



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

EFECTO DE LA REMOCIÓN DE  
SEMILLAS EN EL RECLUTAMIENTO DE  
PLÁNTULAS EN DIFERENTES  
AMBIENTES SUCESIONALES EN LA  
REGIÓN LACANDONA, MÉXICO

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

ALEXANDRA CORZO DOMÍNGUEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS.

MORELIA, MICHOACÁN.

MAYO, 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.

---

## **Agradecimientos**

Agradezco profundamente a la Universidad Nacional Autónoma de México, al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por haberme dado la oportunidad de realizar mis estudios de Posgrado. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y a la Dirección General de Estudios de Posgrado de la UNAM por el apoyo fundamental de la beca que recibí durante el curso de la Maestría. Asimismo agradezco a los miembros de mi Comité Evaluador, los Drs. Jorge Arturo Meave del Castillo, Horacio Paz Hernández, César Domínguez Pérez Tejada y la Dra. Alma Orozco Segovia por el tiempo y la dedicación empleada para revisar mi tesis, cada una de sus observaciones ayudaron a mejorar el escrito.

De manera especial quiero agradecer a mi tutor, el Dr. Miguel Martínez Ramos, quien ha sido un ejemplo de vida para mí. Muchas gracias todas sus enseñanzas y sus consejos para ser mejor persona cada día.

Mi estancia en Morelia no hubiera sido igual sin la grata compañía de mis compañeros de laboratorio. Su apoyo y los buenos momentos que pasamos juntos son recuerdos son muy apreciados para mí. De cada uno de ellos aprendí mucho: Xime, Su, Arlett, Whaly, Pacho, Irene, Juan Carlos, Laura y Roel. Muchas gracias también al técnico de nuestro laboratorio, Jorge Rodríguez Velázquez, por su disposición de ayudarme en todo momento.

Durante el trabajo de campo recibí todo el apoyo del equipo técnico de Loma Bonita, Chiapas, en especial de Gilberto Jamangapé. Muchas gracias a las esposas e hijos de los técnicos de campo por hacer más cálida mi estancia en la comunidad.

Esta tesis forma parte del proyecto Manejo de Bosque Tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas, financiado por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT 2002-C01-0597).

---

Dedico esta tesis con mucho cariño a toda mi familia, en especial a mis padres, mis hermanas, mis sobrinos y a Iván, que con su apoyo, su amor y su energía me han ayudado a salir adelante.

A la Naturaleza que fue mi inspiración para estudiar Biología, y la que me motiva a trabajar en su conservación.

---

# ÍNDICE

## Agradecimientos

<b>I. Resumen.....</b>	<b>5</b>
<b>II. Abstract.....</b>	<b>7</b>
<b>III. Introducción.....</b>	<b>9</b>
<b>IV. Antecedentes.....</b>	<b>12</b>
IV.1 Remoción de semillas.....	16
IV.2 Factores que intervienen en la remoción de semillas.....	19
IV.3 Depredadores post-dispersión de semillas.....	22
IV.4 Sucesión en la Selva Lacandona.....	24
<b>V. Objetivos e hipótesis.....</b>	<b>27</b>
<b>VI. Método.....</b>	<b>29</b>
VI.1 Sitio de estudio.....	29
VI.2 Especies de estudio.....	33
VI.3 Diseño experimental.....	36
VI.4 Análisis de datos.....	41
<b>VII. Resultados .....</b>	<b>44</b>
VII.1 Patrones generales de la dinámica de semillas.....	44
VII.2 Efecto de la edad sucesional y tratamientos establecidos.....	51
VII.3 Dispersión secundaria.....	58
<b>VIII. Discusión.....</b>	<b>61</b>
VIII.1 Efecto del tamaño de la semilla.....	61
VIII.2 Efecto de la densidad de las semillas.....	64
VIII.3 Efecto de la edad sucesional.....	64
VIII.4 Dispersión secundaria de las semillas.....	70
VIII.5 Remoción de semillas en la sucesión vegetal.....	71
<b>IX. Conclusiones.....</b>	<b>74</b>
<b>X. Literatura citada.....</b>	<b>76</b>

---

## I. Resumen

La depredación de semillas post-dispersión afecta el reclutamiento de plántulas y con ello la diversidad y la estructura de las comunidades sucesionales de plantas. Esta interacción comenzó a estudiarse recientemente en regiones tropicales y su análisis puede contribuir al mejor entendimiento de los procesos de regeneración natural y sucesión secundaria en campos abandonados tropicales. Este estudio analizó la remoción, la infección por hongos y la germinación de semillas de especies arbóreas nativas en diferentes etapas de sucesión secundaria (campos agrícolas abandonados) de la selva alta perennifolia. El estudio se realizó en la región Selva Lacandona, Chiapas.

Se utilizaron cuatro especies con semillas pequeñas (*Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia*, *Cecropia obtusifolia*, *Ochroma pyramidale*) y cuatro con semillas grandes (*Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao*, *Vatairea lundellii*). La cronosecuencia estuvo constituida por ocho sitios: seis en bosques en sucesión (1, 7, 12 y 22 años de abandono) que fueron campos agrícolas (milpas) y dos sitios de selva madura. Para cada especie, en cada sitio de estudio, se establecieron dos tratamientos de densidad (semillas aisladas y grupos de 20 semillas) y dos tratamientos de exposición a granívoros (expuestas y excluidas). Los tratamientos se distribuyeron al azar, en 60 puntos por cada especie (25 semillas aisladas expuestas, 25 semillas aisladas excluidas, cinco grupos expuestos y cinco grupos excluidos). El monitoreo de las semillas se realizó a los 2, 4, 8, 16, 32 y 64 días después de la siembra. En cada sitio de estudio se exploró el destino y la distancia de dispersión de las especies de semilla grande usando 25 semillas atadas con hilo nylon.

La remoción total de semillas de las ocho especies estudiadas después de 64 días fue de 69%. En promedio, la remoción de semillas fue mayor en las edades sucesionales tempranas (73%) y disminuyó en el bosque maduro (59%). Las semillas pequeñas fueron más removidas que las semillas grandes (79 vs. 50%). No hubo diferencias en la remoción de semillas pequeñas entre el bosque sucesional y el bosque maduro, y las semillas grandes tuvieron mayor remoción en el bosque sucesional que en el bosque maduro. En promedio, la remoción de semillas atribuida a los invertebrados (50%) fue mayor que la atribuible a los vertebrados (28%). La remoción

---

de semillas por invertebrados no fue diferente entre el bosque sucesional y el bosque maduro, y fueron los principales removedores de las semillas pequeñas. El forrajeo de los vertebrados fue mayor en el bosque sucesional que en el bosque maduro. La remoción de semillas por vertebrados fue mayor para las semillas grandes en el bosque sucesional (44%), mientras que los invertebrados removieron más semillas grandes en el bosque maduro (31%) que los vertebrados (16%).

La germinación de semillas en el bosque maduro fue más del doble que en el bosque sucesional. Las semillas grandes germinaron más que las semillas pequeñas (30 vs. 19%). En el bosque maduro las semillas grandes tuvieron un nivel de germinación mayor que en el bosque sucesional. Las semillas pequeñas, en contraste, tuvieron un nivel de germinación bajo en cualquier tipo de bosque. Las semillas en el tratamiento de exclusión de vertebrados tuvieron mayor porcentaje de germinación que las semillas en el tratamiento control.

Las semillas grandes sufrieron tres veces más daño por hongos que las semillas pequeñas (27 vs. 9%). El daño por hongos fue más alto en el bosque maduro que en el bosque sucesional. Las semillas del tratamiento de exclusión sufrieron un mayor daño por hongos que las semillas del tratamiento control.

La densidad de semillas no afectó la remoción, el daño por hongos o la germinación de las semillas de especies pioneras y semillas de especies persistentes.

Un modelo potencial ajustado a los datos de dispersión secundaria de semillas indicó que en los sitios de sucesión temprana (1 año de abandono) las semillas grandes son dispersadas a mayores distancias (hasta 35 m) que en el bosque maduro (16 m). Sin embargo, la mayoría de las semillas fueron dispersadas a distancias de entre 1 y 4 m en todos los ambientes sucesionales.

La elevada remoción y la escasa cantidad de semillas que arriban a través de la dispersión (reportada para los mismos sitios de estudio por otros trabajos) son factores que limitan el reclutamiento de especies persistentes (semillas grandes) en las fases iniciales de la sucesión. Por otro lado, las especies pioneras (semillas pequeñas) sufrieron niveles de depredación muy elevados a lo largo de toda la cronosecuencia, la colonización y el establecimiento de estas especies en las etapas tempranas de la sucesión depende de una abundante lluvia de semillas.

---

## II. Abstract

Postdispersal seed predation affects seedling recruitment and therefore the diversity and structure of the successional plant communities. This interaction has been recently studied, and its analysis can help in the understanding of the natural regeneration processes and secondary succession on tropical abandoned fields. This study analyzed seed removal, fungi damage, and seed germination of native arboreal species on different stages of secondary succession (abandoned farming fields), and in primary forest. The study took place on the Selva Lacandona, Chiapas.

We used four small-seeded species (*Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia*, *Cecropia obtusifolia*, *Ochroma pyramidale*) and four large-seeded species (*Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao*, *Vatairea lundellii*). The chronosequence consisted in eight plots: six were on secondary forest (1, 7, 12, and 22 years of abandonment after being used as maize-raising fields), and two primary forest sites. For each species, two density treatments (isolated seeds and groups of 20 seeds) were set in each plot, and two exposition treatments (exposed and excluded seeds) were set to evaluate granivore removal. The treatments were distributed at random, 60 points for each species (25 exposed isolated seeds, 25 excluded isolated seeds, five exposed seeds groups and five excluded seeds groups). The seeds were reviewed at 2, 4, 8, 16, 32, and 64 days after setting the experiment. For large-seeded species, seed fate and dispersal distance were evaluated using 25 seeds tied to nylon thread in each plot.

After 64 days of observation, the total seed removal for the eight studied species was 69%. On average, seed removal was higher in secondary forest (73%) compared to primary forest (59%). Small-seeded species suffered higher removal than large-seeded species (79 vs. 50%, respectively). No differences were recorded in small-seeded species removal between secondary and primary forest, and for large-seeded species removal was higher in primary forest than in secondary forest. On average, seed removal by invertebrates (50%) was higher than seed removal by vertebrates (28%). Invertebrates removed more small-seeded species, though removal by was not different between secondary and primary forest. Seed removal by vertebrates was higher in secondary than in primary forest. Large-seeded species were highly removed by



---

vertebrates in secondary forest (44%), while on primary forest invertebrates removed more large seeds (31%) than vertebrates (16%).

Seed germination in primary forest was more than twice than in secondary forest. Large-seeded species germinated more than small-seeded species (30 vs. 19%). On primary forest more large-seeded species germinated than in secondary forest. In contrast, to small-seeded species showed lower germination percentages in any kind of forest. Seeds in the vertebrate exclusion treatment germinated more than seeds in the exposed treatment.

Large-seeded species were three times more damaged by fungi than small-seeded species (27 vs. 9%). Fungi damage was higher in primary forest than in secondary forest. Seeds in the vertebrate exclusion treatment suffered more damage by fungi than seeds in the exposed treatment.

The density of seeds did not affect the seed removal, fungi damage or seed germination of both pioneer species and tolerant species.

A potential model was used to fit the secondary seed dispersal data, showing that large-seeded species were dispersed to larger distances (up to 35 m) in plots of secondary forest (1 year of abandonment) than in primary forest (up to 16 m). Nevertheless, most seeds were dispersed to distances between 1 and 4 m in all successional stages.

The scarce seed input by seed dispersal and posterior high seed removal (registered in the same study plots by other studies) were limiting factors for recruitment of tolerant species (large seeds) in early successional forest. Pioneer species (small seeds) suffered high predation levels along the chronosequence and therefore the colonization and establishment of these species in early successional forest depends of copious seed rain.

---

### III. Introducción

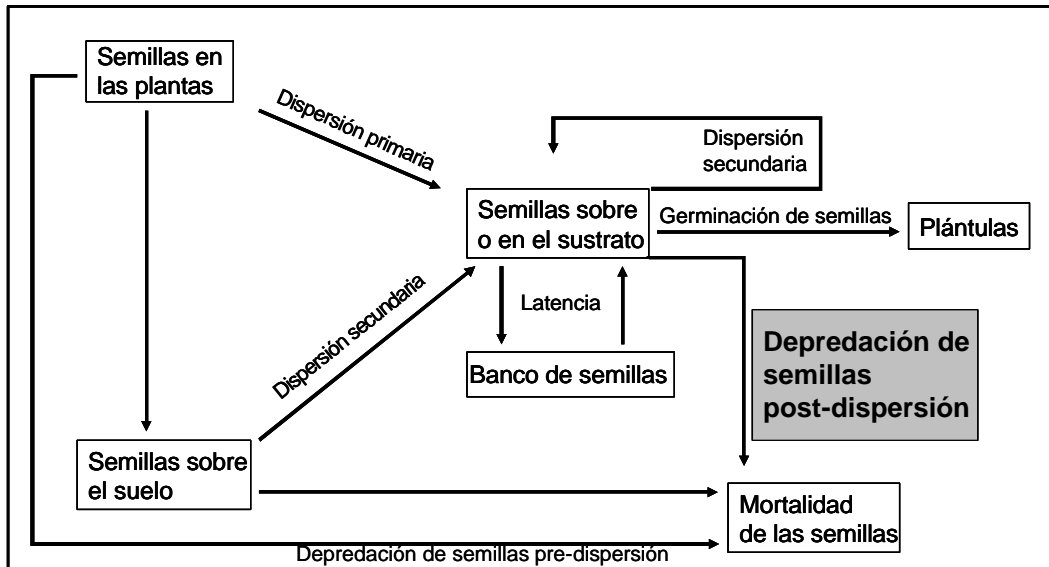
De acuerdo con la teoría de la sucesión ecológica, cuando una comunidad vegetal sufre una perturbación a causa de un disturbio, se crea un área donde la vegetación es removida parcial o totalmente. Dicha área es susceptible a la colonización y a la sucesión de especies, y con el tiempo, esta área posiblemente culminará en un estado estructural y funcional semejante al de la comunidad original (Pickett *et al.*, 1987; Peña-Claros, 2001). En las selvas húmedas, los disturbios naturales más frecuentes son la caída de árboles y ramas, mientras que los provocados por el hombre son originados en gran medida por actividades agropecuarias. Al inicio de la sucesión, en estas áreas ocurrirá un crecimiento rápido de especies pioneras y, a ritmos menores, de especies arbóreas típicas de las selvas maduras (especies persistentes). Conforme avanza el tiempo, las especies persistentes reemplazarán a las pioneras (Martínez-Ramos, 1994).

Este proceso de sucesión ha sido fundamentalmente estudiado a través de la caracterización de patrones del cambio en la estructura y la composición de especies vegetales en cronosecuencias (Martínez-Ramos, 1985). Sólo hasta años recientes se han comenzado a estudiar los procesos y mecanismos que subyacen a estos patrones (Schupp *et al.*, 2002; Chazdon *et al.*, 2007). Las interacciones bióticas constituyen parte de estos mecanismos que afectan el reemplazamiento sucesional entre especies (Morin, 1999).

Los estudios sobre la demografía de especies de plantas muestran un patrón común en el que ocurre una mortalidad alta en las poblaciones durante las etapas tempranas (semillas y plántulas) del ciclo de vida (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995a). En parte, este elevado nivel de mortalidad se debe a las diferentes interacciones bióticas que se presentan entre las plantas y los organismos depredadores (incluyendo patógenos, parásitos, herbívoros; Dirzo y Domínguez, 1986). Además, los patrones de supervivencia de las semillas y de las plántulas dependen de varios factores, como por ejemplo las condiciones y los recursos presentes en el microhábitat y la competencia intra-interespecífica (Obeso y Fernández-Calvo, 2002; Fedriani y Manzaneda, 2005).

La competencia entre especies, las relaciones herbívoro-planta y las interacciones de tipo mutualista (por ejemplo, las que tienen lugar entre polinizadores y plantas o entre dispersores de semillas y plantas) pueden determinar de manera fundamental la

dinámica de las poblaciones y las posibilidades de que una especie colonice, se establezca en o desaparezca de un ambiente particular. A su vez, estos tres tipos de interacciones bióticas influyen en el número de especies que pueden llegar a un sitio y juegan un papel selectivo sobre los atributos de las semillas relacionados con su posibilidad de alcanzar el estadio de plántula (Wenny, 2000). Uno de los mayores riesgos en esta ruta es la depredación por herbívoros granívoros (Fig. 1).



**Figura 1.** Diagrama generalizado del destino de las semillas. Los rectángulos representan estados de las semillas y las flechas entre los rectángulos indican movimientos o transición entre los estados (Vander Wall *et al.*, 2005).

Las semillas representan recursos alimenticios para muchas especies de animales, especialmente de hormigas, aves y mamíferos pequeños (Kelt *et al.*, 2004). La depredación de semillas disminuye la tasa de emergencia de las plántulas, y sus efectos sobre la densidad y la dinámica de una población dependerán de la tasa de producción de semillas (fecundidad) y de los eventos de mortalidad que operan sobre las plantas ya establecidas (Crawley, 1993b).

La depredación de semillas post-dispersión es una causa frecuente de mortalidad. En las regiones tropicales, este tipo de depredación ocasiona en muchas especies una pérdida de más de 75% de la producción de semillas, ya que éstas constituyen la base de la dieta de muchos vertebrados e invertebrados (Janzen, 1971; Osunkoya, 1994; Hulme y Kollmann, 2005). Por ello, el desarrollo de un banco de plántulas a través de la

---

germinación rápida de semillas suele ser un medio de escape de los depredadores de semillas en las selvas húmedas (Bazzaz, 1996). Así, la depredación post-dispersión es un factor clave en el proceso de reclutamiento de plántulas.

La depredación de semillas tiene consecuencias demográficas importantes y posiblemente genéticas si operase una fuerte presión de selección sobre las poblaciones de semillas (Dirzo, 1984; Fenner, 1985; Bazzaz, 1986; Hulme y Kollman, 2005). A otros niveles, la depredación de semillas puede afectar la diversidad de especies, la estructura de la comunidad de plantas, así como la ecología reproductiva de los árboles (Clark y Clark, 1984; Dirzo y Domínguez, 1986; Schupp, 1994; Hulme y Hunt, 1999).

Las interacciones herbívoro-planta involucradas en la remoción de semillas han comenzado a estudiarse en ambientes tropicales sucesionales (Janzen, 1971; Peña-Claros y De Boo, 2002). El estudio de estas interacciones puede redundar en un mejor entendimiento de los procesos de regeneración natural y sucesión secundaria en campos abandonados tropicales. La meta del presente estudio fue indagar el papel desempeñado por los removedores (depredadores) de semillas en la transición semilla-plántula en diferentes etapas de la sucesión secundaria en campos agrícolas abandonados en una región cálido-húmeda del sureste de México.

Este estudio abordó el análisis de los efectos de los removedores de semillas a través de un enfoque experimental, utilizando un conjunto de especies arbóreas que varían en tamaño de las semillas, representativas de gremios regenerativos contrastantes (pioneras vs. no pioneras o persistentes). Se exploró la existencia de patrones generales de remoción de semillas como parte de los mecanismos determinantes de la sucesión secundaria que operan en campos agropecuarios abandonados. Los resultados obtenidos de este estudio pueden ser de utilidad para planear y diseñar actividades de restauración, ya que la acción de reforestar directamente con las semillas debe tomar en consideración el efecto de los depredadores, así como el tamaño y la densidad de semillas de las especies vegetales que son candidatas para la restauración. El trabajo forma parte de un proyecto general (Manejo de Bosques Tropicales) orientado a establecer una metodología científica para

---

la conservación, aprovechamiento, restauración y ordenamiento de bosques tropicales de México.

---

## IV. Antecedentes

Aunque el efecto de la depredación de semillas en la sucesión ha sido discutido desde hace tres décadas (Janzen, 1971; Hulme y Kollmann, 2005) y estudiado en diferentes ecosistemas (desiertos, bosques templados, bosques tropicales húmedos y secos), los resultados aún causan controversias (Kollmann *et al.*, 1998). Una gama de organismos que incluye desde roedores, aves, insectos, hasta microorganismos, interactúan con las semillas dispersadas, pero aún no es claro el papel que juegan en la dinámica sucesional (Wenny, 2005). La intensidad y la velocidad de la remoción de semillas son afectadas por un complejo de factores (macrohábitat, microhábitat, tipo de semillas, disponibilidad de alimento alternativo, tipo y densidad de depredadores, interacciones intra-interespecíficas). Ya que este complejo es variable en tiempo y espacio, es difícil construir modelos predictivos precisos sobre los efectos de la depredación de semillas post-dispersión sobre la estructura, la composición y la dinámica de las poblaciones y las comunidades de plantas en sucesión (Hulme y Kollmann, 2005).

En la actualidad, la mayoría de las selvas húmedas están rodeadas por campos utilizados para la agricultura. Las actividades que se realizan en estos sitios, como la roza-tumba-quema, afectan en mayor grado la abundancia, la composición y la actividad de las especies de dispersores y removedores de semillas en comparación con los disturbios naturales (Ordoñez y Retana, 2004).

Aspectos tales como el consumo de frutos y el manejo de semillas por aves y mamíferos, la sombra de semillas (patrones espaciales de dispersión de semillas) generado por animales, y las relaciones entre la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas han sido poco estudiados en sitios perturbados. Tampoco se han estudiado en detalle estos nexos como parte del proceso de sucesión secundaria en campos abandonados (Wenny, 2000). El estudio de estos procesos en las selvas húmedas adquiere relevancia por la contribución que tienen para conocer los patrones de reclutamiento, diversidad y estructura de la comunidad de las especies de plantas (Wunderle, 1997).

Los estudios de remoción de semillas realizados en vegetación primaria y secundaria de selva muestran que en estos hábitats las semillas tienen distintas probabilidades de ser atacadas por granívoros, ya que entre ellos existen contrastes

---

tanto en las condiciones físicas (humedad, temperatura, radiación), en la estructura de la vegetación (ramas, troncos y hojarasca del suelo), y en la abundancia y la composición de depredadores de semillas, factores que afectan la actividad de remoción de semillas (Jones *et al.*, 2003).

En particular, los roedores no se distribuyen al azar y es sabido que éstos cosechan semillas preferentemente en parches con vegetación densa, y sólo pasan rápidamente a través de áreas con vegetación escasa (Osunkoya, 1994). Aparentemente, los depredadores de semillas evitan los pastizales debido a la escasez de una cubierta protectora y a la baja disponibilidad de alimento (Molofsky y Fisher, 1993). Schupp y Frost (1989) señalan que las altas tasas de depredación de semillas y plántulas de la palma *Welfia georgii* en claros de la selva de Costa Rica son causadas por la concentración de la actividad de forrajeo de los roedores, los cuales aparentemente encuentran refugio entre los árboles caídos.

Los roedores *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus leucopus*, los cuales habitan en bosques tropicales y bosques templados, respectivamente, prefieren forrajear en áreas con una alta complejidad estructural, particularmente debajo de la cobertura de plantas leñosas (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, 1998; Meiners y LoGiudice, 2003), mientras que en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, el roedor *Peromyscus mexicanus* alcanza abundancias más altas en claros de sitios conservados (Rodríguez-Velázquez, 1994). Por otro lado, algunas aves (paserinas) y hormigas cosechadoras parecen forrajear preferentemente en áreas abiertas y evitan la vegetación densa (Hulme y Kollmann, 2005).

La depredación (mordeduras, perforaciones, consumo total), los patógenos y los daños físicos causan altas tasas de mortalidad de semillas (Osunkoya, 1994; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986, 1995b). Para especies arbóreas de selvas húmedas se han reportado datos variables de remoción de semillas por insectos y vertebrados (Cuadro 1).

**Cuadro 1.** Variación en la remoción de semillas en diferentes especies arbóreas. Se indica en paréntesis el tiempo de observación (días) empleado en la evaluación de la remoción.

