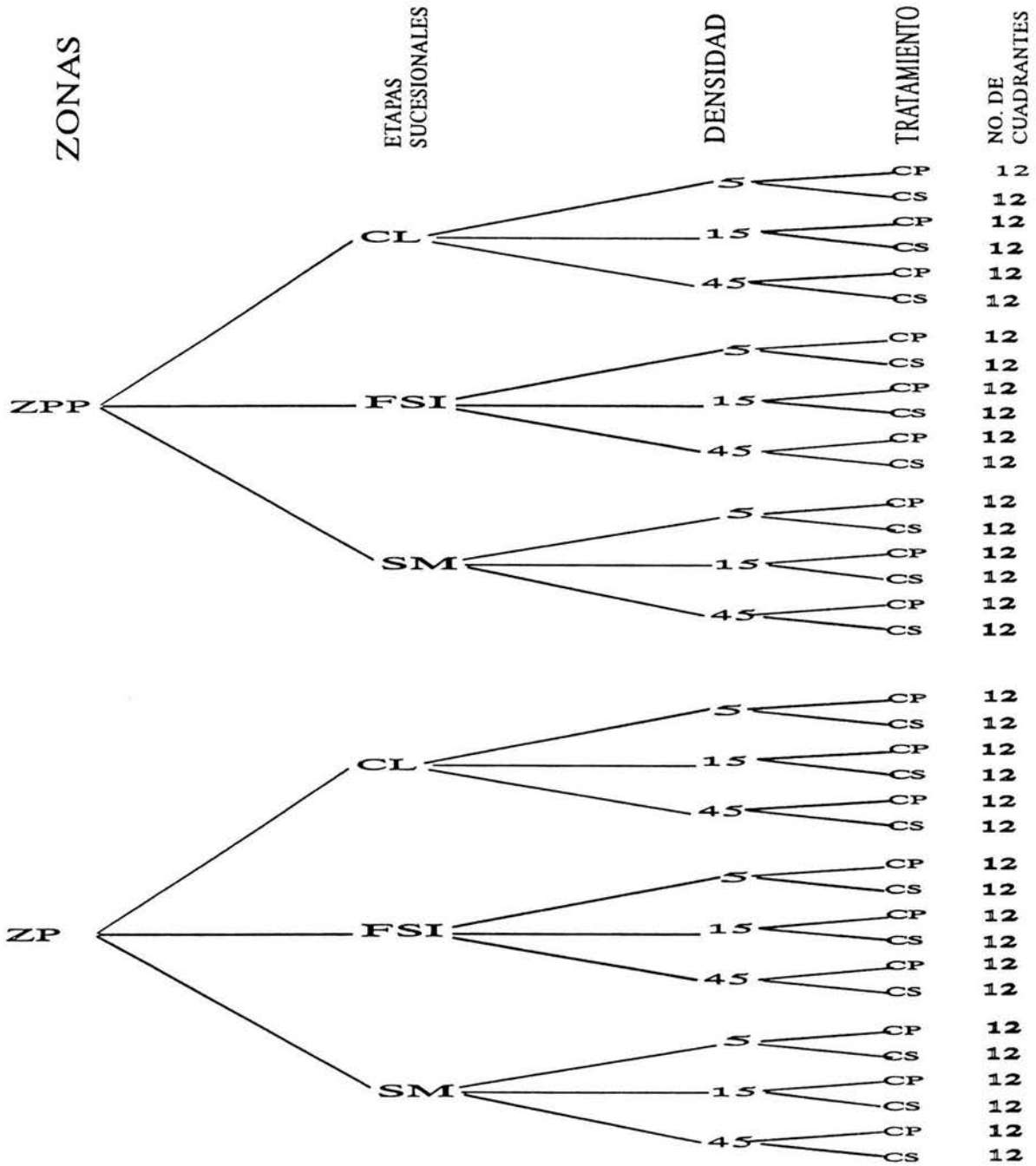
Se pusieron seis parcelas experimentales en cada una de las tres zonas mencionadas (ZPP, ZP, ZMP) con el fin de cuantificar la remoción de semillas de *Cymbopetalum baillonii* (Annonaceae), *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae), *Nectandra ambigens* (Lauraceae), *Abuta panamensis* (Menispermaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Poulsenia armata* (Moraceae), *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae), *Bactris tricophylla* (Palmae), *Chamaedorea concolor* (Palmae), *Chamaedorea ernesti-augustii* (Palmae), *Chamaedorea oblongata* (Palmae), *Chamaedorea alternans* (Palmae), *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), *Cupania glabra* (Sapindaceae), *Dipholis minutiflora*

(Sapotaceae) y *Pouteria campechiana* (Sapotaceae) y los frutos de *Ficus yoponensis* (Moraceae), *Astrocaryum mexicanum* (Palmae) y *Bumelia perspicillata* (Sapotaceae).

Para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en la zona poco perturbada (ZPP) y en la zona perturbada (ZP) se hizo de acuerdo al diagrama que se muestra en la Figura 4.1. En cada una de estas zonas, se colocaron seis parcelas experimentales en las etapas sucesionales consideradas, dos en claros (CL), dos en fases sucesionales intermedias (FSI) y dos en sitios maduros (SM).

Se usaron tres diferentes densidades de semillas o frutos. Con el fin de determinar las densidades de frutos o semillas que se emplearon para todas las especies. Se consideró la densidad promedio de frutos de *Astrocaryum mexicanum* en el suelo de la selva en Los Tuxtlas, que es de 15 frutos por 625 cm² (Martínez-Ramos, com. pers.) arbitrariamente como la densidad de semillas o frutos natural en el área de estudio. A partir de esta densidad, se colocó una densidad baja, 5 semillas o frutos por 625 cm² (un tercio de la densidad natural), y una densidad alta, 45 semillas o frutos por 625 cm² (tres veces la densidad natural). Para cada una de las densidades se pusieron cuadrantes protegidos con una malla (CP), que permita el paso exclusivamente de ratones o animales de tamaño equivalente o más pequeños y cuadrantes sin protección (CS) a los que tuvieron acceso todos los agentes removedores presentes en el área de estudio. Para cada densidad se pusieron 12 CP y 12 CS, resultando en 216 CP y 216 CS en las dos zonas obteniéndose un total de 432 cuadrantes (Figura 4.1). Las semillas fueron puestas en los cuadrantes una vez que las plantas progenitoras tiraron todas sus semillas o frutos.

La cuantificación de la remoción se llevó a cabo diariamente por espacio de 5 días en las dos zonas.



Total de Cuadrantes = 432

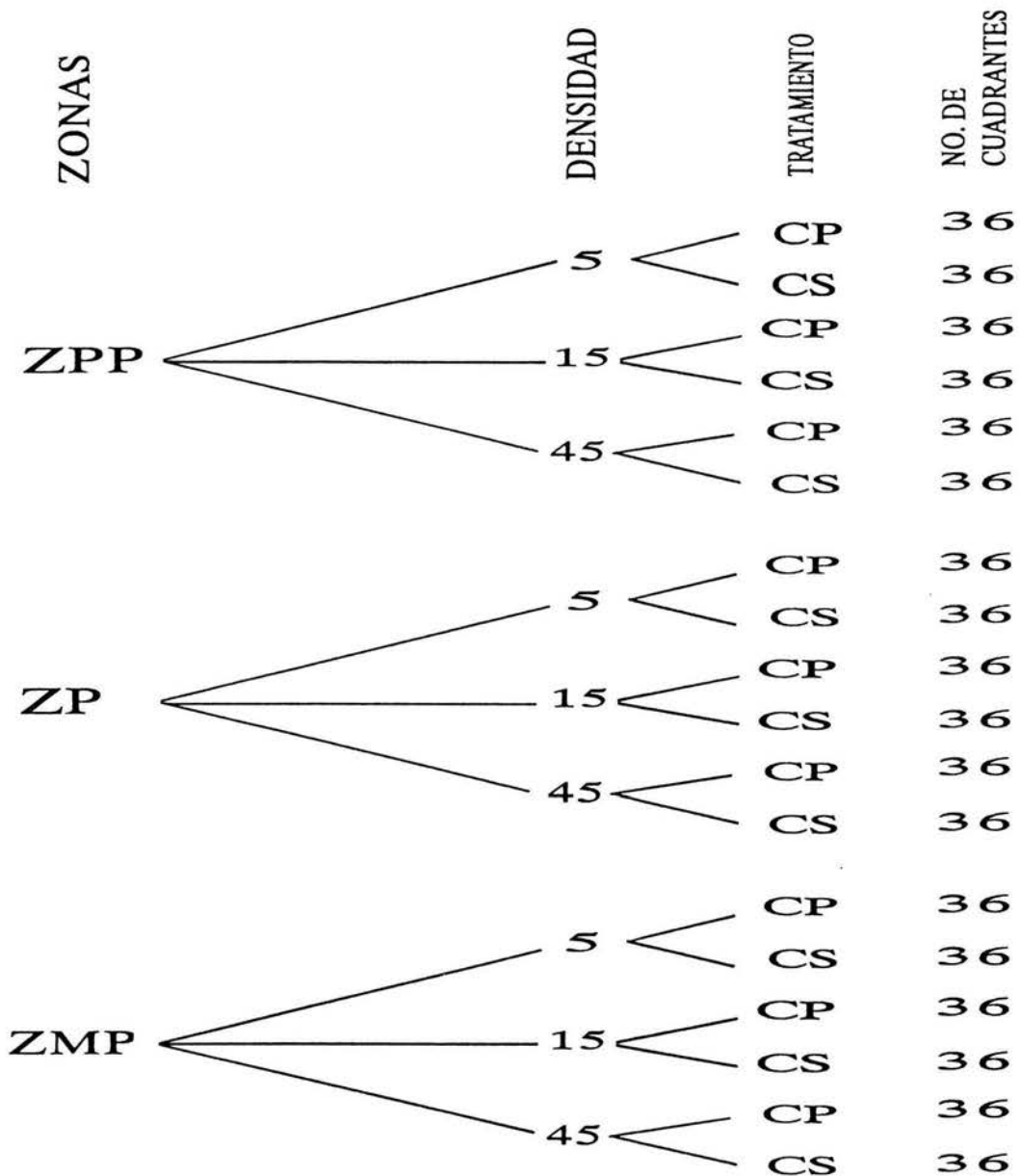
Figura 4.1. Diagrama del diseño experimental para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en la zona poco perturbada (ZPP) y en la zona perturbada (ZP). Considerando tres etapas sucesionales: claros (CL), fases sucesionales intermedias (FSI) y sitios maduros (SM), tres densidades de semillas y frutos: 5, 15 y 45 semillas o frutos por 625 cm² y dos tratamientos: CP = remoción exclusivamente por roedores y CS = remoción por todos los probables agentes removedores de la selva.

En los cuadrantes, tanto en los CP y en los CS, se puso arena preparada para identificar los animales que visitaron los cuadrantes por sus huellas, para más detalles consultar la sección de materiales y métodos del Capítulo 2. Para determinar los animales visitantes se utilizó la guía de Aranda y March (1987).

Cada una de las 12 parcelas experimentales se dividieron en una cuadrícula de 6 por 11 líneas obteniéndose un total de 66 estaciones por parcela. Se distribuyeron 36 cuadrantes al azar en cada una de las parcelas, 18 CP y 18 CS, sortéandolos entre las 66 estaciones. Los 36 cuadrantes fueron numerados del 1 al 18 y marcados con la leyenda CP y CS respectivamente, sortéandose las densidades entre los 18 pares de cuadrantes obteniéndose finalmente 6 pares de cuadrantes para cada densidad (Figura 4.1).

