



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**DEPREDACIÓN PRE-DISPERSIÓN Y VARIACIÓN TEMPORAL EN
LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Dialium guianense*
INGERIDAS POR EL MONO AULLADOR NEGRO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
IRAI AVILA EULOGIO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DRA. ELLEN ANDRESEN
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y
SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA

**DEPREDACIÓN PRE-DISPERSIÓN Y VARIACIÓN TEMPORAL EN
LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Dialium guianense*
INGERIDAS POR EL MONO AULLADOR NEGRO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
IRAI AVILA EULOGIO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DRA. ELLEN ANDRESEN
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES-M

OFICIO CPCB/262/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM.
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **16 enero de 2023**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, de la estudiante **ÁVILA EULOGIO IRAIS**, con número de cuenta **518002732** con la tesis titulada, "**DEPREDACIÓN PRE-DISPERSIÓN Y VARIACIÓN TEMPORAL EN LA GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE *Dialium guianense* INGERIDAS POR EL MONO AULLADOR NEGRO**", realizada bajo la dirección de la DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
Vocal: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Secretario: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI
Vocal: DR. ALFONSO VALIENTE BANUET
Vocal: DR. LEONEL ARTURO LÓPEZ TOLEDO.

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 15 de marzo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES:

Primeramente, al Posgrado en Ciencias biológicas, UNAM, por haberme aceptado en su programa y brindarme la oportunidad de seguir formándome académicamente.

Al CONACYT (Becario No. 853916) por otorgarme una beca que me permitió la completa dedicación a los estudios de posgrado.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) por financiar el presente trabajo

A mi tutor principal, Dra. Julieta Benítez Malvido

A los miembros de mi comité tutor, Dra. Ek Del Val de Gortari y Dra. Ellen Andresen

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer este espacio para agradecer a las personas que formaron parte de este proyecto.

A mi tutora, la Dra. Julieta Benítez Malvido, por aceptarme en su laboratorio y apoyarme durante el desarrollo del proyecto y sobre todo su apoyo para poder concluir esta tesis.

A los miembros de mi comité tutor, a la Dra. Ek del Val y Dra. Ellen Andresen, por todos los comentarios hechos durante los tutoriales y la fase de escritura de la tesis.

Al comité de jurado de examen: Drs. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, Ek del Val de Gortari, Alejandro Casas Fernández, Alfonso Valiente Banuet y Leonel Arturo López Toledo por sus comentarios y correcciones sobre esta tesis.

Al técnico del laboratorio, Juan Manuel Lobato García por el apoyo logístico brindado.

A Rafael Lombera y el Arca de Noé por su apoyo en campo y recolección de frutos y semillas

A la Dra. Ana María González Di Pierro

A la Dra. Sara López por su ayuda en la identificación de los insectos

A mis compañeros de laboratorio

A Luis por apoyarme siempre que fue necesario y sobre todo por ayudarme a terminar este escrito

A Lizette por ser un aliciente para poder seguir

Finalmente, agradezco a la Universidad Autónoma de México, Campus Morelia, por abrirme las puertas y permitirme continuar con mi formación académica.

Dedicatoria

Quiero dedicar esta tesis a mi familia:

a mi mamá por ser guía y amor en este camino,

a mi papá porque gracias a su apoyo pude seguir formándome académicamente,

a mi hermanita por ser motor y fuerzas, por ser mi lugar seguro,

a mis animalitos: Totoro, Marnie, Zeus, Kumiko, Thor, mi LiLitus y mi Shirgui que su amor es vida para mi.

Una dedicatoria especial a mi pequeño Principito, tu partida fue muy difícil pero siempre serás parte de mi vida.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	5
CAPÍTULO I. Consumo pre-dispersión de frutos y semillas y su efecto sobre la germinación en un árbol tropical: <i>Dialium guianense</i>	8
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	9
INTRODUCCIÓN.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
Área de estudio.....	13
Especie de estudio.....	13
Frutos y semillas.....	14
Germinación de semillas.....	15
Análisis estadístico.....	16
RESULTADOS.....	17
Insectos depredadores pre-dispersión.....	17
Características de frutos y semillas.....	20
Germinación.....	22
.....	23
DISCUSIÓN.....	25
Insectos depredadores pre-dispersión de semillas.....	25
Características de frutos y semillas.....	26
Germinación de semillas de <i>Dialium guianense</i>	27
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
CAPÍTULO II. Variación temporal del efecto de la ingestión de semillas por el mono aullador (<i>Alouatta pigra</i>) sobre la germinación.....	36
RESUMEN.....	36
ABSTRACT.....	37
INTRODUCCIÓN.....	38
MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
Área de estudio.....	40
Especie de estudio.....	40
Especies de primates en la región de estudio.....	41
Recolección de semillas.....	41
Germinación de semillas.....	42
Análisis estadístico.....	43
RESULTADOS.....	45
Características de las semillas.....	45
.....	45
Variabilidad en la germinación entre años de colecta.....	46
.....	48
.....	49
DISCUSIÓN.....	53
Germinación interanual de semillas.....	54
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
DISCUSIÓN GENERAL.....	61
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	63

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las semillas son un estadio crítico en la historia de vida de las plantas. Su desarrollo, dispersión y germinación representa un filtro ecológico fundamental, ya que es donde las plantas son más vulnerables a factores bióticos (enemigos naturales) y abióticos, por lo tanto, enfrentan un alto riesgo de mortalidad (Myers & Harms, 2009; Nathan & Muller-Landau, 2000). Mediante la dispersión de semillas, las plantas logran colonizar hábitats nuevos y escapar de condiciones adversas en espacio y tiempo (Lord et al., 1995). De esta manera, los procesos que afectan la dispersión de semillas desempeñan un papel esencial en la estructura y diversidad de las comunidades de plantas (Brewer, 2001; Howe & Smallwood, 1982; Nathan & Muller-Landau, 2000; Forget et al., 2011).

Previamente a la dispersión, los animales que consumen semillas limitan el número disponible de éstas para su propagación (Gaxiola & Armesto, 2012), influyendo en la abundancia de semillas viables (Crawley, 2000; Fenner, 2000). Al reducir la densidad de semillas de individuos conespecíficos, la depredación de semillas pre-dispersión puede modificar la composición de especies y los patrones espaciales de dispersión (Xu et al., 2015). De esta manera, la depredación de semillas pre-dispersión regula la coexistencia de especies de plantas en la comunidad (Brewer, 2001; Harper & White, 1974; Howe & Smallwood, 1982; Janzen, 1971; Mitchell, 1977; Xu et al., 2015),

La depredación de las semillas tiene impactos diferentes para las especies de plantas (Janzen, 1971). En muchos casos, la acción de los depredadores mata al embrión de las semillas; sin embargo, en otros casos, el daño puede ser parcial (Koptur, 1998). En este último caso, el nivel de daño que provoca el depredador determina la integridad de la semilla y su capacidad de germinar (Koptur, 1998).

Además, la depredación parcial de las semillas podría tener un efecto escarificador; sin embargo, este efecto ha demostrado ser poco importante en la germinación de las semillas de algunas especies de leguminosas (Baskin & Baskin, 2014b).

La dispersión de semillas además de afectar la distribución y el flujo genético de las poblaciones de plantas (Hamrick et al., 1993; Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993), también se ve involucrado en las dinámicas de regeneración de los bosques, y por lo tanto en el mantenimiento a largo plazo de las comunidades de plantas (Lambert & Garber, 1998; Webb & Peart, 2001). La dispersión lejos de los árboles parentales reduce la competencia y el impacto de los herbívoros y patógenos. Por otro lado, la dispersión hacia sitios adecuados para la germinación y el establecimiento de las plántulas, aumenta la probabilidad de que un individuo crezca hasta la edad adulta (Lambert & Garber, 1998; Webb & Peart, 2001). En bosques tropicales, la dispersión de semillas por animales suele ser el mecanismo de propagación más importante. Hasta un 90% de las especies arbóreas pueden presentar frutos morfológicamente adaptados para la dispersión por animales frugívoros, entre los que se encuentran diversas especies de aves y mamíferos, como murciélagos, tapires y primates (Andresen, 2000; Chapman, 1995).

Se ha reconocido que los primates son responsables de la dispersión de semillas de diversas especies arbóreas debido a que se alimentan de una gran cantidad de frutos, y defecan o escupen semillas enteras y viables (Amato & Garber, 2014; Fuzessy et al., 2016; González-Zamora et al., 2009). Los primates juegan un papel clave en los bosques tropicales, no solo por el transporte de semillas lejos del árbol progenitor a lugares donde es más probable que se establezcan, sino también porque provocan heterogeneidad en las respuestas de germinación (Russo & Chapman, 2011).

El tipo de manipulación que le dan a la semilla al consumir los frutos, la fisiología propia de cada especie de primate, el tiempo transcurrido entre la ingestión y la defecación de semillas puede variar entre diversas especies de primates (Russo & Chapman, 2011). Estas diferencias pueden tener una influencia en la germinación de las semillas (Forget et al., 2011; Robertson et al., 2006; Samuels & Levey, 2005; Traveset et al., 2007). Además del efecto de la ingestión de semillas por parte de primates sobre la germinación, la germinación de las semillas en el suelo y el establecimiento y sobrevivencia de las plántulas, puede estar estrechamente relacionada con factores del entorno materno, como la competencia intra e interespecífica, la cantidad y calidad de la luz, fertilidad del suelo y la temperatura (Fenner, 1991). Las poblaciones de árboles pueden experimentar climas muy similares para la producción de semillas, pero pueden diferir en cuanto a la incidencia de enemigos naturales como enfermedades y plagas (Hawthorn & Hayne 1978; Müller-Shärer 1991).

Por otra parte, la variación en la velocidad de la germinación ocurre en la mayoría de las especies que se reproducen por semillas, lo que reduce el riesgo del fracaso en el establecimiento mediante la distribución de la germinación en el tiempo (Evans & Cabin, 1995). Esta variación existe entre poblaciones (Meyer *et al.*, 1997; Hernández-Verdugo *et al.*, 2001a) y entre semillas de la misma planta (Schütz & Rave, 2003). Además, el porcentaje de germinación puede variar en función del tiempo de recolección de las semillas durante la época de fructificación (principio, pico y final de la fructificación). La variación de la germinación entre tiempos de recolección puede depender de la especie, de las poblaciones y de la cantidad de cambios ambientales inter-anales (Hampton, 2002). Dado que el entorno materno en los sistemas naturales se compone de varios factores biofísicos, es difícil demostrar cuál o cuáles tienen un efecto sobre las características de germinación de las semillas.

En México, la Selva Lacandona en Chiapas es el remanente más grande de bosque tropical lluvioso en Mesoamérica y la región con más alta diversidad biológica en el trópico mexicano

(Herrera- MacBryde & Medellín, 1997). El árbol tropical *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwich [Leguminosae (Caesalpinioideae)] es estructuralmente importante por su gran tamaño, por ser una de las especies dominantes del bosque primario en esta selva tropical húmeda y por proporcionar alimento y hábitat a varias especies de animales (Pennington & Sarukhán, 2005). Además, esta especie tiene un gran potencial económico para la población local, ya que su madera se utiliza para diversos fines y los frutos son consumidos por su mesocarpio carnoso y comestible (Pennington & Sarukhán, 2005). En la Selva Lacandona el mono aullador (*Alouatta pigra*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*) son importantes dispersores de semillas (Benítez-Malvido et al., 2014). Los frutos de *D. guianense* forman parte de la dieta de estos primates (Anzures-Dadda et al., 2016; Benítez-Malvido et al., 2014). El objetivo general de esta investigación fue el documentar la depredación pre-dispersión de semillas de *D. guianense* por insectos, además de mostrar la variación interanual en el éxito germinativo de semillas ingeridas por el mono aullador (*Alouatta pigra*) en la región de la selva Lacandona, México.

El Capítulo I se centra en conocer las especies de insectos depredadores pre-dispersión de semillas de *D. guianense*, así como determinar si las características de frutos y semillas están relacionadas con el ataque por insectos. Para esto, primero se clasificaron los frutos de acuerdo al tipo de daño presentado, dependiendo de si la semilla se encontraba sana o si tanto la pulpa como la semilla habían sido atacadas. Después, se identificó el estadio de desarrollo de los insectos encontrados y se compararon las características de los frutos (peso, ancho y largo) y semillas depredadas con aquellas sin daño aparente. Finalmente, se evaluó la tasa y porcentaje de germinación de las semillas.

En el Capítulo II se analizó la variación temporal en las características de las semillas de *D. guianense* y su éxito germinativo para semillas ingeridas por el mono aullador y semillas no-ingeridas. Además, se analizó si el clima (precipitación y temperatura) en los años de recolecta influyó en las características de las semillas (peso y tamaño) y también en el porcentaje de germinación. Finalmente,

en la discusión general se presenta la síntesis e interpretación de los principales resultados obtenidos en esta investigación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amato, K. R., & Garber, P. A. (2014). Nutrition and foraging strategies of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in palenque national park, Mexico. *American Journal of Primatology*, 76(8), 774–787. doi: 10.1002/ajp.22268
- Andresen, E. (2000). Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. En A. and N. D. Entwistle (Ed.), *Future priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda had its day?* (pp. 12–25). United Kingdom: *Cambridge University Press*.
- Anzures-Dadda, A., Manson, R. H., Andresen, E., & Martínez, M. L. (2016). Possible implications of seed dispersal by the howler monkey for the early recruitment of a legume tree in small rain-forest fragments in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 340–343. doi: 10.1017/s0266467416000304
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014b). Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. En *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. doi: 10.1016/C2013-0-00597-X
- Benítez-Malvido, J., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., Guillén, S., & Estrada, A. (2014). Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany*, 101(6), 970–978. doi: 10.3732/ajb.1400147
- Brewer, S. W. (2001). Predation and Dispersal of Large and Small Seeds of a Tropical Palm. *Oikos*, 92(2), 245–255.
- Chapman, C. A. (1995). Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications. *Evolutionary Anthropology*, 4, 74–82.
- Crawley, M. J. (2000). Seed predators and plant population dynamics. En Michael Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., pp. 167–181). United Kingdom: CABI Publishing.
- Evans, A. S., and R. J. Cabin. 1995. Can dormancy affect the evolution of post-germination traits? The case of *Lesquerella fendern*. *Ecology* 76: 344–356.
- Fenner, M. (1991) The effects of the parent environment on seed germinability. *Seed Science Research* 1, 75–84.
- Fenner, M. (2000). *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., Vol. 2; M. Fenner, ed.). doi: 10.1017/CBO9781107415324.004

- Forget, P.-M., Jordano, P., Lambert, J., Böhning-Gaese, K., Traveset, A., & Wright, S. J. (2011). Frugivores and seed dispersal (1985-2010); the seeds dispersed, established and matured. *Acta Oecologica*, 37, 517-520.
- Fuzessy, L. F., Cornelissen, T. G., Janson, C., & Silveira, F. A. O. (2016). How do primates affect seed germination? A meta-analysis of gut passage effects on neotropical plants. *Oikos*, 125, 1069–1080. doi: 10.1111/oik.02986
- Gaxiola, A., & Armesto, J. J. (2012). Competencia. En E. del Val & K. Boege (Eds.), *Ecología y evolución de las interacciones bióticas* (pp. 15–37). Mexico City: Fondo de Cultura Económica.
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Chaves, Ó. M., Sánchez-López, S., Stoner, K. E., & Riba-Hernández, P. (2009). Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology*, 71(1), 8–20. doi: 10.1002/ajp.20625
- Hampton, J.G. (2002). What is seed quality. *Seed Science and Technology*, 30, 1-10.
- Hamrick, J. L., Murawski, D. A., & Nason, J. D. (1993). The influence of seed dispersal mechanisms on the genetics structure of tropical tree populations. *Vegetation*, 107, 281–297.
- Harper, J. L., & White, J. (1974). The demography of plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 5, 419–463.
- Hawthorn, W.R. & Hayne, P.D. (1978). Seed production and predispersal seed predation in the biennial composite species, *Arctium minus* (Hill) Bernh. and *A. lappa* L.A. *lappa* *Oecologia* 34: 283–295.
- Hernández-Verdugo, S., K. Oyama, and C. Vázquez-Yanes. 2001a. Differentiation in seed germination among populations of *Capsicum annuum* along a latitudinal gradient in Mexico. *Plant Ecology*. 155: 245–257.
- Herrera- MacBryde, O., & Medellín, R. A. (1997). Lacandon rain forest region. En S. D. Davis, V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos, & A. C. Hamilton (Eds.), *Centers of Plant Diversity* (3a ed., pp. 125–127). United Kingdom: Oxford.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201–228. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Koptur, S. (1998). Effect of Seed Damage on Germination in the Common Vetch (*Vicia sativa* L.). *The American Midland Naturalist*, 140(2), 393–396.
- Lambert, J., & Garber, P. (1998). Evolutionary and ecological implications of primate seed dispersal. *American Journal of Primatology*, 45, 9–28.