<b>Especie</b>	<b>Tamaño (mm)</b>	<b>Remoción de semillas (%)</b>	<b>Sitio de estudio</b>	<b>Fuente</b>
<i>Acacia cornigera</i>	5-7 de largo, 4-6 de ancho y 2.5-3 de grueso	72 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Alchornea latifolia</i>	4-5 de largo, 3-5 de ancho y 0.5 de grueso	68 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	30-40 de largo y 25 de diámetro	60 (5); 95 (150)	BM, CLB y BS (10-20 años de regeneración); BM y CLB	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998); Rodríguez-Velázquez (1994)
<i>Bertholletia excelsa</i>	40-50 de largo	92.3 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Brosimum alicastrum</i>	15-20 de diámetro	17 (150); 67.8 (5) 41 (64)	BM y CLB; BM, CLB y BS (10-20 años de regeneración)	Rodríguez-Velázquez (1994); Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998); este trabajo
<i>Brosimum costaricanum</i>	10-15 de diámetro	97 (120)	BM	Ramos-Guerrero (2000)
<i>Buchenavia punctata</i>	1.7 g*	48.3 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	1-2 de largo y 0.8-1.3 de ancho	98 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Cecropia polyphlebia</i>	3 de largo y 0.8 de ancho	2 (?)	BM	Hulme y Benkman (2002)
<i>Cecropia sciadophylla</i>	0.0018 g*	89 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Cecropia shreberiana</i>	No disponible	9 (?)	BM	Hulme y Benkman (2002)
<i>Cedrela odorata</i>	20-25 de largo	99.8 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)

\*Información del tamaño de la semilla no disponible, únicamente el peso. BM, bosque maduro; BS, bosque sucesinal; CLB, claros de bosque.



**Cuadro 1.** Continúa.

<b>Especie</b>	<b>Tamaño (mm)</b>	<b>Remoción de semillas (%)</b>	<b>Sitio de estudio</b>	<b>Fuente</b>
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	15 de largo	64 (5)	BM, CLB y BS	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998)
<i>Dialium guianense</i>	5 de largo	60 (120); 100 (150)	BM; BM y CLB	Ramos-Guerrero, 2000; Rodríguez-Velázquez (1994)
<i>Dryobalanops lanceolata</i>	2-3 g*	9 (?)	BM	Hulme y Benkman (2002)
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	10-12 de largo y 6-8 de ancho	88.5 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Ficus yoponensis</i>	16 de largo	6.6 (5)	BM, CLB y BS (10-20 años de regeneración)	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998)
<i>Heliconia librata</i>	0.7 de largo y 0.5 de ancho	59 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Inga spp.</i>	No disponible	93.5 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Jacaranda copaia</i>	0.005 g*	65.2 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Nectandra ambigens</i>	18-28 de largo y 16-20 de ancho	70 (5); 90 (150)	BM, CLB y BS (10-20 años de regeneración); BM y CLB	Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo (1998); Rodríguez-Velázquez (1994)
<i>Ochroma pyramidale</i>	2.5-4 de largo y 1-1.5 de ancho	79 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Schizolobium amazonicum</i>	20 de largo y 13 de ancho	81 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)
<i>Tachigali versicolor</i>	20-25 de largo	43 (?)	BM	Hulme y Benkman (2002)
<i>Theobroma cacao</i>	20-40 de largo y 12-20 de ancho	52 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Vatairea lundellii</i>	15 de largo y 10-25 de ancho	61 (64)	BM y BS (1, 7.5, 12, y 22 años de regeneración)	Este trabajo
<i>Virola sebifera</i>	20-30 de largo y 10-15 de ancho	95.4 (49)	BM y BS (2, 10 y 20 años de regeneración)	Peña-Claros y De Boo (2002)

\*Información del tamaño de la semilla no disponible, únicamente el peso. BM, bosque maduro; BS, bosque sucesinal; CLB, claros de bosque.

---

La remoción de semillas puede variar de lugar a lugar dentro de un hábitat. Por ejemplo, la tasa de depredación promedio para la leguminosa arbustiva *Crotalaria pallida* es de cerca de 50%, pero el valor de esta tasa varió desde 20% hasta 100% en diferentes matorrales (Crawley, 1983). Asimismo, la depredación de semillas en pastizales puede tener impactos importantes, como es el caso de *Ranunculus repens*, cuyas semillas fueron consumidas (50% de la siembra) principalmente por ratas de agua y ratones de campo (Crawley, 1983). En la isla de Barro Colorado, Panamá, la especie *Tachigali versicolor* presentó una baja probabilidad de reclutamiento de plántulas debido a los altos niveles de semillas abortadas y a la depredación de semillas post-dispersión (Forget *et al.*, 1999).

Por otro lado, en la actualidad el estudio de los removedores de semillas, en especial de mamíferos de tallas medianas y pequeñas, no es sencillo, pues sus poblaciones son cada vez más reducidas y están fuertemente presionados por la cacería furtiva y la destrucción del hábitat (Aranda, 2000).

Aunado a esto, la variación causada por los diferentes métodos experimentales empleados (*e. g.* diferentes tiempos de monitoreo de remoción de semillas, variando desde 2 hasta 365 días; Rodríguez-Velázquez, 1994) y la determinación de las tasas de remoción de semillas como un fenómeno de depredación directa, sin considerar la posible dispersión secundaria, han dificultado la comparación de la remoción de semillas entre sitios, hábitats y taxa (Hulme y Kollmann, 2005). La mayoría de los estudios de remoción de semillas post-dispersión han usado semillas dispersadas artificialmente colocadas en un arreglo específico en el campo, lo que puede diferir de la dispersión natural de las semillas (Wenny, 2005).

#### IV. 1 Remoción de semillas

Cuando los depredadores encuentran semillas puede ocurrir que éstos las consuman, o bien que las transporten a distintos sitios (bajo la superficie del suelo, madrigueras, troncos), donde además existe la posibilidad de que las relocalicen, o bien, de que las semillas sean abandonadas en un estado viable (Meiners y LoGiudice, 2003; Jansen *et al.*, 2004). La remoción de semillas se refiere entonces a la manipulación que ejercen

---

los depredadores sobre las semillas, sin que se conozca exactamente el destino final de éstas.

Se distinguen dos tipos de remoción de semillas: la remoción pre-dispersión y la post-dispersión (Dirzo y Domínguez, 1986). Ambos tipos tienen impacto en el éxito reproductivo, la distribución espacial y la estructura de las poblaciones de muchas especies de plantas (Muller-Landau *et al.*, 2002). Sin embargo, esta pérdida puede ser amortiguada cuando las plantas se regeneran principalmente por medios vegetativos, por la presencia de bancos de semillas persistentes, y cuando los depredadores son saciados por grandes producciones de semillas (Hulme, 1994).

La remoción pre-dispersión implica el ataque del fruto o la semilla antes de la dispersión, cuando aún se encuentran unidos a la planta madre y son tomados por los animales antes de que caigan al suelo. Las aves frugívoras han sido reportadas comúnmente como removedoras de semillas pre-dispersión; sin embargo, también es común que roedores granívoros e invertebrados tomen frutos directamente de los árboles y de plantas herbáceas (Sarukhán, 1978; Fedriani y Manzaneda, 2005). Con ello se reduce el tamaño de la cosecha de semillas de una planta en un evento reproductivo (Fenner, 1985). El grado de remoción pre-dispersión de semillas es muy variable y dependiente de las circunstancias del árbol, el año y el hábitat (Janzen y Vázquez-Yanes, 1986).

La remoción post-dispersión ocurre cuando las semillas se han desprendido de la planta madre y son atacadas por animales removedores cuando se quedan atoradas en la planta o cuando se encuentran en el suelo (Fenner, 1985). Este tipo de remoción también está caracterizada por su considerable variación, y algunos de los factores que influyen son los gradientes topográficos (Hulme y Kollman, 2005), el hábitat, el microhábitat, las especies, el grado de enterramiento y la densidad de semillas, la estación del año (Hulme, 1994), así como el grado de desarrollo sucesional de los bosques (Forget *et al.*, 1999). En general, los depredadores de semillas post-dispersión actúan como filtro de la sombra de dispersión de semillas, modificando las densidades y la distribución espacial de éstas (Dirzo y Domínguez, 1986).

---

Muchos estudios de depredación de semillas, especialmente los que examinan la granivoría post-dispersión, suponen que la remoción por granívoros tiene como resultado final la muerte de la semilla (Brewer y Rejmanek, 1999). Sin embargo, cuando los depredadores almacenan la semilla para su consumo posterior, existe una buena posibilidad de que ésta sea olvidada, por lo que el resultado final de la “granivoría” es la dispersión secundaria de la semilla (Jansen *et al.*, 2004). Por lo tanto, la densidad de plántulas no disminuye necesariamente con la intensidad de remoción (Hubbell, 1980; Hulme y Kollman, 2005). Además, hay que considerar también que esta densidad puede depender de la cantidad de semillas producidas o del número que ingresa a cada sitio (Schupp, 1988).

Con frecuencia los animales esconden las semillas entre la hojarasca o las entierran (Chambers y MacMahon, 1994). En ambos casos, los roedores suelen usar señales físicas en el hábitat para auxiliarse en la relocalización de las semillas (Hulme, 2002). Cuando por alguna causa las semillas no son halladas por los roedores, éstas llegan a tener una mayor probabilidad de establecimiento (Quintana-Ascencio, 1985; Granados, 1994). La dispersión secundaria de semillas por animales no siempre finaliza en su enterramiento; por ejemplo, se ha registrado que las hormigas depositan las semillas en pilas de desecho donde son susceptibles a movimientos posteriores (Chambers y MacMahon, 1994).

Las relaciones entre la morfología de la semilla y los atributos físicos de la hojarasca influyen en el movimiento de la semilla y la emergencia de la plántula. Si es extremadamente profunda, la hojarasca puede actuar como una barrera física para la germinación de las semillas de tamaños reducidos. Por ejemplo, la mortalidad se presenta si la plántula no puede emerger a través de la hojarasca, o si las raíces de las plántulas no pueden alcanzar el suelo (Chambers y MacMahon, 1994).

Con frecuencia muchas de las semillas que son removidas suelen tener movimientos subsecuentes de dispersión (Vander Wall, 2002). Sin embargo, la medición de la distancia de dispersión de las semillas realizada por los granívoros es subestimada debido a los problemas metodológicos de localizar las semillas transportadas a varios metros. Algunos estudios que han estimado las distancias de dispersión reportan distancias variables entre las especies (Cuadro 2).

**Cuadro 2.** Distancias promedio de dispersión secundaria en especies de bosque tropical húmedo y bosque templado.

<b>Especie</b>	<b>Distancia (m)</b>	<b>Fuente</b>
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	2.73	Eguiarte <i>et al.</i> (1993)
<i>Fagus sylvatica</i>	4.1	Hulme (2002)
<i>Pasania edulis</i>	5.4 -19.9	Hulme (2002)
<i>Prusia tridentata</i>	7.8 - 9.5	Hulme (2002)
<i>Simplocarpus renifolius</i>	9.6	Hulme (2002)
<i>Pinus strobus</i>	10	Hulme (2002)
<i>Aesculus turbinata</i>	12.2 - 44.7	Hulme (2002)
<i>Prunas mahaleb</i>	15	Godoy y Jordano (2001)
<i>Quercus robar</i>	15.3	Hulme (2002)
<i>Elaeis guineensis</i>	16 - 33	Yasuda <i>et al.</i> (2000)
<i>Pinus ponderosa</i>	> de 80	Vander Wall (2002)
<i>Carapa procera</i>	> de 100	Jansen <i>et al.</i> (2004)

## IV.2 Factores que intervienen en la remoción de semillas

Muchos granívoros actúan tanto como depredadores de semillas pre-dispersión como post-dispersión, por lo que la diferenciación entre estos grupos llega a ser difusa. El que una semilla sea localizada y consumida por un granívoro depende, entre otros factores, de su olor, su color, su tamaño, su composición química, la forma o el sabor de la semilla, así como del grosor y la textura de la testa. Todos estos atributos varían en función del tiempo de maduración (Granados, 1994; Moreno-Casasola, 1996), la disponibilidad de alimento, el microclima y el tipo de sustrato, así como de las interacciones inter-intraespecíficas entre los granívoros (Hulme y Kollman, 2005).

Atributos como la densidad, el peso, la forma y el volumen de las semillas pueden estar sujetos a un proceso de selección que incluye disyuntivas entre los factores que maximizan la cantidad de reservas maternas de alimento para la plántula, los que minimizan los daños por granívoros y los que maximizan el potencial de dispersión. Por ejemplo, un aumento en el tamaño de la semilla favorece el desarrollo de la plántula en ambientes limitados en recursos, pero disminuye la posibilidad de su paso a través de tractos digestivos de animales frugívoros que podrían dispersarlas (Dirzo y Domínguez,

---

1986; Willson y Traveset, 2000; Paz *et al.*, 2005). Los frutos pueden tener un sabor amargo o ácido antes de la maduración, por lo que con ello puede evitarse que las semillas sean ingeridas antes de tiempo (Quintana-Ascencio, 1985; Moreno-Casasola, 1996).

### ***Heterogeneidad ambiental***

La heterogeneidad ambiental es un factor que influye en la probabilidad que tienen las semillas de escapar de la depredación. Las semillas son atacadas por granívoros con distinta intensidad en diferentes hábitats (claros, bordes de claros, sitios en regeneración, sitios maduros; Schupp y Frost, 1989; Samper, 1992) que se presentan de manera natural en las selvas húmedas, así como entre los bordes y los fragmentos de bosque (Champan y Champan, 2003; Meiners y LoGiudice, 2003) y parches de vegetación conectados o no (Orrock *et al.*, 2003).

Estos microhábitats pueden funcionar como refugios donde las semillas tienen altas probabilidades de escapar de los depredadores (Crawley, 1983). Las condiciones físicas y bióticas en estos hábitats afectan la actividad y la abundancia de los removedores de semillas (Schupp, 1988). Por ejemplo, las diferentes etapas de sucesión de un bosque varían en la estructura, la densidad de tallos y la composición de especies de plantas (Brown y Lugo, 1990; Peña-Claros y De Boo, 2002; van Breugel *et al.*, 2006). La comunidad animal responde entonces a estos cambios de la vegetación. La abundancia y la composición de agentes removedores de semillas variará con la etapa sucesional, así como la apariencia de las semillas para estos animales (Emmons, 1982).

Las hormigas y los roedores han sido registrados como los agentes removedores de semillas más importantes en áreas que se encuentran en sucesión (Medellín y Equihua, 1998; Peña-Claros y De Boo, 2002). En el caso de las hormigas, la abundancia es mayor en las etapas sucesionales tempranas que en las tardías (Levey y Byrne, 1993).

La captura de una semilla está relacionada con los micrositos de su deposición y el tamaño de los animales. Si la semilla es depositada sobre superficies que promuevan su incorporación al suelo o disminuyan la eficiencia de captura, entonces la probabilidad de su captura disminuye. Por el contrario, si la semilla pequeña llega rápidamente a

---

superficies accesibles o en depósitos identificables, entonces deben ser muy susceptibles a que sean capturadas por mamíferos pequeños u hormigas (Chambers y MacMahon, 1994). Las características de la superficie del suelo influyen no solamente en los sitios de retención de semillas, sino también en el microambiente de germinación de las mismas y en el establecimiento de las plántulas. Las partículas de suelo más grandes incrementan el número de semillas atrapadas en él, resultando en un tiempo de residencia más largo y una probabilidad mayor para la germinación de las semillas (Chambers y MacMahon, 1994).

### ***Tamaño de semilla***

El tamaño de la semilla es importante en la etapa de depredación de semillas post-dispersión (Paz *et al.*, 1999). Los roedores pequeños muestran marcadas preferencias por semillas con contenidos nutricionales y energéticos altos, y evitan las que poseen compuestos tóxicos (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, 1998). Los experimentos de depredación muestran una variedad de respuestas con respecto a la masa de las semillas; algunos estudios muestran correlaciones positivas débiles entre la masa de la semilla y el porcentaje de semillas remanentes (Moles *et al.*, 2003), mientras que otros registran tasas altas de depredación en las semillas pequeñas (Batle *et al.*, 1998; Osunkoya, 1994; Jones *et al.*, 2003; Pizo y Viera, 2004). Con frecuencia las semillas grandes tienen cubiertas duras que los consumidores pequeños no puedan penetrar, mientras que muchas semillas pequeñas tienen cubiertas suaves que hace que sean más fáciles de penetrar por un amplio espectro de consumidores (Chambers y MacMahon, 1994).

### ***Densidad de semillas***

La intensidad de remoción de semillas puede verse afectada por la densidad en que se encuentren las semillas (Janzen, 1970). La mayor densidad de semillas se presenta bajo las plantas maternas y esta densidad se reduce al aumentar la distancia desde estas plantas. La depredación de semillas suele ser mayor en áreas con mayor densidad de semillas (Janzen, 1970). Esto ha sido reportado para mamíferos pequeños,

---

los cuales con frecuencia son atraídos por concentraciones altas de semillas y presentan tasas de depredación mayores donde las semillas son más abundantes (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Schupp, 1990; Ramos-Guerrero, 2000; LoGiudice y Ostfeld, 2002).

Las semillas de muchas especies de plantas con frutos carnosos son dispersadas por vertebrados; éstos comúnmente pasan las semillas a través de su tracto digestivo y las desechan en las heces sobre el suelo (Bermejo *et al.*, 1996). Las heces fecales pueden contener numerosas semillas que resultan ser un atractivo para los depredadores de semillas, y este riesgo de mortalidad se incrementa cuando se encuentran próximos otros restos fecales con semillas. La presencia de materia fecal proporciona fertilizante para las plántulas, pero la proximidad entre plantas conespecíficas aumenta la competencia por espacio y nutrientes (Bermejo *et al.*, 1996).

#### IV. 3 Depredadores post-dispersión de semillas

Los depredadores post-dispersión de semillas constituyen uno de los gremios animales más diversos, e incluyen insectos, crustáceos, peces, reptiles, aves y mamíferos (Hulme y Kollman, 2005). Los insectos depredadores de semillas más comunes son escarabajos y gorgojos (Coleoptera), hormigas (Hymenoptera), polillas (Lepidoptera), mariposas (Diptera) y hemípteros. Dentro del grupo de los peces, se encuentran por ejemplo los peces gato, que con sus fuertes mandíbulas y dientes destruyen las semillas blandas. Se reporta que algunos peces del río Amazonas consumen seis especies de la familia Euphorbiaceae y 14 especies de otras nueve familias. Las aves que principalmente consumen semillas son los tinamúes (Tinamiformes), las palomas (Columbiformes), las perdices (Galliformes), los loros (Psittaciformes), los pájaros carpinteros (Piciformes) y varios grupos entre los Passeriformes. Entre los mamíferos depredadores de semillas se incluyen a algunos insectívoros, varios roedores (Rodentia) y algunos ungulados (Artiodactyla y Perissodactyla; Stiles, 1989).

Estos grupos de depredadores de semillas pueden compartir el mismo hábitat e incluso compartir las especies que consumen, pero difieren en el área espacial de forrajeo, el grado de especialización y la habilidad para contrarrestar las defensas de las semillas (Hulme y Kollman, 2005). Para algunas especies de plantas, las actividades



---

de forrajeo de los depredadores post-dispersión que dañan, pero no necesariamente matan las semillas, tienen un efecto disruptivo sobre la distribución de las semillas dispersadas y también afectan el rendimiento posterior de las plántulas (Dirzo y Domínguez, 1986; Vallejo-Marín *et al.*, 2006).

### ***Invertebrados***

Las hormigas son importantes depredadores de semillas en muchos sistemas de bosques o desiertos (Jones *et al.*, 2003), y en algunas regiones parecen rivalizar con los mamíferos pequeños, aunque sus acciones frecuentemente finalizan en la dispersión secundaria de semillas más que en la depredación (Kelt *et al.*, 2004).

### ***Vertebrados***

En las selvas húmedas del sur de México, los removedores de semillas más comunes, los cuales se alimentan además de tallos y hojas de plantas, son el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el jabalí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el tepezcuintle (*Agouti paca*), el guaqueque (*Dasyprocta mexicana*), el puerco espín (*Coendou mexicanus*), las ardillas (*Sciurus aureogaster*, *S. deppei*) y distintas especies de ratones (*Liomys pictus*, *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys palustres*, *O. melanosis*, *O. alfaroi*, *Tylomys nudicaudus*, *Sigmodon hispidus*; Coates-Estrada y Estrada, 1986).

Hay evidencias que indican que los roedores granívoros enfrentan una disyuntiva entre la abundancia de alimento y el refugio. Los roedores pequeños habitan en sitios donde el alimento es relativamente escaso, pero se benefician al encontrar mayor seguridad para vivir. Posiblemente estos roedores son más selectivos en términos de las especies que capturan cuando existe el riesgo de ser depredados y es probable que sólo se aventuren hacia hábitats abiertos cuando éstos contienen especies de semillas fuertemente preferidas por ellos (Hulme y Kollman, 2005). Se ha demostrado que los roedores pueden promover o impedir la sucesión, ya que en su hábito de recolectar y después enterrar las semillas, a distancias de entre 20 y 30 m del sitio de colecta, pueden ayudar a la dispersión de las plantas, mientras que por otro lado, la depredación de semillas, después de la dispersión, es uno de los principales mecanismos de detienen la sucesión (Kollmann *et al.*, 1998).

---

Los depredadores polípagos como los mamíferos pequeños probablemente no sólo respondan a la abundancia absoluta de una presa en particular, sino también a la abundancia relativa en relación con otras especies de presas (Hulme y Hunt, 1999). Janzen (1970), Connell (1971) y Hubbell (1980) sugirieron que los granívoros se alimentan preferencialmente de semillas localizadas debajo de los árboles parentales porque responden al incremento en la densidad de semillas (granívoros que responden a la densidad), o bien porque son granívoros cuyo forrajeo está limitado a cierta distancia de los árboles parentales (granívoros que responden a la distancia; Hulme y Kollman, 2005).

Los depredadores de semillas de tallas grandes, como los tepezcuintles solitarios o los pecaríes que forman grupos de forrajeo, habitan comúnmente sitios donde los recursos alimenticios son disponibles; por el contrario, los depredadores de semillas más pequeños, como las ardillas o los ratones, pueden vivir donde el alimento es escaso (Beck y Terborgh, 2002).

El establecimiento de plantas leñosas en hábitats sucesionales está regulado por muchos factores limitantes, los cuales interactúan de manera compleja en la determinación de las comunidades en regeneración. Estudios previos que han comparado los niveles de depredación en hábitats tempranos y tardíos de sucesión han encontrado resultados variados (Rey *et al.*, 2002). Algunas investigaciones registran que la depredación de semillas es más intensa en el bosque maduro que en hábitats sucesionales tempranos, mientras que otros han reportado resultados contrarios (Holl y Lulow, 1997). Peña-Claros y De Boo (2002) encontraron que la tasa de remoción de semillas disminuyó desde un 90% entre bosques secundarios (2, 10, y 20 años de abandono) a un 74% en un bosque maduro.

#### IV. 4 Sucesión en la región de la Selva Lacandona

Las principales actividades que han inducido la destrucción de los bosques tropicales en Mesoamérica son la agricultura y la ganadería (Osunkoya, 1994; Mendoza y Dirzo, 1999). La transformación de la selva en terrenos de cultivo o para pastizales tiene implicaciones ecológicas tanto a nivel local como global. Por ejemplo en la reducción de la biodiversidad y el cambio en las propiedades del suelo. En la región de la Selva

---

Lacandona existen parcelas ganaderas cuyo manejo implica la rotación del uso del terreno, es decir, por cierto periodo el área es utilizada para el pastoreo y después se permite un lapso de descanso de actividades con el fin de que la tierra se recupere, para posteriormente volver a utilizarse. Sin embargo, algunas veces estos sitios ya no son usados, por lo que se permite el inicio de la sucesión secundaria. No obstante, las precarias condiciones en las que quedan algunos suelos después de la actividad ganadera favorecen el establecimiento de malezas que por lo general inhiben la regeneración de la selva (Méndez-Bahena, 1999).

La dirección y la velocidad del proceso sucesional dependen de numerosos factores, entre los que se encuentran el tipo, la duración y el momento del disturbio, la extensión del área perturbada y la disponibilidad de propágulos. Uhl (1987) considera que la actividad agrícola tiene un impacto limitado, siempre que ésta se realice en áreas relativamente pequeñas y que el tiempo de uso en cada sitio sea corto. Esta modalidad no dañaría de manera sensible las propiedades del suelo y la regeneración podría desarrollarse de manera satisfactoria. En contraste, las actividades pecuarias representan un impacto más fuerte en la sucesión, dado que el periodo de uso en las parcelas es mucho más prolongado que en el caso de las actividades agrícolas, la superficie de uso es mucho mayor, la frecuencia del pastoreo puede dejar el suelo infértil y el uso constante del fuego tiende a eliminar las fuentes de regeneración *in situ* (Méndez-Bahena, 1999).

En algunas regiones neotropicales se ha documentado que la regeneración en suelos arenosos y ácidos puede ser inhibida por algunas especies de rápido crecimiento, como el helecho *Pteridium aquilinum* y varias especies del género *Vismia* (Suazo-Orduño, 1998; Mesquita *et al.*, 2001). Dichas situaciones se presentan también en la región de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Méndez-Bahena, 1999).