Para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en las tres zonas, (ZPP, ZP y ZMP), no se tomó en cuenta el factor de etapa sucesional, pues en la ZMP el grado de perturbación antropogénica es tan alto que no se encuentre una definición clara de las etapas sucesionales consideradas. El diseño se muestra como diagrama en la Figura 4.2.. En cada una de estas zonas se colocaron seis parcelas experimentales. Se usaron las tres diferentes densidades de semillas o frutos. Para cada una de las densidades se pusieron CP y CS. Para cada densidad se pusieron 36 CP y 36 CS, resultando en 324 CP y 324 CS en las tres zonas obteniéndose un total de 648 cuadrantes (ver Figura 4.2).

Las semillas fueron colocadas en los cuadrantes una vez que las plantas progenitoras tiraron todas sus semillas o frutos. La cuantificación de la remoción se llevó a cabo diariamente por espacio de cinco días en las tres zonas.



Total de Cuadrantes = 648

Figura 4.2. Diagrama del diseño experimental para cuantificar la remoción postdispersión de frutos y semillas en la zona poco perturbada (ZPP), en la zona perturbada (ZP) y en la zona muy perturbada (ZMP). Considerando tres densidades de semillas y frutos: 5, 15 y 45 semillas o frutos por 625 cm² y dos tratamientos: CP = remoción exclusivamente por roedores y CS = remoción por todos los probables agentes removedores de la selva.

Cada una de las 18 parcelas experimentales se dividieron en una cuadrícula de 6 por 11 líneas, obteniéndose un total de 66 estaciones por parcela. Se distribuyeron 36 cuadrantes al azar en cada una de las parcelas, 18 CP y 18 CS, sorteándolos entre las 66 estaciones. Los 36 cuadrantes fueron numerados del 1 al 18, y marcados con la leyenda CP y CS respectivamente, sorteándose las densidades entre los 18 pares de cuadrantes, obteniéndose finalmente 6 pares de cuadrantes para cada densidad (Figura 4.2).

El análisis de los datos se realizó usando modelos lineales generalizados (GLIM, versión 3.77, 1985, Royal Statistical Society, London, UK) mediante análisis de varianza anidados, considerando los datos de proporción de semillas removidas con errores binomiales ligados a una función logit ($\text{logit} = \ln(p/q)$), que es usada para datos de proporción y con ella se asegura que los valores ajustados están limitados entre los valores 1 y 0 (Crawley, 1993). Para el caso en el que se compararon las remociones postdispersión de la ZPP y la ZP, se anidaron dentro de las zonas las etapas sucesionales, las densidades y los tratamientos. Mientras que por otra parte, en el caso en el que se compararon las remociones obtenidas considerando la ZPP, la ZP y la ZMP, se anidaron dentro de las zonas las densidades y los tratamientos. Se calculó la probabilidad de remoción mediante la ecuación $P = e^{(a+bx)} / 1 + e^{(a+bx)}$ del modelo logístico (Crawley, 1993). Se usó la devianza (que es la bondad de ajuste del modelo a los datos experimentales) para obtener los porcentajes con los que contribuye cada uno de los factores para explicar el comportamiento de la remoción postdispersión de semillas o frutos.

RESULTADOS

Remoción postdispersión de frutos y semillas

Se consideraron solamente los resultados obtenidos para 18 especies. *Omphalea oleifera* no fué considerada, pues las semillas no fueron removidas en ninguna de las tres zonas estudiadas. Las probabilidades de remoción postdispersión por mamíferos para las 18 especies de plantas variaron entre zonas, etapas sucesionales y densidades pero de manera general se encontró el siguiente orden descendente en la probabilidad de remoción de semillas o frutos en el área de estudio: *Poulsenia armata*, *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea concolor*, *Brosimum alicastrum*, *Faramea occidentalis*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Bactris tricophylla*, *Astrocaryum mexicanum*, *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea alternans*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Nectandra ambigens*, *Dipholis minutiflora*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pouteria campechiana*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis* y finalmente la menor probabilidad de remoción postdispersión por mamíferos terrestres se obtuvo con *Ficus yoponensis* (ver Apéndice I).

Remoción postdispersión por zona

Se encontró que la probabilidad de remoción postdispersión es mayor en la ZPP, seguida de la probabilidad de remoción obtenida en la ZP que a su vez es mayor a la de la ZMP (Apéndice I). La probabilidad de remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres es significativamente diferente ($P < 0.05$) en las tres zonas de estudio para *Poulsenia armata*, *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea concolor*, *Faramea occidentalis*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Astrocaryum mexicanum*, *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea alternans*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Dipholis minutiflora*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pouteria campechiana*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis* y *Ficus yoponensis* (Cuadro 4.1).

Cuadro 4.1. Efectos de los factores zona, densidades y tratamientos sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres de 18 especies de plantas en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los análisis de varianza anidados respectivos para cada especie de los que se obtiene la significancia aquí presentada se encuentran en el Apéndice II.

Especies de Plantas	ZONA	DENSIDAD	TRATAMIENTO
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Abuta panamensis</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Brosimum alicastrum</i>	N.S.	P < 0.05	N.S.
<i>Bumelia perspicillata</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Bactris tricophylla</i>	N.S.	P < 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea alternans</i>	P < 0.05	N.S.	P < 0.05
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Chamaedorea concolor</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Cupania glabra</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea oblongata</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Dipholis minutiflora</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Faramea occidentalis</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Ficus yoponensis</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Nectandra ambigens</i>	N.S.	P < 0.05	N.S.
<i>Poulsenia armata</i>	P < 0.05	P < 0.05	N.S.
<i>Pouteria campechiana</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	P < 0.05	N.S.	N.S.

En el Apéndice I se puede observar que las probabilidades de remoción de 15 especies de plantas tiende a ser menor en la zona muy perturbada, excepto para *Brosimum alicastrum*, *Bactris tricophylla* y *Nectandra ambigens* pues las probabilidades de remoción que se obtuvieron en las tres zonas para estas especie son muy similares. El factor zona (ZMP, ZP y ZPP) explica entre el 35.68 % y el 100 % de la devianza en la remoción postdispersión de semillas o frutos de las 18 especies de plantas (Cuadro 4.2). Cuando se considera el factor zona con solo dos niveles (ZP y ZPP) se encuentra que explica entre el 36.24 y el 78.16 % de la devianza en la remoción de solamente 5 especies de plantas (*Chamaedorea concolor*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Pouteria campechiana*, *Chamaedorea alternans* y *Abuta panamensis*), contribuyendo a explicar la devianza en la remoción de las semillas o frutos del resto de las especies de plantas por abajo del 10 % (Cuadro 4.3)

Efecto de la densidad de semillas o frutos en la remoción postdispersión.

La probabilidad de remoción es significativamente mayor en los parches de semillas de densidad alta, seguida de los de densidad media, y obteniéndose la probabilidad de remoción más baja en los parches de densidad baja (Cuadro 4.4 y Apéndice I). Se encontró que la probabilidad de remoción postdispersión de semillas o frutos para *Chamaedorea concolor*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Chamaedorea alternans*, *Dipholis minutiflora*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis*, *Bactris tricophylla* y *Nectandra ambigens* es dependiente de la densidad, es decir a mayor densidad de frutos o semillas es mayor la remoción de estos (Cuadro 4.4). La probabilidad de remoción para las tres densidades de semillas de *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea oblongata* y *Polusenia armata* respectivamente, es de 1 ó cercana a 1, es decir hay una remoción total de las semillas de estas tres especies en las tres densidades usadas (Apéndice I). Para *Faramea occidentalis*, *Ficus yoponensis*, *Pouteria campechiana* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* también se encontró que no hay diferencias significativas ($P > 0.05$) en la probabilidad de remoción entre los niveles de densidades de semillas o frutos

Cuadro 4.2. Porcentajes con los que contribuyen los factores zona, variación de la densidad y tratamiento a explicar la devianza en la remoción postdispersión de frutos o semillas por mamíferos de las plantas consideradas. El factor zona comprende las remociones de la ZMP, ZP y ZPP. El análisis que se realizó para obtener los porcentajes con los que contribuye cada factor para explicar la devianza observada se obtuvo mediante un análisis de la proporción de semillas removidas considerando errores binomiales ligados a una función logit (Crawley, 1993), el porcentaje residual explica el porcentaje de la devianza debido a otros factores no considerados o al azar.

ESPECIES	ZONA (%)	DENSIDAD (%)	TRATAMIENTO (%)	RESIDUAL (%)	DEVIANZA TOTAL
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	94.01	5.14	0.85	0	4106.78
<i>Abuta panamensis</i>	85.38	1.19	3.52	9.91	4706.10
<i>Brosimum alicastrum</i>	48.24	40.81	10.95	0	531.27
<i>Bumelia persimilis</i>	100	0	0	0	8937.00
<i>Bactris tricophylla</i>	62.30	36.58	1.11	0	883.14
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	61.35	22.47	16.18	0	683.60
<i>Chamaedorea alternans</i>	98.41	1.17	0.41	0	2654.94
<i>Chamaedorea concolor</i>	98.42	1.17	0.41	0	2894.85
<i>Chamaedorea ernesti-aug.</i>	96.26	2.85	0.88	0	4049.31
<i>Cupania glabra</i>	87.12	10.22	2.65	0	2704.25
<i>Chamaedorea oblongata</i>	95.10	2.62	2.27	0	4151.23
<i>Dipholis minutiflora</i>	97.69	2.26	0.05	0	5706.83
<i>Faramea occidentalis</i>	97.43	2.33	0.24	0	2860.63
<i>Ficus yoponensis</i>	64.88	19.83	15.28	0	263.22
<i>Nectandra ambigens</i>	35.68	54.11	10.21	0	509.45
<i>Poulsenia armata</i>	89.67	8.59	1.74	0.0004	877.76
<i>Pouteria campechiana</i>	96.73	1.74	1.53	0	1679.92
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	89.17	2.05	8.77	1.4E-05	2147.49

Cuadro 4.3. Porcentajes con los que contribuyen los factores zona, etapas sucesionales, variación de la densidad de semillas o frutos y tratamiento a explicar la devianza en la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos de las plantas consideradas. El factor zona comprende solamente las remociones de la ZP y la ZPP. El análisis que se realizó para obtener los porcentajes con los que contribuye cada factor para explicar la devianza observada se obtuvo mediante un análisis de la proporción de semillas removidas considerando errores binomiales ligados a una función logit (Crawley, 1993), el porcentaje residual explica el porcentaje de la devianza debido a otros factores no considerados o al azar.

