



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE *HETEROFLOSUM SCLEROCARPUM***

**M. SOUSA (FABACEAE) EN UN BOSQUE TROPICAL  
CADUCIFOLIO EN LA DEPRESIÓN DEL BALSAS, MICHOACÁN**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LINA ADONAY URREA GALEANO**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: **DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: **DRA. ELLEN ANDRESEN**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**DR. FRANCISCO JAVIER LABORDE DOVALÍ**  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO, 2015**



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD  
ECOLOGÍA

**DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE *HETEROFLOSUM SCLEROCARPUM***

**M. SOUSA (FABACEAE) EN UN BOSQUE TROPICAL  
CADUCIFOLIO EN LA DEPRESIÓN DEL BALSAS, MICHOACÁN**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**LINA ADONAY URREA GALEANO**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: **DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: **DRA. ELLEN ANDRESEN**  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y  
SUSTENTABILIDAD, UNAM  
**DR. FRANCISCO JAVIER LABORDE DOVALÍ**  
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS, UNAM

**MORELIA, MICHOACÁN, AGOSTO, 2015**

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente.-

Por medio de la presente, me permito informar a usted, que en reunión ordinaria del Subcomité por Campo de Conocimiento de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas) del Posgrado en Ciencias Biológicas, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de Maestra en Ciencias Biológicas de la alumna Lina Adonay Urrea Galeano con número de cuenta 514350914 con la tesis titulada: "Dispersión de semillas de *Heteroflorum sclerocarpum* M. Sousa (Fabaceae) en un bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán" bajo la dirección del Dr. Guillermo Ibarra Manríquez.- Tutor principal:

Presidente:	Dra. Katherine Renton
Vocal:	Dra. Ek del Val de Gortari
Secretario:	Dra. Ellen Andresen
Suplente:	Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla
Suplente:	Dr. Eduardo Mendoza Ramirez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 02 de junio de 2015

*M. del Coro Arizmendi*

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) de la UNAM (Campus Morelia), por todo el apoyo brindado para cursar mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), le agradezco el apoyo económico otorgado a través de la beca n° 545260 para cursar mis estudios de posgrado.

A la Fundación IDEA WILD por su apoyo con material de campo.

A mi tutor, el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por su confianza y apoyo constante en lo académico y en lo personal. A los miembros del comité tutorial, la Dra. Ellen Andresen y el Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí, por sus contribuciones para la realización y mejoramiento de mi tesis de maestría.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al personal del posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, secretaria y telecomunicaciones del IIES, por su apoyo y asistencia en cada uno de los momentos que necesité de sus servicios. Especialmente agradezco a Janik Equihua por toda la ayuda brindada durante mi maestría.

A la UNAM por el apoyo financiero recibido a través del PAEP, para la impresión de la tesis y la asistencia al V Congreso Mexicano de Ecología.

A la Dra. Ek del Val de Gortari, la Dra. Ellen Andresen, la Dra. Katherine Renton, el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez y el Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla, por todos los comentarios que contribuyeron al enriquecimiento de mi tesis de maestría, y por formar parte de mi jurado de examen de grado.

Al M.V.Z Martín Zavala Mondragón, M.V.Z. Alberto Arrés Rangel y M.V.Z. Roberto López, por permitirme desarrollar parte de mi trabajo de campo con los venados cola blanca, pecarí de collar y tejones que tienen bajo su cuidado en el parque zoológico de la ciudad de Morelia, Michoacán. Igualmente, agradezco a los encargados del mantenimiento y cuidado de estas especies por su constante asesoramiento.

Al señor Gil, por abrirme las puertas de su rancho y permitirme trabajar con sus vacas.

Al Sr. Misael Rojas López y el Sr. Lorenzo Sánchez Sánchez, ejidatarios del Ejido Llano de Ojo de Agua, en el municipio de Churumuco en Michoacán, por toda su ayuda, asesoría y compañía durante mi trabajo de campo. Igualmente, muchas gracias por permitirme trabajar en sus tierras y abrirme las puertas de sus casas.

A mis compañeros de laboratorio, el M.C. Jorge Cortés Flores y el Dr. Moisés Méndez Toribio, por su ayuda y apoyo en algunos análisis estadísticos de la tesis. Igualmente a Jorge y a la M.C. Karen Beatriz Hernández les agradezco su colaboración en parte del trabajo de campo.

A mi esposo, Carlos Alonso Maya Lastra, por su apoyo incondicional durante todas las fases académicas y de investigación de mis estudios de maestría.

A mi familia, por estar siempre a mi lado.



## ÍNDICE

<b>Lista de cuadros y figuras</b> .....	II
<b>Resumen</b> .....	III
<b>Abstract</b> .....	V
<b>Introducción</b> .....	1
<b>Métodos</b> .....	4
<b>Resultados</b> .....	16
<b>Discusión</b> .....	28
<b>Conclusión</b> .....	34
<b>Literatura citada</b> .....	35
<b>Apéndice</b> .....	46

## LISTA DE CUADROS Y FIGURAS

### Cuadros

Cuadro 1. Lista de especies animales fotocapturadas bajo las copas de árboles de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> .....	17
Cuadro 2. Resultados del análisis de devianza.....	28

### Figuras

Figura 1. Localización del municipio de Churumuco en el estado de Michoacán, y las tres localidades estudiadas dentro del Ejido Llano de Ojo de Agua.....	5
Figura 2. Hábito, tronco y estructuras reproductivas de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> .....	7
Figura 3. Remoción de frutos de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> durante 160 días.....	20
Figura 4. Curvas de supervivencia de los frutos colocados en los árboles de remoción .....	21
Figura 5. Proporción del destino post-remoción de frutos/semillas.....	22
Figura 6. Número de plántulas y juveniles de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> dispersados .....	25
Figura 7. Individuos de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> mapeados en tres parcelas de 1000 m <sup>2</sup> en el área de estudio.....	26
Figura 8. Promedio de las variables medidas en las tres parcelas censadas de <i>Heteroflorum sclerocarpum</i> .....	27

## RESUMEN

La dispersión de semillas por animales (zoocoria) facilita el desplazamiento de los propágulos fuera de la influencia de la planta progenitora. Este síndrome de dispersión es preponderante en los bosques tropicales debido a la alta proporción de especies vegetales adaptadas para la dispersión animal. Una especie endémica al Pacífico Mexicano que presenta frutos con características zoocoras, pero a la que se le había atribuido como vector de dispersión el agua, es *Heteroflorum sclerocarpum* (Fabaceae). El objetivo principal de este estudio fue definir el síndrome de dispersión de las semillas de esta especie arbórea y evaluar la importancia de los mamíferos terrestres en su regeneración natural, en un bosque tropical caducifolio de la Depresión del Balsas, Michoacán. Para cumplir con lo anterior, se empleó la técnica de fototrampeo durante 13 meses (octubre del 2013 a octubre del 2014) para identificar los animales removedores o visitantes en el campo. Se realizaron experimentos de campo para cuantificar la remoción de semillas, el destino post-remoción y las distancias de dispersión. Asimismo, se trabajó con animales en cautiverio, de cuatro especies identificadas como removedoras para caracterizar la manipulación de los frutos y obtener semillas defecadas y/o escupidas. Para evaluar el efecto de los removedores sobre la germinación, se colocaron experimentos en laboratorio con las semillas defecadas y/o escupidas por los animales en cautiverio, y en campo y casa sombra con exclusión de los mamíferos terrestres se colocaron a germinar semillas obtenidas a partir de frutos. Para determinar si las características poblacionales podrían dar evidencias para apoyar la dispersión zoocora, en tres parcelas de 1000 m<sup>2</sup> donde *Heteroflorum sclerocarpum* se consideró abundante, se categorizaron y mapearon todos sus individuos. Los resultados mostraron que los potenciales dispersores de semillas fueron cuiniques (*Spermophilus adocetus*), múridos, venados (*Odocoileus virginianus*) y vacas, mientras el pecarí de collar (*Pecari tajacu*)

fue clasificado como depredador. La mayoría de los frutos experimentales (75%) en los árboles focales de remoción permanecieron en las parcelas, y fueron manipulados y parcialmente abiertos por los roedores, dejando algunas semillas dentro o al lado de éstos. La única distancia de dispersión registrada en las parcelas de remoción fue de 3 m. De las semillas manipuladas por los animales en cautiverio, se encontró que la escarificación mecánica que hacen los venados a las semillas tuvo un efecto significativo sobre el porcentaje de germinación, mientras que el paso por el tracto digestivo de las vacas no tuvo efecto sobre este proceso. Las semillas escupidas por los pecaríes no mostraron signos de germinación. Ninguna de las semillas control utilizadas en los diferentes experimentos de laboratorio germinaron, y tampoco lo hicieron las semillas usadas en experimentos de campo y casa sombra. En relación a la estructura poblacional de *Heteroflorum sclerocarpum*, se registró en total 138 plántulas, 8 juveniles y 15 adultos; en estos últimos se registraron ataques por larvas de cerambícido en el tronco. Por la posición de las plántulas y los juveniles con respecto a individuos adultos, se encontró una proporción mayor y significativa de individuos no reproductivos que fueron producto de un evento de dispersión. Igualmente, se encontró que la distribución espacial de sus plántulas y adultos fue significativamente agrupada. Este estudio muestra que la acción de los mamíferos terrestres, especialmente los cuiniques, ratones, venados y vacas, es necesaria para que ocurra la primera fase de regeneración de *Heteroflorum sclerocarpum*.

## ABSTRACT

Seed dispersal by animals (zoochory) facilitates the movement of propagules outside the influence of the parent plant. This dispersal syndrome is preponderant in tropical forests due to the high proportion of plant species adapted to animal dispersal. *Heteroflorum sclerocarpum* (Fabaceae) is a tree species endemic to the Mexican Pacific whose fruits have zoochory characteristics, but it was attributed that its seeds were dispersed by water as dispersal vector. The main objective of this study was to define the dispersal syndrome of seeds of this tree species, and evaluate the importance of terrestrial mammals on its natural regeneration, in a tropical deciduous forest of the Balsas basin, Michoacán. To achieve the above mentioned objective, the technique of photo-capture was used for 13 months (october 2013 to october 2014) to identify the removers and visitors of *Heteroflorum sclerocarpum* seeds in the field. Field experiments were performed to quantify the seed removal rate, post-removal fate and dispersal distances. Likewise, we worked with animals in captivity, of four species identified as removers to characterize the manipulation of fruits and to obtain defecated and/or spat seeds. To evaluate the effect of removers on germination process, seeds defecated and/or spat by animals in captivity were used in experiments in the laboratory, and in the field or shade-house with exclusion of terrestrial mammals were conducted germination experiments with seeds obtain from fruits. To determine if population characteristics could give evidences to support the zoochorous dispersion, in three plots of 1000 m<sup>2</sup> where *Heteroflorum sclerocarpum* was considered abundant, all its individuals were categorized according to size and mapped. The results showed that potential seed dispersers were ground squirrels (*Spermophilus adocetus*), murids, deer (*Odocoileus virginianus*) and cows, while collared peccaries (*Pecari tajacu*) were classified as seed predators. Most experimental fruits (75%) in the focal trees of seed removal experiments remained on the plots, and were

manipulated and partially opened by rodents leaving some seeds within or adjacent to them. The only dispersal distance recorded in the removal plots was 3 m. With respect to the seeds obtained from the animals in captivity, it was found that the mechanical scarification that deer make to the seeds had a significant effect on germination percentage, while the passage through the digestive tract of cows did not have effect on this process. Seeds spat out by peccaries did not germinate. None of the control seeds used in the different laboratory experiments germinated; neither did those from experiments in the field or the shade-house. In relation to population structure of *Heteroflorum sclerocarpum*, it was recorded in total 138 seedlings, 8 juveniles and 15 adults; in the trunk of the last ones was recorded attacks by larvae of cerambycids. By the spatial position of seedlings and juveniles with respect to adult individuals, it was estimated that a high and significant proportion of non-reproductive individuals were product of a seed-dispersal event. Additionally, it was estimated that the spatial distribution of seedlings and adults was significantly grouped. This study shows that the action of terrestrial mammals, especially ground squirrels, murids, deer and cows, it is necessary for the first phase of regeneration of *Heteroflorum sclerocarpum* occurs.

## INTRODUCCIÓN

El movimiento de semillas por medio de vectores animales fuera del área de influencia de la planta progenitora ha sido una de las interacciones planta-animal que más ha llamado el interés de evolucionistas y ecólogos, dada su importancia en el ciclo de vida de las plantas y de los animales, y sus efectos sobre la estructuración de las comunidades vegetales (Janzen, 1970; Herrera, 2002). Desde la perspectiva de las plantas, se ha reconocido que la dispersión de semillas por animales puede tener consecuencias positivas en su adecuación, ya que 1) favorecen el escape de las semillas de una alta mortalidad denso y distancia dependiente, asociada a la cercanía de un árbol adulto (Janzen, 1970), 2) facilitan la germinación de semillas al reducir o eliminar la dormancia física de la testa, tras su regurgitación o paso por el tracto digestivo del animal (Traveset y Verdú, 2002), 3) estructuran la distribución espacial de los individuos (Fragoso et al., 2003; Russo et al., 2006), al dispersar las semillas individualmente o en cantidades variables que originan distribuciones aisladas o agrupadas (Howe, 1989) y, 4) contribuyen a la estructura demográfica de las poblaciones (Nathan y Muller-Landau, 2000), al ser dispersores legítimos de semillas (Babweteera et al., 2007) o al movilizar estas estructuras a micrositios adecuados para la germinación y supervivencia de las plántulas (Hanzawa et al., 1988).

La dispersión de semillas por vertebrados es muy común entre las plantas leñosas del Neotrópico (70-94%), (Gentry, 1982, 1995; Fleming et al., 1987; Bullock et al., 1995; Jordano, 2000; Donatti et al., 2007; Arredondo-Amezcuca et al., 2015), haciéndose así preponderante este tipo de interacción, ya que en estos bosques también existe un alto número de especies frugívoras (Smythe, 1986; Fleming et al., 1987).