De 1977 a 1995 se destruyeron 585,000 ha de la Selva Lacandona, y de las 1,836,611 ha que constituían el área de esta región, hasta 1996 quedaban poco más de 500,000 ha de selva en buen estado de conservación (Celedón-Muñiz, 2006). El cambio de uso de suelo en la región de la Selva Lacandona ha propiciado la formación de un mosaico de sistemas agropecuarios y fragmentos de selva mezclados con comunidades secundarias de diferentes edades de abandono (Méndez-Bahena, 1999).

---

Para 1993, 65.5% de la región se mantenía cubierta por vegetación primaria de selva húmeda, 9.9% era utilizada para actividades agropecuarias y la vegetación secundaria se extendía sobre 17% de los terrenos (Celedón-Muñiz, 2006). La intensidad de manejo en las parcelas parece incrementarse con el tiempo; además, la fuente potencial de propágulos tiende a estar cada vez más lejos de los sitios a colonizar (Méndez-Bahena, 1999).

Con estos antecedentes se torna importante conocer las actividades de los removedores (depredadores) de semillas tanto en el bosque maduro como en los sitios en sucesión, ya que su actividad afectaría el reclutamiento de las plántulas, y con ello la composición y estructura de las comunidades en sucesión.

---

## V. Objetivos e hipótesis

### *Objetivo General*

El presente trabajo analizó la dinámica de semillas en el suelo (remoción, infección por hongos, germinación y permanencia) de especies arbóreas pioneras y persistentes de selva alta perennifolia en bosques secundarios de diferente edad sucesional y en sitios de bosque maduro de una región cálido-húmeda de México.

### *Objetivos Particulares*

- Evaluar la variación del nivel de remoción de semillas entre especies pioneras (semillas pequeñas) y de especies persistentes (semillas grandes).
- Determinar si la remoción de semillas de especies pioneras y persistentes es afectada por la densidad de semillas (1 semilla/100 cm<sup>2</sup> – aisladas - vs. 20 semillas/100 m<sup>2</sup> – agrupadas -).
- Explorar si la intensidad de remoción de semillas varía entre etapas sucesionales en función del tamaño de la semilla, la densidad de semillas y del tipo de granivoría (por invertebrados o vertebrados).
- Analizar si la infección por hongos y la germinación de las semillas varían con el tamaño de las semillas, la densidad de semillas y el tipo de granivoría en diferentes etapas sucesionales.
- Examinar si la dispersión secundaria de semillas grandes varía entre diferentes etapas sucesionales.

---

## **Hipótesis**

- En general, las semillas de tamaño grande tienen mayores niveles de defensa anti-herbívoros que las semillas pequeñas (Moreno-Casasola, 1996; Hulme y Benkman, 2002). Por ello, se espera que el nivel de remoción sea mayor en las semillas pequeñas.
- Dada las dimensiones grandes de las semillas de especies persistentes se espera que la remoción de estas semillas se deba principalmente a vertebrados. Considerando las dimensiones pequeñas de las semillas de especies pioneras se espera que la remoción de éstas ocurra principalmente por invertebrados.
- Si los granívoros actúan dependiendo de la densidad de semillas (Janzen, 1970; Connell, 1971), se espera que la remoción sea mayor en las agrupadas que en las aisladas.
- Si la abundancia y la diversidad de granívoros aumenta con el avance de la sucesión (Zarza-Villanueva, 2001), se espera que el nivel de remoción y la distancia de dispersión secundaria de las semillas aumente con la edad sucesional.
- Con el desarrollo de la sucesión la biomasa vegetal aumenta. Con ello, disminuye la luz y la temperatura y aumentan la humedad y la materia orgánica del suelo (Hammond, 1995). Un ambiente de sombra y humedad propicia la infección de las semillas por hongos y bacterias. Por ello, se espera que la infección de semillas aumente con la edad sucesional.
- En edades sucesionales tempranas existe un ambiente con intensidades elevadas de luz y temperatura. La germinación de las semillas de las especies pioneras (heliófilas y termófilas) depende de niveles altos de luz y/o temperatura (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Kyereh *et al.*, 1999). Por ello, se

---

espera que el nivel de germinación de semillas pequeñas disminuya al avanzar la sucesión. En contraste, se espera que el nivel de germinación de las semillas de especies persistentes, las cuales requieren de humedad elevada, sea mayor en el bosque maduro.

---

## **VI. Método**

### **VI. 1 Sitio de estudio**

#### ***Localización***

Esta investigación fue realizada en el sureste de la Selva Lacandona, en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (16° 05', 16° 57' longitud norte; 90° 45', 91° 30' longitud oeste) y en una comunidad aledaña a ésta, Loma Bonita. Ambos sitios se encuentran en el municipio de Ocosingo, Chiapas (16° 05' 45" longitud norte, 91° 59' 29"; Fig. 2).

La Selva Lacandona se encuentra delimitada por las planicies del estado de Tabasco y el río Usumacinta en el norte, la frontera con Guatemala por el sur, el río Salinas por el este, y la región montañosa de Los Altos por el oeste; la zona presenta una altitud que va de los 150 a los 600 m s.n.m. (Mendoza y Dirzo, 1999).

#### ***Clima***

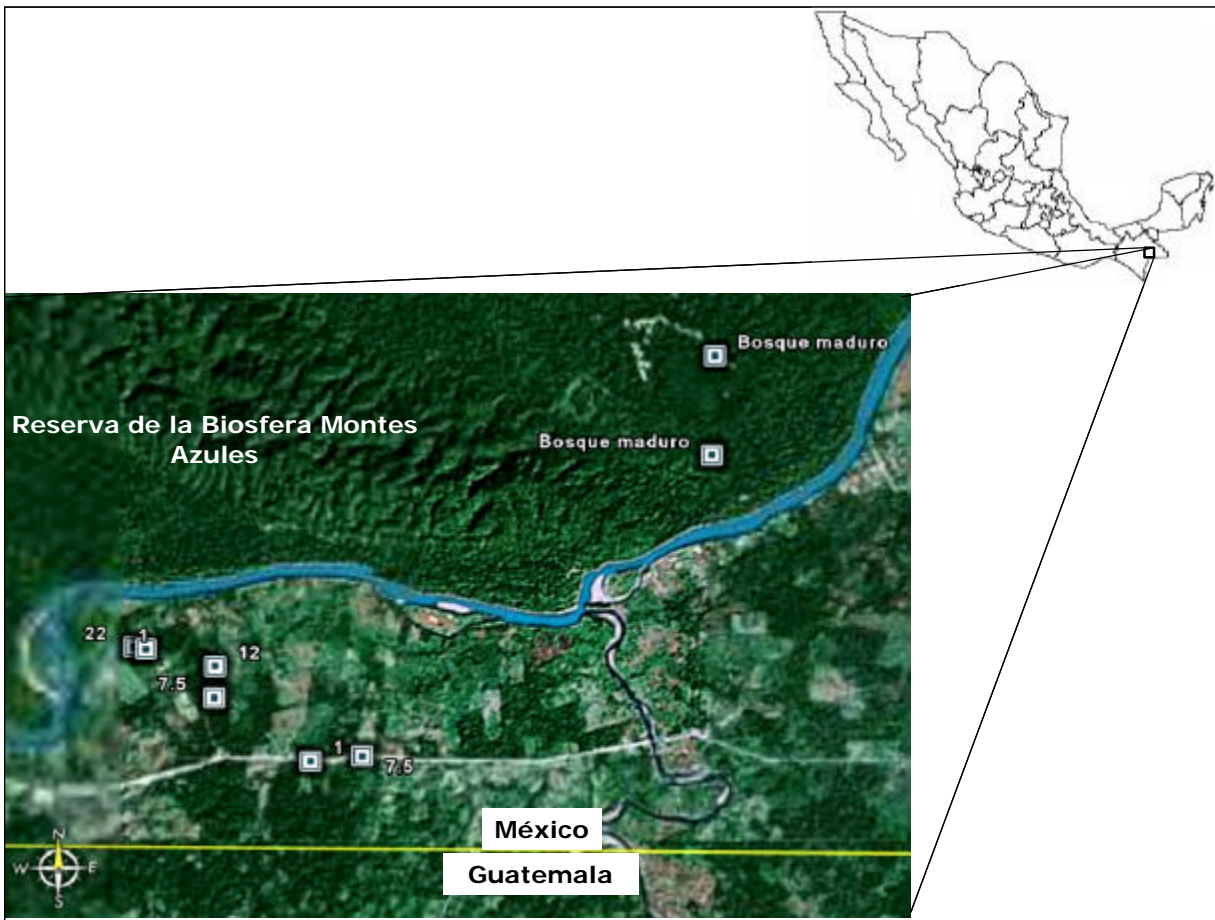
El clima en la región corresponde al tipo Amw''(i)g, según la modificación de García (1987), siendo cálido-húmedo a templado-subhúmedo con relación a la altitud y exposición de los vientos (Mendoza y Dirzo, 1999). La precipitación promedio anual es de alrededor de 3,000 mm, existiendo una temporada seca durante los meses de febrero a abril, con una precipitación menor a 60 mm por mes, y una temporada lluviosa de mayo a octubre con niveles de precipitación por arriba de 100 mm por mes (Siebe *et al.*, 1995). La temperatura promedio anual es de 25°C, presentándose la temperatura más baja en enero (22°C) durante la época de "nortes" y la más alta en mayo (37°C), antes de la temporada de lluvias (INE, 2000).

#### ***Hidrología***

La región hidrológica de la Selva Lacandona es una de las más importantes del país (1,550,200 ha; INE, 2000), e incluye cuencas que aportan al sistema Grijalva-Usumacinta, tales como el río Lacantún, cuyos ríos tributarios son el Tzendales, el Perlas, el Jataté, el San Pedro (cuyas subcuencas son el arroyo azul y río negro), el Miranda y el Lacanjá (que incluye el complejo de las lagunas Ojos Azules, Ocotal, El Suspiro, Yanki, Carranza y Lacanjá), el río Chixoy-Salinas, que nace en Guatemala, el río Usumacinta, cuyo cauce representa el límite internacional entre México y



Guatemala, y el río Grijalva-La Concordia que se localiza al suroeste del área (INE, 2000).



**Figura 2.** Localización de los sitios de estudio (cuadros blancos) en la región sur de la Selva Lacandona, sureste de México. Dos sitios se localizaron en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (bosque maduro), y seis sitios con diferente edad sucesional se ubicaron en el ejido Loma Bonita (1, 7, 12 y 22 años de abandono), ambas localidades se encuentran en el municipio de Ocosingo, Chiapas.

### **Edafología**

En la zona de estudio se han identificado tres unidades geomorfológicas: (1) zona de terrenos cársticos, cuyo suelo es del tipo Leptosol, con profundidad somera y presencia de carbonatos (pH de 7.0); (2) zona de terrenos aluviales, que corresponde a las superficies inundables de las orillas del río Lacantún, cuyo suelo es del tipo Cambisol, ácido (pH de 5.6-6.5) y con drenaje deficiente; y (3) zona de lomeríos bajos, cuyo suelo es del tipo Acrisol húmico, de textura limosa-arcillosa y con un pH que varía de fuertemente ácido a básico (3.9-6.5; Siebe *et al.*, 1995).

---

## **Vegetación**

La vegetación dominante en la región es la selva alta perennifolia (Miranda y Hernández-X., 1963) o bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1978), pero numerosas variantes y asociaciones están presentes. Esta diversidad de vegetación está asociada en parte a la gran variedad de suelos y a la compleja red fluvial que existe en la zona (Mendoza y Dirzo, 1999).

Las especies arbóreas predominantes del dosel superior en las planicies aluviales del río Lacantún son *Licania platypus* (Chrysobalanaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Nectandra sp.* (Lauraceae), mientras que las palmas *Bactris balanoides* y *B. trichophylla*, así como los árboles *Pachira acuatica* (Bombaceae) y *Bravaisia integerrima* (Acanthaceae) dominan en áreas inundables caracterizadas por tener suelos con drenaje deficiente. Los árboles *Manilkara sapota* (Sapotaceae) y *Wimmeria bartletti* (Celastraceae), y las palmas *Aegiphylla argentea*, *Chamaedorea sp.*, *Geonoma oxycarpa* y *Reinhardtia sp.* crecen sobre suelos calizos poco profundos de las montañas, en altitudes de entre 300 y 700 m s.n.m. (INE, 2000).

En las colinas más bajas las especies de árboles dominantes son *Dialium guianense* (Fabaceae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum costaricanum* (Moraceae). La vegetación de sabana presenta árboles bajos de entre 5 y 7 m, entre los que se encuentran *Curatella americana*, *Byrsonima crassifolia*, *Ateleia pterocarpa*, *Crescentia cujete* y *Acacia pennatula* (INE, 2000). El sotobosque de estas sabanas se caracterizan por tener capas abundantes de *Cyperus sp.* y bromelias terrestres (Siebe *et al.*, 1995). Existen también manchones monoespecíficos del helecho *Dicranopteris pectinata* conocidos localmente como petatillas (Méndez-Bahena, 1999; Chazdon *et al.*, 2007).

Desde hace muchos años las áreas aledañas a la Reserva de Montes Azules han experimentado severos cambios en el uso del suelo. Actualmente el paisaje en la región es un mosaico de áreas de selva fragmentadas, campos agrícolas y ganaderos, y áreas de vegetación secundaria en proceso de regeneración, resultado del abandono de los campos de cultivo. Estos últimos son llamados comúnmente acahuales (Mendoza y Dirzo, 1999). Los acahuales se caracterizan por presentar una estratificación formada por conjuntos vegetales de tipo herbáceo, arbustivo y arbóreo que se establecen una vez abandonada el área de cultivo. Frecuentemente se definen dos estratos: una

---

abundante capa herbácea y arbustiva de aproximadamente 4 m de altura y un dosel discontinuo, de poca complejidad, de entre 10 y 25 m (Medellín y Equihua, 1998). Las especies arbóreas comunes en estos sitios son *Cecropia obtusifolia*, *Trichospermum mexicanum*, *Trema micrantha* y *Ochroma pyramidale*, y las especies arbustivas son *Piper auritum*, *P. hispidum*, *Acalypha diversifolia* y *Urea eggersii* (INE, 2000).

### **Fauna**

En la Selva Lacandona los invertebrados han sido poco estudiados, pero considerando la información existente, se podría obtener una lista de 1135 especies de la clase Insecta, siendo los grupos mejor conocidos las mariposas y los escarabajos. Para el grupo de los vertebrados se reportan 112 especies de peces, 77 especies pertenecen al grupo de herpetofauna, 341 especies de aves y 112 especies de mamíferos (INE, 2000). El pez *Brycon guatemalensis* que habita en el río Lacanjá podría potencialmente dispersar semillas de plantas del género *Ficus* sp. (Horn, 1997).

Algunas especies animales que habitan en la Selva Lacandona, y que en ocasiones visitan áreas de vegetación secundaria y de cultivos, se caracterizan por ser consumidores de semillas. Estas especies tienen una fuerte influencia en el patrón de reclutamiento de las especies arbóreas que consumen; algunos ejemplos de estos animales son el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el mazate (*Mazama americana*), el jabalí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el tepezcuintle (*Agouti paca*), el guaunque (*Dasyprocta mexicana*), la ardilla gris (*Sciurus aureogaster*), la ardilla ocotera (*Sciurus griseoflavus chiapensis*) y una gran diversidad de especies de roedores de tamaño pequeño, tales como *Heteromys desmarestianus*, *Sigmodon hispidus*, *Oryzomys alfaroi*, *O. couesi*, *Ototylomys phyllotys*, *Marmosa mexicana* y *Didelphys marsupiales* (Gómez-Nisino, 2004).

## VI. 2 Especies de estudio

El tamaño de la semilla y una elevada abundancia en bosques primarios y secundarios de la zona de estudio (M. Martínez-Ramos y J. Rodríguez, 1999, datos no publicados) fueron los criterios para seleccionar las ocho especies arbóreas de este estudio. Para definir el tamaño de semilla pequeña y semilla grande se estableció que la diferencia de


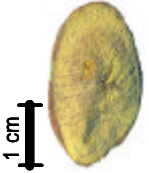


---

tamaño entre ellas sería de un orden de magnitud. Se consideraron taxones/clados (generalmente familias) en los que existen especies con tamaños de semilla contrastantes (Cuadro 3): Fabaceae (*Acacia cornigera* y *Vatairea lundellii*), Malvaceae (*Ochroma pyramidale* y *Theobroma cacao*), Cecropiaceae (*Cecropia obtusifolia*), Moraceae (*Brosimum alicastrum*), Euphorbiaceae (*Alchornea latifolia*) y Heliconiaceae (*Heliconia librata*). Cinco especies pertenecen al clado de los Rosidos, dos al de los Asteridos y una al clado de Magnolidos I según la clasificación taxonómica basada en Soltis *et al.* (2000; Fig. 3). Esta selección de especies aseguró tener réplicas de especies con tamaño similar (grande o pequeña), que fuesen independiente en su origen filogenético. Es decir, se trató de evitar la inclusión de especies, que por su cercanía evolutiva, pudiesen considerarse como pseudoréplicas en el diseño experimental empleado.




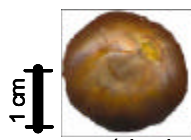
De acuerdo con el tamaño promedio de las semillas de las especies seleccionadas, el grupo de las especies de semillas de tamaño grande estuvo integrado por: *Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao* y *Vatairea lundellii* y el grupo de las especies de semillas de tamaño pequeño por: *Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia*, *Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale*. A pesar de que la diferencia en el tamaño de las semillas no es tan amplia, la comparación entre *Alchornea latifolia* (semilla pequeña) y *Heliconia librata* (semilla grande) se realizó por no encontrar suficientes semillas de *Croton schiedeanus* (semilla grande), especie propuesta inicialmente.

Durante los meses de febrero a julio de 2005 se recolectaron frutos de cada una de las especies de al menos seis árboles, así como del suelo del bosque. Las semillas grandes de *Vatairea lundellii* y *Brosimum alicastrum* fueron recolectadas seis semanas antes del inicio del experimento, y para asegurar que las semillas no se deshidrataran fueron almacenadas en bolsas de papel en un lugar oscuro. Las semillas de *Theobroma cacao* se compraron y probablemente se encontraban guardadas en un almacén.

**Cuadro 3.** Atributos ecológicos de las ocho especies seleccionadas para el estudio. Todas las especies son abundantes en la zona de estudio.

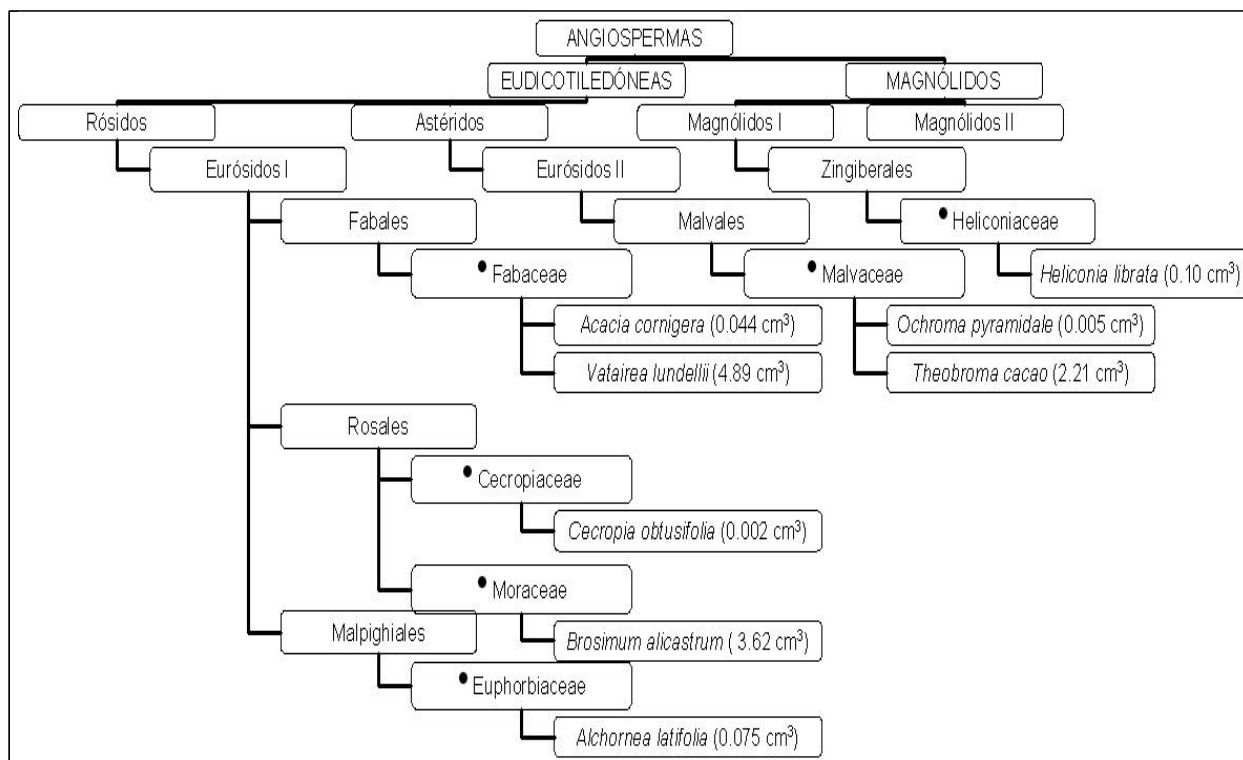
Familia	FABACEAE		EUPHORBIACEAE	HELICONIACEAE
Especie	<i>Acacia cornigera</i>	<i>Vatairea lundellii</i>	<i>Alchornea latifolia</i>	<i>Heliconia librata</i>
<b>Grupo regenerativo</b>	Pionera	Tolerante del dosel superior	Tolerante del dosel superior	Pionera tardía
<b>Fruto</b>	Infrutescencia cilíndrica de 8-12 cm de largo y de 1.3-2 cm de ancho, rojiza a pardo pálida, indehisciente. Contiene de 15 a 25 semillas por fruto.	Fruto seco alado rodeado por un arilo amarillo.	Infrutescencias péndulas de 8-25 cm de largo y de 1.3 cm de ancho. El fruto es una cápsula de 0.8-0.9 cm de largo, 0.8-0.9 cm de ancho y de 0.4-0.5 cm de grueso, casi redonda, verde, tornándose rojo al madurar. Contiene 2 semillas.	Fruto baya o esquizocarpo dehiscente, carnoso. Contiene de 1 a 3 semillas.
<b>Época de fructificación</b>	De marzo a julio.	De febrero a mayo.	De marzo a julio.	De mayo a diciembre.
<b>Semilla</b>	De 65.81 mm <sup>3</sup> (volumen de la semilla) y 0.08 g (peso de la semilla). Semillas de 5-7 mm de largo, 4-6 mm de ancho y 2.5-3 mm de grueso, elipsoides a esféricas, negras, brillantes y rodeadas por el mesocarpo esponjoso, blanquecino amarillento.	De 2898 mm <sup>3</sup> (volumen de la semilla) y 0.72 g (peso de la semilla). Semilla aplanada de 15 mm de largo y 10-25 mm de ancho, de color blanco cremoso. El ala mide 25-30 mm de ancho, un poco gruesa, glabra y sostenida por el lado de la semilla cuya superficie es muy reticulada.	De 36.75 mm <sup>3</sup> (volumen de la semilla) y 0.034 g (peso de la semilla). Semillas de 4-5 mm de largo, 3-5 mm de ancho y 5 mm de grueso, subesféricas a comprimidas lateralmente, negruzcas y cubiertas por una testa carnosa roja.	De 10 mm <sup>3</sup> volumen de la semilla. Semillas de 7 mm de largo y 5 mm de ancho.
<b>Dispersión</b>	 Endozoocoria (aves).	 Anemocoria.	 Endozoocoria (murciélagos, aves). El Tapir ( <i>Tapirus bairdii</i> ) se alimenta de semillas de especies de esta familia.	 Zoocoria.

Cuadro 3. Continúa.

