

003812  
2ij

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO  
FACULTAD DE CIENCIAS**

**"ESTUDIO SOBRE LA REMOCION POSTDISPERSION DE FRUTOS  
Y SEMILLAS POR MAMIFEROS EN UN BOSQUE  
TROPICAL CADUCIFOLIO"**

**TESIS DOCTORAL**

**MIGUEL ANGEL BRIONES SALAS**

agosto 1996

**TESIS CON  
FALLA DE OR.GEN.**



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.

# CONTENIDO

---

DEDICATORIA  
AGRADECIMIENTOS

## INTRODUCCION GENERAL

### CAPITULO I. FRUGIVORIA POR MAMIFEROS EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.

- 1.- INTRODUCCION
- 2.- METODOLOGIA
- 3.- RESULTADOS
  - 3.1. MAMIFEROS DE LA REGION DE CHAMELA JALISCO.
  - 3.2. PRINCIPALES REMOVEDORES DE SEMILLAS DE LA SELVA.
  - 3.3. CAMAS DE ARENA
- 4.- DISCUSION Y CONCLUSIONES.
- 5.- LITERATURA CITADA.

### CAPITULO II. APROVECHAMIENTO DIETETICO DE FRUTOS Y SEMILLAS DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO POR *Liomys pictus* (RODENTIA:HETEROMYIDAE).

- 1.- RESUMEN
- 2.- INTRODUCCION
- 3.- METODOLOGIA
- 4.- RESULTADOS
  - 4.1. VALORES DIETETICOS Y CONSUMO DE 12 ESPECIES DE FRUTOS Y SEMILLAS.
  - 4.2. ANALISIS BROMATOLOGICOS.
  - 4.3. ANALISIS FITOQUIMICOS.
- 4.- DISCUSION Y CONCLUSIONES.
- 5.- LITERATURA CITADA.

### CAPITULO III. REMOCION POSTDISPERSION DE FRUTOS Y SEMILLAS POR *Liomys pictus* (RODENTIA:HETEROMYIDAE), EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.

- 1.- RESUMEN
- 2.- INTRODUCCION
- 3.- METODOLOGIA
- 4.- RESULTADOS
  - 4.1. REMOCION DE ACUERDO AL FACTOR HABITAT
  - 4.2. REMOCION DE ACUERDO AL FACTOR DENSIDAD
  - 4.3. REMOCION DE ACUERDO AL FACTOR TRATAMIENTO
- 5.- DISCUSION Y CONCLUSIONES
- 6.- LITERATURA CITADA

**CAPITULO IV. ECOLOGIA DE POBLACIONES DE *Liomys pictus* (RODENTIA: HETEROMYIDAE), Y SU RELACION EN LA REMOCION POSTDISPERSION DE FRUTOS Y SEMILLAS EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.**

- 1.- RESUMEN
- 2.- INTRODUCCION
- 3.- METODOS
- 4.- RESULTADOS
- 5.- DISCUSION Y CONCLUSIONES
- 5.- LITERATURA CITADA

**CAPITULO V. CONSIDERACIONES FINALES E IMPORTANCIA DE LA REMOCION POSTDISPERSION POR HETEROMIDOS EN LOS HABITATS DE MEXICO.**

- 1.- DISCUSION Y CONCLUSIONES FINALES
- 2.- IMPORTANCIA DE LOS HETEROMIDOS COMO REMOVEDORES DE FRUTOS Y SEMILLAS.
  - 2.1. ROEDORES DE ZONAS ARIDAS
  - 2.2. ROEDORES DE SELVAS HUMEDAS
  - 2.3. ROEDORES DE SELVAS SECAS
  - 2.4. DISCUSION Y CONCLUSIONES
- 3.- LITERATURA CITADA

## RESUMEN

Actualmente se ha cobrado gran interés en conocer muchas interacciones ecológicas en los ambientes tropicales. Este estudio, se enfoca en estudiar la granivoría, interacción que se presenta entre frutos o semillas y vertebrados, siendo en este caso los mamíferos del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco. Se compone de cinco capítulos, en el primero se realiza un análisis de los principales removedores potenciales de frutos y semillas en el suelo de la selva. Por medio de técnicas directas e indirectas, se obtuvieron los registros de 67 especies de mamíferos que consumen frutos y semillas. De estas, se reconocieron 27 con hábitos frugívoros y sólo dos con hábitos granívoros. El total de especies frugívoras terrestres fue de 19, de las cuales el 78.95% pertenecen a frugívoros oportunistas, el 15.79% a frugívoros totales y el 5.26% a frugívoros obligados. Se concluye, que el principal removedor de frutos y semillas del suelo de la selva es *Liomys pictus*, un roedor perteneciente a la familia Heteromyidae.

En el segundo capítulo, se estudia el aprovechamiento dietético de 12 especies de frutos y semillas bajo dietas estrictas en el laboratorio, determinando su consumo y valor dietético para cada una de ellas. Así como la sobrevivencia que presentaron individuos de *Liomys pictus* al consumirlas. El consumo de frutos y semillas promedio durante los cinco días del experimento fue alto ( $> .24$  g semilla/g ratón) en las especies de *Delonix regia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Albizia occidentalis*, *Pithecellobium dulce* (Leguminosae), *Helianthus annuus* (Compositae), moderado (0.10-0.20) en las especies *Crescentia alata* (Bignoniaceae), *Coccoloba barbadensis* (Polygonaceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Rechia mexicana* (Simarubaceae) y bajo ( $< 0.10$ ) en las especies de *Caesalpinia pulcherrima* (Leguminosae), *Amphypterygium adstringens* (Julianaceae), y *Celtis iguanaeus* (Ulmaceae). Los valores dietéticos indican que *D. regia*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *H. annuus*, *C. barbadensis* y *R. mexicana*, fueron las especies con mejores rendimientos de -3.33 a -31.95, en tanto *C. pulcherrima*, *P. dulce*, *C. alata*, *A. adstringens*, *C. iguanaeus* y *G. ulmifolia*, mostraron los rendimientos más bajos (-39.36 a -192.95) para los ratones sujetos al experimento. En cuanto al análisis bromatológico, la mayoría de frutos y semillas analizadas mostraron valores mayores al 95% de materia orgánica, excepto los frutos de *C. iguanaeus* con 82%. Solamente cuatro especies de frutos y semillas mostraron valores altos de contenido crudo de proteínas (entre 2.3 y 4.6%), en tanto que los frutos de cinco especies, fueron bajos (con  $< 1\%$ ). Las semillas de *H. annuus* y de *A. occidentalis* alcanzaron los valores más altos y bajos de contenido crudo de grasas con 43.18% y 0.11%, respectivamente. Los frutos de *A. adstringens* alcanzaron valores notoriamente superiores a las otras especies de plantas de fibra cruda con 70.4%. De acuerdo a los análisis fitoquímicos, 10 de las especies analizadas presentan glicósidos, 6 de estas resultaron ligeramente positivas a los alcaloides y 6 a los flavonoides, finalmente ninguna de las analizadas presentó terpenos-esteroides. El contenido nutricional y la presencia de compuestos tóxicos parecen determinar la selección de frutos y semillas de este ratón de campo en condiciones naturales.

En el tercer capítulo se analiza la remoción postdispersión de las mismas 12 especies de frutos y semillas por *Liomys pictus*, en el suelo de la selva. Se consideran para este análisis tres factores: el efecto para los diferentes tipos de frutas y semillas, la dependencia a la densidad y la dependencia al habitat. La remoción postdispersión resultó alta para *E. cyclocarpum* (73.41  $\pm$  4.04%), *C. pulcherrima* (79.51  $\pm$  6.38%), *R. mexicana* (80.12  $\pm$  5.16%), *C. barbadensis* (80.18  $\pm$  4.28%), *A. occidentalis* (80.34  $\pm$  5.2%), *P. dulce* (80.89  $\pm$  4.28%), *H. annuus* (81.29  $\pm$  4.36%), *C. alata* (87.29  $\pm$  4.03%) y *D. regia* (90  $\pm$  6.37%); moderada para *G. ulmifolia* (42.08  $\pm$  5.11%), *C. iguanaeus* (44.20  $\pm$  4.9%) y baja para *A. adstringens* (17.17  $\pm$  4.94%). La remoción postdispersión de frutos y semillas de acuerdo al factor habitat no mostró diferencias significativas ( $F = .318$ ;  $d.f. = 1$ ;  $P = .5792$ ). Sin embargo, fue relativamente más baja en Selva Baja (69.68  $\pm$  3.51%), comparada con la Selva Mediana (71.07  $\pm$  3.36%). De acuerdo al factor densidad, no se observaron diferencias significativas entre las dos densidades ( $F = .884$ ;  $d.f. = 1$ ;  $P = .3576$ ). A pesar de esto, se observó ligeramente más elevada en la densidad alta (77.73  $\pm$  2.18%) comparada con la baja (75.64  $\pm$  2.18%). Finalmente, de acuerdo a los diferentes tratamientos, se observaron diferencias

significativas entre estos ( $F = 107.207$ ; d.f. = 2;  $P < .00001$ ). Sobresale el porcentaje de la remoción con el tratamiento PPH (Protección para hormigas), por ser sumamente bajo ( $29.49 \pm 5.89$ ), mientras que los restantes dos fueron más altos SP (Sin protección) =  $76.53 \pm 3.27\%$  y CP (Con protección) =  $76.84 \pm 3.27\%$ . Se concluye que el ratón espinoso de abazones aprovecha todos los parches de semillas disponibles en el suelo de la selva, para posteriormente seleccionar los frutos y semillas que presentan la mejor calidad nutricional.

En el capítulo cuatro se analiza la dinámica poblacional de *Liomys pictus*, y su relación en la remoción postdispersión de frutos y semillas en la selva de Chamela. Por medio del método de captura-recaptura se censó a la población durante 18 periodos de colecta, y se obtuvo el tamaño de la población mediante el método de enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos. La densidad poblacional fluctuó de 24 a 80 ind./ha ( $X = 52$  ind./ha;  $CV = 22.97$ ). El pico poblacional se registra en el mes de octubre del primer año, cuya población varía de 50 a 65 ind./ha desde noviembre de 1989 a octubre de 1990, para decrecer en diciembre de 1990. La residencia media individual no presentó diferencias significativas entre hembras y machos (282 días;  $F = 1.24$ ;  $P > 0.1$ ). La mayoría de los individuos atrapados fueron adultos, mientras que menos del 40% fueron subadultos y jóvenes. No se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos, siendo esta de 1:1 ( $X^2 = 0.7952$ ;  $P > .10$ ;  $N = 438$ ; 51.53% machos y  $N = 412$ ; 48.47% hembras). Una alta proporción de machos fue capturada durante la temporada de lluvias ( $X^2 = 3.9260$ ,  $P < .10$ ;  $N = 257$ , 54.56% machos, y  $N = 214$ , 45.44% hembras), mientras que en la temporada seca se colectaron más hembras ( $X^2 = 0.7626$ ,  $P > .10$ ;  $N = 181$ , 47.76% machos, y  $N = 198$ , 52.24% hembras). Se observó una baja proporción de hembras activas a lo largo del estudio (cerca del 7%;  $N = 413$  hembras adultas). No se observaron diferencias significativas en la proporción de hembras lactantes durante la temporada de secas comparada con la de lluvias ( $X^2 = 9.94$ ,  $P > 0.1$ ). Se realiza una discusión relacionando la disponibilidad de frutos y semillas en la selva de Chamela y los valores poblacionales de *L. pictus* obtenidos. Se concluye que la actividad reproductiva y el reclutamiento de jóvenes por parte de *L. pictus* se realiza durante la temporada de mayor disponibilidad de recursos alimentarios, además, la flexibilidad en la reproducción y el buen aprovechamiento de frutos y semillas disponibles en el suelo de la selva, son factores que determinan la producción de descendencia por parte del ratón espinoso de abazones.

Se concluye del estudio general, que la remoción postdispersión de frutos y semillas en el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jal., está regulada principalmente por la disponibilidad de parches de semillas disponibles en el suelo de la selva, por la calidad nutricional que presentan las especies de frutos o semillas y por la presencia de compuestos tóxicos. También queda claro que la remoción no se ve influenciada por ninguna de las dos comunidades vegetales presentes en el área de estudio, lo que también se ve reflejado en el tamaño poblacional de cada uno de estos dos habitats.

## INTRODUCCION GENERAL

---

Mucho se ha hablado sobre la biodiversidad que existe en las selvas tropicales, y como consecuencia sobre su protección y conservación. Se considera que alrededor de la mitad de las selvas tropicales del mundo la constituyen las selvas bajas caducifolias (también llamadas Bosque tropical caducifolio; Rzedowski, 1986 ó selva seca; Miranda y Hernández-X, 1963),

Janzen (1978), considera que la selva baja caducifolia es el ecosistema tropical más amenazado, ya que es transformado fácilmente en terrenos agrícolas y en pastizales. Esta situación ocurre en el territorio nacional y ocasiona la pérdida de la biodiversidad, y el mal uso de los recursos naturales.

México cuenta con una extensión aproximada del 19.07% de selvas tropicales, de las cuales el 13.03% corresponden a bosques tropicales caducifolios (Flores y Gerés, 1988). Dentro de este porcentaje se encuentra contenido un gran territorio del Estado de Jalisco. Resulta interesante mencionar además, que en este Estado se ubica La Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, la cual se estableció en el año de 1971, y es a partir de este año cuando los estudios en este tipo de ecosistemas se incrementa de manera notoria en esta región del país.

Se sabe actualmente que este tipo de ambientes sufren fuertes cambios estacionales. Bullock (1986), menciona que el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jal., presenta variaciones interanuales en su estacionalidad climática. Como consecuencia de esta variación la mayor parte de las especies tienen

variaciones poblacionales y reproductivas.

De igual manera, en estos ambientes tropicales estacionales, las interacciones ecológicas que se presentan son muy numerosas e importantes (Gentry, 1982; Burger, 1989). Entre estas interacciones, se encuentran aquellas en donde se involucra la relación planta-animal, ya que esta determina las formas en que los animales afectan la distribución y abundancia de las plantas. Asimismo, define los mecanismos que regulan el tamaño de las poblaciones tanto animales como vegetales. De esta manera, se genera información sobre los diferentes procesos de coevolución entre ambos grupos (Janzen, 1983; Hespeneide, 1994).

Actualmente, se ha cobrado gran interés por conocer las interacciones que se presentan en estos ambientes tropicales. En las selvas secas, se presenta un gran número de interacciones ecológicas, entre las que destacan la frugivoría y la granivoría (alimentación de vertebrados principalmente por frutos y semillas respectivamente; Eisenberg, 1963; Terborg, 1986). Estas interacciones muestran las relaciones ecológicas que se presentan entre las plantas que proporcionan los frutos y semillas (propágulos) y los animales que las consumen (Estrada y Fleming, 1986). Existen dentro de estos procesos un fenómeno denominado remoción de semillas, que es definido como el traslado de propágulos de un sitio a otro (Janzen, 1982a).

La remoción de frutos y semillas se presenta en la naturaleza de dos maneras: como remoción predispersión; cuando el fruto aún se encuentra en la planta progenitora y sus dispersores o depredadores lo toman directamente de la planta, y

como remoción postdispersión; cuando el fruto o semilla es tomada del suelo después de haber sido liberada de la planta progenitora, o bien de los sitios donde son acumulados por algunos agentes removedores predispersión.

Algunos estudios en zonas tropicales, y en particular en selvas, secas sobre la remoción postdispersión de frutos y semillas, han detectado en términos generales algunas variables que afectan de manera importante este fenómeno, entre las que destacan, el tipo y la calidad de los propágulos, el tipo de habitat, y la densidad de los propágulos que forman los bancos de semillas (Fleming, 1971; 1974; Reichman, 1977, Janzen, 1983). La remoción puede ser vista desde dos puntos de vista para la planta que tira los frutos. Por un lado, puede producir ciertas ventajas, ya que sus frutos y semillas son dispersados. Pero también desventajas, ya que puede existir cierto porcentaje de depredación hacia dichos propágulos.

La remoción postdispersión puede contribuir a determinar la estructura y diversidad de las poblaciones vegetales en ecosistemas tropicales (Smythe, 1986; Terborg, 1986). Estas interacciones han tenido significancia ecológica e incluso de tipo evolutivo en habitats tropicales (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Desde el punto de vista de los animales, y en particular de los mamíferos granívoros y frugívoros, la disponibilidad de alimento afecta la dinámica reproductiva, demográfica y conductual. En general, se ha observado que durante períodos de alta disponibilidad de alimento se incrementan las tasas reproductivas, tamaños poblacionales y conductas poco agonísticas entre individuos de poblaciones tropicales

(Fleming, 1971, Pérez, 1978; Ceballos, 1989; Briones, 1991). Esta interacción resulta, por lo tanto, favorable para los animales frugívoros y granívoros, ya que representa una de las formas más importantes de obtener alimento (Janzen, 1971; 1986; Terborg, 1986).

Estudios recientes sobre mamíferos, y en particular sobre roedores como Liomys pictus y Heteromys desmarestianus en Costa Rica, Panamá y México, sugieren que estos animales juegan un papel importante en cuanto a la remoción de semillas (Fleming, 1970, 1974a,b,; Janzen, 1986; Martínez, 1988).

Janzen (1982c), demostró que Liomys salvini remueve el 93.34% de las semillas que se colocaron bajo un árbol reproductivo. Esto comprueba claramente la importancia que tienen algunos roedores sobre la depredación y dispersión de semillas en las selvas, por lo que la sombra de semillas representa un importante recurso alimenticio para estos mamíferos.

Sin embargo, es importante mencionar que en México se carece aún de estudios más profundos sobre estas interacciones ecológicas en selvas secas, por lo que este estudio intenta aportar información referente a este proceso importante dentro del funcionamiento de un bosque tropical caducifolio en la región de Chamela, Jal.

Los fines particulares que se pretenden con este estudio son: a) Identificar los posibles agentes removedores de frutos y semillas del suelo de la selva de Chamela, Jal.

b) Se pretende además conocer el aprovechamiento dietético de 12 especies de frutos

y semillas, bajo dietas estrictas en el laboratorio.

c) Con estas 12 especies vegetales de frutos y semillas, se intenta conocer el patrón de remoción de cada una de ellas, en experimentos de remoción postdispersión en el suelo de la selva.

d) Finalmente se intentará conocer la dinámica poblacional de Liomys pictus, así como la relación que juega ésta con la remoción de semillas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal.

Al responder a estas interrogantes, se conocerá más sobre esta importante relación que se lleva al cabo en este ambiente tropical. Esto contribuirá de alguna manera, al enriquecimiento de la discusión sobre la importancia que juegan los mamíferos removedores de frutos y semillas en favor de la conservación de las selvas secas en México.

#### **AREA DE ESTUDIO**

El estudio se realizó en los terrenos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, de la UNAM. Cuenta con una extensión de 1600 ha, y se ubica en el municipio de la Huerta, en el Estado de Jalisco, México (Figura 1).

#### **LOCALIZACION GEOGRAFICA.**

La Estación de Biología de Chamela, se encuentra ubicada en la región costera del Pacífico de México. Entre las coordenadas 19° 30' y 19° 33' de latitud norte y a los 105°00' y 105° 04' de longitud oeste.

## **CLIMA.**

El clima pertenece al más seco de los cálidos subhúmedos (Awo(x'i)). Poco estacional en cuanto a la temperatura, con promedios mensuales máximos de 28.8 a 32.2 °C y mínimos de 15.9 a 22.6°C. En cambio la precipitación es marcadamente estacional, con una media de 707 a 748 mm/año, con un 80% de ocurrencia de Julio a Octubre, y un prolongado período de secas desde noviembre hasta mayo (Bullock, 1986).

## **FISIOGRAFIA.**

La Estación de Biología se encuentra enclavada en el noroeste de la Provincia fisiográfica denominada Planicie Costera Suroccidental. La altura máxima dentro de los terrenos de la estación no sobrepasa los 250 msnm, sin embargo el relieve que domina es el de pequeños lomeríos.

## **VEGETACION.**

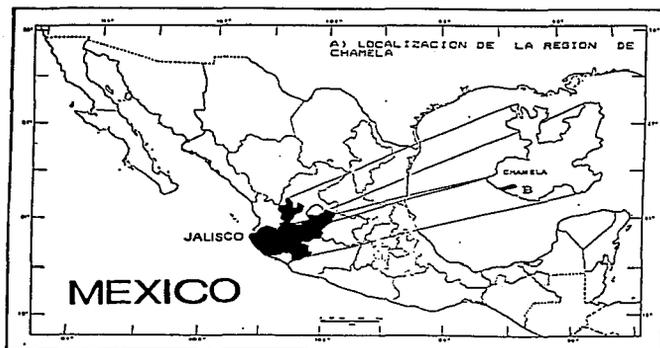
Se distinguen dos comunidades de vegetación importantes en el área: Bosque Tropical Caducifolio y Bosque Tropical Subperennifolio (Rzedowski, 1986), o bien Selva Baja Caducifolia (SB) y Selva Mediana Subcaducifolia (SM), respectivamente (Miranda y Hernández-X, 1963). Cada tipo de vegetación presenta características particulares, entre las que destacan la diversidad, estructura, estacionalidad y productividad entre otras (Lott *et al.*, 1987).

**Bosque tropical caducifolio:**

Este tipo de vegetación cubre la mayor parte del área de la reserva, principalmente en los lomeríos. Es un tipo de vegetación denso, con árboles que forman un dosel de altura no mayor a los 15 m, y solo algunas especies emergentes aisladas. La mayoría de las especies pierden sus hojas por períodos de cinco a siete meses al año, lo que forma con esto un enorme contraste entre ambas temporadas. La diversidad de especies de plantas leñosas es muy alta, la flora de esta zona sobrepasa las 780 especies, las dos familias con más diversidad son Leguminosae y Euphorbiaceae; abundan diversas especies tanto en el estrato arbóreo como en el arbustivo y herbáceo. Algunas de las especies arbóreas más abundantes son: Croton pseudoniveus, Heliocarpus pallidus, Lonchocarpus constrictus, Cordia alliodora, C. eleagnoides, Caesalpinia eriostachys (Lott et al., 1987).

**Bosque tropical subperennifolio:**

Este tipo de vegetación es más escaso en la reserva, generalmente su ubica en las pequeñas cañadas y en donde existen corrientes de agua. Presenta por lo menos dos estratos arbóreos bien definidos, uno de hasta 15 m de altura y otro de 16 a 25 m. Se diferencia del bosque tropical caducifolio porque este solo pierde de un 50 a 75% de sus hojas durante la sequía. Entre las especies de árboles más abundantes se encuentran: Brosimum alicastrum, Thouinidium decandrum, Trichilia trifolia, Recchia mexicana, y Capparis verrucosa, entre otras (Lott et al., 1987).



B) UBICACION DE LA ESTACION DE BIOLOGIA CHAMELA



Figura 1. Localización geográfica del área de estudio en la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión de Chamela, Jal.

**LITERATURA CITADA**

- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jal. and trends in the South Coastal Region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Brod. Ser. B., 36:297-316.
- Burger, W. 1989. Tropical forest and the number of plants and animals on Planet Earth. Field Museum of natural History Bulletin, 60:9-14.
- Fleming, T.H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. Journ. Mamm., 51:473-490.
- Fleming, T.H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromid rodents. Ecology, 55(3):493-561.
- Fleming, T.H. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromid rodents. Journ. Mamm. 55(3):543- 561.
- Flores, O. y P. Gerés. 1988. Conservación en México: Síntesis sobre vertebrados Terrestres, vegetación y uso del suelo. Inst. Nal. Inv. Rec. Biot. y Conservación Internacional. 302 pp.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. Evol. Biol., 15:1-84.
- Janzen, D.H. 1978. Seeding patterns of tropical trees. Pp. 83-128 In: Tropical Trees as Living Systems, (P.B. Tomlinson and M.H. Zimmerman, eds.). Cambridge University Press, New York.
- Janzen, D.H. 1982c. Seed removal from fallen guanacaste fruits (Enterolobium ciclocarpum), by spiny pocket mice Liomys salvini. Brenesia, 19-20:425-429.

- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates whatwhere. Pp. 251-271., In: Frugivores and seed dispersal (Estrada, A. and T.H. Fleming, eds.) Dr. W.Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 391 pp.
- Lott, E.J, S.H. Bullock y A. Solis M. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Martínez, G.R. 1988. Estudio Experimental de la remoción de 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. Esc. Nal. Est. Prof. Zaragoza. UNAM. 126 pp.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28:29-179.
- Rzedowski, J. 1986. Tipos de vegetación de México. Ed. Limusa. México. 132 pags.

## CAPITULO I

---

### FRUGIVORIA POR MAMIFEROS EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.

#### RESUMEN

Se realizó un análisis de los principales removedores potenciales de frutos y semillas en el suelo de la selva de la región de Chamela, Jal. Por medio de técnicas directas e indirectas de colecta para mamíferos, se obtuvieron los registros de las especies que consumen frutos y semillas. De las 67 especies registradas, se reconocieron 25 con hábitos frugívoros y sólo dos con hábitos granívoros. El total de especies frugívoras y granívoras terrestres fue de 17 (25.37%), de las cuales el 82.35% (N = 14) pertenecen a frugívoros oportunistas, el 11.76% (N = 2) a frugívoros totales y el 5.89 (N = 1) a frugívoros obligados. Solamente se observaron huellas de roedores en los lotes experimentales que se colocaron (camas de arena), por lo que se careció de evidencias que mostraran la presencia de mamíferos de tamaño medio y grande. Se concluye que el principal removedor de frutos y semillas del suelo de la selva es un roedor perteneciente a la familia Heteromyidae: Liomys pictus.

#### INTRODUCCION

Desde hace millones de años, las plantas han tenido una relación íntima con animales vertebrados que consumen sus frutos y que digieren y dispersan sus semillas. En el Cretácico (hace 65-125 millones de años), las grandes gimnospermas

fueron desplazadas significativamente por las plantas con flores, cuyos frutos se adaptaron para ser consumidos por aves y mamíferos principalmente (Stebbins, 1974). A partir de esta gran radiación, las plantas con frutos han presentado una enorme diversidad y abundancia en cuanto a su estructura, para ser consumidas por diversos animales (e.g. murciélagos, aves, carnívoros arbóreos, primates, roedores y ungulados entre otros). Desde entonces, las plantas guardan una fuerte relación con animales que actúan como sus dispersores o depredadores (Howe, 1986).

Estas relaciones en la actualidad son muy notorias en los ambientes tropicales; en estos sitios se presentan un gran número de interacciones bióticas intraespecíficas e interespecíficas donde interactúan planta-planta, animal-animal o bien animal-planta.

Las plantas tienen gran cantidad de relaciones con los animales que habitan las selvas. Los mamíferos por ejemplo, utilizan a las plantas como refugio o lugares de percha. De igual forma las utilizan como un recurso alimentario, razón por la cual se presentan relaciones planta-mamífero, entre las que destacan: la herbivoría, la frugivoría y la remoción de semillas, entre otras más (Fleming, 1988; Eisenberg, 1989).