Dentro de la amplia gama de frutos existentes en estos bosques, algunos presentan arreglos morfológicos que se han relacionado, en particular, con el consumo y dispersión de un grupo de vertebrados. En el caso de frutos grandes, opacos y que presentan una cubierta dura, se ha sugerido que los mamíferos terrestres son sus principales consumidores y responsables de la diseminación de sus semillas (Herrera, 2002). Este planteamiento se ha corroborado para las especies arbóreas *Samanea saman* y *Enterolobium cyclocarpum* (Fabaceae), en la selva seca de Costa Rica, cuyas vainas opacas, secas e indehiscentes son consumidas por mamíferos grandes como vacas y caballos, que finalmente dispersan las semillas en sus deposiciones (Janzen, 1982; Esquivel-Mimenza et al., 2011).

No obstante, a pesar de algunos frutos tener características que señalan su dispersión por vertebrados, se les han atribuido otros síndromes de dispersión. Este es el caso de *Heteroflorum sclerocarpum* (Fabaceae), una especie arbórea endémica a la vertiente pacífica del territorio mexicano, que desarrolla frutos similares a las dos especies de leguminosas referidas previamente, pero a la que se le ha atribuido la hidrocoria como síndrome de dispersión (Sousa, 2005). El planteamiento de este síndrome fue realizado con base en el carácter leñoso-esclerótico de sus legumbres, sin considerar otros atributos.

La probabilidad de que un fruto sea consumido o manipulado por un vertebrado frugívoro depende de sus atributos morfológicos, contenido de nutrientes y metabolitos secundarios (Van der Pijl, 1982), así como de la habilidad de los animales de manipular o tragar el fruto (Jordano, 2014) para contribuir efectivamente a la regeneración de una especie. Se han determinado tres tipos básicos de frugivoría que pueden tener repercusiones positivas en la efectividad de la dispersión, en la que los animales (Jordano, 2014): (1) consumen el fruto entero y después defecan o regurgitan las semillas intactas, (2) comen solo partes del fruto mientras expulsan las

semillas, y (3) extraen directamente las semillas de los frutos para consumir su contenido. En resumen, el considerar los arreglos morfológicos del fruto junto con el comportamiento o tamaño de un frugívoro asociado, permite tener un indicio de su contribución en la dispersión de semillas.

Por otro lado, considerando que las semillas de *S. saman* y *E. cyclocarpum* al igual que las de otras especies de Fabaceae (Cintra, 1997; Villagra et al., 2002; Gorchoy et al., 2004; Milesi y López, 2004; Romo et al., 2004; Ruiz et al., 2010; Maldonado et al., 2014) son manipuladas y dispersadas por mamíferos terrestres, se podría plantear que estos animales estarían desempeñando un papel clave en la regeneración de *H. sclerocarpum*. Sin embargo, al considerar la incertidumbre existente sobre el vector legítimo que dispersa las semillas de esta especie arbórea, el presente estudio buscó generar información sobre este proceso, así como documentar diversos aspectos de su regeneración, con el propósito de facilitar futuras investigaciones enfocadas a su manejo y conservación.

## **OBJETIVOS**

El objetivo principal de esta investigación fue definir el síndrome de dispersión de las semillas de *H. sclerocarpum* y evaluar la importancia de los mamíferos terrestres en su regeneración natural en un bosque tropical caducifolio de la Depresión del Balsas, Michoacán. Para ello, se definieron los siguientes objetivos particulares: (1) identificar los mamíferos que visitan y remueven los frutos y/o semillas de la especie, (2) describir el tipo de frugivoría de los animales removedores, (3) determinar el efecto de los removedores sobre la tasa de remoción, distancias de dispersión, destino post-remoción y porcentaje de germinación de las semillas, y (4) determinar las

características poblacionales de la especie, para asociarlas con el tipo de dispersión por mamíferos terrestres.

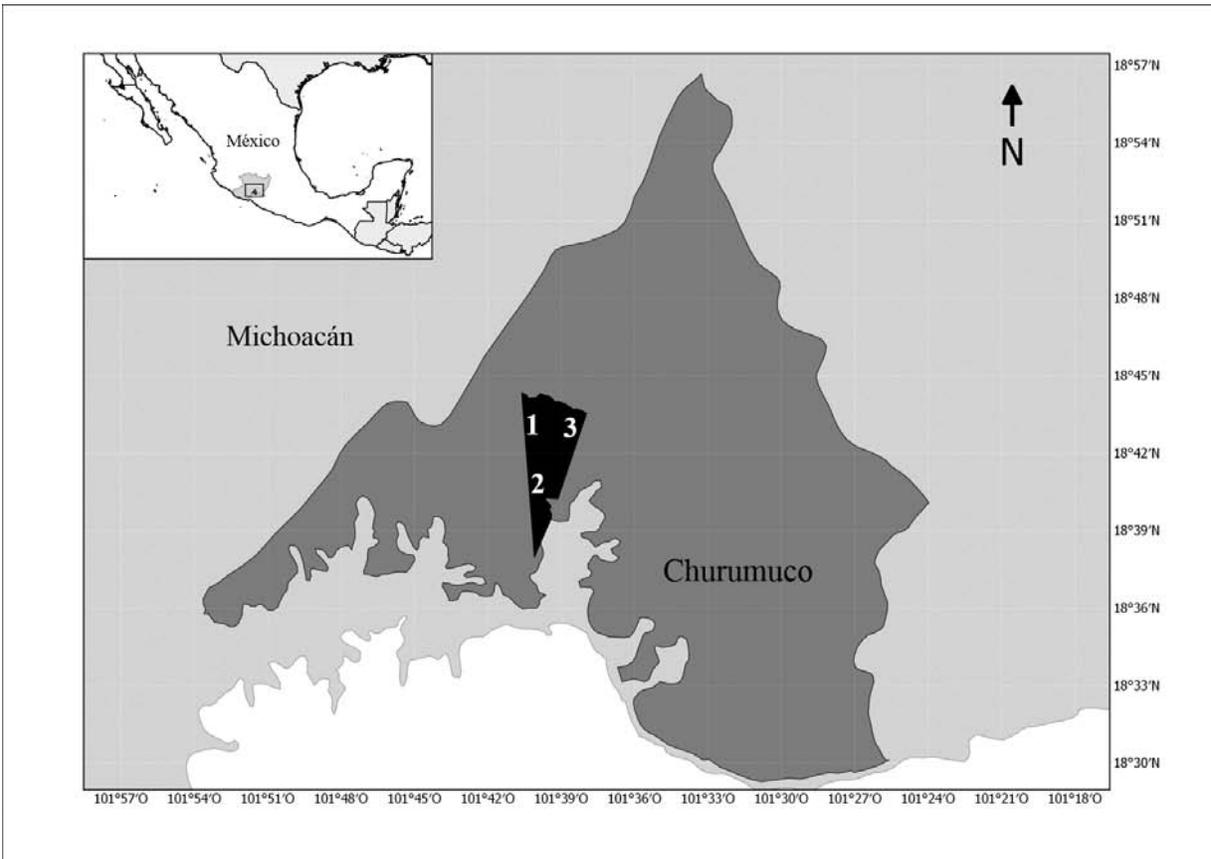
## MÉTODOS

### Área de estudio

Este trabajo se realizó en las localidades de El Guaricho, El Zipimo y La Joya de la Niña, que se encuentran dentro de las áreas de conservación comunitaria del Ejido Llano de Ojo de Agua, el cual tiene una extensión de 2,764 ha (Luna-Nieves, 2011), en el municipio de Churumuco, Michoacán (Figura 1). Estas tres localidades se encuentran entre los 300-500 m s.n.m. dentro del área de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Zicuirán-Infiernillo, cuya extensión es de aproximadamente 265 mil ha (DOF, 2007). De acuerdo con los registros de la estación meteorológica ubicada en el municipio de Churumuco, la temperatura media anual es de 29.4 °C y la precipitación total anual es de 564 mm. El sitio de estudio se caracteriza por presentar una temporada de lluvias de junio a septiembre y una temporada de sequía extrema con precipitaciones irregulares el resto del año (Luna-Nieves, 2011). Según la clasificación de Köppen modificada por García (2004), el clima es seco cálido, con régimen de lluvias de verano, isotermal e intertropical.

La reserva es una de las zonas de mayor riqueza biológica del estado de Michoacán (CONANP, 2007; SEMARNAT, 2014) y posee gran proporción de especies nativas de flora y fauna de México, dentro de alguna categoría de riesgo de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). Sin embargo, la flora se conoce muy poco debido a la falta de estudios florísticos detallados (Sousa, 2010). La vegetación predominante es el bosque tropical caducifolio, con una altura de dosel promedio de 15 m. Los árboles pierden sus

hojas durante la época seca, y la floración y fructificación se concentran durante este mismo periodo (Luna-Nieves, 2011).

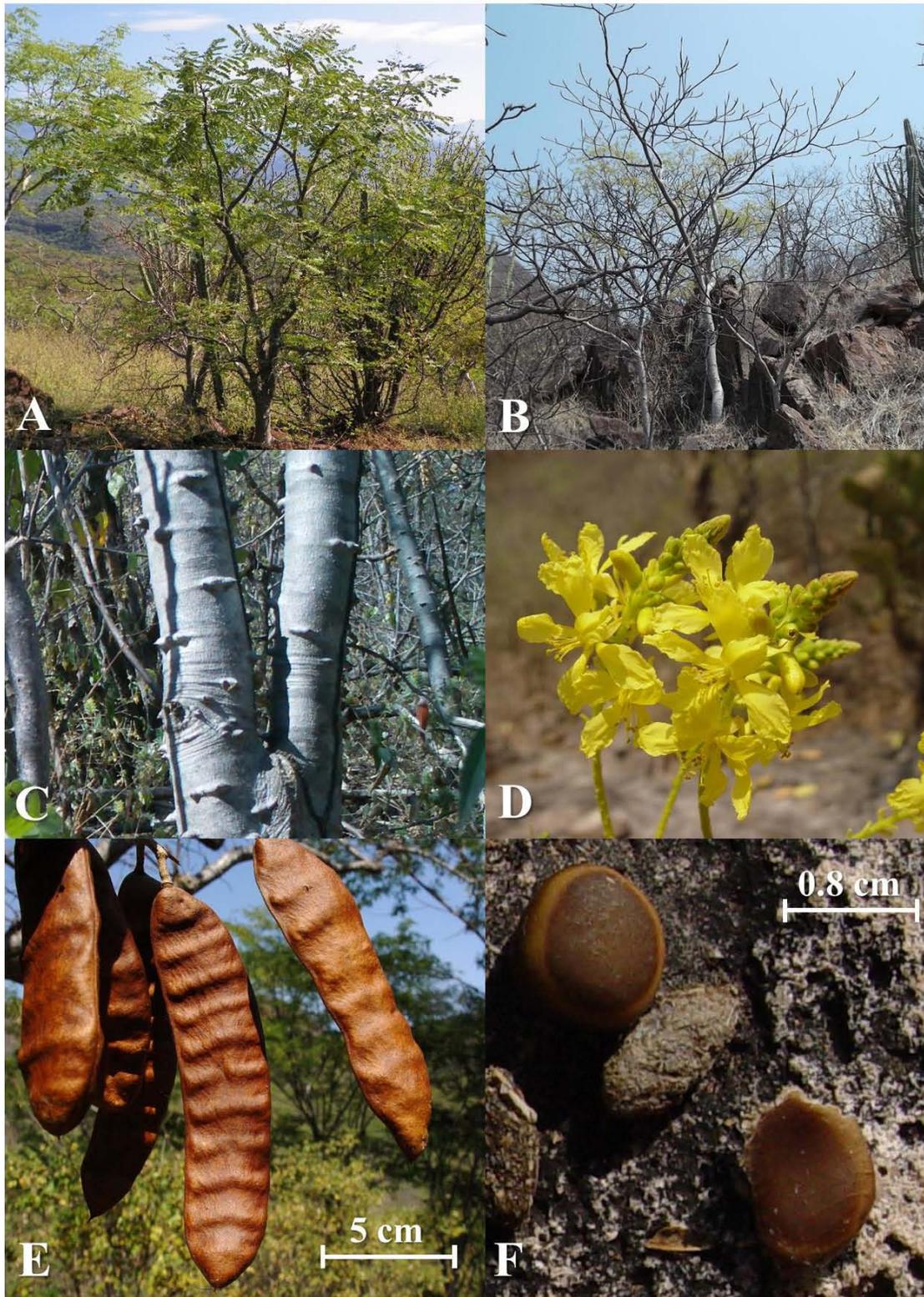


**Figura 1.** Localización del municipio de Churumuco (gris oscuro) en el estado de Michoacán y las tres localidades estudiadas dentro del Ejido Llano de Ojo de Agua: (1) El Guaricho, (2) El Zipimo y (3) La Joya de la Niña. El mapa de la esquina superior izquierda corresponde a la localización del municipio en el territorio mexicano.

## **Especie de estudio**

*Heteroflorum sclerocarpum* M. Sousa (Fabaceae) es la única especie hasta ahora conocida del género, el cual es endémico de México (Sousa, 2005; de aquí en adelante, la especie se nombrará únicamente mencionando el género). *Heteroflorum* se distribuye en la Cuenca Baja del Río Balsas y en la planicie costera del Pacífico, en altitudes de hasta 600 m (Sousa, 2005; Salas-Morales et al., 2007). La especie se establece sobre suelos someros con grandes rocas sedimentarias o en suelos arenosos, aluviales y tepetatosos (Sousa, 2005). El autor referido presenta una descripción detallada de la especie, indicando que es dioica, caducifolia, con alturas de 3.5-15 m, con vainas leñosas, indehiscentes y escleróticas, de 14-18 cm de largo y 2.3-2.7 cm de ancho. Estos frutos tienen aproximadamente de 6-12 semillas, de 8.3-11 mm de largo y 6-8 mm de ancho; las semillas son discoideas a subesféricas, lisas, lustrosas, de color castaño oscuro con bordes claros (Figura 2). *Heteroflorum* pierde sus hojas durante la época seca; el pico de floración ocurre en el mes de junio y el de fructificación en octubre. La especie se conoce localmente como “ojo de venado” u "ojo de perico" y las vainas son usadas como forraje en la zona de estudio.