- Lord, J., Westoby, M., & Leishman, M. (1995). Seed size and phylogeny in six temperate floras : constraints , niche conservatism, and adaptation. *The American Naturalist*, 146, 349–364.
- Martínez-Ramos, M., & Soto-Castro, A. (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio*, 107, 299–318.
- Meyer, S. E., Allen, P. S., & Beckstead, J. (1997). Seed germination regulation in *Bromus tectorum* (Poaceae) and its ecological significance. *Oikos* 78: 474–485.
- Mitchell, R. (1977). Bruchid beetles and seed packaging by palo verde. *Ecology*, 58(3), 644–651.
- Müller-Shärer, H. (1991). The impact of root herbivory as a function of plant density and competition: survival, growth and fecundity of *Centaurea maculosa* in field plots. *Journal of Applied Ecology*, 28: 759–776.
- Myers, J. A., & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 12, 1250–1260. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01373.x
- Nathan, R., & Muller-landau, H. C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree*, 15(7), 278–285. doi: 10.1016/S0169-5347(00)01874-7
- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies* (3a. ed.). México: UNAM, CFE.
- Robertson, A. W., Trass, A., Ladley, J. J., & Kelly, D. (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology*, 20, 58–66. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01057.x
- Russo, S. E., & Chapman, C. A. (2011). Primate seed dispersal: linking behavioural ecology and forest community structure. En C. J. Campbell, A. F. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, & S. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 510–525). Oxford : Oxford University Press.
- Samuels, I. A., & Levey, D. J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology*, 19, 365–368. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.00973.x
- Schütz, W., & Rave, G. (2003). Variation in seed dormancy of the wetland sedge, *Carex elongata*, between populations and individuals in two consecutive years. *Seed Science Research*, 13: 315–322.
- Traveset, A., Robertson, A. W., & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A review on the role of endozoochory in seed germination. En A. J. Dennis (Ed.), *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World* (pp. 78–103). doi: 10.1079/9781845931650.0078
- Webb, C. O., & Peart, D. R. (2001). High seed dispersal rates in faunally intact rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters*, 4, 491–499.
- Xu, Y., Shen, Z., Li, D., & Guo, Q. (2015). Pre-dispersal seed predation in a species-rich forest community: patterns and the interplay with determinants. *PLOS ONE*, 10(11), 1–15. doi: 10.1371/journal.pone.0143040

CAPÍTULO I. Consumo pre-dispersión de frutos y semillas y su efecto sobre la germinación en un árbol tropical: *Dialium guianense*

RESUMEN

Los depredadores de semillas afectan la dinámica poblacional de las plantas, debido a que tienen efectos sobre su éxito reproductivo y sobre la distribución espacial. Los insectos son los depredadores más importantes en la fase pre-dispersión, ya que muchos dependen de las semillas como substrato para el desarrollo de sus larvas. Frecuentemente, el daño que provocan los insectos evita la germinación de semillas. Por otra parte, los insectos también pueden ayudar en el proceso de escarificación de la cubierta seminal de la semilla, lo que, en algunos casos, afecta positivamente la germinación. La ocurrencia e intensidad de la depredación pre-dispersión por insectos pueden depender de algunas características de las plantas como el tamaño de los frutos y semillas. Aun cuando la depredación pre-dispersión de semillas ha sido observada en todos los tipos de vegetación, se conoce poco sobre las relaciones que existen entre las características del fruto y semillas y la depredación pre-dispersión de las semillas en especies de árboles tropicales. En México, los árboles del tamarindillo, *Dialium guianense*, son estructuralmente importantes en la selva húmeda del Estado de Chiapas, debido a su gran abundancia y tamaño. El objetivo del presente trabajo fue evaluar la depredación pre-dispersión de semillas y su efecto sobre la germinación de *D. guianense*. Para esto, se recolectaron frutos de la copa de seis árboles. Posteriormente, se obtuvo el peso y tamaño de los frutos y semillas, y se registró la presencia de insectos y su estadio de desarrollo. Se realizaron experimentos de germinación en condiciones de laboratorio. Se obtuvieron un total de ocho especies de insectos pertenecientes a tres órdenes (Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera). Seis de las especies fueron insectos depredadores de semillas y dos especies fueron avispa parasitoides. El 79% de los frutos de *D. guianense* presentaron depredación pre-dispersión; sin embargo, no todas las semillas resultaron dañadas. Los frutos con depredación pre-dispersión fueron más pequeños y menos pesados respecto a los frutos sin daño. El porcentaje de germinación fue mayor para semillas que provenían de frutos con daño por insectos (12%) respecto a las semillas que provenían de frutos sin daño (7.2 %). Además, el peso de la semilla afectó significativamente la germinación, dependiendo de si la semilla provenía de un fruto sano o con daño. Para semillas provenientes de frutos dañados, las más pesadas tardaron más en germinar. Por otro

lado, para las semillas de frutos sin daño, conforme aumentó el peso de la semilla, el tiempo de germinación disminuyó. Estos hallazgos indican que los insectos pueden estar ejerciendo diferentes efectos sobre las poblaciones de *D. guianense*: por un lado, la depredación está eliminando un porcentaje considerable de semillas, y por otro puede incrementar los porcentajes de germinación.

ABSTRACT

Seed predators affect the population dynamics of plants, through effects on their reproductive success and on their spatial distribution. Insects are the most important seed predators at the pre-dispersal phase, since many depend on seeds as a substrate for the development of their larvae. Damage caused by insects prevents seeds from germinating. However, insects can also help in the process of scarification of the seed cover, which positively affects germination in some cases. The occurrence and intensity of pre-dispersal seed predation by insects can depend on the characteristics of the plants, such as fruit and seed size. Although pre-dispersal seed predation has been observed in all types of vegetation, not much is known about the relationship between fruit traits and pre-dispersal seed predation in tropical tree species. In Mexico, *Dialium guianense* trees are important in the lowland tropical rain forest of the State of Chiapas, due to their great abundance and size. The objective of this study was to evaluate pre-dispersal seed predation and its effect on seed germination of *D. guianense*. Fruits were collected from the canopy of six trees. Subsequently, the weight and size of the fruits and seeds were obtained, and the presence of insects and their developmental stage were recorded. Finally, the seeds obtained were used in germination trials under laboratory conditions. A total of eight species of insects belonging to three orders (Coleoptera, Lepidoptera and Hymenoptera) were obtained. Six species were seed predators, while two species were parasitic wasps that attack insect seed predators. At least 79% of *D. guianense* fruits were predated, however, not all seeds were damaged. Predated fruits were smaller and lighter compared to fruits without damage. The germination percentage was significantly higher for seeds from insect-damaged fruits (12%) compared to seeds from undamaged fruits (7.2%). In addition, the effect of seed weight on germination depended on seed origin. In seeds obtained from damaged fruits germination time significantly increased with seed weight. In contrast, in seeds from undamaged fruits germination time significantly decreased with increased seed weight. These findings indicate that insects may be exerting differential effects on *D. guianense* populations: on the one hand predation is eliminating a considerable percentage of seeds, and on the other hand it may promote germination.

INTRODUCCIÓN

Los depredadores de semillas juegan un papel importante en la dinámica poblacional de las plantas, teniendo efectos sobre el éxito reproductivo de los individuos y sobre los patrones espaciales de la población, impactando la estructura de las comunidades vegetales (Harper et al., 1970; Moore, 1978; Setterfield & Andersen, 2018; Xu et al., 2015). Dado que la semilla es la fase del ciclo de vida de las plantas más susceptible a la mortalidad, la depredación de semillas es considerada una fuerza selectiva fundamental que influye la regeneración de las comunidades vegetales (Janzen, 1971; Louda, 1983). La depredación de semillas se puede clasificar en dos tipos, dependiendo si ocurre antes o después de su dispersión. La depredación pre-dispersión ocurre cuando las semillas aún se encuentran en la planta progenitora, y afecta de forma directa el número de semillas que serán dispersadas; la depredación post-dispersión ocurre una vez que la semilla ha sido liberada o dispersada de la planta madre, influyendo en el establecimiento de las plántulas (Chambers & MacMahon, 1994; Crawley, 2000; Fricke et al., 2014; Janzen, 1971, 1980).

La depredación post-dispersión es principalmente realizada por aves y mamíferos granívoros (Chambers & MacMahon, 1994; Fricke et al., 2014; Janzen, 1971), aunque también son importantes algunos grupos de insectos (e.g., Coleoptera e Hymenoptera). Por otro lado, los insectos, ya sea en su estadio adulto y/o larvario, son los depredadores más importantes en la fase pre-dispersión, debido a que muchas especies de este grupo dependen de las semillas como substrato para el desarrollo de sus larvas (Christianini, 2018). Frecuentemente, los insectos adultos ovipositan en frutos y semillas en desarrollo y posteriormente la larva consume el tejido de la semilla, generalmente matando al embrión (Zhang et al., 1997). La mayoría de las especies de insectos involucradas en la depredación pre-

dispersión de semillas son de tamaño pequeño, sedentarias y predominantemente pertenecen a los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera y Thysanoptera (Crawley, 2000).

Con frecuencia, el daño que provocan los insectos evita que se desarrollen los embriones y germinen las semillas (Lourenço et al., 2017). Sin embargo, si el embrión no es dañado, la semilla puede germinar y desarrollarse normalmente, aunque con menos reservas energéticas para el desarrollo inicial de la plántula (Koptur, 1998). Por otra parte, la acción de los insectos también puede escarificar la testa de la semilla, lo que puede afectar positivamente la germinación (Fox et al., 2012; Vallejo-Marín et al., 2006). Se ha observado, por ejemplo, que en especies de plantas con cubierta seminal dura e impermeable, como en algunas leguminosas, el daño por insectos puede ayudar a romper la latencia física de las semillas (Bravo, 2008; Burgos et al., 2008; Fox et al., 2012; Milton, 1981).

La depredación pre-dispersión de semillas ha sido observada en todos los tipos de vegetación y su ocurrencia e intensidad dependen de características desarrolladas durante la historia evolutiva de las plantas. Por ejemplo, se ha visto que la depredación puede ser afectada por la disponibilidad de semillas, la variación en el tamaño de los frutos y semillas, el tiempo que las semillas permanecen en la planta madre y el grado de protección morfológica y química de las plantas (Stachurska-Swakoń et al., 2018; Xu et al., 2015). Estos factores pueden ser decisivos en la selección de semillas por parte de los depredadores (Baker, 1972; Dalling, 2002; Harper et al., 1970).

La variación en el tamaño de las semillas es común entre los individuos de la misma especie, e incluso dentro de un mismo individuo (Crawley, 2000). Esta característica es considerada un importante rasgo evolutivo, debido a que puede afectar la adecuación de las plantas a través de varios mecanismos, como el tiempo de germinación, el porcentaje de germinación y el vigor de las plántulas (Mölken et al., 2005; Murali, 1997; Yanlong et al., 2007). Los patrones de germinación relacionados con el daño pre-dispersión no siempre son consistentes. Por ejemplo, en algunos casos las semillas más

pesadas pueden germinar más rápido que las semillas más ligeras (Barik et al., 1996), pero en otros las semillas más ligeras germinan antes que las más pesadas (Khan & Shankar, 2004; Murali, 1997). Incluso, también se ha encontrado que el tiempo de germinación puede ser independiente del peso de la semilla (Pérez-García et al., 1995). Por otra parte, las semillas de mayor tamaño pueden constituir un recurso alimenticio más rentable para los depredadores, debido a un mayor contenido energético y nutricional (Dalling, 2002; Mack, 1998). Se ha observado, por ejemplo, que las hembras de insectos depredadores tienden a seleccionar semillas grandes para la oviposición como una vía de aumentar la sobrevivencia de su descendencia (Honek, 1993).

La pérdida de semillas debido a depredación pre-dispersión ha sido documentada para muchas especies de plantas, particularmente para herbáceas y especies de interés agrícola (Augspurger, 1981; Delerue et al., 2014; DeSteven, 1981; Greig, 1993; Janzen, 1971; Louda, 1983; Pickering, 2009; Sperens, 1997). Sin embargo, se conoce relativamente poco sobre la relación entre las características del fruto y la mortalidad pre-dispersión de las semillas en especies de árboles tropicales (Beckman & Muller-Landau, 2011). En México, los árboles del tamarindillo, *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw. (Caesalpinioideae) son importantes en la selva húmeda del Estado de Chiapas, debido a su gran abundancia y tamaño (28.1 árboles por hectárea, hasta 45 m de altura y 1.5 m de diámetro a la altura del pecho), es una fuente importante de alimento para muchas especies de animales y un recurso frutal y maderable importante para los pobladores de la región (Anzures-Dadda et al., 2016; González-Zamora et al., 2009). Sin embargo, existen pocos estudios que documenten la depredación pre-dispersión que sufren los frutos y semillas de *D. guianense* (Benítez-Malvido et al., 2016; Boege & Dirzo, 2004; Port-Carvalho & Ferrari, 2004). Los objetivos del presente estudio fueron: (1) identificar las especies de insectos depredadores pre-dispersión de semillas de *Dialium guianense*; (2) comparar las características (peso y tamaño) de los frutos y semillas depredados con aquellos sin daño

visualmente aparente; (3) evaluar la tasa y porcentaje de germinación de semillas y determinar si la procedencia de la semilla (de fruto sano o dañado) y el peso de las semillas afectan la germinación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la porción sur de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (MABR; Chiapas, México), que tiene 330,000 ha y es parte de la región de bosque lluvioso Lacandón (16050 5800N, 908520 3600W, 10 — 50 m s.n.m.). El clima es cálido-húmedo con precipitación media anual de 2,874 mm y temperatura de 25 °C (Estrada et al., 2004). La vegetación predominante en la zona es la selva tropical lluviosa de tierras bajas con árboles que alcanzan alturas de hasta 45 m (Mendoza & Dirzo, 1999). La vegetación está representada por árboles de dosel que incluyen predominantemente a *Dialium guianense*, *Brosimum alicastrum* y *Vatairea lundellii*, entre otros (Boege & Dirzo, 2004).

Especie de estudio

La especie de árbol *D. guianense* se distribuye desde el sur de México hasta Brasil y se considera una especie arbórea de crecimiento lento y tolerante a la sombra (Pennington & Sarukhán, 2005). Los individuos reproductivos pueden alcanzar hasta 45 m de altura y sus troncos pueden medir hasta 1.5 m de diámetro a la altura del pecho (DAP). La densidad de *D. guianense* en el área de estudio es de 28 árboles con DAP ≥ 10 cm por hectárea, y en los bosques continuos *D. guianense* aporta hasta el 19% de todas las semillas encontradas en la lluvia de semillas y hasta el 4% en el banco de plántulas (González-Di Pierro Ana María, datos no publicados). Los frutos de *D. guianense* son vainas globosas, indehiscentes, verde-parduscas, con 1-2 semillas (de 1.5 × 1.5 cm) cubiertas por una pulpa carnosa que es consumida por muchos animales frugívoros (Benítez-Malvido et al., 2016).

Frutos y semillas

En los meses de julio y agosto de 2017 se obtuvieron un total de 400 frutos maduros, recolectados de la copa de seis árboles. Con el propósito de incubar los insectos que estuvieran desarrollándose dentro de los frutos y poder identificarlos mediante la obtención de individuos adultos, se eligieron 84 frutos al azar (de un total de 400) para ser observados durante 16 semanas. Las semillas se marcaron individualmente, se colocaron en cajas de Petri y se observó la emergencia de los insectos y se determinó su estado de desarrollo (larva, pupa o adulto). Una vez emergidos, los insectos fueron identificados por especialistas del Instituto de Biología, UNAM. Sin distinguir entre árboles madre, los 316 frutos restantes fueron clasificados en tres categorías de daño: FD, daño en el fruto (daño en el epicarpio y mesocarpio); FS, daño en el fruto y la semilla (daño en el epicarpio, mesocarpio, endocarpio y semilla), y ND, sin daño aparente (sin daño en ninguna parte del epicarpio, mesocarpio, endocarpio o semilla, a simple vista). Posteriormente, se tomaron medidas de largo, ancho, grosor y peso del fruto, luego las semillas se limpiaron, se pesaron y tomaron medidas de largo, ancho y grosor, para poder obtener sus volúmenes aproximados. Debido a la forma elíptica de los frutos y semillas, se utilizó la fórmula del elipsoide:

$$V = \frac{4}{3} \times \pi \times a \times b \times c$$

donde a , b y c son los semiejes del elipsoide, que corresponden al radio de cada medida obtenida (largo, ancho y grosor).