Familia	MALVACEAE		CECROPIACEAE	MORACEAE
Especie	<i>Ochroma pyramidale</i>	<i>Theobroma cacao</i>	<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Brosimum alicastrum</i>
<b>Grupo regenerativo</b>	Pionera	Tolerante del dosel bajo	Pionera	Tolerante del dosel superior
<b>Fruto</b>	Cápsulas de 15 a 25 cm de largo por 3 a 5 cm de ancho, verdosas semileñosas; negras cuando maduran, alargadas, con 8 a 10 costillas longitudinales prominentes, muestran ranuras y están divididas en cinco partes. Contienen de 500 a 800 semillas.	Indehiscente de 10 a 32 cm de largo, esférica a cilíndrica, puntiaguda o plana, lisa o verrugosa, algunas veces con 5 ó 10 surcos. Vainas blancas, verdes o rojas, cuando maduran se tornan verdes, amarillentas, rojas o moradas. Cada vaina con 20 a 60 semillas.	Infrutescencia verde amarillenta pardo oscura, flácida al madurar. Aproximadamente 3000 semillas por infrutescencia, comestibles con un sabor similar a la del higo.	Bayas de 2 a 2.5 cm de diámetro, globosas con pericarpio carnoso, verde amarillento a anaranjado rojizo en completa madurez, de marcado sabor y olor dulces, cubiertas en la superficie de numerosas escamas blancas; contienen una semilla.
<b>Época de fructificación</b>	De marzo a junio.	Todo el año.	Todo el año, en especial agosto.	De marzo a junio.
<b>Semilla</b>	Semillas muy pequeñas de 2.5-4 mm de largo por 1-1.5 mm de ancho, con extremo acuminado. Muy ligeras, morenas, opacas, rodeadas por abundante vello sedoso de color café amarillento.	Variable en tamaño, de 20-40 mm de largo y 12-20 mm de ancho; ovoides o elípticas. Cotiledones blancos o muy morados.	De 0.73 mm <sup>3</sup> (volumen de la semilla) y 0.009 g (peso de la semilla). Semillas de 1-2 mm de largo y 0.8 - 1.3 mm de ancho, cilíndricas, pardo brillantes.	De 1512.50 mm <sup>3</sup> (volumen de la semilla) y 0.91 g (peso de la semilla). Semilla aplanada en ambos extremos, de 15-20 mm de diámetro, cubierta de una testa papirácea amarillenta.
<b>Dispersión</b>	 <p>Hidrocoria y anemocoria.</p>	 <p>Zoocoria.</p>	 <p>Semillas dispersadas por aves locales o migratorias, murciélagos frugívoros y otros mamíferos como primates (<i>Ateles geoffroyi</i>), marsupiales y roedores (endozoocoria).</p>	 <p>Endozoocoria por aves (chachalaca, faisán real) y mamíferos (monos, murciélagos). Dispersores secundarios: ratones y el tepezcuintle. Se alimentan de esta especie: ardillas, guaqueque, jabalí, murciélago, mono aullador y araña, mico de noche y venado cola blanca.</p>

Referencias: Ibarra-Manriquez, 1985; Ibarra-Manriquez y Sinaca, 1995, 1996; Pennington y Sarukhán, 1998; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999; [www.ajbsupp.botany.org/v88/ibarra-manriq/heliconiaparadise.com/Heliconia\\_librata.htm](http://www.ajbsupp.botany.org/v88/ibarra-manriq/heliconiaparadise.com/Heliconia_librata.htm); [www.jbimperu.org/gyman/FamiliaH.htm#\\_Familia\\_3](http://www.jbimperu.org/gyman/FamiliaH.htm#_Familia_3); [www.semarnat.gob.mx/pfnm2/fichas/](http://www.semarnat.gob.mx/pfnm2/fichas/)





**Figura 3.** Relación filogenética de las ocho especies seleccionadas para el estudio de remoción de semillas (basado en Soltis *et al.*, 2000). De acuerdo con el volumen promedio de sus semillas se determinaron dos grupos: especies con semillas pequeñas (*Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia*, *Cecropia obtusifolia*, *Ochroma pyramidale*) y especies con semillas grandes (*Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao* y *Vatairea lundellii*).

## VI. 3 Diseño experimental

### **Parcelas experimentales**

La cronosecuencia se integró por ocho sitios. Los bosques en sucesión se ubicaron en el ejido de Loma Bonita y fueron campos agrícolas usados para el cultivo de maíz, cuyas edades de abandono fueron: (i) 1 año, (ii) 7 años, (iii) 12 años y (iv) 22 años. Las edades sucesionales de 1 y 7 años estuvieron representadas por dos sitios y las de 12 y 22 años por uno. Además, se incluyeron dos sitios que representaron el bosque maduro, éstos localizados en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Cuadro 4; Fig. 4). La historia de uso y la edad de abandono de los campos agrícolas se averiguaron por medio de entrevistas con habitantes de la comunidad; todos los sitios

---

seleccionados fueron sometidos en alguna etapa a prácticas agrícolas similares de roza, tumba y quema.

En cada sitio experimental se estableció una parcela permanente de 2000 m<sup>2</sup> (20 x 100 m). Cada parcela fue reticulada a la escala de 1 x 1 m para ubicar en las intersecciones de esta retícula los puntos de depósito de las semillas experimentales. Se seleccionaron al azar 480 puntos, 60 para cada una de las ocho especies. Para evaluar los objetivos planteados se establecieron los siguientes tratamientos en cada parcela de estudio.

### ***Exclusión de vertebrados y densidad de semillas***

De los 60 puntos experimentales para cada especie, 30 correspondieron al tratamiento de exclusión de vertebrados y los otros 30 pertenecieron al tratamiento control o sin exclusión. A su vez, cada uno de estos tratamientos incluyó dos niveles de densidad de semillas: en grupo (20 semillas por depósito) y aisladas o individuales. Las semillas en grupo se colocaron en cinco puntos al azar y las semillas individuales en los 25 restantes. En cada sitio y para cada uno de los tratamientos, control y exclusión aislada, se tuvieron 25 repeticiones, y para los tratamientos, control y exclusión agrupada, se tuvieron cinco. En total se utilizaron 250 semillas por especie y 2000 por sitio (Fig. 5).

El tratamiento de exclusión permitió únicamente el paso de invertebrados, ya que los depósitos de semillas fueron cubiertos con un cubo de malla de alambre galvanizado con apertura de 0.5 cm, el cual se fijó firmemente al suelo con sujetadores de alambre. Para las semillas individuales el cubo de exclusión tuvo dimensiones de 11 cm de lado y 3 cm de alto. Para las semillas agrupadas los cubos midieron 18 cm de lado y 4 cm de alto. En el tratamiento control las semillas estuvieron expuestas a cualquier agente removedor.

Para evitar la pérdida de semillas (dificultad para distinguirlas en el suelo por enterramiento o por arrastre de lluvia) y asegurar su seguimiento, éstas fueron colocadas en depósitos triangulares de malla mosquitero verde (1 mm de luz de malla). Estos depósitos tuvieron las mismas dimensiones que los cubos de malla galvanizada,



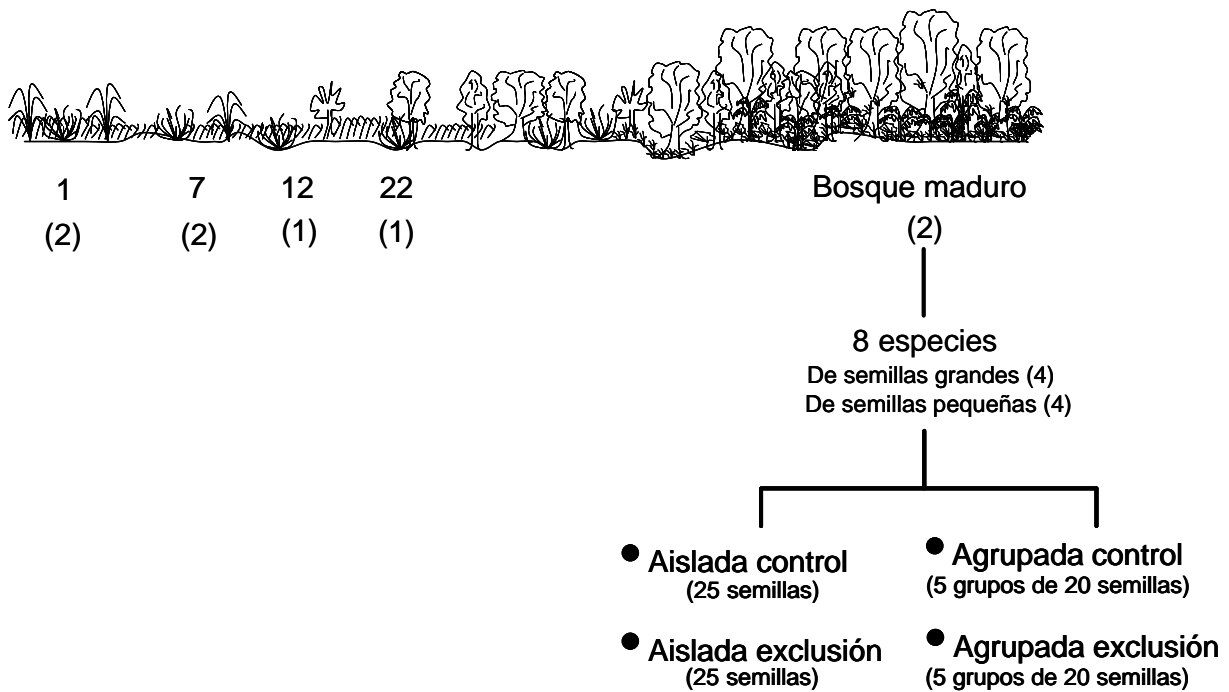
**Cuadro 4.** Características de los sitios de estudio, los bosques en sucesión se localizan en el ejido Loma Bonita y el bosque maduro en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Ocosingo, Chiapas.

	Sitios de estudio (años de abandono)							
	1	1	7	7	12	22	Bosque maduro	Bosque maduro
<b>Vegetación que rodea el sitio</b>	Árboles de 20-30 m de altura	Árboles de 10-20 m de altura	Pastizal	Acahuales	Pastizal y acahuales	Pastizal		
<b>Vegetación al interior del sitio</b>	Helecho petatilla ( <i>Pteridium aquilinum</i> ) pastos y cultivo de piña.	Árboles de <i>Trema sp.</i> , <i>Ochroma sp.</i> , y <i>Trichospermum sp.</i>	Presencia abundante de pastos y de la especie <i>Luehea sp.</i>	Diversidad de especies arbóreas, siendo la más común <i>Trichospermum sp.</i>	Diversidad de especies arbóreas, predominando <i>Cordia sp.</i> , <i>Inga sp.</i> , <i>Trichospermum sp.</i> y en menor medida <i>Ochroma pyramidale</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Psychotria brachiata</i> , <i>P. tomentosa</i> y <i>Vatairea lundellii</i> (Dieleman, 2002).	Diversidad de especies, siendo las más abundantes: <i>Trichospermum sp.</i> , <i>Vochysia sp.</i> , <i>Acacia hayesii</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>B. guianense</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Inga pavoniana</i> (Dieleman, 2002).	Sitio conservado, presencia de dos arroyos y algunos claros en su interior. Algunas de las especies comunes en el sitio, son: <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>B. costaricanum</i> , <i>B. guianense</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Cupania dentata</i> , <i>Dialium guianense</i> y <i>Trophis racemosa</i> (Dieleman, 2002).	Sitio conservado y homogéneo en su estructura, con las siguientes especies: <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>B. costaricanum</i> , <i>B. guianense</i> , <i>Dialium guianense</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Inga pavoniana</i> , <i>Cecropia peltata</i> , <i>Guarea glabra</i> , <i>Bleparidium mexicanum</i> (Dieleman, 2002).
<b>Distancia al bosque maduro (m)*</b>	200	25	450	300	900	25		
<b>Densidad de especies (Número de árboles por 500 m<sup>2</sup>)*</b>			54	39	36	39.5		
<b>Área basal (m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>)*</b>			31	12	33	26		
<b>Altura del dosel (m)*</b>			11	5.9	10.7	8.3		
<b>Diámetro a la altura del pecho (m)*</b>			4.7	3.8	5.7	3.7		
<b>Densidad de Árboles (x 100)*</b>			4.8	3.4	3.6	5.8		

\* Datos correspondientes al año 2000 (van Breugel *et al.*, 2006).



**Figura 4.** Imágenes de los ocho sitios de estudio que representan una cronosecuencia.



**Figura 5.** Diagrama del diseño experimental de la remoción de semillas de ocho especies de plantas a través de una cronosecuencia. Los sitios en sucesión tuvieron 1, 7, 12 y 22 años de abandono. El número en paréntesis indica las réplicas por cada edad sucesional. El esquema que se muestra en el bosque maduro, ejemplifica los tratamientos establecidos para cada una de las edades sucesionales.

y se fijaron al suelo con sujetadores hechos de alambre. Para el caso de las semillas pequeñas, las mallas de mosquitero fueron forradas con tela de organza para evitar que se filtraran. Peña-Claros y De Boo (2002) no encontraron ninguna influencia sobre el comportamiento de forrajeo de los removedores de semillas con este tipo de recipientes.

### **Dispersión de semillas grandes**

Para conocer la distancia de dispersión de las semillas grandes (*Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao* y *Vatairea lundellii*), se eligieron cinco semillas de cada grupo de 20 (tratamiento de semillas agrupada control), haciendo un total de 25 semillas por especie. A cada semilla se le hizo una perforación con una aguja para atarlas a un hilo de plástico de 30 m de longitud, enrollado a un carrete de costura fijado firmemente al suelo. Hallwachs (1986) no encontró que las perforaciones y las ataduras

---

con hilo de plástico a las semillas de guapinol influyeran en los resultados de dispersión.

### ***Obtención de datos***

Los depósitos de semillas fueron revisados a los 2, 4, 8, 16, 32 y 64 días de haberse iniciado el experimento, anotando en cada observación el destino final de cada semilla: i) *remanente* (semilla intacta), ii) *removida*, iii) *podrida* (infectadas por hongos/bacterias) o iv) *germinada* (con presencia de radícula). En las semillas removidas se procuró determinar el tipo de granívoro: vertebrado, cuando se observaron mordeduras y/o cáscaras; invertebrados, cuando se observaron semillas con orificios y hormigas alimentándose de las semillas.

La dispersión secundaria de las semillas grandes se obtuvo midiendo la distancia en línea recta desde el depósito de semillas hasta el punto final en el que éstas fueron movidas. Se anotó la condición (enterrada o expuesta) de la semilla cuando estuvo presente.

## VI. 4 Análisis de datos

### ***Patrones generales de la dinámica de semillas***

Se analizó la permanencia, la remoción, la infección por hongos y la germinación de las semillas de cada especie a lo largo de los 64 días del experimento agrupando la información recabada en todos los sitios de estudio. Para cada especie, se calculó por fecha de censo el porcentaje acumulado de semillas que tuvo cada uno de estos destinos.

### ***Remoción, germinación e infección por hongos a lo largo de la sucesión***

Dado que cada sitio de estudio tuvo una historia de uso del suelo diferente y que por ello es difícil considerar a dos sitios de la misma edad sucesional como réplicas verdaderas, se decidió evaluar el efecto de la edad sucesional tomando a cada sitio como un bloque. Se usaron análisis de devianza para evaluar los efectos de la edad sucesional (ES, factor con ocho niveles: seis sitios con 1, 1, 7, 7, 12, 22 años de abandono y dos sitios de bosque maduro) sobre la proporción acumulada de semillas

---

removidas, germinadas o infectadas por hongos hasta los 64 días. Los efectos individuales e interactivos del tamaño de semilla (TSEM, factor con dos niveles: pequeñas vs. grandes), la densidad de semillas (DEN, factor con dos niveles: agregadas vs. aisladas) y la exposición a vertebrados (EXP, factor con dos niveles: expuestas vs. excluidas) se analizaron anidando estos factores dentro del factor edad sucesional. Dada la naturaleza binaria de estas variables independientes, los análisis de devianza se llevaron a cabo a través de modelos lineales generalizados (MLG) con error binomial y una función de enlace logística (Crawley, 1993a).

El modelo se aplicó en el programa estadístico GLIM 3.77 (Generalized Linear Interactive Modelling; Crawley, 1993a). Cuando los datos presentaron un problema de sobredispersión (cociente de la devianza residual entre grados de libertad residuales  $> 1$ ), se procedió a corregirlo con un factor de escalamiento, como lo indica Crawley (1993a). Para evaluar la significancia estadística se empleó la devianza explicada por cada una de las variables independientes y sus interacciones (aproximándola a un valor de  $\chi^2$ ) con los grados de libertad correspondientes a cada factor analizado. Cuando se empleó un factor de escalamiento, la prueba de hipótesis se llevó a cabo con valores de  $F$  con sus respectivos grados de libertad del tratamiento y del error como lo indica Crawley (1993a). En el análisis de las semillas germinadas se excluyó a la especie *Theobroma cacao* del grupo de las semillas grandes ya que provenían de un almacén y posiblemente estaban muertas.

En la mayoría de los análisis anteriores se encontró que las diferencias más importantes ocurrían entre los sitios de bosque maduro y los de bosques secundarios como un grupo. Por ello se procedió a realizar otros análisis considerando al factor edad sucesional con sólo dos niveles: bosques secundarios (seis sitios, con 1 a 22 años de abandono) y bosque maduro (dos sitios). En estos análisis la proporción acumulada de semillas removidas, germinadas o infectadas por hongos a los 64 días, por especie y por sitio, se consideró como un dato (“repetición”). Estas proporciones se normalizaron a través de su transformación angular (Sokal y Rohlf, 1995). Se emplearon análisis de varianza para evaluar los efectos individuales e interactivos del tamaño de la semilla, la densidad de semillas y la exclusión sobre cada uno de los destinos de las semillas. Se



---

realizaron pruebas de comparación múltiple *a posteriori* para detectar diferencias entre los tratamientos. Para estos análisis se usó el programa estadístico Data Desk 6.1.

### ***Dispersión de semillas grandes***

Para el análisis de dispersión de semillas (especies con semillas grandes sujetas con hilo de plástico) se establecieron siete categorías de dispersión: **0** (0 m); **1** (0.1 - 1 m); **2** (1.1 - 2 m); **3** (2.1 - 4 m); **4** (4.1 - 8); **5** (8.1 - 16 m); **6** (16.1 - 32 m). Debido a que se tuvieron tamaños de muestra reducidos en cada sitio, se decidió agrupar a los datos provenientes de sitios de una misma edad sucesional: 1, 7 años de abandono y bosque maduro. Los sitios de 12 y 22 años de abandono se separaron debido a su amplia diferencia de edad sucesional.

Para cada edad sucesional y cada una de las cuatro especies de estudio, se obtuvieron curvas de dispersión relacionando la frecuencia de semillas dispersadas con el punto medio de cada categoría de distancia de desplazamiento. A través del análisis de MLG con un error Poisson y una función de enlace logarítmica se evaluó el efecto de edad sucesional (ES, factor con cinco niveles: 1, 7, 12, 22 años de abandono y bosque maduro) y la distancia de dispersión (LDIST, variable continua) sobre la frecuencia de semillas dispersadas. El efecto de especie (SP, factor con cuatro niveles) se evaluó a través de la interacción entre este factor y la distancia de dispersión, anidada en el factor edad sucesional. Se empleó el programa GLIM 3.77 para llevar a cabo estos análisis. En todos los casos, la distancia de dispersión se transformó a una escala logarítmica ya que el modelo más explicativo de la variación de la frecuencia de semillas con la distancia fue el de tipo potencial (log-log).

El modelo de dispersión ajustado a los datos de cada edad sucesional tuvo la siguiente fórmula:

$$NS = a_1 + b_1^d$$

Donde: **NS** es el número de semillas encontradas a una distancia dada; **a<sub>1</sub>**, la ordenada al origen, *i.e.* la frecuencia de semillas no dispersadas; **b<sub>1</sub>**, la pendiente que indica la tasa de dispersión y **d**, la distancia a la cual fueron movidas las semillas.

---

Para obtener la distancia máxima esperada a la que podrían ser dispersadas las especies con semillas grandes en cada etapa sucesional, se aplicó el siguiente modelo:

$$D_{\max} = e^{(\ln a_1 / b_1)}$$

Donde:  **$D_{\max}$**  es la distancia máxima esperada de dispersión por edad sucesional cuando sólo queda una semilla;  **$a_1$** , es la ordenada al origen, es decir, la frecuencia de semillas a la distancia 0 por clase de edad sucesional y  **$b_1$** , la tasa de dispersión en esa clase de edad sucesional.

---

## VII. Resultados

### VII.1 Patrones generales de la dinámica de semillas en el suelo de bosques sucesionales.

Las figuras 6 a 9 muestran la dinámica de remoción, la germinación y la infección por hongos de las semillas de cada una de las ocho especies de estudio. Se muestran los patrones para cada tratamiento (control agrupadas, control aisladas, exclusión agrupadas y exclusión aisladas), agrupando todas las categorías de edad sucesional.

La remoción de semillas se registró en todas las especies desde el segundo día de monitoreo. La remoción fue más intensa en el día 8 y disminuyó después del día 16. Después de 64 días, *Cecropia obtusifolia* fue la especie con el nivel más alto de remoción (> 95%), mientras que *Brosimum alicastrum* mostró el menor nivel de remoción, especialmente en los tratamientos de exclusión. La germinación y la infección por hongos en todas las especies fueron más intensos en los días 8 y 16. El mayor porcentaje de germinación, después de 64 días, correspondió a *Brosimum alicastrum*, mientras que *Cecropia obtusifolia*, *Alchornea latifolia*, *Heliconia librata* y *Theobroma cacao* mostraron el porcentaje más bajo (< 1%). El mayor nivel de infección por hongos se registró en *Theobroma cacao* y el mínimo en *Ochroma pyramidale* en las semillas que no fueron removidas (< 6% después de 64 días). Los resultados que a continuación se describen corresponden al día 64 de observación.

#### ***Patrones en presencia de todos los granívoros***

Considerando sólo a las semillas control (agrupadas y aisladas), el porcentaje de semillas remanentes varió entre las especies desde 0 hasta 9% (nivel más alto en *Heliconia librata*), pero no se registró una variación significativa entre las semillas agrupadas (1.36%) y las aisladas (0.7%).

Las semillas pequeñas registraron, en promedio, un porcentaje de remoción significativamente mayor en comparación con las semillas grandes (promedio  $\pm 1$  e.e. =  $95 \pm 1$  vs.  $75 \pm 4$ , especies con semillas pequeñas y especies con semillas grandes, respectivamente;  $t = 4.7$ , g.l.= 7,  $P = 0.002$ ); Figs. 6 a 9). El porcentaje de



---

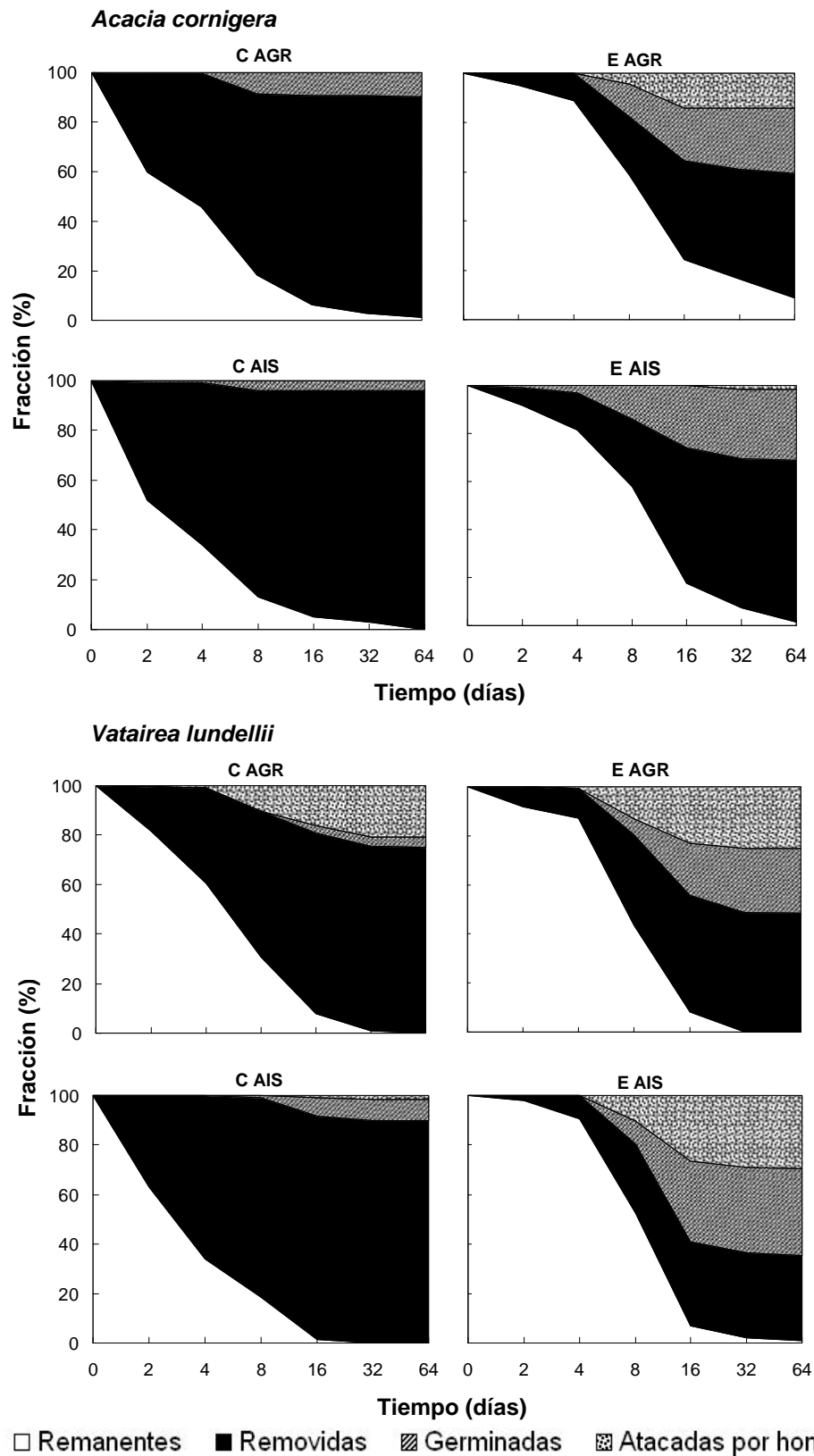
remoción acumulado varió de 90 a 100% entre las especies de semillas pequeñas, y de 60 a 91% entre las especies de semillas grandes.