La herbivoría, considerada como el consumo de alguna parte vegetal en general (hoja, raíz, brotes, plántulas, etc.), ha sido ampliamente estudiada en algunos ambientes tropicales. En éstos, se ha observado que las plantas tienen un fuerte impacto en la dinámica de los herbívoros, comparada con la que presentan los herbívoros sobre la dinámica de las plantas. Por ejemplo, las poblaciones de mamíferos

se encuentran fuertemente limitadas por la disponibilidad de las plantas que consumen (Crawley, 1983)

La frugivoría está definida como el tipo de alimentación de vertebrados, principalmente de frutos, y es una de las interacciones más importantes en los ecosistemas tropicales. La frugivoría muestra las consecuencias ecológicas que se presentan entre las plantas que proporcionan los frutos, y los animales que las consumen (Eisenberg, 1963; Terborgh, 1986; Estrada y Fleming, 1986). Se ha estimado que una gran proporción de mamíferos dependen directamente de esta interacción, mientras que una proporción relativamente alta de plantas tropicales depende de los animales como transporte para poder dispersarse (Herrera, 1985; Fleming, 1988).

Se puede hablar de tres categorías de frugívoros; aquellos que son "frugívoros totales", en el sentido de que sus hábitos alimentarios se basan estrictamente de frutos. Los "frugívoros obligados", aquellos que por razones ambientales al no encontrar su alimento natural requieren alimentarse de frutos. Finalmente los "frugívoros oportunistas", que alternan otro tipo de alimentación como follaje, néctar, insectos u otros, con frutos y semillas (Howe y Estabrook, 1977). En la actualidad algunos autores no consideran esta clasificación como estricta; es decir, no existen mamíferos que se alimenten exclusivamente de frutos, sino que complementan sus dietas con otros alimentos (*e.g.* insectos u otros animales o bien algunas otras estructuras de la misma planta; Fleming, 1986; Howe, 1986).

En este proceso, existe una fuerte correlación entre el animal y el fruto, ya que las adaptaciones para atraer a los consumidores de frutos que ocurren fuertemente en las plantas, son principalmente de tipo estructural. En cambio, las adaptaciones que se han dado en los frugívoros, son de tipo fisiológico, anatómico y de comportamiento (Howe, 1986).

En muchos casos, el proceso de frugivoría se convierte en depredación. Esta es otra de las interacciones importantes en la dinámica de las selvas. Sin embargo, muchas de las especies vegetales han adaptado una serie de procesos de "defensa" contra los depredadores. Estas defensas químicas (compuestos secundarios o compuestos tóxicos), o físicas (espinas, dureza, etc.), han permitido a lo largo del tiempo coexistir a diversas especies vegetales con los mamíferos herbívoros.

Los mamíferos frugívoros influyen en la adecuación de las plantas y en el reclutamiento de las mismas. Asimismo, contribuyen para determinar la sombra de semillas en el habitat (Terborg, 1983, Fleming, 1988). La frugivoría puede tener potenciales consecuencias en la demografía de las plantas y, por ende, en la estructura de la comunidad vegetal (Jordano, 1993).

La remoción de semillas, es considerada como el traslado de frutos y semillas (propágulos) de un sitio a otro, el cual es realizado principalmente por vertebrados depredadores o dispersores de estos (Fleming, 1987; Janzen, 1982a). La remoción de semillas puede presentarse en la naturaleza de dos maneras; como remoción predispersión, que ocurre cuando los frutos o semillas son consumidos directamente

de la planta progenitora, y como remoción postdispersión, que se verifica una vez que la planta progenitora ha tirado sus frutos o semillas, o bien, cuando existe una acumulación de propágulos en algún lugar específico por parte de algún agente dispersor.

#### **Frutos y semillas como recurso alimentario.**

Existe una gran cantidad de propágulos, que varían en cuanto a su forma, tamaño, color, olor, y por supuesto en su manera de dispersarse. Los frutos se pueden dispersar por medio de viento, agua, animales, y mecánicamente por gravedad o por la explosión de frutos secos o carnosos dehicentes.

Uno de los procesos de dispersión de estos propágulos en la selva es la zoocoria, definida como la "dispersión de frutos y semillas por animales". Es un proceso muy importante dentro del funcionamiento de las selvas, ya que muchas de las semillas dispersadas por este mecanismo han sufrido una serie de modificaciones estructurales y morfológicas (e.g. como la presencia de arilos coloreados, ornamentación, estructuras anexas y aromas llamativos, entre otros; Van der Pijl, 1969).

Estas modificaciones intervienen en la selección de los propágulos por parte de dispersores y depredadores. Por ejemplo, la existencia de semillas grandes, puede representar una mayor aportación de nutrientes, en comparación con aquellas que presentan menor tamaño. La presencia de arilos carnosos, es preferida por las hormigas; los colores llamativos, atraen generalmente a las aves, mientras que los

frutos carnosos pero poco llamativos, son preferidos por los murciélagos. De aquí, que la selección de los propágulos esté intimamente relacionado a la morfología externa de estos (Van der Pijl, 1969; Price, 1978; Howe y Westley, 1988).

No solo la estructura de los propágulos resulta un factor importante en la frugivoría, también lo es la estacionalidad de los ambientes tropicales, que influye en la producción de frutos y semillas. Existen especies con fructificaciones más estacionales que otras, por lo que la preferencia de los frugívoros por los propágulos disponibles en un tiempo determinado, influye para que algunas especies se vean afectadas y se modifique su mortalidad o dispersión por consumo o remoción (Smythe, 1982). Existen especies que de acuerdo a su tamaño y producción se pueden categorizar en tres grupos: a) Aquellas cuyo tamaño es sumamente pequeño y su producción se extiende por períodos prolongados (generalmente especies pioneras), b) Aquellas con semillas grandes, pero con fructificación irregular e impredecible que puede ser consumida en parte por sus depredadores, y c) Aquellas con semillas extremadamente grandes y que son ingeridas por sus dispersores (Charles-Dominique, 1981).

La frugivoría no solo es importante para el habitat, y en particular, para la vegetación (en este caso para la dispersión y establecimiento de frutos y semillas), sino también lo es para los animales que consumen frutos, ya que la disponibilidad del alimento afecta la dinámica reproductiva, demográfica y conductual de éstos (e.g. ratones, murciélagos, etc.; Sánchez-Cordero, 1991).

**Los mamíferos frugívoros de las selvas secas.**

Actualmente se ha cobrado gran interés por conocer las interacciones que se presentan en los ambientes tropicales, incluyendo entre estos a los bosques tropicales caducifolios (Rzedowski, 1986), ó selvas secas caducifolias (Miranda y Hernández-X, 1963).

Se ha discutido que en estos ambientes existe una fuerte competencia por el recurso de frutos y semillas entre los frugívoros terrestres (e.g. hormigas, aves y mamíferos como: ardillas, pecaries, tejones, tlacuaches, venados y ratones, entre otros; Perry y Fleming, 1980; Janzen y Wilson, 1983; Smythe, 1986).

Los mamíferos juegan un papel importante en la función de la dinámica de la selva, como polinizadores, dispersores y depredadores de frutos y semillas, (Janzen, 1982). La frugivoría y la dispersión de semillas, es llevada al cabo por un gran número de mamíferos, y la dinámica de las comunidades vegetales de estos ambientes depende en gran parte de los patrones de dispersión de los frutos y semillas (Brown *et al.*, 1979; Harper, 1977; Fleming y Heithaus, 1981).

Dentro de los mamíferos de selvas secas, los quirópteros son importantes frugívoros; sin embargo, estos presentan serias dificultades al transportar los frutos que les sirven de alimento. A pesar de ello, resulta interesante saber que muchos murciélagos pueden transportar frutos de gran tamaño. Por otro lado, y para cubrir esta dificultad, realizan repetidas visitas a los árboles donde encuentran su alimento, aparentemente para minimizar la depredación por otros animales y optimizar el proceso

*de alimentación*

**del forrajeo (Fleming *et al.*, 1977; Heithaus y Fleming, 1978).**

Por su parte, los mamíferos frugívoros arbóreos como marsupiales, primates y ciertos carnívoros y roedores, mastican en muchos de los casos la pulpa de los frutos, y dejan caer las semillas al suelo, mientras que los frutos, de tamaño pequeño son consumidos con las semillas dentro. Una diferencia entre estos animales y los murciélagos, radica en la perspectiva de la planta, es decir, el tiempo que pasa la semilla en el tracto del consumidor, y con ello el transporte y la dispersión del propágulo es mucho mayor, como sería el caso de los murciélagos (Howe, 1983).

Finalmente, muchos mamíferos terrestres ingieren frutos, de las que digieren solo algunas estructuras, por ejemplo el abatir solo ciertas semillas o bién todas las semillas contenidas en los frutos consumidos. Estudios en las selvas neotropicales con animales domésticos y silvestres, han demostrado el gran potencial que existe en la remoción de frutos y semillas en estos ambientes. Tal es el caso de los tápíres (Janzen, 1981a), o bién de los caballos (Janzen, 1981b).

Por otra parte, los roedores son importantes removedores de frutos y semillas; se ha observado que semillas viables en las excretas de caballos son consumidas por estos organismos (Janzen, 1982a). Se ha observado también en roedores, que en períodos de alta disponibilidad de alimento, las tasas reproductivas y los tamaños poblacionales se incrementan. Asimismo, la conducta agonística entre individuos de la población se ve reducida (Fleming, 1971, Ceballos, 1989, Briones, 1991).

**Este capítulo tiene como objetivo, determinar la importancia relativa de las principales especies de mamíferos removedores de frutos y semillas presentes en las dos comunidades de vegetación que existen en la región de Chamela, Jal., (Selva baja y Selva mediana).**

Partiendo de este objetivo, se puede argumentar que los roedores, en particular los ratones, se han considerado como depredadores básicos de frutos y semillas. Sin embargo, muchas especies pueden actuar, además, como dispersores de las mismas, ya que existe la posibilidad de que algunas de estas semillas no sean consumidas, y sólo sean transportadas a sus madrigeras (Dirzo y Domínguez, 1986). Por lo que se hipotetiza que los heterómidos, y en particular *Liomys pictus*, resulte ser el agente removedor más importante en el suelo de la selva, por sus hábitos y adaptaciones fisiológicas (Genoways, 1971, Pérez, 1978), y por ser la especie más abundante de la región (Ceballos, 1989; Briones, 1991).

## **MÉTODOS**

El estudio se realizó en los terrenos de la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, en el estado de Jalisco. Los datos referentes a la estación se mencionan en la introducción general de este estudio.

Este primer capítulo se divide en dos partes:

**A) Listado mastofaunístico de la región de Chamela, Jalisco, efectuado durante el estudio.**

**B) Camas de arena.**

**A) Listado mastofaunístico de la región de Chamela.**

Se realizaron algunas colectas de mamíferos (principalmente roedores y quirópteros), durante 18 meses. Asimismo, se complementó con una revisión bibliográfica sobre los mamíferos existentes en el área de estudio (Ceballos y Miranda, 1986).

Para las colectas de roedores se utilizaron trampas tipo "Sherman", cebadas con hojuelas de avena, en seis cuadrantes, distribuidos tres en selva baja y tres en selva media. Cada cuadrante contó con una área aproximada de 0.6 ha, en la cual se colocaron 30 trampas separadas por 20 metros cada una aproximadamente. Se trapeó por tres noches consecutivas cada mes durante el periodo de luna nueva. Las trampas se colocaron por la tarde y se revisaron a la mañana siguiente.

Los animales capturados se revisaron cuidadosamente de los abazones en el caso de los heteromidos, y en el caso de los sigmodontidos, se sacrificó un número reducido de ejemplares para revisar tractos digestivos, con lo que se determinó la presencia de frutos y semillas.

Para el caso de los murciélagos, estos se colectaron por medio de redes ornitológicas colocadas por tres noches consecutivas mensualmente. Cada ejemplar colectado se colocó en un saco de manta y se le dejó en reposo por algunos minutos, con el fin de obtener sus excretas. Posteriormente en el laboratorio, las excretas con frutos o semillas fueron analizadas y separadas.

Finalmente, se realizaron recorridos por las veredas que dividen los terrenos de la Estación de Chamela, para coleccionar excretas de animales de tamaño medio y grande; las cuales fueron analizadas y clasificadas posteriormente en el laboratorio.

El listado mastofaunístico utilizado para este estudio se complementó con los datos publicados por Hall (1981) y Ceballos y Miranda (1986). La nomenclatura utilizada corresponde al trabajo de Wilson y Reeder (1993).

#### **B) Camas de arena.**

Las camas de arena (CA) consisten en colocar un metro cuadrado aproximadamente con arena preparada de textura fina. El objetivo de estas, es el de registrar las huellas de los posibles animales que se aproximan a remover los frutos y semillas que se colocaron en los cuadrantes experimentales.

Se establecieron seis cuadrantes, tres en cada uno de los tipos de vegetación existente en el área de estudio. Cada cuadrante contó con un área aproximada de 0.6 ha, y consta de 10 líneas y 6 columnas, separadas cada una por 10 m.

En cada uno de los cuadrantes establecidos, se colocaron 18 lotes experimentales de 1 m<sup>2</sup> (CA), en las que se colocó como atrayente un número variable de frutos y semillas silvestres coleccionados previamente en la selva.

Se utilizaron tres tratamientos diferentes para la realización del estudio:

1) Sin protección (SP): para la cuantificación de la remoción de frutos y semillas por cualquier removedor probable. En dichos lotes se permite el acceso a todos los posibles agentes removedores, (*e.g.* hormigas, aves, ratones, ardillas, pecaríes,

venados, etc.). Se colocaron al azar en cada uno de los cuadrantes seis CA.

2) Con protección (CP): para el acceso a ratones o cualquier removedor de tamaño similar o menor al de un ratón. Se colocaron seis CA, en cada cuadrante. Las semillas en estos lotes se protegieron con una malla de metal, con una abertura de 3 cm de diametro, elevadas aproximadamente 5 cm de la base del suelo de la selva.

3) Con protección para el acceso a hormigas (PPH): para la cuantificación de la remoción por hormigas o especies de igual tamaño. Se colocaron en cada uno de los cuadrantes experimentales tres CA y las semillas se protegieron con una malla de metal con una abertura de aproximadamente 1.5. cm de diametro.

Para cada cuadrante se colocaron 15 CA., sumando por seis cuadrantes un total de 90 CA.

La revisión de las CA en cada uno de los cuadrantes, se realizó diariamente por las mañanas, durante cinco dias por 12 períodos de colecta, a partir de junio de 1992 y hasta julio de 1993. Durante cada período de colecta, se experimentó con una especie de fruto o semilla diferente, colectada previamente en los terrenos de la Estación (Tabla 1).

Se realizaron pruebas estadísticas utilizando análisis de varianza de una vía (ANOVA), en donde la variable a analizar es la respuesta a la remoción de las semillas utilizadas como atrayente; los factores de respuesta fueron el habitat y el tratamiento. Se consideró significativo cuando la  $P < 0.05$ .

**Figura 1.** Lista de las especies de frutos y semillas utilizadas en los experimentos de las camas de arena, con sus fechas de colecta y experimentación.

ESPECIE	TIPO DE ALIMENTO	COLECTA	EXPERIMENTACION
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	SEMILLA	MAYO-92	JUNIO-92
<i>Delonix regia</i>	SEMILLA	JUNIO-92	JULIO-92
<i>Crescentia alata</i>	SEMILLA	JULIO-92	AGOSTO-92
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	SEMILLA	JUNIO-92	SEPTIEMBRE-92
<i>Amphipterygium adstringens</i>	FRUTO	OCTUBRE-92	NOVIEMBRE-92
<i>Helianthus annuus</i>	SEMILLA		DICIEMBRE-92
<i>Albizia occidentalis</i>	SEMILLA	NOVIEMBRE-92	ENERO-93
<i>Celtis iguanaeus</i>	FRUTO	NOVIEMBRE-92	FEBRERO-93
<i>Pithecellobium dulce</i>	FRUTO	ENERO-93	ABRIL-93
<i>Coccoloba barbadensis</i>	FRUTO	DICIEMBRE-92	MAYO-93
<i>Guazuma ulmifolia</i>	FRUTO	MAYO-93	JUNIO-93
<i>Racchia mexicana</i>	SEMILLA	JUNIO-93	JULIO-93

## RESULTADOS

El estudio de Ceballos y Miranda (1986), se complementó con los datos obtenidos por este estudio. De lo cual se registraron un total de 67 especies de mamíferos, de los cuales 34 son terrestres y 33 voladores. De estas 67 especies, 25 de ellas son de hábitos frugívoros y 2 granívoros (Tabla 2).

Cabe señalar que de las especies frugívoras, 10 corresponden a especies voladoras, llevando al cabo el proceso de frugivoría por medio de remoción

predispersión (Tabla 2), por lo que no fueron consideradas para este estudio.

De esta manera, el total de especies frugívoras y granívoras terrestres resultantes suma un total de 17, de las cuales el 82.35% pertenecen a frugívoros oportunistas (FOP; n = 14), el 11.76% a frugívoros totales (FT; n = 2) y el restante 5.89% a frugívoros obligados (FO; n = 1).

#### **Características de los mamíferos frugívoros y granívoros terrestres del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal.**

##### **Didelphis virginiana (FOP).**

Es una especie abundante en la región de Chamela, se le puede observar en los terrenos de la estación, o bien en los alrededores de los poblados. Es prácticamente omnívora, en ocasiones es un frugívoro oportunista. Generalmente <sup>come</sup> forragea por la noche a lo largo de los cursos de agua que se forman en la selva. Se encontraron en el estomago de esta especie restos de algunas frutos y semillas.

##### **Marmosa canescens (FOP).**

El "ratón tlacuache" o "tlacuachin", es relativamente abundante en Chamela, se les puede encontrar en la selva o bien en las diferentes zonas de cultivos de la zona. Es una especie omnívora, dentro del alimento preferido, están los insectos y sus larvas, comen también frutos y semillas, silvestres o cultivadas.

##### **Sylvilagus cunicularius (FOP).**

Son animales poco comunes en el área de estudio. Su dieta es básicamente herbívora, prefieren hierbas y pastos, y ocasionalmente consumen frutos y semillas.

**Sciurus colligae (FT).**

Estas ardillas son poco comunes en la selva de Chamela. Son prácticamente frugívoras y granívoras, aunque también pueden consumir otras estructuras de las plantas como hojas o tallos. Se ha documentado que este género prefiere grandes frutos y especialmente aquellos con semillas duras de algunas leguminosas (Heaney y Thorington, 1978).

**Liomys pictus (FT).**

Esta especie denominada comúnmente "ratón espinoso de abazones", es el roedor más abundante del suelo de la selva, sus poblaciones son relativamente altas en Chamela (Ceballos, 1989; Briones 1991). Presenta una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les ha ayudado a tener éxito en ambientes austeros (Eisenberg, 1963). La dieta de estos organismos es básicamente de frutos y semillas. Las especies consumidas por estos animales, varían a lo largo del año debido a la estacionalidad climática que se presenta en esta zona, y que influye en la disponibilidad espacial y temporal de los alimentos.

**Oryzomys melanotis y O. couesi (FOP).**

Estas especies son poco abundantes en la selva, sin embargo son más comunes en las zonas de cultivo, sobre todo O. couesi. Su alimentación es omnívora, entre su alimento preferido se encuentran los insectos y las semillas. De las semillas consumidas se encuentran las de Ficus spp. y Passiflora spp.

**Nyctomya sumichrasti (FOP).**

Es una especie de hábitos arbóreos, poco común en la zona. Su alimentación consiste básicamente de hojas, frutos y semillas y ocasionalmente consumen insectos.

**Osgoodomys banderanus y Paromyscus perfulvus (FOP).**

Son de las especies de roedores relativamente más abundantes, O. banderanus es menos abundante que P. perfulvus. Ambas especies son omnívoras, prefieren insectos, frutos y semillas, y otros materiales vegetales.

**Balomys musculus (FOP).**

Esta especie es poco común en la selva, en cambio en zonas alteradas como cultivos y pastizales es más abundante. Su alimentación es de pastos, pequeñas semillas e insectos.

**Sigmodon mascotensis (FOP).**

La "rata cañera" es muy escasa en la selva de Chamela, son básicamente omnívoras, dentro de lo cual pueden consumir frutos y semillas, insectos, hojas, etc.

**Procyon lotor (FOP).**

Es una especie común en la región de Chamela, prácticamente se encuentra en todos los tipos de vegetación. El mapache es un animal omnívoro que gusta de alternar en su dieta frutos y semillas. Se encontraron en el estomago de un animal atropellado en el area de Chamela, Jal., semillas de varias especies, entre las que destacan Opuntia spp.

**Nasua narica (FOP).**

Es un animal diurno y relativamente abundante en la región de Chamela, es considerado como un animal omnívoro. En muchas ocasiones se alimenta de una gran variedad de frutos. En el área de estudio se le ha observado comiendo frutos de Spondias purpurea (obs.per.).

**Canis latrans (FO).**

Los coyotes en la región de Chamela son muy escasos, se ha observado que la alimentación de estos carnívoros es de conejos, lagartijas, serpientes y roedores. Estudios sobre los hábitos alimentarios del coyote en el Parque Nacional Santa Rosa en Costa Rica, indican que pueden ocasionalmente alimentarse de frutos y semillas (Vaughan, 1983).

**Pecari tajacu (FOP).**

Esta especie incluye una gran variedad de alimentos, entre los que destacan, raíces, bulbos, tubérculos, frutos y semillas. En Costa Rica se ha observado que el pecarí come insectos y pequeños vertebrados o bien una gran variedad de plantas. Entre las semillas consumidas por estos animales en la selva de Chamela están Enterolobium cyclocarpum, Guazuma ulmifolia, Brosimum alicastrum y algunas especies más.

**Odocoileus virginianus (FOP).**

Es una especie herbívora que gusta de ramonear las hojas de las plantas para alimentarse, ocasionalmente les gusta alimentarse de frutos y semillas. Entre el alimento favorito de los venados se encuentran las hojas de Spondias purpurea, del cual también consumen sus frutos. Otra de las especies que prefieren en la región de Chamela es Guazuma ulmifolia (obs.pers.).

**TABLA 2. HABITOS ALIMENTARIOS Y DISTRIBUCION DE LOS MAMIFEROS REGISTRADOS PARA EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DEL AREA DE CHAMELA, JAL.** (Modificado de Ceballos y Miranda, 1985; Nomenclatura de acuerdo a Wilson y Reeder, 1993). INS = INSECTIVOROS; FRU = FRUGIVOROS; CAR = CARNIVOROS; HER = HERBIVOROS; OMN = OMNIVOROS; GRA = GRANIVOROS; NEC = NECTARIVOROS; HEM = HEMATOFAGOS. FT = FRUGIVORO TOTAL, FO = FRUGIVORO OBLIGADO, FOP = FRUGIVORO OPORTUNISTA; SB = SELVA BAJA; SM = SELVA MEDIA.

ESPECIES	GREMIOS ALIMENTARIOS	HABITAT
<b>ORDEN-DIDELPHIMORPHIA</b>		
<b>FAMILIA-MAMOSIDAE</b>		
<i>Marmosa canescens</i>	FOP, OMN	SB-SM
<b>FAMILIA DIDELPHIDAE</b>		
<i>Didelphis virginiana</i>	FOP, OMN	SB-SM
<b>ORDEN-CHIROPTERA</b>		
<b>FAMILIA-EMBALLONURIDAE</b>		
<i>Saccopteryx bilineata</i>	INS	SB-SM
<i>Balantiopteryx plicata</i>	INS	SB-SM
<i>Diclidurus albus</i>	INS	
<b>FAMILIA-NOCTILIONIDAE</b>		
<i>Noctilio leporinus</i>	INS, CAR	
<b>FAMILIA-MORMOOPIDAE</b>		
<i>Mormoops megalophyla</i>	INS	SB-SM
<i>Pteronotus davyi</i>	INS	SB-SM
<i>Pteronotus parnellii</i>	INS	SB-SM
<i>Pteronotus personatus</i>	INS	SB-SM
<b>FAMILIA-PHYLLOSTOMIDAE</b>		
<i>Micronycteris megalotis</i>	INS	SB-SM
<i>Glossophaga commissarisi</i>	FRU, NEC	SB-SM
<i>Glossophaga soricina</i>	FRU, NEC	SB-SM
<i>Musononycteris harrisoni</i>	NEC	
<i>Choeronyctus godmani</i>	NEC	SM
<i>Leptonycteris curasoae</i>	NEC	SB-SM
<i>Carollia subrufa</i>	FRU	SB-SM
<i>Sturnira liliom</i>	FRU	SB-SM
<i>Chiroderma salvini</i>	FRU	SB-SM
<i>Artibeus intermedius</i>	FRU	SB-SM
<i>Artibeus jamaicensis</i>	FRU	SB-SM
<i>Dermanura phaeotis</i>	FRU	SB-SM
<i>Dermanura tolteca</i>	FRU	SB-SM
<i>Centurio senex</i>	FRU	SB-SM
<i>Desmodus rotundus</i>	HEM	SB-SM
<b>FAMILIA-NATALIDAE</b>		
<i>Natalus stramineus</i>	INS	SB-SM
<b>FAMILIA-VESPERTILIONIDAE</b>		
<i>Myotis fortidens</i>	INS	SB-SM
<i>Lasiurus borealis</i>	INS	SB-SM
<i>Lasiurus ega</i>	INS	SB-SM

TABLA 2. CONTINUACION.

ESPECIES	GREMIOS ALIMENTARIOS	HABITAT
<b>FAMILIA-VESPERTILIONIDAE</b>		
<i>Lasiurus intermedius</i>	INS	SB-SM
<i>Rhogeessa parvula</i>	INS	SB-SM
<b>FAMILIA-MOLOSSIDAE</b>		
<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	INS	SB-SM
<i>Promops centralis</i>	INS	SB-SM
<i>Molossus ater</i>	INS	SB-SM
<i>Molossus molossus</i>	INS	SB-SM
<b>ORDEN-XENARTHRA</b>		
<b>FAMILIA-DASYPODIDAE</b>		
<i>Dasypus novemcinctus</i>	INS, OMN	SB-SM
<b>ORDEN-LAGOMORPHA</b>		
<b>FAMILIA-LEPORIDAE</b>		
<i>Sylvilagus cunicularius</i>	FOP, HER	SB
<b>ORDEN-RODENTIA</b>		
<b>FAMILIA-SCIURIDAE</b>		
<i>Sciurus coliaei</i>	FT, HER	SB-SM
<b>FAMILIA-GEOMYIDAE</b>		
<i>Pappogeomys bulleri</i>	HER	SM
<b>FAMILIA-HETEROMYIDAE</b>		
<i>Liomys pictus</i>	FT, GRA	SB-SM
<b>FAMILIA-MURIDAE</b>		
<i>Oryzomys melanotis</i>	FOP, OMN	SM
<i>Oryzomys couesi</i>	FOP, OMN	SM
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	FOP, HER	SM
<i>Reithrodontomys fulvescens</i>	INS	SB-SM
<i>Osgoodomys banderanus</i>	FOP, OMN	SM
<i>Peromyscus perfulus</i>	FOP, HER	SM
<i>Baiomys musculus</i>	FOP, OMN, GRA	SM
<i>Sigmodon mascotensis</i>	FOP, HER	SB
<i>Hodomys alleni</i>	HER	SM
<i>Xenomys nelsoni</i>	HER	SB-SM
<b>ORDEN-CARNIVORA</b>		
<b>FAMILIA-CANIDAE</b>		
<i>Canis latrans</i>	FO, CAR, OMN	SB-SM
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	CAR, OMN	SB-SM
<b>FAMILIA-PROCYONIDAE</b>		
<i>Bassariscus astutus</i>	OMN	SB
<i>Procyon lotor</i>	FOP, CAR	SB-SM
<i>Nasua narica</i>	FOP, OMN	SB-SM

TABLA 2. CONTINUACION.