Con el tamaño y peso de frutos y semillas intactos, mediante la ecuación de la recta se calculó el peso inicial de frutos y semillas, al peso inicial se le restó el peso medido, de esta manera se obtuvo el porcentaje de la biomasa que se perdió tanto por la pérdida de agua como por acción de los insectos

depredadores para cada categoría (FD, FS, ND para frutos y FD y ND para semillas) mediante las siguientes fórmulas.

$$\text{biomasa consumida} = \text{peso inicial} - \text{peso medido}$$

$$\% \text{ biomasa consumida} = (\text{biomasa consumida} * 100) / \text{peso inicial}$$

Igualmente, se registró la presencia de insectos en los frutos y semillas. Estos insectos se clasificaron en tres categorías de desarrollo (larva, pupa y adulto) y se obtuvo el porcentaje de cada familia mediante la fórmula

$$\% \text{ de insectos} = (\text{número de insectos de cada familia} / \text{total de individuos}) * 100$$

Germinación de semillas

De los 316 frutos se obtuvieron 226 semillas sin daño aparente, estas se marcaron individualmente y se colocaron en cajas de Petri para documentar la germinación, con el fin de evaluar: (i) si existe un efecto del tipo de daño (FS, FN y ND) sobre el éxito germinativo (tasa y porcentaje de germinación) y (ii) si existe un efecto de las características (peso o tamaño) de las semillas sobre el tiempo de germinación. El experimento se llevó a cabo en una cámara de germinación marca Percival Scientific (modelo I-35LL) con un ciclo luz-oscuridad de 12 horas y una temperatura constante de 25°C. Se colocaron tres semillas por caja de Petri sobre papel filtro húmedo; las semillas fueron humedecidas diariamente con una mezcla de agua destilada y fungicida benomilo (Dragón®, México) a una concentración 1:1000, con el fin de evitar el ataque por hongos. Las semillas se revisaron diariamente durante 65 días para registrar su tasa y porcentaje de germinación y la semilla se consideró germinada cuando se observó la emergencia de la radícula (al menos 2 mm). La tasa de germinación se define como el número de semillas germinadas por unidad de tiempo (Benítez-Malvido et al., 2014). El tiempo de germinación es el número de días transcurrido desde la siembra (Côme 1970). El porcentaje

de germinación es una estimación de la viabilidad de una población de semillas. La fórmula para calcular el porcentaje de germinación es:

$$GP = \left(\frac{\text{semillas germinadas}}{\text{total de semillas}} \right) \times 100.$$

Análisis estadístico

Para determinar si había diferencias en el tamaño y peso de los frutos y semillas, dependiendo de la categoría de daño y en el porcentaje de consumo de biomasa, realizamos Análisis de Varianza de una vía, teniendo como variables de respuesta el tamaño y peso de los frutos y semillas, y como factor fijo el tipo de daño. Para todos los casos, cuando el análisis mostró diferencias significativas, realizamos pruebas de comparaciones múltiples de Tukey. Para el porcentaje de consumo de biomasa de semillas, se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) con distribución de error normal-inverso. Donde la variable de respuesta es el porcentaje de consumo y la el factor fijo es la categoría de daño.

Para evaluar diferencias en la (Tasa) germinación entre las categorías de daño FD y ND se realizó un Análisis de Varianza de una vía. No se consideró la categoría de daño FS, ya que las semillas no pudieron medirse porque estaban completamente consumidas. Para saber si el tiempo de germinación de cada categoría de daño (FD y ND) está en función del daño del fruto (factor fijo) y el peso de la semilla (covariable continua), se realizó un Modelo lineal generalizado (GLM), considerando el tiempo de germinación como variable de respuesta. Todos los análisis estadísticos se realizaron con R 3.4.4 (R Core Team, 2018) y los paquetes: 'GerminaR' (Lozano-Isla et al., 2019) y 'ggplot2' (Wickham, 2016).

RESULTADOS

Insectos depredadores pre-dispersión

Del total de frutos colectados ($N = 400$), se obtuvieron ocho especies de insectos pertenecientes a los órdenes Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera (Fig. 1). Seis especies (Coleoptera y Lepidoptera) son conocidas depredadores de frutos y/o semillas y dos son especies de avispa parasitoides (Hymenoptera) de larvas de coleópteros y lepidópteros. El orden Coleoptera estuvo representado por tres especies de tres familias: Curculionidae (Scolytinae sp. 1, 44.03%), Cerambycidae (Lamiinae, *Atripaius irrorellus* 36.69%), y Tenebrionidae sp. 1 (9.17%). Del orden Lepidoptera se encontraron tres especies de las familias de polillas: Gelechiidae sp. 1 (2.75%), Choreutidae sp. 1 (2.75%), Momphidae sp. 1 (1.83%), y del orden Hymenoptera se encontraron dos especies de avispas parasitoides de la familia Braconidae (subfamilia Doryctinae 2.74%).

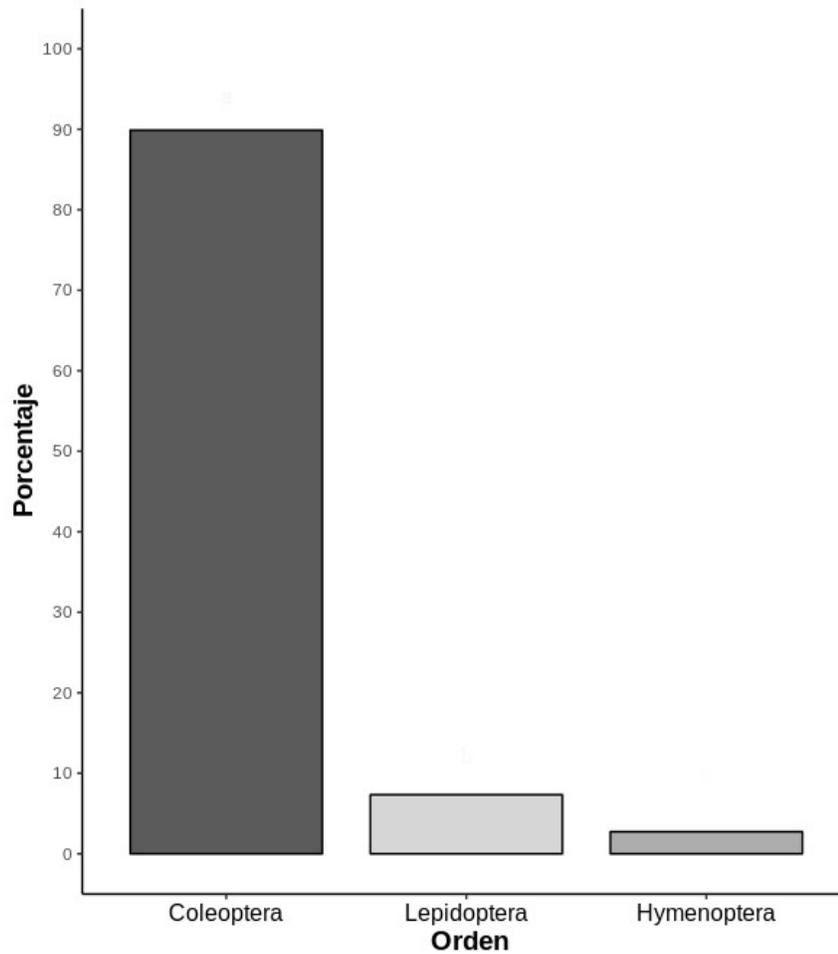


Figura 1. Porcentaje de individuos de diferentes órdenes de insectos que encontrados en frutos y semillas colectados de la copa de *Dialium guianense*. Los órdenes Coleoptera y Lepidoptera incluyen depredadores de semillas, mientras que el orden Hymenoptera son avispas parásitas de larvas de Coleópteros y Lepidópteros.

La categoría de daño FD fue la más frecuente, donde solo la pulpa del fruto estaba dañada y la semilla se encontró intacta (Fig. 2A). Además, la mayoría de los insectos depredadores se encontraron en estadio larvario (Fig. 2B).

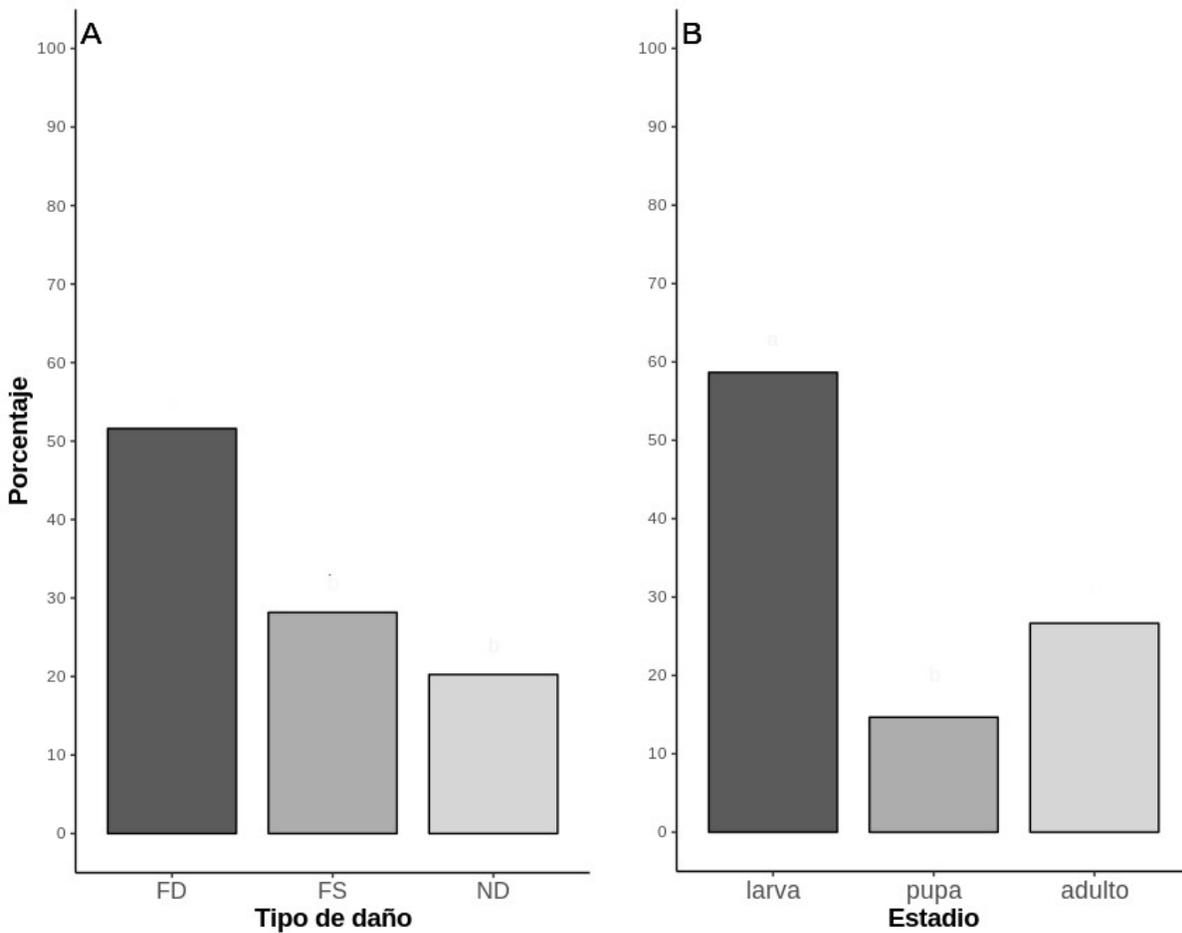


Figura 2. A) Porcentaje de frutos de *Dialium guianense* en cada categoría de daño pre-dispersión por insectos: FD (Daño en el fruto), FS (Daño en el fruto y la semilla), ND (Sin daño). B) Porcentaje de insectos encontrados en cada estadio de desarrollo dentro de frutos de *D. guianense*

Características de frutos y semillas

El tamaño de los frutos fue significativamente diferente entre las distintas categorías de daño ($F_{2,229} = 6.96$, $P < 0.001$). La categoría en la que fruto y semilla estaban dañados (FS) tuvieron un tamaño significativamente menor (Fig. 3A). En contraste, para el tamaño de la semilla, el análisis no mostró diferencias significativas entre las categorías de daño (Fig. 3B). El peso de los frutos y semillas también fue significativamente diferente entre las distintas categorías de daño (frutos, $F_{2,229} = 99.49$, $P < 0.001$; semillas, $F_{1,152} = 17.7$, $P < 0.001$). Los frutos de la categoría FS fueron los que tuvieron el menor peso y los frutos sin daño (ND) fueron los que presentaron el mayor peso (Fig. 3C). Además, cuando analizamos el porcentaje de biomasa consumida, los frutos de la categoría FS es la que presentó significativamente mayor consumo de biomasa ($F_{2,229} = 169.4$, $P < 0.001$; Fig. 3E). En tanto que, aquellas semillas provenientes de frutos dañados (FD), presentaron un peso menor respecto a las semillas provenientes de frutos sin daño aparente (ND; Fig. 3D). De igual forma, el porcentaje de biomasa consumida fue significativamente mayor en la categoría FD, ($\chi^2 = 33.068$, $gl = 1$, $P < 0.001$; Fig. 3F).

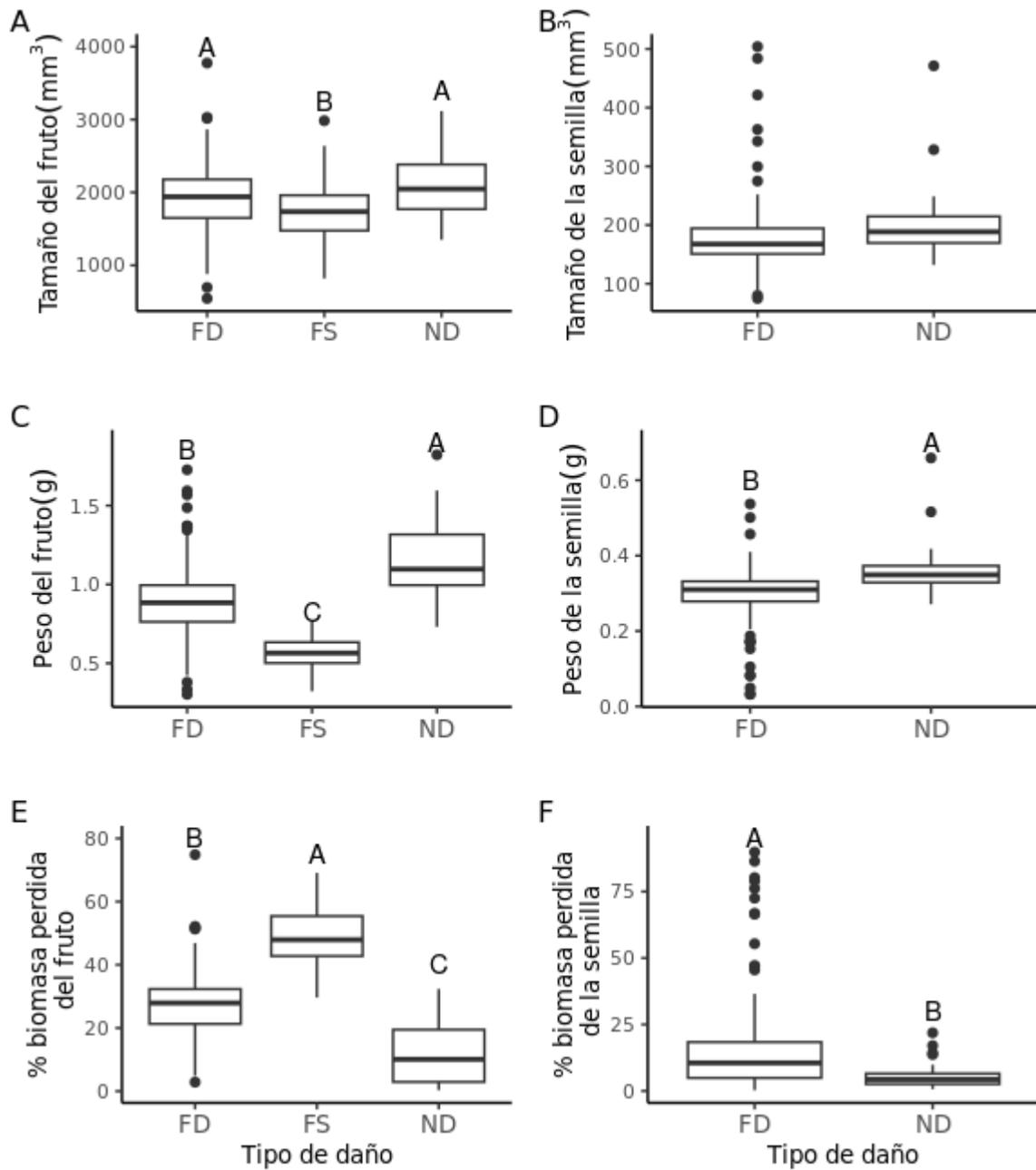


Figura 3. Tamaño, peso y % de biomasa perdida de frutos y semillas de *Dialium guianense* de cada tipo de daño: FD (fruto dañado), FS (semilla y fruto dañado), ND (fruto y semilla sana). Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de daño.

Germinación

El porcentaje total de germinación después de 65 días de observación fue relativamente bajo: 12% para semillas provenientes de frutos FD y 7.2% para semillas de frutos ND (Fig. 4, N=226). El porcentaje de germinación fue significativamente mayor en las semillas FD que en las ND ($F_{1,8} = 6, P = 0.04$). La tasa de germinación fue del 0.054 para semillas provenientes de frutos FD y del 0.060 para semillas de frutos ND, el análisis no mostró diferencias significativas entre las dos categorías de daño ($F_{1,8} = 0.063, P = 0.808$).