El porcentaje de semillas infectadas por hongos varió entre las especies (ámbito, 0 a 33%). Las semillas grandes sufrieron en promedio una infección por hongos significativamente mayor que las semillas pequeñas ( $15 \pm 4\%$  vs.  $2 \pm 1\%$ , especies con semillas grandes y especies con semillas pequeñas, respectivamente;  $t = 3.3$ , g.l. = 7,  $P = 0.01$ ). El nivel de infección por hongos acumulado varió de 0 a 10% entre las especies de semillas pequeñas, y de 2 a 33% entre las especies de semillas grandes (especialmente en *Theobroma cacao*; Figs. 6 a 9).

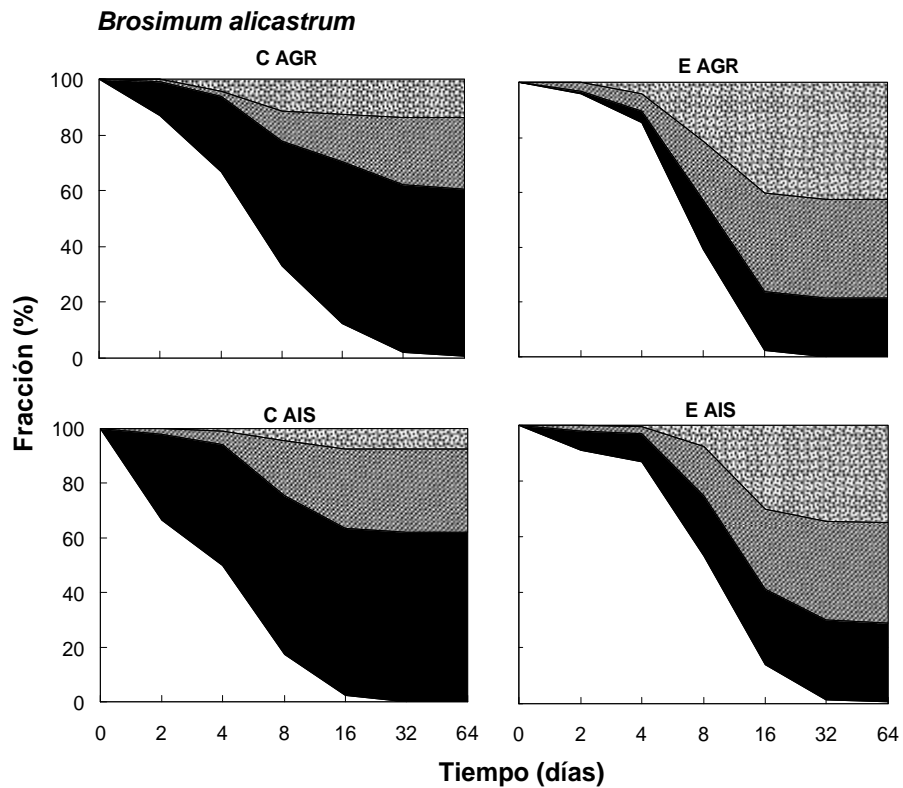
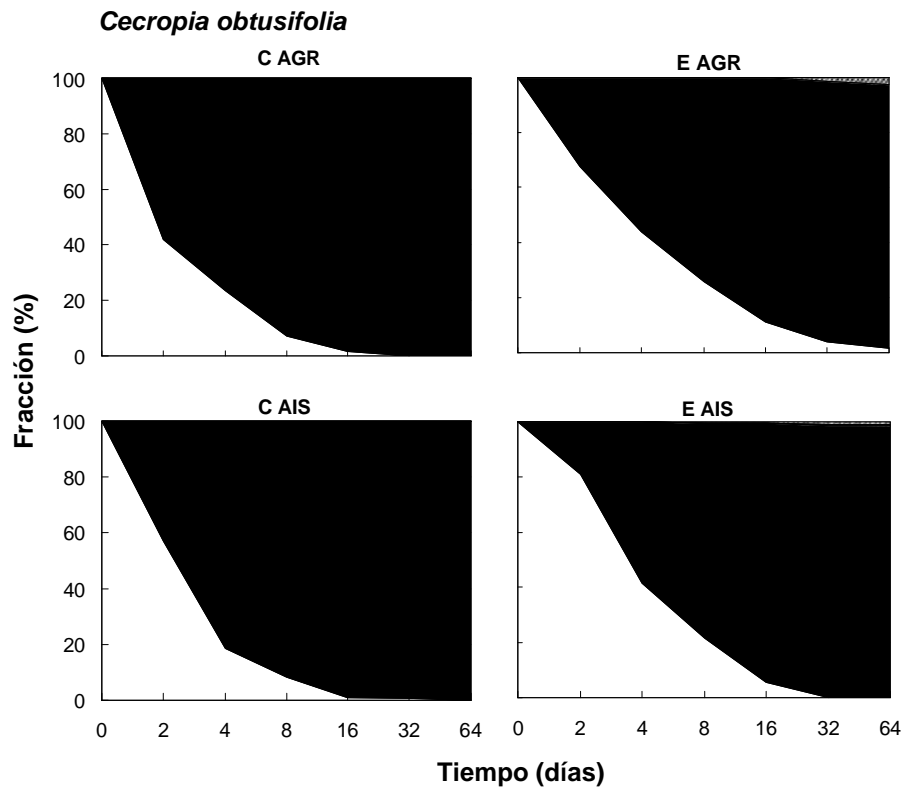
El porcentaje de semillas germinadas fue bajo, éste varió entre 0 y 31% entre las especies. *Brosimum alicastrum* fue la especie que mostró el mayor nivel de germinación, tanto en las semillas agrupadas (26%) como en las aisladas (31%). *Cecropia obtusifolia* y *Theobroma cacao* no tuvieron semillas germinadas. El nivel de germinación acumulado varió de 0 a 10% entre las especies de semillas pequeñas, y de 0 a 31% entre las especies de semillas grandes. La germinación promedio de las especies no varió significativamente entre las semillas que se encontraban agrupadas (6.13%) y aisladas (6%; Figs. 6 a 9).

### ***Patrones en ausencia de vertebrados***

Considerando sólo el tratamiento de exclusión de vertebrados (agrupadas y aisladas), el nivel de semillas remanentes varió entre las especies desde 0 hasta 29% (nivel más alto en *Heliconia librata*), pero no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos de semillas agrupadas (53%) y aisladas (55%; Figs. 6 a 9).

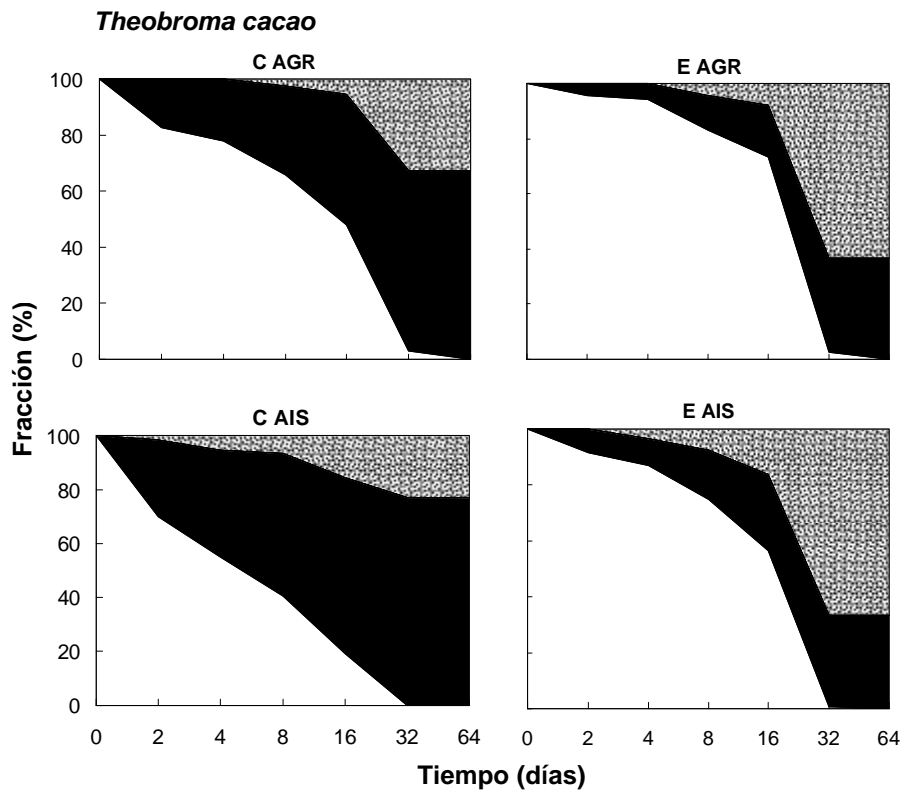
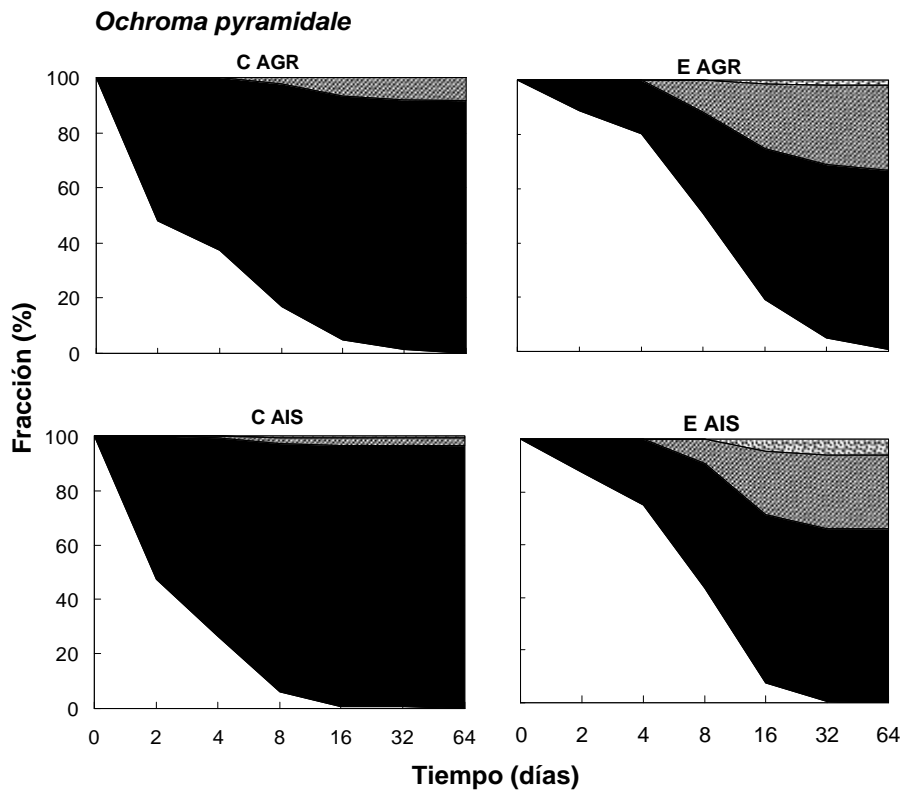


**Figura 6.** Dinámica de las semillas de *Acacia cornigera* y *Vatairea lundellii* en el suelo de bosques sucesionales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, durante 64 días de observación. El estudio se realizó con cuatro tratamientos de semillas: **C AGR**, control agrupado; **C AIS**, control aislado; **E AGR**, exclusión agrupada y **E AIS**, exclusión aislada. n = 2000 semillas en total por cada especie. Note la escala geométrica en el eje de las abscisas.



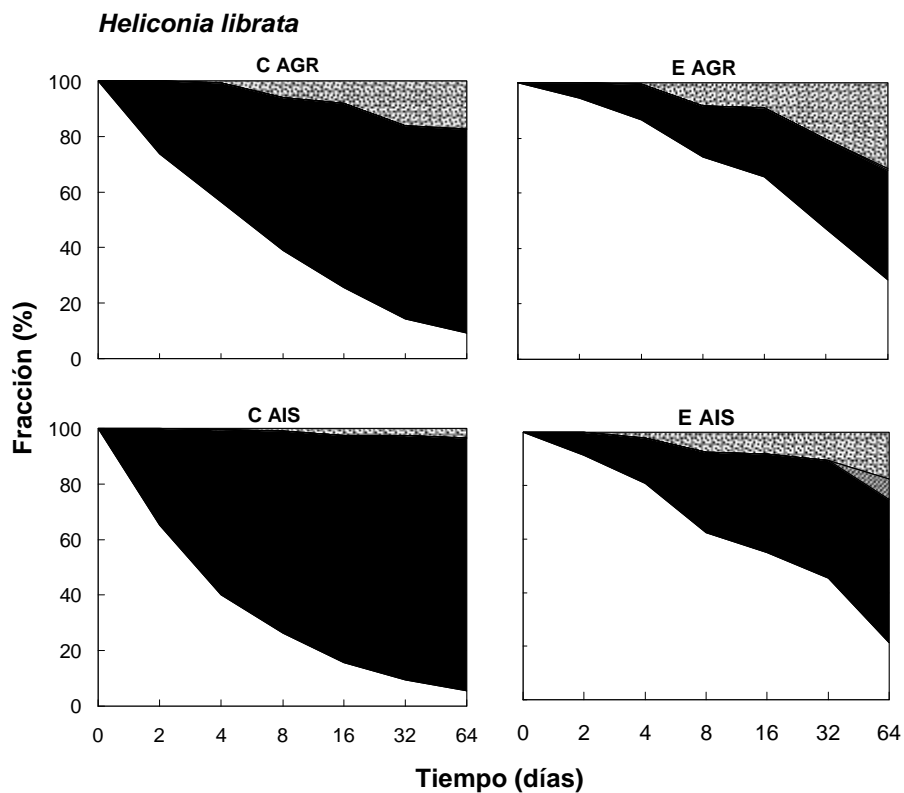
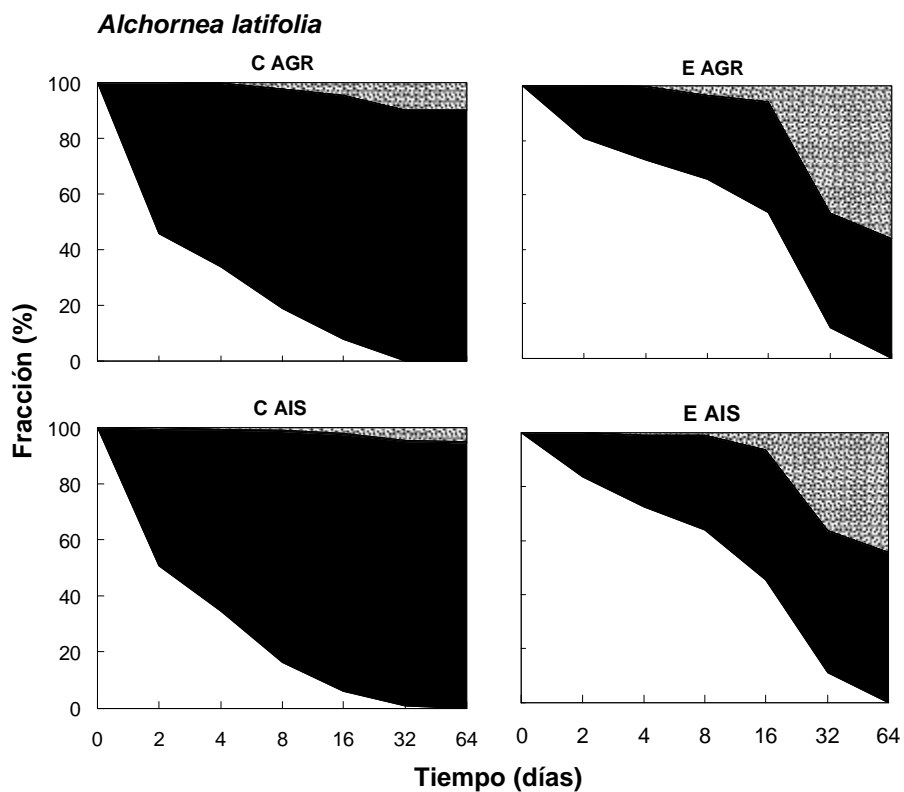
□ Remanentes    ■ Removidas    ▨ Germinadas    ▩ Atacadas por hongos

**Figura 7.** Dinámica de semillas de las especies *Cecropia obtusifolia* y *Brosimum alicastrum* en el suelo de bosques sucesionales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, durante 64 días de observación.



□ Remanentes   ■ Removidas   ▨ Germinadas   ▩ Atacadas por hongos

**Figura 8.** Dinámica de semillas de las especies *Ochroma pyramidale* y *Theobroma cacao* en el suelo de bosques sucesionales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, durante 64 días de observación.



□ Remanentes   ■ Removidas   ▨ Germinadas   ▩ Atacadas por hongos

**Figura 9.** Dinámica de semillas de las especies *Alchornea latifolia* y *Heliconia librata* en el suelo de bosques sucesionales de la región de la Selva Lacandona, Chiapas, durante 64 días de observación.

---

Las especies de semillas pequeñas (principalmente *Cecropia obtusifolia*) sufrieron en promedio una remoción significativamente mayor que las especies de semillas grandes ( $68 \pm 7\%$  vs.  $37 \pm 4\%$ , especies con semillas pequeñas y especies con semillas grandes, respectivamente;  $t = 3.89$ , g.l.= 7,  $P = 0.006$ ; Cuadro 5).

La remoción acumulada varió de 44 a 99% entre las especies de semillas pequeñas, y de 22 a 54% entre las especies de semillas grandes. No se encontraron diferencias significativas entre el nivel promedio de remoción de las semillas agregadas (50.5%) y las aisladas (55.1%). Dado que estos niveles se encontraron en ausencia de vertebrados, tal remoción es atribuible a los animales invertebrados. Se observó que las hormigas cortaban pedazos de las semillas grandes y cada fragmento era deslizado a través de la malla galvanizada.

El porcentaje de semillas infectadas por hongos varió entre 0 y 67% entre las especies. El porcentaje de daño por hongos acumulado varió de 0 a 56% entre las especies de semillas pequeñas y de 18 a 67% entre las especies de semillas grandes. *Theobroma cacao* y *Alchornea latifolia* fueron las especies con mayor número de semillas infectadas. No se registraron diferencias significativas entre el porcentaje promedio de daño por hongos entre las semillas agregadas (29.3%) y las aisladas (25.5%; Figs. 6 a 9).

El porcentaje de semillas germinadas varió entre las especies de 0 a 36%, pero no se registraron diferencias significativas entre las semillas agregadas y las aisladas (16 vs. 17%). *Brosimum alicastrum* y *Vatairea lundellii* (semillas grandes) y *Acacia cornigera* y *Ochroma pyramidale* (semillas pequeñas) fueron las especies que registraron mayor germinación de semillas. El porcentaje de germinación acumulado varió de 0 a 32% entre las especies de semillas pequeñas y de 0 a 36% entre las especies de semillas grandes (Figs. 6 a 9).

VII.2 Efecto de la edad sucesional, la densidad de semillas y la exposición a vertebrados sobre la remoción, la germinación y el daño por hongos en semillas de especies pioneras y persistentes.

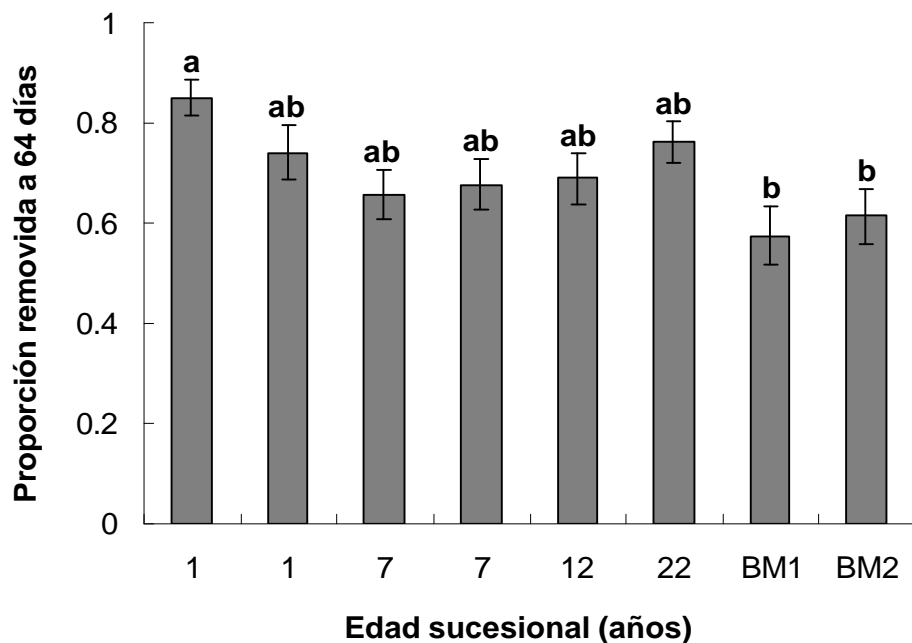
**Remoción de semillas**

En general, la remoción de semillas promedio, considerando a todos los sitios de estudio, fue de 69%. La edad sucesional afectó significativamente la proporción de semillas removidas; asimismo, el tamaño de semilla y el tratamiento de exclusión de vertebrados tuvieron un efecto significativo sobre esta variable (Cuadro 5). A lo largo de la cronosecuencia la remoción de semillas disminuyó con la edad sucesional, encontrándose diferencias significativas entre un sitio de 1 año de abandono y los sitios de bosque maduro ( $F_{1,7}= 4.57, P= 0.0001$ ; Fig. 10).

**Cuadro 5.** Resultados del Análisis de Devianza aplicado para evaluar los efectos individuales e interactivos de la edad sucesional (ES, variable discreta con ocho sitios), el tamaño de semilla (TSEM, factor con dos niveles: pequeñas y grandes), la exposición a granívoros (EXP, factor con dos niveles: expuestos a vertebrados e invertebrados y exclusión de vertebrados), la densidad de semillas (DEN, factor con dos niveles: aisladas y agrupadas) sobre la proporción de semillas removidas a los 64 días. Los valores de la devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de  $\chi^2$  con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 64% de la devianza total.

Factor	Devianza ( $\sim\chi^2$ )	GL	R <sup>2</sup>	P
ES	54.9	7	0.09	0.0000001
ES/TSEM	105.4	8	0.17	0.0000001
ES/EXP	203	8	0.33	0.0000001
ES/DEN	9.64	8	0.01	0.3
ES/TSEM*EXP	9.37	8	0.01	0.3
ES/TSEM*DEN	3.71	8	0.006	0.88
ES/EXP*DEN	5.94	8	0.009	0.65
ES/TSEM*EXP*DEN	1.05	8	0.001	0.99
ERROR	219	192		
TOTAL	612	255		

Comparando los sitios de bosque secundario con los de bosque maduro, se encontraron diferencias significativas en la remoción de semillas entre estas categorías ( $F_{1,24} = 12.7$ ,  $P = 0.002$ ). Este efecto varió dependiendo del tamaño de semilla ( $F_{1,24} = 34.8$ ,  $P = 0.0001$ ). Las semillas pequeñas sufrieron mayor remoción (promedio 79%) que las grandes (promedio 50%) en cualquier edad sucesional (Fig. 11). La remoción de semillas grandes fue mayor en las edades sucesionales tempranas y disminuyó significativamente en el bosque maduro mientras que el nivel de remoción de semillas pequeñas fue elevado y similar entre los dos tipos de bosque (Fig. 11).