ESPECIES	ZONA (%)	ETAPA (%)	DENSIDAD (%)	TRATAMIENTO (%)	RESIDUAL (%)	DEVIANZA TOTAL
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	0.92	61.30	34.08	3.70	0.0004	1488.30
<i>Abuta panamensis</i>	78.16	14.34	5.01	2.48	5.3E-05	3743.48
<i>Brosimum alicastrum</i>	4.83	52.42	32.58	10.16	0.0002	1101.01
<i>Bactris tricophylla</i>	6.05	59.51	32.87	1.56	0.0001	1920.60
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	6.54	52.18	30.06	11.22	6.4E-05	1559.98
<i>Chamaedorea alternans</i>	71.64	16.92	9.12	2.31	0.0002	2318.62
<i>Chamaedorea concolor</i>	36.24	57.09	5.94	0.72	0.0008	1103.51
<i>Chamaedorea ernesti-aug.</i>	38.50	55.23	5.50	0.75	0.0004	2053.99
<i>Cupania glabra</i>	12.21	52.57	24.18	10.93	2.2E-05	1790.84
<i>Chamaedorea oblongata</i>	27.28	43.93	0	28.78	0.003	333.61
<i>Dipholis minutiflora</i>	6.64	76.32	16.58	0.46	0.0004	1382.40
<i>Faramea occidentalis</i>	0.78	76.45	12.53	10.23	0.0007	790.82
<i>Ficus yoponensis</i>	10.62	71.18	6.30	11.89	4.1E-05	738.36
<i>Nectandra ambigens</i>	2.97	64.72	23.87	8.43	0.0001	1864.98
<i>Pouteria campechiana</i>	39.15	48.81	5.22	6.82	7.9E-05	2528.10
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	10.12	65.14	4.76	19.98	0.0003	1719.45

Cuadro 4.4. Efectos de los factores zona, etapas sucesionales, densidades y tratamientos sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres de 18 especies de plantas en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Los análisis de varianza anidados respectivos para cada especie de los que se obtiene la significancia aquí presentada se encuentran en el Apéndice II.

Especies de Plantas	ZONA	ETAPAS SERALES	DENSIDAD	TRATAMIENTO
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Abuta panamensis</i>	P< 0.05	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Brosimum alicastrum</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Bumelia perspicillata</i>	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>Bactris tricophylla</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea alternans</i>	P< 0.05	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea concolor</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Cupania glabra</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Chamaedorea oblongata</i>	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>Dipholis minutiflora</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Faramea occidentalis</i>	N.S.	P< 0.05	N.S.	N.S.
<i>Ficus yoponensis</i>	N.S.	P< 0.05	N.S.	N.S.
<i>Nectandra ambigens</i>	N.S.	P< 0.05	P< 0.05	N.S.
<i>Poulsenia armata</i>	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
<i>Pouteria campechiana</i>	N.S.	P< 0.05	N.S.	N.S.
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	N.S.	P< 0.05	N.S.	N.S.

empleados (Cuadro 4.4). Sin embargo, al analizar las probabilidades obtenidas, se puede apreciar una tendencia de una mayor probabilidad de remoción de frutos o semillas en densidades altas, la cual se ve afectada por las etapas sucesionales (Apéndice I). Por ejemplo la probabilidad de remoción de las semillas de *Faramea occidentalis* en las tres densidades consideradas es de 0.99, tanto en fases sucesionales intermedias (FSI), como en sitios maduros. Mientras que en claros hay un efecto de la densidad sobre la probabilidad de remoción ya que la probabilidad de remoción en densidades bajas es menor (0.5), en densidades regulares es intermedia (0.66) y en densidades altas es mayor (0.83) (Apéndice I).

El efecto de la densidad sobre la probabilidad de remoción se modifica cuando se incluye en la comparación la ZMP; el efecto deja de ser significativo para *Abuta panamensis*, *Chamaedorea alternans* y *Cymbopetalum baillonii*, mientras que para *Faramea occidentalis* y *Poulsenia armata* el efecto de la densidad en la remoción es significativo ($P < 0.05$) (Cuadro 4.1 y Apéndice I). El efecto de la densidad de semillas o frutos sobre la probabilidad de remoción de las restantes trece especies de plantas es el mismo que cuando se considera nada más la ZPP y la ZP (Cuadro 4.1 y Cuadro 4.4).

El factor variación de la densidad de semillas o frutos contribuye con menos de un tercio a explicar el comportamiento de la remoción postdispersión de semillas o frutos por mamíferos, excepto para *Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Bactris tricophylla* y *Cymbopetalum baillonii* que contribuye con más del 30% a explicar la devianza de la remoción (Cuadro 4.3). Al considerar las remociones obtenidas en la ZMP conjuntamente con las obtenidas en la ZPP y la ZP, se puede apreciar que el factor variación de la densidad de semillas o frutos, explica menos de un tercio el comportamiento de la remoción postdispersión para 15 especies de plantas, mientras que para *Brosimum alicastrum*, *Bactris tricophylla* y *Nectandra ambigens* la variación de la densidad de semillas y frutos explica entre el 36.58 y el 54.11 % la devianza de la remoción (ver Cuadro 4.2).

Efecto de las etapas sucesionales en la remoción postdispersión

Para obtener las remociones para cada una de las etapas sucesionales consideradas, sólo se tomaron los resultados obtenidos en la ZPP y la ZP. Los resultados indican que las probabilidades de remoción postdispersión por mamíferos terrestres para *Chamaedorea concolor*, *Faramea occidentalis*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Bactris tricophylla*, *Chamaedorea alternans*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Dipholis minutiflora*, *Cymbopetalum baillonii*, *Pouteria campechiana*, *Cupania glabra*, *Nectandra ambigens*, *Abuta panamensis* y *Ficus yoponensis* son significativamente diferentes entre las etapas sucesionales consideradas ($P < 0.05$) (Cuadro 4.4). En estas 15 especies de plantas, la tendencia es la de una mayor probabilidad de remoción en los sitios maduros, una probabilidad de remoción intermedia en las Fases Sucesionales Intermedias (FSI), y finalmente, la probabilidad de remoción más baja ocurre en los claros de la selva (ver Apéndice I). Las semillas de *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea oblongata* y *Poulsenia armata* fueron removidas totalmente de todas las etapas sucesionales por lo que la probabilidad de remoción en las tres etapas sucesionales es de uno. El factor etapas sucesionales contribuye a explicar entre el 48.81 % y el 76.45 % de la devianza en la remoción postdispersión de 13 especies de plantas (Cuadro 4.3)

Remoción postdispersión en cuadrantes con protección (CP) y sin protección (CS).

La probabilidad de remoción postdispersión de semillas o frutos de los CP y la probabilidad de remoción de los CS, no difieren significativamente ($P > 0.05$) para todas las especies de plantas estudiadas (Cuadro 4.1 y 4.4). Excepto para *Chamaedorea alternans*, cuando se considera la remoción de sus semillas en las tres zonas (Cuadro 4.1), ya que la probabilidad de remoción en los CP es significativamente mayor (Apéndice I). El tratamiento explica muy poco de la devianza en la remoción postdispersión de semillas o frutos de las especies de plantas que se estudiaron (Cuadro 4.2 y Cuadro 4.3).



DISCUSION

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Remoción Postdispersión de semillas y frutos por roedores y por mamíferos de talla mayor.

Se esperaba una mayor remoción postdispersión de semillas en los cuadrantes sin protección, ya que las de semillas estuvieron expuestas a todas las especies removedoras de semillas. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas entre los cuadrantes con protección (CP) (remoción de semillas exclusivamente por roedores), y los cuadrantes sin protección (CS) (remoción de semillas por todos los agentes removedores de semillas de la selva), lo anterior se observó en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP).

La similitud encontrada entre los CP y los CS, sugiere que las remociones por roedores y por el resto de agentes removedores son igualmente importantes, pero de acuerdo a Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1994), los principales mamíferos terrestres responsables de remover frutos y semillas del suelo en la ZP son roedores.

Es muy probable que los resultados obtenidos no permitan realmente valorar qué tan importantes removedores postdispersores sean cada una de las especies de mamíferos que usan las semillas y frutos de las especies estudiadas, ya que los resultados en los CS sólo permiten saber cuánto es removido por todos los agentes más no con cuánto contribuyen cada una de las especies de mamíferos removedores postdispersores en la remoción postdispersión de semillas y frutos.

El efecto de la acción de remoción postdispersión por la mastofauna de talla mayor en las zonas consideradas es muy importante, pues como puede ver en los resultados obtenidos en el Capítulo 2, en la ZPP se tiene una mastofauna mejor conservada y en esta zona las remociones de semillas y frutos fueron significativamente mayores en relación a las otras dos zonas (ZP y ZMP). La baja probabilidad de remoción en la ZP y ZMP probablemente son un efecto de la defaunación que existe en ambas zonas y son un reflejo de lo que sucede en la región de Los Tuxtlas. Los altos valores en la remoción probablemente resultan en una baja

sobrevivencia de las semillas y, por lo tanto, disminuye el reclutamiento de las plántulas lo anterior muy probablemente sea la explicación de que en la ZPP no se observan grandes bancos de plántulas de las especies estudiadas como ocurre en algunos sitios de la ZP y en prácticamente toda la ZMP. Esta baja sobrevivencia de las semillas en la ZPP concuerda con los resultados obtenidos por DeSteven y Putz (1984) y Sork (1987) quienes encontraron que altos niveles poblacionales de mamíferos terrestres en la isla de Barro Colorado, resultan en una baja sobrevivencia de semillas y plántulas de especies como *Gustavia superba* Lecythidaceae, *Dipteryx panamensis* Leguminosae y *Faramea occidentalis* Rubiaceae.

El bajo número de especies (Capítulo 2) o inclusive la extinción de la mastofauna mayor de la ZP y la ZMP, pueden guiar a remociones postdispersión de frutos y semillas anómalas. En esta circunstancias, la remoción postdispersión puede estar determinada por la selección del alimento de algunas especies de mamíferos terrestres, quizás las más abundantes (DeSteven y Putz, 1984; Sork, 1987). Los resultados obtenidos sugieren que en la selva de Los Tuxtlas, los roedores son los principales mamíferos terrestres responsables de remover los frutos y semillas de las especies de plantas estudiadas.

La reducción del número de especies de mamíferos de talla mayor removedores de semillas en la ZP, en combinación con el evento de que las densidades poblacionales de *Peromyscus mexicanus* y *Heteromys desmarestianus* en esta zona son similares o inclusive más altas que las de la ZPP, así como las altas remociones de frutos o semillas obtenidas en ZP sugieren que los roedores de las especies mencionadas son los principales removedores de semillas. La ausencia total de mamíferos mayores, las altas densidades poblacionales de *Peromyscus mexicanus*, las bajas densidades poblacionales de *Heteromys desmarestianus* y las bajas remociones obtenidas en la ZMP, ponen de manifiesto que los principales removedores de semillas en Los Tuxtlas, son roedores de la especie *Heteromys desmarestianus*. Los resultados

confirman la importancia de este heterómido en el proceso de remoción postdispersión de semillas en Los Tuxtlas (Martínez-Gallardo, 1988).

Por otra parte, también se percibe una gran similitud entre los resultados encontrados en este trabajo, y los informados en otros sistemas donde se encuentra otras especies de heterómidos, como lo son desiertos, zonas semiáridas y selvas bajas caducifolias, en cuanto a la importancia de los roedores heterómidos en el proceso de remoción postdispersión de semillas (Brown, 1973; Brown y Davidson, 1977; Brown, Reichman y Davidson, 1979; Reichman y Van der Graaff, 1975; Janzen, 1981b, 1982b, 1982c, 1986; Fleming y Brown, 1975; Price y Heinz, 1984; Hay y Fuller, 1981; González-Espinosa, 1982.).

Remoción postdispersión de frutos y semillas de 19 especies de plantas por mamíferos terrestres.