Las vainas y semillas de *Heteroflorum* poseen altos contenidos de hidratos de carbono (47%) y fibra cruda (36%), así como bajos contenidos de proteína (11%), grasa (2%) y ceniza (4%), teniendo un 62% de digestibilidad para los rumiantes (Campos, 2006). En este trabajo también se indica que los niveles de los metabolitos potencialmente tóxicos y anti-nutricionales no se consideran un riesgo para la salud humana o animal.



**Figura 2.** *Heteroflorum sclerocarpum*: hábito, tronco y estructuras reproductivas. A) Árbol con follaje. B) Árbol sin follaje. C) Tronco con proyecciones. D) Flores. E) Frutos. F) Semillas.

## **Mamíferos visitantes y removedores**

De octubre del 2013 a octubre del 2014 se fotografiaron mamíferos terrestres que se acercaban a los árboles de *Heteroflorum* para identificar cuáles eran visitantes o removedores. El primer grupo incluye a las especies registradas en el lugar, pero sin haber evidencia de interés o manipulación sobre frutos/semillas, mientras que el segundo grupo incluye a las especies registradas con alguna de estas estructuras en la boca o con interés en su manipulación. Para las fotocapturas se seleccionaron seis árboles focales separados entre sí por una distancia mínima de 30 m, localizados en El Zipimo, teniendo como criterio la presencia de mínimo 300 frutos maduros en su copa.

En el tronco de cada árbol focal se instaló, a una altura de 1.5 m del suelo, una cámara-trampa Bushnell TROPHY modelo 119437C con sensor infrarrojo, programada para activarse en el momento que un animal cruzara por el plano de visión (Apéndice 1A). Cada cámara estuvo activa de manera continua durante los 13 meses que duró esta parte del estudio. La revisión de las imágenes se realizó mensualmente. La identidad de los animales registrados se determinó con el uso de literatura (Reid, 1997; Núñez, 2005) y con la ayuda de expertos. Se determinó una fotocaptura como el número total de fotos de individuos de una misma especie registrados durante una misma secuencia de tiempo. El esfuerzo de muestreo total realizado fue de 2190 días-trampa (número de cámaras trampa por el número total de días que estuvieron activas).

## **Tipo de frugivoría de los removedores**

Se ofrecieron frutos de *Heteroflorum* a individuos en cautiverio de las especies removedoras para determinar cómo los manipulaban (Apéndice 1B). Se trabajó con 11 individuos de la especie *Odocoileus virginianus* (venado), 10 de *Pecari tajacu* (pecarí) y tres de *Nasua narica* (tejón),

albergados en el Parque Zoológico Benito Juárez de Morelia (Michoacán), y con nueve de *Bos taurus* (vacas) en la localidad de Cuanajo en el mismo estado.

Previamente, se hizo una caracterización morfológica de los frutos, encontrándose que cada uno tenía, en promedio, cinco semillas en buenas condiciones físicas, es decir, sin deformaciones, ni ataque por hongos e insectos. Se ofrecieron a los animales de cada especie en cautiverio 31 frutos, que se estimó contenían 155 semillas. Los frutos fueron ofrecidos como alimento exclusivo y se realizaron observaciones del comportamiento de forrajeo y manipuleo. El tiempo de las observaciones varió dependiendo de la especie. Igualmente, se registró por especie el número total de semillas consumidas, escupidas y excretadas, estas últimas se obtuvieron durante los siguientes tres días posteriores a la actividad de forrajeo. Las semillas encontradas sobre el suelo se observaron bajo estereoscopio para seleccionar solo aquellas que presentaran signos de impresión dental. A partir de este último lote de semillas y en conjunto con las excretadas, se establecieron las pruebas de germinación descritas en la siguiente sección. Para evaluar las diferencias en la proporción de semillas consumidas de acuerdo a la especie removedora, se hizo una prueba de chi cuadrado de independencia.

De manera adicional, fue observado en campo que individuos de la especie *Spermophilus adocetus* (conocidos localmente como cuiniques; Apéndice 1C) también visitaban los árboles de *Heteroflorum* y consumían sus frutos. Para evaluar el comportamiento de este roedor, y registrar el tiempo total de forrajeo y el número total de frutos manipulados, se realizaron observaciones (total 36 hrs) con el apoyo de un ayudante de campo, en tres árboles en La Joya de la Niña, durante tres días, entre las 7–13 hrs.

Para registrar el comportamiento de los múridos sobre los frutos/semillas de *Heteroflorum*, se seleccionó una pequeña cueva rocosa ubicada a dos metros del tronco de un árbol madre en la localidad de El Zipimo. Esta cueva fue seleccionada ya que presentaba una

acumulación de vainas abiertas, y además algunas fotocapturas preliminares registraron allí actividad de los múridos. Por lo tanto, se limpió manualmente la cueva retirando todas las vainas que estaban presentes, y con el uso de una cámara trampa Bushnell TROPHY modelo 119437C, ubicada al frente de la cueva a una distancia de 1 m, se registró durante un mes (mayo-junio del 2014), el número total de frutos desplazados hacia la cueva, número de fotocapturas registradas, hora de actividad de los múridos y tiempo promedio de las visitas. Como no se identificaron los individuos, el registro se realizó a nivel de grupo.

### **Efecto de los removedores en la remoción, destino post-remoción, distancias de dispersión y germinación de semillas**

Los experimentos de remoción y distancias de dispersión (Apéndice 1D) se llevaron a cabo en el mismo periodo que las fotocapturas, y usando los mismos árboles focales utilizados para la identificación de removedores. En este estudio se consideró la caída del fruto por gravedad como la estrategia de presentación del mismo, y como dispersión primaria, al primer movimiento de los frutos/semillas fuera del ámbito parental mediante un vector animal (Vander Wall et al., 2005). Por lo tanto, se estableció a 2 m de distancia del tronco de cada árbol, una parcela de 1 m<sup>2</sup>, orientada en la coordenada geográfica donde se observaba la mayor abundancia de vainas. En cada parcela se colocaron 19 frutos para cuantificar la tasa de remoción sobre el suelo. Los frutos se obtuvieron de la copa del árbol y se les marcó con una línea tallada a lo largo del fruto para distinguirlos de otros presentes en el suelo o que pudieran caer de la copa.

Para documentar la remoción y destino post-remoción de semillas y frutos en cada parcela, se instalaron otras seis cámaras-trampas (una por cada parcela) Bushnell TROPHY modelo 119466CN. Éstas se colocaron a 1.5 m del suelo, sobre el tronco de un árbol vecino de *Heteroflorum* ubicado a 2-3 m de la parcela experimental. Las cámaras estuvieron activas durante

las 24 hrs por un tiempo de 4 meses (marzo-agosto del 2013). Una vez transcurrido el tiempo del experimento, las semillas se clasificaron en alguno de los siguientes destinos: (A) dentro de frutos intactos no dispersados; (B) dentro de frutos intactos dispersados; (C) sobre el suelo o dentro de la vaina abierta no dispersadas y (D) depredadas (identificables por fragmentos sobre el suelo).

Para evaluar el efecto de los removedores sobre la supervivencia de los frutos experimentales en los árboles focales, se usó un análisis de supervivencia con el método de Kaplan-Meier para datos censurados. La matriz de supervivencia fue construida utilizando el tiempo de permanencia de cada fruto en la parcela y una variable de censura (1 = remoción, 0 = no remoción). Para comparar las curvas de supervivencia se utilizó la prueba de Mantel y Haenzel. El análisis fue realizado con el programa estadístico R versión 3.1.2 (R Development Core Team, <http://www.R-project.org/>), utilizando la función “survfit” del paquete “survival” (Therneau, 2015).

Para medir las distancias de dispersión se colocó un cable de acero con cubierta plástica alrededor de la parte basal del tronco de cada árbol, y a este cable se sujetaron dos bobinas, cada una con 200 m de hilo sintético (Apéndice 1E). Los extremos sueltos de los hilos fueron atados a dos de los 19 frutos usados para estimar la tasa de remoción, mediante la inserción del hilo a través de un agujero hecho con un punzón en el extremo basal de cada fruto. La revisión de la remoción y distancias de dispersión se realizó diariamente durante la primera semana y posteriormente cada mes.

Por otro lado, para evaluar el efecto de los removedores en cautiverio sobre la germinación, se utilizaron (1) las semillas con marcas de dentición que cayeron al suelo durante el consumo del fruto (Apéndice 1F), (2) las contenidas en las excretas (Apéndice 1G) y (3) semillas control obtenidas de frutos. Todas las semillas se limpiaron con agua destilada, se

colocaron en cajas de Petri sobre papel filtro y se dejaron en una cámara de germinación Percival Scientific modelo I35LL, a un fotoperiodo de 12/12 hrs luz/oscuridad, temperatura constante de 25 °C y riego con agua destilada, cada vez que era requerido. Como criterio de germinación se registró la presencia de la radícula, y al finalizar el tiempo de seguimiento (30 días) se calculó el porcentaje de germinación. Para evaluar si había un efecto de la impresión dental o paso por el tracto digestivo de los animales sobre la germinación, se usó la prueba no paramétrica de Wilcoxon implementando el programa estadístico R.

Para evaluar la germinación de las semillas en ausencia de mamíferos terrestres se establecieron pruebas de germinación, excluyendo estos animales, en campo bajo un árbol parental y en una casa sombra ubicada en el poblado del Ejido. Por lo tanto, a partir de 10 árboles en fructificación se recolectaron 24 frutos maduros de la copa de cada uno. Una parte del total de frutos ( $n=40$ ) fueron usados para la obtención de semillas sin daño físico aparente. Con los frutos y semillas se formaron 20 lotes, cada uno integrado por 10 frutos y cinco semillas. La mitad de los frutos en cada lote (p.e. cinco), fueron frutos intactos que no presentaban daños por insectos o roedores, mientras que la otra mitad fueron frutos abiertos manualmente para simular el consumo parcial por roedores, el cual fue observado previamente en campo.

La mitad de los lotes fue colocada en el campo, en bolsas plásticas de vivero y sobre sustrato obtenido del área (Apéndice 1H). Las bolsas se colocaron dentro de una parcela de 2.25 m<sup>2</sup> localizada bajo la copa de un árbol en fructificación de *Heteroflorum*. Esta parcela estuvo protegida con una malla metálica (apertura de malla 0.5 × 0.5 cm). La otra mitad de lotes se ubicó en la casa sombra (80% de sombreado; Apéndice 1I). Las semillas fueron colocadas en bolsas plásticas, mientras que los frutos de cada categoría, se ubicaron en recipientes plásticos independientes. Todos los frutos y semilla se colocaron sobre peat-moss, arena y arcilla (2:1:1).

No se suministró riego a ninguno de los lotes, con el propósito de que estuvieran expuestas a las condiciones ambientales. El registro de la germinación se hizo durante 13 meses (noviembre 2013-2014), con revisiones mensuales. El criterio para considerar un evento de germinación fue registrar la presencia de la radícula. Debido a que la respuesta germinativa en campo y casa sombra fue nula, se realizó una descripción de lo sucedido con los frutos y semillas utilizadas en este experimento.

### **Características poblacionales de *Heteroflorum sclerocarpum* y su distribución espacial**

A partir de información proporcionada por los ejidatarios, se seleccionaron tres sitios donde había un número relativamente alto de individuos de *Heteroflorum*. Un sitio se localizó en El Guaricho, el otro en El Zipimo y el último en La Joya de la Niña. En cada uno de estos sitios se estableció una parcela de 1000 m<sup>2</sup>, en la que se mapearon todos los individuos de la especie; los cuales se clasificaron en tres grupos con base en sus diámetros basales o diámetros a la altura del pecho (DAP) a 1.3 m del suelo. En el primero de ellos, llamado ‘plántulas’ se incluyeron los individuos con una altura menor de 1.3 m, cuyo diámetro se registró en la base; en el grupo denominado ‘juveniles’ se agruparon los individuos con un DAP < 10 cm, y en el grupo ‘adultos’, considerados como reproductivos, se incluyeron los individuos con DAP ≥ 10 cm. El diámetro de los individuos reproductivos fue fijado con base en información proporcionada por los ejidatarios y con el criterio establecido por Bullock y Solís-Magallanes (1990), quienes señalan como individuos reproductivos árboles que tienen DAP ≥ 10 cm. Para determinar si había alguna relación entre el número de plántulas y la abundancia de los adultos hembra, se hizo un análisis de devianza (GLM) con una distribución poisson (Crawley, 2007), utilizando la función de vínculo “link=log”. Este análisis se realizó usando el programa estadístico R.

Para determinar el papel de los removedores sobre la dispersión de semillas de la especie, se categorizaron todos los individuos no reproductivos de *Heteroflorum*, es decir las plántulas y los juveniles, como: (1) dispersados, si estaban a una distancia  $> 3$  m del borde de la copa de un árbol reproductivo hembra, o (2) no dispersados, cuando estaban debajo de la copa de un árbol reproductivo hembra o a una distancia  $< 3$  m fuera del borde de su copa. Para la clasificación de los individuos como ‘dispersado’ o ‘no dispersado’ también se tuvo en cuenta individuos adultos hembras que estaban fuera de la parcela, cuya copa pudiera explicar algún posible evento de dispersión; éstos no fueron incluidos dentro del mapeo. El valor de umbral de 3 m fue fijado con base en la forma que los frutos maduros caen bajo la copa del árbol sin la acción de algún removedor, generalmente los frutos se encuentran debajo de la copa o a una distancia  $< 3$  m fuera de su borde. Para conocer si había diferencias significativas entre la proporción de individuos no reproductivos dispersados y los no dispersados, se realizó una prueba de chi cuadrado de bondad de ajuste. Para registrar las distancias promedio de dispersión en cada parcela, se calculó la distancia existente entre las plántulas y los juveniles en relación al adulto hembra más cercano a partir de los mapas hechos en el censo. Estas medidas fueron calculadas utilizando el programa estadístico R y la función “summarySE” del paquete “Rmisc” (Ryan, 2013).