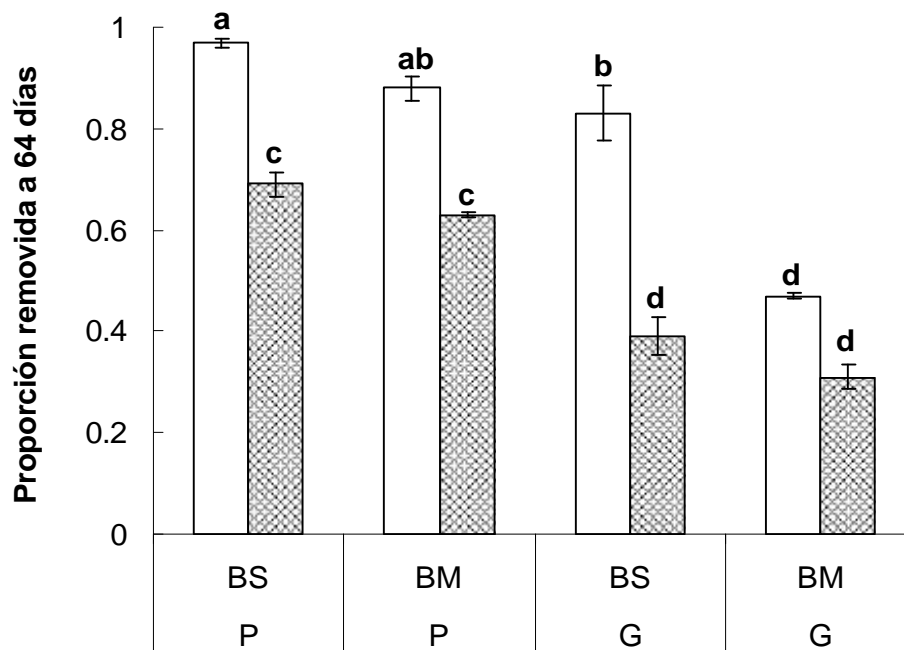
**Figura 10.** Proporción acumulada de semillas removidas a los 64 días para especies de semilla pequeña y especies de semilla grande a través de una cronosecuencia. Letras distintas indican diferencias significativas entre los sitios de estudio ( $P < 0.05$ ). Cada barra representa el valor promedio de 8 especies. Las líneas verticales representan un error estándar. BM: bosque maduro.

La remoción de semillas fue significativamente mayor ( $F_{1,24} = 40.5$ ,  $P = 0.0001$ ) en el tratamiento de exposición a granívoros que en el tratamiento de exclusión de vertebrados (79 vs. 50%, respectivamente) y tuvo un efecto significativo con la edad sucesional ( $F_{1,24} = 5.2$ ,  $P = 0.03$ ). La remoción de semillas fue más alta en el bosque



sucesional que en el bosque maduro tanto en el tratamiento de exposición como en el de exclusión de vertebrados (Fig. 11).

En general, la remoción de semillas atribuida a los invertebrados (50%) fue mayor que la de los vertebrados (28%). La remoción por invertebrados fue parecida entre el bosque sucesional y el bosque maduro (54 y 47%, respectivamente; Fig. 11). Los invertebrados removieron más semillas pequeñas (66%) que los vertebrados (26%). La remoción de los vertebrados fue mayor en el bosque sucesional que en el bosque maduro (36 y 20%, respectivamente). La remoción de los vertebrados fue mayor para las semillas grandes en el bosque sucesional (44%), mientras que en el bosque maduro esta actividad disminuyó y fueron los invertebrados quienes removieron más semillas grandes (31% invertebrados y 16% vertebrados; Fig. 11).



**Figura 11.** Proporción acumulada de semillas removidas a los 64 días para especies de semilla pequeña ( $n = 4$  especies) y especies de semilla grande ( $n = 4$  especies) en bosques secundarios (BS, seis sitios) y bosques maduros (BM, dos sitios) bajo el tratamiento de exposición (barras blancas) y exclusión de vertebrados (barras reticuladas). Cada barra representa el valor promedio de 24 datos (4 especies x 6 sitios) para los bosques secundarios y 8 datos (4 especies x 2 sitios) para los bosques maduros. Las líneas verticales representan un error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ). P: semillas pequeñas, G: semillas grandes.

### **Germinación de semillas**

La germinación de semillas fue afectada significativamente por la edad sucesional, el tamaño de la semilla y el tratamiento de exclusión de vertebrados (Cuadro 6). El porcentaje promedio de las semillas germinadas varió significativamente entre los sitios de estudio ( $F_{1,7}= 3.56$ ,  $P= 0.001$ ; Fig. 12). En general, el porcentaje de germinación en el bosque maduro fue más del doble que en el bosque sucesional (37 vs. 16%, respectivamente), con excepción de un sitio de 7 años de abandono. Los porcentajes de germinación más bajos se encontraron en los sitios de 1 año de abandono (Fig. 12).

**Cuadro 6.** Resultados del Análisis de Devianza aplicado para evaluar los efectos individuales e interactivos de la edad sucesional (ES, variable discreta con ocho sitios), el tamaño de semilla (TSEM, factor con dos niveles: pequeñas y grandes), la exposición a granívoros (EXP, factor con dos niveles: expuestos a vertebrados e invertebrados y exclusión de vertebrados), la densidad de semillas (DEN, factor con dos niveles: aisladas y agrupadas) sobre la proporción de semillas germinadas a los 64 días. Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de  $\chi^2$  con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 34% de la devianza total.

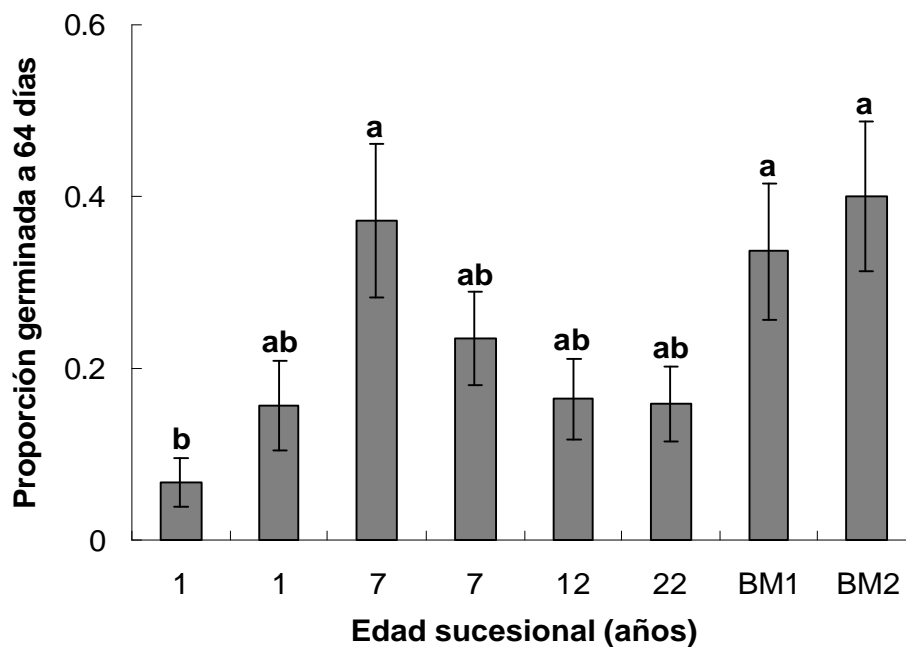
Factor	Devianza ( $\sim\chi^2$ )	GL	R <sup>2</sup>	P
ES	36.9	7	0.13	0.000005
ES/TSEM	17.5	8	0.06	0.02
ES/EXP	31.6	8	0.11	0.0001
ES/DEN	1.2	8	0.004	0.99
ES/TSEM*EXP	2.8	8	0.01	0.94
ES/TSEM*DEN	2.5	8	0.009	0.96
ES/EXP*DEN	0.7	8	0.003	0.99
ES/TSEM*EXP*DEN	1.5	8	0.005	0.99
ERROR	184.4	160		
TOTAL	279.1	223		

Cuando los sitios se clasificaron en dos categorías de edad sucesional (bosques secundarios vs. bosques maduros), la proporción de germinación acumulada a los 64 días varió significativamente con la edad sucesional ( $F_{1,24}= 11.35$ ,  $P= 0.002$ ) y con el

tamaño de las semillas ( $F_{1,24}= 4.91$ ,  $P= 0.04$ ) pero no se encontró una interacción significativa entre estos factores. En promedio, el porcentaje final de germinación fue mayor en las semillas grandes que en las pequeñas (30 vs. 19%). En el bosque maduro las semillas grandes tuvieron el porcentaje de germinación más alto (52%), mientras que en el bosque sucesional se registraron los porcentajes de germinación más bajos, independientemente del tamaño de las semillas (Fig. 13).

La proporción de germinación fue afectada también por el tratamiento de exposición a granívoros ( $F_{1,24}= 11.9$ ,  $P= 0.002$ ). Las semillas en el tratamiento de exclusión de vertebrados tuvieron porcentajes de germinación mayores que en el tratamiento de exposición (34 vs. 14%; Fig. 13). En ambos tratamientos, la germinación de semillas fue mayor en el bosque maduro que en el bosque sucesional (Fig. 13).

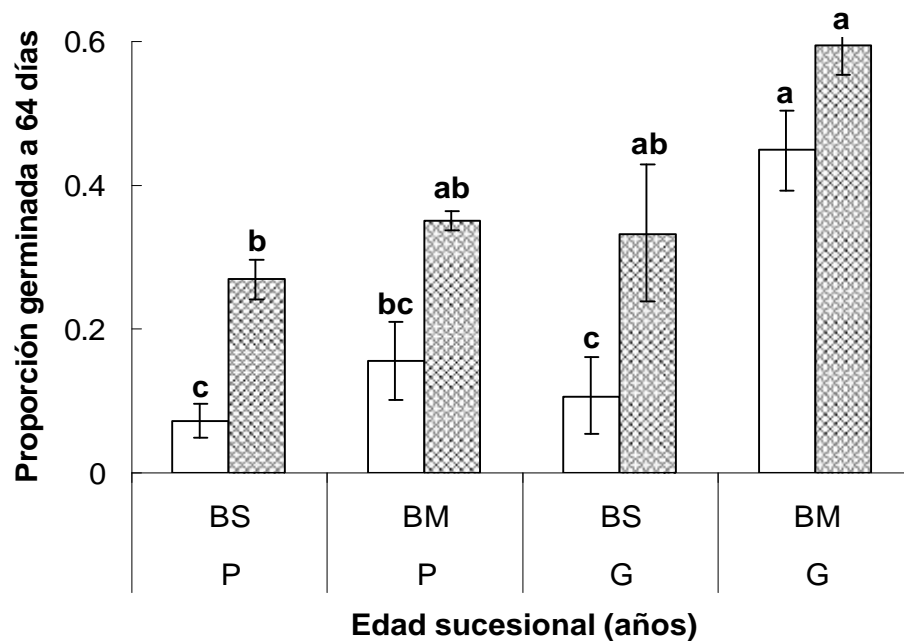
En general, las especies que presentaron mayor porcentaje de germinación fueron *Brosimum alicastrum* (10.2%), *Vatairea lundellii* (5.9%), *Acacia cornigera* (5.6%) y *Ochroma pyramidale* (5.7%).



**Figura 12.** Proporción acumulada de semillas germinadas a los 64 días para especies de semilla pequeña y especies de semilla grande a través de una cronosecuencia. Letras distintas indican diferencias significativas entre los sitios de estudio ( $P < 0.05$ ). Cada barra representa el valor promedio de 8 especies. Las líneas verticales representan un error estándar. BM: bosque maduro.

### **Semillas infectadas**

La proporción acumulada de semillas infectadas no varió significativamente entre los sitios de estudio (Cuadro 7). El tamaño de las semillas y el tratamiento de exposición a removedores, anidados en el factor edad sucesional, tuvieron un efecto significativo sobre esta proporción (Cuadro 7).



**Figura 13.** Proporción acumulada de semillas germinadas a los 64 días para especies de semilla pequeña ( $n = 4$  especies) y especies de semilla grande ( $n = 4$  especies) en bosques secundarios (BS, seis sitios) y bosques maduros (BM, dos sitios) bajo el tratamiento de exposición (barras blancas) y exclusión de vertebrados (barras reticuladas). Cada barra representa el valor promedio de 24 datos (4 especies x 6 sitios) para los bosques secundarios y 8 datos (4 especies x 2 sitios) para los bosques maduros. Las líneas verticales representan un error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ). P: semillas pequeñas, G: semillas grandes.

Agrupando a los sitios de estudio en dos categorías de edad sucesional (bosques secundarios vs. bosques maduros), nuevamente se encontró que la edad sucesional no tuvo efecto sobre la proporción de semillas infectadas. El nivel de infección, sin embargo, sí varió significativamente con el tamaño de la semilla ( $F_{1,24} = 52.2$ ,  $P = 0.0001$ ). En promedio, las semillas grandes mostraron porcentajes de infección tres veces mayores (26%) que las semillas pequeñas (8%). No se encontró un efecto significativo de la interacción entre la edad sucesional y el tamaño de las semillas.

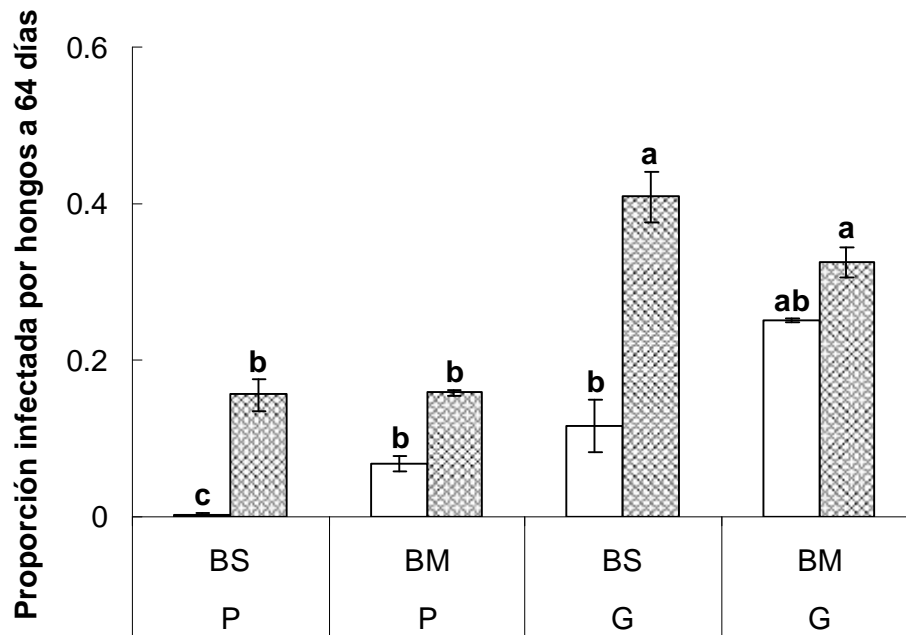
**Cuadro 7.** Resultados del Análisis de Devianza aplicado para evaluar los efectos individuales e interactivos de la edad sucesional (ES, variable discreta con ocho sitios), el tamaño de semilla (TSEM, factor con dos niveles: pequeñas y grandes), la exposición a granívoros (EXP, factor con dos niveles: expuestos a vertebrados e invertebrados y exclusión de vertebrados), la densidad de semillas (DEN, factor con dos niveles: aisladas y agrupadas) sobre la proporción de semillas infectadas por hongos a los 64 días. Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de  $\chi^2$  con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 46 % de la devianza total.

Factor	Devianza ( $\sim\chi^2$ )	GL	R <sup>2</sup>	P
ES	10.1	7	0.03	0.18
ES/TSEM	59.5	8	0.16	0.0000001
ES/EXP	79.3	8	0.21	0.0000001
ES/DEN	5.85	8	0.02	0.66
ES/TSEM*EXP	12.35	8	0.03	0.13
ES/TSEM*DEN	1.64	8	0.004	0.99
ES/EXP*DEN	3.83	8	0.01	0.87
ES/TSEM*EXP*DEN	0.7	8	0.002	0.99
ERROR	204.3	192		
TOTAL	377.6	255		

El tratamiento de exclusión de vertebrados afectó significativamente ( $F_{1,24} = 44.8$ ,  $P = 0.0001$ ) la proporción acumulada de semillas infectadas y tuvo un efecto significativo con la edad sucesional ( $F_{1,24} = 12.3$ ,  $P = 0.002$ ). En promedio, las semillas del tratamiento de exclusión de vertebrados tuvieron un nivel mayor de infección por hongos que las semillas del tratamiento de exposición pero, en ambos tamaños de semillas, el efecto de exclusión fue significativo sólo en el bosque secundario (Fig. 14).

En el bosque secundario, las semillas del tratamiento de exposición a granívoros tuvieron el nivel más bajo de infección por hongos (0.3%), mientras que las semillas del tratamiento de exclusión, en ambos tipos de bosque, tuvieron los porcentajes de infección más altos (41% bosque secundario y 32% bosque maduro; Fig. 14).

Las especies que presentaron mayor porcentaje de infección por hongos fueron *Theobroma cacao* (47%), *Brosimum alicastrum* (27%), *Vatairea lundellii* (21%) y *Alchornea latifolia* (32%).



**Figura 14.** Proporción acumulada de semillas infectadas a los 64 días para especies de semilla pequeña ( $n = 4$  especies) y especies de semilla grande ( $n = 4$  especies) en bosques secundarios (BS, seis sitios) y bosques maduros (BM, dos sitios) bajo el tratamiento de exposición (barras blancas) y exclusión de vertebrados (barras reticuladas). Cada barra representa el valor promedio de 24 datos (4 especies  $\times$  6 sitios) para los bosques secundarios y 8 datos (4 especies  $\times$  2 sitios) para los bosques maduros. Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0.05$ ). Las líneas verticales representan un error estándar. P: semillas pequeñas, G: semillas grandes.

### VII.3 Dispersión secundaria

En general, en todos los sitios de estudio, sólo el 24% de las semillas experimentales (atadas a hilo de plástico) fueron dispersadas. El resto fue removido, infectado o germinó.

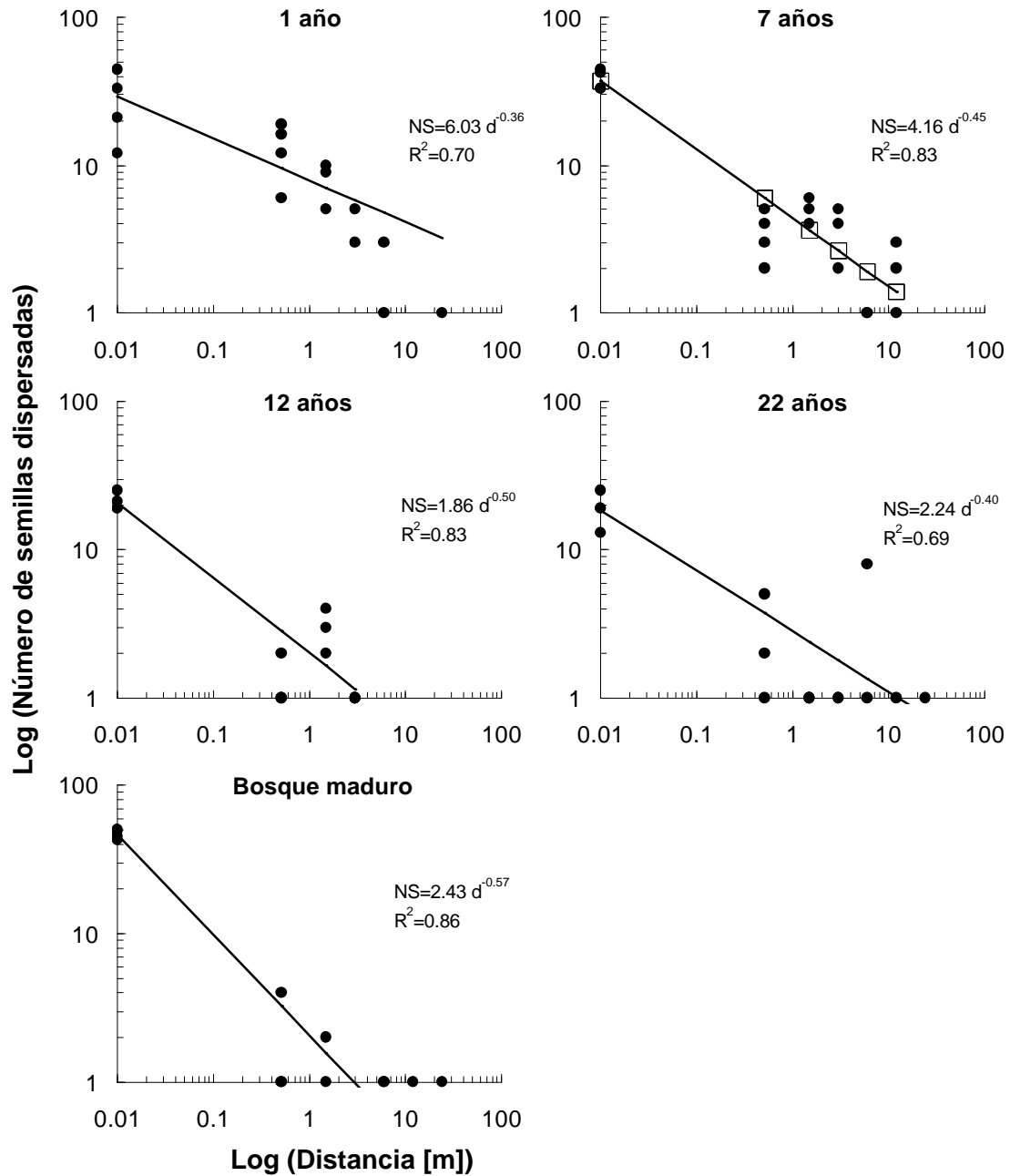
Al ajustar los datos al modelo potencial, se encontraron diferencias significativas en la tasa de dispersión de semillas entre los sitios de diferente edad sucesional (Cuadro 8; Fig. 15). El factor especie, anidado en edad sucesional, no tuvo un efecto significativo en la tasa de dispersión.

**Cuadro 8.** Resultados del Análisis de Devianza aplicado para evaluar los efectos individuales e interactivos de la edad sucesional (ES, factor con cinco sitios) y la distancia de dispersión de especies con semillas grandes (LDIST, variable continua transformada a logaritmo natural) sobre el número de semillas dispersadas durante los 64 días de estudio. Los valores de devianza explicada por cada factor se aproximan a valores de  $\chi^2$  con los grados de libertad (GL) indicados. El modelo global explica el 92% de la devianza total. El efecto de factor ES indica que la ordenada al origen de la curva de dispersión varió significativamente con la edad sucesional de los sitios. El efecto de LDIST indica que la tasa de dispersión fue diferente de cero y la interacción ES\*LDIST indica que esta tasa varió significativamente entre los sitios de diferente edad sucesional.

Factor	Devianza ( $\sim\chi^2$ )	GL	R <sup>2</sup>	P
ES	41.3	4	0.07	0.0000001
LDIST	505	1	0.80	0.0000001
ES*LDIST	29.8	4	0.05	0.000005
ERROR	58.9	67		
TOTAL	635	76		

La mayoría de las semillas (11%) fueron dispersadas a distancias cortas (1-4m) y únicamente 0.2% de las semillas fueron dispersadas a distancias mayores a 16 m (Fig. 15). En los sitios de sucesión temprana (1 y 7 años de edad de abandono) los vertebrados dispersaron más semillas, mientras que en el bosque maduro se encontró el menor número de semillas dispersadas. En el bosque maduro y en el de 22 años de abandono se presentaron los movimientos de semillas más lejanos (una semilla de *Brosimum alicastrum* a 25 m y una de *Theobroma cacao* a 19 m, respectivamente; Fig. 15). En la edad sucesional de 12 años las semillas no fueron dispersadas más allá de 4 m.

La distancia máxima de dispersión ( $D_{max}$ ) estimada se obtuvo para la edad sucesional de 1 año de abandono (1,490 m). En los sitios con edades sucesionales de 7 y 22 años de abandono  $D_{max}$  fue de 24 y 13 m, respectivamente, mientras que en los sitios de 12 años de abandono y en el bosque maduro  $D_{max}$  fue mínima (4.03 y 2.92 m, respectivamente).



**Figura 15.** Dispersión secundaria de semillas grandes (*Brosimum alicastrum*, *Heliconia librata*, *Theobroma cacao*, *Vatairea lundellii*) por vertebrados en bosques secundarios (1, 7, 12 y 22 años de abandono) y en bosque maduro. La línea representa el ajuste de los datos observados a un modelo potencial. En el modelo  $NS$  representa el número de semillas dispersadas a una distancia ( $d$ ) dada, el exponente de la ecuación indica la tasa de dispersión en escala logarítmica.



---

## VIII. Discusión

La remoción de semillas encontrada en este estudio varió de 41 a 98% dependiendo de las especies, la actividad de los granívoros (invertebrados y vertebrados) y la edad sucesional de los sitios. La remoción fue intensa durante los primeros ocho días de monitoreo (tasa inicial de remoción elevada) y disminuyó conforme transcurrió el tiempo. Este patrón de remoción de semillas ha sido observado en otros estudios de remoción de semillas en selvas húmedas maduras y secundarias (e. g. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Rodríguez-Velázquez, 1994; Hulme y Borelli, 1999; Peña y De Boo, 2002).