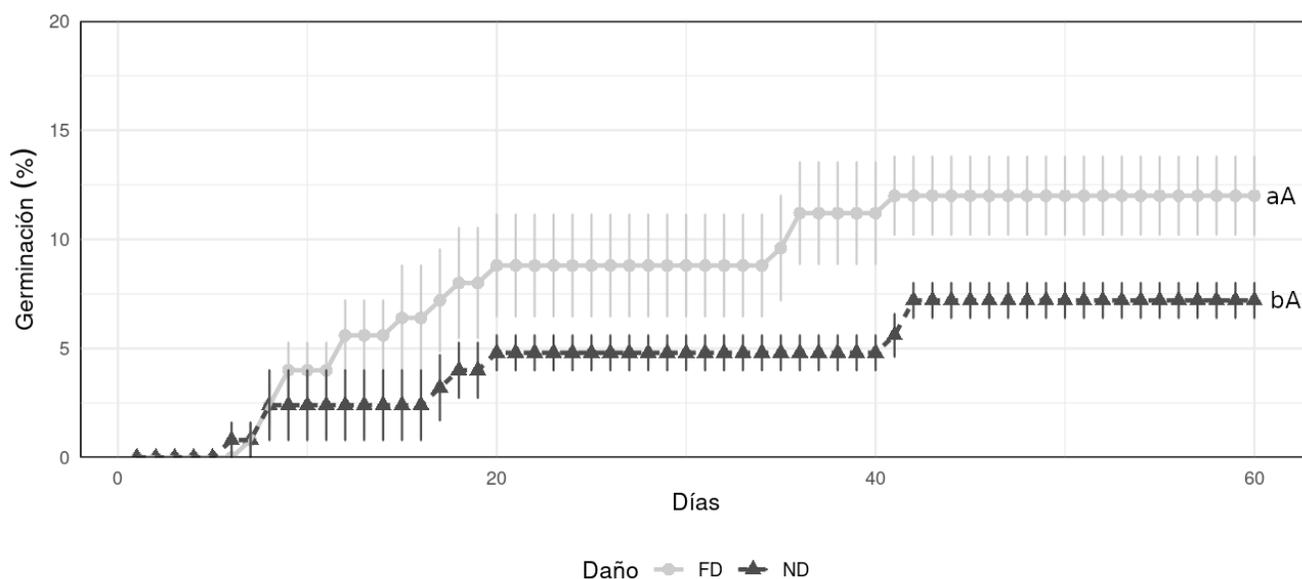


Figura 4. Porcentaje de germinación de semillas de *Dialium guianense*. Los círculos pertenecen a la categoría FD (fruto dañado) y los triángulos pertenecen a la categoría ND (fruto y semilla sanos). Letras minúsculas distintas indican diferencias significativas en el porcentaje de germinación entre los grupos. Letras mayúsculas diferentes indican diferencias en la tasa de germinación entre los grupos.

El análisis del tiempo de germinación mostró una interacción significativa entre la categoría de daño y el peso de la semilla ($\chi^2 = 45.79$, $gl = 1$, $P = 0.003$; Tabla 1; Fig. 5). Para las semillas de la categoría FD, las semillas de mayor peso tardaron más tiempo en germinar. En cambio, para las semillas ND la relación entre el peso y el tiempo de germinación fue inversa: conforme aumentó el peso de la semilla, el tiempo de germinación fue menor.

Tabla 1: Resultado del análisis de GLM para el tiempo de germinación de las semillas provenientes de frutos con daño y sin daño y peso de las semillas. *gl*: grados de libertad, χ^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo, *P*: valor de probabilidad.

Término	<i>gl</i>	χ^2	%	<i>P</i>
Daño	1	28.817	19	0.021
Peso	1	3.219	2	0.442
Peso:Daño	1	45.797	30	0.003
Error	15	75.29	49	
Total	18	153.12		

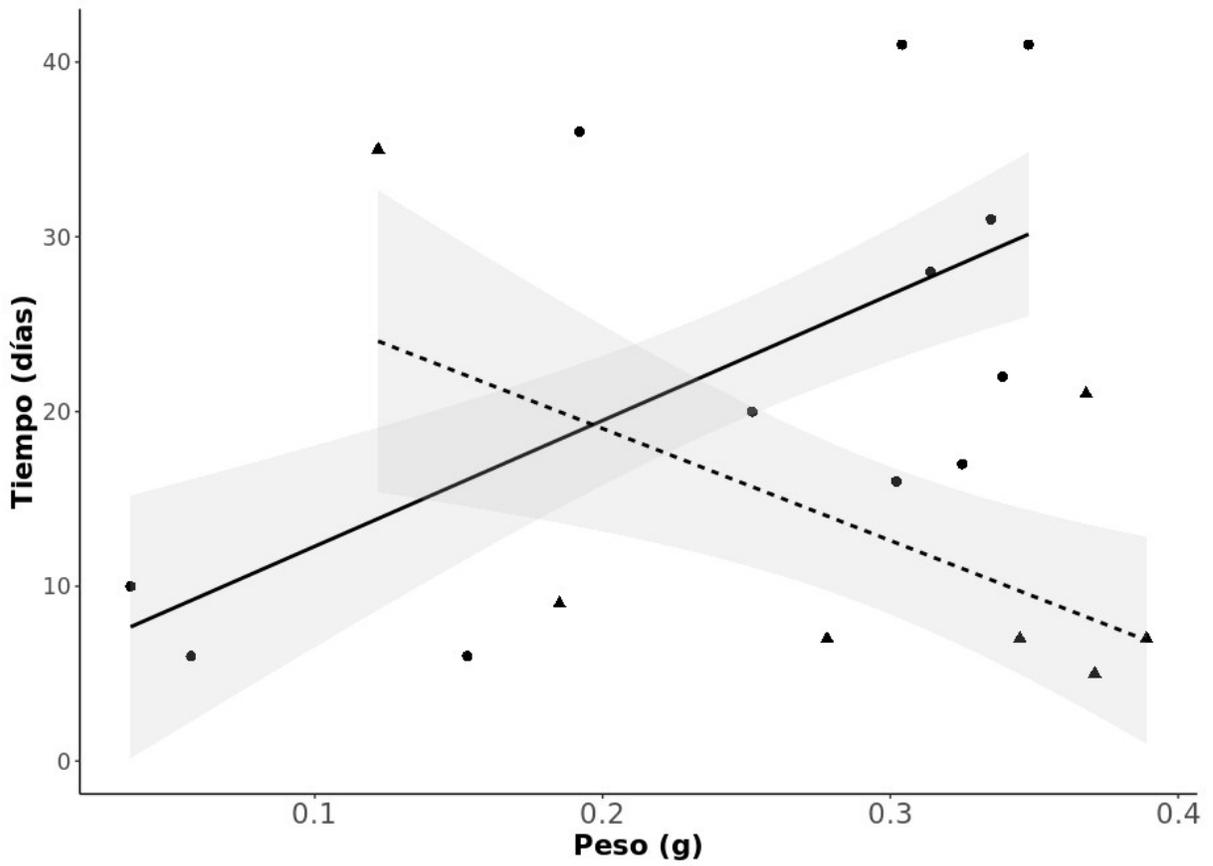


Figura 5. GLM para el tiempo de germinación de semillas de *Dialium guianense* de diferente peso y provenientes de frutos con dos tipos de daño: FD (fruto dañado; puntos y línea continua); ND (fruto y semilla sana; triángulos y línea punteada). Área sombreada junto a cada línea indica intervalo de confianza (95%).

DISCUSIÓN

Insectos depredadores pre-dispersión de semillas

Se encontró que la depredación pre-dispersión de frutos y semillas de *D. guianense* está dada por al menos seis especies de insectos, además de una especie de Thysanoptera (Tubulifera) ya reportada (Benitez-Malvido et al. 2016). En particular, el escarabajo de la familia Cerambycidae (Lamiinae, *Atripaius irrorellus* 37%) encontrado en *D. guianense*, ya había sido reconocido como depredador de semillas de otras leguminosas (género *Vigna*, Nápoles et al., 2007). La presencia de estos insectos dentro de frutos y semillas nos muestra que distintos grupos de depredadores pre-dispersión de semillas atacan a las semillas de *D. guianense* (Zhang et al., 1997).

Se encontraron dos especies de avispas de la familia Braconidae, que es la segunda familia con más especies en el orden Hymenoptera. Esta familia está representada por avispas en su mayoría parasitoides de larvas de insectos que atacan principalmente Lepidoptera, Coleoptera y Diptera en diferentes estadios de desarrollo larvario (Campos, 2001). Estas avispas tienen ovoposidores altamente especializados y se ha comprobado que principalmente parasitan larvas protegidas en lugares de difícil acceso, como troncos de árboles y túneles en el suelo (Eggleton & Belshaw, 1993; Price et al., 2011). Es importante destacar que la interacción entre *D. guianense* y los distintos insectos encontrados representa un caso de interacciones multitróficas, donde las plantas son consumidas por herbívoros y herbívoros son consumidos por parasitoides.

Asimismo, los resultados muestran que los insectos encontrados en los frutos de *D. guianense* pueden actuar como consumidores de pulpa y de semillas. Los escarabajos de la familia Curculionidae (Scolytinae) fueron los principales depredadores de semillas, ya que en los frutos donde se encontraron, tanto la pulpa como la semilla estaban completamente consumidas. Esto podría indicar que los insectos encontrados causan diferente daño de acuerdo con las necesidades de alimentación y desarrollo que

presentan los distintos grupos (Price et al., 2011). En *D. guianense*, se encontró un mayor porcentaje de larvas dentro de los frutos con daño con respecto a pupas y adultos. No obstante, el encontrar más insectos en estadio larvario puede depender de la época en que se colectaron los frutos, por lo que para entender con mayor detalle el efecto de la depredación de semillas pre-dispersión se sugiere colectar frutos durante toda la etapa de fructificación de esta especie de árbol tropical.

Características de frutos y semillas

Los rasgos morfológicos que influyen en la supervivencia de las semillas incluyen el tamaño del fruto, el tamaño de la semilla, la relación pulpa-semilla y la protección física de la semilla (Beckman & Muller-Landau, 2011). En *D. guianense* encontramos diferencias entre el tamaño de frutos depredados (FS) y frutos sanos(ND), teniendo los primeros un tamaño menor. Sin embargo, no encontramos diferencia en el tamaño de semillas. Una posibilidad es que los árboles de *D. guianense* asignen menos recursos a los frutos atacados para reducir la disponibilidad de alimento a las larvas depredadoras (Bonal & Muñoz, 2008; Fernandes & Whitham, 1989; Verdu & Garcia-Fayos, 1998). Alternativamente, es posible que sea más fácil ovipositar en frutos pequeños que ofrecen menor resistencia a la infestación (DeSoto et al., 2016), por lo que las hembras de los insectos depredadores de semillas podrían mostrar un comportamiento selectivo por frutos más pequeños. Sin embargo, los resultados aquí obtenidos son opuestos a otros estudios que indican que los depredadores pre-dispersión preferentemente consumen frutos más grandes, lo que facilita la oviposición, ejerciendo una presión selectiva más fuerte sobre frutos y semillas grandes (Dalling, 2002; Mack, 1998; Souza & Fagundes, 2017). Otros autores sugieren que además del tamaño y peso de frutos y semillas, se debe considerar otros factores que pueden influir en la depredación, como la fenología y la abundancia de frutos y semillas (Espelta et al., 2009).

El peso tanto de frutos y semillas sin daño (ND) fue mayor que el de frutos dañados (FD y FS), al mismo tiempo el porcentaje de biomasa perdida fue menor para estos frutos y semillas. Estos resultados sugieren que la perdida de biomasa causada por los insectos depredadores pre-dispersión es mayor a la perdida de biomasa causada por otros factores fisiológicos como la evaporación de agua que sufren los frutos o la maduración, esto nos indica que los insectos tienen un fuerte efecto en la calidad de los frutos y semillas (Villa et al., 2019).

Germinación de semillas de *Dialium guianense*

De acuerdo con los resultados, el porcentaje de germinación de semillas de *D. guianense* fue mayor en los frutos donde la semilla estaba sana y la pulpa dañada (FD), que en aquellos donde tanto el fruto como la semilla estaban sanas (ND). Se ha demostrado que la pulpa del fruto a menudo contiene inhibidores de la germinación que pueden bloquear las vías bioquímicas de germinación, disminuyendo e incluso impidiendo la germinación al alterar el microambiente de las semillas (Wilson, 2008; Windauer et al., 2016).

Los insectos comedores de pulpa pueden tener un efecto directo benéfico sobre la adecuación de la planta huésped mediante el movimiento a través de la pulpa, provocando su eliminación o descomposición, facilitando la germinación (Wilson, 2008). Sin embargo, existe un número limitado de ejemplos de insectos comedores de pulpa que causen un efecto directo benéfico o neutral en la adecuación de la planta hospedera (Passos & Oliveira 2004; Rader & krokenberger, 2007; Wilson, 2008).

Por otra parte, la cubierta seminal de la semilla es una de las características más importantes que influyen en la germinación (Han et al., 2018), debido a que tiene una importante función en la regulación de la imbibición en diversas familias de plantas (De Souza & Marcos-Filho, 2001). El

género *Dialium* tiene distintos tipos de latencia, que incluyen la física y fisiológica, incluso latencia combinada (Baskin & Baskin 2014). En el caso de *D. guianense* tiene una cubierta seminal permeable que con el tiempo se vuelve impermeable, y posee aperturas secundarias (tipo lente) implicadas en la imbibición temprana de semillas con latencia física (Lersten et al., 1992, Baskin & Baskin, 2014). En condiciones naturales, las semillas de *D. guianense* requieren de la dispersión endozoócora (e.g., por el mono aullador negro), para que los procesos de escarificación, imbibición de las semillas y fertilización del suelo donde germinan se lleven a cabo, garantizando el éxito germinativo (Benítez-Malvido et al., 2014; Robertson et al., 2006).

Un hallazgo significativo de este estudio es que la variación en el peso de la semilla influye en el tiempo de germinación de *D. guianense* y que además esto depende de la procedencia de la semilla. Es decir, las semillas provenientes de frutos dañados, germinaron más rápido cuando el peso de la semilla fue menor, mientras que las semillas provenientes de frutos sin daño germinaron más rápido cuando el peso de la semilla fue mayor. Existen estudios donde se ha encontrado que las semillas más pequeñas germinan más rápido que las semillas más grandes (Murali, 1997). En *D. guianense*, la germinación más rápida de semillas pequeñas, posiblemente se deba a que las semillas pequeñas absorben agua más rápido que semillas de mayor tamaño y como una estrategia para disminuir los efectos de la depredación (Hernandez-Jaramillo et al., 2012; Upadhaya et al., 2007).

En este estudio, en semillas provenientes de frutos no dañados, las semillas de mayor tamaño germinaron más rápido, lo que puede atribuirse a las grandes reservas energéticas de estas semillas que las hacen más competitivas (Upadhaya et al., 2007). Resultados similares han sido reportados para otras especies de árboles subtropicales, donde las semillas más grandes presentaron mayores tasas de germinación que las semillas pequeñas (Barik et al., 1996; Upadhaya et al., 2007). Sin embargo, hay

estudios donde se ha encontrado que la masa de las semillas no tiene efecto sobre la velocidad de germinación (Pérez-García et al., 1995).