ESPECIES	GREMIOS ALIMENTARIOS	HABITAT
<b>FAMILIA-MUSTELIDAE</b>		
<i>Mustela frenata</i>	CAR, OMN	SM
<i>Spilogale pygmaea</i>	INS, OMN	SB-SM
<i>Mephitis macroura</i>	INS, OMN	SB-SM
<i>Conepatus mesoleucus</i>	INS	SB-SM
<i>Lontra longicaudis</i>	CAR	
<b>FAMILIA-FELIDAE</b>		
<i>Puma concolor</i>	CAR	SB-SM
<i>Panthera onca</i>	CAR	SB-SM
<i>Leopardus pardalis</i>	CAR	SB-SM
<i>Leopardus wiedii</i>	CAR	SB-SM
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	CAR	SB-SM
<b>ORDEN-ARTIODACTYLA</b>		
<b>FAMILIA-TAYASSUIDAE</b>		
<i>Pecari tajacu</i>	FOP, INS, HER	SB-SM
<b>FAMILIA-CERVIDAE</b>		
<i>Odocoileus virginianus</i>	FOP, HER	SB-SM

En cuanto a la preferencia al habitat por todas las especies registradas, no se observaron diferencias significativas entre ambas comunidades de vegetación ( $F=0.013$ ,  $P<0.05$ ). Se obtuvieron registros de 53 especies en SB y 59 en SM, desglosado se tiene de 67 especies registradas, 50 de ellas comparten los dos habitats, tres se encuentran solo en SB, nueve en SM y las cinco restantes con preferencia no definida (Tabla 2).

#### Camas de arena.

Los resultados de las observaciones realizadas en las camas de arena, denotaron de manera general como posibles agentes removedores, solamente a las

hormigas y a los roedores (Tabla 3). Las evidencias que mostraron lo anterior fueron de manera visual; solo se encontraron huellas de ratón, y se observaron directamente a las hormigas y a individuos de la especie *L. pictus*.

La remoción en las dos comunidades de vegetación, mostró solamente a las hormigas y a los ratones como probables removedores de las semillas colocadas. No se observaron diferencias significativas entre estos dos tipos de vegetación (Tabla 4).

En cuanto a los diferentes tratamientos, sí se observaron diferencias significativas, siendo mucho menor la remoción en los tratamientos utilizados para las hormigas ( $F = 107.20$ ; D.F. = 2;  $P = .000$ ), lo que indica que el porcentaje de remoción por las hormigas fue 13.31%, mientras que para los roedores corresponde un 86.69%. Al realizarse el análisis de rangos múltiples se observan dos grupos, el integrado por las CA sin protección y las CA con protección, y otra por las CA con protección para hormigas (Tabla 5).

**Tabla 3. Principales removedores de frutos y semillas del suelo de la selva en la región de Chamela, Jal. (SB = Selva baja; SM = Selva media; CP = TCon protección; SP = Sin protección).**

HABITAT	TRATAMIENTO	REMOVEDORES
SB	CP	ROEDORES Y HORMIGAS
SB	SP	ROEDORES Y HORMIGAS
SM	CP	ROEDORES Y HORMIGAS
SM	SP	ROEDORES Y HORMIGAS

**Capítulo I. Frugivoría por mamíferos.**

**Tabla 4.** A) Análisis de varianza de una vía para la remoción de semillas en los diferentes habitats; B) Análisis de rangos múltiples para los dos tipos de habitat.

<b>A</b>		<b>NIVEL DE CONFIANZA</b>				
<b>PRUEBA: LSD</b>						
<b>FTE.VAR.</b>	<b>SUMA CUAD.</b>	<b>d.f.</b>	<b>CUAD. MED.</b>	<b>F-RATIO</b>	<b>NIV.SIG.</b>	
ENTRE GPOS	375.95	1	375.947	.318	.5792	
DENTRO GPOS	913692.50	772	1183.539			
<b>TOTAL</b>	<b>914068.45</b>	<b>773</b>				
<b>82 VALORES EXCLUIDOS</b>						
<b>B</b>						
<b>METODO: 95% LSD INTERVALOS</b>						
<b>NIV.</b>	<b>CONTEO</b>	<b>PROMEDIO</b>	<b>GRUPOS HOMOGENEOS</b>			
SB	370	69.6788	•			
SM	404	71.0740	•			

**Tabla 5.** A) Analisis de Varianza de una vía para la remoción de semillas de acuerdo a los diferentes tratamientos; B) Análisis de rangos múltiples para los diferentes tratamientos (PPH= Protección para hormigas; SP= Sin protección; CP= Con protección).

<b>A</b>		<b>NIVEL DE CONFIANZA 95%</b>				
<b>PRUEBA:LSD</b>						
<b>FTE.VAR.</b>	<b>SUMA CUAD.</b>	<b>d.f.</b>	<b>CUAD. MED.</b>	<b>F-RATIO</b>	<b>NIV.SIG.</b>	
ENTRE GPOS	198889.55	2	99444.77	107.207	.0000	
DENTRO GPOS	715178.90	771	927.59			
<b>TOTAL</b>	<b>914068.45</b>	<b>773</b>				
<b>82 VALORES EXCLUIDOS</b>						
<b>B</b>						
<b>METODO: 95% LSD INTERVALOS</b>						
<b>NIV.</b>	<b>CONTEO</b>	<b>PROMEDIO</b>	<b>GRUPOS HOMOGENEOS</b>			
PPH	103	29.4942	•			
SP	336	76.5288	•			
CP	335	76.8462	•			

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Al igual que en ambientes desérticos, en la selva seca de Chamela, los principales agentes transportadores o removedores de propágulos, están constituidos por dos grupos principales: roedores e insectos (principalmente ratones y hormigas).

Las hormigas son en varios ambientes, los más importantes competidores de los roedores como depredadores de semillas, debido a su estructura social que les permite una mayor organización para la recolección de estas.

Durante el transcurso del estudio, pudo observarse actividad de las hormigas sobre las CA; una diferencia con los ratones radica en que estas tienen una actividad diurna, y ocasionalmente, son nocturnas, mientras que los roedores son básicamente nocturnos (Davidson, 1977). Otra diferencia consiste en la capacidad de acarreo de las semillas, las hormigas sólo acarrear una semilla por viaje. Sin embargo, transportan más por ser mucho mayor la cantidad de individuos.

En cuanto a mamíferos, sólo se registraron huellas de ratones, y se careció de evidencias que mostraran la presencia de mamíferos de talla media o grande en las cercanías de las CA. Aunado a esto, también se observó que en ninguna de las CA existían restos de frutos y semillas, lo que indica que estos propágulos no se consumieron *in situ*, sino se transportaron para su consumo posterior.

Ocasionalmente, se observaron ramoneando cerca de estas, algunos venados y tejones, pero sin llegar a consumir los frutos y semillas de los lotes experimentales. Esto está de acuerdo con los datos de Janzen y Wilson (1983) y Ceballos y Miranda

(1986), donde mencionan que estas especies no son frugívoras exclusivas o totales, sino más bien oportunistas.

De las dos especies de mamíferos consideradas exclusivamente con hábitos granívoros, *S. colliaei*, es sumamente escasa en los terrenos de la estación. Generalmente prefiere habitar zonas de cultivos en donde encuentra de manera más fácil su alimento (obs.per.). *S. colliaei*, es considerada como una especie frugívora total, sin embargo no solamente aprovecha las semillas del suelo de la selva, sino también consume frutos y semillas directamente de la planta progenitora (Glanz, *et al.*, 1982).

Además, las huellas observadas en las CA, fueron siempre de ratones. Sin embargo, de las 11 especies de ratones, dos se descartan por ser de hábitos arbóreos (*Nyctomys sumichrasti* y *Xenomys nelsoni*; Ceballos y Miranda, 1986). De las nueve especies restantes, los sigmodontinos tienen la peculiaridad de consumir *in situ* su alimento, mientras que *L. pictus* presenta características conductuales, como transportar y seleccionar en sus madrigeras el alimento que va a consumir (Eisenerg, 1963).

Resulta lógico pensar por lo tanto, que el principal removedor de frutos y semillas del suelo de la selva es *L. pictus*. Ya que es el mamífero más abundante y presenta hábitos alimentarios básicamente granívoros. Sobresale por el tipo de alimentación y la conducta que presenta ante la estacionalidad climática de la zona y ante el mejor aprovechamiento del recurso alimentario.

Se debe agregar, que algunos autores en estudios anteriores han registrado un alto número de individuos de la especie, clasificandolo como el principal elemento animal de la comunidad en la región de Chamela, Jal. (López-F. *et al.*, 1971; Collet *et al.*, 1975; Ceballos, 1989, Briones, 1991).

Cabe destacar, la existencia de una fuerte variación en cuanto a la producción de frutos y semillas en ambos tipos de vegetación, ya que las especies de mamíferos no se distribuyen de manera homogénea en ambos habitats. Se observó que algunas especies de roedores como *P. perfulvus*, *P. banderanus*, *N. alleni*, *R. fulvescens* y *X. nelsoni* se registraron en SM. En cambio en SB, solo fue capturado *L. pictus*, y solo de manera ocasional alguna otra especie.

Ceballos (1989), determinó una mayor cantidad de materia orgánica vegetal en la SM, comparada con la de la SB. Por otro lado, registró mayor número de individuos de *L. pictus* en SB, lo que indica una relación inversamente proporcional con la producción de biomasa vegetal. Sin embargo, para especies como *P. perfulvus*, *P. banderanus*, *X. nelsoni* y *Q. melanotis*, se observó que esta relación es directamente proporcional, es decir, la mayor cantidad de individuos se registraron en SB, donde existe una mayor producción de materia orgánica vegetal. Estos datos indican, que las especies de roedores pueden experimentar fuertes presiones de selección, tanto espacial como temporal de acuerdo al medio donde habitan, y se establecen en el medio que mejores condiciones les presenta.

Price (1978), menciona que existe una diferencia entre roedores depredadores de frutos y semillas, que se dá por la preferencia del microhabitat. En este estudio se observa que la mayor parte de las especies de ratones presentes en el área de Chamela prefieren habitar la SM, mientras que *L. pictus*, abunda en la SB (Ceballos, 1989, Briones 1991). Sin embargo, en los resultados obtenidos, no se observaron diferencias significativas entre la remoción de SB y SM. Lo que sugiere que la remoción por *L. pictus* en ambas comunidades vegetales es igual.

Otro factor que posiblemente determinó la remoción de frutos y semillas en el suelo de la selva, fue posiblemente el tamaño de estas. McCloskey (1980), menciona que los animales grandes tienden a recolectar semillas grandes, mientras que las especies pequeñas semillas chicas. Considerando que la mayor parte de las especies de frutos y semillas utilizadas en este estudio no sobrepasan los 4 cm de diametro en promedio, resulta claro desde este punto de vista discurrir que los principales removedores deberán ser de tamaño pequeño.

Es necesario por lo tanto, conocer cual es el papel y la importancia que juegan las poblaciones de *L. pictus*, en la remoción de frutos y semillas en el suelo de la selva de Chamela. Así como conocer, la preferencia de ciertas especies vegetales y el aprovechamiento de estas. Finalmente, al saber que *L. pictus* es el principal removedor de frutos y semillas y el mamífero más abundante en la selva, es necesario conocer la importancia ecológica de esta interacción para fines de conservación de este ecosistema mexicano.

**LITERATURA CITADA**

- Briones, M.A. 1991. Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (RODENTIA: HETEROMYIDAE), en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. 101 pp.
- Brown, J.H., O.J. Reichman y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:201-227.2
- Bullock, S.H. y J. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy tree of tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22(1):22-35.
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico. Tesis Doctoral. The University of Arizona. 158 pp.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los Mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología. UNAM. México, 436 pp.
- Collet, S.F., C. Sánchez-H., K.A. Shum Jr., W.R. Teska y R.H. Baker. 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos Habitats Mexicanos. *Ann. Inst. Biol. UNAM. México* 46 Ser. Zool., (1):101-123.
- Davison, D.W. 1977. Species diversity and community organization in desert seed eating ants. *Ecology*, 58:711-724.

- Dirzo, R. y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. pp. 237-249. In: Frugivores and seed dispersal (Estrada, A. y T.H. Fleming, eds.). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp.
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. Univ. Calif. Publ. Zool. 69:1-114.
- Estrada, A. y T. H. Fleming. 1986. Frugivores and Seed Dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp.
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 143:5-77.
- Fleming, T.H. 1988. The short-tailed Fruit Bat: A study in plant- animal interactions. University of Chicago Press, Chicago.
- Fleming, T.H. E.R. Heithaus y W.B. Sawyer. 1977. An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. Ecology, 58:619-627.
- Fleming, T.H. y E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. Repro. Bot. 45-53.
- Genoways, H.H. 1971. A new species of spiny pocket mouse (Genus Liomys) from Jalisco, Mexico. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas., 5:1-7.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of the North America. Vol I. Wiley Interscience, New York. pp. 589-595.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York. U.S.A.

- Heaney, L.R. y R.W. Thorington Jr. 1978. Ecology of Neotropical red- tailed squirrel, *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone. Jour. Mamm. 59:846-851.
- Heithaus, E.R. y T.H. Fleming. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). Ecol. Monogr., 48:127-143.
- Herrera, C.M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: The case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos, 44: 132-141.
- Howe, H.F. 1983. Annual variation in a neotropical seed dispersal system. Pp.211-277. In: Tropical rain forest: ecology and management (Sutton, S.L., Whitmore, T.C. y Chadwick, A.C. Blackwell, eds.) Scientific, Oxford.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. Pp.123-189 In: Seed Dispersal. Ed. Murray, D.R. Academic Press, Sydney.
- Howe, H.F. y G.F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Amer. Nat. 111:817- 832.
- Howe, H.F. y L.C. Westley, 1988. Ecological relationships of plant and animals. Oxford, New York.
- Janzen, D.H. 1981a. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. Biotropica (Supplement) 13:59-63.
- Janzen, D.H. 1981b. Guanacaste-tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. Ecology, 62:587-592.
- Janzen, D.H. 1982a. Removal of seeds from dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology, 63: 1887-1900.

- Janzen, D.H. 1982b. Seeds in tapir dung in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Brenesia*, 19/20:129-135.
- Janzen, D.H. 1982c. Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium ciclocarpum*), by spiny pocket mice *Liomys salvini*. *Brenesia*, 19-20:425-429.
- Janzen, D.H. y D.E. Wilson. 1983. Introduction. Pp. 426-442. In: Costa Rican natural History (Janzen, D.H. Ed.). Chicago University Press, Chicago. 816 pp.
- López-F., W., C. Sánchez-H. y B. Villa-R. 1971. Algunos mamíferos de la región de Chamela,, Jalisco, México. *Ann. Inst. Biol. UNAM. México Ser. Zool.*, 42:99-106.
- McCloskey, R.T. 1980. Spatial patterns in sizes of seeds collected by four species of heteromyid rodents. *Ecology*, 61:486-489.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.*, 28:29-179
- Pérez, G.A. 1978. Observaciones sobre la morfología, alimentación y reproducción de *Liomys pictus*, Rodentia, Heteromyidae. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias, UNAM. México, D.F. 61 pp.
- Perry A.E. y T.H. Fleming. 1980. Ant and rodent predation on small animal dispersed seeds in a dry tropical forest. *Brenesia*, 17: 11-22.
- Price, M.V. 1978. Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. *Jour. Mamm.*, 58:107-110.

- Reichman, O.J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soils. *Jour. Biogeogr.*, 11:1-11.
- Rzedowski, J. 1986. Tipos de vegetación de México. Ed. Limusa. México. 132 pags.
- Smythe, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33:481-518.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17:168-188.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering Plants Evolution Above the Species Level. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. -- pp.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forest. Pp. 371-384, In: Frugivory and seed dispersal. (A. Estrada and T.H. Fleming, eds.). Dr. W.Junk, Boston. pp.
- Van der Pijl, 1969. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlin: Springer-Verlag. 154 pp.
- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. *Brenesia*, 21:27-32.
- Wilson, D.E. y D. Reeder (Ed.).1993. Mammals species of the World. A Taxonomic and Geographic reference. Second Edition. Smithsonian Institution Press. Washington and London. 1206 pp.

## CAPITULO II

---

### APROVECHAMIENTO DIETETICO DE FRUTOS Y SEMILLAS DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO POR *Liomys pictus* (RODENTIA:HETEROMYIDAE).

#### RESUMEN

Individuos del ratón espinoso de abazones *Liomys pictus* fueron alimentados con dietas estrictas de frutos y semillas pertenecientes a 12 especies de plantas. El consumo promedio durante los cinco días del experimento fue alto (> .24 g semilla/g ratón) en las especies de *Delonyx regia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Albizia occidentalis*, *Pithecellobium dulce* (Leguminosae), *Helianthus annuus* (Compuestas); moderado (0.10-0.20) en las especies *Crescentia alata* (Bignoniaceae), *Coccoloba barbadensis* (Polygonaceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Baccharis mexicana* (Simaroubaceae) y bajo (< 0.10) en las especies de *Caesalpinia pulcherrima* (Leguminosae), *Amphipterygium adstringens* (Julianaceae), y *Celtis iguanaea* (Ulmaceae). Los valores dietéticos (promedio de la variación del peso corporal/promedio del consumo de frutos o semillas) indican que *D. regia*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *H. annuus*, *C. barbadensis* y *B. mexicana*, fueron las especies con mejores rendimientos de -3.33 a -31.95. En tanto *C. pulcherrima*, *P. dulce*, *C. alata*, *A. adstringens*, *C. iguanaea* y *G. ulmifolia*, mostraron los rendimientos más bajos (-39.36 -192.95) para los ratones sujetos al experimento. La

mayoría de frutos y semillas probados mostraron valores mayores al 95% de materia orgánica, excepto los frutos de *C. iguanaeus* con 82%. Las semillas de *A. occidentalis*, *C. pulcherrima*, *D. regia*, y los frutos de *C. iguanaeus* mostraron los valores más altos de contenido crudo de proteínas entre 2.3 y 4.6%, en tanto los frutos de *P. dulcens*, *A. adstringens*, *C. barbadensis*, *G. ulmifolia* y *B. mexicana*, fueron los más bajos con < 1% . Las semillas de *H. annuus* y de *A. occidentalis* alcanzaron los valores más altos y bajos de contenido crudo de grasas con 43.18% y 0.11%, respectivamente. Los frutos de *A. adstringens* alcanzaron valores notoriamente superiores a las otras especies de plantas de fibra cruda con 70.4%.

De acuerdo a los análisis fitoquímicos para la obtención de metabolitos secundarios, 10 de las especies analizadas presentan glicosidos (*C. pulcherrima*, *D. regia*, *C. alata*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *C. iguanaeus*, *P. dulcens*, *C. barbadensis*, *G. ulmifolia* y *B. mexicana*), 6 de estas resultaron ligeramente positivas a los alcaloides (*C. pulcherrima*, *C. alata*, *P. dulcens*, *C. barbadensis*, *G. ulmifolia* y *B. mexicana*) y 6 a los flavonoides (*C. pulcherrima*, *C. alata*, *E. cyclocarpum*, *A. adstringens*, *C. iguanaeus*, *C. barbadensis*), y ninguna de las 11 analizadas presenta terpenos-esteroides.

El contenido nutricional y la presencia de compuestos tóxicos parecen determinar la selección de frutos y semillas de este ratón de campo en condiciones naturales.

## INTRODUCCION

Dentro de los roedores, los miembros de la familia Heteromyidae, son el grupo más importante como removedores de frutos y semillas en las regiones áridas (Brown, 1975; Price y Heinz, 1984). Esta familia presenta características que les permite remover mayor cantidad de frutos y semillas dentro de su habitat; entre estas se encuentran las conductuales, como la construcción de madrigeras y el almacenamiento de alimento. Asimismo, presentan características morfológicas importantes como la presencia de abazones (Eisenberg, 1963).

El roedor más abundante de la selva seca de la región de Chamela, Jal, y también el principal removedor postdispersión de frutos y semillas, es L. pictus (Ver Cap. I).

En la región de Chamela se han identificado en los abazones de L. pictus, 84 diferentes especies de semillas, lo que indica su importancia como removedor dentro de esta comunidad (Anexo 1; Pérez, 1978; Ceballos, 1989; Briones, 1991).

Los roedores de la familia Heteromyidae han servido en muchos casos como un modelo para probar las tendencias en las preferencias dietéticas en estudios de granivoría (Reichman y Price 1993). Estos roedores cuentan con la facilidad de seleccionar semillas del suelo del bosque y transportarlas gracias a sus abazones hacia sus sitios de refugio. Un número de estudios han documentado que las ratas canguro (Dipodomys) y el ratón de abazones (Perognathus) en los desiertos de Norteamérica, tienen la capacidad de seleccionar ciertos frutos y semillas que presentan una alta

calidad energética, alto contenido nutricional, gran cantidad de agua y evaden aquellas que contienen compuestos tóxicos (Reichman y Price 1993).

Los ratones espinosos (de los generos Liomys y Heteromys) también presentan la capacidad de seleccionar y transportar ciertas semillas del piso de la selva en sus abazones hacia sus madrigeras (Sánchez-Cordero y Fleming 1993). Algunos estudios han mostrado que el ratón espinoso de abazones, Liomys salvini, en el bosque tropical decídúo en Costa Rica y Heteromys desmarestianus en el bosque tropical perennifolio en México, selectivamente consumen ciertos frutos y semillas de especies de plantas que producen grandes cantidades de propágulos y evaden otras que contienen compuestos tóxicos (Janzen 1981, 1982a,b, 1986; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1993; Sánchez-Cordero y Fleming 1993).

La intención de este trabajo es evaluar y clasificar 12 especies de frutos y semillas, de acuerdo a su valor dietético, utilizándolas en dietas monoespecíficas sobre grupos de roedores de L. pictus, observando la variación del peso, y la sobrevivencia que se produce en los individuos.

De esta manera, la primera categoría la compondrán las semillas que cubran las demandas energéticas básicas de los roedores, expresándose en un incremento o constancia en el peso del lote experimental, y se denominarán semillas de rendimiento positivo. La segunda categoría la compondrán las semillas que cubran las demandas energéticas deficientemente, expresándose en una pérdida de peso de los roedores, denominándose semillas de rendimiento negativo. La tercera categoría consiste, en

aquellas que no sean consumidas por los roedores, por lo que la pérdida de peso se deberá a un estado de ayuno, y se denominarán semillas de no consumo.

## **METODOS**

### **Colecta de frutos y semillas.**

Se colectaron algunas de las especies de frutos y semillas que previamente fueron identificadas en los abazones de los ratones (Anexo 1). Asimismo, aquellas que se presentaron en mayor cantidad formando grandes bancos de semillas en el suelo de la selva.

Las especies analizadas en este estudio fueron las siguientes: Semillas de Caesalpinia pulcherrima (leguminosae), Delonix regia (Leguminosae), Crescentia alata (Bignoniaceae), Enterolobium cyclocarpum (Leguminosae), Albizia occidentalis (Leguminosae), Helianthus annuus (Compuestas), Pithecellobium dulce (Leguminosae) y Recchia mexicana (Simaroubaceae); y frutos de Amphipterygium adstringens (Julianaceae), Celtis iguanaea (Ulmaceae), Coccoloba barbadensis (Polygonaceae) y Guazuma ulmifolia (Sterculiaceae).

Muchas de estas plantas producen grandes cantidades de frutos o semillas, y son comunes durante su temporada de fructificación (Bullock y Solís-Magallanes 1990; Tabla 1).

**Dietas monoespecíficas en el laboratorio.**

Los individuos de L. pictus, fueron colectados con trampas tipo Sherman (8 x 9 x 23 cm), cerca de la Estación de Chamela del Instituto de Biología de la UNAM.

Para cada especie de semilla se utilizaron 5 individuos adultos por cada lote experimental (25-50 g). Cada uno de ellos fue mantenido en cajas de acrílico (de 60 x 30 x 20 cm), bajo condiciones de laboratorio, pero expuesta a las condiciones climáticas de Chamela (temperatura natural, humedad relativa y ciclo de luz).

Se alimentó a los roedores durante un período de acondicionamiento por 4 o 5 días, con 20 g de semilla de girasol (Helianthus annuus) diariamente y agua *ad libitum*. Durante este período se hizo una selección de los ejemplares utilizados en los experimentos, y se descartaron aquellos que durante este período bajaron de peso.

Los individuos seleccionados fueron alimentados por espacio de 5 días con 20 g de cada una de las semillas a clasificar. Diariamente se pesó a cada uno de los ejemplares; de igual forma el remanente de las semillas se pesó y retiró de las cajas de acrílico.

Los individuos sobrevivientes a estos días, fueron alimentados un día más con semillas de girasol, y liberados posteriormente cerca del lugar de su captura. Para cada semilla se utilizaron lotes de roedores colectados en diferentes lugares de los terrenos de la estación, para evitar utilizar a un mismo individuo en otro experimento de dietas.

Las diferencias entre los promedios de frutos y semillas consumidas durante los experimentos (promedio en la tasa en el consumo), promedio en el cambio en la masa del cuerpo y el valor dietético (promedio en el cambio en la masa corporal/promedio en la tasa de consumo), fueron comparadas para cada especie de fruto y semilla utilizando un análisis de varianza de una vía y la prueba de diferencia significativa (LSD) (Zar 1984). Se utilizó la prueba de Bartlett's, para conocer la homogeneidad de las varianzas, determinándose diferencias significativas para las ANOVAs cuando  $P < 0.05$ .

#### **Análisis bromatológicos.**

Se realizaron análisis bromatológicos, de las 12 especies de frutos y semillas, con el fin de conocer su valor nutricional. De estos análisis se determinó el porcentaje que presenta cada especie analizada de materia orgánica, cenizas, proteína cruda, grasa cruda y fibra cruda.

De acuerdo al método Kjeldahl, se determinó el porcentaje de proteína cruda y por medio de la técnica de Goldfish se determinó el porcentaje de grasa cruda y fibra cruda (para la descripción de la técnica ver Ranganna, 1977).

