



11  
2ej

# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES  
"ZARAGOZA"

ESTUDIO EXPERIMENTAL DE LA REMOCION DE FRUTOS Y SEMILLAS POR ROEDORES (Heteromys desmarestianus y Peromyscus mexicanus) DE ALGUNAS DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS".

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:  
B I O L O G O  
P R E S E N T A :  
MARTINEZ GALLARDO ROBERTO

Director de Tesis: Dr. Victor Sánchez Cordero Dávila

MEXICO, D. F.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

1988



## **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 está 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.

## INDICE.

	Página
Presentación .....	1
Resumen .....	2
Introducción General.	
1.1 Remoción de semillas .....	7
1.2 Depredación de semillas .....	7
1.3 Depredación predispersión .....	8
1.4 Depredación postdispersión .....	10
1.5 Depredación de semillas por ratones .....	11
1.6 Antecedentes .....	13
1.7 Descripción del area de estudio .....	13
1.8 Hipótesis .....	20
1.9 Objetivos .....	20
Capitulo I. Aprovechamiento de semillas o frutos de seis especies arbóreas de la selva alta perennifolia por <i>Heteromys desmarestianus</i> .	
Introducción .....	22
Objetivo .....	23
Material y Método .....	24
Resultados .....	28
Discusión .....	41
Conclusiones .....	50

Capítulo II. Impacto de las poblaciones de roedores a través de la remoción de semillas o frutos en algunas de las principales especies arbóreas de una selva alta perennifolia.

Introducción .....	52
Objetivos .....	54
Material y Método .....	54
Resultados .....	61
Discusión .....	73
Conclusiones .....	87

Capítulo III. Interpretación general del impacto de los ratones a través de la remoción de semillas en las poblaciones de plantas en Los Tuxtlas.

Introducción .....	87
Desarrollo y Discusión .....	70
Conclusiones Generales.....	74
Sugerencias .....	76
Literatura citada .....	78
Apendice A	
Descripción de las especies vegetales .....	112
Apendice B	
Descripción de las especies animales .....	124

- Figura 1. Localización del área de estudio ..... 15
- Figura 2. Superficie total de los terrenos de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" ..... 16
- Figura 3. Consumo final promedio de semillas o frutos por individuos de la especie *Heteromys desmarestianus* (gramos de semilla o fruto ingeridos por gramo de peso animal  $\pm$  1 IC al 75 %). Las especies vegetales son: 1 = *Astrocaryum mexicanum*, 2 = *Brosimum alicastrum*, 3 = *Cymbopetalum baillonii*, 4 = *Nectandra ambigua*, 5 = *Ficus insipida*, 6 = *Omphalea oleifera* ..... 30
- Figura 4. Incremento de peso final promedio (gr.  $\pm$  1 IC al 75 %) de los individuos de la especie *Heteromys desmarestianus* alimentados con dietas obligatorias de semillas o frutos de cada una de las seis especies siguientes: 1 = *Astrocaryum mexicanum*, 2 = *Brosimum alicastrum*, 3 = *Cymbopetalum baillonii*, 4 = *Nectandra ambigua*, 5 = *Ficus insipida*, 6 = *Omphalea oleifera* ..... 36
- Figura 5. Relación entre el incremento de peso y el consumo ( $\pm$  IC al 75 %), de los propágulos por los animales..... 40
- Figura 6. Localización de los sitios de muestreo. Experimento del efecto de la variación de la densidad de semillas en su remoción. Experimento del efecto de las etapas serales en la remoción de semillas ..... 57
- Figura 7. Efecto de los tratamientos en la remoción de semillas o frutos. Los que se utilizaron son: 1. Remoción final promedio ( $\pm$  1 IC al 75 %) realizada exclusivamente por animales del tamaño de un ratón o más pequeños. 2. Remoción final promedio llevada a cabo por cualquier animal que remueva semillas o frutos del suelo. REMO.PROM.D es la remoción obtenida únicamente en un sitio maduro, REMO.PROM.M es la remoción obtenida considerando toda el Área de estudio ..... 64
- Figura 8. Remoción final promedio ( $\pm$  1 IC al 75 %) de semillas o frutos de las especies: 1 = *Astrocaryum mexicanum*, 2 = *Brosimum alicastrum*, 3 = *Cymbopetalum baillonii*, 4 = *Nectandra ambigua*, 5 = *Ficus insipida*, 6 = *Omphalea oleifera* ..... 60

## PRESENTACION.

El presente estudio constituye parte de una línea de investigación sobre el tema de ecología de roedores tropicales a cargo del Dr. Víctor Sánchez Cordero del Departamento de Zoología del Instituto de Biología de la UNAM. La presente investigación empezó a generarse a partir de 1986 y su realización experimental se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, en Veracruz, México, desde mayo de 1987 hasta marzo de 1988.