Para determinar la distribución espacial de las plántulas se calculó el índice de dispersión de Morisita (1962) en El Guaricho y La Joya de la Niña, ya que se contaba con una cantidad suficiente de datos para el análisis. Debido a que en El Zipimo el número de plántulas fue muy bajo, este índice no fue calculado. Igualmente dado el bajo número de individuos juveniles y adultos censados en todas las localidades, tampoco fue posible calcular este índice. La fórmula del índice de dispersión de Morisita utilizada se expresa así:

$$I_d = n ((\sum X^2 - N) / N (N - 1))$$

donde:

$I_d$  = índice de dispersión de Morisita  
 $n$  = número total de transectos trazados dentro de la parcela  
 $X$  = número de plántulas registradas en un solo transecto  
 $\sum X^2$  = suma de todos los valores de  $X^2$   
 $N$  = número total de plántulas en todos los transectos.

El índice de Morisita toma un valor menor, igual y mayor de 1 cuando la distribución es uniforme, aleatoria y agrupada, respectivamente. Finalmente, para confirmar la significancia estadística, se realizó una prueba de chi cuadrado con la siguiente fórmula:

$$\chi^2 = ((n * \sum X^2) / N) - N$$

El valor del chi cuadrado se comparó con el valor crítico usando  $n-1$  grados de libertad y una probabilidad del 0.001. En esta prueba si el  $\chi^2$  es mayor que el valor crítico, el valor del índice de Morisita es significativamente diferente de uno.

Para evaluar la distribución espacial de los individuos adultos de *Heteroflorum* dentro de las áreas de conservación del ejido, se calculó el índice de Morisita con los datos del censo realizado por Luna-Nieves (2011). Esta autora realizó un transecto de línea dentro de seis unidades ambientales para registrar el número total de individuos adultos presentes en cada unidad.

Por otro lado, se realizó una descripción de una variable estructural (apertura del dosel) y dos geomorfológicas (pendiente y longitud de suelo cubierto por roca) asociadas a los tres sitios donde se hicieron los censos para determinar si el número de plántulas registradas estaba relacionado con alguna de estas variables. El criterio de selección de estas variables se realizó considerando los requerimientos para la germinación y establecimiento temprano de las plantas en el bosque seco (McLaren y McDonald, 2003; Ceccon at al., 2006; Vieira y Scariot, 2006). Para la medición de estas variables, la apertura del dosel se registró con un densiómetro y la pendiente del terreno con un clinómetro. Los registros de estas variables fueron tomados a los 5,

15, 25, 35 y 45 m de cada transecto (25 medidas por sitio). Además, a lo largo de cada transecto se contó con una cinta métrica la longitud de roca expuesta (m) como una medida de la pedregosidad del terreno (5 medidas por sitio). El muestreo de individuos y la caracterización ambiental se realizó a finales de la época de lluvias para maximizar la probabilidad de registrar plántulas.

Para determinar si existían diferencias significativas de estas variables ambientales entre los sitios se realizó un análisis de varianza, y en los casos que se presentaron diferencias se realizó una prueba Tukey para determinar con un nivel de significancia ( $P < 0.05$ ), en donde se presentó dicha diferencia. Para establecer si había alguna relación entre el número de plántulas registradas y las variables medidas, se hizo un análisis de devianza (GLM) utilizando una distribución binomial negativo (Crawley, 2007) y la función de vínculo 'link:log'. Se empleó la distribución binomial negativo dada la sobredispersión de los datos, y se utilizó la función “glm.nb” del paquete “MASS” (Venables y Ripley, 2002). Los análisis fueron obtenidos usando el programa estadístico R.

## **RESULTADOS**

### **Mamíferos removedores y visitantes**

Se fotocapturó un total de 14 mamíferos terrestres identificados a nivel de especie y uno solo a nivel de familia; nueve especies fueron catalogadas como visitantes y las restantes como removedoras (Cuadro 1). Dentro de estas últimas, las más frecuentes fueron el tejón, pecarí, venado y los múridos. El mayor número de fotocapturas de los removedores se obtuvo durante la época seca (Apéndice 2), excepto para los cuiniques, que no cuentan con registros durante ésta y para las vacas, que mostraron igual número de registros en las temporadas de lluvias y de secas.

**Cuadro 1.** Lista de especies animales fotocapturadas bajo las copas de árboles de *Heteroflorum* en un bosque tropical caducifolio de la Depresión Baja del Balsas en Churumuco, Michoacán. Los removedores fueron especies registradas con el fruto/semilla en la boca o con interés de manipulación, mientras que los visitantes fueron aquellos que a pesar de ser fotografiados no manipulaban o tenían interés en estas estructuras. El esfuerzo de muestreo total fue de 2190 días-trampa, y una fotocaptura incluye todas las fotos de individuos de una misma especie registrados durante una misma secuencia de tiempo.

Orden	Familia	Nombre científico	Nombre común	Fotocapturas (%)
<b>Removedores</b>				
Carnivora	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>	Tejón	233 (75.7)
Artiodactyla	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu</i>	Pecari	216 (57.1)
Artiodactyla	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado	105 (27.5)
Rodentia	Muridae		Ratón	44 (11.6)
Rodentia	Sciuridae	<i>Spermophilus adocetus</i>	Cuinique	7 (1.9)
Artiodactyla	Bovidae	<i>Bos Taurus</i>	Vacas	6 (1.6)
<b>Visitantes</b>				
Carnivora	Canidae	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Zorra	39 (12.7)
Cingulata	Dasypodidae	<i>Dasyus novemcinctus</i>	Armadillo	19 (6.2)
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i>	Zarigüeya	8 (2.6)
Carnivora	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i>	Cacomixtle	3 (1.0)
Pilosa	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero	2 (0.7)
Carnivora	Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	1 (0.3)
Carnivora	Felidae	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	1 (0.3)
Carnivora	Felidae	<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi	1 (0.3)
Carnivora	Mephitidae	<i>Spilogale pygmaea</i>	Zorrillo	1 (0.3)

### Tipo de frugivoría de los removedores

Del total de días observados, solo se registró actividad de los cuiniques sobre los frutos/semillas de *Heteroflorum* en un día (Apéndice 3A). Durante este tiempo y a partir de las observaciones en los tres árboles, únicamente un individuo de este roedor subió a uno de los árboles y tomó de la copa un fruto, que posteriormente abrió en el suelo, a una distancia estimada de 3 m del borde de su copa. Una vez abierto, guardó algunas semillas en sus abazones y dejó otras sobre el suelo, parte del fruto no fue abierto. Posteriormente, forrajeó sobre el suelo y al encontrar una vaina de *Heteroflorum*, la desplazó aproximadamente un metro cerca del tronco del árbol madre, donde

sacó algunas semillas para su consumo inmediato. Una vez que el cuinique dejó este sitio, se registraron fragmentos de testa de semillas sin cotiledones, y algunas semillas intactas sobre el suelo y también parte del fruto entero. El tiempo total de forrajeo del cuinique fue de 20 min.

En el caso de los múridos (Apéndice 3B) se registraron después de 30 días de observación, un total de cinco vainas, sin semillas, desplazadas hacia la cueva. No se encontraron semillas ni restos de éstas sobre el suelo. Para éstos, se registró un total de cuatro fotocapturas tomadas entre las 12:00 de la noche y las 4:00 de la madrugada. El tiempo promedio de las visitas fue de 10 min.

Por otro lado, si bien a las especies de animales en cautiverio se les ofrecieron los frutos de *Heteroflorum*, los resultados se enfocan a describir la manipulación dada a las semillas. En el caso de los tejones, de un estimado de 155 semillas ofrecidas, ninguna fue consumida. A partir del suelo se recogieron 90 semillas sin marcas de dentición. Las semillas restantes ( $n=95$ ) estaban contenidas en los frutos que no fueron manipulados.

En relación al pecarí (Apéndice 3C), el 98% ( $n=152$ ) de las semillas fue ingerido, masticado y se asume digerido, ya que no se encontraron semillas en las excretas. Después del consumo se recuperaron del suelo únicamente tres semillas parcialmente masticadas.

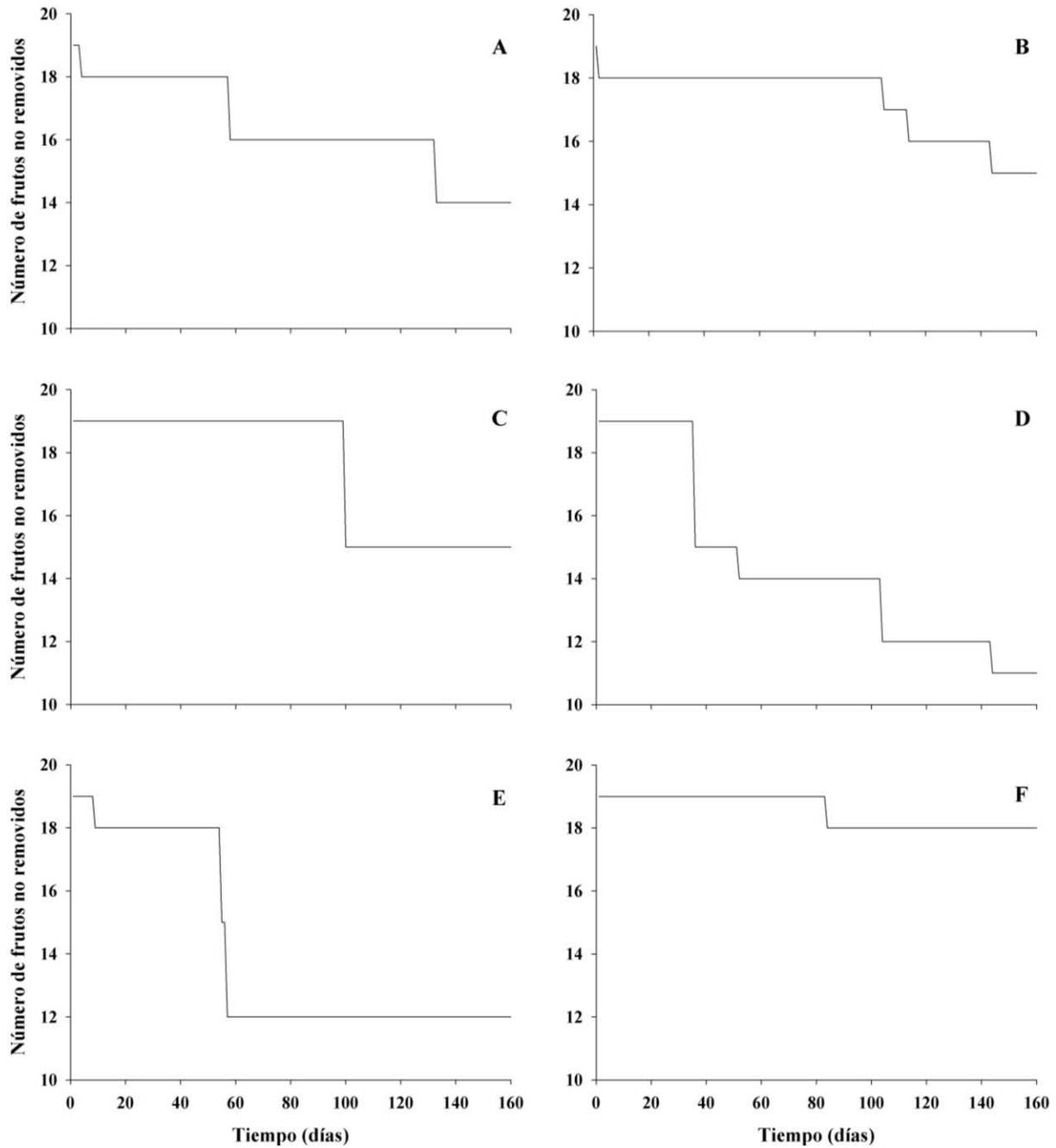
Con respecto a las vacas, también de un estimado de 155 semillas manipuladas, el 78% ( $n=121$ ) fue ingerido, mientras que el resto de semillas se distribuyó equitativamente entre las que cayeron directamente al suelo y las contenidas en frutos que no fueron consumidos. De las semillas ingeridas, únicamente 11% ( $n=13$  semillas) fue defecado dentro de las primeras 48 hrs, y las demás semillas ingeridas ( $n=108$ ) se asume que fueron masticadas y digeridas.

Por último, de los 31 frutos ofrecidos a los venados, dos fueron tomados por ardillas que se encontraban en el sector. Por lo tanto, de un estimado de 145 semillas, el 25% ( $n=36$ ) fue ingerido. Después del forrajeo, se recogieron del suelo 109 semillas. De éstas, el 52% ( $n=57$ )

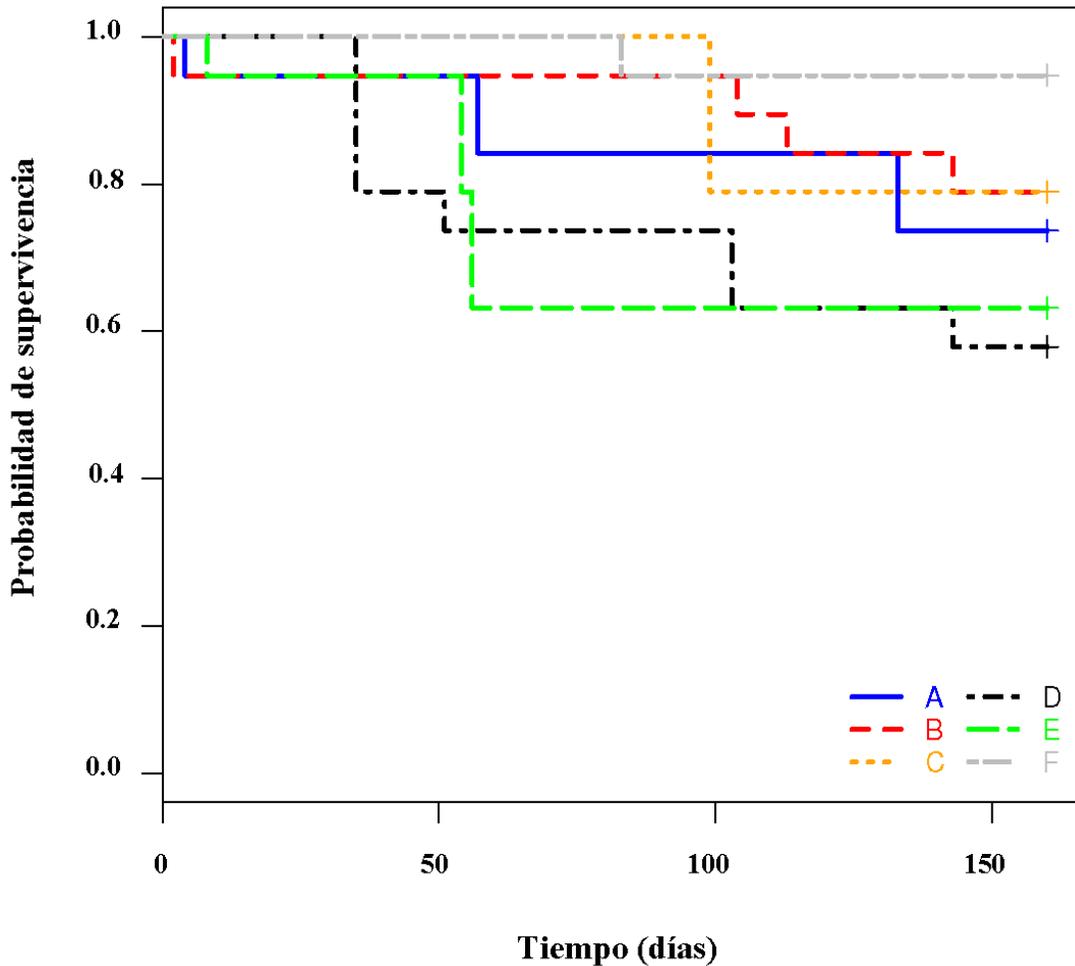
tuvo marcas de dentición, el 13% ( $n=14$ ) estaban mal formadas y el 35% ( $n=38$ ) fueron semillas intactas (sin daño físico). De las semillas ingeridas por los venados no se recuperó ninguna en las excretas, por lo que se considera que fueron digeridas. La forma en que las diferentes especies removedoras manipularon las semillas de *Heteroflorum* mostró una relación significativa entre el número de semillas consumidas y la especie removedora ( $\chi^2 = 383.7$ ,  $gl = 3$ ,  $P < 0.001$ ).