CONCLUSIONES

A pesar de que los frutos y semillas de *D. guianense* son depredados antes de la dispersión por distintos insectos, las familias Curculionidae (Scolytinae), Cerambycidae (Lamiinae, *Atripaius irrorellus*) parecen ser las más importantes. El efecto que tienen estos insectos sobre la germinación de semillas no provoca diferencias en las tasas de germinación, pero sí en los porcentajes de germinación respecto a semillas sanas. Aunado al tamaño de la semilla, la depredación de insectos en frutos y semillas de *D. guianense* podría promover la germinación en escenarios donde las semillas no puedan ser dispersadas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anzures-Dadda, A., Manson, R. H., Andresen, E., & Martínez, M. L. (2016). Possible implications of seed dispersal by the howler monkey for the early recruitment of a legume tree in small rain-forest fragments in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 340–343. doi: 10.1017/s0266467416000304
- Augspurger, C. K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical Shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus prunifolius* (Violaceae). *Ecological Society of America*, 62(3), 775–788.
- Baker, H. G. (1972). Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53, 997–1010.
- Barik, S. K., Tripathi, R. S., Pandey, H. N., & Rao, P. (1996). Tree regeneration in a subtropical humid forest: effect of cultural disturbance on seed production, dispersal and germination. *British Ecological Society*, 33(6), 1551–1560.
- Baskin, C., & Baskin, J.M. (2014). Seed: ecology, biogeography and evolution of dormancy and germination (2nd edn). London, UK, Academic Press.
- Beckman, N. G., & Muller-Landau, H. C. (2011). Linking fruit traits to variation in predispersal vertebrate seed predation, insect seed predation, and pathogen attack. *Ecology*, 92, 2131–2140. doi: 10.1890/10-2378.1
- Benítez-Malvido, J., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., Guillén, S., & Estrada, A. (2014). Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany*, 101(6), 970–978. doi: 10.3732/ajb.1400147
- Benítez-Malvido, J., Zermeño-Hernández, I., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., & Estrada, A. (2016). Frugivore choice and escape from pre-dispersal seed predators: the case of *Dialium guianense* and two sympatric primate species in southern Mexico. *Plant Ecology*, 217(7), 923–933. doi: 10.1007/s11258-016-0617-6
- Boege, K., & Dirzo, R. (2004). Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, 175, 59–69. doi: 10.1023/B:VEGE.0000048092.82296.9a
- Bonal, R., & Muñoz, A. (2008). Seed growth suppression constrains the growth of seed parasites: Premature acorn abscission reduces *Curculio elephas* larval size. *Ecological Entomology*, 33, 31–36. doi: 10.1111/j.1365-2311.2007.00935.x
- Bravo, S. P. (2008). Seed dispersal and ingestion of insect-infested seeds by black howler monkeys in flooded forests of the Parana river, Argentina. *Biotropica*, 40(4), 471–476. doi: 10.1111/j.1744-7429.2008.00400.x

- Burgos, A., Grez, A. A., & Bustamante, R. O. (2008). Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest in Chile. *Forest Ecology and Management*, 255(3–4), 1226–1233. doi: 10.1016/j.foreco.2007.10.032
- Campos, M. D. F. (2001). Lista de los géneros de avispas parasitoides Braconidae (Hymenoptera:Ichneumonoidea) de la región neotropical. *Biota Colombiana*, 2, 193–232.
- Chambers, J. C., & MacMahon, J. A. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 263–292. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.001403
- Christianini, A. V. (2018). Crop size influences pre-dispersal seed predation in the Brazilian Cerrado. *Acta Botanica Brasílica*, 32(1), 135–140. doi: 10.1176/ajp.152.9.1368
- Côme, D. (1970). Les obstacles à la germination. *Monographies de Physiologie Vegetale* (6): 162. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19729701389>.
- Crawley, M. J. (2000). Seed predators and plant population dynamics. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., pp. 167–181). United Kingdom: CABI Publishing.
- Dalling, J. W. (2002). Ecología de semillas. *Ecología y Conservación de bosques neotropicales.*, pp. 345–375.
- De Souza, F. H. D., & Marcos-Filho, J. (2001). The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(4), 365–375. doi: 10.1590/S0100-84042001000400002
- Delerue, F., Gonzalez, M., Atlan, A., Pellerin, S., & Augusto, L. (2014). Pre-dispersal seed predation of gorse (*Ulex europaeus*) along gradients of light and plant density. *New Zealand Journal of Ecology*, 38, 268–278.
- DeSoto, L., Tutor, D., Torices, R., Rodríguez-Echeverría, S., & Nabais, C. (2016). Pre-dispersal predation effect on seed packaging strategies and seed viability. *Oecologia*, 180, 91–102. doi: 10.1007/s00442-015-3446-8
- DeSteven, D. (1981). Predispersal seed predation in a tropical shrub (*Mabea occidentalis*, Euphorbiaceae). *Biotropica*, 13(2), 146–150.
- Eggleton, P., & Belshaw, R. (1993). Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48, 213–226. doi: 10.1111/j.1095-8312.1993.tb00888.x
- Espelta, J.M., Bonal, R. and Sánchez-Humanes, B. (2009), Pre-dispersal acorn predation in mixed oak forests: interspecific differences are driven by the interplay among seed phenology, seed size and predator size. *Journal of Ecology*, 97: 1416–1423
- Estrada, A., Luecke, L., Belle, S. V., Barrueta, E., & Meda, M. R. (2004). Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and

Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates*, 45, 33–39. doi: 10.1007/s10329-003-0062-8

- Fernandes, G. W., & Whitham, T. G. (1989). Selective fruit abscission by *Juniperus monosperma* as an induced defense against predators. *American Midland Naturalist*, 121, 389–392. doi: 10.2307/2426044
- Fox, C. W., Wallin, W. G., Bush, M. L., Czesak, M. E., & Messina, F. J. (2012). Effects of seed beetles on the performance of desert legumes depend on host species, plant stage, and beetle density. *Journal of Arid Environments*, 80, 10–16. doi: 10.1016/j.jaridenv.2011.12.008
- Fricke, E. C., Tewksbury, J. J., & Rogers, H. S. (2014). Multiple natural enemies cause distance-dependent mortality at the seed-to-seedling transition. *Ecology Letters*, 17, 593–598. doi: 10.1111/ele.12261
- González-Zamora, A., Arroyo-Rodríguez, V., Chaves, Ó. M., Sánchez-López, S., Stoner, K. E., & Riba-Hernández, P. (2009). Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: current knowledge and future directions. *American Journal of Primatology*, 71(1), 8–20. doi: 10.1002/ajp.20625
- Greig, N. (1993). Predispersal seed predation on five *Piper* species in tropical rain forest. *Oecologia*, 93, 412–420.
- Han, Y. J., Baskin, J. M., Tan, D. Y., Baskin, C. C., & Wu, M. Y. (2018). Effects of predispersal insect seed predation on the early life history stages of a rare cold sand-desert legume. *Scientific Reports*, 8(1), 1–10. doi: 10.1038/s41598-018-21487-7
- Harper, J. L., Lovell, P. H., & Moore, K. G. (1970). The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 327–356.
- Hernandez-Jaramillo, A., Pinzón, O. P., & Parrado-Rosselli, Á. (2012). Seed predation of *Sapindus saponaria* L. by *Leptostylus gibbulosus* bates (Coleoptera: Cerambycidae) and its effect on germination. *Colombia Forestal*, 15(2), 247–260.
- Honek, A. (1993). Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Nordic Society Oikos*, 66(3), 483–492.
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Janzen, D. H. (1980). Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *The Journal of Ecology*, 68(3), 929. doi: 10.2307/2259466
- Khan, M. L., & Shankar, U. (2004). Seed mass, germination and seedling growth in *Artocarpus chama*. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 30(4), 369–376.
- Koptur, S. (1998). Effect of seed damage on germination in the common vetch (*Vicia sativa* L.). *The American Midland Naturalist*, 140(2), 393–396.

- Lersten, N.R., Gunn, C.R., & Brubaker, C.L., 1992. Comparative morphology of the lens on legume (Fabaceae) seeds, with emphasis on species in subfamilies Caesalpinioideae and Mimosoideae. United States Dept. Agric. Tech. Bull. No. 1791.
- Louda, S. M. (1983). Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus Venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecological Society of America*, 64(3), 511–521.
- Lourenço, S. L. O., Luiz, M. F., de Jesus, F. G., Carvalho, D. D. C., Hornburg, M., & Araújo, M. S. (2017). Predispersal infestation of *Vochysia haenkeana* seeds by *Lius conicus*. *Ciencia Rural*, 47(9), 1–7. doi: 10.1590/0103-8478cr20160953
- Lozano-Isla, F., Benites-Alfaro, O. E., & Pompelli, M. F. (2019). GerminaR: An R package for germination analysis with the interactive web application “Germinaquant for R”. *Ecological Research*, Vol. 34, pp. 339–346. doi: 10.1111/1440-1703.1275
- Mack, A. L. (1998). An advantage of large seed size: tolerating rather than succumbing to seed predators. *Biotropica*, 30(4), 604–608.
- Mendoza, E., Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8, 1621–1641 . <https://doi.org/10.1023/A:1008916304504>
- Milton, K. (1981). Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American Naturalist*, 117, 496–505.
- Mölken, T. V., Jorritsma-Wienk, L. D., Hoek, P. H. W. V., & Kroon, H. D. (2005). Only seed size matters for germination in different populations of the dimorphic *Tragopogon pratensis* subsp. *pratensis* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 92(3), 432–437. doi: 10.3732/ajb.92.3.432
- Moore, L. R. (1978). Seed predation in the legume *Crotalaria*. Intensity and variability of seed predation in native and introduced populations of *C. pallida* Ait. *Oecologia*, 34, 185–202.
- Murali, K. S. (1997). Patterns of seed size, germination and seed viability of tropical tree species in Southern India. *Biotropica*, 29(3), 271–279.
- Nápoles, J. R., Chemsak, J. A., & Hernández, C. R. (2007). Some notes on natural history and distribution of *Leptostylus gibbulosus* Bates, 1874 (Coleoptera: Cerambycidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 23(1), 171–173.
- Passos, L., & Oliveira, P.S. Interaction between ants and fruits of *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) in a Brazilian sandy plain rainforest: ant effects on seeds and seedlings. *Oecologia* 139, 376–382 (2004).
- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies* (3a. ed.). México: UNAM, CFE.
- Pérez-García, F., Iriondo, J. M., & Martínez-Laborde, J. B. (1995). Germination behaviour in seeds of *Diplotaxis erucoides* and *D. virgata*. *Weed Research*, 35, 495–502. doi: 10.1111/j.1365-3180.1995.tb01647.x

- Pickering, C. M. (2009). Pre-dispersal seed predation by Tephritidae is common among species of Australian alpine Asteraceae. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *41*, 339–346.
- Port-Carvalho, M., & Ferrari, S. F. (2004). Occurrence and diet of the black bearded saki (*Chiropotes satanas satanas*) in the fragmented landscape of western Maranhao, Brazil. *Neotropical Primates*, *12*(1), 17–21.
- Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., & Kaplan, I. (2011). Insect ecology : behavior, populations and communities. *Cambridge University Press*. United Kingdom: University Press. 816pp.
- R Core Team. (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Rader, R., & Krockenberger, A. (2007). The impact of consumption of fruit by vertebrate and invertebrate frugivores on the germination success of an Australian rainforest seed. *Austral Ecology*. *32*. 86 - 92.
- Robertson, A. W., Trass, A., Ladley, J. J., & Kelly, D. (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology*, *20*, 58–66. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01057.x
- Setterfield, S. A., & Andersen, A. N. (2018). Seed supply limits seedling recruitment of *Eucalyptus miniata*: interactions between seed predation by ants and fire in the Australian seasonal tropics. *Oecologia*, *186*, 965–972. doi: 10.1007/s00442-018-4061-2
- Souza, M. L., & Fagundes, M. (2017). Seed predation of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae): a tropical tree with supra-annual fruiting. *Plant Species Biology*, *32*, 66–73. doi: 10.1111/1442-1984.12128
- Sperens, U. (1997). Fruit production in *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) and pre-dispersal seed predation by the apple fruit moth (*Argyresthia conjugella* Zell.). *Oecologia*, *110*(3), 368–373.
- Stachurska-Swakoń, A., Barabasz-Krasny, B., Klasa, A., & Palaczyk, A. (2018). Reduced plant fitness by pre-dispersal seed predation in the threatened plant species *Cirsium decussatum*. *Seed Science Research*, *28*, 123–130. doi: 10.1017/s0960258518000107
- Upadhaya, K., Pandey, H. N., & Law, P. S. (2007). The effect of seed mass on germination, seedling survival and growth in *Prunus jenkinsii* Hook.f. and Thoms. *Turkish Journal of Botany*, *31*, 31–36.
- Vallejo-Marín, M., Domínguez, C. A., & Dirzo, R. (2006). Simulated seed predation reveals a variety of germination responses of neotropical rain forest species. *American Journal of Botany*, *93*(3), 369–376. doi: 10.3732/ajb.93.3.369
- Verdu, M., & Garcia-Fayos, P. (1998). Ecological causes, function, and evolution of abortion and parthenocarpy in *Pistacia lentiscus* (Anacardiaceae). *Canadian Journal of Botany*, *76*, 134–141. doi: 10.1139/cjb-76-1-134

- Villa, F., Silva, D. F. da ., Rotili, M. C. C., Herzog, N. F. M., & Malavasi, M. de M. (2019). Seed physiological quality and harvest point of dovyalis fruits. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 49(Pesqui. Agropecu. Trop., 2019 49), e54520.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wilson, A. J. (2008). Insect frugivore interactions: the potential for beneficial and neutral effects on host plants. Thesis Queensland University of Technology.
- Windauer, L., Insausti, P., Biganzoli, F., Benech-Arnold, R., & Izaguirre, M. (2016). Dormancy and germination responses of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) seeds to environmental cues. *Seed Science Research*, 26(4), 342-350.
- Xu, Y., Shen, Z., Li, D., & Guo, Q. (2015). Pre-dispersal seed predation in a species-rich forest community: patterns and the interplay with determinants. *PLOS ONE*, 10(11), 1–15. doi: 10.1371/journal.pone.0143040
- Yanlong, H., Mantang, W., Shujun, W., Yanhui, Z., Tao, M., & Guozhen, D. (2007). Seed size effect on seedling growth under different light conditions in the clonal herb *Ligularia virgaurea* in Qinghai- Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 27(8), 3091–3108.
- Zhang, J., Drummond, F. A., & Hartke, A. (1997). Insect predation of seeds and plant population dynamics insect predation of seeds and plant population dynamics. *Environmental Sciences*, Vol. 163, pp. 1–32.

CAPÍTULO II. Variación temporal del efecto de la ingestión de semillas por el mono aullador (*Alouatta pigra*) sobre la germinación

RESUMEN

En diferentes especies de plantas, se ha encontrado que existen variaciones intraespecíficas espacio-temporales tanto en el tamaño de las semillas, como en su porcentaje y tasa de germinación. Gran parte de esta variación puede deberse a las condiciones bióticas y abióticas que experimenta la planta madre durante el desarrollo de la semilla. Los vertebrados frugívoros pueden tener un efecto positivo en la germinación de las semillas debido al tratamiento al que son objeto las semillas durante su paso por el tracto digestivo. Se ha demostrado que la ingestión de semillas por algunas especies de primates incrementa la tasa y porcentaje de germinación. Muy pocos estudios han examinado cómo las características de las semillas y la germinación dentro de una misma especie de árbol tropical dispersada por primates puede variar temporalmente. En la Reserva de la Biósfera Montes Azules, México, habita el mono aullador negro (*Alouatta pigra*). Este primate tiene un efecto positivo en la germinación de varias especies de árboles, incluyendo *Dialium guianense*, que es una especie co-dominante del dosel. El objetivo del presente trabajo fue analizar la variación temporal en el peso, tamaño y germinación de las semillas de *D. guianense* ingeridas y no-ingeridas por el mono aullador. En los 2011, 2013, 2017 y 2018 se colectaron semillas de *D. guianense*, provenientes de dos fuentes: (1) semillas ingeridas por *Alouatta pigra* recién defecadas, y (2) semillas control, colectadas del dosel de diferentes árboles y en el suelo por debajo de sus copas. A estas semillas se les midió el tamaño y peso. Para los años 2005, 2007, 2009, 2011, 2017 y 2018, se realizaron experimentos de germinación. Asimismo, de la literatura se obtuvieron los datos de precipitación y temperatura de los años de colecta. Los resultados indican, que el año de colecta tuvo un efecto significativo sobre el largo y ancho para semillas ingeridas. Para las semillas control, el año de colecta, mostró diferencias significativas tanto para el largo, ancho y peso. El año de colecta también tuvo un efecto significativo sobre la tasa y porcentaje de germinación. Las condiciones abióticas como la precipitación están relacionadas con la variación interanual en la germinación dentro de una población, aunado a la calidad del sustrato, el efecto del dispersor y al tratamiento recibido previo a la germinación.

ABSTRACT

There can be a large intra-specific variation in seed size, and in germination percentage and rate. Much of the intra-specific variation between collection years in germination experiments may result from the biotic and abiotic conditions experienced by the parent plant during seed maturation. Vertebrate frugivores may have a positive effect on seed germination after seed passage through their digestive tract. Seed ingestion by some primate species has been shown to increase the rate and percentage of germination. Few studies have examined the variation among collection years on seed traits and the effect of seed ingestion by primates on germination for the same tree species. The Montes Azules Biosphere Reserve, Mexico, is home to the black howler monkey (*Alouatta pigra*). This primate has a positive effect on the germination of several tree species, including *Dialium guianense*, which is a co-dominant canopy tree. The objective of the present study was to analyze the temporal variation in seed weight, seed size and germination of *D. guianense* for seeds ingested by howler monkeys and non-ingested seeds (control). In 2011, 2013, 2017 and 2018, seeds of *D. guianense* were collected from two sources: (1) seeds ingested by howler monkeys, and (2) control seeds collected from the canopy of different trees and on the ground below their canopies. These seeds were measured for size and weight. For the years 2005, 2007, 2009, 2011, 2017 and 2018, germination experiments were conducted. Data on precipitation and temperature in the collection years were obtained from the literature.

The results indicate that the year of collection had a significant effect on the length and width of primate ingested seeds. For control seeds, year of collection showed significant differences for length, width and weight. Intraspecific differences on seed traits may result of selective pressures concurrently exerted by seed dispersers and the environment during seed development. The year of collection had a significant effect on germination. The impact of time on seed collection, the local environment such as precipitation and experimental conditions may account for much of the variation in seed traits and germination between years within *D. guianense* population, along with disperser effects.