El tipo de vegetación en el área de estudio corresponde al de una selva alta perennifolia.

Actualmente se están generando un número considerable de estudios cuyo interés central es la interacción planta animal, y en particular entre una planta y sus herbívoros, dichos estudios los coordina el Dr. Rodolfo Dirzo (Jefe de Estación durante el período en que se realizó el presente trabajo). El interés central de los estudios de interacción planta animal radica en encontrar las formas en que los animales afectan la distribución de los organismos en el espacio, así como en definir los mecanismos que regulan o determinan el tamaño de las poblaciones tanto animales como vegetales, generando de esa forma información acerca de algunos de los posibles procesos que generan cambios evolutivos de plantas y animales en los trópicos.

Este estudio pretende generar información acerca i) del impacto de las poblaciones de roedores en semillas o frutos que

se encuentran en el suelo de la selva, de seis especies de plantas y ii) de la respuesta de los animales al consumo de semillas o frutos que remueven.

El presente documento está estructurado de la siguiente forma :

Contiene una introducción general en la cual se presenta una revisión somera de la literatura sobre aspectos de la remoción de semillas, con énfasis en la teoría de depredación dispersión de semillas; importancia de los depredadores dispersores, en particular ratones, en sistemas tropicales; aspectos como la respuesta de los ratones a la variación de la densidad de semillas y el efecto del microhabitat en la remoción de semillas por ratones. Se presentan además los antecedentes y la descripción del área de estudio (localización geográfica, clima y vegetación), las hipótesis de trabajo y finalmente los objetivos del trabajo.

Cap. 1: Trata del aprovechamiento que obtuvieron los ratones de la especie *Heteromys desmarestianus* con dietas estrictas de semillas o frutos de las seis especies estudiadas. El capítulo consta de una introducción, material y método, resultados, discusión y conclusiones.

Cap. 2: En este se presentan los resultados obtenidos al evaluar el impacto de las poblaciones de ratones a través de la remoción de semillas o frutos de seis de las principales especies arbóreas de la zona. El capítulo está estructurado de la misma forma que el anterior.

Cap. 3: En este se presenta la síntesis de los resultados obtenidos en los capítulos 2 y 3, y se analiza el impacto potencial de los ratones en las poblaciones de plantas y algunos de los factores que determinan la remoción de semillas por ratones en la zona de los Tuxtlas.



## RESUMEN.

En el presente estudio se evaluó el impacto de las poblaciones de roedores sobre las semillas o frutos de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia. Se probaron las siguientes hipótesis:

Las especies con cuyas semillas o frutos *Heteromys desmarestianus* tuviera un mayor aprovechamiento fuesen también removidas en el campo con altas remociones.

Las poblaciones de dos roedores típicos de esta selva (*Heteromys desmarestianus* y *Decomyscus mexicanus*) se comportan como especies que exhiben respuestas a las variaciones de la densidad de semillas o frutos (Janzen, 1970).

El microhabitat en el que se encuentren las semillas puede influenciar fuertemente la probabilidad de que la semilla sea removida por un roedor (Janzen, 1972, O'Dowd and Hay, 1980).

Para probar las hipótesis anteriores se llevaron a cabo diferentes experimentos de campo y laboratorio en el Área y laboratorios de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

Se encontró que los roedores de la especie *Heteromys desmarestianus* presentan un aprovechamiento diferencial de las seis especies con que fueron alimentados mediante dietas estrictas de frutos o semillas según el caso, lo cual redundó en una clasificación de las especies proporcionadas como alimentos de la siguiente forma:

1. Especies ingeridas con rendimientos positivos.
2. Especies ingeridas con rendimientos negativos.
3. Especies no ingeridas.

Por otro lado se encontró que el aprovechamiento de un alimento no se debe ver tan solo como un incremento en el peso de los animales, ya que puede verse de otras maneras, por ejemplo como un incremento en la actividad reproductiva de los animales.

También se encontró que los roedores Heteromys desmarestianus realizan un reconocimiento y selección de alimentos prefiriendo los que satisfacen sus demandas energéticas y probablemente nutricionales.