### **Efecto de los removedores en la remoción, destino post-remoción, distancias de dispersión y germinación de semillas**

En un periodo de 160 días la remoción registrada en cada una de los árboles focales fue diferente, y varió según el número de frutos removidos y el día en que se registró el evento (Figura 3). En términos generales la tasa de remoción fue relativamente baja en todos los árboles, por lo que de un total de 114 frutos utilizados en este experimento, el 75% de ellos permaneció en las parcelas. El número máximo de frutos removidos fue de ocho y el mínimo de uno. El análisis de supervivencia no mostró diferencias significativas entre las curvas de las seis parcelas ( $\chi^2 = 9.4$ ,  $gl = 5$ ,  $P = 0.09$ ; Figura 4).



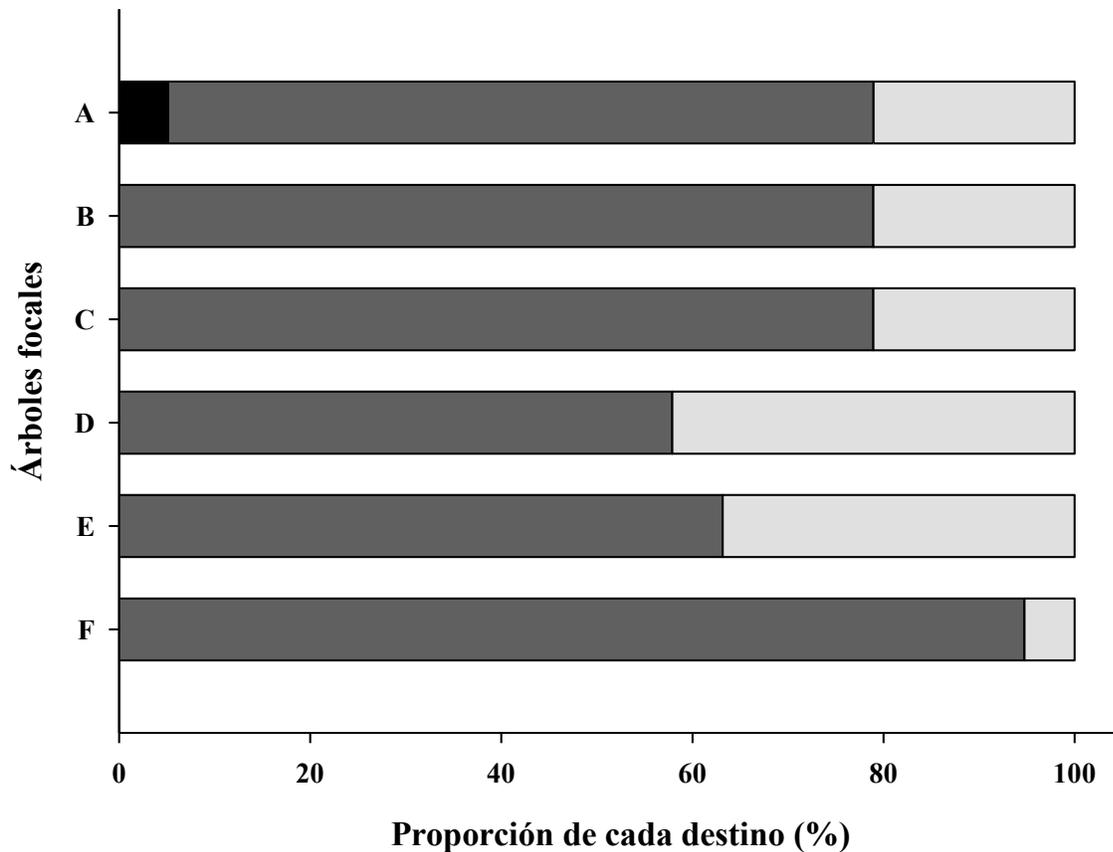
**Figura 3.** Remoción de frutos de *Heteroflorum* durante 160 días en un bosque tropical caducifolio de la Depresión Baja del Balsas en Churumuco, Michoacán. Las letras A-F indican los seis árboles focales donde se colocó una parcela con 19 frutos.



**Figura 4.** Curvas de supervivencia de los frutos de *Heteroflorum* con el método Kaplan-Meier, en los seis árboles focales de remoción representados por las letras A-F.

A partir de las fotocapturas y observaciones hechas en campo se encontró que la mayoría de estos frutos no removidos fueron parcialmente abiertos, quedando algunas semillas sobre el suelo o dentro de las vainas (Apéndice 3D), mientras que el 24% fueron frutos y semillas completamente depredadas y el 1% restante correspondió a un fruto intacto dispersado (Figura 5). En cuanto a las distancias de dispersión, 11 de los 12 frutos atados a las bobinas de hilo

permanecieron en el sitio donde se ubicaron originalmente; solamente uno de estos frutos fue removido y la distancia de dispersión registrada fue de 3 m.



**Figura 5.** Destino de los 114 frutos experimentales y un estimado de 570 semillas de *Heteroflorum*, dispuestos en los árboles focales. El destino final se determinó pasados 160 días de observación. Debido a que no se presentaron frutos intactos no dispersados, este destino no aparece representado en la figura. El color negro representa semillas en frutos intactos dispersados, el gris oscuro representa semillas que quedaron en las parcelas sobre el suelo o dentro de la vaina abierta, no dispersadas, y el gris claro representa semillas depredadas.

Por otro lado, en los experimentos de germinación hechos con las tres semillas parcialmente masticadas por los pecaríes no se registró signos de germinación, al igual que en sus controles. En el caso de las vacas, de las 13 semillas defecadas, tres germinaron durante los 11 primeros días (Apéndice 4), obteniéndose un 23% de germinación. A partir de las semillas que cayeron al suelo directamente durante el consumo de las vacas, el 53% (n=9) tuvo marcas de

dentición; ninguna de éstas germinó, ni tampoco las semillas control. Finalmente, de las semillas con marcas de dentición recuperadas de los venados, ocho germinaron desde el día tres hasta el 23 (Apéndice 5), registrándose una germinación del 14%. En cuanto a las semillas control, ninguna presentó signos de germinación. El análisis de Wilcoxon mostró que no hay efecto del paso por el tracto digestivo de las vacas sobre la germinación ( $W = 0$ ,  $P = 1$ ). Sin embargo, si mostró un efecto de la impresión dental de los venados sobre la germinación ( $W = 22.5$ ,  $P = 0.02481$ ).

En los experimentos de germinación con exclusión de los removedores se registró durante el tiempo de investigación (13 meses), que ninguna de las semillas en los diferentes tratamientos (semillas intactas fuera de frutos, semillas dentro de frutos intactos y semillas dentro de frutos abiertos) germinó, independientemente si se encontraban en condiciones de campo (bajo árbol madre) o en la casa sombra. Durante la época de secas, todos los frutos y semillas permanecieron en la misma condición y posición en la que habían sido colocados. Sin embargo, en la época de lluvias los frutos se infestaron de hongos e insectos (termitas del género *Nasutitermes*, conocidas localmente como chamacuis), pero no se observó su desintegración; estos hongos e insectos no se registraron en las semillas fuera de los frutos. A los cinco meses de iniciado el experimento, el 72% ( $n=36$ ) de las semillas dispuestas en la casa sombra desapareció, posiblemente por acción de algún roedor.

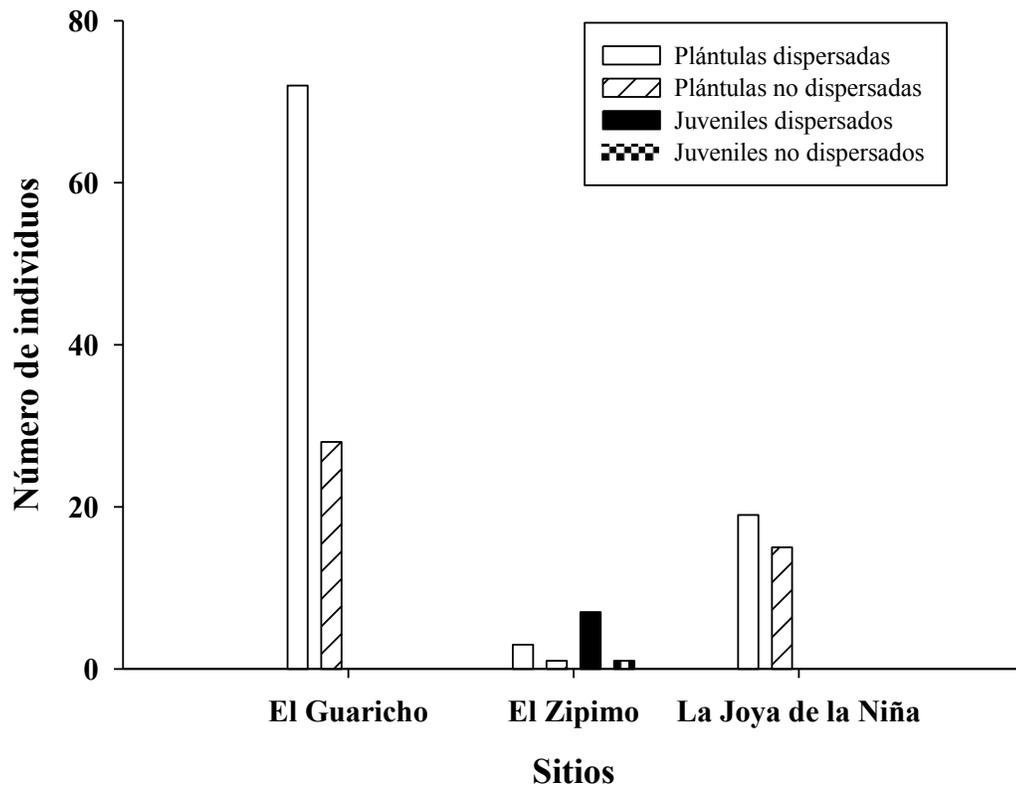
### **Características poblacionales de *Heteroflorum* y su distribución espacial**

Se registró un total de 161 individuos de la especie focal en los tres sitios. En El Guaricho y La Joya de la Niña se registró el mayor número de plántulas ( $n=100$  y  $n=34$ , respectivamente) y el menor número de adultos ( $n=3$  [2 hembras y 1 macho]; y  $n=4$  [2 hembras y 2 machos], respectivamente), pero en ninguno de los dos hubo juveniles. En El Zipimo se registraron

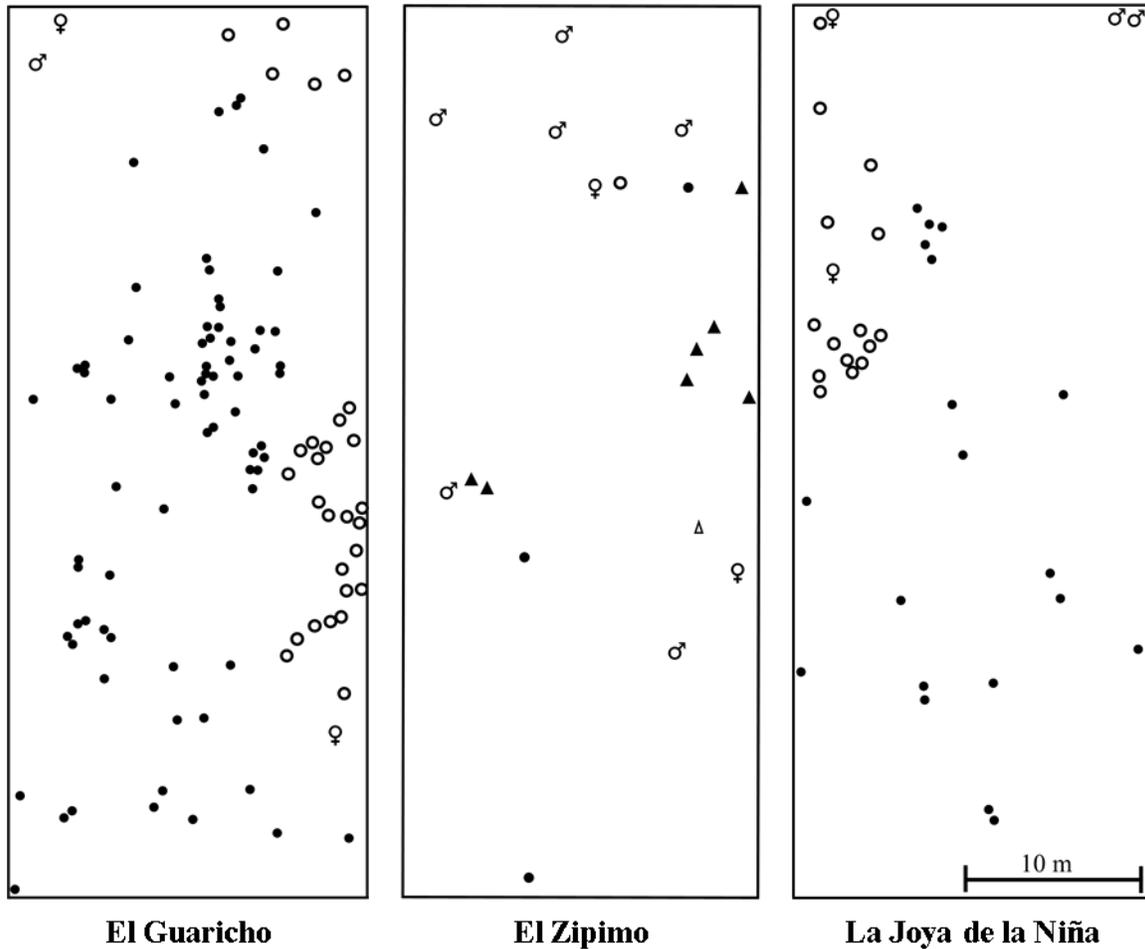
individuos en las tres categorías de tamaño (4 plántulas, 8 juveniles y 8 adultos [2 hembras y 6 machos]). En total para los tres sitios se registró una mayor proporción de individuos reproductivos machos (60%) que de hembras (40%). Un aspecto importante que debe mencionarse es que los individuos adultos en el área de estudio estaban fuertemente atacados por larvas de cerambícidos (Apéndices 6A y 6B). El análisis de devianza mostró que no hay interacción entre el número de plántulas y la abundancia de adultos hembra, ya que esta variable explica muy poco el total de la devianza residual ( $\chi^2 = 0.245$ , gl = 2, P = 0.68).