### VIII. 1 Efecto del tamaño de la semilla

Los resultados de este estudio apoyan la hipótesis de que las semillas de tamaño grande tienen niveles de remoción menores que las semillas pequeñas. Este patrón de remoción se repitió tanto en exposición como exclusión de vertebrados. Estos resultados coinciden con lo encontrado en una selva primaria de Kalimantan, Indonesia (Leighton *et al.*, 1998), en un fragmento de 200 ha de selva en Queensland, Australia (Osunkoya, 1994) y en fragmentos de bosque maduro en Los Tuxtlas, Veracruz (Martínez-Sánchez, 2004). Una revisión de la literatura mostró que existe una relación negativa entre la tasa de remoción y el tamaño de las semillas de especies con diferente forma de crecimiento y de diferente hábitat (Moles *et al.*, 2003).

Entre los factores que pueden explicar los resultados positivos de esta hipótesis, se encuentran los siguientes. Primero, las semillas grandes poseen en general un nivel mayor de defensas anti-herbívoros (químicas y físicas), que las pequeñas (Janzen 1969, 1970; Hulme y Benkman, 2002). Segundo, para los granívoros pequeños (invertebrados) es más fácil manipular y remover a las semillas pequeñas, mientras que es más difícil o imposible manipular a las semillas grandes. A pesar de esta dificultad, en el presente estudio se observó que las hormigas “arrieras” (género *Atta*) fragmentaron las semillas grandes de *Brosimum alicastrum* y *Vatairea lundellii*, y después las removieron, incluso a través de la malla de exclusión de vertebrados. Tercero, la abundancia absoluta y relativa de invertebrados que consumen semillas pequeñas es más alta que aquella de vertebrados que consumen semillas grandes

---

(Levey y Byrne, 1993). Así, la mayor remoción sufrida por las especies de semillas pequeñas posiblemente se debió a que los granívoros invertebrados, especialmente las hormigas, estuvieron presentes de manera constante y en gran abundancia a lo largo de todas las edades sucesionales. Las hormigas del suelo persisten y son resistentes a los disturbios humanos causados por actividades agrícolas en áreas tropicales (Ewuim *et al.*, 1997).

*Cecropia obtusifolia*, especie de semilla pequeña, fue la que sufrió la mayor remoción de entre las ocho estudiadas, llegando a tener valores cercanos a 100% en menos de ocho días, independientemente de la edad sucesional. Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) encontraron que en claros y sitios cerrados de la selva madura de Los Tuxtlas, Veracruz, la remoción de semillas de *Cecropia obtusifolia* por hormigas también fue notablemente alta, llegando a ser de 45% después de un día de exposición sobre el suelo. Los invertebrados reportados como removedores de semillas de esta especie son las hormigas (*Atta sp.* y *Paratrechina vividula*) y ninfas de grillo (*Hygronemobius sp.*; Álvarez-Buylla, 1986; Vázquez-Yanes *et al.*, 1999).

*Heliconia librata*, especie de semilla grande, fue la que sufrió la menor remoción de entre todas las especies estudiadas. Estos resultados coinciden con los encontrados para *Heliconia acuminata*, la cual registró cantidades mínimas de remoción de semillas, tanto en bosque conservado como en fragmentos de bosque en Brasil (Bruna y Nogueira, 2005). La causa de este bajo nivel de remoción está aún por definirse.

En este estudio se confirmó la hipótesis de que la remoción de semillas grandes sería realizada por vertebrados (granívoros de cualquier tamaño), mientras que la remoción de semillas pioneras se llevaría a cabo principalmente por invertebrados (ver Fig. 11). Los argumentos que pueden explicar este resultado es que los granívoros manipulan a las semillas que son más evidentes para ellos (por su tamaño, su olor, su forma, su sabor) y cuyos tamaños se adaptan mejor a sus zonas corporales relacionadas con el manejo del alimento (e. g. tamaño de las patas, de la boca o el pico, de los dientes). Asimismo, las semillas grandes son más atractivas a los vertebrados por la mayor cantidad de alimento que pueden ofrecer en comparación con las semillas pequeñas (Moreno-Casasola, 1996).

---

Los vertebrados que posiblemente removieron las semillas en los sitios de selva madura son *Heteromys desmarestianus* (rata espinosa), *Agouti paca* (tepezcuintle) y *Dasyprocta punctata* (guaqueque) ya que se ha documentado que estos mamíferos consumen cantidades importantes de semillas de tamaño grande. *H. desmarestianus* ha sido reportado como una de las especies de roedores dominantes en los sitios de selva madura de la Selva Lacandona (Zarza-Villanueva, 2001). De igual manera, otro roedor que posiblemente removió semillas fue *Peromyscus mexicanus*, aunque se sabe que este granívoro prefiere buscar su alimento en los claros naturales de selva (Martínez-Gallardo, 1988; Sánchez-Cordero, 1993; Medellín y Equihua, 1998).

Los mamíferos pequeños también removieron semillas pequeñas (*Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia* y *Ochroma pyramidale*). Lo anterior fue evidenciado por el hecho de que la proporción de semillas pequeñas removidas disminuyó cerca de un 25% en el tratamiento de exclusión a vertebrados. Otras evidencias de esta actividad fueron las semillas de estas especies que presentaron mordeduras por roedores, así como los restos de cáscaras y las heces fecales en los depósitos experimentales.

En Perú, Notman y Gorchov (2001) encontraron que la depredación de semillas por vertebrados fue muy alta (> 75%) en varias especies arbóreas de semillas grandes en sitios de selva primaria, de bosque secundario y de pradera ganadera, mientras que la depredación por invertebrados fue menor y muy heterogénea. Este nivel de remoción por vertebrados fue mayor al encontrado en este estudio, que estuvo en el orden de 27 a 40%, dependiendo del tamaño de las semillas.

La remoción de semillas realizada por los granívoros vertebrados ejerció una fuerte presión sobre el establecimiento de las plántulas, ya que en el tratamiento de exclusión de vertebrados el porcentaje de germinación de semillas fue en promedio el doble que en el tratamiento de exposición a estos animales. La importancia de la depredación de semillas por vertebrados también fue documentada en Australia con el árbol *Beilschmedia bancroftii*, donde después de cinco años sobrevivieron cinco plántulas de un total de 40 semillas que habían sido protegidas de granívoros vertebrados con mallas de exclusión, mientras que del tratamiento de exposición a todos los granívoros sobrevivieron únicamente dos plántulas (Theimer, 2005).

---

Aunque no se obtuvieron evidencias directas sobre la remoción de semillas por gusanos de tierra, los depósitos experimentales de las semillas pequeñas de *Acacia cornigera*, *Alchornea latifolia* y *Ochroma pyramidale* presentaron actividad de estos organismos en la forma de afloramientos de tierra. En estos montículos de tierra no se encontraron semillas almacenadas. Chambers y MacMahon (1994) discuten que la remoción de semillas pequeñas ocurre por este tipo de organismos.

### **VIII. 2 Efecto de la densidad de las semillas**

La hipótesis de que los granívoros actúan dependiendo de la densidad de semillas no fue confirmada. No se encontraron diferencias significativas entre las interacciones de la densidad con los diferentes factores que podían afectar la remoción, el daño por hongos y la germinación de las semillas. Es posible que el efecto de densidad esperada bajo la hipótesis de Janzen-Connell sólo ocurra cuando existen árboles en fructificación, de las especies en el sitio de evaluación. Con frecuencia, pero no siempre, cuando los árboles fructifican los granívoros remueven más semillas en los puntos con mayor densidad (Clark y Clark, 1984). En ninguno de los sitios de estudio ocurrieron tales árboles para ninguna de las especies estudiadas, ni en los sitios de bosque maduro. Bajo tales circunstancias los granívoros parecen remover semillas sin discriminar si están aisladas o en grupo. Sería interesante en un estudio futuro repetir el experimento considerando la presencia de árboles en fructificación, aunque esto es difícil de lograr en los sitios de bosque secundario jóvenes, donde son escasos (por ejemplo, sólo si un árbol remanente de selva madura queda incluido en el bosque en sucesión).

### **VIII. 3 Efecto de la edad sucesional**

Los sitios en sucesión secundaria utilizados en el presente estudio fueron terrenos agrícolas (milpas), sistemas de cultivo que ocasionan, en lo general, un bajo impacto sobre los atributos del suelo y sobre la capacidad de regeneración de la selva (van Breugel *et al.*, 2006). El tipo e historia de uso del suelo, la vegetación que rodea al sitio y la distancia al bosque conservado son algunos de los factores que generan las diferencias de vegetación entre sitios con la misma edad sucesional (Méndez-Bahena, 1999; Celedón-Muñiz, 2006). Estas diferencias pueden determinar que la diversidad y la

---

actividad de patógenos y animales (vertebrados e invertebrados) granívoros varíe entre sitios que se encuentran en sucesión (Notman y Villegas, 2005).

Las diferencias más importantes en la actividad de los removedores de semillas deberían presentarse entre sitios de edades sucesionales contrastantes, ya que las condiciones físicas (humedad, temperatura, radiación) y la estructura del paisaje (ramas, troncos y hojarasca del suelo) cambian entre estos sitios y afectan la actividad de los granívoros (Schupp, 1990; Samper, 1992). En la misma región del presente estudio, Medellín y Equihua (1998) encontraron que en los bosques secundarios estuvieron presentes algunas especies de roedores que no se encontraron en el bosque maduro, tales como los ratones *Oryzomys couesi* y *O. fulvescens*, el conejo de monte *Sylvilagus brasiliensis* y el jabalí *Pecari tajacu*. Asimismo, encontraron que algunas especies de ratones, como *Sigmodon hispidus*, fueron más abundantes en el bosque secundario, pero otros como *Heteromys desmarestianus* fueron más abundantes en el bosque primario. Estas diferencias faunísticas pueden explicar en parte las diferentes presiones de remoción de semillas encontradas en este estudio.

La hipótesis de que la remoción de semillas aumenta conforme la edad sucesional avanza, no se confirmó. En general, la remoción de semillas fue mayor en las etapas sucesionales tempranas que en el bosque maduro, pero la actividad de los depredadores de semillas fue diferente en la cronosecuencia dependiendo del tamaño de las semillas.

Las especies con semillas pequeñas sufrieron una remoción elevada a lo largo de la cronosecuencia, esto indicó la gran abundancia de granívoros invertebrados, principalmente hormigas, en todas las etapas sucesionales estudiadas. Estudios de remoción utilizando especies de semillas pequeñas también indican el alto nivel de remoción generado por invertebrados (hormigas). Por ejemplo, en Los Tuxtlas, Veracruz, las hormigas son responsables de la remoción de las semillas de *Cecropia obtusifolia*, estos invertebrados remueven niveles mayores de 90% de semillas (en menos de una semana) en diferentes etapas sucesionales de la regeneración natural de la selva (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). En una selva húmeda de Bolivia la remoción de semillas de *Cecropia sciadophylla* (0.0018 g por semilla, peso seco) después de 48 días de exposición, fue cercano a 90% en bosques secundarios de 2, 10

---

y 20 años de sucesión, así como en el bosque maduro (Peña-Claros y De Boo, 2002). Lo mismo sucede con la especie de larga vida, demandante de luz, *Cedrela odorata* (0.036 g). Esta especie no es una típica pionera de corta vida, pero su regeneración es favorecida al encontrarse en sitios abiertos (Ricker *et al.*, 2000). En la selva baja caducifolia de la Depresión Central de Chiapas, las semillas del árbol *Bursera simaruba* (0.013 g) mostraron también un elevado nivel de remoción (igual o mayor a 90% después de 60 días desde la siembra) en bosques secundarios de 2, 4, 10 y 30 años de edad sucesional y en el bosque maduro (Hammond, 1995).

En general, los resultados de este estudio indicaron que las especies pioneras están fuertemente limitadas en su regeneración por niveles altos de depredación de semillas a lo largo del proceso sucesional. La única manera de compensar esta gran pérdida por depredación y lograr la regeneración es la producción abundante de semillas, como generalmente ocurre con las especies pioneras (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995a). En un estudio sobre la dinámica del banco de semillas y regeneración de *Cecropia obtusifolia* se demostró que la regeneración depende en gran medida de una abundante lluvia de semillas que sobrecompensa la fuerte depredación post-dispersión de semillas (Álvarez-Buylla, 1994).

Las especies de semilla grande sufrieron mayor remoción en las edades sucesionales tempranas, ésta fue originada principalmente por vertebrados granívoros (roedores, en particular ratones). Esto coincide con lo reportado por Forget *et al.* (1999) para semillas de *Tachigali versicolor* (20-25 mm de longitud) en Barro Colorado, Panamá, en donde la depredación por vertebrados fue mayor en bosques secundarios jóvenes (69%) que en bosques maduros (30%). De igual manera, en Perú, la depredación por roedores fue más alta en bosques secundarios jóvenes (alrededor de 75%) que en el bosque maduro (alrededor de 60%) para semillas de varias especies arbóreas y de lianas (con tamaños de semillas mayores a 5 mm; Notman y Gorchoy, 2001).

La mayor remoción de semillas por roedores en las etapas sucesionales tempranas puede tener dos explicaciones. Primero, las etapas iniciales de sucesión representan sitios seguros para los mamíferos (Schupp, 1988). La cubierta vegetal (pastos, plantas herbáceas en el caso de terrenos agrícolas abandonados), los troncos y las ramas

---

caídos de los bosques sucesionales jóvenes sirven como madrigueras y sitios de refugio para los granívoros. Éstos son espacios seguros, ya que en los sitios expuestos el riesgo de depredación para estos animales es mayor (Martínez-Gallardo, 1995; Fedriani y Manzaneda, 2005). Asimismo, Zarza-Villanueva (2001), encontró, en la misma región de este estudio, una frecuencia de roedores cinco veces mayor en las praderas ganaderas abandonadas que en el bosque maduro. Segundo, algunas especies de roedores aumentan su tamaño poblacional en hábitats perturbados debido a su habilidad para explotar los bordes de los hábitats o los alrededores de la matriz circundante, además de que en esos hábitats no se encuentran los depredadores que podrían regular su tamaño poblacional (Asquith *et al.*, 1997; Medellín y Equihua, 1998; Theimer, 2005). El agua y una gran variedad de alimentos proporcionados por los cultivos aledaños (maíz, calabaza, piña y árboles frutales; observaciones personales) a los sitios de edades sucesionales tempranas pudieron favorecer el crecimiento de las poblaciones de roedores. El roedor *Sigmodon hispidus* probablemente fue uno de los removedores de semillas más importantes en las etapas sucesionales tempranas, ya que esta especie es la dominante (80% de las capturas de roedores) en este tipo de hábitats en la región de estudio (Zarza-Villanueva, 2001).

La remoción de semillas no fue exclusiva de los vertebrados en los ambientes sucesionales. De hecho, cerca de 50% de las semillas grandes fue depredada por insectos, evidentemente hormigas (posiblemente de los géneros *Solenopsis* y *Atta*).

En general, las semillas grandes sufrieron mayor remoción por vertebrados (roedores) en las etapas sucesionales tempranas y por insectos en la selva madura. Los niveles altos de remoción por vertebrados e insectos sufridos por las especies de semilla grande (persistentes, tolerantes a la sombra) en los bosques secundarios jóvenes indican que el proceso de regeneración para estas especies se encuentra limitado por la depredación de semillas. Quizá, la abundancia de otros recursos alimenticios en el bosque maduro determinó en parte la menor remoción por vertebrados observada en ese tipo de hábitat.

Los resultados de este estudio muestran que el establecimiento de plántulas de especies de semilla grande en ambientes secundarios también está condicionado, aunque en menor grado comparado con las especies de semilla pequeña, por la



---

depredación de semillas. La llegada de semillas de especies persistentes a ambientes secundarios por medio de la dispersión activa de animales es limitada (Janzen, 1988; Parrota *et al.*, 1997; Willson y Traveset, 2000), ya que en general estas especies tienen tasas de dispersión bajas (Levey, 1986; Wunderle, 1997). Por ello, la entrada de especies persistentes en etapas sucesionales tempranas debería ser reducida en amplitud y abundancia, ya que aun las semillas grandes aisladas sufrieron un nivel de remoción alto.

La hipótesis de que a mayor edad sucesional se encontraría una mayor pérdida de semillas por la infección de hongos y bacterias se confirmó en este estudio. En el bosque maduro se genera un ambiente con elevada humedad y sombra que favorece la presencia de estos microorganismos (Hammond, 1995). El daño por hongos se registró en todas las especies, pero fue más evidente en las especies de semillas grandes, especialmente en *Theobroma cacao*. Las semillas grandes son susceptibles a una rápida contaminación microbiana debido a su alto contenido de humedad (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). Las semillas recalcitrantes grandes, cuyas características son tener viabilidad corta, niveles altos de materiales nutritivos, porcentajes elevados de agua, son más susceptibles a la contaminación microbiana en comparación con las semillas ortodoxas pequeñas, que tienen larga viabilidad, bajos contenidos de agua y nutrientes (Garwood y Lighton, 1990; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1990; Moreno-Casasola, 1996). Una de las razones por la que las semillas de *Theobroma cacao* sufrieron un porcentaje alto de infección por hongos fue que muy probablemente estaban muertas, ya que habían pasado 60 días en almacenamiento antes de la siembra.

A inicios del experimento se observó que algunas de las semillas de *Theobroma cacao* presentaron pérdidas de tejido (generalmente menor a 10% de la biomasa total de la semilla), ocasionada principalmente por invertebrados. Este daño facilitó la entrada de microorganismos, acelerando la muerte de estas semillas. Ceballos *et al.* (2002) encontraron que el daño por insectos causa una mayor incidencia de patógenos, provocando además una disminución en la viabilidad de las semillas.

La hipótesis de que la germinación de semillas de especies pioneras disminuye con la edad sucesional y de que la germinación de semillas persistentes aumenta con la



---

sucesión se confirmó en este estudio. El número de semillas germinadas puede explicarse en parte por los niveles de remoción encontrados en este estudio, ya que las semillas persistentes fueron más removidas en etapas sucesionales tempranas, y las semillas pioneras en toda la cronosecuencia. Otro aspecto que explica esta tendencia germinativa es que en el suelo de bosques secundarios de edad sucesional avanzada y de bosques maduros existe una mayor humedad del suelo y una menor demanda evapotranspirativa (por lo que hay menor riesgo de pérdida de agua; Bazzaz, 1979) que favorecieron la germinación de semillas persistentes, mientras que en los sitios de edad sucesional temprana, las semillas persistentes encontraron las intensidad de luz y temperatura adecuadas para su germinación.

*Brosimum alicastrum* (semilla grande) fue la especie con la mayor proporción de semillas germinadas. En el bosque maduro, las semillas de esta especie germinan en periodos de algunas semanas una vez que caen al suelo; comúnmente la germinación comienza a los 10 días (Vázquez-Yanes *et al.*, 1999). La baja proporción de germinación del resto de las especies estudiadas, pudo deberse a que los tiempos de germinación son más amplios a los 64 días que duró el experimento, a la falta de recursos (nutrientes, luz, agua) y/o a condiciones ambientales adversas (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1995a).

En *Vatairea lundellii* la baja germinación de semillas posiblemente se debió al tiempo de almacenamiento prolongado a que fueron sometidas. Estas semillas se recolectaron 60 días antes de haberse iniciado el experimento. El almacenamiento de las semillas provenientes de ambientes tropicales presenta dificultades para su conservación, ya que tienden a perder su viabilidad si se les almacena durante mucho tiempo (Moreno-Casasola, 1996; Vázquez-Yanes *et al.*, 1997; Hartmann y Kester, 2001). Algunas de las semillas de *Vatairea lundellii* que lograron germinar, lo hicieron a pesar del deterioro causado por una remoción parcial, originada principalmente por invertebrados. Esta tolerancia parcial al daño puede ser atribuida a la gran cantidad de reservas que tienen las especies de semillas grandes (Vallejo-Marín *et al.*, 2006).

---

#### **VIII. 4 Dispersión secundaria de las semillas**

La hipótesis de que la dispersión de semillas sería más amplia en sitios de sucesión avanzada no se confirmó. En el presente estudio se encontró que la amplitud de la dispersión de semillas varió dependiendo del estadio sucesional, posiblemente las características particulares de la estructura y composición de la vegetación de los sitios de estudio favorecieron la presencia o no de los dispersores de semillas que pudieron mover las semillas. Se encontró que un mayor número de semillas fueron dispersadas en los sitios de sucesión temprana y que la distancia máxima de dispersión se encontró en estos sitios. La amplitud de esta distancia de dispersión posiblemente se debió a la mayor abundancia de vertebrados granívoros (roedores) en dichas etapas sucesionales como antes se discutió. La dispersión de estas semillas que se encontraban agrupadas puede resultar en una oportunidad de las semillas para escapar de los depredadores, (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Schupp, 1990) o de encontrar sitios favorables para la germinación y establecimiento de la plántula, por ejemplo cuando son dispersadas cerca de un borde de bosque (Dirzo y Dominguez, 1986; Hulme, 2002).

La distancia de dispersión más frecuente entre las semillas fue entre 1 y 4 m. Estos movimientos de dispersión cortos son comunes entre las especies, ya que la mayoría de las semillas son dispersadas entre 0 y 10 m (Cain *et al.*, 2000). Los movimientos de semillas más lejanos se registraron en los sitios de edades sucesionales avanzadas. Estos eventos que mueven a las semillas a distancias más lejanas son poco frecuentes, pero al mismo tiempo son muy importantes, ya que representan oportunidades para colonizar nuevos sitios (Cain *et al.*, 2000).

Con frecuencia los granívoros que dispersan semillas seleccionan sitios particulares para esconderlas, posiblemente con la intención de incrementar la oportunidad de su recuperación. En el presente estudio se localizó una semilla de *Vatairea lundellii* y una de *Brosimum alicastrum* dentro de madrigueras de roedores. Frecuentemente, los roedores emplean señales físicas del hábitat para auxiliarse en la relocalización de sus madrigueras (vecindad de troncos caídos o en la base de árboles; Janzen, 1971) y por lo tanto de su alimento almacenado. La ventaja para las plantas se presenta cuando la recuperación de las semillas no se lleva a cabo, logrando así pasar a la fase de germinación.

---

Jansen *et al.* (2004) encontraron que los agutíes (*Myoprocta acouchy*) remueven las semillas, las transportan varias decenas de metros y las entierran para su consumo posterior. Muchas de estas semillas son olvidadas y germinan dando lugar al establecimiento de plántulas. Esta oportunidad de escape de la depredación puede ejemplificarse en este estudio con las observaciones en un sitio de edad sucesional temprana (7.5 años de abandono), en donde tres semillas de *Brosimum alicastrum* fueron dispersadas a 1.83, 2.13 y 4 m, y no fueron consumidas. Sin embargo, en todos los otros casos que sugirieron una dispersión secundaria de semillas (99.6%) no se tuvo certeza del destino final de las mismas, ya que las semillas no estaban presentes (atadas al hilo nylon usado para determinar la distancia de dispersión). Probablemente estas semillas si fueron consumidas, y en tal caso, la dispersión secundaria ocurrió en un porcentaje de semillas bajo. Sin embargo, dicho nivel puede ser crucial en el establecimiento de las plántulas.

### **VIII. 5 Remoción de semillas en la sucesión vegetal**

De acuerdo con los resultados obtenidos y situándolos en el contexto del proceso de la sucesión vegetal, en la Figura 16 se muestra un esquema que relaciona el tamaño de las semillas, la edad sucesional y la remoción (considerada como depredación) de semillas con la probabilidad de reclutamiento de plántulas de especies pioneras y persistentes. El esquema supone que al avanzar la edad sucesional aumenta el número de semillas grandes de especies persistentes (Huston y Smith, 1987), ya que la actividad de animales dispersores y la lluvia de semillas de estas especies, aumenta a medida que la estructura de la vegetación es más compleja (mayor cantidad y tipos de perchas, sitios de anidación, alimentación, etc; McDonnell y Stiles, 1983; Wunderle, 1997). De hecho, en el mismo sistema de estudio se encontró que el número y la diversidad de especies de semillas aumenta con la edad sucesional (Markesteyn, 2003). Considerando entonces que la remoción de semillas grandes disminuye con la edad sucesional (ver Figura 10) se esperaría que el establecimiento de plántulas de especies con semillas grandes aumente con la edad sucesional. Esta relación se ilustra en la Figura 16 como resultado de un aumento del tamaño de las semillas con la edad sucesional y una disminución de la probabilidad de depredación con el aumento del

---

tamaño de las semillas. En consecuencia, se puede esperar que una elevada remoción de semillas y una baja dispersión de semillas grandes actúen como fuertes limitantes del reclutamiento de especies persistentes en las fases iniciales de la sucesión.