La remoción postdispersión de 15 especies de plantas corresponde con las predicciones que se hicieron en el Capítulo 3, esto es: *Poulsenia armata*, *Chamaedorea concolor*, *Chamaedorea oblongata*, *Brosimum alicastrum*, *Faramea occidentalis*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Astrocaryum mexicanum*, *Dipholis minutiflora*, *Bactris tricophylla*, *Cymbopetalum baillonii* y *Nectandra ambigens* presentaron probabilidades de remociones altas, *Pouteria campechiana*, *Cupania glabra* y *Ficus yoponensis* probabilidades de remociones bajas, y *Omphalea oleifera* no fue removida. Es decir, se obtuvo una correspondencia del 80 % entre las remociones esperadas y las obtenidas, lo cual sugiere que las remociones de frutos y semillas de estas 15 especies de plantas se realizan de acuerdo al valor dietético de las semillas o frutos para *Heteromys desmarestianus*.

Las semillas o frutos con valores dietéticos altos para *Heteromys desmarestianus* (mayores a -5.00) son intensamente removidas, especies cuyas semillas o frutos tienen valores dietéticos bajos para *Heteromys desmarestianus* (menores a - 5.00) son poco removidos y especies cuyos frutos o semillas no son consumidos, no son removidos (Cuadro 3.2). Los resultados obtenidos con estas

especies de plantas apoya la hipótesis propuesta por Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero (1993), de que los roedores seleccionan los frutos o semillas en función al contenido energético, nutricional y/o presencia de compuestos tóxicos y por consiguiente, la remoción postdispersión de estas quince especies de frutos o semillas.

Las remociones observadas de frutos y semillas de las cuatro especies restantes no corresponden con las remociones esperadas. Las semillas de *Bumelia perspicillata* y *Pseudolmedia oxyphyllaria* fueron intensamente removidas siendo que de acuerdo al valor dietético que tienen para *H. desmarestianus* se esperaban remociones bajas. No obstante que las semillas de *P. oxyphyllaria* tienen un menor contenido protéico en comparación con las semillas de *C. baillonii* y de *B. alicastrum* (Coates-Estrada y Estrada, 1988), fueron intensamente removidas al igual que las semillas de *B. perspicillata* que también presentaron un valor dietético bajo para *Heteromys desmarestianus*.

La relación remociones altas-bajo valor dietético contraria a la encontrada para la mayoría de las especies de plantas estudiadas, se debe probablemente a que las semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria* pueden contener algún nutriente esencial para los animales y, por ello sea ávidamente removida aún cuando su época de disponibilidad se traslapa, en buena medida, con la de especies con un alto valor dietético para *Heteromys desmarestianus*, como por ejemplo *C. baillonii*, *B. alicastrum*, *P. armata*, etc. Con respecto *B. perspicillata*, es muy probable que ocurra algo similar a *Pseudolmedia*.

Las otras dos especies, de las cuales no se esperaba remoción por su bajo valor dietético, fueron altamente removida (*Chamaedorea alternans*) y escasamente removida (*Abuta panamensis*). En el caso de *C. alternans* la situación es más contrastante, porque se esperaba, debido a un bajo valor dietético, que no habría remoción de semillas, y fue intensamente removida. Esta especie produce frutos cuyas semillas permanecen mucho tiempo disponibles (aproximadamente 7 meses al año) produciendo grandes cosechas, por lo que las semillas son muy comunes y fáciles de

encontrar. Además si se considera que algunos removedores de semillas recolectan y almacenan las semillas o frutos que no pueden ser consumidos inmediatamente, ya sea porque tengan algún compuesto tóxico o porque sean muy fibrosos y poco digeribles. Además, que algunos mamíferos que almacenan semillas pueden facilitar la descomposición de compuestos tóxicos y azúcares complejos en las semillas o frutos. De esta manera pueden ser consumidos (Hesseltine y Wang, 1980; Rebar y Reichman, 1983; Reichman y Rebar, 1985; Reichman, Wicklow y Rebar, 1985). Las semillas de *C. alternans* tienen un alto contenido de fibra (51 % del peso seco) (Escalona, 1989), por lo cual es una fuente potencial de alimento pues al empezar el proceso de descomposición de las semillas la celulosa de la fibra se empieza a degradar en azúcares más sencillos que pueden ser consumidos con mayor facilidad. Por otra parte, León (1994) encontró que la remoción de las semillas de *C. alternans* se incrementa cuando se alcanza cierto grado de descomposición. Por lo anterior no resulta raro que las semillas de *C. alternans* tengan una alta probabilidad de ser removidas en el área de estudio.

Los resultados de *A. panamensis* fueron contrarios a la predicción de remoción, ya que de acuerdo a su valor dietético tan bajo, se pronosticaba que las semillas no fueran removidas. Hay que considerar que las semillas de *A. panamensis* son consumidas por los ratones a pesar de su bajo valor dietético, y es muy probable que dichas semillas sean usadas como componentes de una dieta mixta junto con semillas y frutos de las especies que también son usadas por las demás especies de mamíferos removedores postdispersores, produciendo de esta manera remoción de las semillas de *A. panamensis*.

Efecto de las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica sobre la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos terrestres.

Se observó una correspondencia entre la riqueza de especies de mamíferos removedores postdispersores y la remoción postdispersión de semillas y frutos, pues se detectó que, en donde ocurre la mayor riqueza de mamíferos removedores de

semillas o frutos, es mayor la remoción postdispersión; esta zona es la ZPP. En contraste la ZMP mostró la menor riqueza de especies de mamíferos removedores postdispersión de semillas y frutos y, consecuentemente la remoción postdispersión de semilla y frutos también fue menor.

En la ZP se encontraron, de manera general, remociones intermedias o ligeramente menores a las de la ZPP y esto, también, está relacionado con el hecho de haber encontrado en esta zona una riqueza específica de removedores de semillas ligeramente menor a la de la ZPP, pero significativamente mayor a la de la ZMP.

Los resultados sugieren que la remoción postdispersión de semillas o frutos de la selva está fuertemente ligada a la presencia de mamíferos removedores de semillas típicos de selva, de tal manera que ante la ausencia o poca presencia de removedores la interacción no se lleva al cabo, o bien se ve modificada, produciendo, de esta manera, cambios importantes en la estructura de la comunidad de plantas (Brown y Heske, 1990).

Es muy probable que ante la poca remoción postdispersión de semillas ó ausencia de ella en la ZMP aumente la sobrevivencia de la semillas, ya que la remoción postdispersión es el mecanismo que la regula, tanto en selvas húmedas, como en una amplia variedad de comunidades (selvas secas, desiertos, sabanas, pastizales, etc.)(Janzen, 1971; O'Dowd y Gill, 1984; Schupp 1988a, 1988b). De esta manera se puede incrementar el reclutamiento de plántulas, obteniendo una mayor densidad de individuos por especie (Crawley, 1992). En la ZMP se percibe lo anterior por la gran cantidad de plantúlas de árboles presentes en el sotobosque. Esto probablemente provoca un aumento en la mortalidad dependiente de la densidad, tanto de la semillas, como de las plántulas ya que al incrementarse el número de individuos por unidad de área, los hace más sensibles al ataque de los depredadores.

Dedido a lo anterior es muy probable que la regeneración de la selva se vea afectada al igual que en otros sistemas, como bosques deciduos y campos de cultivo abandonados (Mittelbach y Gross, 1984; Gill y Marks, 1991).

De las 18 especies de plantas consideradas sólo las probabilidades de remoción de las semillas de *Brosimum alicastrum*, *Bactris tricophylla* y *Nectandra ambigens*, no son afectadas por las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica dado que se removieron con la misma intensidad en las tres zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica.

Efecto de la densidad de semillas y frutos sobre la remoción postdispersión por mamíferos terrestres.

Con respecto a este factor, los resultados generales indican una clara respuesta a la variación de la densidad de semillas por parte de los mamíferos removedores de semillas, presentándose, una mayor remoción de semillas o frutos en los cuadrantes con mayor densidad. Es decir, la remoción postdispersión de semillas por mamíferos en la zona de estudio fue dependiente de la densidad como se ha documentado en otros estudios (Wilson y Janzen, 1972; Platt, 1976; O'Dowd y Hay, 1980; Trombulak y Kenagy, 1980; Heithaus, 1981; Janzen, 1981b; 1969; Casper, 1987; Sork *et al.*, 1988; Hulme, 1994).

Para *Chamaedorea concolor*, *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Chamaedorea alternans*, *Dipholis minutiflora*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cupania glabra*, *Abuta panamensis*, *Bactris tricophylla* y *Nectandra ambigens* se presentó una remoción de semillas dependiente de la densidad. Las semillas o frutos de las restantes cinco especies, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Chamaedorea oblongata*, *Faramea occidentalis*, *Bumelia perspicillata*, *Pouteria campechiana*, *Poulsenia armata* y *Ficus yoponensis*, fueron removidas con la misma intensidad de todos los cuadrantes, independientemente de la densidad, resultado que es muy similar a los obtenidos en otros estudios con otras especies de plantas (Mittelbach y Gross, 1984; Webb y Willson, 1985).

En el caso de *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea oblongata* y *Polusenia armata*, el comportamiento observado de una remoción independiente de la densidad probablemente se deba a que las semillas de estas especies sean codiciadas por los

removedores, de tal manera, que la probabilidad de remoción de las semillas de estas especies de plantas sea del 100 % en las tres densidades consideradas. Sin embargo, si se considera que la tendencia general de remoción postdispersión por mamíferos en la zona de estudio tiende a ser dependientes de la densidad, es probable que los resultados para las cuatro especies restantes estén sesgados. Lo anterior probablemente se deba a que el intervalo de densidades usado, no fué lo suficientemente grande como para percibir el efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos sobre la remoción postdispersión por mamíferos. Por lo anterior, para estas cuatro especies de plantas se sugiere emplear un rango mayor de densidades de semillas hasta encontrar el límite a partir del cual se presenta el efecto de la variación de la densidad de semillas sobre la remoción postdispersión por mamíferos.

El efecto de la variación de la densidad de semilla, en su remoción postdispersión por mamíferos, está determinado por el valor dietético de las semillas o frutos y las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica, como se puede ver en los resultados obtenidos. Excluyendo las remociones encontradas en la ZMP, las remociones se incrementan de manera general, y se aprecia muy claramente, el efecto de la densidad de semillas o frutos sobre la remoción de las mismas. En síntesis, en el área de estudio se presenta un efecto dependiente de la densidad de semillas o frutos sobre la remoción postdispersión por mamíferos, y su expresión se encuentra en mayor o menor medida en función de la especie de planta, el lugar donde son depositadas las semillas o frutos y, finalmente, depende de la conducta alimentaria desarrollada por los agentes removedores durante la búsqueda de alimento (semillas o frutos) en el suelo de la selva (Reichman y Oberstein, 1977).

Efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos terrestres.

Los resultados del efecto de las etapas sucesionales de la selva sobre la remoción postdispersión por mamíferos terrestres, sugieren un gradiente en la

remoción, encontrándose en los sitios maduros las mayores probabilidades de remoción postdispersión por mamíferos, seguida de las probabilidades obtenidas en las fases sucesionales intermedias (FSI) siendo significativamente menores las probabilidades de remoción en los claros.

Remociones diferenciales entre sitios con cobertura vegetal y sitios sin cobertura han sido encontradas en otros estudios (Platt, 1976; Mittelbach y Gross, 1984), o aún más entre sitios con dosel y sitios sin dosel (Janzen, 1982b; Webb y Willson, 1985; Schupp, 1988b).

La remoción diferencial entre etapas sucesionales muy probablemente se deba a dos causas: La primera es que las semillas de todas las especies de plantas se encuentran en sitios maduros y fases sucesionales intermedias (Cuadro 3.1 del Capítulo 3), por lo que los agentes removedores se alimentaran en estos sitios preferentemente.