Del total de los individuos censados en las tres localidades, el 91% se categorizó como no reproductivo, y por la posición de éstos con respecto a los individuos adultos, la prueba de chi cuadrado de bondad de ajuste mostró que hay una mayor proporción de individuos no reproductivos que fueron producto de un evento de dispersión ( $\chi^2 = 21.47$ , gl = 1, P < 0.001). Los sitios con el mayor número de plántulas dispersadas fueron El Guaricho y La Joya de la Niña. En El Zipimo, se registró que más del 50% de los juveniles ( $n=7$ ) fueron individuos dispersados (Figuras 6 y 7). La distancia promedio ( $\pm$ SD) de dispersión respecto al árbol reproductivo hembra más cercano en El Guaricho fue de 12.79m ( $\pm 6.00$ ); en El Zipimo de 7.41m ( $\pm 2.54$ ); y en La Joya de la Niña de 11.35m ( $\pm 9.42$ ).

En cuanto a la distribución espacial, las plántulas de *Heteroflorum* en El Guaricho y la Joya de la Niña presentaron una distribución significativamente agrupada ( $I_d = 1.47$ ;  $\chi^2 = 51.5$ , gl = 4, P < 0.001 y  $I_d = 1.74$ ;  $\chi^2 = 28.64$ , gl = 4, P < 0.001, respectivamente), al igual que los individuos adultos ( $I_d = 3.09$ ;  $\chi^2 = 44.8$ , gl = 5, P < 0.001) censados por Luna-Nieves (2011).

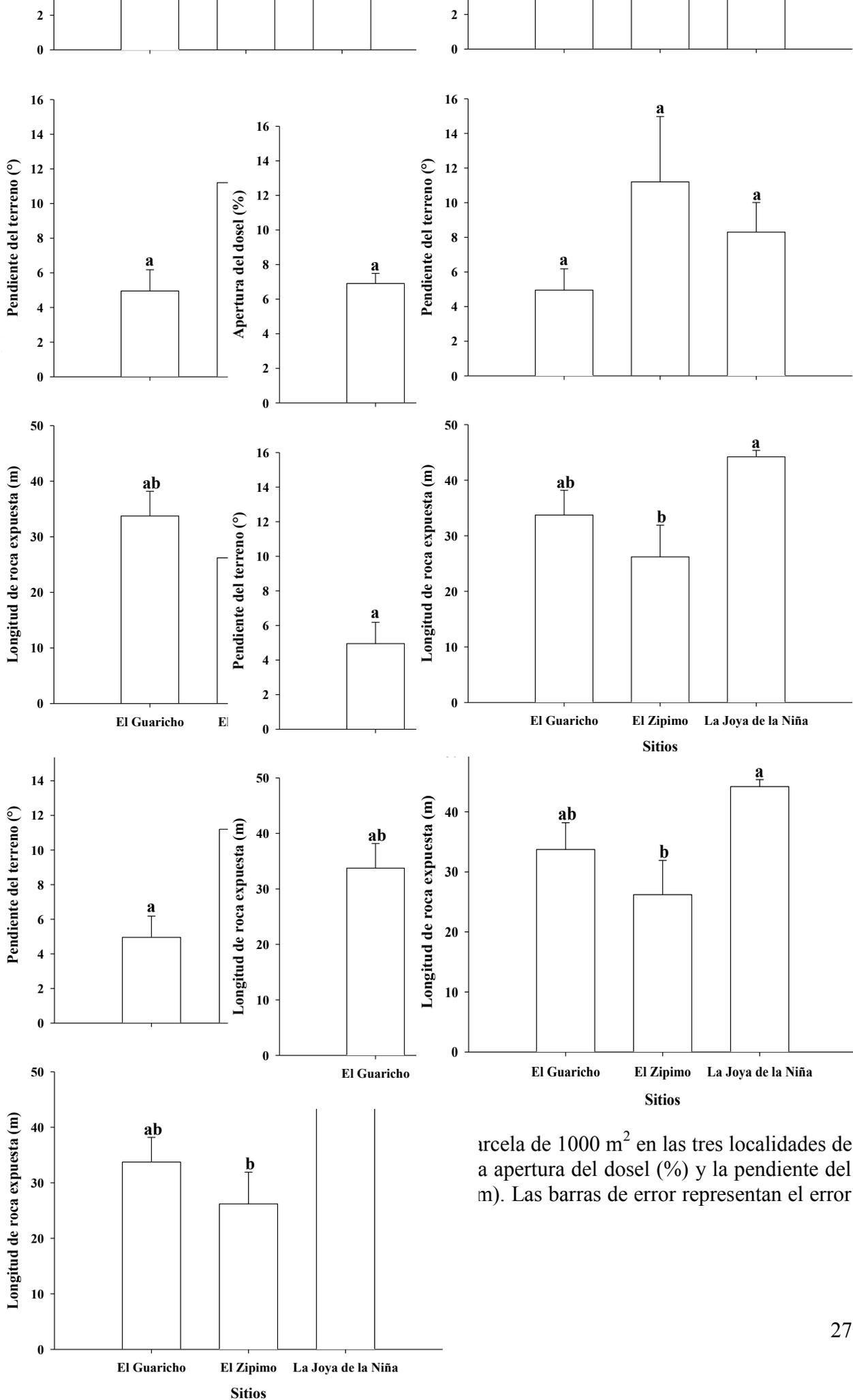


**Figura 6.** Número de plántulas y juveniles de *Heteroflorum* dispersados en las tres parcelas de 1000 m<sup>2</sup> dentro del Ejido Llano de Ojo de Agua en Churumuco, Michoacán.



**Figura 7.** Individuos de *Heteroflorum* mapeados en una parcela de 1000 m<sup>2</sup> en tres localidades del Ejido Llano de Ojo de Agua. Los símbolos ♂ y ♀ representan individuos adultos (DAP ≥ 10 cm) machos y hembras, respectivamente. Los círculos representan las plántulas (individuos con alturas menores a 1.3 m) y los triángulos a los juveniles (DAP < 10 cm). Los círculos y triángulos negros representan individuos dispersados, mientras que estos mismos símbolos blancos son individuos no dispersados.

En el caso de las variables medidas, se encontró que los valores promedio para la apertura del dosel y la longitud de roca expuesta fueron mayores en La Joya de la Niña en comparación a los otros dos sitios, mientras que el valor promedio para la pendiente fue mayor en El Zipimo. El análisis de varianza no mostró diferencias significativas entre los sitios para la apertura del dosel ( $F_{2,12} = 2.48$ ,  $P = 0.12$ ) y la pendiente ( $F_{2,12}=1.57$ ,  $P = 0.24$ ), pero si para la longitud de roca



Parcela de 1000 m<sup>2</sup> en las tres localidades de a apertura del dosel (%) y la pendiente del m). Las barras de error representan el error

**Cuadro 2.** Valores del análisis de devianza calculado para establecer la relación entre el número de plántulas registradas y las variables medidas en las tres parcelas de 1000 m<sup>2</sup>. Las plántulas fueron individuos con alturas menores a 1.3 m. Significancia marcada con un asterisco (P<0.05).

<b>Variables</b>	<b>Devianza</b>	<b>P</b>
Longitud de roca expuesta (m)	0.0803	0.77
Apertura del dosel (%)	0.2383	0.62
Pendiente (°)	4.4253	0.03*

## **DISCUSIÓN**

### **Efecto de los removedores en la dispersión de semillas**

En este estudio se encontró que los mamíferos terrestres son dispersores potenciales de semillas de *Heteroflorum*, especialmente los cuiniques, ratones, venados y vacas. Además, la acción de los mamíferos terrestres dispersores es necesaria para que ocurra la primera fase de regeneración de *Heteroflorum* dada la indehiscencia de sus vainas. Asimismo, se evidencia que las semillas de esta especie tienen que ser extraídas del interior de los frutos para evitar el ataque de hongos e insectos, que sufren los frutos al estar sobre el suelo durante largos periodos de tiempo. Todo lo anterior contrasta la sugerencia previa de que el síndrome de dispersión de *Heteroflorum* era la hidrocoria (Sousa, 2005).

En los árboles focales de remoción, el destino de la mayoría de frutos/semillas experimentales de *Heteroflorum* fue explicado a partir de la visita de los cuiniques y los múridos. Otros estudios (p.e. Theimer, 2005; Zhang et al., 2005; Gómez et al., 2008; Jansen et al., 2006, 2012; Perea, 2012) han demostrado que los roedores, a pesar de consumir un gran número de semillas, dispersan una proporción de ellas lejos de la planta madre para almacenarlas en reservorios temporales, donde posteriormente las semillas logran establecerse como plántulas

antes de ser consumidas. Por lo anterior existen claras evidencias de que los roedores juegan un papel en el proceso de la dispersión y en el caso de *Heteroflorum*, su comportamiento indica que podrían ser dispersores legítimos de sus semillas. Ya que no se realizó un seguimiento detallado del destino de las semillas, se recomienda en futuros estudios investigar con mayor precisión el efecto de los cuiniques y de los múridos en este proceso, usando diferentes técnicas de marcaje. Entre estos, Pierre-Michel y Wenny (2005) sugieren atar las semillas a un hilo sintético y éste a un objeto fijo o también marcar semillas con soluciones radioisotópicas o sustancias fluorescentes, todos ellos con el objetivo de poder reencontrarlas tras un evento de dispersión.

En el caso de los venados, se conoce que son principalmente herbívoros (*sensu stricto*), pero dada la manipulación a los frutos y las semillas de *Heteroflorum*, éste es un dispersor activo de acuerdo con la clasificación de Stiles (2000). Su papel se centra en liberar las semillas de la vaina indehisciente durante su consumo y dejarlas sobre el suelo, permitiendo que los subsecuentes desplazamientos sean realizados por otros mamíferos, como por ejemplo, los roedores. A pesar de algunas semillas de *Heteroflorum* ser consumidas por los venados, no es posible recuperarlas en sus excretas dado que son completamente trituradas durante la masticación. Estos resultados difieren con los de otras investigaciones (Vellend, 2002; Vellend et al., 2003; Myers et al., 2004; Williams y Ward, 2006), donde el venado dispersa semillas a largas distancias en sus deposiciones. Este contraste se debe al tipo de fruto consumido y el tamaño de las semillas, ya que en las investigaciones referidas las semillas excretadas eran pequeñas y generalmente de frutos tipo bayas y/o drupas. Igualmente, Mandujano et al. (1994) reconocen el papel de los venados en la dispersión de semillas de las drupas de *Spondias purpurea*, tras su regurgitación.

Las pruebas de alimentación en cautiverio demostraron que las semillas de *Heteroflorum* consumidas por las vacas tienen una probabilidad del 11% de ser defecadas. Dado el relativo

largo tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo de las vacas (48 hrs) y las distancias que recorren en el sitio de estudio, estos mamíferos podrían ser importantes en los eventos de dispersión a largas distancias. La relevancia de estos rumiantes en la dispersión de semillas de leguminosas por medio de sus deposiciones ha sido reconocida previamente (Campos y Ojeda, 1997; Ramos et al., 2005). En el caso del pecarí, estas pruebas demostraron que éste actúa únicamente como depredador de semillas de *Heteroflorum*. Este comportamiento concuerda con otras investigaciones, donde establecen que este pseudo-rumiante destruye las semillas durante la masticación, pero también las puede digerir, debido a la fermentación pre-gástrica que realiza (Beck, 2005; Kuprewicz y García-Robledo, 2010).

Es importante no minimizar el hecho que la manipulación de frutos y semillas fue realizada principalmente en condiciones de cautiverio. El manipuleo por parte de los tejones con frutos/semillas de *Heteroflorum* en el zoológico resultó en la liberación de 90 semillas de sus respectivos frutos, no obstante esto puede ser explicado en razón de su estado de cautiverio ya que, por medio de las fotocapturas se registra que en el campo solo se acercan a los frutos, pero no se tienen registros de que los abran y tampoco de que consuman semillas. Por lo tanto, en este estudio los individuos de esta especie no se considera que participen en la remoción o dispersión de semillas de la especie estudiada.