INTRODUCCIÓN

En los bosques tropicales lluviosos, la regeneración natural depende en gran parte de la dispersión de semillas mediada por animales frugívoros (Howe & Smallwood, 1982; Jordano, 2014). El consumo de frutos y la subsecuente dispersión de semillas es un proceso clave en la ecología de las plantas. Uno de los resultados más importantes de la dispersión de semillas es el transporte de éstas lejos de las plantas parentales (Fuzessy et al., 2016), ya que el éxito reproductivo aumenta al colonizar lugares adecuados para su desarrollo y evitar mortalidad denso-dependiente (Augspurger, 1981; Palma & Stevenson, 2013). El tamaño de la semilla está asociado con la capacidad de dispersión y colonización (Brewer, 2001; Leishman et al., 2000; Westoby et al., 1992), así como con su probabilidad de germinación, emergencia, establecimiento y supervivencia (Jurado & Flores, 2005; Leishman et al., 2000). Se ha demostrado que el tamaño de la semilla puede estar influenciado, entre otros aspectos, por la densidad poblacional, la fenología, la disponibilidad de recursos, los enemigos naturales y el efecto materno (Obeso, 1993).

La variación intraespecífica en el tamaño de la semilla y la germinación es ampliamente reconocida tanto en poblaciones naturales de plantas y en las especies cultivadas (Baskin & Baskin, 1998). Esta variación puede ser el resultado de la adjudicación de recursos a diferentes estructuras de la planta, lo que puede resultar en la incapacidad de la planta madre de proveer a todas las semillas de igual cantidad de recursos (Cavers & Steel, 1984; Fenner, 2000; Méndez, 1997; Michaels et al., 1988; Vaughton & Ramsey, 1998). En consecuencia, la germinación de las semillas varía dependiendo del tamaño de la planta, la posición del fruto en la planta, entre los años y dentro y entre las poblaciones (Andersson & Milberg, 1998). Además, gran parte de la variación intraespecífica en las tasas de germinación de semillas está determinada por otros factores como el origen genético y el ambiente

materno durante el desarrollo de la semilla (Andersson & Milberg, 1998; Beckstead et al., 1996; Qaderi & Cavers, 2002).

El efecto de los dispersores de semillas en las poblaciones de plantas depende del número de semillas manipuladas y de los factores cualitativos (sitios de deposición adecuados) que pueden afectar la supervivencia de las semillas y el establecimiento de las plantas (Schupp et al., 2010).

Adicionalmente, los vertebrados frugívoros pueden tener efectos positivos sobre la germinación de las semillas ingeridas, producidos por el tratamiento que estas reciben en su paso a través del tracto digestivo (Chapman & Onderdonk, 1998; Fuzessy et al., 2016; Robertson et al., 2006; Samuels & Levey, 2005). Estos efectos incluyen la escarificación, la desinhibición de las semillas y la fertilización de las plántulas emergidas a partir de semillas defecadas (Samuels & Levey, 2005). La escarificación de la testa aumenta la permeabilidad del agua, los gases permiten la separación de las semillas de la pulpa (desinhibición), y gracias a la materia fecal que rodea a las semillas (fertilización), se favorece el crecimiento de las plántulas (Robertson et al., 2006). Se ha demostrado que, en promedio, los primates neotropicales aceleran el tiempo de germinación de la semilla en relación con las semillas control (Fuzessy et al., 2016).

Aunque existe gran variación intra-específica en el tamaño de las semillas, así como en su porcentaje y tasas de germinación, muy pocos estudios han examinado si existe variación temporal en las características de las semillas, así como en su éxito germinativo después de ser ingeridas y defecadas por un frugívoro (Andersson & Milberg, 1998; Baskin & Baskin, 2014; Qaderi & Cavers, 2002; Sales et al., 2013). En la selva tropical de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (REBIMA), Chiapas, México, habita el mono aullador negro, *Alouatta pigra*, cuyo efecto positivo en la germinación de varias especies de árboles es reconocido (Gonzalez-Di Pierro et al., 2011, Benítez-Malvido et al., 2014). Las semillas de *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw. Ha (Caesalpinioideae), una

especie codominante del dosel (Boege & Dirzo, 2004), son también dispersadas exitosamente por el mono aullador. El objetivo del presente trabajo fue analizar la variación temporal en la germinación de *D. guianense* para semillas ingeridas por el mono aullador y para las semillas no-ingeridas (semillas control).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Reserva de la Biosfera de los Montes Azules (REBIMA), Chiapas, México, que tiene 330,000 ha y es parte de la región de bosque lluvioso Lacandón (16050 5800N, 908520 3600W, 10-50 msnm). El clima es cálido-húmedo con precipitación media anual de 2,874 mm y temperatura de 25°C (Estrada et al., 2004). La vegetación predominante en la zona es la selva tropical lluviosa de tierras bajas con árboles que alcanzan alturas de hasta 45 m (Mendoza & Dirzo, 1999). La vegetación está representada por árboles de dosel que incluyen predominantemente a *Dialium guianense*, *Brosimum alicastrum* y *Vatairea lundellii*, entre otros (Boege & Dirzo, 2004).

Especie de estudio

La especie de árbol *Dialium guianense* es originaria de América del Sur y Central (Pennington & Sarukhán, 2005). Es un árbol de 20 a 30 m (hasta 45 m) de altura. Los frutos de *D. guianense* son vainas de 1 a 2 cm de largo, globosas u ovoides, indehiscentes, con pericarpio frágil, pubescentes, verde amarillentas a café oscuras. Las semillas son reniformes y comprimidas de 9 a 15 mm de largo por 6 a 13 mm de ancho y 2 a 3 mm de grueso, grisáceas o ligeramente pardas, lustrosas. Además,

tienen un arilo agridulce color café. Presentan latencia cutánea, un endospermo vítreo que rodea el cotiledón y la radícula, y su germinación es epigea (Benítez-Malvido et al., 2016).

Especies de primates en la región de estudio

En la región de estudio habitan dos especies de primates. El mono aullador negro (*Alouatta pigra*) y el mono araña de manos negras (*Ateles geoffroyi*). Estos primates han sido descritos como importantes dispersores de semillas para una gran cantidad de especies de árboles en selvas tropicales (Estrada et al., 2004; Stevenson, et al., 2002). El mono aullador es principalmente folívoro, pero se ha comprobado que es un importante dispersor de semillas de varias especies de árboles, incluyendo a *D. guianense* (Benítez-Malvido et al., 2014, 2016). En promedio, la digestión del mono aullador negro es de 21 horas (Milton, 1981). Aunque las dos especies de mono consumen los frutos y dispersan las semillas de *D. guianense*, en el presente estudio únicamente se consideraron las semillas ingeridas por el mono aullador ya que, solamente para esta especie de primate, se contaba con la información suficiente para cumplir con los objetivos de investigación.

Recolección de semillas

Se colectaron semillas de *D. guianense* dentro de la REBIMA (2011, 2013, 2017 y 2018), provenientes de dos fuentes: (1) semillas ingeridas por *Alouatta pigra* recién defecadas, y (2) semillas control (frutos maduros en la copa de los árboles o recogidas del suelo por debajo del árbol progenitor). Las semillas control fueron colectadas de al menos tres diferentes árboles por año de colecta (Benítez-Malvido et al., 2014, 2016; González-Di Pierro et al., 2021). Se tomaron medidas de largo, ancho y peso de cada semilla colectada para los años 2011, 2013, 2017 y 2018. Estudios previos, han mostrado

que no existen diferencias significativas en el peso, tamaño, tasa y porcentaje de germinación entre las semillas obtenidas de la copa de los árboles y del suelo (Benítez-Malvido et al., 2016).

Las semillas para los experimentos de germinación de los años 2005, 2007, 2009 y 2011, fueron colectadas al inicio de la temporada de fructificación (junio); mientras que para los años 2017 y 2018 fueron colectados al final de la temporada de fructificación (julio-agosto). A las semillas no-ingeridas (control) se les eliminó manualmente el arilo, considerando que la pulpa del fruto a menudo contiene inhibidores de la germinación (Traveset et al., 2007). Para cada año de colecta, las semillas defecadas por el mono aullador fueron colectadas siguiendo al menos tres distintos grupos de monos aulladores de 07:00 a 17:00. Los grupos fueron seguidos hasta que se recolectaron por lo menos 100 semillas de *D. guianense* en las heces. Las heces se recolectaron tan pronto los primates defecaron. Posteriormente las semillas se lavaron para remover restos de materia fecal y vegetal.

Germinación de semillas

Para los años 2005, 2007, 2009 y 2011 (Tabla 1), los experimentos de germinación se realizaron en una casa de sombra en el sitio de estudio. Las semillas se colocaron en bandejas (10 semillas por bandeja) usando arena de río como sustrato y regadas cada dos días. Los experimentos de germinación para las semillas colectadas de la copa de los árboles en 2017 (Tabla 1) y para las semillas colectadas de las heces del mono aullador en 2018 (Tabla 1), se llevaron a cabo en una cámara de germinación marca Percival Scientific (modelo I-35LL) con un ciclo luz-oscuridad de 12 horas y una temperatura constante de 25°C. Se colocaron tres semillas por caja de Petri sobre papel filtro húmedo. Las semillas fueron regadas diariamente con una mezcla de agua destilada y fungicida, esto con el fin de evitar el ataque por hongos durante la fase de germinación. Para todos los años, durante 60 días se registró diariamente el número de semillas germinadas. Se consideró como semilla germinada cuando se

observó la emergencia de la radícula (cambio morfológico visible). Todos los experimentos de germinación se llevaron a cabo con semillas sin daño aparente.

Tabla 1. Número de semillas experimentales de *Dialium guianense* ingeridas por mono aullador y semilla control. Las semillas fueron colectadas en diferentes años en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, México.

Año	Ingeridas	Control
2005	274	140
2007	274	140
2009	110	200
2011	110	110
2017		127
2018	127	

Análisis estadístico

Las diferencias en el largo, ancho y peso de las semillas entre años de colecta por procedencia de las semillas (ingerida y no ingerida) se analizaron con ANOVA de una vía. En estudios previos se ha encontrado que las semillas de *D. guianense* ingeridas por el mono aullador presentan mayor peso y tamaño (Benítez-Malvido et al., 2014, 2016), por ello, en el presente trabajo únicamente se consideró analizar diferencias interanuales en las características de las semillas tomando en cuenta su procedencia (ingerida y no ingerida) de manera individual. En el caso de resultados significativos, las diferencias se compararon con pruebas de Tukey para comparaciones múltiples (nivel de confianza del 95%). El efecto del año de colecta sobre la germinación máxima acumulada fue analizada individualmente para cada procedencia (semillas ingeridas y control) usando análisis de devianza basado en modelos lineales generalizados (Crawley, 2013). En este modelo, la proporción acumulada de semillas germinadas fue la variable dependiente, el tiempo (días después de la fecha de siembra) fue una variable independiente

continua, y el año de recolección fue la variable independiente categórica. Se utilizó una distribución de error binomial y una función de enlace logístico. En este tipo de error, la desviación (equivalente a la varianza en un modelo con un error de tipo normal) explicada por variables independientes puede considerarse un valor aproximado de chi-cuadrada (χ^2) (Crawley, 1993). La proporción acumulada de semillas germinadas (y) después de t días se calculó de la siguiente manera:

$$y = \frac{e^{[a+bt-(ct^2)]}}{1+e^{[a+bt-(ct^2)]}}$$

Aquí, el coeficiente a es la intersección y (germinación inicial) y el coeficiente b representa la tasa de germinación inicial (pendiente). Además, c es un coeficiente que indica si la tasa de germinación inicial aumenta (en tal caso, c adopta un valor negativo) o disminuye (en tal caso, c adopta un valor positivo) con el tiempo (Guillén, et al., 2009). Además, para explorar si el clima en los años de colecta influye en la condición de las semillas (peso y tamaño) y en el porcentaje de germinación, se realizaron Modelos lineales generalizados (GLM), considerando el porcentaje de germinación, peso y tamaño (variables dependientes), como una función de la procedencia (ingeridas y no-ingeridas) de la semilla (variable categórica con dos factores fijos) y la precipitación y temperatura anual promedio en la zona de estudio (covariables).

RESULTADOS

Características de las semillas

El año de colecta tuvo un efecto significativo sobre el largo y ancho de las semillas ingeridas por el mono aullador (Tabla 2). Las semillas colectadas en el año 2017 tuvieron un largo y ancho menor respecto a los años 2011, 2013. Sin embargo, no hubo un efecto significativo del año de colecta sobre el peso de las semillas. Para las semillas control, hubo un efecto significativo del año de colecta, sobre el largo, ancho y peso de las semillas (Tabla 2), siendo el año 2017 el que presentó semillas significativamente más largas, anchas y pesadas.

Tabla 2. Rasgos (promedio \pm DE) de semillas ingeridas por mono aullador y semilla control del árbol *Dialium guianense*, recolectadas en diferentes años en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, México. Diferentes letras indican diferencias significativas entre años de colecta (ANOVA de una vía).

	2011	2013	2017	2018	F_3	P
Ingeridas	(n=110)	(n=100)	(n=180)	(n=166)		
largo(mm)	10.58 \pm 1.29 ^a	10.66 \pm 1.24 ^a	10.20 \pm 0.91 ^b	10.30 \pm 1.26 ^{ab}	4.36	< 0.005
ancho(mm)	8.92 \pm 0.080 ^a	8.95 \pm 0.82 ^a	8.40 \pm 0.89 ^b	8.52 \pm 0.98 ^b	12.27	< 0.005
peso(g)	0.34 \pm 0.058 ^a	0.34 \pm 0.062 ^a	0.34 \pm 0.20 ^a	0.31 \pm 0.08 ^a	2.602	> 0.05
Control	(n=110)	(n=100)	(n=182)			
largo(mm)	9.39 \pm 0.59 ^a	9.42 \pm 0.55 ^a	10.12 \pm 1.17 ^b		30.19	< 0.005
ancho(mm)	7.77 \pm 0.69 ^a	7.79 \pm 0.66 ^a	8.40 \pm 1.24 ^b		19.51	< 0.005
peso(g)	0.27 \pm 0.052 ^a	0.25 \pm 0.063 ^a	0.31 \pm 0.10 ^b		19.26	< 0.005

Variabilidad en la germinación entre años de colecta

El año de colecta tuvo un efecto significativo sobre la germinación. Los modelos logísticos ajustados fueron significativos para las dos fuentes de procedencia de las semillas (ingeridas y control) y explicaron más del 90% del comportamiento de germinación a través del tiempo en todos los casos (Tabla 3). Para semillas ingeridas, los factores *Año de colecta* y *Tiempo* explicaron un 54% y 33%, de la varianza total, respectivamente, mientras que para las semillas control los factores *Año de colecta* y *Tiempo* explicaron un 24% y 58%, respectivamente. El tiempo cuadrático fue significativo, lo que indica que la tasa de germinación disminuye con el tiempo.

Tabla 3: Análisis de devianza para el número de semillas germinadas ingeridas y control de *Dialium guianense* colectadas en distintos años. gl: grados de libertad, χ^2 : Valor de Ji-Cuadrada, %: porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo, P: valor de probabilidad.

Factor	Devianza (χ^2)	gl	%	P
Ingerida				
Año	15.7783	4	53.8962	<0.001
Tiempo	9.611	1	32.8297	<0.001
Tiempo ²	0.0939	1	0.3207	<0.001
Año:Tiempo	2.1846	4	7.4622	<0.001
AñoTiempo ²	0.4269	4	1.4582	<0.001
Modelo	28.0864	14	95.9388	
Residual	1.1757	285	4.016	
Total	29.2753	299		
Control				
Año	3.2137	4	24.3125	<0.001
Tiempo	7.6185	1	57.5715	<0.001
Tiempo ²	0.9496	1	7.1759	<0.001
Año:Tiempo	0.2227	4	1.6829	<0.001
AñoTiempo ²	0.0188	4	0.142	0.2196
Modelo	12.0233	14	90.8577	
Residual	1.2096	285	9.1407	

Las semillas ingeridas durante los años 2005, 2007 y 2011, empezaron a germinar antes que la colectadas en los años 2009 y 2018. El año 2011 fue el que presentó una mayor tasa de germinación. En contraste los años 2009 y 2018 exhibieron significativamente menores tasas de germinación. La germinación acumulada fue significativamente mayor para el año 2011 donde alrededor del 50 % de las semillas germinaron (Fig. 1).