Sin embargo, al escasear las semillas o frutos en las fases sucesionales intermedias y en los sitios maduros los roedores canalizan su búsqueda de alimento a las áreas de claros donde haya una alta disponibilidad de alimento. Por lo consiguiente no es nada raro que para algunas especies de plantas se encuentren remociones postdispersión altas en los claros, inclusive muy similares a las registradas tanto en las fases sucesionales intermedias como en los sitios maduros. La segunda causa, probablemente sea el hecho de que los agentes removedores postdispersores concentren sus búsquedas de alimentos en fases sucesionales intermedias y sitios maduros, evitando la búsqueda de alimento en los claros, pues en estos sitios están expuestos a una alta probabilidad de ser depredados ante la falta de una cobertura protectora.

Es muy importante considerar que no hay muchos estudios que permitan establecer realmente cuál es el efecto de tener una remoción postdispersión diferencial entre etapas sucesionales, pues hay estudios cuyos resultados se ajustan a la tendencia observada (Platt, 1976; Janzen, 1982; Mittelbach y Gross, 1984; Webb y

Willson, 1985), y trabajos que contrastan con este patrón de remoción (Schupp, 1988a; 1988b; Schupp y Frost, 1988).

Examinando los resultados del efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión de semillas por especie, se puede apreciar que este factor también es determinado por la especie de planta y por la perturbación antropogénica. Por ejemplo, las semillas y frutos de *Poulsenia armata*, *Bumelia perspicillata*, *Chamaedorea oblongata*, fueron intensamente removidas en todas las etapas sucesionales consideradas; lo anterior probablemente se debe al alto valor dietético de las semillas (Capítulo 3). Es decir, el efecto de las etapas sucesionales de la selva sobre la remoción postdispersión de semillas por mamíferos terrestres para estas especies está determinado por el valor dietético de la semilla.

Por otro lado, el efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión de las semillas de *Chamaedorea ernesti-augustii*, *Chamaedorea concolor*, y *Chamaedorea alternans* se ve modificado para las zonas. En la ZPP, para las especies anteriores, se obtuvieron remociones intensas en todas las etapas sucesionales consideradas en el estudio, mientras que en la ZP, se encontró que las remociones registradas se ajustan a la tendencia general, es decir mayores remociones en los sitios maduros, remociones intermedias en las FSI, y la menores remociones en los claros de la selva. Por los resultados obtenidos, se deduce que el efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión es muy variable. Esta variación resulta de otros factores que también influyen en la remoción postdispersión por mamíferos terrestres en la zona, tales como tipo de semilla, microhábitat. Por tanto, es importante resaltar la necesidad de realizar estudios con el objeto de evaluar más detalladamente el efecto de las diferentes etapas sucesionales (claros, fases sucesionales intermedias y sitios maduros) sobre la remoción postdispersión e identificar los factores que regulan la expresión del efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción de las semillas o frutos.

CONCLUSIONES

- 1.- La probabilidad de remoción postdispersión de los frutos y semillas de catorce especies fue mayor a 0.5, la probabilidad de cuatro especies fue menor a 0.5, y una no fué removida.
- 2.- El valor dietético de las semillas o frutos, y las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica influyen de manera importante en la remoción postdispersión de las semillas y frutos de las plantas consideradas. Los resultados encontrados con los otros dos factores considerados (densidad de semillas y etapas sucesionales) estuvieron influenciados por el valor dietético de las semillas o frutos, y por las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica.
- 3.- La remoción postdispersión por mamíferos terrestres fue dependiente de la densidad, es decir, a mayor densidad de semillas, mayor remoción, aunque, la expresión de este efecto estuvo en función del valor dietético y de las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica.
- 4.- Hay una tendencia general, en cuanto al efecto de las etapas sucesionales sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres, encontrando que en los sitios maduros de la selva, es mayor la probabilidad de remoción postdispersión de semillas o frutos por mamíferos, y en los claros es menor.
- 5.- El bajo número de especies o inclusive la extinción de la mastofauna mayor resulta en una baja probabilidad de remoción postdispersión o inclusive a la no remoción de las semillas o frutos. A largo plazo probablemente se modifiquen las interacción que se suceden en la selva a partir de la remoción de las semillas o frutos lo cual, probablemente, lleve a la pérdida de un sistema primario diverso, y al establecimiento de un sistema secundario menos diverso.

LITERATURA CITADA

- Aguirre, L.G. y E.A. Fey. 1981. Estudio preliminar del tepezcuintle (Agouti paca nelsoni, Goldman) en la selva lacandona, Chiapas. Pp. 43-54. En: P.R. Castillo (Ed.). Estudios ecológicos en el trópico mexicano. Pub. núm. 6, Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- Aranda, M. e I. March. 1987. Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas. INIREB. México. 149 pp.
- Brown, J.H. 1973. Species diversity of seed eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54: 775-787.
- Brown, J.H. and W.D. Davidson. 1977. Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196: 880-882.
- Brown, J.H.; O.J. Reichman and W.D. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 10: 201-227.
- Brown, J.H. and E.J. Heske. 1990. Control of a Desert-Grassland transition by a keystone rodent guild. *Science* 250: 1705-1707.
- Casper, B.B. 1987. Spatial patterns of seed dispersal and postdispersal seed predation of *Cryptantha flava* (Boraginaceae). *Am.J.Bot.* 74: 1646-1655.
- Casper, B.B. 1988. Post-dispersal seed predation may select for wind dispersal but not seed number per dispersal unit in *Cryptantha flava*. *Oikos* 52: 27-30.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 151 pp.
- Coates-Estrada, R. and Estrada, A. 1988. Frugivory and seed dispersal in *Cymbopetalum baillonii* Annonaceae at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 4: 157-172.
- Crawley, M.J. 1992. Seed predators and Plant Population Dynamics. pp. 105-156. In: M. Fenner (Ed.). Seeds. The Ecology of regeneration in Plants Communities. Redwood Press Ltd, Melksham. UK. 373 pp.
- Crawley, M.J. 1993. Glim for Ecologists. Blackwell Scientific Publications. London. 379 pp. 319.
- Davidson, D. and C. Morton. 1981. Competition for dispersal in ant disperse plants. *Science* 213: 1259-1261.
- DeSteven, D. and F.E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos* 43: 207-216.
- Dinerstein, E. and Wemmer, C.M. 1988. Fruits Rhinoceros eat: dispersal of Trewia nudiflora (Euphorbiaceae) in lowland Nepal. *Ecology* 69(6): 1768-1774.
- Dirzo, R. M. and C.A. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. Pp.237-249. In: Estrada, A. and Fleming, T.H., eds. Frugivores and Seed Dispersal. Dordrecht, Netherlands: Junk Publishers. 392 pp.

- Dirzo, R. M. and M. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R. M. and A. Miranda. 1992. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. Pp. 272-287. In: W. Price, T. M. Lewinsohn, G. W. Fernandes, and W. W. Benson (Eds.). Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. John Wiley and Sons. E. U. A.
- Escalona, G.S. 1989. Algunos aspectos de la dispersión de semillas de *Chamaedorea tepejilote* (Palmae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencia, UNAM. México, D.F. 86 pp.
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. *Misc.Publ.Mus.Zool.Univ.Mich.* 143: 1-47.
- Fleming, T.H. 1974. The population of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.
- Fleming, T.H. and G.J. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J.Mammal.* 56: 301-315.
- Fleming, T.H.; R. Breitwisch and G.H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 91-109.
- Gallina, S. 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Agouti paca* Lin) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. Pp. 57-67. En: P.R. Castillo (Ed.). Estudios ecológicos en el trópico mexicano. Pub. núm. 6, Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- Gill, D.S. and P.L. Marks. 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecol. Monogr.* 61: 183-205.
- Gonzalez-Espinosa, M. 1982. Seed predator by desert harvester ants and rodents in Central Mexico. Ph.D. Dissertation, University of Pennsylvania, Philadelphia, E.U.A.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*), the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). Pp. 285-304. In: A. Estrada y T.H. Fleming (Eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.
- Hay, M.E. and P.J. Fuller, 1981. Seed escape from heteromyid rodents: The importance of microhabitat and seed preference. *Ecology* 62: 1395-1399.
- Heithaus, E.R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* 62: 136-145.
- Hesseltine, C.W. and H.L. Wang. 1980. The importance of traditional fermented food. *BioScience* 30: 402-407.
- Hulme, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *J. Ecol.* 82: 645-652.
- Janzen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am.Nat.* 104: 501-528.

- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1981b. Habitat, dung quantity, and seed removal by rodent seed predators from Costa Rican horses dung. *Ecology*, 62: 587-592.
- Janzen, D.H. 1982a. Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Brenesia*, 19/20: 425-429.
- Janzen, D.H. 1982b. Removal of seed from horses dung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1982c. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Anim. Behavior* 30:483-489.
- Janzen, D.H. 1982d. Seeds in tapir dung in Santa Rosa national park, Costa Rica. *Brenesia* 19/20: 129-133.
- Janzen, D.H. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? Pp. 167-182. In: Golley, F.B. (Ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems. A Structure and Function.* 381 pp. In: D.W. Goodall (Ed. en jefe). *Ecosystems of the World.* Vol. 14A. Elsevier Scientific Publ.Co. Inc. New York, E.U.A.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271. In: A. Estrada y T.H. Fleming (eds.). *Frugivores and seed dispersal.* W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.
- Janzen, D.H. and P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphoteres ate. *Science* 215: 19-27.
- Kiltie, R.A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped pecaries forage near objects. *Biotropica* 13: 141-145.
- León, R. R. 1994. Estudio del proceso de descomposición de frutos de especies arbóreas en una selva húmeda tropical. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 78 pp.
- Martínez-Gallardo, R. 1988. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Tesis de Licenciatura. ENEP-Zaragoza, UNAM.
- Martínez-Gallardo, R. and V. Sánchez-Cordero. 1993. Dietary value of fruits and seeds to spiny pocket mice, *Heteromys desmarestianus* (Heteromyidae). *J. Mammal.* 74: 436-442.
- Mittelbach, G.G. and K.L. Gross. 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. *Oecologia* 65: 7-13.
- Navarro, L.D. 1982. Mamíferos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- O'Dowd, D. and M. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 41: 531-540.

- O'Dowd, D.J. and A.M. Gill. 1984. Predator satiation and site alternation following fire mass reproduction of Alpine ash *Eucalyptus delegatensis* in southern Australia. *Ecology* 65: 1052-1066.
- Perry, A. and T.H. Fleming. 1980. Ants and rodents predation on small animal dispersed seeds in a dry tropical forest. *Brenesia* 17: 11-22.
- Platt, W.J. 1976. The natural history of a fugitive prairie plant (*Marabalis hirsuta* (Pursh) MacM). *Oecologia* 22: 399-409.
- Price, M.V. and K.M. Heinz. 1984. Effects of seed density and soil texture on rates of seed harvest by heteromyid rodents. *Oecologia* 61: 420-425.
- Rebar, C. and O.J. Reichman. 1983. Ingestion of moldy seeds by heteromyid rodents. *J. Mammal.* 64: 713-715.
- Reichman, O.J. and D. Oberstein. 1977. Selection of seed distribution types by *Dipodomys merriami* and *Perognathus amplus*. *Ecology* 58: 636-643.
- Reichman, O.J. and K. Van der Graaff. 1975. Influence of green vegetation on desert rodent reproduction. *J. Mammal.* 53: 503-506.
- Reichman, O.J. and C. Rebar. 1985. Seed preferences by desert rodents based on levels of mouldiness. *Animal Behaviour* 33: 726-729.
- Reichman, O.J., D.T. Wicklow and C. Rebar. 1985. Ecological and mycological characteristics of caches in the mounds of *Dipodomys spectabilis*. *J. Mammal.* 66: 643-651.
- Sánchez-Cordero, V. and R. Martínez-Gallardo. 1994. Postdispersal fruit and seed removal by forest dwelling-rodents in a lowland rainforest in Mexico. *Sometido en OIKOS*.
- Schupp, E. W. 1988a. Factors affecting postdispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- Schupp, E. W. 1988b. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 71-78.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71: 504-515.
- Schupp, E. W. and E. J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21: 200-203.
- Schupp, E. W., H. H. Howe, C. K. Augsburger and D. J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562- 564.
- Smythe, N. 1983. *Dasyprocta punctata* and *Agouti paca*. Pp. 463-465. In: D.H. Janzen (Ed.). Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. Chicago. 816 pp.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 169-188.