#### **Análisis fitoquímicos.**

Se realizaron análisis fitoquímicos a 11 de las especies analizadas (excepto *Helianthus annuus*). Se analizaron los cuatro grupos de metabolitos secundarios de más amplia distribución en el reino vegetal: alcaloides, flavonoides, terpenos-esteroides y glicósidos, todas en extracto metanólico. Las determinaciones se realizaron sobre 1

ml de solución a una concentración de 5 mg.

Las pruebas utilizadas para la obtención de los resultados fueron las siguientes:

Para alcaloides-- Acido silicotúngstico

Para flavonoides-- Prueba de Shinoda

Para terpenos-esteroides-- Reactivo de Liebermann-Buchard

Para glicósidos-- Prueba de Molish (Para mayor descripción ver Domínguez, 1979).

### RESULTADOS

Las 12 especies de frutos y semillas analizadas en este estudio se clasificaron de acuerdo al promedio de consumo como alto ( $> 0.25$  g semilla/g ratón), moderado ( $0.10-0.20$  g semilla/g ratón) y bajo ( $< 0.10$  g seed/g mouse). El consumo promedio alto fue observado en las especies *D. regia*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *P. dulcens*, y *H. annuus*; moderado en las especies *C. alata*, *C. barbadensis*, *G. ulmiflora* y *B. mexicana*; y finalmente las especies con consumo bajo fueron las especies de *C. pulcherrima*, *A. adstrigens* y *C. iguanaeus* (Tabla 2).

El peso corporal durante las dietas mono-específicas decreció ligeramente ( $< 2$  g, 3-5%) o fuertemente ( $> 4$  g,  $> 10\%$ ) desde su peso inicial y hasta después de los cinco días de experimento.

Los ratones mostraron signos de debilidad después de perder  $> 3$  g del peso inicial, y no sobrevivieron al perder 8 g de su peso inicial (20% del peso corporal). Ningún ratón sobrevivió a las dietas mono-específicas con frutos de *A. adstrigens*

después de los cinco días del experimento. El promedio en el cambio del peso corporal y la tasa de consumo no se observaron asociados significativamente después de que todas las plantas fueron examinadas ( $r^2 = 0.34$ ,  $p > 0.1$ ).

Los valores dietéticos de frutos y semillas difieren significativamente entre especies, los rangos van de -192.95 a

-3.33. Frutos de C. iguanaeus, y semillas de A. adstringens and C. pulcherrima mostraron valores extremadamente bajos (< -115.0). Menos del 50% de los ratones sobrevivieron a las dietas con estos tipos de semillas.

Muchos ratones sobrevivieron a las dietas monoespecíficas de frutos y semillas que mostraron de un moderado a alto valor dietético (-3.33 to -40.11). Semillas de D. regia, E. cyclocarpum, A. occidentalis, H. annuus, B. mexicana y frutos de C. barbadensis fueron los más preferidos por el ratón espinoso de abazones (Tabla 2).

Los análisis químicos indican que la mayor parte de las especies de frutos y semillas contienen arriba del 95% de materia orgánica; semillas de C. pulcherrima se clasificó con valores altos con 97%, y frutos de C. iguanaeus se clasificó como bajo con valores del 82%. El contenido de proteína cruda difiere significativamente entre las especies de plantas, semillas de A. occidentalis y C. pulcherrima y frutos de C. iguanaeus mostraron valores altos en intervalos de 2.6 a 4.6%, y frutos de P. dulcens, G. ulmifolia y A. adstringens, además de las semillas de B. mexicana mostraron los valores más bajos (< 1%). El contenido de fibra cruda resultó alto en

frutos de *A. adstringens* y en semillas de *C. alata* y *B. mexicana* con 70.37%, 57.31% y 55.60%, respectivamente. Mientras que en las restantes especies se observaron cantidades menores de fibra cruda con menos del 50%. Los contenidos de grasa cruda fueron altos en semillas de *H. annuus*, *C. alata* y *P. dulcens* con 43.18%, 31.22% y 13.53% respectivamente, y bajos en semillas de *A. occidentalis* con 0.11% (Tabla 3).

De acuerdo con los análisis fitoquímicos para la obtención de metabolitos secundarios, 10 de las especies analizadas presentan glicósidos (*C. pulcherrima*, *D. regia*, *C. alata*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *C. iguanaeus*, *P. dulcens*, *C. barbadensis*, *G. ulmifolia* y *B. mexicana*), 6 de estas resultaron ligeramente positivas a los alcaloides (*C. pulcherrima*, *C. alata*, *P. dulcens*, *C. barbadensis*, *G. ulmifolia* y *B. mexicana*) y 6 a los flavonoides (*C. pulcherrima*, *C. alata*, *E. cyclocarpum*, *A. adstringens*, *C. iguanaeus*, *C. barbadensis*). Finalmente ninguna de las 11 analizadas presenta terpenos-esteroides (Tabla 4).

**TABLA 1.** Historia natural de 12 especies de plantas comunes que ocurren en el bosque tropical caducifolio de Chumela, Jal., y que fueron utilizadas en este estudio, por registrarse en los abazones del ratón espinoso de abazones (*L. sictus*).

Familia y especies	Forma vida	Mes de fructif.	Tamaño fruto (cm)	Tamaño semilla (cm)	Número de semillas/fruto	Tipo de alimento
<b>LEGUMINOSAE</b>						
- <i>Caesalpinia pulcherrima</i>	arbusto	nov.	5.5-9.5	0.5-1.0	2-8	semilla
- <i>Delonix regia</i>	árbol	junio	40.0-60.0	1.5-2.8	8-16	semilla
- <i>Enterolobium cyclocarpum</i>	árbol	junio	10.0-14.0	1.4-2.1	6-18	semilla
- <i>Albizia occidentalis</i>	árbol	octubre	9.0-20.0	0.5-0.9	6-18	semilla
- <i>Pithecellobium dulce</i>	árbol	nov-dic.	10.0-20.0	0.8-11.0	6-12	fruto
<b>BIGNONIACEAE</b>						
- <i>Crescentia alata</i>	árbol	octubre	6.0-15.0	0.6-1.0	200-800	semilla
<b>JULIANACEAE</b>						
- <i>Amphipterygium adstringens</i>	árbol	octubre	3.0-5.5	1.0-2.0	1	fruto
<b>ULMACEAE</b>						
- <i>Celtis iguanae</i>	arbusto	noviembre	0.6-1.0	0.4-0.6	1	fruto
<b>COMPUSTAE</b>						
- <i>Helianthus annuus</i>	arbusto	15.0-40.0	1.1-1.8	150-800		semilla
<b>POLYGONACEAE</b>						
- <i>Coccoloba barbadensis</i>	árbol	diciembre	0.6-1.0	0.3-0.6	1	fruto
<b>STERCULIACEAE</b>						
- <i>Guzuma ulmifolia</i>	árbol	marzo	2.0-3.0	0.2-0.3	50-100	fruto
<b>SIMARUBACEAE</b>						
- <i>Recchia mexicana</i>	árbol	abril	0.8-1.3	0.9-1.6	1	semilla

**TABLA 2.** Resumen del promedio de la tasa de consumo, promedio del cambio de peso corporal durante 5 días de experimento, y el valor dietético, de frutos y semillas ofrecidos a *Lomys pictus*, en experimentos de dietas monoespecíficas en Chamela, Jal. El 95% de intervalos de confianza se indica entre paréntesis. Los grupos homogéneos de las especies de plantas se indican con letras (a-c) y significa, las diferencias calculadas con la prueba de LSD con una  $P < 0.01$ . Las tasas de predicción de la remoción en el campo de las especies de frutos y semillas se mencionan como altas o bajas de acuerdo a su valor dietético.

Especies veget.	N	Partes frutos y (g de sem/ semillas g de ratón) consum.	Consumo	Cambio en el peso (g)	Valor dietético	Porcen. sobrev.	Predicc. remoción
C. pulcherrima	5	toda	0.08(0.092)a	-9.35(2.30)a	-116.88(64.00)a	20%	bajo
D. regia	5	toda	0.49(0.058)c	-2.00(2.04)b	-3.33(4.21)b	80%	alto
E. cyclocarpum	5	embrión	0.28(0.060)c	-1.75(2.28)b	-6.23(7.79)b	100%	alto
A. occidentalis	5	embrión	0.30(0.058)c	-1.78(2.04)b	-4.53(4.20)b	80%	alto
P. dulcans	4	semilla	0.56(0.065)c	-6.63(2.28)a	-91.32(71.79)a	75%	bajo
C. alata	5	embrión	0.14(0.078)b	-3.65(2.63)b	-39.36(82.89)a	100%	bajo
A. adstringens	5	semilla	0.06(0.058)a	-7.20(2.04)a	-128.04(64.22)a	0%	bajo
C. iguaneus	5	pulpa	0.07(0.065)a	-8.25(2.28)a	-192.95(71.79)a	60%	bajo
H. annus	5	embrión	0.25(0.058)b	-0.80(2.03)b	-5.66(64.20)b	100%	alto
C. barbadensis	5	semilla	0.14(0.065)b	-1.40(2.28)b	-11.98( 7.78)b	100%	alto
G. ulmifolia	4	semilla	0.20(0.075)b	-7.57(2.63)a	-40.11(82.89)a	100%	bajo
R. mexicana	4	toda	0.18(0.065)b	-3.95(2.28)a	-31.95(71.79)b	100%	alto

*Cap. II. Aprovechamiento dietético de frutos y semillas*

**TABLA 3. Materia orgánica y contenido nutricional de las especies de frutos y semillas ofrecidas al ratón espinoso de sbazones *L. pictus* en experimentos de dietas monoespecíficas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. Los grupos homogéneos fueron determinados utilizando una prueba de LSD donde  $P < 0.05$ .**

Especies plantas	Materia orgánica (%)	Fibra cruda (%)	Proteína cruda (%)	Grasa cruda (%)
<i>C. pulcherrima</i>	97.49a	11.87c	2.56b	4.21a
<i>D. regia</i>	95.92a	24.34b	2.34b	1.73b
<i>E. cyclocarpum</i>	96.05a	14.32c	1.77b	0.71c
<i>A. occidentalis</i>	95.75a	25.82b	4.62a	0.11d
<i>P. dulcens</i>	96.78a	49.50b	0.70c	13.53a
<i>C. alata</i>	96.06a	57.31b	1.10b	31.22a
<i>A. adstringens</i>	95.95a	70.37a	0.96c	1.46b
<i>C. iguanaeus</i>	81.92b	8.54c	3.17b	1.97b
<i>H. annus</i>	95.38a	47.57b	1.07b	43.18a
<i>C. barbadensis</i>	96.16a	21.23b	0.99c	1.15c
<i>G. ulmifolia</i>	96.30a	44.67b	0.72c	1.09c
<i>R. mexicana</i>	97.93a	55.60a	0.42c	6.98a

TABLA 4. Metabolitos secundarios para extractos metanólico de las especies de frutos y semillas ofrecidas al ratón espinoso de abazones *L. pictus* en experimentos de dietas monoespecíficas en el bosque tropical caducifolio de Chemele, Jal. (LIG POS = Ligeramente positivo; NEG = Negativo; POS = Positivo; ALT POS = Altamente positivo).

ESPECIE	ALCALOIDES (AC.SILICO- TUNGSTICO)	FLAVONOIDES (SHIMODA)	TERPENOS-ESTERONES (LIEBERMANN-BUCHARD)	GLICOSIDOS (MOLISH)
<i>C. pulcherrima</i>	LIG POS	LIG POS	NEG	POS
<i>D. regia</i>	NEG	NEG	NEG	POS
<i>E. cyclocarpum</i>	LIG POS	POS	NEG	ALT POS
<i>A. occidentalis</i>	NEG	NEG	NEG	POS
<i>P. dulcens</i>	LIG POS	NEG	NEG	POS
<i>C. alata</i>	LIG POS	POS	NEG	POS
<i>A. adstringens</i>	NEG	POS	NEG	NEG
<i>C. iguanaeus</i>	NEG	NEG	NEG	ALT POS
<i>C. barbadensis</i>	LIG POS	POS	NEG	ALT POS
<i>G. ulmifolia</i>	LIG POS	NEG	NEG	POS
<i>R. mexicana</i>	POS	NEG	NEG	POS

## DISCUSION

El ratón espinoso de abazones consumió diferentes cantidades de frutos y semillas durante los cinco días del experimento. De todas las especies analizadas, se observó una variación en su consumo, todas estas fueron consumidas en mayor o menor cantidad, los intervalos de consumo variaron entre .06 y .56 g de semilla/ g de ratón. Lo que significa la existencia de una buena aceptación a estas especies por parte de *L. pictus*.

Los ratones fueron sensibles a la rápida pérdida de su peso y mostraron signos de debilidad después de perder el 15% de su peso inicial. Estos resultados han sido anteriormente observados en experimentos con *L. salvinii* capturado en un bosque tropical

decídúo en Costa Rica, y H. desmarestianus en una selva húmeda en México y Costa Rica (Fleming 1977; Janzen 1982b; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1993).

Se observó que las 12 especies de frutos y semillas analizadas en este estudio al ser consumidas por el ratón espinoso de abazones provocaron pérdida de peso, incluyendo a H. annuus (-0.80 g), que presenta características favorables en cuanto a su calidad alimenticia (Ver Tabla 3). Esto seguramente se debe a que para esta especie de roedores no existe ninguna semilla de las analizadas, que presenten el contenido nutricional básico para mantener por sí solo a L. pictus, lo que comprueba que esta especie debe alimentarse de varias especies de frutos o semillas para satisfacer su necesidades alimentarias.

De manera silvestre, los individuos de L. pictus deben <sup>alimentarse</sup> forragear activamente acumulando suficiente alimento con diferentes tipos de frutos y semillas y con esto evitar la pérdida de peso corporal (Sánchez-Cordero y Fleming 1993). Las observaciones en el campo del ratón espinoso indican un complejo comportamiento de alimentación, con un rápido aprendizaje para discriminar frutos y semillas con sustancias tóxicas, y cosechar grandes cantidades de semillas y seleccionar en sus madrigeras aquellas que sean las más apropiadas (Janzen 1982b, 1986; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, En prensa).

La ausencia de una relación directa entre el cambio en el promedio en el peso corporal, y el promedio en la tasa de consumo, puede resultar de las diferencias en el contenido nutricional de frutos y semillas analizadas, o de las diferencias en la limitante

en la digestibilidad de *L. pictus*, para extraer los nutrientes de estos diferentes alimentos (ver Jenkyns 1988). Los ratones capturados mantuvieron su peso corporal con frutos y semillas cuya tasa de consumo fue de moderado a alto, lo que sugiere un alto contenido nutricional para estas especies de plantas. Las semillas de *D. regia*, fueron clasificadas como las más nutritivas, seguidas por semillas de *A. occidentalis*, *E. cyclocarpum*, and *C. barbadensis*. Los análisis químicos indican que las semillas de cada una de estas especies tienen arriba del 95% de materia orgánica y de 14 a 25% de fibra cruda. Semillas de *A. occidentalis* presentan un alto contenido de proteína cruda, y *D. regia* y *E. cyclocarpum* tienen una gran riqueza en proteínas. Solamente los frutos de *C. barbadensis* muestran un bajo contenido de proteínas. Semillas de *D. regia* y frutos de *C. barbadensis* muestran un alto contenido de lípidos, mientras que semillas de *E. cyclocarpum* y *A. occidentalis* tienen valores bajos de contenido de lípidos crudos comparadas con el total de especies analizadas (Tabla 3). *L. pictus*, aprovechó las semillas con riqueza de proteínas y lípidos, clasificadas con un alto valor dietético. *Liomys salvini* acumula grandes cantidades de semillas (> 500) de *E. cyclocarpum* en solamente una noche en el bosque decídúo de Costa Rica (Janzen 1982a). Por lo que resultaría claro predecir altas tasas de remoción de las semillas de esta especie en el suelo del bosque de Chamela.

Ciertos frutos y semillas con tasas promedio en el consumo de moderado a bajo, dieron como resultado la pérdida de peso corporal y en algunos casos la muerte de ciertos ratones durante los cinco días del experimento, sugiriendo un bajo contenido

nutricional, o bien con presencia de compuestos tóxicos. Las tres especies con consumo bajo, C. pulcherrima, A. adstringens y C. iguanaeus, presentan bajo contenido de proteínas, además de algunos compuestos tóxicos como flavonoides en el caso de A. adstringens y glicosidos en C. pulcherrima, y C. iguanaeus, lo que efectivamente indica que los ratones no consumieron estas especies por la baja calidad alimenticia y por la presencia de compuestos tóxicos. Cabe señalar que la sobrevivencia de los ratones con estas especies fue menor al 75%.

Frutos de G. ulmifolia pobre en proteínas y lípidos, muestra valores intermedios de contenido de fibra. De igual forma, frutos de A. adstringens presentan cantidades pobres de lípidos y proteínas, y presentan valores altos de contenido de fibra comparada con las restantes especies de plantas. Ningún ratón sobrevivió después de los cinco días del experimento con esta especie de planta. Sin embargo, se encontró que los frutos de A. adstringens contienen ciertas sustancias tóxicas (flavonoides), y su bajo valor dietético resultó de un bajo contenido nutricional. L. pictus, disgrega los frutos y consume solamente las semillas de G. ulmifolia y A. adstringens en los experimentos de dietas mono-específicas. Por lo <sup>anterior</sup> ~~que~~ se predice una tasa baja de remoción de frutos o semillas de estas especies de plantas en el suelo de la selva.

Los frutos de C. iguanaeus y las semillas de C. pulcherrima fueron menos consumidos por L. pictus a pesar de presentar un alto contenido nutricional. Celtis iguanaeus y C. pulcherrima clasificados con contenido intermedio de proteína cruda, y C. pulcherrima clasificada alta en contenido de lípido crudo, mostraron bajos valores en

contenido de fibra. La sobrevivencia baja de los ratones fue observada para estas especies despues de los cinco días del experimento. Se comprobó que los frutos de C. iguanaeus y las semillas de C. pulcherrima contienen glicósidos; compuestos tóxicos que seguramente disuaden al ratón aún con bajas dosis. Liomys salvini mostró similar comportamiento al rechazar semillas de varias especies de Lonchocarpus (Leguminosae), que se sabe contienen compuestos tóxicos, como flavonoides (Janzen 1986). Se predice por tanto una remoción baja de frutos y semillas de estas especies de plantas por L. pictus del suelo de la selva.

Algunas muestras de frutos y semillas encontradas en los abazones de L. pictus, presentan valores dietéticos negativos, tal es el caso de G. ulmifolia. Este ratón puede coleccionar frutos y semillas de bajo valor dietético porque se encuentran disponibles en abundancia en el suelo de la selva, y ya en la madrigera consume solo lo necesario como lo hace Liomys salvini en el bosque tropical decídúo en Costa Rica, H. desmarestianus en las selvas húmedas de México, o ciertos heterómidos del desierto (Janzen 1986; Reichman y Price 1993; Sánchez-Cordero y Fleming 1993). Se observó al ratón espinoso durante el periodo de cautividad, seleccionar del fruto la pulpa, el integumento de la semilla, los cotiledones, o embriones de ciertas especies de plantas. Cabe mencionar que el consumo total de las semillas se observó solamente en las especies C. pulcherrima y D. regia, lo que sugiere un complejo comportamiento en ~~de~~ sus hábitos alimentarios para discriminar partes tóxicas y no tóxicas de los frutos y semillas (Tabla 2; Sánchez Rojas, 1993). Otra posibilidad es que los frutos y semillas con bajo valor

dietético pueden ser consumidas sólo algunas de sus partes por contener nutrientes esenciales.

Finalmente se observó que todas las especies de consumo alto, se clasificaron como especies con un valor dietético alto y con porcentajes de sobrevivencias altas. Mientras que todas las especies con tasas promedio en el consumo bajas, se clasificaron como especies con un valor dietético negativo y con tasas de sobrevivencia bajas.

Las diferencias esperadas en los patrones de granivoría por *L. pictus*, resulta de la diferencia en el contenido nutricional, de la presencia de compuestos tóxicos en frutos y semillas y de la capacidad metabólica que presenta esta especie para extraer los nutrientes elementales de este tipo de alimento.

Estas observaciones permitirán hacer predicciones en la remoción que puedan presentar en el suelo de la selva, algunas de las especies vegetales con rendimientos diferentes, y observar, si estas características de las semillas afectan el patrón de remoción de los roedores, suponiendo que las semillas de rendimiento positivo tendrán remociones más altas que las de rendimiento negativo.

**LITERATURA CITADA**

- Briones, S. M. 1991. Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio. M.Sc. Tesis, Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Aut. México. 101 pp.**
- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. Pp. 315-341, //: Ecology and Evolution of communities (M.L. Cody and J.M. Diamond, eds.) Belknap Press, Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, 545 pp.**
- Bullock, S. H., y J. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy tree of tropical deciduous forest in Mexico. Biotropica 22:22-35.**
- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico. Ph.D. dissert, Univ. of Arizona, 178 pp.**
- Domínguez, X.A. 1979. Metodos de Investigación en Fitoquímica. Edit. Limusa. México, 273 pp.**
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromid rodents . Univ. California Publ. Zool. 69:1.20**
- Fleming, T. H. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. J. Mamm. 58:102-106.**
- Janzen, D.H. 1981. Lectins and plant-herbivore interactions. Recent Advan. Phytochem. 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: *Frugivores and seed dispersal* A. Estrada and T. H. Fleming (Eds.), Dr. W. Junk Publishers. Dodrecht/Boston/Lancaster. 392 pp.
- Jenkyns, R. 1988. Comment on relation between granivore and seed nutritional characteristics. *Oecologia* 75:481-482.
- Martínez-Gallardo, R., y V. Sánchez-Cordero. 1993. Dietary value of fruits and seed to spiny pocket mice, Heteromys desmarestianus (Heteromyidae). *J. Mamm.* 74:436-442.
- Pérez, G. A. 1978. Observaciones sobre la morfología, alimentación y reproducción de Liomys pictus, Rodentia, Heteromyidae. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Univ. Nac. Aut. México, México, D.F.
- Price M.V. y K.M. Heinz, 1984. Effects of body size, seed density, and soil characteristics on rates of seed harvest by heteromyid rodents. *Oecologia*, 61:420-425.
- Ranganna, S. 1977. *Manual of Analysis of Fruit and Vegetable Products*. McGraw Hill Publication, New Delhi, India.

- Reichman, O. J., y M. V. Price. 1993. Ecological aspects of heteromyid foraging. Pp. 539-574. *In*: Biology of the family Heteromyidae. H. H. Genoways and J. H. Brown (Eds.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No. 10.
- Sánchez-Cordero, V., y T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 539-574. *In*: Biology of the family Heteromyidae. H. H. Genoways and J. H. Brown (Eds.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No. 10.
- Sánchez-Rojas, G. 1993. Remoción postdispersión de frutos y semillas en la Estación Chamela, Jalisco, México. Tesis Licenciatura. ENEP-Iztacala. Univ. Nac. Aut. México. México, D.F. 76 pp.
- Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 717 pp.

## CAPITULO III

---

### REMOCION POSTDISPERSION DE FRUTOS Y SEMILLAS POR *Liomys pictus* (RODENTIA:HETEROMYIDAE), EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO.

#### RESUMEN

Este estudio analiza la remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas en el suelo del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal., por *Liomys pictus*. Se consideraron para este análisis tres factores: el efecto para las especies de frutas y semillas; la dependencia a la densidad de los parches de semillas, y la preferencia en los diferentes habitats. Los frutos y semillas analizadas fueron: Semillas de *Caesalpinia pulcherrima*, *Delonix regia*, *Crescentia alata*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Albizia occidentalis*, *Helianthus annuus*, *Pithecellobium dulce* y *Racchia mexicana*; y frutos de *Amphipterygium adstringens*, *Celtis iguanaea*, *Coccoloba barbadensis* y *Guazuma ulmifolia*. La remoción postdispersión resultó alta para *E. cyclocarpum* ( $73.41 \pm 4.04\%$ ), *C. pulcherrima* ( $79.51 \pm 6.38\%$ ), *R. mexicana* ( $80.12 \pm 5.16\%$ ), *C. barbadensis* ( $80.18 \pm 4.28\%$ ), *A. occidentalis* ( $80.34 \pm 5.2\%$ ), *P. dulce* ( $80.89 \pm 4.28\%$ ), *H. annuus* ( $81.29 \pm 4.36\%$ ), *C. alata* ( $87.29 \pm 4.03\%$ ) y *D. regia* ( $90 \pm 6.37\%$ ); moderada para *G. ulmifolia* ( $42.08 \pm 5.11\%$ ), *C. iguanaea* ( $44.20 \pm 4.9\%$ ) y baja para *A. adstringens* ( $17.17 \pm 4.94\%$ ). La remoción postdispersión de frutos y semillas de acuerdo al factor habitat no mostró diferencias

significativas ( $F = .318$ ; d.f. = 1;  $P = .5792$ ). Sin embargo, fue relativamente más baja en SB ( $69.68 \pm 3.51\%$ ) que en SM ( $71.07 \pm 3.36\%$ ). De acuerdo al factor densidad, no se observaron diferencias significativas en la remoción postdispersión de frutos y semillas entre las dos densidades ( $F = .884$ ; d.f. = 1;  $P = .3576$ ). A pesar de esto, se observó ligeramente mayor remoción en la densidad alta ( $77.73 \pm 2.18\%$ ) que en la densidad baja ( $75.64 \pm 2.18\%$ ). Finalmente, de acuerdo a los diferentes tratamientos utilizados, se observaron diferencias significativas entre estos ( $F = 107.207$ ; d.f. = 2;  $P < .00001$ ). Sobresale el porcentaje de la remoción con el tratamiento para hormigas (PPH), por ser sumamente bajo ( $29.49 \pm 5.89$ ), mientras que los restantes dos fueron más altos (SP =  $76.53 \pm 3.27\%$  y CP =  $76.84 \pm 3.27\%$ ). Se concluye que el ratón espinoso de abazones aprovecha todos los parches de semillas disponibles en el suelo de la selva, para posteriormente seleccionar los frutos y semillas que presenten la mejor calidad nutricional.

## INTRODUCCION

Actualmente se ha cobrado un gran interés por conocer las interacciones de granivoría que se presentan en los ambientes tropicales. En las selvas secas se presenta una serie de estas, que mantienen activo el ecosistema, entre las que destacan la frugivoría y la granivoría (alimentación de vertebrados principalmente de frutos y semillas respectivamente; Eisenberg, 1963; Terborgh, 1986). Esta interacción muestra las consecuencias ecológicas que se presentan entre las plantas que

proporcionan los frutos y semillas y los animales que las consumen (Estrada y Fleming, 1986).