### **Efecto de los removedores en la germinación de semillas**

Las semillas de *Heteroflorum* con signos de impresión dental de los venados, tuvieron un efecto significativo en el porcentaje de germinación, mientras que las semillas excretadas por las vacas, no tuvieron efecto sobre este porcentaje. Para los experimentos de germinación en campo y casa sombra con exclusión de mamíferos terrestres, se tuvo resultados negativos ya que no hubo germinación de ninguna de las semillas colectadas de los árboles. La manipulación de semillas

por parte de los animales puede tener efectos negativos, neutros o positivos sobre la germinación, lo cual puede evaluarse cuando la probabilidad de germinación disminuye, se mantiene igual, o aumenta tras su manipulación (Traveset, 1998). En este sentido, uno de los mecanismos que determina el papel de los frugívoros sobre este proceso es la escarificación mecánica y/o química de la testa de las semillas, la cual puede ocurrir como consecuencia de su manipulación bucal y/o intestinal (Ortega et al., 2002; Traveset y Verdú, 2002). Estos mecanismos de escarificación han sido estudiados en diversas especies vegetales, donde se encuentran algunas de la familia Fabaceae, caracterizada por tener muchas semillas con dormancia física (Ray y Brown, 1994; Argel y Paton, 1999).

Los resultados negativos de las pruebas control hechas en laboratorio y de los experimentos germinativos en campo y casa sombra corroboran que las semillas de *Heteroflorum* presentan dormancia física, tal como lo menciona en su estudio Alvarado (2013), y por lo tanto, la manipulación de los dispersores podría ser necesaria para su germinación. En el caso del venado, la escarificación mecánica que hace en semillas que manipula bucalmente y luego escupe sin ingerir, es una muestra del efecto positivo de este dispersor sobre el porcentaje de germinación. Este comportamiento de los venados y su efecto sobre la germinación no ha sido documentado anteriormente, pero si su efecto positivo en semillas escarificadas químicamente durante su paso por el tracto digestivo y posterior excreción (Myers et al., 2004) o regurgitación (Janzen, 1985; Mandujano et al., 1994).

En el caso de las semillas escarificadas químicamente por las vacas, si bien no hubo efecto del paso por el tracto digestivo en el porcentaje de germinación, este resultado podría estar sesgado por el tamaño de la muestra utilizada en este estudio, ya que el efecto positivo de este tipo de escarificación ha sido reconocido en otras investigaciones (Peinetti et al., 1993; Malo y

Suárez, 1995; Zhang et al., 2013). Por lo tanto, para obtener resultados más confiables al respecto, se recomienda realizar experimentos germinativos con un mayor número de semillas excretadas.

### **Características poblacionales, dispersión y distribución espacial de *Heteroflorum***

En este estudio, el censo de los individuos de *Heteroflorum* mostró un alto número de plántulas, siendo bajo el número de juveniles y adultos. El número total de plántulas registradas indica que la especie tiene un alto reclutamiento, no obstante, éste se vio principalmente favorecido en los sitios donde hubo menor pendiente (El Guaricho y La Joya de la Niña). Algunos autores han señalado que esta condición permite una mayor disponibilidad de agua en el suelo (Ruiz y Martínez, 2012), lo cual lleva a un aumento de la germinación de las semillas (McLaren y McDonald, 2003). Por otra parte, el bajo número de juveniles podría estar explicado por la alta mortalidad que sufren las plántulas durante la época de lluvias y secas en este tipo de vegetación (Maza-Villalobos et al., 2013). Se ha documentado que durante la época de lluvias, la cobertura vegetal del sotobosque genera hábitats para diferentes mamíferos y microorganismos, que pueden alimentarse total o parcialmente de las plántulas reduciendo así su número (Hammond, 1995; Peña-Claros y De Boo, 2002); y durante la época de secas, la fuerte sequía puede conllevar a la deshidratación y subsecuente muerte de las plántulas (Pineda-García et al., 2013). En el caso de los individuos adultos, su baja representatividad puede deberse potencialmente al bajo número de juveniles existentes, por lo que el reemplazamiento de adultos por juveniles está siendo limitado. Otra posible explicación podría estar relacionada con el ataque de las larvas de cerambícidos, que podrían desencadenar en la muerte de algunos elementos arbóreos. No obstante, en este estudio se desconoce si la causa de la muerte es en sí el ataque del insecto. Lo anterior demanda realizar estudios detallados sobre este fenómeno.

Por otro lado, en esta investigación se encontró que la proporción de individuos no reproductivos dispersados fue significativamente mayor que los no dispersados. Igualmente, se encontró que la distribución espacial de las plántulas fue significativamente agrupada, al igual que la distribución de los individuos adultos censados por Luna-Nieves (2011). Lo anterior corrobora que los mamíferos terrestres estarían facilitando la dispersión de semillas de *Heteroflorum* fuera de la planta madre y generando una distribución espacial agrupada. La contribución de los mamíferos terrestres en la dispersión y distribución espacial de algunas especies de plantas ha sido documentada en otras investigaciones (Howe, 1989; Fragoso et al., 2003; Russo et al., 2006).

Para *Heteroflorum* los cuiniques, ratones y venados son potencialmente los vectores responsables de la dispersión de sus semillas a cortas distancias, mientras que las vacas posiblemente sean responsables de los eventos de dispersión a distancias mayores. Si fuera el caso se podría pensar que los primeros vectores son los encargados del mantenimiento de los parches actuales de *Heteroflorum*, mientras que debido al carácter rumiante de las vacas y al desplazamiento lejos de la planta madre, éstas podrían estar contribuyendo al establecimiento de nuevas agrupaciones de esta especie arbórea. Nuevamente se requiere de estudios particulares para probar esta hipótesis.

Es importante señalar que las distancias de dispersión registradas en este estudio, no son concluyentes ya que todas han de ser mayores a las estimadas. Este planteamiento se realiza al considerar que el experimento de distancias de dispersión dispuesto en los árboles focales no arrojó muchos datos, y que las distancias promedio registradas en cada parcela tienen un sesgo por el desconocimiento del árbol madre legítimo de cada plántula y juvenil. Por lo tanto, se

recomienda realizar futuras investigaciones con técnicas más efectivas para medir las distancias de dispersión respecto al árbol progenitor, como la sugerida por Godoy y Jordano (2001).

## CONCLUSIÓN

La interacción entre las semillas de *Heteroflorum* y algunas especies de mamíferos terrestres es necesaria para la liberación de las semillas de la vaina indehiscente, la ruptura de la dormancia física de las semillas, y la potencial dispersión a corta y larga distancia. Por lo tanto, estos mamíferos juegan un papel crucial en la regeneración de *Heteroflorum*. Igualmente, a partir del censo poblacional registrado para esta especie de leguminosa, se concluye que su regeneración podría en el presente presentar algunos problemas. Por ello sería deseable realizar investigaciones futuras y de largo plazo que evalúen minuciosamente el estado de regeneración de esta especie arbórea, e identifiquen cuáles podrían ser los factores bióticos o abióticos que determinan su regeneración en el bosque tropical caducifolio.

## LITERATURA CITADA

- Alvarado, M. 2013. Evaluación de la calidad de semillas de árboles seleccionados de especies de interés forestal de selva baja caducifolia. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Michoacana san Nicolás de Hidalgo, Michoacán. 58 p.
- Argel, P. J. y C. J. Paton. 1999. Overcoming legume hardseedness. *In* Forage Seed Production: tropical and sub-tropical species, D. S. Loch, y J. E. Ferguson (eds.). Wallingford. CAB International. p. 247-265.
- Arredondo-Amezcuca, L., L. López-Toledo y G. Ibarra-Manríquez. 2015. Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el neotrópico. *Botanical Sciences* 93:1-10.
- Babweteera, F., P. Savill y N. Brown. 2007. *Balanites wilsoniana*: regeneration with and without elephants. *Biological Conservation* 134:40-47.
- Beck, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *In* Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment, P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall (eds.). CABI publishing. p. 77-116.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35.
- Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina. 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press. 450 p.

- Campos, C. M. y R. A. Ojeda. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35:707-714.
- Campos, R. V. 2006. Evaluación nutrimental y toxicológica de algunas plantas cultivables y silvestres mexicanas. Tesis Licenciatura. Facultad de Química. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 89 p.
- Ceccon, E., P. Huante y E. Ricón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forest regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in the Amazonian forest. *Journal of tropical Ecology* 13:709-725.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2007. Memoria de la consulta pública de la Reserva de la Biosfera Zicuirán Infiernillo, en el estado de Michoacán. México, D.F., 39 p.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. Wiley & Sons, Chichester. 942 p.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2007. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Programa de manejo del área natural protegida con la categoría de Reserva de la Biosfera Zicuirán-Infiernillo. *Diario oficial*, 30 de Noviembre 2007, México, D. F. 75 p.
- Donatti, C. I., M. Galetti, M. A. Pizo, P. R. Guimarães y P. Jordano. 2007. Living in the land of ghosts: fruit traits and the importance of large mammals as seed dispersers in the Pantanal, Brazil. *In Seed Dispersal: theory and its application in a changing world*, A. J. Dennis, E. W. Schupp, R. J. Green, y D. A. Westcott (eds.). CAB International. p. 104-123.

- Esquivel-Mimenza, H., M. Ibrahim, C. A. Harvey, T. Benjamin y F. L. Sinclair. 2011. Dispersed trees in pasturelands of cattle farms in a tropical dry ecosystem. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 14:933-941.
- Fleming T. H., R. Breitwhisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review in Ecology and Systematics* 18:91-109.
- Fragoso, J. M. V., K. M. Silvas y J. A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84:1998-2006.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 90 p.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *In Evolutionary Biology*, M. K. Hecht, B. Wallace, y G. T. Prance (eds.). Vol. 15, Plenum Po. New York, N. Y. USA. p. 1-84.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. *In Seasonally Dry Tropical Forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina (eds.). Cambridge University Press. p. 146-194.
- Godoy, J. A. y P. Jordano. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10:2275-2283.
- Gómez, J. M., C. Puerta-Piñero y E. W. Schupp. 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of holm oaks. *Oecologia* 155:529-537.

- Gorchov, D. L., J. M. Palmeirim, M. Jaramillo y C. F. Ascorra. 2004. Dispersal of seeds of *Hymenaea courbaril* (Fabaceae) in a logged rain forest in the Peruvian Amazonian. *Acta Amazonica* 34:251-259.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:295-313.
- Hanzawa, F. M., A. J. Beattie y D. C. Culver. 1988. Directed dispersal: demographic analysis of an antseed mutualism. *American Naturalist* 131:1-13.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *In Plant-Animal Interactions: an evolutionary approach*, C. M. Herrera, y O. Pellmyr (eds.). Oxford, UK, Blackwell Publishing. p. 185-208.
- Howe, H. F. 1989. Scatter and clump dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.
- Jansen, P. A., F. Bongers y H. Prins. 2006. Tropical rodents change rapidly germinating seeds into long-term food supplies. *Oikos* 113:449-458.
- Jansen, P. A., B. T. Hirsch, W. J. Emsens, V. Zamora-Gutiérrez, M. Wikelski y R. Kays. 2012. Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 31:12610-12615.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.

- Janzen, D. H. 1982. Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate pleistocene dispersal agents. *Oikos* 38:150-156.
- Janzen, D. H. 1985. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. *Journal of Tropical Ecology* 1:131-155.
- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. *In* *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, M. Fenner (ed.). 2nd edition. CAB international. p. 125-166.
- Jordano, P. 2014. Fruits and frugivory. *In* *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, R. S. Gallagher (ed.). 3rd edition. CAB international. p. 18-61.
- Kuprewicz, E. K. y C. García-Robledo. 2010. Mammal and insect predation of chemically and structurally defended *Mucuna holtonii* (Fabaceae) seeds in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 26:263-269.
- Luna-Nieves, A. 2011. Identificación, selección y aprovechamiento de árboles semilleros en áreas de conservación comunitaria en el municipio de Churumuco, Michoacán, México. Tesis Maestría. Posgrado de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 114 p.
- Maldonado, D. E., L. F. Pacheco y L. V. Saavedra. 2014. Legitimidad en la dispersión de semillas de algarrobo (*Prosopis flexuosa*, Fabaceae) por zorro andino (*Lycalopex culpaeus*, Canidae) en el Valle de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* 49:93-97.
- Malo, J. E. y F. Suárez. 1995. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118:139-148.

- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of México. *Revista de Biología Tropical* 42:105-112.
- Maza-Villalobos, S., L. Poorter y M. Martínez-Ramos. 2013. Effects of ENSO and temporal rainfall variation on the dynamics of successional communities in old-field succession of a tropical dry forest. *Plos One* 8:1-12.
- Mclaren, K. P. y M. A. Mcdonald. 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183:61-75.
- Milesi, F. A. y J. Lopez. 2004. Unexpected relationships and valuable mistakes: non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecology* 29:558-567.
- Morisita, M. 1962. Morisita index, a measure of dispersion of individuals. *Researches on Population Ecology* 4:1-7.
- Myers, J. A., M. Vellend, S. Gardescu y P. L. Marks. 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia* 139:35-44.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278-285.
- Núñez, A. 2005. Los mamíferos silvestres de Michoacán. Diversidad, biología e importancia. Tesis. Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás de Hidalgo. 429 p.