Sork, V. L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology 68: 1341-1350.

Sork, V.L., P. Stacey and J.E. Averett. 1988. Utilization of red oak acorns in non-bumper crop years. Oecologia 59: 49-53.

Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp. 371-384. In: A. Estrada y T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. 392 pp.

Trombulak, S.C. and G.J. Kenagy. 1980. Effects of seed distribution and competitors on seed harvesting efficiency in heteromyid rodents. Oecologia 44: 342-346.

Weeb, S.L. and M.F. Willson. 1985. Spatial heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. Oecologia 67: 150-153.

Wilson, D. and D.H. Janzen. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. Ecology 53: 954-959.

CONSIDERACIONES FINALES

Es importante destacar que las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica afectan significativamente la composición del gremio de mamíferos removedores postdispersores de frutos y semillas, ya que en la zona muy perturbada el número de especies de mamíferos que componen el gremio es significativamente menor al de las otras dos zonas estudiadas (ZP Y ZPP). En las zonas con diferentes grados de perturbación antropogénica se encontraron alteraciones y modificaciones a nivel poblacional para especies como *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus* (ver Capítulo 2). Por lo tanto, al existir dicho efecto sobre el gremio de removedores postdispersores de frutos y semillas se provoca un efecto similar en la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres, es decir, una disminución de la remoción postdispersión de frutos y semillas conforme aumenta el grado de perturbación antropogénica en las zonas seleccionadas (ver Capítulo 4). Esto sugiere una correspondencia entre el número de especies de mamíferos terrestres removedores postdispersores, y la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres.

Por otra parte, se encontró que los frutos y semillas de las plantas estudiadas tienen diferentes valores dietéticos para el principal agente removedor de frutos ó semillas en la región de Los Tuxtlas, el roedor *Heteromys desmarestianus*, y con base en estos valores, se predicen las remociones postdispersiones por mamíferos terrestres de las especies de plantas estudiadas. Se encontró una correspondencia del 80 % entre las remociones esperadas y las observadas (ver Capítulo 4), lo cual sugiere que la remoción postdispersión de frutos o semillas por mamíferos terrestres en Los Tuxtlas, se realiza en función del valor dietético de las semillas o frutos. Los resultados obtenidos muy probablemente constituyan un patrón de remoción postdispersión extrapolable a otras selvas húmedas, o inclusive en otros ecosistemas como selvas bajas caducifolias, desiertos o bosques templados. Es por esta razón, que se recomienda realizar estudios similares en otras selvas húmedas, o inclusive en otros

tipos de ecosistemas para poder tratar de establecer que tan generales o particulares son los resultados obtenidos en este estudio.

Es muy claro que la remoción postdispersión de frutos y semillas por mamíferos terrestres declina conforme hay un aumento en la escala e intensidad de la perturbación antropogénica del hábitat, de tal manera, que la falta de remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos a largo plazo, muy probablemente provoque que un sistema primario diverso, como lo es la selva alta perennifolia, llegue a constituirse como un sistema secundario menos diverso. Tal es el caso, probablemente, de la zona muy perturbada (ZMP). Si se considera que la ZMP es el parque ecológico-recreativo Nanciyaga, que fue creado para proteger y salvaguardar la flora y fauna silvestre que en él se albergan, se puede establecer que el objetivo para el cual fue creado no se cumplirá, pues en su diseño y concepción, no fueron considerados aspectos de la dinámica de la selva que contribuyen a estructurar la comunidad de animales y plantas de la selva alta perennifolia, como lo son las interacciones bióticas cuya expresión final es lo que percibimos a simple vista.

A partir de los resultados obtenidos, se hace un llamado de atención para que los planes de conservación se realicen con un criterio integral, es decir, que las estrategias de conservación se avoquen a tratar de conservar las interacciones que se llevan al cabo en el ecosistema (remoción post y pre-dispersión de frutos y semillas, polinización, herbivoría, depredación, etc.), y no germoplasma de animales y plantas de manera aislada mediante parques recreativos, granjas, criaderos, zoológicos, bancos de semillas, invernaderos, etc.

Lo anterior efectivamente garantiza tener los códigos genéticos de plantas y animales que habitan en los diferentes ecosistemas, pero no los ecosistemas mismos ya que éstos son producto de las interacciones bióticas y abióticas que en ellos se suceden. Por lo tanto es muy importante tener una visión integral al realizar los planes de manejo y conservación de la flora y fauna de la selva alta perennifolia de la región de Los Tuxtlas.

APENDICE I

Probabilidades de remoción postdispersión de frutos de *Astrocaryum mexicanum*, considerando los factores de etapas sucesionales, (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos, (DEN1 = 5 frutos, DEN2 = 15 frutos y DEN3 = 45 frutos, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de frutos en las tres zonas de estudio, tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de frutos en ZPP y ZP, en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.75547	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.5
ZPP DEN2 TRATA1 0.777698	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.5
ZPP DEN3 TRATA1 0.944433	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.833273
ZPP DEN1 TRATA2 0.833273	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.833273
ZPP DEN2 TRATA2 0.777698	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.833273
ZPP DEN3 TRATA2 0.875283	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.944433	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.918505	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.967895	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.944433	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.666656
ZP DEN2 TRATA2 0.944433	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.5
ZP DEN3 TRATA2 0.979008	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.666567
ZMP DEN1 TRATA1 0.055514	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.833273
ZMP DEN3 TRATA1 0.111036	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.833273
ZMP DEN3 TRATA1 0.26289	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.944223
ZMP DEN1 TRATA2 0.055514	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.055514	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.264125	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.166727
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.300084
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.929629
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.92194
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.06667
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.266745
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.937038
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Abuta panamensis*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.588895	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
ZPP DEN2 TRATA1 0.748156	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.331812
ZPP DEN3 TRATA1 0.797606	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.643365
ZPP DEN1 TRATA2 0.611117	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.766741
ZPP DEN2 TRATA2 0.72224	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.755632
ZPP DEN3 TRATA2 0.790201	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.726016
ZP DEN1 TRATA1 0.055535	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 8.39E-08	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.388743	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.899529
ZP DEN1 TRATA2 0.111076	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 7.23E-07
ZP DEN2 TRATA2 0.278161	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.331812
ZP DEN3 TRATA2 0.388743	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.602574
ZMP DEN1 TRATA1 2.48E-07	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.833398
ZMP DEN2 TRATA1 8.34E-08	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.833395
ZMP DEN3 TRATA1 2.79E-08	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.718611
ZMP DEN1 TRATA2 2.48E-07	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 8.34E-08	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 2.79E-08	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.925567
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 2.48E-07
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 8.34E-08
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 2.48E-07
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 8.34E-08
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 2.48E-07
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.166589
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 2.48E-07
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 8.34E-08
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 2.48E-07
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 8.34E-08
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.16645
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 8.34E-08

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Brosimum alicastrum*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.611115	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.166727
ZPP DEN2 TRATA1 0.5	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.333433
ZPP DEN3 TRATA1 0.823465	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.637146
ZPP DEN1 TRATA2 0.577788	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.666856
ZPP DEN2 TRATA2 0.629623	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.500225
ZPP DEN3 TRATA2 0.760496	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.833453
ZP DEN1 TRATA1 0.677783	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.714818	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.832158
ZP DEN3 TRATA1 0.901197	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.7	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.23342
ZP DEN2 TRATA2 0.681484	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.444554
ZP DEN3 TRATA2 0.835745	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.540859
ZMP DEN1 TRATA1 0.76667	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.500225
ZMP DEN2 TRATA1 0.544532	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.666856
ZMP DEN3 TRATA1 0.643205	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.833453
ZMP DEN1 TRATA2 0.633346	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.644534	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.664787
ZMP DEN3 TRATA2 0.55431	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.90687
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.566847
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.566847
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.729779
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.633509
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.72238
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.977802
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.833411
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.855623
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.766795
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.455741
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.652013
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.866724
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.666834
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.855734
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.466799
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.922263
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de frutos de *Bumelia perspicillata*, considerando los factores de variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 frutos, DEN2 = 15 frutos y DEN3 = 45 frutos, por 625 cm² respectivamente) y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de frutos en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).

ZPP	DEN1	TRATA1	0.999998
ZPP	DEN2	TRATA1	0.999999
ZPP	DEN3	TRATA1	1
ZPP	DEN1	TRATA2	0.999998
ZPP	DEN2	TRATA2	0.999999
ZPP	DEN3	TRATA2	1
ZP	DEN1	TRATA1	0.999998
ZP	DEN2	TRATA1	0.999999
ZP	DEN3	TRATA1	1
ZP	DEN1	TRATA2	0.999998
ZP	DEN2	TRATA2	0.999999
ZP	DEN3	TRATA2	1
ZMP	DEN1	TRATA1	2.5E-07
ZMP	DEN2	TRATA1	8.43E-08
ZMP	DEN3	TRATA1	2.82E-08
ZMP	DEN1	TRATA2	2.5E-07
ZMP	DEN2	TRATA2	8.43E-08
ZMP	DEN3	TRATA2	2.82E-08

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Bactris tricophylla*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.611115	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.333344
ZPP DEN2 TRATA1 0.714818	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.166672
ZPP DEN3 TRATA1 0.888845	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.666612
ZPP DEN1 TRATA2 0.555569	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.5
ZPP DEN2 TRATA2 0.755562	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.977774
ZPP DEN3 TRATA2 0.888845	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.300063	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.700147	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.72232	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.28895	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.166672
ZP DEN2 TRATA2 0.685337	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.288907
ZP DEN3 TRATA2 0.770458	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.666612
ZMP DEN1 TRATA1 0.27788	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.5
ZMP DEN2 TRATA1 0.481608	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.977774
ZMP DEN3 TRATA1 0.528469	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.311225	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.489017	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.569203	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.066664
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.566577
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.659238
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 7.24E-07
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.787664
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.500225
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.833259
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.699895
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.033333
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.555466
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.644422
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 7.24E-07
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.665032
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.666856
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.833259
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.833259
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Chamaedorea alternans*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP), en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.999998	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA1 0.999999	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA1 1	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.999999
ZPP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.999999	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 1	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.389361	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.61159	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.61159	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.5005	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
ZP DEN2 TRATA2 0.556063	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.999998
ZP DEN3 TRATA2 0.556063	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA1 0.41096	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.373928	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.39985	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.299874	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.314686	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.499853	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.665967
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.331812
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.5
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.333344
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.833273
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.665967
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.832897
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.665967
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.3327
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.165716
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.833273
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.5
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.833273
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.665967
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.832897
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.665967