La remoción de frutos y semillas se presenta en la naturaleza de dos maneras de acuerdo al momento en que los frugívoros toman el propágulo: Remoción predispersión, cuando el fruto aún se encuentra en la planta progenitora y sus dispersores o depredadores lo toman directamente de esta. Este tipo de remoción afecta de manera importante a la comunidad vegetal de dos maneras; primero, los agentes removedores determinan el tamaño y la forma de la "sombra de semillas" que se forma en la selva, lo que significa que el arreglo espacial de las semillas en la selva va a estar determinado por la conducta del removedor; segundo, la remoción postdispersión de semillas por mamíferos ocasiona la muerte de muchas semillas antes de que sean dispersadas. Por tanto, el tamaño de la cosecha de frutos y semillas es afectado fuertemente y puede tener graves efectos (Dirzo y Domínguez, 1986).

Entre estos efectos se pueden mencionar los siguientes: efectos cualitativos, que ocurren cuando la conducta del removedor predispersor no es completamente al azar, y el removedor presenta diferentes niveles de preferencia en base a las características propias de los frutos y semillas, como tamaño, toxicidad, calidad, etc. Los efectos cuantitativos, son determinados por el número de semillas o frutos que son tomados por el removedor antes de la dispersión. Esto determina variaciones en el tamaño de la cosecha de frutos y semillas (Dirzo y Domínguez, 1986).

La remoción postdispersión, se lleva a cabo cuando el fruto o semilla es tomada del suelo de la selva después de haber sido liberada por la planta progenitora, o bien de los sitios donde son acumulados por algunos agentes removedores predispersión (Dirzo y Domínguez, 1986).

Existen diferentes tipos de remoción postdispersión de frutos y semillas, entre estos se pueden mencionar los siguientes:

- 1.- Los removedores presentan respuesta a la distancia al árbol progenitor; esto se presenta cuando la intensidad de remoción decrece con el incremento de la distancia al árbol progenitor.
- 2.- Los removedores presentan respuestas a la variación de la densidad de semillas, y se presenta cuando la intensidad de remoción decrece cuando decrece la densidad de semillas (Janzen, 1970).

Es importante mencionar que muchos árboles en la selva generan grandes sombras de semillas (cúmulos de semillas tiradas por el árbol progenitor en el suelo; Dirzo y Domínguez, 1986), que en muchas ocasiones son aprovechadas por algunos animales frugívoros y granívoros, reduciendo notoriamente esta sombra en densidad y área (Janzen, 1986). Esta sombra de semillas representa en muchos de los casos un importante recurso alimentario para los vertebrados que habitan estos ambientes, como es el caso de los mamíferos, por lo que la remoción postdispersión puede contribuir a determinar la estructura de las poblaciones vegetales de estos ecosistemas (Terborgh, 1986)

Desde el punto de vista de los roedores granívoros, la disponibilidad del alimento afecta la dinámica reproductiva, demográfica y conductual. Se ha observado que durante periodos de alta disponibilidad de alimento se incrementan las tasas reproductivas, tamaños poblacionales y conductas poco agonísticas entre individuos de poblaciones tropicales (Fleming, 1971; Pérez, 1978; Ceballos, 1989; Briones, 1991, Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Algunos estudios en zonas tropicales sobre la remoción postdispersión, han detectado algunas variables que afectan el comportamiento en el forrajeo <sup>la alimentación</sup> de los mamíferos terrestres. La intensidad en la remoción postdispersión puede depender de diversas características de frutos y semillas. Generalmente los principales removedores prefieren aquellas especies que presentan una alta calidad nutricional y energética y evaden aquellas especies que contienen sustancias tóxicas, a esta variable se le denomina respuesta a la calidad nutricional (Janzen, 1971, Smythe, 1986).

El tipo de habitat es otro de los factores importantes en la remoción de semillas. Denominado como respuesta al habitat. Se ha demostrado que en grupos como los heterómidos, existe una marcada selección del habitat en ambientes desérticos (Kotler y Brown, 1986) y tropicales (Fleming, 1971, 1974). Evidentemente que esta distribución diferencial puede tener repercusiones en cuanto a la remoción de semillas que caen en ciertos habitats. Por lo que las semillas que caen en sitios preferidos por los roedores son más removidas, en comparación con las semillas que caen en sitios

menos preferidos por lo ratones (Janzen, 1986).

Finalmente, la remoción postdispersión de semillas puede ser afectada por la densidad de estas, denominandose a esta variable como respuesta a la densidad. Los sitios que presentan una mayor cantidad de semillas son los más visitados por los removedores. Tal es el caso de las sombras de semillas que se forman debajo de los árboles ~~paralelos~~ (Reichman, 1977; Janzen, 1971, 1983).

En este estudio se intenta determinar si la remoción postdispersión de frutos y semillas de 12 especies de plantas del bosque tropical caducifolio de Chamela, tiene relación con la densidad de estos en el suelo de la selva, con los diferentes habitats existentes en el área de estudio y con los diferentes tratamientos utilizados. Partiendo de la hipótesis que las remociones más altas de las especies vegetales se presentarán en los tratamientos descubiertos (sin protección), con densidad alta de semillas y en el ambiente con mayor cantidad de recursos que en ete caso se piensa sea la SM.

## **METODOS**

El estudio se realizó en la Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, en el estado de Jalisco. Las características más importantes del área se mencionan en la introducción general.

### **Colecta de frutos y semillas.**

Se colectaron las especies de frutos y semillas previamente identificadas en los abazones del ratón espinoso de abazones *L. pictus*, y que se encontraran en

abundancia en el suelo de la selva.

Posteriormente estas semillas fueron colocadas en los cuadrantes experimentales de remoción, una vez que la planta progenitora haya tiró todos sus frutos y semillas, y desapareció por completo del suelo de la selva.

Los frutos y semillas analizadas en este estudio fueron las siguientes: Semillas de Caesalpinia pulcherrima, Delonix regia, Crescentia alata, Enterolobium cyclocarpum, Albizia occidentalis, Helianthus annuus, Pithecellobium dulce y Recchia mexicana; y frutos de Amphiterygium adstringens, Celtis iguanaea, Coccoloba barbadensis y Guazuma ulmifolia.

El número total de semillas utilizadas para los experimentos en el campo fue de 2160 frutos o semillas por especie (< de 1 Kg por especie).

**Remoción de semillas en el suelo de la selva de Chamela.**

**Tipo de habitat.**

Se establecieron seis cuadrantes experimentales, tres en selva baja (SB) y tres en selva media (SM). Se procuró que los tres cuadrantes de cada zona presentaran condiciones topográficas similares. Cada cuadrante contó con una área aproximada de .5 ha, y constan de 10 líneas y 6 columnas, separadas cada una por 10 m.

**Densidad de semillas.**

En cada uno de los cuadrantes experimentales establecidos, se colocaron 15 pequeños lotes experimentales de 25 x 25 cm, en los cuales se depositaron diferentes

densidades de las semillas colectadas. Estas densidades fueron, (1) alta con 50 semillas y (2) baja con 5 semillas (la densidad de 15 semillas por 625 cm<sup>2</sup>, se consideró como la densidad promedio de semillas encontradas en el suelo de la selva; Martínez, 1988).

Seis de estos lotes corresponden a densidades altas, seis más a densidades bajas y los tres restantes con una densidad intermedia de 10 semillas para el tratamiento para hormigas. Por lo consiguiente, para los seis cuadrantes experimentales se tienen las siguientes cantidades: 36 lotes con densidad alta, 36 lotes con densidad baja y 18 lotes con densidad intermedia. Cabe mencionar que estos lotes fueron colocados al azar, cambiándose mes con mes, para evitar que los roedores u otros agentes removedores reconocieran sistemáticamente un sitio estable para cada lote experimental.

#### **Tratamiento y réplicas.**

Se realizaron tres tratamientos en este estudio:

1.- Sin protección (SP): para la cuantificación de la remoción de frutos y semillas del suelo de la selva por todos los probables removedores de semillas.

Se colocaron en cada uno de los cuadrantes experimentales, seis lotes con este tratamiento, tres de estas réplicas, con densidad alta (50) y las restantes tres con densidad baja (5). En total para los seis cuadrantes experimentales se colocaron 18 lotes con densidad alta sin protección y 18 lotes con densidad baja sin protección. En dichos lotes se permite el acceso a todos los posibles agentes removedores de frutos

y semillas.

**2.- Con protección (CP): para la cuantificación de la remoción de frutos y semillas del suelo de la selva por roedores.**

Estos lotes se protegieron con una malla de metal, con una abertura de 3 cm de diametro, elevada aproximadamente 5 cm de la base del suelo de la selva, lo que permite el paso exclusivamente a ratones. Se colocaron también en cada uno de los cuadrantes experimentales seis lotes con este tratamiento. Tres de estas réplicas con densidad alta (50), y las restantes tres con densidad baja (5). En total, para los seis cuadrantes experimentales, se colocaron 18 lotes con densidad alta con protección y 18 lotes con densidad baja con protección.

En estos lotes se permite el acceso solamente a pequeños mamíferos, entre estos a los roedores y a las hormigas.

**3.- Con protección, para el acceso a hormigas (PPH): para la cuantificación de la remoción de frutos y semillas del suelo de la selva por hormigas u otro posible removedor de tamaño similar.**

Se colocaron en cada uno de los cuadrantes experimentales tres lotes con este tratamiento, protegidos con una malla de metal con una abertura de aproximadamente 1.5 cm de diametro. En total, para los seis cuadrantes experimentales se colocaron 18 lotes solo con densidad intermedia (10).

**Obtención de los datos.**

La revisión de los lotes en cada uno de los seis cuadrantes experimentales, se realizó diariamente por las mañanas durante cinco días.

El porcentaje de la remoción se empezó a cuantificar hasta finalizar los cinco días después de la colocación de las semillas. Asimismo, se realizó una transformación estadística, obteniendo el arcoseno de la raíz cuadrada del porcentaje previamente obtenido para cada uno de los resultados en cada réplica (Fleming, 1977).

Después de la transformación de los datos, se realizaron pruebas de análisis de varianza de una vía (ANOVA), para comparar la remoción de frutos y semillas entre las diferentes especies de plantas. En donde la variable a analizar es la respuesta a la remoción de cada una de las semillas probadas y los factores fueron, el tipo de habitat, la densidad y el tipo de tratamiento. Asimismo, para visualizar la relación entre las 12 semillas se realizó un análisis de varianza multifactorial, en donde la variable de respuesta fue la remoción de semillas.

Finalmente se realizaron análisis de rangos múltiples (95%, LSD), para identificar los grupos homogéneos.

## RESULTADOS

En todas las especies analizadas, se observó remoción postdispersión del suelo de la selva por parte del ratón espinoso de abazones. Los análisis estadísticos muestran diferencias significativas entre estas 12 especies ( $F = 40.17$ ; d.f. = 11;  $P < 0.0001$ ).

Los porcentajes obtenidos de la remoción de frutos y semillas (95% I.C.), después de cinco días para las especies analizadas fueron los siguientes: especies con remoción baja *A. adstringens* ( $17.17 \pm 4.94\%$ ); moderada *G. ulmifolia* ( $42.08 \pm 5.11\%$ ), *C. iguanaeus* ( $44.20 \pm 4.9\%$ ) y alta *E. cyclocarpum* ( $73.41 \pm 4.04\%$ ), *C. pulcherrima* ( $79.51 \pm 6.38\%$ ), *B. mexicana* ( $80.12 \pm 5.16\%$ ), *C. barbadensis* ( $80.18 \pm 4.28\%$ ), *A. occidentalis* ( $80.34 \pm 5.2\%$ ), *P. dulcens* ( $80.89 \pm 4.28\%$ ), *H. annuus* ( $81.29 \pm 4.36\%$ ), *C. alata* ( $87.29 \pm 4.03\%$ ) y *D. regia* ( $90 \pm 6.37\%$ ; Figura 1).

La remoción postdispersión de frutos y semillas de acuerdo al factor habitat no mostró diferencias significativas ( $F = .318$ ; d.f. = 1;  $P = .5792$ ). Sin embargo, fue más baja en SB ( $69.68 \pm 3.51\%$ ) que en SM ( $71.07 \pm 3.36\%$ ; Figura 2A).

Al realizar los análisis de varianza múltiples, y analizar las interacciones entre la remoción de las 12 especies de frutos y semillas en los dos habitats, se encontraron diferencias significativas entre éstas ( $F = 3.319$ ; d.f. = 11;  $P = < .0005$ ). En el cuadro 1 se observan los promedios en la remoción para cada una de las 12 especies de frutos y semillas analizadas de acuerdo al factor habitat. De cada una de estas

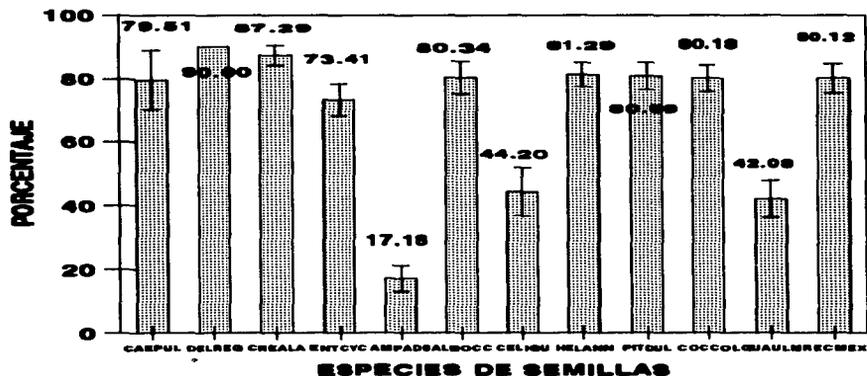


Figura 1. Porcentajes de remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas (95% I.C.), del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jal., por *L. pictus*.

especies, sólo una de estas mostró porcentajes similares en la remoción para ambos habitats (*D. regia*, 90%). En SB, siete especies presentaron remociones ligeramente más altas (*C. pulcherrima*, 83.78% ; *E. cyclocarpum*, 78.00%; *A. occidentalis*, 90.00% ; *C. iguanaeus*, 45.36% ; *H. annus*, 81.86% ; *P. dulcens*, 82.84% y *B. mexicana*, 83.78%). Mientras que las restantes cuatro especies presentaron remociones ligeramente más altas en SM (*C. alata*, 88.00% ; *A. adstringens*, 23.37%; *C. barbadensis*, 80.29% ; *G. ulmifolia*, 60.29%; Figura 3).

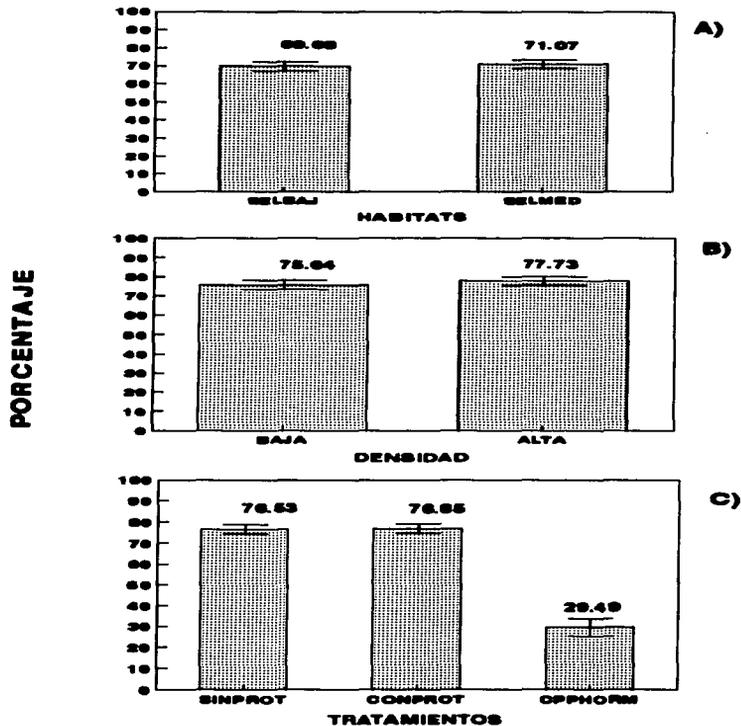


Figura 2. Porcentajes promedio de la remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas, de acuerdo a las diferentes variables analizadas. A) Habitat, B) Densidad y C) Tratamientos. SELBAJ= Selva baja; SELMED= Selva media; SP= Sin protección; CP= Con protección; PPH= Con protección para hormigas.



Figura 3. Porcentajes de la remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas por *L. pictus*, de acuerdo al factor habitat, en el suelo de la selva de Chamela. SB = Selva baja; SM = Selva mediana. (Nota: El orden en que aparecen las especies se encuentran en relación al Cuadro 1).

De acuerdo al factor densidad, no se observaron diferencias significativas en la remoción postdispersión de frutos y semillas entre las dos densidades ( $F = .884$ ; d.f. = 1;  $P = .3576$ ). A pesar de esto, se observó ligeramente mayor remoción en la densidad alta ( $77.73 \pm 2.18\%$ ) que en la baja ( $75.64 \pm 2.18\%$ ; Figura 2B).

Al realizar un análisis de varianza múltiple, y analizar la interacción entre la remoción en las diferentes densidades para cada especie, se observan diferencias

significativas ( $F = 1.937$ ; d.f. 11;  $P < 0.05$ ).

En el cuadro 2 se observan los promedios en la remoción para cada una de las 12 especies de frutos y semillas analizadas de acuerdo al factor densidad.

De estas especies, tres mostraron porcentajes similares en la remoción para ambas densidades (*D. regia*, *C. alata*, y *A. occidentalis*, con 90% cada una). Con densidad alta, cinco especies presentaron remociones ligeramente mayores (*C. pulcherrima*, 86.86%; *E. cyclocarpum*, 89.54%; *C. iguanaeus*, 58.88%; *P. dulcens*,

Cuadro 1. Porcentajes de la remoción postdispersión de frutos y semillas por *L. pictus*, en los dos hábitat analizados en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (Entre paréntesis se muestra el valor del intervalo de confianza al 95%)

ESPECIES	SELVA BAJA (%)	SELVA MEDIA (%)
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	82.50 (15.37)	78.02 (10.87)
<i>Delonix regia</i>	90.00	90.00
<i>Crescentia alata</i>	86.59 (7.93)	88.00 (7.93)
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	78.00 (7.93)	68.81 (7.94)
<i>Amphipterygium adstringens</i>	19.97 (9.73)	23.37 (9.72)
<i>Albizia occidentalis</i>	90.00 (10.87)	72.61 (9.72)
<i>Celtis iguanaeus</i>	45.36 (9.72)	43.04 (9.72)
<i>Helianthus annuus</i>	81.86 (8.64)	80.73 (8.52)
<i>Pithecolobium dukens</i>	82.84 (8.53)	79.02 (8.31)
<i>Coccoloba barbadensis</i>	80.06 (8.52)	80.29 (8.31)
<i>Guzuma ulmifolia</i>	25.11 (9.89)	60.29 (10.24)
<i>Recchia mexicana</i>	83.78 (10.24)	76.59 (10.06)

89.75% y *G. ulmifolia*, 54.38%). Mientras que las restantes cuatro especies presentaron remociones ligeramente más altas con densidad baja (*A. adstringens*, 23.12%; *H. annuus*, 84.06%; *C. barbadensis*, 89.26%; *B. mexicana*, 88.89%; Figura 4).

4n

Finalmente, de acuerdo a los diferentes tratamientos utilizados, se observaron diferencias significativas entre estos ( $F = 107.207$ ;  $d.f. = 2$ ;  $P < .00001$ ). Sobresale el porcentaje de la remoción con el tratamiento PPH, por ser sumamente bajo ( $29.49 \pm 5.89$ ), mientras que los restantes dos fueron más altos ( $SP = 76.53 \pm 3.27\%$  y  $CP = 76.84 \pm 3.27\%$ ; Figura 2C).



Figura 4. Porcentajes de la remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas por *L. pictus*, de acuerdo al factor densidad, en el suelo de la selva de Chamela. (Nota: El orden en que aparecen las especies se encuentran en relación al Cuadro 1).

Al realizar un análisis de varianza múltiple y analizar la interacción entre la remoción en los diferentes tratamientos para cada especie, se observan diferencias significativas ( $F = 10.297$ ; d.f. 18;  $P < 0.0001$ ).

En el cuadro 3 se observan los promedios en la remoción para cada una de las 12 especies de frutos y semillas, analizadas de acuerdo al factor tratamiento.

En todas las especies se observa una baja proporción de remoción con el tratamiento PPH; el valor de remoción más alto observado en las diferentes especies

Cuadro 2. Porcentajes de la remoción postdispersión de frutos y semillas por *L. pictus*, de acuerdo al factor densidad en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (Entre paréntesis se muestra el valor del intervalo de confianza al 95%)

ESPECIES	DENSIDAD BAJA (%)	DENSIDAD ALTA (%)
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	72.17 (9.29)	86.85 (9.29)
<i>Delonix regia</i>	90.00	90.00
<i>Crescentialata</i>	90.00	90.00
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	83.24 (6.57)	89.55 (6.57)
<i>Amphipterygium adstringens</i>	23.12 (8.04)	17.94 (8.04)
<i>Albizia occidentalis</i>	90.00	90.00
<i>Celtis iguaneus</i>	42.35 (8.04)	58.88 (8.04)
<i>Helianthus annuus</i>	84.06 (6.56)	77.15 (6.57)
<i>Pithecolobium dulce</i>	87.50 (6.56)	89.75 (6.57)
<i>Coccoloba barbadensis</i>	89.26 (6.56)	86.73 (6.57)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	42.26 (8.04)	54.38 (8.04)
<i>Recchia mexicana</i>	88.89 (8.04)	84.58 (8.04)

con este tratamiento se presentó en *C. alata* (76.48%), mientras que los restantes porcentajes se presentaron por debajo del 35% (Figura 5).

Por otra parte, en los restantes tratamientos (SP y CP), los valores resultaron muy similares. Al realizar el análisis de rangos múltiples (95% I.C.) estos constituyen un grupo homogéneo.

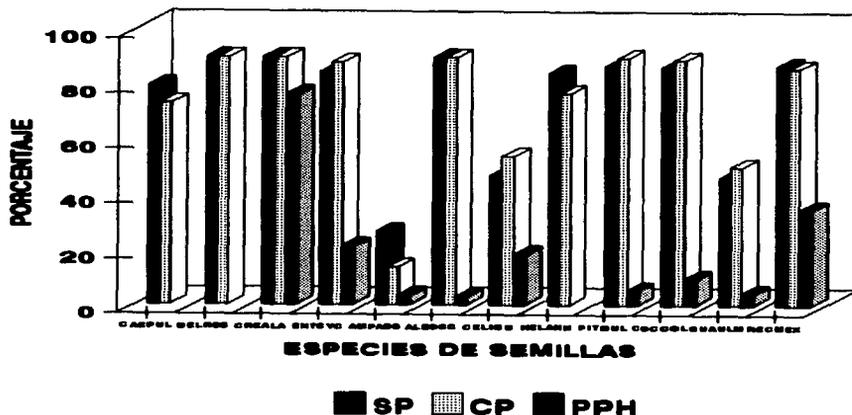


Figura 5. Porcentajes de la remoción postdispersión de 12 especies de frutos y semillas por *L. pictus*, de acuerdo a los diferentes tratamientos utilizados, en el suelo de la selva de Chamela. SP = Sin protección; CP = Con protección; PPH = Protección para hormigas. (Nota: El orden en que aparecen las especies se encuentran en relación al Cuadro 1).

Cuadro 3. Porcentajes de la remoción postdispersión de frutos y semillas por *L. pictus*, de acuerdo a los diferentes tratamientos utilizados en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (Entre paréntesis se muestra el valor del intervalo de confianza al 95%). SP= Sin protección; CP= Con protección; PPH= Protección para hormigas.

ESPECIES	TRATAMIENTO SP (%)	TRATAMIENTO CP (%)	TRATAMIENTO PPH (%)
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	79.51 (6.38)	73.14 (6.38)	
<i>Delonix regia</i>	90.00	90.00	
<i>Crescentia alata</i>	90.00	90.00	76.47 (9.98)
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	84.55 (7.06)	88.24 (7.06)	21.47 (9.98)
<i>Amphipterygium adstringens</i>	26.58 (8.46)	13.96 (8.83)	3.74 (12.22)
<i>Albizia occidentalis</i>	90.00	90.00	3.07 (17.28)
<i>Celtis iguanaeus</i>	47.05 (8.64)	54.18 (8.64)	18.55 (12.2)
<i>Helianthus annuus</i>	84.42 (7.05)	76.95 (7.05)	
<i>Pithecellobium dulce</i>	87.24 (7.06)	90.00	5.62 (10.58)
<i>Coccoloba barbadensis</i>	86.73 (7.05)	89.26 (7.05)	9.80 (14.97)
<i>Guazuma ulmifolia</i>	46.30 (8.64)	50.34 (8.64)	4.60 (14.97)
<i>Racchia mexicana</i>	87.18 (8.64)	86.29 (8.64)	34.77 (16.0)

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Al inicio del estudio, se esperaba una mayor remoción de frutos y semillas en los lotes experimentales sin protección (SP); ya que de esta manera la afluencia de los removedores como roedores, mamíferos medianos, aves e incluso insectos sería mucho más fácil. Sin embargo, al observar valores similares entre los tratamientos SP y CP, sugiere que la presencia de la exclusión, no afecta la actividad removedora de las semillas, y sí fue de gran ayuda para determinar cuales fueron los principales agentes removedores. De esta manera, se concluyó que los roedores son los principales removedores de frutos y semillas del suelo de la selva (Ver Capítulo I).

Resulta necesario reiterar que el mamífero más abundante, y a su vez el principal removedor de frutos y semillas del suelo de la selva, es el ratón espinoso de abazones L. pictus (Ceballos, 1989, Briones, 1991; Como se mencionó en el Capítulo I de este estudio, el principal removedor de frutos y semillas, resulta ser L. pictus).

Ya en estudios anteriores, se ha mencionado al género Liomys como uno de los mamíferos más importantes como removedor de frutos y semillas en selvas secas de Norte y Centroamérica (Fleming, 1974; Fleming y Brown, 1975; Janzen, 1982a,b; 1986), lo que coincide con los resultados obtenidos por este estudio.

Con estos antecedentes, resulta claro asumir que la remoción de las 12 especies analizadas fue realizada principalmente por el ratón espinoso de abazones, y sólo un pequeño porcentaje se llevó al cabo por insectos (hormigas principalmente; 29.49%; Ver Capítulo I).

De las 12 especies analizadas, todas estas fueron removidas en mayor o menor proporción, independientemente de su tamaño, olor o contenido nutricional. Esto no significa que todos estos propágulos sean aprovechados por los ratones, pero si sugiere que estos animales almacenan gran cantidad de alimento, y seleccionan en sus madrigeras aquel que les confiere la mejor opción alimenticia (Smyth y Reichman, 1984).

Se ha observado en algunas selvas que las semillas tienen un período de latencia relativamente amplio, y con fuertes defensas (semillas procedentes de plantas policárpicas de ambientes estacionales; Vázquez-Yanes y Orozco, 1984). Por lo tanto, pueden durar más tiempo en el suelo de la selva sin que estas pierdan sus propiedades, característica que es aprovechada por los ratones heterórnidos en la selva seca de Chamela.