Por otro lado, se espera que conforme la edad sucesional avanza, la diversidad de especies pioneras se incremente por los mismos argumentos discutidos para las especies de semilla grande. Se ha documentado que la densidad y la diversidad de semillas de especies pioneras aumenta de los claros al bosque maduro (Gorchov *et al.*, 1993) y de los campos abiertos (pastizales) al interior del bosque maduro (Cubiña y Aide, 2001). De acuerdo con los resultados del presente estudio, las semillas de especies pioneras sufren niveles de depredación muy elevados a lo largo de toda la secuencia sucesional, por lo que la disponibilidad de semillas que pueden germinar depende de una abundante lluvia de semillas. El esquema conceptual propone que la lluvia de semillas de especies pioneras es lo suficientemente abundante en las etapas sucesionales tempranas (Huston y Smith, 1987) y con ello se supera el nivel de depredación, dando lugar al establecimiento de este tipo de especies al abandonarse un campo con actividad humana. Por ello, la disponibilidad de semillas que quedan para germinar es un factor importante a lo largo de la secuencia sucesional debido a la gran cantidad de semillas que producen y dispersan las especies pioneras (*e. g.* Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). Sin embargo, el reclutamiento de estas especies también se encuentra limitado por otros factores, principalmente lumínicos y térmicos. Con el desarrollo del bosque, la relación rojo/rojo lejano disminuye y con ello el estímulo que dispara la germinación de semillas fotoblásticas de varias especies pioneras (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993; Kyereh *et al.*, 1999), lo cual ocurre después de unos pocos años de abandonado el campo (Bazzaz, 1979; Peña-Claros, 2001). Asimismo, con el desarrollo del dosel forestal, la temperatura del suelo y su fluctuación diurna disminuyen con lo que deja de operar el estímulo que promueve la germinación de especies pioneras termoblásticas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1993).

En general, la remoción de semillas es fundamental para el reclutamiento de plántulas a lo largo de la sucesión, sobre todo para las especies persistentes. Para las especies pioneras, una producción elevada de semillas y algunos factores físicos que regulan la germinación, determinan la presencia de estas especies en etapas



---

## IX. Conclusiones

- La remoción total de las especies estudiadas, tanto de semillas grandes como de semillas pequeñas disminuyó con el avance de la sucesión. Sin embargo, las especies con semillas pequeñas tuvieron una remoción alta en toda la sucesión, mientras que las especies con semillas grandes fueron más removidas en la sucesión temprana.
- Los removedores de semillas jugaron un papel importante al limitar potencialmente la germinación de las semillas a lo largo de la sucesión, principalmente en los sitios de edad sucesional temprana. Los invertebrados (hormigas) fueron un factor de remoción de semillas (principalmente de especies pioneras) preponderante en toda la sucesión, pero los vertebrados (roedores) fueron removedores activos en las etapas iniciales de la sucesión (especialmente de especies persistentes).
- La mayor frecuencia de movimiento de semillas en el suelo de las especies de semillas grandes ocurrió a distancias menores de 4 m. En las etapas sucesionales tempranas se registraron los movimientos de dispersión secundaria más amplios, mientras que en el bosque maduro las semillas fueron dispersadas a distancias más cortas. Las semillas de *Brosimum alicastrum* presentaron la distancia de dispersión más amplia (> 25 m).
- La densidad de semillas no afectó a la remoción, daño por hongos y germinación de semillas de las especies estudiadas.
- La falta de dispersión (tratamiento de semillas agrupadas) aumentó el riesgo de muerte por infección de hongos, particularmente en las especies de semillas grandes (especialmente *Theobroma cacao*, *Brosimum alicastrum*, *Vatairea lundellii*) y en etapas sucesionales avanzadas. La mayor humedad y sombra de estas etapas sucesionales facilitan la infección por microorganismos.
- La germinación de semillas aumentó en los sitios con edades sucesionales avanzadas. La mayor humedad del suelo y una menor demanda evapotranspirativa

---

favorecieron la germinación de las semillas. *Brosimum alicastrum* y *Vatairea lundellii* (semillas grandes), así como *Alchornea cornigera* y *Ochroma pyramidale* (semillas pequeñas) fueron las especies que registraron mayor germinación de semillas.

- En general, la germinación de semillas de especies pioneras al inicio de la sucesión fue mayor, mientras que para las semillas de especies persistentes la germinación aumentó en los sitios de edad sucesional avanzada. Este cambio puede explicar, en parte, el recambio de grupos ecológicos a través del proceso sucesional, aunque se encontró una amplia variación en el comportamiento de remoción, infección y germinación entre las ocho especies estudiadas.

---

## X. LITERATURA CITADA

- Álvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia* Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 180.
- Álvarez-Buylla, E. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143:155-191.
- Álvarez-Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México. Pp. 212.
- Asquith, N., Wrigth, J. y Clauss, M. 1997. Does mammal community composition control recruitment in neotropical forests? Evidence from Panama. *Ecology* 78:941-946.
- Batle, G. M., Peart, D. R. y Leighton, M. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82:522-538.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Bazzaz, F.A. 1986. Regeneration of tropical forest: physiological responses of fast growing trees. En: Gómez-Pompa, A., Whitmore, T. C. y Hadley, M. International Workshop on Rainforest Regeneration and Management. Gori, Venezuela. Pp. 24-28.
- Bazzaz, F.A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 320.
- Beck, H. y Terborgh, J. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. *Journal of Tropical Ecology* 18:275-288.
- Bermejo, T., Traveset, A. y Willson, M.F. 1996. Post-dispersal seed predation in the temperate rainforest of southeast Alaska. *Canadian Field Naturalist* 12:510-512.
- Brewer, S.W. y Rejmanek, M. 1999. Small rodents as significant dispersers of tree seeds in neotropical forest. *Journal of Vegetation Science* 10:165-174.



- 
- Brown, S. y Lugo, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Bruna, M. E. y Nogueira, R. M. B. 2005. Regeneration and population structure of *Heliconia acuminata* in Amazonian secondary forests with contrasting land-use histories. *Journal of Tropical Ecology* 21:127-131.
- Bullock, M. J. y Clarke, T. R. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modeling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Cain, L.M., Milligan, G. B., Strand, E. A. 2000. Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* 87:1217-1227.
- Ceballos, L., Andary, C., Delescluse, M., Gibernau, M., McKey, D. y Hossaert-McKey, M. 2002. Effects of sublethal attack by a sucking insect, *Hyalymenus tarsatus*, on *Sesbania drumondii* seeds: impact on some seed traits related to fitness. *Écoscience* 9:28-36.
- Celedón-Muñiz, H. 2006. Impacto del sistema agrícola de roza, tumba y quema sobre las características de tres unidades de suelo en la Selva Lacandona de Chiapas. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 122.
- Chambers, C. J. y MacMahon, A.J. 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:263-292.
- Chapman, C.A. y Chapman, L.J. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: An initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35:382-393
- Chazdon, L.R., Letcher, G.S., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y Finegan, B. 2007. Rates of change in tree communities of secondary neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 362:273-289.
- Clark, D.A. y Clark, D.B. 1984. Seedling dynamics of a tropical rain forest: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist* 124:769-788.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 151.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rainforest trees. En: Dynamics of population. den Boer, P.J. y Gradwell, G.R. (Eds.). Center for Agricultural Publication and Documentation. Pudoc, Wageningen, Holanda. Pp. 298-312.

- 
- Crawley, M. J. 1983. *Herbivory: The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido. Pp. 437.
- Crawley, M. J. 1993a. *GLIM for Ecologists*. Royal Statistical Society, London. Blackwell Scientific Publications. Pp. 379.
- Crawley, M. J. 1993b. Seed predators and population dynamics. En: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Fenner, M. (Ed.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 157-192.
- Cubiña, A. y Aide, M. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica* 33:260-267
- Dieleman, M. 2002. Composition and structure of seedling communities in tropical forest, Chiapas, México. Tesis de Doctorado. Universidad de Wageningen. Wageningen, Holanda. Pp.109.
- Dirzo, R. 1984. Herbivory: a phytocentric overview. En: *Perspectives on plant population ecology*. Dirzo, R. y Sarukhán, J. (Eds.). Sinauer. Sunderland, Massachusetts. Pp.141-165.
- Dirzo, R. y Domínguez, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: *Frugivores and seed dispersal*. Estrada, A. y Fleming, T.H. (Eds.). Dr. W. Junk Publishers. La Haya, Holanda. Pp. 237-249.
- Eguiarte, L.E., Búrquez, A., Rodríguez, J., Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1993. Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *Evolution* 47:75-87.
- Emmons, L.H. 1982. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae) in Southeastern Peru. *Tropical Ecology* 23:280-290.
- Ewuim, C.S., Badejo, M.A. y Ajayi, O.O. 1997. Ants of forest and fallow plots in Nigeria. *Biotropica* 29:93-99.
- Fedriani, J.M. y Manzaneda, A.J. 2005. Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology* 16:1018-1024.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall. Nueva York, E.U.A. Pp.151.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- Forget, P.M., Kitajima, K. y Foster, B.R. 1999. Pre- and post dispersal seed predation in *Tachigali versicolor* (Caesalpiniaceae): effects of timing of fruiting and variation among trees. *Journal of Tropical Ecology* 15:61-81.

- 
- García, M. E. 1987. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. 4a. ed. Offset Larios. México, D.F., México. Pp. 217.
- Garwood, C. N. y Lighton, R.B.J. 1990. Physiological ecology of seed respiration in some tropical species. *New Phytologist* 115:549-558.
- Godoy, J.A. y Jordano, P. 2001. Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Molecular Ecology* 10: 2275-2283.
- Gómez-Nisino, A. 2004. Demografía de pequeños mamíferos post fenómeno "El Niño" en la Selva Lacandona. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 118.
- Gorchov, D. L., Cornejo, F., Ascorra, C. y Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rainforest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107/108:339-349.
- Granados, S. D. 1994. Ecología y dispersión de las plantas. Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, Estado de México. Pp. 17-19.
- Hallwachs, W. 1986. Agoutis (*Dasyprocta punctata*): the inheritors of guapinol (*Hymenaea courbaril*: Leguminosae). En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y Fleming, T.H. (Eds.) Junk Publishers. Dordrecht, The Netherlands. Pp. 285-304.
- Hammond, D. S. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11:295-313.
- Hartmann, T. H. y Kester, E. D. 2001. Propagación de plantas. 2a. edic. Continental. México, D.F., México. Pp. 760.
- Holl, K.D. y Lulow, M.E. 1997. Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29:459-468.
- Horn, H.M. 1997. Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Costa Rican tropical rain forest. *Oecologia* 109:259-264.
- Hubbell, P.S. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35:214-229.
- Huisman, J., Olff, H. y Fresco, L.F.M. 1993. A hierarchical set of models for species response analysis. *Journal of Vegetation Science* 4:37-46.
- Hulme, E.P. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 82:645-652.

- 
- Hulme, E.P. 2002. Seed-eaters: seed dispersal, destruction and demography. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D.J., Silva, R.W. y Galetti, M. (Eds.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 257-273.
- Hulme, E.P. y Benkman, W.C. 2002. Granivory. En: Plant-animal interactions. Herrera, M.C. y Pellmyr, O. (Eds.). Blackwell Science. Malden, Massachusetts, U.S.A. Pp. 132-154.
- Hulme, E.P. y Borelli, T. 1999. Variability in post-dispersal seed predation in deciduous woodland: relative importance of location, seed species, burial and density. *Plant Ecology* 145:149-156.
- Hulme, E.P. y Hunt, K.M. 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland: predator response to absolute and relative abundance of prey. *Journal of Animal Ecology* 61:417-428.
- Hulme, E.P. y Kollman, J. 2005. Seed predator guilds, spatial variation in post-dispersal seed predation and potential effects on plant demography: a temperate perspective. En: Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment. Forget, M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. y Vander Wall, S.B. (Eds). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 9-30.
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130:168-198.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 264.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, C. S. 1995. Lista florística de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43:75-115.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, C. S. 1996. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: Lista Florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* 44:41-60.
- INE. Instituto Nacional de Ecología. 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules. Instituto Nacional de Ecología. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D. F., México. Pp. 255.
- Jansen, A.P., Bongers, F. y Hemerik, L. 2004. Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent. *Ecological Monographs* 74:569.
- Janzen, D. H. 1969. Allelopathy by myrmecophytes: The ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50:147-153.

- 
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2:465-492.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- Janzen, D.H. y Vázquez-Yanes, C. 1986. Tropical forest seed ecology: its relevance in management of tropical forested wildlands. En: Gómez-Pompa, A., Whitmore, T. C. y Hadley, M. International Workshop on Rainforest Regeneration and Management. Gori, Venezuela. Pp. 1-31.
- Jones, A.F., Peterson, J.C. y Haines, L.B. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance and species effects. *Biotropica* 35:219-225.
- Kelt, A.D., Meserve, P.L. y Gutiérrez, R.J. 2004. Seed removal by small mammals, birds and ants in semi-arid Chile, and comparison with other systems. *Journal of Biogeography* 31:931-942.
- Kyereh, B., Swaine, D. M. y Thompson, J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *Journal of Ecology* 87: 772-783.
- Kollmann, J., Coomes, D.A. y White, S.M. 1998. Consistencies in post-dispersal seed predation of temperate fleshy-fruited species among seasons, years and sites. *Functional Ecology* 12:683-690.
- Leighton, M., Peart, D.R. y Batle, G.M. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82:522-538.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y Fleming, T. H. (Eds.). Dr. W. Junk. Dordrecht, Holanda. Pp. 147-158.
- Levey, D.J. y Byrne, M. 1993. Complex ant-plant interactions: rainforest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74:1802-1812.
- LoGiudice, K. y Ostfeld, R.S. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130:420-425.
- Markesteyn, L. 2003. Seed rain and soil seed bank along a chronosequence of tropical lowland rain forest in Chiapas, southern México. Tesis de Maestría. Universidad de Wageningen. Wageningen, Holanda. Pp. 58.

- 
- Martínez, E., Ramos, H.C. y Chiang, F. 1994. Lista florística de La Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-177.
- Martínez-Gallardo, R. 1988. Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Zaragoza. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 128.
- Martínez-Gallardo, R. 1995. Remoción post-dispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 135.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y Del Amo, S. (Eds.) Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Alhambra. México, D. F., México. Pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1986. Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. En: Frugivores and seed dispersal. Estrada, A. y Fleming, T.H. (Eds.). Junk Publishers. Dordrecht, Netherlands. Pp. 333-346.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995a. Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:121-153.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1995b. Seed dispersal and patch dynamics: a demographic approach. *Ecoscience* 2:223-229.
- Martínez-Sánchez, J. L. 2004. Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: el caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México. *Universidad y Ciencia* 20:7-14.
- McDonnell, M. J. y Stiles, E. W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56:109-116.
- Medellín, R. A. y Equihua, M. 1998. Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico. *Journal of Applied Ecology* 35:13-23.



- 
- Meiners, J.S. y LoGiudice, K. 2003. Temporal consistency in the spatial patterns of seed predation across a forest-old field edge. *Plant Ecology* 168:45-55.
- Meiners, J.M. y Stiles, W.E. 1997. Selective predation on the seeds of woody plants. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124:67-70.
- Méndez-Bahena, A. 1999. Sucesión secundaria de la selva húmeda y conservación de recursos naturales en Marqués de Comillas, Chiapas. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México Pp. 130.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Mesquita, C.G.R., Ickes, K., Ganade, G. y Williamson, B. G. 2001. Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology* 89:528-537.
- Miranda, F. y Hernández-X., E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Moles, A.T., Warton, D.I. y Westoby, M. 2003. Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecology* 84:3148-3161.
- Molofsky, J. y Fisher, B.L. 1993. Habitat and predation effects on seedling survival and growth in shade-tolerant tropical trees. *Ecology* 74:261-265.
- Moreno-Casasola, P. 1996. Vida y obra de granos y semillas. Fondo de Cultura de México. México, D. F., México. Pp. 205.
- Morin, J.P. 1999. Community Ecology. Blackwell Science. Malden, Massachusetts. Pp. 424.
- Muller-Landau, C.H., Wright, S.J., Calderón, O., Hubbell, P.S. y Foster, B. R. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case-studies from tropical forest. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D.J., Silva, R.W. y Galetti, M. (Eds.) CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 36-53.
- Notman, E. y Gorchov, D.L. 2001. Variation in post-dispersal seed predation in mature Peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites. *Biotropica* 33:621-636.
- Notman, E. y Villegas, A. 2005. Patterns of seed predation by vertebrate versus invertebrate seed predators among different plant species, seasons and spatial distributions. En: Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment. Forget, M., Lambert, J. E., Hulme, P. E. y Vander Wall. (Eds.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 55-74.

- 
- Obeso, J.R. y Fernández-Calvo, C. I. 2002. Fruit removal, pyrene dispersal, post-dispersal predation and seedling establishment of a bird-dispersed tree. *Plant Ecology* 165:223-233.
- Ordoñez, J.L. y Retana, J. 2004. Early reduction of post-fire recruitment of *Pinus nigra* by post-dispersal seed predation in different time-since-fire habitats. *Ecography* 27:449-458.
- Orozco-Segovia, A. y Vázquez-Yanes, C. 1990. Effect of moisture on longevity in seeds of some rainforest species. *Biotropica* 22:212-216.
- Orrock, J.L., Danielson, B.J., Burns, M.J. y Levey, D.J. 2003. Spatial ecology of predator-prey interactions: corridors and patch shape influence seed predation. *Ecology* 84:2589-2599.
- Osunkoya, O.O. 1994. Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology* 19:52-64.
- Parrota, J. A., Knowles, O. H. y Wunderle, J. M. 1997. Development of floristic diversity in 10-year-old restoration forest on a bauxite mined site in Amazonia. *Forest Ecology and Management* 99:21-42.
- Paz, H., Mazer, J.S. y Martínez-Ramos, M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80:1594-1606.
- Paz, H., Mazer, J.S. y Martínez-Ramos, M. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology* 19:707-718.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles Tropicales de México. 2a. edic. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. México, D. F., México. Pp. 521.
- Peña-Claros, M. 2001. Secondary forest sucesion. Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species. Tesis de Doctorado. Universidad de Utrecht. Utrecht, Holanda. Pp. 170.
- Peña-Claros, M. y De Boo, H. 2002. The effect of forest sucesional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18:261-274.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Armesto, J.J. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. *The Botanical Review* 53:352-371.
- Pizo, M. y Vieira, E.M. 2004. Granivorous birds as potentially important post-dispersal seed predators in Brazilian forest fragments. *Biotropica* 36:417-423.



- 
- Quintana-Ascencio, P. 1985. Dispersión de semillas de nopal (*Opuntia sp.*) por animales silvestres y domésticos en el "El Gran Tunal", San Luis Potosí. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp.103.
- Ramos-Guerrero, C. 2000. Remoción de semillas como factor de estructuración de poblaciones de plantas: el caso de *Brosimum alicastrum* Liebmann y *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith en la región Lacandona, México. Tesis Profesional. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. Pp.62.
- Rey, P.J., Garrido, J.L., Alcántara, J.M., Ramírez, J.M., Aguilera, A., García, L., Manzaneda, A.J. y Fernández, R. 2002. Spatial variation in ant and rodent post-dispersal predation of vertebrate-dispersed seeds. *Functional Ecology* 16:773-781.
- Ricker, M., Siebe, C., Sánchez, B.S., Shimada, K., Larson, B.C., Martínez-Ramos, M. y Montagnini, F. 2000. Optimizing seedling management: *Pouteria sapota*, *Diospyros digyna* and *Cedrela odorata* in a Mexican rainforest. *Forest Ecology and Management* 139:63-77.
- Rodríguez-Velázquez, J. E. 1994. Efecto del mosaico de regeneración y la densidad sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp. 73.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México, D.F., México. Pp. 432.
- Samper, C. 1992. Natural disturbance and plant establishment in an Andean cloud forest. Tesis de Doctorado. Harvard University. Cambridge, Massachusetts. U.S.A.
- Sánchez-Cordero, V. 1993. Estudio poblacional de la rata espinosa *Heteromys desmarestianus* en una selva húmeda de Veracruz, México. En: Avances en el estudio de mamíferos de México. Medellín, R. y Ceballos, G. (Eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología. México, D.F., México. Pp. 301-316.
- Sánchez-Cordero, V. y Martínez-Gallardo, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México. *Journal of Tropical Ecology* 14:139-151.
- Sarukhán, J. 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: Tropical trees as living systems. Tomlinson, P. B. y Zimmermann, H. (Eds.). Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. Pp. 163-184.
- Schupp, W.E. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76:525-530.
- Schupp, W. E. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and reclutment of a neotropical tree. *Ecology* 71:504-515.

- 
- Schupp, W.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 84:645-652.
- Schupp, W.E. y Frost, E.J. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and the forest understory. *Biotropica* 21:200-203.
- Schupp, W.E., Milleron, T. y Russo, E.S. 2002. Dissemination, limitation and the origin and maintenance of species-rich tropical forests. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D.J., Silva, R.W. y Galetti, M. (Eds.) CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 19-33.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez, V. y Sánchez-Beltrán, S. 1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul southeast México. En: Proceedings on International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystem. Samarinda, Indonesia. Pp. 40-58.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3a. Edic. W.H. Freeman and Company. New York, U.S.A. Pp. 887.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Chase, M.W., Mort, M.E., Albach, T.D., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W. H., Hoot, S.B., Fay, M.F., Axtell, M., Swensen, S.M., Prince, L.M., Kress, W.J., Nixon, K.C. y Farris, J.S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133:381-461.
- Stiles, E. 1989. Fruits, seed, and dispersal agents. En: Plant-animal interactions. Abrahamson, G.W. (Ed). Mc Graw-Hill. New York, U.S.A. Pp. 87-117.
- Suazo-Orduño, I. 1998. Aspectos ecológicos de la especie invasora *Pteridium aquilinum* (L.) Kun (Polypodiaceae) en una selva húmeda de la región Chajul, Chiapas, México. Tesis de Maestría. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. Pp. 114.
- Theimer, T. C. 2005. Rodent scatterhoarders as conditional mutualists. En: Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment. Forget, M., Lambert, J. E., Hulme, P. E. y Vander Wall. (Eds.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 283-295.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burning agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Vallejo-Marín, M., Domínguez, A.C. y Dirzo, R. 2006. Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. *American Journal of Botany* 93:369-376.

- 
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers. F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674.
- van Breugel, M., Bongers. F. y Martínez-Ramos, M. Species dynamics during early secondary forest succession: recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*. En prensa.
- Vander Wall, S.B. 2002. Secondary dispersal of Jeffrey pine seeds by rodent scatter hoarders: the roles of pilfering, recaching, and a variable environment. En: Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation. Levey, D.J., Silva, R.W. y Galetti, M. (Eds.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 193-208.
- Vander Wall, S.B., Forget, P.M., Lambert, E.J. y Hulme, E.P. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. En: Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment. Forget, M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. y Vander Wall, S.B. (Eds). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 1-8.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vázquez-Yanes, C., Orozco-Segovia, A., Rojas, M., Sánchez, M.E. y Cervantes, V. 1997. La reproducción de las plantas: semillas y meristemas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F., México. Pp. 167.
- Vázquez-Yanes, C., Batis, A.I., Muñoz, M.I., Gual, D. M. y Sánchez, D.C. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte técnico del proyecto JOB4 (No publicado). CONABIO-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Wenny, G.D. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70:331-351.
- Wenny, G.D. 2005. Post-dispersal seed fate of some cloud forest tree species in Costa Rica. En: Seed fate. Predation, dispersal and seedling establishment. Forget, M., Lambert, J.E., Hulme, P.E. y Vander Wall, S.B. (Eds). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 351-362.
- Willson, F. M. y Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. Fenner, M. (Ed.). CABI Publishing. Oxford, Reino Unido. Pp. 85-110.
- Wunderle, M.J. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management* 99:223-235.

---

Yasuda, M., Miura, S. y Nor, A. H. 2000. Evidence for food hoarding behaviour in terrestrial rodents in Pasoh Forest Reserve, a Malaysian lowland rain forest. *Journal of Tropical Forest Science* 20:164-173.

Zarza-Villanueva, H. 2001. Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F., México. Pp.141.

<http://ajbsupp.botany.org/v88/ibarra-manriquez.html>

[http://heliconiaparadise.com/Heliconia\\_librata.htm](http://heliconiaparadise.com/Heliconia_librata.htm)

[www.jbmperu.org/gyman/FamiliaH.htm#\\_Familia\\_3](http://www.jbmperu.org/gyman/FamiliaH.htm#_Familia_3)

[www.semarnat.gob.mx/pfnm2/fichas/acacia\\_cornigera.html](http://www.semarnat.gob.mx/pfnm2/fichas/acacia_cornigera.html)