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Cymbopetalum baillonii*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.633323	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.366677
ZPP DEN2 TRATA1 0.262987	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.166658
ZPP DEN3 TRATA1 0.558013	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.166658
ZPP DEN1 TRATA2 0.677761	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.53335
ZPP DEN2 TRATA2 0.455592	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.055546
ZPP DEN3 TRATA2 0.596283	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.674081
ZP DEN1 TRATA1 0.622213	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.518504	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.565496
ZP DEN3 TRATA1 0.672838	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.832507
ZP DEN1 TRATA2 0.533313	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.366677
ZP DEN2 TRATA2 0.599996	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.499875
ZP DEN3 TRATA2 0.770361	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.059273
ZMP DEN1 TRATA1 0.622213	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.666678
ZMP DEN2 TRATA1 0.466662	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.199983
ZMP DEN3 TRATA1 0.321028	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.729641
ZMP DEN1 TRATA2 0.333355	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.248141	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.665611
ZMP DEN3 TRATA2 0.422273	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.700042
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.666701
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.544507
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.566725
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.377823
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.666723
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.600056
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.622278
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.803719
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.433275
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.666701
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.618574
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.866747
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.633486
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.796344
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.3
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.500057
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.896303

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Chamaedorea concolor*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.999998	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA1 0.999999	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA1 1	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.999999
ZPP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.999999	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 1	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.779026	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.944799	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.889604	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.83434	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
ZP DEN2 TRATA2 0.907979	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.999998
ZP DEN3 TRATA2 0.865052	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA1 0.345247	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.330415	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.403332	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.334122	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.37491	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.456436	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.5
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.833273
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.625931
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.833273
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.5
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.833273
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.592594
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Chamaedorea ernesti-augustii*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1= claros, ET2= Fases Sucesionales Intermedias y ET3= sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.999998	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA1 0.999999	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA1 1	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.999999
ZPP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.999999	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 1	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.779026	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.779026	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.83434	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.83434	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
ZP DEN2 TRATA2 0.779026	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.999998
ZP DEN3 TRATA2 0.889604	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA1 0.2227	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.055724	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.278342	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.167047	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.167145	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.333966	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.199408
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.3325
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.3325
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.832855
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.832855
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.199408
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.3325
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.49905
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.832855
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.832855
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Cupania glabra*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.477777	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.233259
ZPP DEN2 TRATA1 0.740785	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.433226
ZPP DEN3 TRATA1 0.73205	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.444332
ZPP DEN1 TRATA2 0.411117	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.633207
ZPP DEN2 TRATA2 0.666712	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.866574
ZPP DEN3 TRATA2 0.841942	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.751756
ZP DEN1 TRATA1 0.088915	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.533201
ZP DEN2 TRATA1 0.448199	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.922155
ZP DEN3 TRATA1 0.545883	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.155598	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.199935
ZP DEN2 TRATA2 0.588931	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.411006
ZP DEN3 TRATA2 0.666845	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.644351
ZMP DEN1 TRATA1 0.033344	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.299853
ZMP DEN2 TRATA1 0.081507	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.966625
ZMP DEN3 TRATA1 0.100025	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.89998
ZMP DEN1 TRATA2 0.02223	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.733235
ZMP DEN2 TRATA2 0.077802	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.833203
ZMP DEN3 TRATA2 0.106199	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.981531
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.132389
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.062973
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.132389
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.453634
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.776433
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.166589
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.75547
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.796247
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.409024
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.426046
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.231867
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.398145
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.780153
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.233241
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.811043
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.792543

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Chamaedorea oblongata*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.999998	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA1 0.999999	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA1 1	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.999999
ZPP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.999999	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 1	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.944799	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.944799	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.944799	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
ZP DEN2 TRATA2 0.999999	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.999998
ZP DEN3 TRATA2 1	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA1 0.2227	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.178184	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.396948	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.167047	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.207872	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.420415	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999999
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Dipholis minutiflora*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.888845	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.666656
ZPP DEN2 TRATA1 0.888845	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.666656
ZPP DEN3 TRATA1 0.888845	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.666656
ZPP DEN1 TRATA2 0.888845	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.888845	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 0.888845	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.777698	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.944397	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.753004	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.72212	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.666656
ZP DEN2 TRATA2 0.944397	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.666656
ZP DEN3 TRATA2 0.72214	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.666656
ZMP DEN1 TRATA1 2.48E-07	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 8.34E-08	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 2.79E-08	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 2.48E-07	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 8.34E-08	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 2.79E-08	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.666656
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.833328
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.59257
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.833328
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.666656
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.833328
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.5
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.833328
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.499975
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.833328
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.666656
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.833328
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Farama occidentalis*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.833273	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.5
ZPP DEN2 TRATA1 0.888845	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.666656
ZPP DEN3 TRATA1 0.944433	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.833273
ZPP DEN1 TRATA2 0.833273	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.888845	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 0.944433	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.833273	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.911072	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.911072	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.777698	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.5
ZP DEN2 TRATA2 0.866609	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.666656
ZP DEN3 TRATA2 0.924659	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.833273
ZMP DEN1 TRATA1 0.222181	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.333277	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.317237	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.18885	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.27772	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.322174	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.5
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.733411
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.833273
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.899529
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.666656
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.933333
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.833273
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.832018
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.666412
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.940448
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.832018
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de frutos de *Ficus yoponenesis*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 frutos, DEN2 = 15 frutos y DEN3 = 45 frutos, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de frutos en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de frutos en dos zonas (ZPP y ZP), en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.200047	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
ZPP DEN2 TRATA1 0.211116	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.044362
ZPP DEN3 TRATA1 0.229683	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 8.34E-08
ZPP DEN1 TRATA2 0.111145	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.331812
ZPP DEN2 TRATA2 0.155598	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.232116
ZPP DEN3 TRATA2 0.235857	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.176783
ZP DEN1 TRATA1 0.088911	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.26698
ZP DEN2 TRATA1 0.066683	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.300336
ZP DEN3 TRATA1 0.148186	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.511498
ZP DEN1 TRATA2 0.033343	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.066608
ZP DEN2 TRATA2 0.122249	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 2.48E-07
ZP DEN3 TRATA2 0.116079	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.080913
ZMP DEN1 TRATA1 0.011118	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.132504
ZMP DEN2 TRATA1 0.070437	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.154661
ZMP DEN3 TRATA1 0.138357	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.265339
ZMP DEN1 TRATA2 0.011118	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.133519
ZMP DEN2 TRATA2 0.055609	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.311454
ZMP DEN3 TRATA2 0.066714	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.363316
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 2.48E-07
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.051661
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.132389
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.077194
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.073516
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.132389
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.121345
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.316695
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 7.23E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.077201
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.022137
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.033086
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.055128
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.058806
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.066156
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.231876
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.265027

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Nectandra ambigens*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.544432	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.266589
ZPP DEN2 TRATA1 0.555545	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.311032
ZPP DEN3 TRATA1 0.641964	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.351763
ZPP DEN1 TRATA2 0.5	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.333255
ZPP DEN2 TRATA2 0.399992	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.677761
ZPP DEN3 TRATA2 0.579007	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.607425
ZP DEN1 TRATA1 0.5	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.425924	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.667744
ZP DEN3 TRATA1 0.75676	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.366677	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.266589
ZP DEN2 TRATA2 0.574076	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.111026
ZP DEN3 TRATA2 0.78763	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.166616
ZMP DEN1 TRATA1 0.288886	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.233277
ZMP DEN2 TRATA1 0.4963	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.411081
ZMP DEN3 TRATA1 0.479012	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.659283
ZMP DEN1 TRATA2 0.177774	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.477782	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.667744
ZMP DEN3 TRATA2 0.561733	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.907459
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.233259
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.344343
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.522235
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.433226
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.044417
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.744273
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.833273
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.855499
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.266589
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.288804
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.611115
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.333233
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.499825
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.747979
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.46655
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.922191
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Poulsenia armata*, considerando los factores de variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio (ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).

ZPP	DEN1	TRATA1	0.999998
ZPP	DEN2	TRATA1	0.999999
ZPP	DEN3	TRATA1	1
ZPP	DEN1	TRATA2	0.999998
ZPP	DEN2	TRATA2	0.999999
ZPP	DEN3	TRATA2	1
ZP	DEN1	TRATA1	0.999998
ZP	DEN2	TRATA1	0.999999
ZP	DEN3	TRATA1	1
ZP	DEN1	TRATA2	0.999998
ZP	DEN2	TRATA2	0.999999
ZP	DEN3	TRATA2	1
ZMP	DEN1	TRATA1	0.744597
ZMP	DEN2	TRATA1	0.833439
ZMP	DEN3	TRATA1	0.881561
ZMP	DEN1	TRATA2	0.655747
ZMP	DEN2	TRATA2	0.72238
ZMP	DEN3	TRATA2	0.91117

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Pouteria campechiana*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio(ZPP,ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP),en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.777819	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.333344
ZPP DEN2 TRATA1 0.83337	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.5
ZPP DEN3 TRATA1 0.816078	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.5
ZPP DEN1 TRATA2 0.700042	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.75931	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 0.775338	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.781922
ZP DEN1 TRATA1 0.222181	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.27774	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.338228	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.27774	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.333344
ZP DEN2 TRATA2 0.399944	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.333344
ZP DEN3 TRATA2 0.314773	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.54815
ZMP DEN1 TRATA1 0.255593	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.766186
ZMP DEN2 TRATA1 0.229666	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.297569	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.948285
ZMP DEN1 TRATA2 0.288927	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.159293	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.944742
ZMP DEN3 TRATA2 0.287692	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.833675
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 7.28E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 2.49E-07
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 8.39E-08
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.167549
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.334745
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.397929
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.501725
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.501725
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.620154
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 7.28E-07
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.134226
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 8.39E-08
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.167549
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.401529
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.5017
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.668188
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.668188
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.44616

Probabilidades de remoción postdispersión de semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, considerando los factores de etapas sucesionales (ET1 = claros, ET2 = Fases Sucesionales Intermedias y ET3 = sitios maduros), variación de la densidad de semillas y frutos (DEN1 = 5 semillas, DEN2 = 15 semillas y DEN3 = 45 semillas, por 625 cm² respectivamente), y el tratamiento (TRATA1 = remoción por ratones y TRATA2 = remoción por todos los probables agentes removedores postdispersores) en tres zonas ZPP, ZP y ZMP.