Del capítulo anterior, se predijo que las especies vegetales más consumidas en el laboratorio bajo dietas estrictas, serían las más removidas del suelo de la selva; por el contrario, aquellas menos consumidas en el laboratorio, serían menos removidas. Los resultados obtenidos, muestran que esta predicción se cumple en un poco más del 80%; es decir, las predicciones para 10 de estas especies resultaron correctas (Ver Anexo 1).

De esta manera, las especies que resultaron con valores dietéticos altos, se pronosticó porcentajes de remoción alta; mientras que las especies con valores

dietéticos bajos, se pronosticó un porcentaje de remoción baja. Los resultados mostraron una relación directa en 10 de las 12 especies analizadas, ya que en los frutos y semillas en los cuales se pronosticó remoción alta, efectivamente su remoción fue alta, tal fue el caso de *D. regia*, *C. alata*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *H. annus*, *C. barbadensis* y *B. mexicana*.

Por otra parte, los frutos y semillas a los cuales se les pronosticó remociones bajas, dos de ellas resultaron con remoción alta, como fue el caso de *C. pulcherrima* y *P. dulcens*. Mientras que las restantes tres resultaron con porcentajes de remoción media o baja, como *C. iguanaes*, *G. ulmifolia* y *A. adstringens*.

Seguramente muchas de las especies con porcentajes de remoción alta, presentan una mayor facilidad de manejo y transporte para los ratones y de esta manera gasten menos energía en esta actividad, lo que ocasiona una disminución en el tiempo de exposición hacia sus depredadores (Brown, 1989). Asimismo, pudiera ser que estas especies sean complementarias y valiosas al combinarlas con otras especies de frutos y semillas, por tanto serían más altamente removidas del suelo de la selva.

De las dos especies en la cual la predicción resultó equívoca, *C. pulcherrima* y *P. dulcens*, seguramente fueron removidas por la facilidad de manejo por el tamaño pequeño que presentan.

Finalmente, las tres especies con porcentajes de remoción baja, *C. iguanaes*, *G. ulmifolia* y *A. adstringens*, seguramente no fueron removidas por la mala calidad nutricional que presentan, por la presencia de algunas sustancias tóxicas y por el



711

Fecha	Idioma	clave U.	No. de matriz	f. cat.	Idem.
<p>Registro de Tesis</p>					<p>Año en que se presenta la tesis : 199</p>
00000	-				- 999-199
01000	Autor:	PRIONES	SALAS	MIGUEL	
07000	Cocautor:	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)	
07000	Cocautor:	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)	
07000	Cocautor:	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)	
02481	Título:				
Subtítulo:					
02000	Lugar de Edición: México ; El autor ; 199			; El autor ; 199	
03000	No. páginas:		p.	Idioma: Español	
Ilustraciones:		SI	NO	p.p ( il, mapas, planos, fotografías )	
Grado:	Carrera:				
L M D E					
Facultad o escuela:					
Universidad:					
Tema que trata la tesis:					
Grado cocesor de tesis:		07000			
L M D E	Asesor:				
07000	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)		
07000	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)		
07000	Apellido paterno	Apellido materno	Nombre(s)		
07100	Universidad Nacional Autónoma de México.				
08000	Incluye :				
08000	Acompañado de :				
08000					
04000	Tesis				

## **INSTRUCTIVO PARA LLENAR LA FORMA DE REGISTRO DE TESIS**

- 1.- **Transcriba la información de manera clara, de acuerdo a las instrucciones que aquí se señalan. Escriba con tinta y letra de molde. Dejando en blanco las etiquetas 090, 260, 502 y 710.**
- 2.- **AÑO EN QUE SE PRESENTA LA TESIS:** Escriba solamente el año (omita día y mes); utilice para ello caracteres numéricos.
- 3.- **AUTOR:** Escriba el nombre del autor en el siguiente orden: apellidos paterno, materno y nombre(s). Si la tesis ha sido elaborada por varias personas, indicarlo en el orden que se presentan en la tesis. Si son más de tres autores, transcribir los demás autores en la etiqueta 700 agregando *constr.*
- 4.- **TÍTULO DE LA TESIS:** Escribalo tal y como aparece en la portada de la tesis. En caso de haber sustituido anotario en el renglón correspondiente.
- 5.- **LUGAR DE EDICIÓN:** Indique la ciudad donde fue presentada la tesis en examen profesional. No se considera lugar de edición la ciudad donde fue impresa la tesis.
- 6.- **NÚMERO DE PAGINAS:** Anote el último número que aparezca impreso en la paginación del ejemplar y/o si la obra tiene varios volúmenes.
- 7.- **ILUSTRACIONES:** Si su tesis cuenta con ilustraciones, tache la palabra "SI", especificando el tipo de ilustración (mapas, esquemas, diagramas, fotografías, etc.). En caso contrario la palabra "NO".
- 8.- **IDIOMA:** Indique el idioma si la tesis fue redactada en idiomas extranjero.
- 9.- **GRADO ACADÉMICO:** Tache la letra que corresponda al grado académico que obtiene mediante la presentación de la tesis: L licenciatura, M maestría, D doctorado, E especialización.
- 10.- **CARRERA:** Escriba el nombre completo de la carrera objeto de la tesis de acuerdo a su denominación oficial en los planes de estudio de la universidad e institución correspondiente. En caso de que el mismo trabajo sea para dos licenciaturas diferentes, entregar 2 ejemplares para cada una de ellas, con su hoja de registro respectiva. No utilice abreviaturas.
- 11.- **FACULTAD O ESCUELA:** Anote el nombre completo oficial de la facultad o escuela a la que corresponda la tesis. No utilice abreviaturas.
- 12.- **UNIVERSIDAD:** Si la tesis fue presentada en alguna facultad o escuela de la U.N.A.M., deje en blanco este renglón. En caso contrario, consigne el nombre completo y oficial de la universidad correspondiente.
- 13.- **TEMAS DE QUE TRATA LA TESIS:** Anotar los temas que definen el objeto de la investigación, por orden de importancia, de manera clara y concisa.
- 14.- **GRADO ACADÉMICO DEL ASESOR DE LA TESIS:** Indicar -en caso de saber- el grado de la misma manera que se pide en el punto 9 de este instructivo.
- 15.- **NOMBRE DEL ASESOR DE LA TESIS:** Escribir el nombre de acuerdo al siguiente orden: apellidos paterno, materno y nombre(s). Si existe más de un asesor regístrelos en el orden en que aparecen en la tesis, en las siguientes etiquetas 700.
- 16.- Utilice la etiqueta 500 cuando la tesis venga acompañada de: video, disquete, cassette, etc.
- 17.- **RESUMEN:** Si la tesis que registra corresponde al nivel de doctorado, se deben anotar 4 resúmenes no mayores de una cuartilla (dos en español y dos en inglés).

tamaño grande que tienen dos de ellas (Ver Capítulo II).

De acuerdo al factor *habitat*, no se observaron diferencias significativas en la remoción postdispersión de las 12 especies de frutos y semillas analizadas. Esto seguramente resulta porque la distribución de las poblaciones de *L. pictus* en los dos tipos de comunidades vegetales que componen la zona de Chamela resulta ser muy similar (Briones, 1991). Sin embargo, Ceballos (1989), estimó la estacionalidad y disponibilidad de elementos vegetales en SB y SM, y encontró una mayor producción vegetal en SM, lo que suponía una mayor remoción postdispersión en esta comunidad.

Resulta interesante mencionar, que la disponibilidad de frutos y semillas en ambas comunidades vegetales a lo largo del año resulta muy productiva (Bullock y Solís-Magallanes, 1990), por lo que seguramente no existe preferencia por parte de los ratones en habitarlos (Briones, 1991), y por lo tanto en la remoción de los propágulos en cualquiera de los dos microhabitats. Se debe considerar por otra parte, que ambas comunidades vegetales, se encuentran muy cercanas y no existen barreras físicas o ecológicas importantes, que pudieran comportarse como un impedimento en el desplazamiento de los individuos de *L. pictus*. Por lo que, las especies vegetales que se encuentran en una comunidad, pudieran servir como complemento alimentario de las que son consumidas en la otra comunidad vegetal. Finalmente, cabe destacar que los posibles competidores en la remoción de frutos y semillas, se encuentran en iguales circunstancias en cuanto a la probabilidad de remoción.

A pesar de que algunos autores han mencionado que la heterogeneidad ambiental influye de manera importante sobre algunos factores biológicos de las especies, como demografía y reproducción (Fleming, 1975; Conley, *et al.*, 1977; Abramsky, 1988), los resultados obtenidos en este estudio muestran que para la remoción postdispersión de frutos y semillas en este ambiente no resulta determinante.

De acuerdo al factor densidad, se esperaba que la remoción postdispersión de frutos y semillas fuera mayor en la densidad alta (50 propágulos). Algunos autores como Janzen (1982a,b), Perry y Fleming (1980) y Casper (1988), entre otros, mencionan que la remoción de semillas es afectada fuertemente por la cantidad de semillas que se encuentren disponibles en el suelo de la selva; es decir, entre más semillas se encuentren por unidad de área, mayor es la intensidad en la remoción. Sin embargo, los resultados obtenidos en este estudio demuestran lo contrario, ya que no se observaron diferencias significativas entre ambas densidades.

Esto seguramente tiene mucha relación con lo mencionado anteriormente, ya que la composición de especies vegetales, y el porcentaje de frutos y semillas en el suelo de la selva de Chamela, resulta muy homogéneo a lo largo del año. Esto significa para los ratones, que siempre encontrarán alimento disponible en grandes cantidades, por lo que la selección de los parches de semillas con diversas densidades no resulta tan determinante para esta especie, y en este ambiente.

De las 12 especies analizadas, cuatro de estas, resultan con porcentajes altos para densidades bajas. Es decir, la remoción postdispersión de estas especies se comporta de manera denso-independiente, como se ha observado en otros estudios (Mittelbach y Gross, 1984). Tres más, presentan porcentajes similares (90%), y las restantes cinco, presentan porcentajes de remoción alto en las densidades altas; es decir, la remoción postdispersión de estas especies se comporta de manera denso-dependiente, como en la mayor parte de los estudios realizados (Wilson y Janzen, 1972; Janzen, 1982; Casper, 1987; Hulme, 1994). Esto demuestra una ligera preferencia por la densidad alta, sin embargo, al realizar los análisis estadísticos, no se observan diferencias significativas entre ambas densidades.

Sánchez-R. (1993), en un estudio previo en la región de Chamela, Jal., registró diferencias significativas en la remoción postdispersión de semillas en ambos habitats. Encontró que los parches experimentales con densidades altas, registran porcentajes de remoción alta. Menciona que *L. pictus*, al poseer estructuras para el transporte de las semillas y conducta para almacenar dichas semillas, abate los costos energéticos en tal actividad.

A pesar de los resultados registrados por Sánchez-R (1993), esto significa, que para las doce especies estudiadas, aún sin contar con un alto contenido nutricional, y además contar con metabolitos secundarios (ver Capítulo II), la mayor parte de estas (con excepción de *A. adstringens*, que presentó porcentajes de remoción bajo), fueron

altamente removidas, sin considerar en cual de los dos microhabitats, ni en que cantidad se encontraban. Esto claramente demuestra que *L. pictus*, funciona en este ecosistema como un fuerte depredador de gran parte de las especies de frutos y semillas presentes en la selva de Chamela.

Sin embargo, y con los datos obtenidos en este estudio, seguramente *L. pictus* aprovecha todos los bancos de semillas disponibles en el suelo de la selva, sin importar su tamaño. Incluso pudo observarse que en algunas especies vegetales analizadas, los porcentajes de remoción fueron ligeramente más altos en parches experimentales con densidad baja, como fue el caso de *A. adstringens*, *H. annuus*, *C. barbadosensis* y *R mexicana* (Figura 4).

Esto sugiere que *L. pictus* se alimenta por tiempos cortos, realizando varias salidas de su madrigera y almacenando todas las semillas que encuentra a su paso, para posteriormente seleccionar las que le confieren el mejor sustento alimenticio. De esta manera, también evita que el tiempo de permanencia fuera de su madrigera sea alto y con esto evitar a sus depredadores. También contribuye a esto, la existencia de una gran cantidad de parches de semillas de diferentes especies disponibles en el suelo de la selva a lo largo del año (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Ver Capítulo IV); lo que ocasiona que se incremente de manera importante la tasa de encuentros con estos parches. Esta depredación, finalmente debe ocasionar un fuerte control en la demografía de muchas de las especies vegetales productoras de frutos o semillas que componen la comunidad de la selva y que son consumidas por *L. pictus*.

**LITERATURA CITADA**

- Abramsky, Z. 1988.** The role of habitat and productivity in structuring desert rodent communities. *Oikos*, 52:107-114.
- Briones, S.M. 1991.** Patrón demográfico y reproductivo de *Liomys pictus* (Rodentia: Heteromyidae) en un bosque tropical caducifolio. Tesis Maestría. Facultad de Ciencias UNAM.
- Brown, J.H. y P. Harney. 1989.** Ecology of desert heteromyids. *In*: Biology of the Family Heteromyidae. (E.J. Brown y H. Genoways, eds.) Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No. 10.
- Bullock, S.C. y A. Solís-Magallanes. 1990.** Phenology of Canopy Trees of a tropical Deciduous Forest in Mexico. *Biotropica*. 22(1):22-35.
- Casper, B.B. 1987.** Spatial patterns of seed dispersal and postdispersal seed predation of *Cryptantha flava* (Boraginaceae). *Am. Journ. Bot.* 74:1646-1655.
- Ceballos, G. 1989.** Population and community ecology of small mammals from tropical deciduous and arroyo forest in western Mexico. Unpubl. Ph.D. Dissertation. The University of Arizona.
- Conley, W., J.D. Nichlos, and A.R. Tripton. 1977.** Reproductive strategies in desert. Pp. 193-216. *In*: Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahua Desert Region USDI, National Park Service. (R. Wauer and D. Riskind, eds.). Trans. R. Proc. Ser. No. 3.

- Dirzo, R. y C.M. Dominguez, 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. Dordrech, Netherlands: Junk Publishers. pp. 392.**
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. Univ. California Publ. Zool., 69: 1-100.**
- Estrada, A. y T. H. Fleming (eds.). 1986. Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publ. Dordrecht.**
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc Publ. Mus. Zool., Univ. Mich., 143:5-77.**
- Fleming, T.H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican Heteromid rodents. Ecology, 55(3): 493-561.**
- Fleming, T.H. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. Jour. Mamm., 55(3):543-561**
- Fleming, T.H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Golley. F. B, Petrosewicz, K., and Ryszkowski L.). Cambridge University Press.**
- Fleming, T.H. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. Jour. Mamm. 58(1):102-106. of microhabitat and seed preference. Ecology 62: 1395-1399.**

- Hulme, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Jour. Ecol.* 82:645-652.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 2: 465-492.
- 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. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest. Pp. 167-182. *In: Tropical Rainforest Ecosystems. A structure and function.* (F.B. Golley, ed.) Elsevier Scientific Publ. Comp. Amsterdam.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what, where. Pp. 251-271, *In: Frigivores and seed dispersal* (Estrada, A. and T.H. Fleming, eds.) Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Kotler, B. y J.S. Brown. 1988. Environmental heterogeneity and the coexistence of desert rodents. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 281- 307.

- Martinez, G.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. México D.F. 126 pp.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. Méx., 28: 29-1979.
- Mittelbach, G.G. y K.L. Gross, 1984. Experimental studies of seed predation in old-fields. Oecologia, 65:7-13.
- Pérez, G.A. 1978. Observaciones sobre la morfología, alimentación y reproducción de <sup>JL</sup>*Liomyzomys*, Rodentia, Heteromyidae. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias UNAM, México.
- Perry, A. y T.H. Fleming. 1980. Ants and rodents predation on small animal dispersed seeds in a dry tropical forest. Brenesia17: 11-22.
- Reichman, O.J. 1977. Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. Ecology 58: 454-457.
- Sánchez-Cordero, V. y T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids., In: Biology of the Family Heteromyidae. (J.H. Brown y H.H. Genoways, eds.) Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm. Num. 10.

- Sánchez-R., G. 1993. Remoción postdispersión de semillas por roedores en la Estación de Biología "Chamela", Estado de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Esc. Nal. Est. Prof.-Iztacala, UNAM. México. 39 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. 371-395. *In: Frugivores and seed dispersal.* (Estrada, A. y T.H. Fleming, eds.) Dordrech, Netherlands: Junk Publishers.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. Ecophysiology of seeds germination in the tropical humid forest of the world: A review. Pp.37-50, *In: Physiological ecology of plants of the wet tropics,* (E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes, eds.). The Hague: Dr. W. Junk.
- Wilson, D. y D.H. Janzen, 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology.* 53:954-959.

## CAPITULO IV

---

### **ECOLOGIA DE POBLACIONES DE *Liomys pictus* (HETEROMYIDAE), Y SU RELACION EN LA REMOCION POSTDISPERSION DE FRUTOS Y SEMILLAS EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

#### **RESUMEN**

Se estudio la dinámica poblacional del ratón espinoso de abazones *Liomys pictus* en un bosque tropical caducifolio. Por medio del método de enumeración del Mínimo Número de Individuos Vivos, se obtuvo el tamaño poblacional. La densidad poblacional fluctuó de 24 a 80 ind./ha ( $X = 52$  ind./ha;  $CV = 22.97$ ). El pico poblacional se registró en el mes de octubre de 1989, permaneciendo sin cambios de 50 a 65 ind./ha desde noviembre de 1989 a octubre de 1990, para decrecer posteriormente en diciembre de 1990. La residencia media individual no presentó diferencias significativas entre hembras y machos (282 días;  $F = 1.24$ ;  $P > 0.1$ ). La mayoría de los individuos atrapados fueron adultos, mientras que menos del 40% fueron subadultos y . No se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos, esta fue de 1:1 ( $X^2 = 0.7952$ ;  $P > .10$ ;  $N = 438$ ; 51.53% machos y  $N = 412$ ; 48.47% hembras). Una alta proporción de machos fue capturada durante la temporada de lluvias ( $X^2 = 3.9260$ ,  $P < .10$ ;  $N = 257$ , 54.56% machos, y  $N = 214$ , 45.44% hembras), mientras que en la estación seca se colectaron más hembras ( $X^2 = 0.7626$ ,  $P > .10$ ;  $N = 181$ , 47.76% machos, y  $N = 198$ , 52.24% hembras).

Se observó una baja proporción de hembras activas a lo largo del estudio (cerca del 7%; N = 413 hembras adultas). No se observaron diferencias significativas en la proporción de hembras lactantes durante la temporada de secas comparada con la de lluvias ( $X^2 = 9.94$ ,  $P > 0.1$ ). Se realiza una discusión relacionando la disponibilidad de frutos y semillas en la selva de Chamela y los valores poblacionales obtenidos. Se concluye que la actividad reproductiva y el reclutamiento de por parte de L. pictus se realiza durante la temporada de mayor disponibilidad de recursos, además, la flexibilidad en la reproducción y el buen aprovechamiento de frutos y semillas disponibles en el suelo de la selva, son factores que determinan la producción de descendencia por parte del L. pictus.

#### INTRODUCCION

Muchos roedores han sido objeto de estudios demográficos y reproductivos, lo que ha ayudado a entender aspectos fundamentales sobre la teoría de historia de vida en diferentes ambientes.

Los ratones espinosos de abazones Liomys y Heteromys (Heteromyidae), son roedores granívoros terrestres que se distribuyen desde el norte de México hasta el norte de Sudamérica. Liomys generalmente se encuentra en bosques estacionales secos (bosques tropicales caducifolios; Rzedowski, 1986) o matorrales espinosos a lo largo de las tierras bajas del Pacífico y de las regiones áridas del Altiplano Mexicano; mientras que Heteromys se distribuye principalmente en selvas húmedas

en montaña o regiones de tierra baja a lo largo de la Costa del Atlántico (Hall, 1981).

Se han realizado algunos estudios sobre poblaciones de los ratones espinosos de abazones, por ejemplo con Liomys en bosques tropicales decídúos, como Liomys pictus en Chamela, Jalisco, México (Collet *et al.*, 1975; Ceballos, 1989, Briones, 1991), Liomys salvini en La Pacífica, Costa Rica (Fleming, 1974), y Liomys adspersus en Panamá (Fleming, 1971). Asimismo, con Heteromys desmarestianus en selvas húmedas, como en Los Tuxtlas, Veracruz, México (Sánchez-Cordero, 1993), Monteverde, Costa Rica (Anderson, 1982), La Selva, Costa Rica (Fleming, 1974), and Panamá (Fleming, 1971).

Estos estudios sugieren que los patrones de lluvia tienen fuertes efectos sobre la producción de frutos y semillas, influyendo sobre las poblaciones de los ratones espinosos de abazones (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993). La densidad de poblaciones generalmente se incrementa durante la estación de lluvias, dado el alto reclutamiento de individuos jóvenes, y decrece cuando la estación seca progresa.

El ciclo poblacional en Heteromys es largo comparado con el de Liomys, ya que comúnmente se distribuye en habitats con alta estacionalidad de lluvias. La longitud de la temporada de nacimientos y la tolerancia coespecífica decrece con un incremento en la estación de lluvias y cuando escasea el alimento. En general, L. pictus aparentemente sincroniza su reproducción con los picos de producción de su alimento (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Este estudio adiciona información sobre la demografía y reproducción de Liomys pictus en un bosque tropical caducifolio altamente estacional, y compara las tendencias poblacionales con los patrones observados en otros ratones heteromidos. Inicialmente se predijo una ciclo de población anual con una alta actividad reproductiva estacional, y un alto reclutamiento de jóvenes durante los picos de alta producción de frutos y semillas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal.

#### **METODOS**

Este estudio se desarrolló en la "Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela" (Chamela), del Instituto de Biología de la UNAM.

Se estableció un cuadrante de 1.2 ha, con 120 estaciones de trapeo, en las cuales se colocó una trampa tipo "Sherman" para colecta de animales vivos (7.5 x 9.0 x 30cm), arregladas en intervalos de cada 10 m cada una en un patrón de 12 x 10. Para corregir el efecto del margen, resultado de trapear ratones a lo largo del borde del cuadrante, se adicionó una línea de 20 m más por ser la distancia media que recorre el ratón espinosos de abazones (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993), por lo que el área muestreada fue de 1.4 ha.

Se empleó el método de captura-recaptura, trapeando por cinco noches consecutivas cada mes, desde junio de 1989 a diciembre de 1990 y repitiéndose desde junio de 1992 a diciembre de 1993, lo que funcionó como una réplica del experimento.

Los ratones capturados se marcaron por medio de la técnica de ectomización de falanges, se pesaron, midieron, sexaron, se registró la condición reproductiva y se obtuvo la estación de trampeo.

Se estimó el tamaño de la población mediante un método de estimación, denominado mínimo número de individuos vivos (MNIV; Krebs, 1966). Se obtuvo el índice de trampeo de acuerdo al método de Krebs (Krebs, *et al.*, 1976), además se reporta el número mensual de ratones atrapados. Los ratones capturados se clasificaron de acuerdo a su edad en adultos, subadultos y jóvenes. Los ratones con peso < 25 g fueron considerados como jóvenes. Se compararon los cambios en la densidad de la población utilizando un ANOVA de medidas repetidas (Zar, 1984).

La actividad reproductiva en hembras fue considerada, como receptivas cuando los ratones mostraron vaginas abiertas, y como lactantes cuando los ratones mostraron los pezones grandes. Los ratones con testículos escrotados y epidídimo elongado fueron considerados como machos activos. La temporada reproductiva para ambos sexos incluye el intervalo de tiempo entre el primero y el último registro de una hembra lactante y un macho activo.

Las tendencias poblacionales se relacionaron con la producción de frutos y semillas de los árboles más comunes que producen generalmente grandes cosechas. La fenología de árboles y arbustos y las preferencias de frutos y semillas por *L. pictus* se mencionan en capítulos anteriores (Ver anexo 1).

## RESULTADOS

Los índices de trampeo obtenidos denotan en la mayoría de los períodos de colecta valores bajos, menores al 50% (Tabla 1). Solamente en el mes de noviembre sobrepasa este valor (64%), mientras que en las restantes estimaciones los valores se encuentran por debajo de este valor. Estos datos sugieren una captura baja de individuos en la población; el MNIV requiere de un alto índice de trampeo para estimar la densidad poblacional (ver Hilborn *et al.*, 1976)

La estimación del MNIV y el número total de animales capturados se encuentran significativamente relacionada ( $r = 0.88$ ;  $P < 0.0001$ ), indicando que la estimación del MNIV resulta en la mayor parte de los meses más alta.

La densidad poblacional en *L. pictus* fluctuó de 24 a 80 ind./ha ( $X = 52$  ind./ha;  $CV = 22.97$ ). El pico poblacional se registró en octubre del primer año, permaneciendo relativamente sin cambios de 50 a 65 ind./ha desde noviembre de 1989 a octubre de 1990, hasta decrecer fuertemente en diciembre de 1990 (Fig. 1).

Más del 50% de los individuos capturados ( $N = 340$ ) permanecen solamente por tres meses o menos en el cuadrante, y cerca del 25% permanece alrededor de seis meses. La residencia media individual no presenta diferencias significativas entre hembras con 10.7 meses (321 días), comparadas con los machos con 9.4 meses (282 días;  $F = 1.24$ ,  $P > 0.1$ ). Una hembra permaneció por 17 meses (510 días), y dos machos por 12 meses (360 días) como residentes en el cuadrante experimental. La mayoría de los individuos atrapados resultaron ser adultos, mientras que menos del

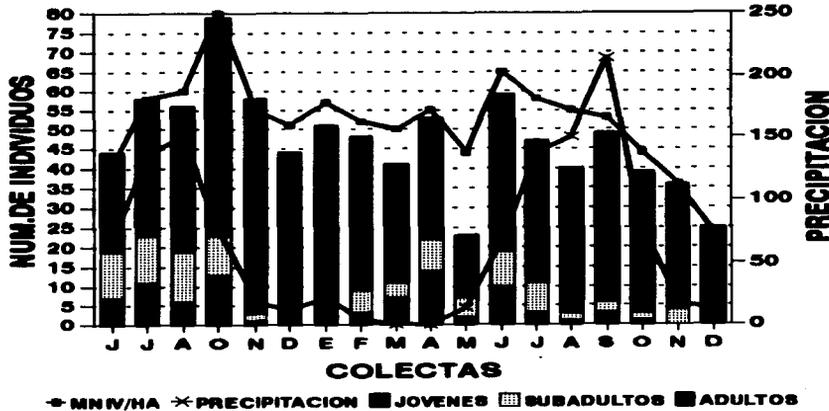


Figura 1. Tamaño poblacional y estructura de edades de *Liomys pictus* en un bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco.

40% fueron subadultos y jóvenes. Los jóvenes fueron colectados durante muchos meses, excepto en el mes de diciembre de todos los períodos de colecta, el pico de capturas se localizó en los meses de julio a octubre y en el mes de abril (Fig. 1).