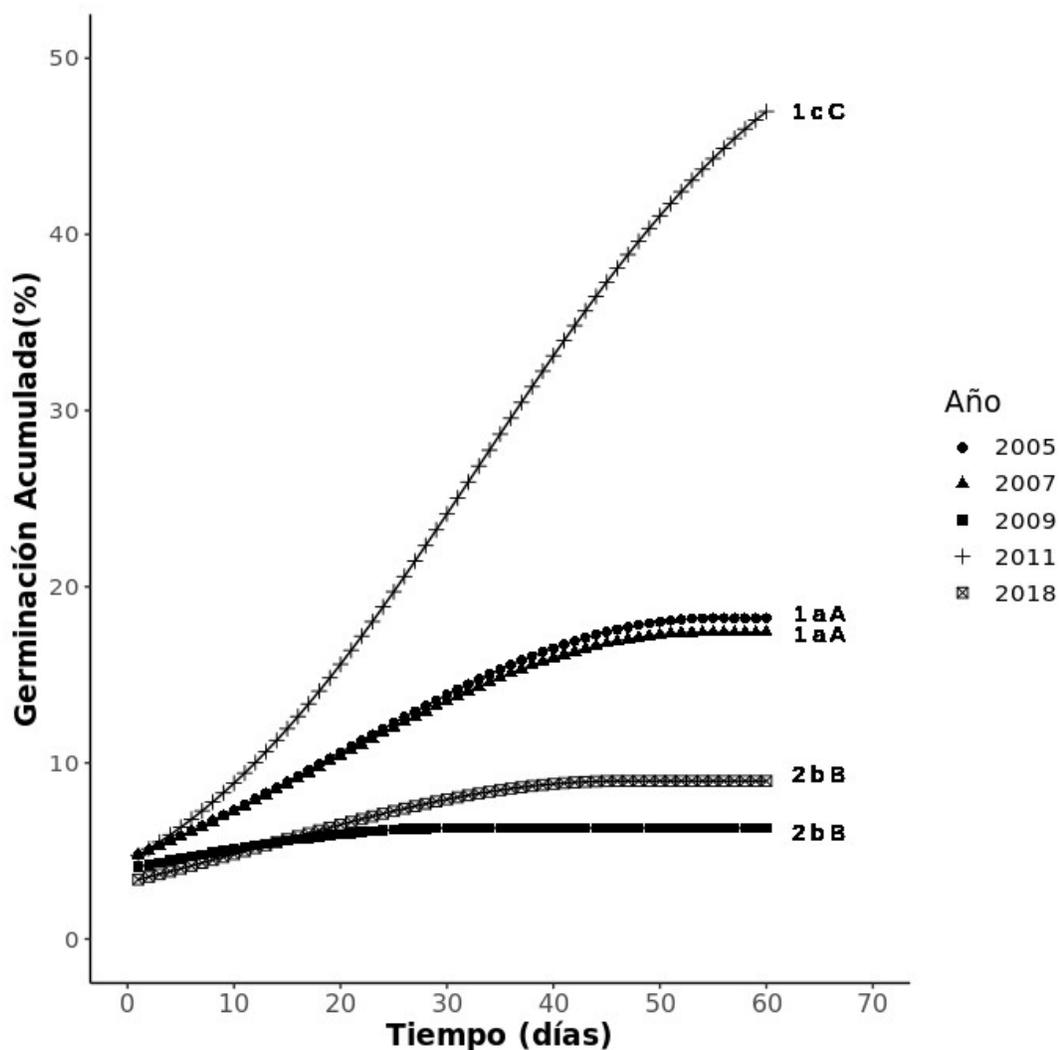


Figura 1: Regresión logística mejor ajustada para el éxito de la germinación de semillas de *Dialium guianense* ingeridas por el mono aullador negro (*Alouatta pigra*), colectadas durante los años 2005, 2007, 2009, 2011 y 2018. Diferentes números indican diferencias significativas en el punto inicial de germinación (intercepto); letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas en las tasas de germinación (pendiente). Las letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas en el porcentaje de germinación. Las semillas fueron colectadas de las heces del mono aullador en la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas, México.

Para semillas control, los años 2005, 2007, 2011 y 2017, comenzaron a germinar antes que para el año 2009. El año 2009 presento una tasa muy baja de germinación. La germinación acumulada no fue diferente para los años considerados, excepto para el año 2009, que presento un menor porcentaje de germinación (Fig. 2).

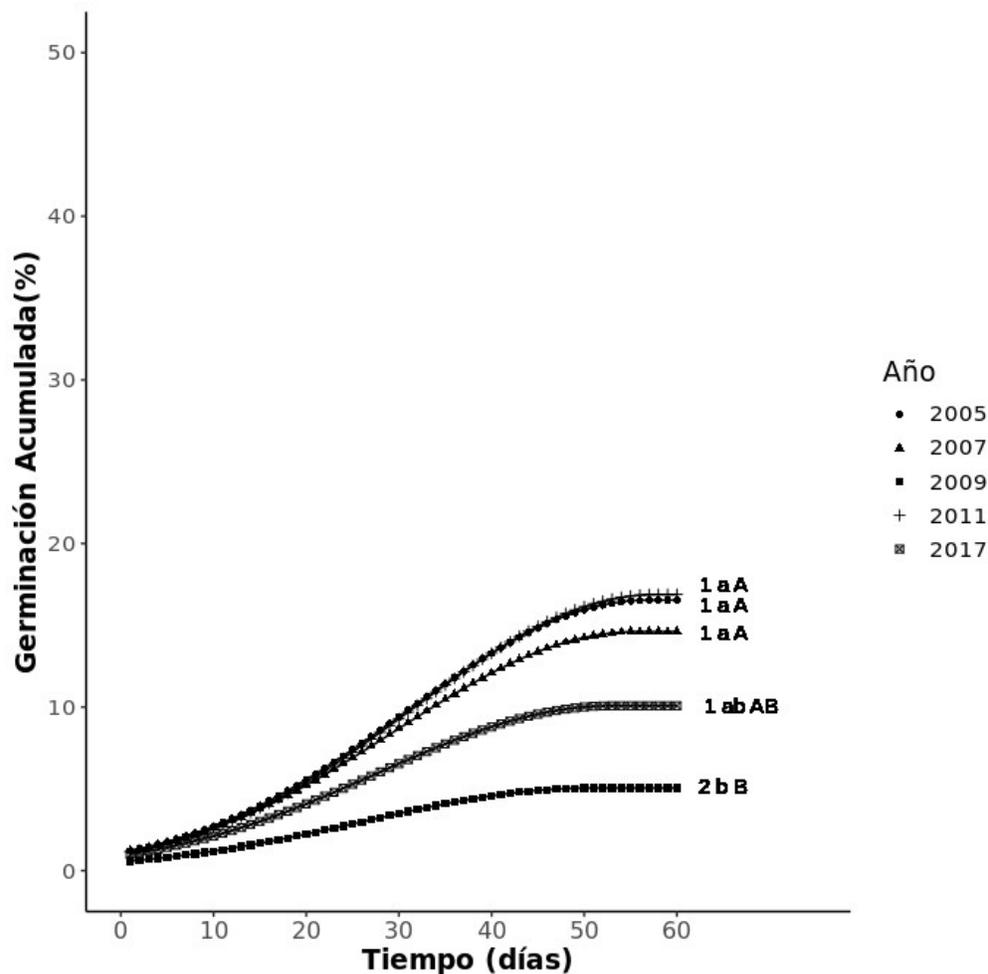


Figura 2: Regresión logística mejor ajustada, para la tasa y porcentaje de germinación de semillas control del árbol *Dialium guianense*, colectadas durante los años 2005, 2007, 2009, 2011 y 2017. Diferentes números indican diferencias significativas en el punto inicial de germinación (intercepto); letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas en las tasas de germinación (pendiente). Las letras mayúsculas diferentes indican diferencias significativas en el porcentaje de germinación. Las semillas fueron colectadas de las copas de los árboles o del suelo en la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas, México.

Tabla 4. Temperatura y precipitación durante los años de estudio en la porción sur de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules Chiapas, México (CONAGUA, 2021).

Año	Temperatura (°C)	Precipitación (mm)
2005	24.0	2190.7
2007	25.4	2302.6
2009	24.6	1953.1
2011	24.3	2381.6
2013	24.9	2278.6
2017	25.3	1994.0
2018	25.1	1705.3

El análisis de porcentaje germinación en función del clima, mostró que la precipitación tiene un efecto significativo sobre la germinación ($\chi^2 = 64.40$, $gl = 1$, $P = 0.002$). Tanto para las semillas ingeridas como no-ingерidas se muestra una relación positiva entre el porcentaje de germinación y precipitación (Fig. 3A). Para el tamaño de la semilla, la interacción de la precipitación con la procedencia de la semilla mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 0.04$, $gl = 1$, $P < 0.005$). Para semillas ingeridas, el tamaño de la semilla aumento conforme aumento la precipitación. Mientras que para las semillas que no fueron ingeridas la relación entre precipitación y tamaño de la semilla fue inversa; conforme aumento la precipitación el tamaño de la semilla fue menor (Fig. 3B). El mismo patrón se muestra para el peso de las semillas ($\chi^2 = 0.0060$, $gl = 1$, $P = 0.009$). El peso de la semilla aumento

conforme aumento la precipitación para semillas ingeridas. En contraste, para semillas no-ingeridas las semillas presentaron un tamaño menor a mayor precipitación (Fig. 3C).

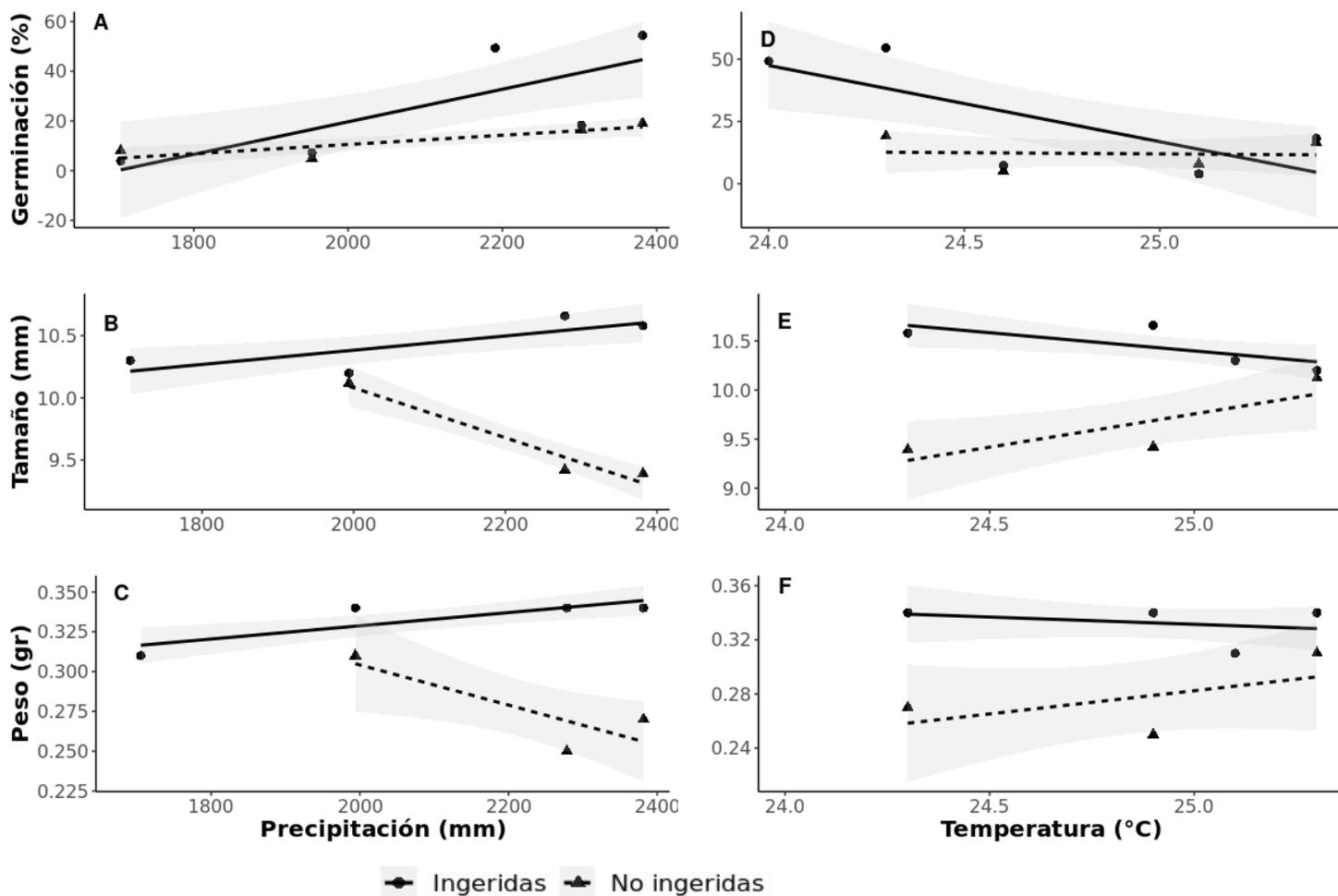


Figura 3: Porcentaje de germinación, tamaño y peso de semillas de *Dialium guianense* ingeridas por el mono aullador y semillas no-ingeridas, respecto a la precipitación y temperatura promedio anual. El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera de los Montes Azules, Chiapas, México. Área sombreada junto a cada línea indica intervalo de confianza (95%).

El análisis de porcentaje germinación en función del clima mostró que la temperatura tuvo un efecto significativo ($\chi^2 = 51.95$, $gl = 1$, $P = 0.002$). Para las semillas ingeridas el porcentaje de germinación disminuyó a mayor temperatura, para las semillas no-ingeridas la temperatura no tuvo un efecto significativo (Fig. 3D). Para el tamaño de la semilla, la interacción de la temperatura con la procedencia de la semilla mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 0.029$, $gl = 1$, $P=0.02$). Para semillas ingeridas, el tamaño de la semilla disminuyó conforme aumento la temperatura. Mientras que para las semillas no-ingeridas a mayor temperatura el tamaño de la semilla es mayor (Fig. 3E). La interacción entre el peso de la semilla y la temperatura mostró diferencias significativas ($\chi^2 = 0.0060$, $gl = 1$, $P=0.009$). Para semillas no-ingeridas, el peso de la semilla aumento conforme aumento la temperatura. Sin embargo, en las semillas ingeridas el peso de las semillas se mantiene constante a diferente temperatura (Fig. 3F).

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio muestran que el tamaño y peso de las semillas de *D. guianense* varían significativamente entre los años de colecta. Para el caso de las semillas de *D. guianense* ingeridas por el mono aullador, estas diferencias fueron mayores (largo y ancho) en los años 2011 y 2013 respecto a los años 2017 y 2018. La diferencia entre años en el tamaño de las semillas ingeridas indica una variación en el tamaño y calidad de los frutos que consumen los monos aulladores. En la misma zona de estudio, experimentos previos han mostrado que las semillas de *D. guianense* ingeridas por el mono aullador presentaron significativamente mayor tamaño y peso que aquellas semillas colectadas de la copa de los árboles, del suelo y de las heces del mono araña (Benítez-Malvido et al., 2014, 2016). En las semillas no-ingерidas de *D. guianense* se observó un tamaño mayor (largo, ancho, peso) en el año 2017 respecto a los años 2011 y 2013. Se ha demostrado que el tamaño de la semilla puede depender de varios aspectos de la historia de vida de las plantas, como la asignación de recursos entre el tamaño y el número de semillas (Bonal et al., 2007; Garrido et al., 2005; Sakai & Harada, 2007; Smith & Fretwell, 1974). También puede ser el resultado de presiones selectivas de los animales. Sin embargo, las presiones selectivas de los animales pueden disiparse por factores ambientales (tanto bióticos como abióticos) antes y después del proceso de dispersión (Nogales et al., 2013). Por ejemplo, durante los años 2011 y 2013, en la zona de estudio se presentó un promedio mayor de precipitación durante el verano respecto a los años 2009 y 2017 (Tabla 4, CONAGUA, 2021). Este periodo coincide con la época de maduración de los frutos en *D. guianense*, lo que podría haber afectado el tamaño de los frutos y de las semillas.

La variabilidad genética dentro de una misma población de árboles constituye otro factor relevante en la variación del tamaño de la semilla. La genética puede afectar el potencial de germinación de una semilla así como el establecimiento de la plántula y el crecimiento y reproducción

de la planta adulta (Garrido et al., 2005). No obstante, la variación podría también haber sido causada por el muestreo de frutos y semillas producidas al principio /o final del periodo de fructificación en diferentes arboles de *D. guianense*. Algunos estudios con diversas especies de plantas han mostrado que el peso de la semilla dentro de una población tiende a variar durante el tiempo de fructificación, es decir entre semillas producidas al principio, a la mitad y al final del periodo de fructificación (Cavers & Steel, 1984).

Germinación interanual de semillas

Para *D. guianense*, los patrones de germinación no fueron consistentes entre años de colecta. Las semillas colectadas en el año 2011 exhibieron mayores porcentajes de germinación respecto a semillas colectadas en los otros años de estudio (2007, 2009, 2017, 2018), tanto en semillas ingeridas como para las semillas control. En el caso de semillas ingeridas, se encontraron grandes diferencias en las tasas de germinación entre los años (2005, 2007, 2009, 2011). Hubo años con un porcentaje muy bajo de germinación (año 2009, 3%) y años con un alto porcentaje (año 2011, 50%). La germinación inicial también mostró diferencias entre los años. El impacto del clima puede provocar gran parte de la variación en la germinación entre años dentro de una población (Baskin & Baskin, 2014; Zhang et al., 2017), al igual que la calidad del sustrato y el tratamiento recibido previo a la germinación (Karlsson & Milberg, 2008). Muchos primates defecan semillas intactas, y en la mayoría de los casos, la dispersión de semillas por primates incrementa las tasas y porcentaje de germinación (Russo & Chapman, 2011; Fuzessy et al., 2016; Stevenson et al., 2002).