Probabilidad de remoción de semillas en las tres zonas de estudio (ZPP, ZP y ZMP), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).	Probabilidad de remoción de semillas en dos zonas (ZPP y ZP), en tres etapas sucesionales (ET1, ET2 y ET3), tres densidades (DEN1, DEN2 y DEN3), y dos tratamientos (TRATA1 y TRATA2).
ZPP DEN1 TRATA1 0.922227	ZPP ET1 DEN1 TRATA1 0.766741
ZPP DEN2 TRATA1 0.833342	ZPP ET1 DEN2 TRATA1 0.5
ZPP DEN3 TRATA1 0.903706	ZPP ET1 DEN3 TRATA1 0.711196
ZPP DEN1 TRATA2 0.999998	ZPP ET2 DEN1 TRATA1 0.999995
ZPP DEN2 TRATA2 0.777784	ZPP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
ZPP DEN3 TRATA2 0.833342	ZPP ET2 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA1 0.633439	ZPP ET3 DEN1 TRATA1 0.999995
ZP DEN2 TRATA1 0.611219	ZPP ET3 DEN2 TRATA1 0.999998
ZP DEN3 TRATA1 0.579129	ZPP ET3 DEN3 TRATA1 0.999999
ZP DEN1 TRATA2 0.800081	ZPP ET1 DEN1 TRATA2 0.999995
ZP DEN2 TRATA2 0.844545	ZPP ET1 DEN2 TRATA2 0.333344
ZP DEN3 TRATA2 0.807555	ZPP ET1 DEN3 TRATA2 0.5001
ZMP DEN1 TRATA1 0.333366	ZPP ET2 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA1 0.270399	ZPP ET2 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA1 0.262987	ZPP ET2 DEN3 TRATA2 0.999999
ZMP DEN1 TRATA2 0.233366	ZPP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
ZMP DEN2 TRATA2 0.177804	ZPP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
ZMP DEN3 TRATA2 0.30621	ZPP ET3 DEN3 TRATA2 0.999999
	ZP ET1 DEN1 TRATA1 0.566774
	ZP ET1 DEN2 TRATA1 0.166686
	ZP ET1 DEN3 TRATA1 0.237162
	ZP ET2 DEN1 TRATA1 0.5001
	ZP ET2 DEN2 TRATA1 0.999998
	ZP ET2 DEN3 TRATA1 0.666745
	ZP ET3 DEN1 TRATA1 0.83337
	ZP ET3 DEN2 TRATA1 0.666723
	ZP ET3 DEN3 TRATA1 0.83337
	ZP ET1 DEN1 TRATA2 0.600104
	ZP ET1 DEN2 TRATA2 0.700084
	ZP ET1 DEN3 TRATA2 0.711299
	ZP ET2 DEN1 TRATA2 0.833328
	ZP ET2 DEN2 TRATA2 0.833467
	ZP ET2 DEN3 TRATA2 0.877772
	ZP ET3 DEN1 TRATA2 0.999995
	ZP ET3 DEN2 TRATA2 0.999998
	ZP ET3 DEN3 TRATA2 0.83337

APENDICE II

Análisis de varianza anidado para evaluar la remoción postdispersión de semillas o frutos de 18 especies de plantas por mamíferos en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Especie: *Astrocaryum mexicanum*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	3861	2	1930.5	54.9	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	211	6	35.16	9.36	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	34.78	9	3.86		N.S.
RESIDUALES	0	0			
TOTALES	4106.78	17			

Especie: *Abuta panamensis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	4018	2	2009	214.63	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	56.2	6	9.36	0.4519	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	165.7	8	20.71	0.0444	N.S.
RESIDUALES	466.2	1	466.2		
TOTALES	4706.1	17			

Especie: *Brosimum alicastrum*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	256.3	2	128.15	3.546	N.S.
ZONA\DENSIDAD	216.8	6	36.13	5.59	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	58.17	9	6.46		N.S.
RESIDUALES	0	0			
TOTALES	531.27	17			

Especie: *Bumelia perspicillata*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	8937	2	4468.5		P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	0.00	6	0.00	0	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	0.000	9	0.00	0	N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	8937	17			

Especie: *Bactris tricophylla*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	550.2	2	275.1	5.10	N.S.
ZONA\DENSIDAD	323.1	6	53.85	49.26	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	9.840	9	1.093		N.S.
RESIDUALES	0	0			
TOTALES	883.14	17			

Especie: *Cymbopetalum baillonii*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	419.4	2	209.7	8.19	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	153.6	6	25.6	2.08	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	110.6	9	12.28		N.S.
RESIDUALES	0.0	0			
TOTALES	683.6	17			

Especie: *Chamaedorea alternans*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	2590	2	1295	222.66	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	34.90	6	5.816	1.548	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	30.04	8	3.755	1877.5	P < 0.05
RESIDUALES	0.002	1	.002		
TOTALES	2654.94	17			

Especie: *Chamaedorea concolor*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	2849	2	1424.5	250.79	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	34.09	6	5.68	4.37	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	11.757	9	1.30		N.S.
RESIDUALES	0	0			
TOTALES	2894.85	17			

Especie: *Chamaedorea ernesti-augustii*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	3898	2	1949	101.19	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	115.55	6	19.26	4.847	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	35.76	9	3.973		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	4049.31	17			

Especie: *Cupania glabra*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	2356	2	1178	25.56	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	276.5	6	46.08	5.78	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	71.75	9	7.97		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	2704.25	17			

Especie: *Chamaedorea oblongata*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	3948	2	1974	108.97	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	108.69	6	18.115	1.725	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	94.54	9	10.50		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	4151.23	17			

Especie: *Dipholis minutiflora*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	5575	2	2787.5	129.55	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	129.1	6	21.51	70.77	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	2.736	9	0.304		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	5706.83	17			

Especie: *Faramea occidentalis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	2787	2	1393.5	125.31	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	66.72	6	11.12	14.479	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	6.915	9	0.768		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	2860.63	17			

Especie: *Ficus yoponensis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	170.8	2	85.4	9.818	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	52.19	6	8.698	1.945	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	40.23	9	4.47		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	263.22	17			

Especie: *Nectandra ambigens*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	181.8	2	90.9	1.979	N.S.
ZONA\DENSIDAD	275.69	6	45.935	7.942	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	52.05	9	5.783		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	509.45	17			

Especie: *Poulsenia armata*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	787.1	2	393.55	31.32	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	75.40	6	12.56	7.41	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD\TR	15.26	9	1.6955		N.S.
RESIDUALES	0.004	0			
TOTALES	877.764	17			

Especie: *Pouteria campechiana*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	1625	2	812.5	166.66	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	29.25	6	4.875	1.709	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	25.67	9	2.852		N.S.
RESIDUALES	0.000	0			
TOTALES	1679.92	17			

Especie: *Pseudolmedia oxyphyllaria*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	1915	2	957.5	130.62	P < 0.05
ZONA\DENSIDAD	43.99	6	7.33	0.349	N.S.
ZONA\DENSIDAD\TR	188.5	9	20.94		N.S.
RESIDUALES	0.0003	0			
TOTALES	2147.49	17			

Análisis de varianza anidado para evaluar la remoción postdispersión de semillas o frutos de 18 especies de plantas por mamíferos en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, considerando el efecto de la etapas sucesionales en la ZPP y ZP.

Especie: *Astrocaryum mexicanum*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	13.70	1	13.70	0.060	N.S.
ZONA\ET	912.30	4	228.07	5.396	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	507.20	12	42.266	13.81	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	55.10	18	3.06		N.S.
RESIDUALES	0.006	0			
TOTALES	1488.30	35			

Especie: *Abuta panamensis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	2926	1	2926	21.799	P < 0.05
ZONA\ET	536.90	4	134.22	8.58	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	187.7	12	15.64	3.03	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	92.88	18	5.16		N.S.
RESIDUALES	0.002	0			
TOTALES	3743.48	35			

Especie: *Brosimum alicastrum*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	53.20	1	53.20	0.3686	N.S.
ZONA\ET	577.20	4	144.30	4.827	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	358.70	12	29.89	4.8134	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	111.91	18	6.21		N.S.
RESIDUALES	0.002	0			
TOTALES	1101.01	35			

Especie: *Bactris tricophylla*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	116.30	1	116.30	0.4070	N.S.
ZONA\ET	1142.90	4	285.72	5.431	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	631.30	12	52.61	31.488	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	30.073	18	1.671		N.S.
RESIDUALES	0.003	0			
TOTALES	1920.60	35			

Especie: *Cymbopetalum baillonii*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	101.98	1	101.98	0.5011	N.S.
ZONA\ET	814.00	4	203.50	5.208	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	468.90	12	39.07	4.0168	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	175.10	18	9.727		N.S.
RESIDUALES	0.001	0			
TOTALES	1559.98	35			

Especie: *Chamaedorea alternans*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	1661	1	1661	16.923	P < 0.05
ZONA\ET	392.30	4	98.15	5.571	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	211.40	12	17.62	5.915	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	53.619	18	2.978		N.S.
RESIDUALES	0.006	0			
TOTALES	2318.62	35			

Especie: *Chamaedorea concolor*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	399.90	1	399.90	2.539	N.S.
ZONA\ET	630.00	4	157.50	28.819	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	65.58	12	5.465	12.28	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	8.02	18	0.445		N.S.
RESIDUALES	0.009	0			
TOTALES	1103.51	35			

Especie: *Chamaedorea ernesti-augustii*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	790.90	1	790.90	2.788	N.S.
ZONA\ET	1134.50	4	283.62	30.09	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	113.08	12	9.423	10.93	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	15.51	18	0.862		N.S.
RESIDUALES	0.008	0			
TOTALES	2053.99	35			

Especie: *Cupania glabra*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	218.64	1	218.64	0.928	N.S.
ZONA\ET	941.50	4	235.37	6.523	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	433.00	12	36.08	3.318	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	195.70	18	10.87		N.S.
RESIDUALES	0.0004	0			
TOTALES	1790.84	35			

Especie: *Chamaedorea oblongata*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	91.00	1	91.00	2.483	N.S.
ZONA\ET	146.57	4	36.64		N.S.
ZONA\ET\DEN	0.00	12	0.00	3.318	N.S.
ZONA\ET\DEN\TRA	96.025	18	5.3347		N.S.
RESIDUALES	0.011	0			
TOTALES	333.606	35			

Especie: *Dipholis minutiflora*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	91.80	1	91.80	0.3480	N.S.
ZONA\ET	1055.00	4	263.75	13.808	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	229.20	12	19.1	53.80	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	6.40	18	0.355		N.S.
RESIDUALES	0.006	0			
TOTALES	1382.40	35			

Especie: *Faramea occidentalis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	6.20	1	6.20	0.041	N.S.
ZONA\ET	604.60	4	151.15	18.307	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	99.08	12	8.256	1.8369	N.S.
ZONA\ET\DEN\TRA	80.94	18	4.496		N.S.
RESIDUALES	0.006	0			
TOTALES	790.826	35			

Especie: *Ficus yoponensis*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	78.45	1	78.45	0.5970	N.S.
ZONA\ET	525.60	4	131.40	33.90	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	46.51	12	3.875	0.7943	N.S.
ZONA\ET\DEN\TRA	87.81	18	4.878		N.S.
RESIDUALES	0.0003	0			
TOTALES	738.36	35			

Especie: *Nectandra ambigens*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	55.48	1	55.48	0.1838	N.S.
ZONA\ET	1207.00	4	301.75	8.133	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	445.30	12	37.10	4.249	P < 0.05
ZONA\ET\DEN\TRA	157.2	18	8.73		N.S.
RESIDUALES	0.002	0			
TOTALES	1864.98	35			

Especie: *Pouteria campechiana*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	989.80	1	989.80	3.2086	N.S.
ZONA\ET	1234.00	4	308.50	28.07	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	131.90	12	10.99	1.148	N.S.
ZONA\ET\DEN\TRA	172.40	18	9.57		N.S.
RESIDUALES	0.002	0			
TOTALES	2528.10	35			

Especie: *Pseudolmedia oxyphyllaria*

FUENTE	SC	gl	CM	F	Signif.
ZONA	174.00	1	174.00	0.6214	N.S.
ZONA\ET	1120.00	4	280.00	41.055	P < 0.05
ZONA\ET\DEN	81.847	12	6.82	0.3574	N.S.
ZONA\ET\DEN\TRA	343.60	18	19.08		N.S.
RESIDUALES	0.005	0			
TOTALES	1719.45	35			