No se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos; esta fue de 1:1 del número total de animales capturados ( $X^2 = 0.7952$ ,  $P > .10$ ;  $N = 438$ , 51.53% machos, y  $N = 412$ , 48.47% hembras). Una alta proporción de machos fueron capturados durante la estación lluviosa ( $X^2 = 3.9260$ ,  $P < .10$ ;  $N = 257$ , 54.56% machos, y  $N = 214$ , 45.44% hembras), mientras que en la estación seca se

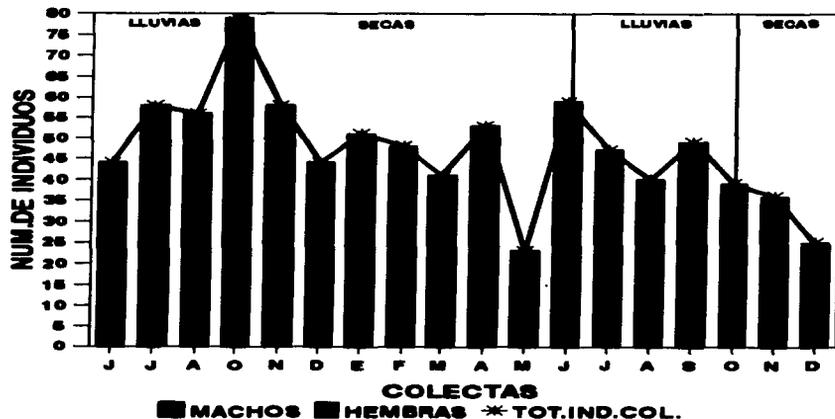


Figura 2. Proporción de sexos en la población de *Liomys pictus* en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (La línea indica el total de individuos colectados de ambos sexos).

colectaron más hembras ( $X^2 = 0.7626, P > .10; N = 181, 47.76\%$  machos, y  $N = 198, 52.24\%$  hembras).

Cerca del 7% de hembras adultas ( $N = 413$ ), fueron observadas como lactantes, éstas se registraron de junio a agosto de 1989 (entre el 20-40%), y de febrero a junio de 1990 (de 5-30%). Algunas hembras lactantes fueron observadas en diciembre de 1989 y noviembre de 1990. No se observaron diferencias significativas en la proporción de hembras lactantes en la temporada de secas

comparada con la estación lluviosa ( $X^2 = 9.94$ ,  $P > 0.1$ ). Se observó que las hembras sólo presentaron un período de lactancia durante el estudio (Fig. 2).

Machos con testículos escrotados fueron observados en todos los meses de este estudio. Una alta proporción de machos comparada con las hembras fueron observados en condiciones reproductivas, alrededor del 44% de machos adultos ( $N = 441$  incluye solamente machos adultos). La actividad reproductiva en machos se concentró de noviembre de 1989 a abril de 1990 con más del 60% de machos

**Tabla 1.** Índice de trampeo (MNIV), para *Liomys pictus*, por período de colecta, en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal.

PERIODO DE COLECTA	INDICE DE TRAMPEO (%)
JUNIO (89 Y 92)	-
JULIO	0.48
AGOSTO	0.32
OCTUBRE	0.41
NOVIEMBRE	0.34
DICIEMBRE	0.39
ENERO (90 Y 93)	0.39
FEBRERO	0.41
MARZO	0.40
ABRIL	0.47
MAYO	0.18
JUNIO	0.41
JULIO	0.36
AGOSTO	0.37
SEPTIEMBRE	0.43
OCTUBRE	0.44
NOVIEMBRE	0.64
DICIEMBRE	-

adultos con testículos escrotados. Los picos reproductivos con más del 80% de machos adultos con testículos escrotados fueron observados de diciembre de 1989 a febrero de 1990 y de noviembre a diciembre de 1990. Una alta proporción de machos reproductivos se observó durante la temporada de secas comparada con la estación de lluvias ( $X^2 = 9.25, P < 0.1$ ; Fig. 2).

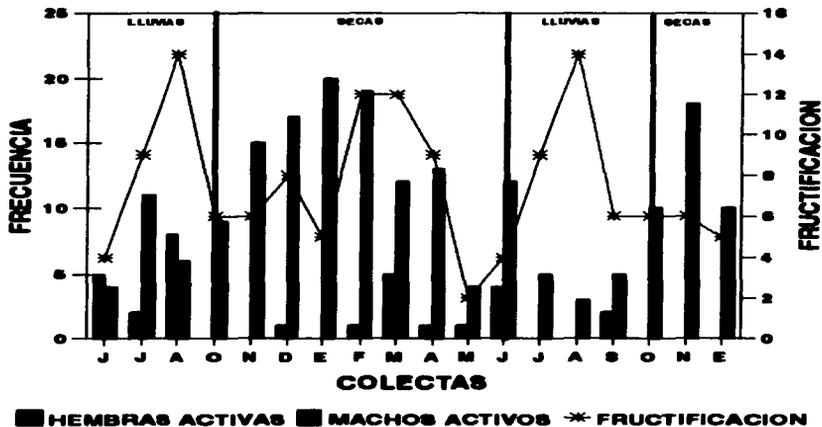


Figura 3. Patrón reproductivo de hembras y machos de *Liomys pictus* en un bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. La línea indica el total de especies que presentan fructificación en el mes correspondiente (Datos obtenidos de Bullock y Magallanes, 1990).

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

La densidad poblacional en L. pictus se incrementa durante el fin de la temporada de lluvias, y se registra sin cambios notorios durante la estación seca. Finalmente, decrece durante la temporada de lluvias y principio de la temporada de secas en 1990. Un alto reclutamiento de jóvenes resulta en un incremento en la población durante el fin de la temporada de lluvias, y durante la temporada de secas en 1990. Los picos en la densidad de los jóvenes coinciden con los picos de la lactancia en las hembras, lo que sugiere un reclutamiento en la población por parte de los jóvenes, como resultado de la reproducción in situ.

Estudios previos con L. pictus en Chamela <sup>registran</sup> reportan altas variaciones poblacionales, fluctuando de 15 a 26 ind./ha (Collet *et al.*, 1975), y de 5 a 40 ind./ha (Ceballos, 1989). Otras especies de Liomys mostraron altas variaciones poblacionales, como en Liomys salvini fluctuando de 20 a 100 ind./ha en el Parque Nacional de Santa Rosa (Janzen, 1986), y de 4 a 8 ind./ha en La Pacifica (Fleming, 1974), ambos sitios en Costa Rica, finalmente Liomys adspersus con 5 a 11 ind./ha en Panamá (Fleming, 1971).

Entre los ratones espinosos de abazones, las especies de Heteromys 2 generalmente muestran altas densidades comparadas con las estimadas para las especies de Liomys, dado que existe una alta productividad de frutos y semillas en las selvas húmedas comparada con los bosques tropicales decídúos (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993). En el presente estudio, los picos poblacionales de L. pictus, registran

valores del 30% comparado con otros ratones espinosos de abazones (Sánchez-Cordero and Fleming, 1993). Por ejemplo, *Heteromys desmarestianus* registra una alta variación en la densidad poblacional, observándose de 2 a 50 ind./ha en una selva húmeda de tierras bajas en Veracruz, México; de 3 a 25 ind./ha en una selva húmeda de media-elevación en Monteverde, Costa Rica (Anderson, 1982); de 7 a 18 ind./ha en una selva húmeda de tierras bajas en La Selva, Costa Rica (Fleming, 1974), y menos de 3 ind./ha en una selva húmeda de tierra baja en Panamá (Fleming, 1971).

La alta variación en la densidad observada entre especies de ratones espinosos de abazones, o bien en heterómidos del desierto, sugieren que la densidad poblacional en heterómidos granívoros puede parcialmente variar de acuerdo a los "pulsos" en la producción de frutos y semillas en habitats contrastantes como bosque tropical <sup>con</sup>decíduo, selvas húmedas, matorral espinoso y desiertos (Brown y Harney, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

La reproducción en las hembras es estacionalmente bimodal, con picos de lactancia al inicio de la temporada de lluvias y de la mitad al final de la temporada de secas, no existiendo actividad de lactancia durante el inicio de la temporada de secas.

Por el contrario, una alta proporción de machos adultos se encuentran activos reproductivamente durante casi todo el año, con picos de actividad durante la temporada de secas. Patrones reproductivos similares con alta actividad reproductiva de machos comparada con las hembras ocurren en otras especies de *Liomys* (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Una baja proporción de hembras adultas fueron lactantes, indicando esto que pocas hembras completan sucesivamente un ciclo reproductivo. Quizá la reproducción de las hembras está limitada por la disponibilidad de alimento. Algunas de las evidencias que soportan esta hipótesis son; primero, la proporción de hembras lactantes no se incrementa notoriamente (*e.g.* > 50%) durante los picos de caída de frutos y semillas (Fig. 2). A pesar de la alta disponibilidad de frutos y semillas, muchas especies no pueden ser consumidas por *L. pictus*, por su dureza, tamaño, baja calidad energética o contenido nutricional, o por la presencia de sustancias tóxicas (Janzen 1971, 1983). Al mantener a *L. pictus* en cautividad en experimentos con dietas monoespecíficas, se observó que este descuida ciertas especies de frutos y semillas que producen grandes cantidades de bancos de semillas en Chamela (Briones y Sánchez-Cordero, En prensa).

Segundo, durante la temporada de nacimientos se observó menos del 30% de hembras lactantes. Las hembras residentes no mostraron un segundo período de lactancia y la hembras capturadas no se observaron lactantes. Tal vez, la competencia insistente con sus coespecíficos debida a la inusual densidad alta de ratones, limita más a las hembras adultas para recoger una gran cantidad de alimento para la reproducción. Otros ratones espinosos de abazones mostraron poco menos del 40% de hembras lactantes en los picos reproductivos (Sánchez-Cordero and Fleming, 1993).

Los picos reproductivos y el reclutamiento de jóvenes, coincide con la caída de frutos y semillas de las especies de plantas preferidas por los ratones, lo que sugiere que las hembras sincronizan su producción de crías con los picos de abundancia de alimento (Fig. 2). La mayoría de las plantas fructifican al principio de la temporada de lluvias, como *Delonix regia* y *Enterolobium cyclocarpum* (Familia Leguminosae), y *Coccoloba barbadosensis* (Familia Polygonaceae), y de la mitad al final de la temporada de secas, como *Caesalpinia sclerocarpa*, *Lysiloma divaricata*, *Nissola fruticosa*, *Phaseolus microcarpus* y *Phaseolus sp.*, (Familia Leguminosae), *Ipomea nil* y *Ipomea sp.*, (Familia Convolvulaceae), *Recchia mexicana* (Familia Simaroubaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Familia Cochlospermaceae), y *Spondias purpurea* (Familia Anacardaceae) (ver Bullock y Solís-Magallanes, 1990), coincidiendo con los picos de lactancia y con alto reclutamiento de jóvenes.

*Liomys pictus*, rastrea los frutos y semillas de estas especies de plantas, estas son comúnmente observadas en los abazones de los animales capturados, algunas especies proveen un alto valor energético o nutricional al tener en cautividad a *L. pictus* (Briones y Sánchez-Cordero, ms; Pérez, 1979; Ceballos, 1989; Tabla 2).

*Liomys pictus* mostró un complejo comportamiento al seleccionar su alimento, acumulando una amplia muestra de numerosos frutos y semillas, para después seleccionarlos en su madriguera. Los ratones cautivos despreciaron la pulpa del fruto, el integumento de la semilla, los cotiledones o el embrión al alimentarse. Sólo ciertas especies de frutos y semillas se encontraron en los abazones de los animales

capturados, lo que seguramente indica una discriminación de partes tóxicas (Briones y Sánchez-Cordero, ms; Janzen, 1986; Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, ms).

El pico de caída de frutos y semillas generalmente se registra de la mitad en adelante de la temporada de secas, y al principio de la temporada de lluvias. De cualquier modo, la fructificación supranual en ciertas especies de plantas puede dar como resultado una alta producción de frutos y semillas (ver Bullock y Solís-Magallanes, 1990). *Liomya pictus* puede afrontar escasez de alimento en años con baja producción de los frutos y semillas preferidos. Contrariamente, el alto reclutamiento de jóvenes restituye las altas densidades que ocurren en años con abundantes cosechas de los frutos y semillas preferidos, como lo sugiere este estudio. Las estaciones reproductivas flexibles, y la fina adaptación al rastreo de frutos y semillas para producir descendencia en los picos de alimentación, puede ser una respuesta de *L. pictus* para combatir la variable sobre producción de alimento en Chamela.

**LITERATURA CITADA**

- Alvarez, F. J. y S. Guevara. 1985. Caída de hojarasca en la selva. Pp. 171-190. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. (A. Gómez-Pompa y S. del Amo, eds.). Editorial Alhambra Mexicana. Inst. Nal. Inv. Rec. Biót. Jalapa, Veracruz, México. 421 pp.**
- Anderson, D. 1982. Comparative population ecology of *Peromyscus mexicanus* in a Costa Rican wet forest. Tesis doctoral. University of Southern California.**
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammals communities. *Ecology*, 64:1495-1507.**
- Beasley, S.C. 1974. Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. *Ecology*, 50:721-724.**
- Brown, J.H., O.Reichman y D.W.Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10:201-227.**
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Brod. Ser. B.*, 36:297-316.**
- Bullock, S.H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Fol. Ent. Mex. Núm.*, 77:5-17.**
- Bullock, S.H., y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35.**

- Ceballos, G. 1989. Population and community ecology of small mammals from tropical deciduos and arroyo forest in western Mexico. Tesis doctoral. The University of Arizona. 158 pp.
- Collett, S.F., C.Sánchez-H., K.A. Shum, Jr., W.R.Teska y R.H.Baker. 1975. Algunas características poblacionales demográficas de pequeños mamíferos en dos hábitats mexicanos. An. Inst. Biól. UNAM. México 46 Ser. Zool.,(1):101-123.
- Eisenberg, J.F. 1963. The behavior of heteromyid rodents. Univ. Calif. Publ. Zool., 69: 1-100.
- Fleming, T.H. 1970. Notes on the rodent faunas of two Panamanian forest. Jour. Mamm., 51:473-490.
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of Neotropical rodents. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 143:5-77.
- Fleming, T.H. 1974a. The population ecology of two species of Costa Rican heteromid rodents. Ecology, 55(3): 493-561.
- Fleming, T.H. 1974b. Social organization in two species of Costa Rican heteromyid rodents. Jour. Mamm., 55(3):543-561.
- Fleming, T.H. 1975. The role of small mammals in tropical ecosystems. Pp. 269-298. In: Small mammals: their productivity and population dynamics. (Golley.F.B., Petrosewicz, K., y Ryszkowski L. eds.). Cambridge University Press. 351 pp.

- Fleming, T.H. y G.J. Brown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Jour. Mamm.*, 56(2): 301-315.
- Genoways, H.H. 1973. Systematics and evolutionary relationships of spiny pocket mice, genus Liomys. *Spec. Publ. Mus., Texas Tech Univ.*, 5:1-368.
- Hall, E.R. 1981. The mammals of North America. Vol.I. Wiley-Interscience, New York. Pp. 589-595.
- Hilborn, R., J.A. Redfield y C.J. Krebs. 1976. On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Canadian Jour. Zool.* 54:1019-1024.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1980. Heterogeneity of potencial food abundance for tropical small land birds. Pp. 545-552. *En: Migrant birds in the neotropics.* (A. Keast y E.S. Morton, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- 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. Fruits traits and seed consumption by rodents of Crescentia alata (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica. *Amer. Jour. Bot.*, 69(8): 1258-1268.
- Janzen, D.H. 1983. Food webs: Who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest?. Pp. 167-182, *In: Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and Function.* (F.B. Golley, ed.). Elsevier Sci. Publ. Co. Amsterdam,

The Netherlands. 410 pp.

- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. Pp. 251-271, in: Frugivores and seed dispersal (Estrada, A. and T.H. Fleming, eds.) Dr.W.Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 391 pp.
- Lott, E.J., S.H. Bullock y A. Solis M. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Mares, M. y Rosenzweig. 1978. Granivory in the North and South American desert: rodents, birds and ants. *Ecology* 59(2):235-241.
- Pérez, G.A. 1978. Observaciones sobre la morfología, alimentación y reproducción de Liomys pictus, Rodentia, Heteromyidae. Tesis Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM, México, D.F. 61 pp.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa Heteromys desmarestianus en una selva húmeda en Veracruz, México. En: Mastozoología en México (G. Ceballos y R. Medellín, eds.). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez-Cordero, V. y T.H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. in: Biology of the Family Heteromyidae. (J.H. Brown y H.H. Genoways, eds.). Spec.Publ.Amer.Soc.Mamm. Num.10.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistics. Prentice-Hall, Englewoods Cliffs. N.J. 717 pp.

## CAPITULO V

---

### CONSIDERACIONES FINALES E IMPORTANCIA DE LA REMOCION POSTDISPERSION POR HETEROMIDOS EN LOS HABITATS EN MEXICO.

#### DISCUSION Y CONCLUSIONES FINALES

Es necesario mencionar cual es la base teórica de este estudio, por lo que se debe recordar que el objetivo principal es conocer el papel que desempeñan los mamíferos en la remoción postdispersión de frutos y semillas en el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jal.

La remoción postdispersión es llevada al cabo, principalmente por tres grupos importantes de animales, tanto en desiertos como en ambientes tropicales: mamíferos, aves e insectos (Brown, *et al.*, 1979). De estos grupos, se observó en la selva seca de chamela, que los principales removedores de frutos y semillas son, los ratones y las hormigas. Dentro del grupo de los roedores, Liomys pictus resultó ser el principal removedor de frutos y semillas.

Al realizar el estudio de la remoción postdispersión de frutos y semillas de 12 especies vegetales por L. pictus en la selva de Chamela, se obtuvieron resultados y se agruparon en diversas categorías de manera cualitativa (en base a los análisis de varianza, la prueba de diferencia significativa (LSD), y las puebas de Bartlett's, para obtener los grupos homogéneos; Anexo 2). De manera general, se observó que las

12 especies analizadas fueron consumidas en menor o mayor grado; el 33.33% (4) de estas, presentaron consumo alto, el 41.66% (5) consumo moderado y el restante 25% (3) consumo bajo.

En cuanto a la variación de peso de *L. pictus* durante las dietas estrictas en el laboratorio, con las diferentes especies de frutos y semillas, se observó de manera general al consumir cada una de estas, una variación negativa en su peso original. De esta manera se identificaron dos grupos, el 50% de las especies (6) provocaron una variación moderadamente negativa, y el 50% (6) restante una variación fuertemente negativa.

Al dividir el promedio de la variación del peso corporal de *L. pictus* entre el promedio del consumo de frutos y semillas, se obtuvo un valor dietético para cada una de las especies vegetales estudiadas. De esta manera, se observaron dos grupos; el primero de rendimiento positivo, conformado por el 50% de las especies (6), y el segundo de rendimiento negativo, formado por el restante 50% de las especies (6).

En cuanto a la sobrevivencia de los ratones en los experimentos de laboratorio durante las dietas estrictas, se observó un grupo con sobrevivencia altas (> 50% de individuos de *L. pictus*), con el 75% de las especies vegetales (9), mientras que el restante 25% (3), lo constituyó el grupo con sobrevivencias bajas (< 75% de individuos de *L. pictus*).

Los análisis bromatológicos realizados a cada una de las especies estudiadas, mostró el porcentaje de materia orgánica, fibra cruda, proteína cruda y grasa cruda.

El 91.66% de las especies (11), mostró un alto porcentaje de materia orgánica. En cuanto a la fibra cruda, el 16.66% de las especies (2), presentaron cantidades altas, el 58.33% (7) porcentajes intermedios, y el 25% (3) porcentajes bajos. De acuerdo <sup>con</sup> a los porcentajes de proteínas presentes en cada una de las especies, sólo el 8.33% de las especies (1) presentó porcentajes altos, el 50% (6) con porcentajes intermedios, y el restante 41.66% (5) porcentajes bajos. Finalmente, el 41.66% de las especies (5) contienen altos porcentajes de grasa cruda, el 25% con porcentajes intermedios y el 33.33% con porcentajes bajos.

Con todos los factores mencionados anteriormente, se pudo obtener un conocimiento sobre las características nutritivas de cada una de los frutos y semillas estudiados. De esta manera, <sup>resulta</sup> sería muy fácil suponer que las especies con alto valor nutricional, serían las más consumidas en el laboratorio por los ratones. Sin embargo, no en todas las especies resultó de esta manera. Por esta razón se tuvieron que realizar análisis fitoquímicos, de tal forma que estos estudios aportaran la contraparte nutricional de los frutos y semillas analizados. De tal forma que se determinó la presencia de los metabolitos secundarios más importantes en cada una de las especies vegetales, destacando los alcaloides, flavonoides, terpenos-esteroides y glicósidos.

Cabe resaltar que las 12 especies estudiadas, presentaron al menos un tipo de compuesto tóxico, y solamente los terpenos-esteroides resultaron negativos en el total de las especies. El grupo de los glicósidos, fue el principal agente tóxico presente en las especies de frutos y semillas; el 25% de estas (3) resultaron altamente positivos,

el 58.33% (7) fueron positivos, y solamente el 8.33% (1) resultó negativo a las pruebas realizadas.

Ya por último, se obtuvieron los porcentajes de remoción postdispersión de estas 12 especies de frutos y semillas del suelo de la selva. El 75% de las especies (9) presentaron remociones altas, el 16.66% (2) remociones medias y el restante 8.33% (1) con remociones bajas (Ver Anexo 2). Sin embargo, hay que mencionar que todas las especies de frutos y semillas, fueron removidas del suelo de la selva a pesar de que todas ellas presentan sustancias tóxicas en diferentes proporciones, y de sus diversas variantes de los factores antes mencionados.

De esta forma, se pudo cerrar el círculo de información, concerniente a la calidad nutricional de cada una de las especies de frutos y semillas, y poder plantear cuales serían las especies más removidas de manera natural en el suelo de la selva. Se hipotetizó que las especies con valores dietéticos altos, con una buena calidad nutricional y con la menor cantidad de sustancias tóxicas, serían las más fuertemente removidas del suelo de la selva, y por el contrario, aquellas con valores dietéticos bajos, mala calidad nutricional y con gran cantidad de sustancias tóxicas serían las menos removidas del suelo de la selva. Sin embargo, no en todas las especies se cumplió esta predicción.

Al realizar un análisis más detallado, se observó que seis especies de frutos o semillas, presentaron valores dietéticos altos (*Delonix regia*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Helianthus annuus*, *Albizia occidentalis*, *Coccoloba barbadensis* y *Recchia*

mexicana). Al analizar el conjunto de variables estudiadas opera cada una de las especies vegetales anteriores, se observa que A. occidentalis resulta ser la especie más óptima para L. pictus, ya que ésta es consumida fuertemente, presenta un valor dietético alto, una alto porcentaje de proteínas, una alta sobrevivencia de los ratones durante su consumo en el laboratorio y un alto porcentaje de remoción postdispersión del suelo de la selva (Figura 1). Por lo que la llamaremos semilla muy buena, cumpliendo con la predicción originalmente planteada.

La siguiente categoría la conforman, D. regia, H. annus, E. cyclocarpum, C. barbadensis y B. mexicana. Estas especies presentan un valor dietético alto, un porcentaje intermedio de proteínas (D. regia, H. annus y E. cyclocarpum), un porcentaje bajo de proteínas (C. barbadensis y B. mexicana), una sobrevivencia alta y una remoción postdispersión alta. Cabe mencionar que las cinco especies presentan glicosidos (Figura 1). Por lo que en base a este tipo de especies, se podría predecir la existencia de factores externos como bacterias y hongos, que de alguna manera desdoblan los metabolitos secundarios y minimizan la toxicidad del propágulo. A este grupo de especies les llamaremos buenas, cumpliendo también con la predicción originalmente planteada.

En cuanto a las especies con valores dietéticos bajos, se observa en Crescentia alata, Caesalpinia pulcherrima, Pithecellobium dulce, Celtis iguanaeus y Guazuma ulmifolia, una mezcla de valores positivos y negativos, ya que presentan porcentajes de proteína intermedios (C. alata, C. pulcherrima y C. iguanaeus), porcentajes de

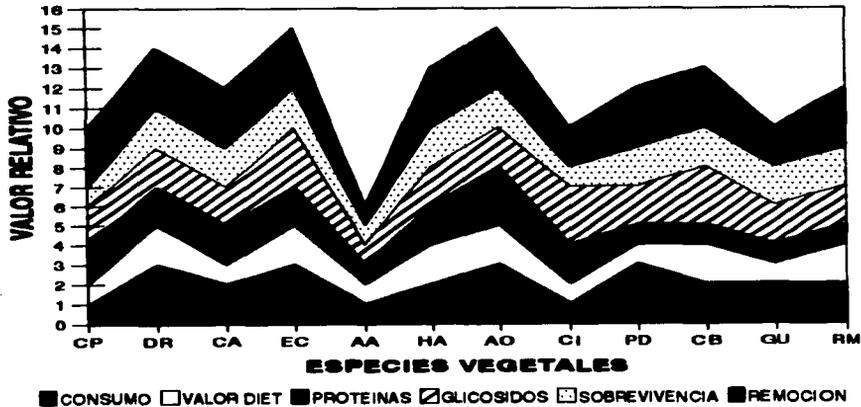


Figura 1. Valores relativos de 6 factores analizados de manera cualitativa, para las 12 especies de frutos o semillas del bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (CP = *Caesalpinia pulcherrima*; DR = *Delonix regia*; CA = *Crescentia alata*; EC = *Enterolobium cyclocarpum*; AA = *Amphipterygium adstringens*; HA = *Helianthus annuus*; AO = *Albizia occidentalis*; CI = *Celtis iguanaeus*; PD = *Pithecolobium dulce*; CB = *Coccoloba barbadensis*; GU = *Guazuma ulmifolia*; RM = *Recchia mexicana*).

proteína bajo (*P. dulce* y *G. ulmifolia*); sobrevivencia alta (*C. alata*, *P. dulce* y *G. ulmifolia*), sobrevivencia baja (*C. pulcherrima* y *C. iguanaeus*), y porcentajes de remoción alta (*C. alata*, *C. pulcherrima* y *P. dulce*), porcentajes de remoción media (*C. iguanaeus* y *G. ulmifolia*). A este grupo de especies les llamaremos malas, no cumpliéndose en ninguna de ellas la predicción originalmente planteada.