Las semillas no-ingeridas de *D. guianense*, en general, presentaron un porcentaje de germinación bajo (2-20%) en todos los años considerados. También, se observa una importante variación en el porcentaje de germinación de semillas entre los diferentes años considerados. Esto se

puede deber a la variabilidad de respuestas de las semillas a distintos factores ambientales (temperatura, precipitación, humedad) (Oliveira & Garcia, 2019). Por ejemplo, la latencia de las semillas aumenta con el aumento de la temperatura en algunas especies mientras que en otras especies, altas temperaturas disminuyen el grado de latencia de las semillas (Hume, 1994; Oliveira & Garcia, 2019; Fenner, 2000). De esta manera, el mayor porcentaje de germinación observado en el año 2011 podría haber sido consecuencia de un aumento en la precipitación en este año. Según los registros climatológicos, la precipitación fue superior durante el verano de 2011 respecto a otros años considerados en el estudio (2005, 2007, 2009) (CONAGUA, 2021). La variación interanual en la germinación puede reducir el riesgo de que todas las plántulas estén sujetas a malas condiciones de crecimiento y a evitar la competencia intraespecífica (Andersson & Milberg, 1998; Karlsson & Milberg, 2008).

Se ha comprobado que las tasas de germinación de semillas parecen estar asociadas con el tipo de sustrato utilizado en los experimentos, así como a las condiciones biofísicas presentes en el sitio de germinación como lo es una casa de sombra, las condiciones *in situ* de campo o en una cámara de germinación (Stevenson et al., 2002). Generalmente, se han encontrado tasas de germinación menores en semillas que han sido germinadas en condiciones de laboratorio (Robertson et al., 2006). Esto, debido a que se alteran los microorganismos disponibles para la descomposición lo que afecta la descomposición de la pared del fruto o semilla (Burrows, 1997; Morpeth & Hall, 2000).

Los resultados muestran que las diferencias a través de los años de evaluación, en el largo, ancho, peso y germinación de las semillas, tanto en las ingeridas como en las control, pueden ser consecuencia de la interacción compleja de varios factores. Entre ellos, destacan el comportamiento de forrajeo de los primates, la asignación de recursos por parte de la planta madre y de variaciones locales

del clima a través del tiempo. Además, es importante considerar que las condiciones bajo las cuales se llevan a cabo los experimentos pueden afectar el comportamiento de germinación.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, L., & Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*, 8(1), 29–38. doi: 10.1017/s0960258500003883
- Augspurger, C. K. (1981). Reproductive synchrony of a tropical Shrub: experimental studies on effects of pollinators and seed predators in *Hybanthus Prunifolius* (Violaceae). *Ecological Society of America*, 62(3), 775–788.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. (1998). Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4), 543–544.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. En *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. doi: 10.1016/C2013-0-00597-X
- Beckstead, J., Meyer, S. E., & Allen, P. S. (1996). *Bromus tectorum* seed germination: Between-population and between-year variation. *Canadian Journal of Botany*, 74(6), 875–882. doi: 10.1139/b96-109
- Benítez-Malvido, J., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., Guillén, S., & Estrada, A. (2014). Seed source, seed traits, and frugivore habits: Implications for dispersal quality of two sympatric primates. *American Journal of Botany*, 101(6), 970–978. doi: 10.3732/ajb.1400147
- Benítez-Malvido, J., Zermeño-Hernández, I., González-Di Pierro, A. M., Lombera, R., & Estrada, A. (2016). Frugivore choice and escape from pre-dispersal seed predators: the case of *Dialium guianense* and two sympatric primate species in southern Mexico. *Plant Ecology*, 217(7), 923–933. doi: 10.1007/s11258-016-0617-6
- Boege, K., & Dirzo, R. (2004). Intraspecific variation in growth, defense and herbivory in *Dialium guianense* (Caesalpinaceae) mediated by edaphic heterogeneity. *Plant Ecology*, 175, 59–69. doi: 10.1023/B:VEGE.0000048092.82296.9a
- Bonal, R., Muñoz, A., & Díaz, M. (2007). Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 21, 367–380. doi: 10.1007/s10682-006-9107-y
- Brewer, S. W. (2001). Predation and dispersal of large and small seeds of a tropical palm. *Oikos*, 92(2), 245–255.
- Burrows, C. J. (1997). Reproductive ecology of New Zealand forests: 2. Germination behaviour of seeds in varied conditions. *New Zealand Natural Sciences*, 23, 53–69.
- Cavers, P. B., & Steel, M. G. (1984). Patterns of change in seed weight over time on individual plants. *American Naturalist*, 124(3), 324–335. doi: 10.1086/284276

- Chapman, C. A., & Onderdonk, D. A. (1998). Forests without primates: Primate/plant codependency. *American Journal of Primatology*, 45, 127–141. doi: 10.1002/(SICI)1098-2345(1998)45:1<127::AID-AJP9>3.0.CO;2-Y
- CONAGUA. (2021). *Estaciones climatológicas: lluvia, temperaturas mínima y máxima, promedios anuales, promedios anuales por estación del año*.
- Crawley, M. J. (1993). *GLIM for ecologists* (M. J. Crawley, ed.). Oxford : Blackwell Scientific Publications.
- Crawley, M. J. (2013). The R book. En I. C. London (Ed.), *PhD Proposal* (Second Edi, Vol. 1). doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Estrada, A., Luecke, L., Belle, S. V., Barrueta, E., & Meda, M. R. (2004). Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, Mexico and Tikal, Guatemala. *Primates*, 45, 33–39. doi: 10.1007/s10329-003-0062-8
- Fenner, M. (2000). *Seeds : the ecology of regeneration in plant communities* (2nd ed., Vol. 2; M. Fenner, ed.). doi: 10.1017/CBO9781107415324.004
- Fuzessy, L. F., Cornelissen, T. G., Janson, C., & Silveira, F. A. O. (2016). How do primates affect seed germination? A meta-analysis of gut passage effects on neotropical plants. *Oikos*, 125, 1069–1080. doi: 10.1111/oik.02986
- Garrido, J., Rey, P., & Herrera, C. (2005). Fuentes de variación en el tamaño de la semilla de la herbácea perenne *Helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 62(2), 115–125. doi: 10.3989/ajbm.2005.v62.i2.10
- González-Di Pierro, A. M., Benítez-Malvido, J., Méndez-Toribio, M., Zermeño-Hernández, I., Arroyo-Rodríguez, V., Stoner, K. E., & Estrada, A. (2011). Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of *Ampelocera hottlei* Standley in rain forest fragments. *Biotropica*, 43(4), 459–466. doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00734.x
- González-Di Pierro, A. M., Benítez-Malvido, J., and Lombera, R. (2021). Germination success of large-seeded plant species ingested by howler monkeys in tropical rain forest fragments. *American Journal of Botany* 108(9): 1625– 1634. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1730>
- Guillén, S., Benítez, J., Martínez-Ramos, M., & Casas, A. (2009). Seed germination of wild, in situ-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 73, 407–413. doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.12.018
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 201–228. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.001221
- Hume, L. (1994). Maternal environment effects on plant growth and germination of two strains of *Thlaspi arvense* L. *International Journal of Plant Sciences*, 155(2), 180–186.

- Jordano, P. (2014). Fruits and frugivory. En R. S. Gallagher (Ed.), *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* (3rd Edition, pp. 18–61). doi: 10.1079/9781780641836.0018
- Jurado, E., & Flores, J. (2005). Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits? *Journal of Vegetation Science*, 16(5), 559–564.
- Karlsson, L. M., & Milberg, P. (2008). Variation within species and inter-species comparison of seed dormancy and germination of four annual *Lamium* species. *Flora*, 203, 409–420. doi: 10.1016/j.flora.2007.08.001
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. En M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (2nd ed., Vol. 2, pp. 31–57). doi: 10.1086/284440
- Méndez, M. (1997). Sources of variation in seed mass in *Arum italicum*. *International Journal of Plant Sciences*, 158(3), 298–305.
- Mendoza, E., Dirzo, R. (1999). Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8, 1621–1641 . <https://doi.org/10.1023/A:1008916304504>
- Michaels, H. J., Benner, B., Hartgerink, A. P., Lee, T. D., Rice, S., Willson, M. F., & Bertin, R. I. (1988). Seed size variation: magnitude, distribution, and ecological correlates. *Evolutionary Ecology*, 2, 157–166. doi: 10.1007/BF02067274
- Milton, K. (1981). Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species. *The American naturalist*, 117, 496–505.
- Morpeth, D. R., & Hall, A. M. (2000). Microbial enhancement of seed germination in *Rosa corymbifera* “Laxa”. *Seed Science Research*, 10, 489–494. doi: 10.1017/S0960258500000520
- Nogales, M., Gonzalez-Castro A., Marrero P., Bonnaud E., Traveset A. (2013). Contrasting selective pressures on seed traits of two congeneric species by their main native guilds of dispersers on islands. *PLOS ONE* 8(5): e63266. doi:10.1371/journal.pone.0063266
- Obeso, J. R. (1993). Seed mass variation in the perennial herb *Asphodelus albus*: sources of variation and position effect. *Oecologia*, 93(4), 571–575. doi: 10.1007/BF00328967
- Oliveira, T. G. S., & Garcia, Q. S. (2019). Germination ecology of the perennial herb *Xyris longiscapa* : inter-annual variation in seed germination and seasonal dormancy cycles. *Seed Science Research*, 1–5. doi: 10.1017/s096025851900014x
- Palma, A. C., & Stevenson, P. R. (2013). *Dispersión de semillas por monos araña en la Estación Biológica Cocha Cashu, Perú*. Peru.
- Pennington, T. D., & Sarukhán, J. (2005). *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies* (3a. ed.). México: UNAM, CFE.

- Qaderi, M. M., & Cavers, P. B. (2002). Interpopulation and interyear variation in germination in Scotch thistle, *Onopordum acanthium* L., grown in a common garden: genetics vs environment. *Plant Ecology*, *162*(1), 1–8. doi: 10.1023/A:1020301912965
- Robertson, A. W., Trass, A., Ladley, J. J., & Kelly, D. (2006). Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect. *Functional Ecology*, *20*, 58–66. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01057.x
- Russo, S. E., & Chapman, C. A. (2011). Primate seed dispersal: linking behavioural ecology and forest community structure. En C. J. Campbell, A. F. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger, & S. Bearder (Eds.), *Primates in perspective* (pp. 510–525). Oxford : Oxford University Press.
- Sakai, S., & Harada, Y. (2007). Optimum size and number of seeds when seeds suffer pre-dispersal predation. *Evolutionary Ecology Research*, *9*, 599–617.
- Sales, N. M., Pérez-García, F., & Silveira, F. A. O. (2013). Consistent variation in seed germination across an environmental gradient in a Neotropical savanna. *South African Journal of Botany*, *87*, 129–133. doi: 10.1016/j.sajb.2013.04.001
- Samuels, I. A., & Levey, D. J. (2005). Effects of gut passage on seed germination: Do experiments answer the questions they ask? *Functional Ecology*, *19*, 365–368. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.00973.x
- Schupp, E. W., Jordano, P., & Gómez, J. M. (2010). Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, *188*, 333–353. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03402.x
- Smith, C. C., & Fretwell, S. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, *108*(962), 499–506.
- Stevenson, P. R., Castellanos, M. C., Pizarro, J. C., & Garavito, M. (2002). Effects of seed dispersal by three ateline monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology*, *23*(6), 1187–1204. doi: 10.1023/A:1021118618936
- Traveset, A., Robertson, A. W., & Rodríguez-Pérez, J. (2007). A review on the role of endozoochory in seed germination. En A. J. Dennis (Ed.), *Seed Dispersal: Theory and its Application in a Changing World* (pp. 78–103). doi: 10.1079/9781845931650.0078
- Vaughton, G., & Ramsey, M. (1998). Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginasa* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, *86*, 563–573. doi: 10.1046/j.1365-2745.1998.00279.x
- Westoby, M., Jurado, E., & Leishman, M. (1992). Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends in Ecology and Evolution*, *7*(11), 368–372. doi: 10.1016/0169-5347(92)90006-W
- Zhang, H., Yang, X., Yu, M., Han, Y., & Wu, T. (2017). Variations in seed size and seed mass related to tree growth over 5 years for 23 provenances of *Quercus acutissima* from across China. *Journal of Forestry Research*, *28*(5), 917–923. doi: 10.1007/s11676-017-0375-x

DISCUSIÓN GENERAL

La depredación pre-dispersión puede afectar el desempeño de las plantas, la abundancia y los patrones de distribución de las especies, además de la composición de especies dentro de las comunidades y el funcionamiento del ecosistema (Kolb et al., 2007). En muchos casos, el efecto negativo de la depredación de semillas en el desempeño de las plantas es evidente. Por ejemplo, las plantas pueden perder una parte significativa de su producción de semillas a causa de la depredación (Janzen, 1971; Kolb et al., 2007; Moles et al., 2003). En este estudio comprobamos que por lo menos el 70% de los frutos de *D. guianense* presentaron depredación pre-dispersión, sin embargo no todas las semillas resultaron dañadas. Los frutos que presentaron depredación pre-dispersión, principalmente por coleópteros, presentaron un tamaño y peso menor respecto a los frutos sin daño aparente, lo que sugiere que la planta podría tener una asignación diferencial de recursos como consecuencia de la depredación pre-dispersión o alternativamente, que los insectos están consumiendo parte de estos frutos (DeSoto et al., 2016).

Los resultados mostraron que el peso de la semilla y su procedencia (frutos con o sin daño) influye en la germinación de *D. guianense*. Las semillas procedentes de frutos dañados tuvieron un mayor porcentaje de germinación. No obstante, la tasa de germinación no varió entre procedencias de la semilla. Estos hallazgos indican que los insectos pueden estar ejerciendo un efecto diferencial en cada una de las fases del ciclo de vida del *D. guianense*, ya que por un lado la depredación está eliminando un porcentaje considerable de semillas y por otro puede promover un incremento en los porcentajes de germinación. Sin embargo, es importante recordar que las plantas pueden interactuar con varias especies de invertebrados y en consecuencia, éstos pueden estar ejerciendo presiones de selección diferentes o incluso opuestas (Strauss & Irwin, 2004).

La variación temporal encontrada en relación con el tamaño y peso de las semillas de *D. guianense* ingeridas por el mono aullador, indican una variación en el tamaño y calidad de los frutos que consumen los primates. Para *D. guianense*, la tasa y el porcentaje de germinación de semillas mostraron heterogeneidad entre los años de colecta. En general, la ingesta de semillas por el mono aullador incrementó la tasa de germinación, tal y como se ha reportado para otros estudios con primates neotropicales (Fuzessy et al., 2016). Además, el clima durante los años de estudio afectó las características de las semillas, así como su porcentaje de germinación (Baskin & Baskin, 2014a; Zhang et al., 2017). Diferencias en la temperatura y precipitación interanuales puede afectar el tiempo de maduración y desarrollo de las semillas (Andersson & Milberg, 1998). La variación interanual en los porcentajes de germinación podría interpretarse como una estrategia de las plantas que reducirá el riesgo de que todas las plántulas estén sujetas a malas condiciones de crecimiento y ayudará a evitar la competencia intraespecífica (Andersson & Milberg, 1998). Los resultados encontrados en este trabajo sugieren que es necesario hacer los experimentos de germinación durante varios años y durante toda la época de fructificación de la especie de interés para determinar el efecto de la ingestión de semillas por frugívoros sobre la germinación. También es necesario hacer muestreos en diferentes años para conocer la variación temporal en las características de las semillas, así como de sus insectos depredadores.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, L., & Milberg, P. (1998). Variation in seed dormancy among mother plants, populations and years of seed collection. *Seed Science Research*, 8(1), 29–38. doi: 10.1017/s0960258500003883
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014a). A geographical perspective on germination ecology: tropical and subtropical zones. En C. C. Baskin & J. M. Baskin (Eds.), *Seeds* (Second Edi, pp. 375–590). doi: 10.1016/b978-0-12-416677-6.00009-3
- DeSoto, L., Tutor, D., Torices, R., Rodríguez-Echeverría, S., & Nabais, C. (2016). Pre-dispersal predation effect on seed packaging strategies and seed viability. *Oecologia*, 180, 91–102. doi: 10.1007/s00442-015-3446-8
- Fuzessy, L. F., Cornelissen, T. G., Janson, C., & Silveira, F. A. O. (2016). How do primates affect seed germination? A meta-analysis of gut passage effects on neotropical plants. *Oikos*, 125, 1069–1080. doi: 10.1111/oik.02986
- Janzen, D. H. (1971). Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 465–492.
- Kolb, A., Ehrlén, J., & Eriksson, O. (2007). Ecological and evolutionary consequences of spatial and temporal variation in pre-dispersal seed predation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 9, 79–100. doi: 10.1016/j.ppees.2007.09.001
- Moles, A. T., Warton, D. I., & Westoby, M. (2003). Do small-seeded species have higher survival through seed predation than large-seeded species? *Ecological Society of America*, 84(12), 3148–3161.
- Strauss, S. Y., & Irwin, R. E. (2004). Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 435–466. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.35.112202.130215
- Zhang, R., Baskin, J. M., Baskin, C. C., Mo, Q., Chen, L., Hu, X., & Wang, Y. (2017). Effect of population, collection year, after-ripening and incubation condition on seed germination of *Stipa bungeana*. *Scientific Reports*, 7, 1–11. doi: 10.1038/s41598-017-14267-2