- Ortega, P., M. L. de Viana y S. Sühling. 2002. Germination in *prosopis ferox* seeds: effects of mechanical, chemical and biological scarificators. *Journal of Arid Environments* 50:185-189.
- Peinetti, R., M. Pereyra, A. Kin y A. Sosa. 1993. Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of calden (*Prosopis caldenia*) seeds. *Journal of Range Management* 46:483-486.
- Peña-Claros, M. y H. De Boo. 2002. The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18:261-274.
- Perea, R. 2012. Dispersión y predación de semillas por la fauna: implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. *Ecosistemas* 21:224-229.
- Pierre-Michel, F. y D. Wenny, 2005. How to elucidate seed fate? A review of methods used to study seed removal and secondary seed dispersal. *In* Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment, P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall (eds.). CABI publishing. p. 379-393.
- Pineda-García F., Paz H., y F. C. Meinzer. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell and Environment* 36:405-418.
- Ramos, M. E., A. B. Robles, J. A. Cardoso, J. Ruiz-Mirazo y J. L. González-Rebollar. 2005. Dispersión endozoócara por ganado ovino de cuatro leguminosas de interés forrajero. *In* Producciones Agroganaderas: gestión eficiente y conservación del medio natural, B. de la

- Roza, A. Argamenteira, A. Martínez, y K. Osoro (eds.). XLV Reunión científica de la sociedad española de estudio de los pastos, SERIDA, España. p. 923-929.
- Ray, G. J. y B. J. Brown. 1994. Seed ecology of woody species in a caribbean dry forest. *Restoration Ecology* 2:156-163.
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. 334 p.
- Romo, M., H. Tuomisto y B. A. Loiselle. 2004. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain forest tree. *Revista de Biología tropical* 140:76-85.
- Ruiz, J., D. H. Boucher, L. F. Chaves, C. Ingram-Flóres, D. Guillén, R. Tórrez y O. Martínez. 2010. Ecological consequences of primary and secondary seed dispersal on seed and seedling fate of *Dipteryx oleifera* (Fabaceae). *Revista de Biología Tropical* 58:991-1007.
- Ruiz, J. D. y J. F. Martínez. 2012. Respuesta eco-hidrológica de los suelos en campos abandonados (sur de España). *Cuadernos de Investigación Geográfica* 38:31-51.
- Russo, S. E., S. Portnoy y C. K. Augspurger. 2006. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology* 87:3160-3174.
- Ryan, M. H. 2013. Rmisc: Rmisc: Ryan miscellaneous. R package version 1.5. <http://CRAN.R-project.org/package=Rmisc>.

Salas-Morales, S. H., L. Schibli, A. Nava-Zafra, y A. Saynes-Vásquez. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. Boletín de la Sociedad Botánica de México 81:101-130.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. México, D.F. 77 p.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2014. Programa de manejo Reserva de la Biosfera Zicuirán-Infiernillo. 1era edición, México, D.F. 264 p.

Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. Annual Review of Ecology and Systematics 17:169-188.

Sousa, M. 2005. *Heteroflorum*: un nuevo género del grupo *Peltophorum* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Caesalpinieae), endémico para México. Novon 15:213-218.

Sousa, M. 2010. Centros de endemismo: las leguminosas. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury, y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. p. 77-91.

Stiles, E. W. 2000. Animals as seed dispersers. In *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, M. Fenner (ed.). CABI Publishing. p. 111-124.

- Theimer, T. C. 2005. Rodent scatterhoarders as conditional mutualists. *In* Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment, P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall (eds.). CABI publishing. p. 283-295.
- Therneau, T. 2015. A package for survival analysis in S. Version 2.38. <http://CRAN.R-project.org/package=survival>.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1:151-190.
- Traveset, A. y M. Verdú. 2002. A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. *In* Seed Dispersal and Frugivory: ecology, evolution and conservation, D. J. Levey, W. R. Silva, y M. Galetti (eds.). CABI publishing. p. 339-350.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 214 p.
- Vander Wall, S. B., P. M. Forget, J. Lambert y P. Hulme 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. *In* Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment, P. M. Forget, J. Lambert, P. Hulme, y S. B. Vander Wall (eds.). CABI publishing. p. 1-8.
- Vellend, M. 2002. A pest and an invader: white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimm.) as a seed dispersal agent for honeysuckle shrubs (*Lonicera* L.). *Natural Areas Journal* 22:230-234.
- Vellend, M., J. A. Myers, S. Gardescu y P. L. Marks. 2003. Dispersal of *Trillium* seeds by deer: implications for long-distance migration of forest herbs. *Ecology* 54:1067-1072.

- Venables, W. N. y B. D. Ripley. 2002. Modern applied statistics with S. Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Vieira, D. L. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11-20.
- Villagra, P. E., L. Marone y M. A. Cony. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecology* 27:416-421.
- Williams, S. C. y J. S. Ward. 2006. Exotic seed dispersal by white-tailed deer in southern Connecticut. *Natural Areas Journal* 26:383-390.
- Zhang, Z., Z. Xiao y H. Li. 2005. Impact of small rodents on tree seeds in the temperate and subtropical forest, china. *In* Seed Fate: predation, dispersal and seedling establishment, P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall (eds.). CABI publishing. p. 269-282.
- Zhang, X., Y. Yang, H. Li y X. Tian. 2013. Potential role of endozoochory by cattle and sheep as an important dispersal mechanism of *Zoysia japonica* seeds. *African Journal of Agricultural Research* 8:3967-3972.

## APÉNDICE

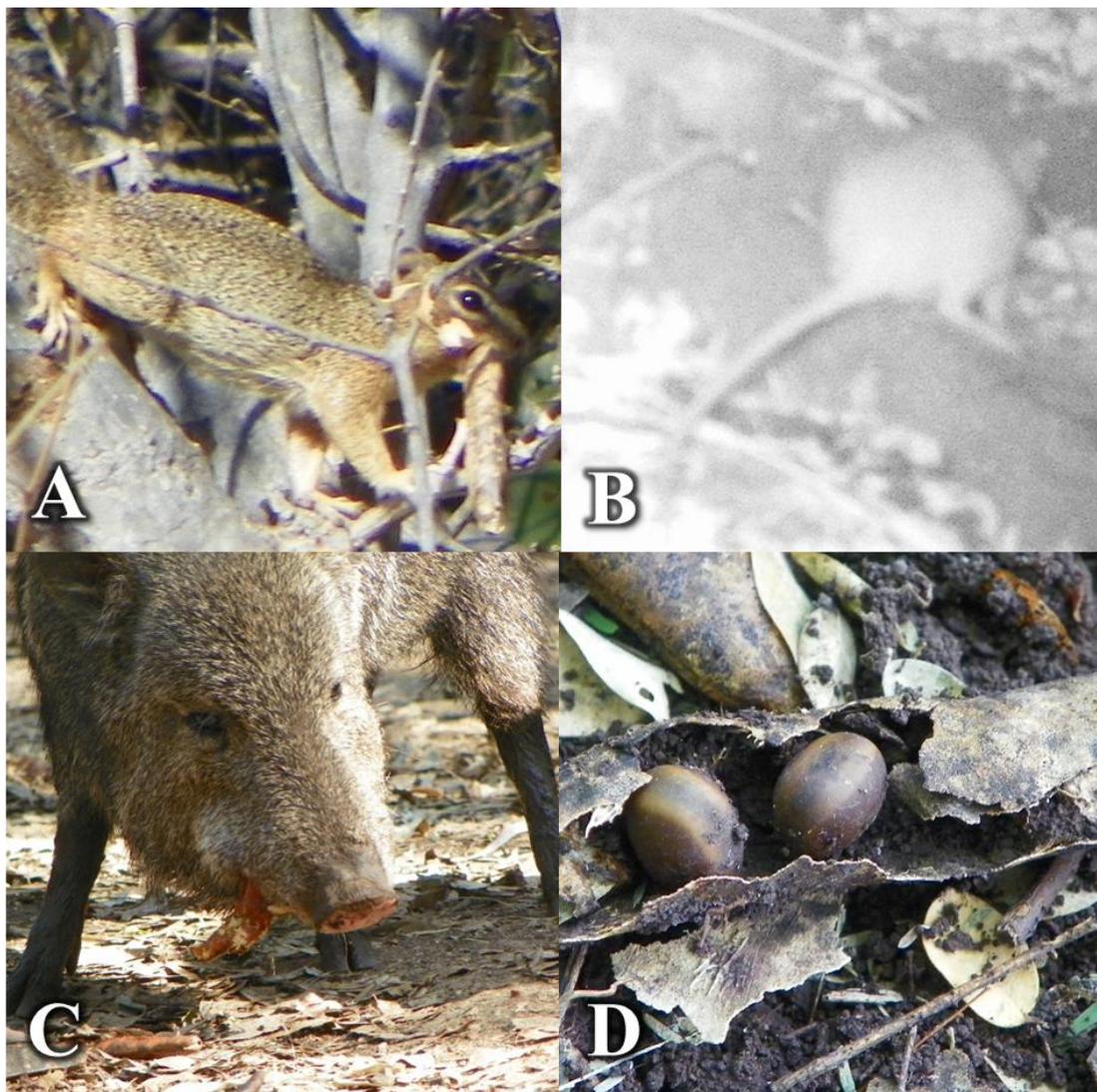
**Apéndice 1.** Algunos aspectos de los métodos usados en el estudio. A) Cámara trampa para identificar animales que visitan y remueven frutos/semillas de *Heteroflorum*. B) Venado (*Odocoileus virginianus*) alimentado en cautiverio con frutos. C) Cuinique (*Spermophilus adocetus*) en el ámbito hogareño de *Heteroflorum*. D) Parcela con frutos experimentales para la medición de la tasa de remoción, distancias de dispersión y destino post-remoción de frutos/semillas de *Heteroflorum*. E) Bobinas con hilo sintético para medir las distancias de dispersión. F) Semilla con marcas de dentición tras ser manipulada por el venado. G) Semilla excretada por vacas. H) Experimento de germinación en campo colocado bajo la copa de un árbol de *Heteroflorum*. I) Experimento de germinación en la casa sombra.



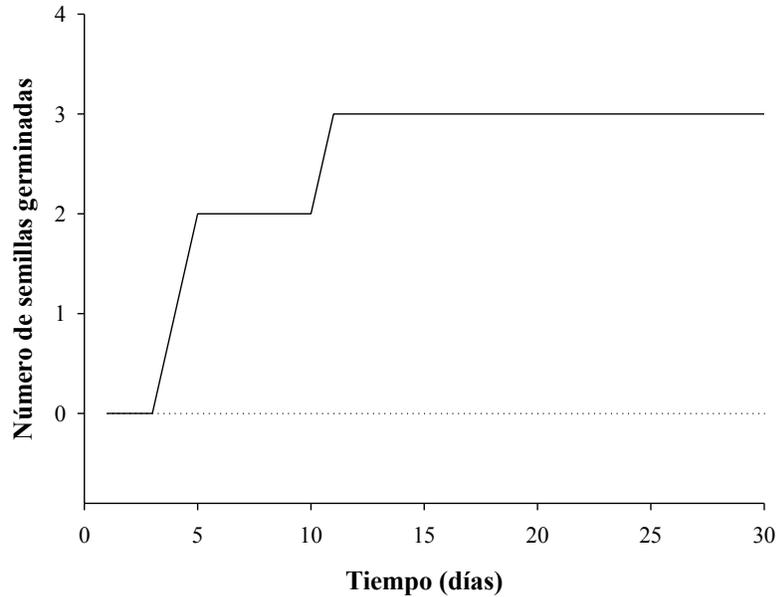
**Apéndice 2.** Frecuencia mensual de los removedores durante un año en un bosque tropical caducifolio de la Depresión del Balsas, en Churumuco, Michoacán. Los removedores fueron especies registradas con el fruto/semilla de *Heteroflorum* en la boca. El esfuerzo de muestreo total fue de 2190 días-trampa. Una visita equivalió al número de capturas fotográficas registradas por especie en un mismo intervalo de tiempo. El asterisco representa los meses de lluvias.

Removedor	2013					2014							
	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun*	Jul*	Ago*	Sep*	Oct
Tejón	25	11	22	26	11	6	13	21	23	13	9	23	20
Pecarí	16	63	31	24	28	20	7	10	7	2	0	4	4
Venado	5	7	14	21	31	13	6	3	2	1	1	0	1
Ratón	4	1	6	10	0	5	8	6	3	1	0	0	0
Cuinique	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	0
Vaca	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1

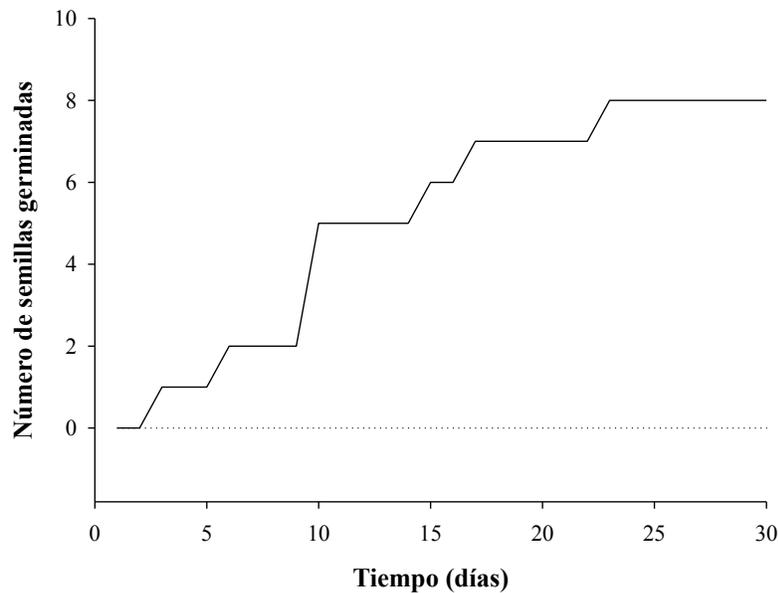
**Apéndice 3.** Mamíferos terrestres que interactúan con semillas de *Heteroflorum* y efecto de la manipulación del fruto por roedores. A) Cuinique (*Spermophilus adocetus*) removiendo frutos directamente desde la copa del árbol de *Heteroflorum*. B) Ratón fotocapturado en los árboles focales de remoción. C) Pecarí (*Pecari tajacu*), especie depredadora de frutos/semillas de *Heteroflorum*. D) Fruto parcialmente abierto por roedores.



**Apéndice 4.** Germinación acumulada de semillas de *Heteroflorum* excretadas por vacas (línea sólida) y las semillas control (línea punteada) obtenidas a partir de frutos. Las pruebas germinativas tuvieron una duración de 30 días y se realizaron bajo condiciones controladas de luz, temperatura y riego.



**Apéndice 5.** Germinación acumulada de semillas de *Heteroflorum* parcialmente masticadas por el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y las semillas control (línea punteada) obtenidas a partir de frutos. Las pruebas germinativas tuvieron una duración de 30 días y se realizaron bajo condiciones controladas de luz, temperatura y riego.



**Apéndice 6.** Larva de cerambícido y su efecto sobre individuos adultos de *Heteroflorum*. A) Larva extraída del tronco de un individuo adulto de *Heteroflorum*. B) Individuo adulto de *Heteroflorum* atacado por larvas.