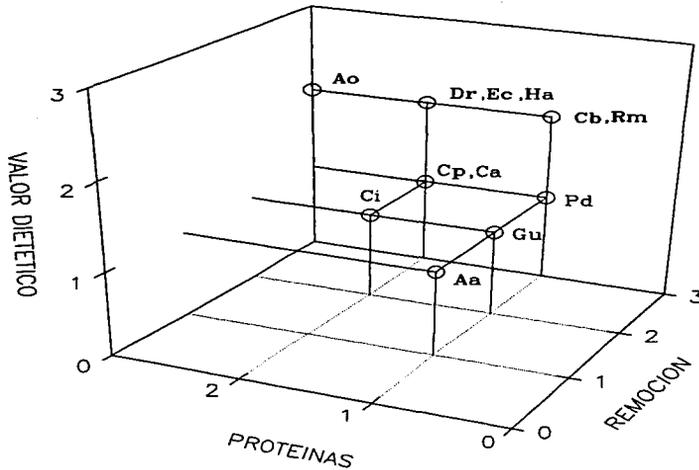


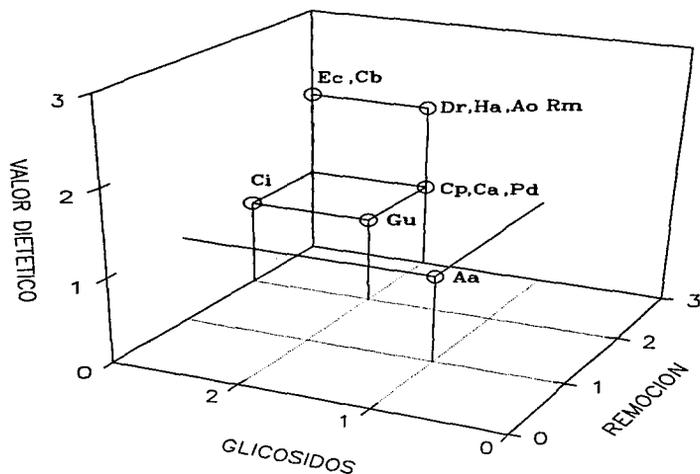
Figura 2. Relación existente entre el valor dietético, porcentaje de proteínas y porcentaje de remoción, obtenidos con valores relativos de 12 frutos o semillas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (Cp=*Caesalpinia pulcherrima*; Dr=*Delonix regia*; Ca=*Crescentia alata*; Ec=*Enterolobium cyclocarum*; Aa=*Amphipterygium adstringens*; Ha=*Helianthus annuus*; Ao=*Albizia occidentalis*; Ci=*Celtis iguanaeus*; Pd=*Pithecellobium dulce*; Cb=*Coccoloba barbadensis*; Gu=*Guazuma ulmifolia*; Rm=*Bacchia mexicana*).

Finalmente, la última especie con valor dietético bajo es *Amphipterygium adstringens*. Esta resulta ser la especie menos óptima para *L. pictus*, ya que no fue consumida fuertemente en el laboratorio, presentó un bajo porcentaje de proteínas,

una baja sobrevivencia de los ratones durante su consumo en el laboratorio y un bajo porcentaje de remoción postdispersión del suelo de la selva (Figura 1). Por lo que a este fruto lo llamaremos muy malo, cumpliendo con la predicción originalmente planteada. La figura 2 resume lo antes mencionado, en esta se pueden observar claramente los cuatro grupos de frutos y semillas establecidos de acuerdo a sus valores relativos.

Por lo tanto, de las 12 especies analizadas, en seis de estas, se pronosticó tendrían remoción alta (*D. regia*, *E. cyclocarpum*, *A. occidentalis*, *H. annuus*, *C. barbadensis* y *B. mexicana*), de las cuales, seis resultaron con remoción alta en el suelo de la selva. Por otra parte, seis especies se pronosticaron con remoción baja (*C. pulcherrima*, *P. dulcens*, *C. alata*, *C. iguanaeus*, *G. ulmifolia* y *A. adstringens*), de las que sólo una resultó con remoción baja (*A. adstringens*). Dos de estas resultaron con remoción media (*C. iguanaeus*, *G. ulmifolia*), y las tres restantes (*C. pulcherrima* y *P. dulcens* y *C. alata*), se pronosticaron con remoción baja, y resultaron con remoción alta. Esto significa que más del 50% de las predicciones resultaron correctas, lo que sugiere que las remociones en el campo se ven fuertemente influenciadas por el valor dietético de las semillas, la calidad nutricional y la presencia de sustancias tóxicas.

Por otro lado, debe de considerarse que de las nueve especies altamente removidas *E. cyclocarpum*, *B. mexicana*, *C. alata* y *C. barbadensis* presentan valores positivos en la presencia de algún grupo de sustancias tóxicas (Ver Cap. II; Figura 3). Estos análisis indican claramente que *L. pictus* selecciona los propágulos del suelo de



**Figura 3.** Relación existente entre el valor dietético, glicósidos y porcentaje de remoción, obtenidos con valores relativos de 12 frutos o semillas en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jal. (Cp = *Cassipouira pulcherrima*; Dr = *Delonix regia*; Ca = *Crescentia alata*; Ec = *Enterolobium cyclocarpum*; Aa = *Amphipterygium adstringens*; Ha = *Helianthus annuus*; Ao = *Albizia occidentalis*; Ci = *Celtis iguanaea*; Pd = *Pithecellobium dulce*; Cb = *Coccoloba barbadensis*; Gu = *Guazuma ulmifolia*; Rm = *Becchia mexicana*).

la selva, de acuerdo a su calidad alimenticia (valor nutricional y energético), los datos obtenidos demuestran que más de un 50% de las especies vegetales con un alto valor nutricional, son removidas significativamente del suelo de la selva, a pesar de contener

metabolitos secundarios.

Otro factor que se observó en el estudio fue que *L. pictus* remueve la mayor parte de parches de semillas que se encuentran en el suelo de la selva, independientemente del microhabitat y de la densidad de estos. Esto hace suponer, que este ratón almacena por cierto tiempo frutos y semillas, y a su vez, reselectiona en su madrigera las especies de frutos y semillas que satisfacen sus necesidades alimentarias básicas y desechan aquellas especies que presentan sustancias tóxicas. Además de esto, podrían existir algunas especies de frutos y semillas, que de primera instancia, no tengan grandes retribuciones. Sin embargo, en la madrigera y con la ayuda de algunos agentes externos como hongos o bacterias, podrían afectar la calidad nutricional de manera positiva, y de esta manera ser utilizados por *L. pictus*.

También es claro argumentar que la dieta básica de *L. pictus*, no se compone con un solo tipo de especies determinadas, sino combina una serie de especies dependiendo de la disponibilidad que exista en el suelo de la selva en las diferentes temporadas de fructificación.

De esta forma la remoción postdispersión de frutos y semillas en un bosque tropical caducifolio se ve regulada por la disponibilidad de parches de semillas disponibles en el suelo de la selva, por su calidad alimentaria y por la presencia de compuestos tóxicos. También queda claro que la remoción, no se ve influenciada por ninguna de las dos comunidades vegetales presentes en el área de estudio, lo que también se ve reflejado en el tamaño poblacional en cada uno de estos dos habitats

(Ver capítulo IV), en donde no se encontraron diferencias significativas.

Esta importante interacción de frutos y semillas y mamíferos, en particular *L. pictus*, contribuye de manera importante en la distribución y establecimiento de muchas especies vegetales en la comunidad del bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jal.

Por tanto, resulta necesario entender que una desaparición de alguno de los dos factores principales en esta interacción, podría ocasionar la falta de remoción postdispersión de frutos y semillas del suelo de la selva y ocasionar muy posiblemente la pérdida en la biodiversidad de las especies presentes en este tipo de ecosistemas.

#### IMPORTANCIA DE LOS HETEROMIDOS COMO REMOVEDORES DE FRUTOS Y SEMILLAS.

Como se ha mencionado en párrafos anteriores, algunas de las preguntas realizadas dentro de la biología moderna conciernen en conocer las interacciones existentes que determinan la diversidad, y estabilidad de las comunidades ecológicas. Los diversos estudios realizados sobre las numerosas relaciones que se presentan en los ecosistemas como la competencia y <sup>depredación</sup> ~~predación~~, han contribuido a entender cada vez más la estructura y estabilidad de las comunidades naturales (Brown, *et al.*, 1979).

Dentro de este sinnúmero de interacciones, la realizada por los frutos y semillas y los consumidores de estos, resulta por demás importante, ya que proveen un

sistema de dos niveles tróficos que ofrecen muchas ventajas para los estudios de comunidades (Brown, *et al.*, 1979).

La siguiente sección analiza de manera breve, los patrones generales de remoción postdispersión de frutos y semillas obtenidos en ambientes contrastantes donde habitan especies de roedores de la familia Heteromyidae, con el propósito de observar las diferencias registradas hasta el momento sobre esta importante interacción ecológica.

#### ROEDORES DE ZONA ARIDAS

Existen diversos estudios sobre la remoción de semillas en ambientes desérticos, donde se ha demostrado la existencia de altas tasas de remoción postdispersión por roedores (Brown, 1975; Reichman, 1975; Brown y Davison, 1977; Brown, *et al.*, 1979; Davison y Morton, 1981; Hay y Fuller, 1981; Thompson, 1987).

Algunos estudios han determinado la existencia de factores que determinan la remoción postdispersión de frutos y semillas en ambientes desérticos. Thompson (1987), menciona que Dipodomys merriami es un fuerte colector de semillas, sobre todo en temporada de invierno, esta especie realiza varias visitas fuera de su madrigera con el propósito de almacenar la mayor cantidad posible y resistir la temporada de estiaje. Brown Davison, (1977), observaron que un grupo de roedores (Dipodomys merriami y Perognathus amplus), prefieren visitar zonas con un gran número de parches de semillas que contengan un alto número de estas, que forragear

CONTINUA

pocos parches con pocas semillas.

Otros estudios han demostrado que la actividad removedora de los ratones del desierto, decrece de manera notoria durante la temporada de luna nueva. Asimismo, se ha observado en estos ambientes que la distancia de recorrido a los parches de semillas es corta, lo que evita la depredación de los ratones (Rosenzweig, 1974; Price, *et al.*, 1984; Braun, 1985)

El estudio de Reichman (1981) y el de Thompson (1987), indican que los grandes agrupamientos de semillas se localizan en áreas abiertas; por otro lado mencionan que las semillas se distribuyen eventualmente bajo matorrales.

Estas observaciones, indican la existencia de un patrón en la remoción postdispersión de frutos y semillas en ambientes de desierto; destacando la existencia de una preferencia en cuanto a los habitats en donde se presente una gran cantidad de parches de semillas, y estos a su vez con una gran cantidad de propágulos. También se ha determinado que existe una relación directa, entre la densidad de semillas y la remoción postdispersión de frutos y semillas, lo que significa que entre mayor sea la densidad de frutos y semillas en los parches la remoción será mayor.

#### **ROEDORES DE SELVAS HUMEDAS**

La remoción postdispersión por roedores en ambientes tropicales ha sido menos estudiada que en ambientes áridos. Sin embargo, y al igual que en ambientes desérticos, esta resulta muy importante. En selvas húmedas, se ha observado una gran actividad, principalmente por roedores (Fleming, 1984; Perry Y Fleming, 1980;

Martínez-Gallardo, 1988; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993)

Se ha observado en estos ambientes, que un gran número de especies de mamíferos hacen uso de frutos y semillas. Tal es el caso del estudio realizado por Martínez-Gallardo (1995), en donde cita que 35 especies de mamíferos terrestres en la selva alta perennifolia de la región de los Tuxtlas, Ver., utilizan como alimento una gran cantidad de frutos y semillas silvestres.

Martínez-Gallardo (1995), registra como el principal removedor a un roedor de la familia Heteromyidae, Heteromys desmarestianus. Sin embargo, las tasas de remoción de las especies por él analizadas, se encuentran por debajo de las registradas por este estudio (19 especies presentaron valores por debajo del 80% de remoción).

En cuanto al tipo de semillas de acuerdo al valor dietético de estas, el 80% de la remoción de estas se determinó por esta característica. Con respecto al efecto en la variación en la densidad de frutos y semillas, encontró una relación directa entre la cantidad de propágulos en el suelo de la selva y la remoción postdispersión por H. desmarestianus, es decir; a mayor densidad de frutos o semillas mayor es la remoción.

Observó además que al existir un alto grado de perturbación antropogénica, el porcentaje de remoción postdispersión de frutos y semillas disminuye significativamente.

Finalmente concluye que la remoción postdispersión de frutos y semillas en la selva alta perennifolia de la región de los Tuxtlas, Ver., es un proceso multifactorial, el cual está determinado por factores como el tipo de semillas, determinado

exclusivamente en este caso por su valor dietético y el grado de perturbación antropogénica.

### **ROEDORES DE SELVAS SECAS**

Por otro lado, en selvas secas de Centroamérica, se han realizado algunos estudios con los mismos resultados que en ambientes áridos y en selvas húmedas (Janzen, 1981; 1982a, b, 1983, 1986).

De acuerdo a los estudios antes realizados, se han podido identificar patrones característicos de remoción postdispersión de frutos y semillas, principalmente en roedores heterómidos, tanto de ambientes desérticos como tropicales.

Janzen (1970), observó dos patrones en la remoción postdispersión de semillas, donde en el primero, los removedores presentan respuestas a la distancia del árbol progenitor, presentándose esto cuando la intensidad de remoción disminuye con el incremento de la distancia al árbol progenitor. Segundo, los removedores pueden presentar respuestas a la variación en la densidad de semillas, y se presenta cuando la intensidad de remoción decrece al disminuir la densidad de semillas.

Posteriormente el mismo Janzen (1982a), demuestra que Liomys salvini remueve el 93.34% de las semillas que se colocaron bajo un árbol reproductivo. Esto claramente demuestra la importancia que tienen algunos roedores sobre la depredación y dispersión de semillas en las selvas, por lo que la sombra de semillas representa un importante recurso alimenticio para estos organismos.

## **IMPORTANCIA DE LOS HETEROMIDOS PARA LA CONSERVACION**

La remoción puede ser vista desde dos puntos de vista para la planta que tira los frutos y semillas. Por un lado, puede producir ciertas ventajas ya que sus frutos y semillas son dispersados. Pero también algunas desventajas, ya que puede existir cierto porcentaje de depredación hacia dichos propágulos.

La remoción postdispersión, puede contribuir a determinar la estructura y diversidad de las poblaciones vegetales en ecosistemas tropicales (Smythe, 1986; Terborg, 1986). Estas interacciones han tenido significancia ecológica e incluso de tipo evolutivo en ambientes tropicales (Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Desde el punto de vista animal y en particular en los roedores granívoros y frugívoros, la disponibilidad de alimento afecta la dinámica poblacional, reproductiva y conductual. En general, se ha observado que durante periodos de alta disponibilidad de alimento se incrementan las tasas reproductivas, tamaños poblacionales y conductas poco agonísticas entre individuos de poblaciones tropicales (Fleming, 1971; Pérez, 1978, Ceballos, 1989; Briones, 1991; Sánchez-Cordero, 1993

**LITERATURA CITADA**

- Braun, S.E. 1985. Home range and activity patterns of the giant kangaroo rat, Dipodomys ingens. J. Mamm., 66:1-12**
- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. Pp. 315-341, in: Ecology and Evolution of Communities, (M.L. Cody y J.M. Diamond, eds.). Harvart University Press, Cambridge, Massachusetts.**
- Brown, J.H. y D.W. Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. Science, 196:880-882.**
- Brown, J.H., O.J. Reichman y D.W. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst., 10:201-227.**
- Davison, D. y C. Morton. 1981. Competition for dispersal in ant disperse plants. Science, 213:1259-1261.**
- Hay, M.E. y P.J. Fuller. 1981. Seed escape from heteromyid rodents: the importance of microhabitat and seed preference. Ecology 62:1395-1399.**
- Janzen, D.H. 1981. Guanacaste tree seed-swallowing by Costa Rican range horses. Ecology, 62:587-592.**
- Janzen, D.H. 1982a. Removal of seeds from dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology, 63: 1887-1900.**
- Janzen, D.H. 1982b. Seed removal from fallen guanacaste fruits (Enterolobium cyclocarpum), by spiny pocket mice Liomys salvini. Brenesia, 19-20:425-429.**

- Janzen, D.H. y D.E. Wilson. 1983. Introduction. Pp. 426-442. *In*: Costa Rican natural History (Janzen, D.H. Ed.). Chicago University Press, Chicago. 816 pp.
- Janzen, D.H. 1986. Mice, big mammals and seeds; it matters who defecated what where. Pp. 251-271, *In*: Frugivory and seed dispersal. (A. Estrada and T.H. Fleming, eds.). Junk Publishers, Dordrecht, Boston.
- Martínez-Gallardo, R., y V. Sánchez-Cordero. 1993. Dietary value of fruits and seed to spiny pocket mice, Heteromys desmarestianus (Heteromyidae). *J. Mamm.* 74:436-442.
- Price, M.V., N.M. Waser y T.A. Bass. 1984. Effects of moonlight on microhabitat use by desert rodents. *J. Mamm.*, 65:353-356.
- Reichman, O.J. 1981. Factors influencing foraging patterns in desert rodents. Pp. 195-213, *In*: Mechanisms of optimal foraging (A. Kamil y T. Sargent, eds.). Garland Press, New York, New York, 552 pp.
- Reichman, O.J. 1975. Relation of desert rodent diets to available resource. *J. Mamm.* 56: 731-751.
- Rossenzweig, M.L. 1974. On the optimal aboveground activity of bannertail kangaroo rats. *J. Mamm.*, 55:193-199.
- Sánchez-Cordero, V., y T. H. Fleming. 1993. Ecology of tropical heteromyids. Pp. 539-574, *In*: Biology of the Family Heteromyidae, (H. H. Genoways and J. H. Brown, eds.). Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No. 10.

Thompson, S.D. 1987. Resource availability and microhabitat use by Merriam's kangaroo rats. *Dipodomys merriami*, in the Mojave desert. *J. Mamm.*, 68(2):256-265.

**ANEXO I. PRINCIPALES ESPECIES VEGETALES ENCONTRADOS EN LOS ARBOSONES DE LICHEYS PICTUS EN LA REGION DE CAMELA, JAL.**  
 (Los datos fueron obtenidos de los estudios de Pérez (1978;\*), Ceballos (1989;+), y complementados con el trabajo de campo(-)).

ESPECIES	REGISTRO	ESPECIES	REGISTRO
<b>FAMILIA ACANTHACEAE</b>		44.- <i>Cassia nutans</i> *	
1.- <i>Dicliptera resupinata</i> +		45.- <i>Crotalaria</i> sp +	
2.- <i>Ruellia</i> sp -		46.- <i>Entadopsis polystachya</i> **	
<b>FAMILIA ANACARDIACEAE</b>		47.- <i>Lonchocarpus constrictus</i> -	
3.- <i>Comocladia engleriana</i> +		48.- <i>Lonchocarpus lanceolatus</i> -	
4.- <i>Spondias purpurea</i> +		49.- <i>Lonchocarpus parviflorus</i> *	
<b>FAMILIA BIGNONIACEAE</b>		50.- <i>Lysiloma microphylla</i> +	
5.- <i>Crescentia alata</i> -+		51.- <i>Lysiloma divaricata</i>	
6.- <i>Tabebuia rosea</i> +		52.- <i>Nimosa</i> sp +	
<b>FAMILIA BOERHACIACEAE</b>		53.- <i>Nissolia fruticosa</i> **	
7.- <i>Celba aescucifolia</i> +		54.- <i>Phaseolus</i> sp +	
<b>FAMILIA BORAGINACEAE</b>		55.- <i>Phaseolus speciosus</i> *	
8.- <i>Cordia alliodora</i> +		56.- <i>Phaseolus lunatus</i> **	
9.- <i>Cordia dentata</i> +		57.- <i>Phaseolus micondricarpus</i> **	
10.- <i>Cordia allonoides</i> **		58.- <i>Phitacellobium dulcens</i> -	
<b>FAMILIA CAPPARIDACEAE</b>		59.- <i>Phitacellobium tortum</i> +	
11.- <i>Crataeva tapia</i> +		60.- <i>Phitacellobium xerli</i> +	
<b>FAMILIA COCCLOSPERMACEAE</b>		61.- <i>Acacia farneasiana</i> *	
12.- <i>Cochlospermum vitifolium</i> +		62.- <i>Ptyrocarpa constricta</i> *	
<b>FAMILIA COMBRETACEAE</b>		63.- <i>Tephrosia</i> sp +	
13.- <i>Combretum fruticosum</i> +		<b>FAMILIA MALVACEAE</b>	
14.- <i>Combretum farinosum</i> *		64.- <i>Abutilon</i> sp +	
<b>FAMILIA CONVULVACEAE</b>		65.- <i>Sida</i> sp +	
15.- <i>Ipomea</i> spp -		<b>FAMILIA MELIACEAE</b>	
16.- <i>Ipomea arborescens</i> *		66.- <i>Trichilia trifolia</i> +	
17.- <i>Ipomea nil</i> +		<b>FAMILIA MORACEAE</b>	
18.- <i>Ipomea volcoctiana</i> +		67.- <i>Brosimum alicastrum</i> +	
<b>FAMILIA CUCURBITACEAE</b>		68.- <i>Ficus</i> sp +	
19.- <i>Cyclanthera multifoliolata</i> +		<b>FAMILIA POLYGONACEAE</b>	
20.- <i>Echinopespis racemosus</i> +		69.- <i>Coccoloba</i> sp +	
21.- <i>Nonordia charantia</i> **		70.- <i>Coccoloba barbadensis</i> -	
<b>FAMILIA EUPHORBIACEAE</b>		71.- <i>Podopterus</i> sp +	
22.- <i>Cnidocolus</i> sp +		72.- <i>Ruprechtia pallida</i> +	
23.- <i>Cnidocolus spinosus</i> +		<b>FAMILIA RUBIACEAE</b>	
24.- <i>Cnidocolus tubulosus</i> *		73.- <i>Randia</i> sp +	
25.- <i>Croton</i> sp +		<b>FAMILIA SAPINDACEAE</b>	
26.- <i>Euphorbia</i> sp +		74.- <i>Cardiospermum halicacabum</i> +	
27.- <i>Euphorbia cnidoscolus</i> *		75.- <i>Cupania dentata</i> +	
28.- <i>Jatropha dioca</i> +		76.- <i>Paullinia</i> sp	
29.- <i>Nanihot chlorosticta</i> +		<b>FAMILIA SAPINDACEAE</b>	
30.- <i>Nanihot colimensis</i> +		77.- <i>Serjania brachycarpa</i> +	
<b>FAMILIA GRAMINEAE</b>		<b>FAMILIA SIMARUBACEAE</b>	
31.- <i>Lasiacis rusciflora</i> +		78.- <i>Recchia mexicana</i> -	
32.- <i>Lasiacis divaricata</i> *		<b>FAMILIA SOLANACEAE</b>	
<b>FAMILIA JULIANACEAE</b>		79.- <i>Physalis leptophylla</i> +	
33.- <i>Amphyterygium adstringens</i> -		80.- <i>Solanum</i> sp +	
<b>FAMILIA LEGUMINOSAE</b>		<b>FAMILIA STERCULIACEAE</b>	
34.- <i>Apoplanesia paniculata</i> **		81.- <i>Guazuma ulmifolia</i> -	
35.- <i>Bahuinia pauletia</i> **		<b>FAMILIA TEBOPHRASACEAE</b>	
36.- <i>Caesalpinia eriostachys</i> +-		82.- <i>Jacquinia pungens</i> +	
37.- <i>Caesalpinia pulcherrima</i> -		<b>FAMILIA TILIACEAE</b>	
38.- <i>Caesalpinia sclerocarpa</i> +		83.- <i>Heliocarpus pallidus</i> +	
39.- <i>Enterolobium cyclocarpum</i> -		<b>FAMILIA ULMACEAE</b>	
40.- <i>Albisia occidentalis</i> -		84.- <i>Celtis iguanaeus</i> -	
41.- <i>Delonix regia</i> +			
42.- <i>Cassia hintonii</i> +			
43.- <i>Cassia uniflora</i> *			

**ANEXO II. RESUMEN DE LOS DIVERSOS ANALISIS EFECTUADOS A LAS 12 ESPECIES DE FRUTOS Y SEMILLAS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE CHANELA, JAL.**

***Caesalpinia pulcherrima***

CONSUMO: BAJO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: BAJA (< 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: BAJA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: ALTA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: BAJA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: ALTA

***Delonix regia***

CONSUMO: ALTO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (+)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: INTERMEDIA  
ALCALOIDES: NEGATIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: ALTA

***Crescentia alata***

CONSUMO: MODERADO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: ALTA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: POSITIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: ALTA

***Enterolobium cyclocarpum***

CONSUMO: ALTO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: BAJA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: BAJA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: POSITIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: ALTAMENTE POSITIVO  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: ALTA

***Amphipterygium adstringens***

CONSUMO: BAJO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: BAJA (< 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: ALTA  
PROTEINA: BAJA  
GRASA: INTERMEDIA  
ALCALOIDES: NEGATIVO  
FLAVONOIDES: POSITIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: NEGATIVO  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: BAJA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: BAJA

***Helianthus annuus***

CONSUMO: MODERADO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: ALTA  
ALCALOIDES:  
FLAVONOIDES:  
TERPENOS-EST.:  
GLICOSIDOS:  
PREDICCIÓN EN LA REMOCIÓN: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCIÓN: ALTA

### ***Albizia occidentalis***

CONSUMO: ALTO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: ALTA  
GRASA: BAJA  
ALCALOIDES: NEGATIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCION: ALTA

### ***Celtis iguanaeus***

CONSUMO: BAJO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: BAJA (< 75%)  
MATERIA ORGANICA: BAJA  
FIBRA: BAJA  
PROTEINA: INTERMEDIA  
GRASA: INTERMEDIA  
ALCALOIDES: NEGATIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: ALTAMENTE POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: BAJA  
PORCENTAJE DE REMOCION: MEDIA

### ***Pithecellobium dulce***

CONSUMO: ALTO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: BAJA  
GRASA: ALTA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: BAJA  
PORCENTAJE DE REMOCION: ALTA

### ***Coccoloba barbadensis***

CONSUMO: MODERADO  
VARIACION DE PESO: MODERADO (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: BAJA  
GRASA: BAJA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: POSITIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: ALTAMENTE POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCION: ALTA

### ***Guazuma ulmifolia***

CONSUMO: MODERADO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
NEGATIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: INTERMEDIA  
PROTEINA: BAJA  
GRASA: BAJA  
ALCALOIDES: LIGERAMENTE POSITIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: BAJA  
PORCENTAJE DE REMOCION: MEDIA

### ***Recchia mexicana***

CONSUMO: MODERADO  
VARIACION DE PESO: FUERTE (-)  
VALOR DIETETICO: RENDIMIENTO  
POSITIVO  
SOBREVIVENCIA: ALTA (> 75%)  
MATERIA ORGANICA: ALTA  
FIBRA: ALTA  
PROTEINA: BAJA  
GRASA: ALTA  
ALCALOIDES: POSITIVO  
FLAVONOIDES: NEGATIVO  
TERPENOS-EST.: NEGATIVO  
GLICOSIDOS: POSITIVO  
PREDICCION EN LA REMOCION: ALTA  
PORCENTAJE DE REMOCION: ALTA