En cuanto a la remoción de semillas o frutos por ratones en condiciones naturales se encontró que los principales removedores de semillas o frutos del suelo de la selva en la actualidad son ratones, en particular de la especie Heteromys desmarestianus, los cuales son depredadores postdispersión de semillas o frutos.

Los resultados sugieren también que la densidad de semillas o frutos influye en la probabilidad de que una semilla sea removida por un ratón, obteniéndose que a mayor densidad de semillas o frutos mayor es la probabilidad de ser removidos por ratones.

Además se encontró que diferentes etapas serales de la selva influyen en la remoción de semillas o frutos por ratones; tal parece que el lugar en el que caigan o sean depositadas las semillas puede determinar que estas puedan ser removidas (o no) por ratones. De esta forma, los sitios maduros son lugares donde los ratones mostraron mayor actividad de remoción.

Se concluye que en "Los Tuxtles" la remoción en el suelo de semillas o frutos de las especies estudiadas es realizada por ratones, con un criterio energético y probablemente nutricional, dicha actividad probablemente va a contribuir a la estructuración de las poblaciones tanto de ratones como de plantas, constituyéndose de esta manera la remoción de semillas o frutos un proceso multifactorial.

## INTRODUCCION GENERAL

### 1.1 Remoción de semillas.

Dobzhanski (1950) establece que en los trópicos la mayor fuerza generadora de cambios evolutivos es la interacción biótica (herbivorismo, depredación, polinización, etc.). Este axioma es discutible, pero con todo y ello en los trópicos se espera un mayor número de interacciones bióticas ya que el número de especies de plantas y animales (por unidad de volumen) en estos habitats es mayor que en otros (Raven, 1977; Ayensu, 1981; Janzen, 1993; en Dirzo, 1997); dentro de estas interacciones se encuentra la remoción de semillas, que es el traslado de propágulos de un sitio a otro, el cual es realizado principalmente por vertebrados (Janzen, 1992a). Es necesario señalar que dentro de este grupo se encuentran depredadores y dispersores de semillas.

La división entre depredadores y dispersores de semillas es muy sutil, puesto que muchos vertebrados muestran ambas funciones.

Los depredadores de semillas son aquellos que provocan severos daños a las semillas eliminando con ello su viabilidad y por lo tanto la posibilidad de germinar. Los agentes dispersores son aquellos que van a llevarse las semillas sin que su viabilidad sea afectada con lo que la probabilidad de germinar se mantiene. Existe también otro tipo de individuos que se les denomina individuos neutrales por que no tienen interés por las semillas (Janzen, 1971).

### 1.2 Depredación de semillas.

El llegar a ser un depredador de semillas es una

característica del individuo y es dependiente del tiempo; algunas poblaciones de especies animales pueden simultáneamente contener depredadores de semillas, dispersores de semillas, e individuos neutrales (Janzen, 1971).

Existen dos tipos de depredadores dispersores :

1) Aquellos que comen y digieren la mayoría de las semillas dejando solo una pequeña proporción de ellas viables.

2) Aquellos que acumulan semillas, pero dejan una porción de ellas sin recobrar.

En ambos casos, si el depredador es el medio dispersor disponible, las semillas que son consumidas pueden ser consideradas como un "pago" ofrecido al animal por sus "servicios" en la dispersión de semillas ( Fenner, 1965; Janzen, 1971).

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

### 1.3 Depredación predisperción.

Este tipo de depredación ocurre cuando las semillas o frutos son tomados directamente de la planta progenitora por los animales produciéndose de esta manera la muerte de muchas semillas antes de que sean dispersadas.

La depredación predisperción reduce el tamaño de la cosecha de semillas o frutos de una planta. Esta reducción puede tener dos tipos de efectos: cualitativos y cuantitativos ( Dirzo y Domínguez, 1966).

Los efectos cualitativos ocurren cuando la conducta del depredador predisperción no es completamente al azar; es decir, que el depredador exhibe diferentes grados de preferencia en base a las características propias (tamaño, calidad, toxicidad, etc.) de las semillas o frutos (Dirzo y Domínguez, 1966).

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

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

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

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

para un número de especies con diferente patrón de dispersión.

4. ) Efecto en la depredación postdispersión. Dependiendo de los tipos de depredación postdispersión es que se va a dar el efecto de la depredación predispersión. Ya que, si la actividad del depredador postdispersión está determinada por la distancia a la planta progenitora, el reclutamiento de plantas es debilmente afectado por los niveles de depredación predispersión. Mientras que si la actividad del depredador postdispersión está determinada por la densidad de semillas dispersadas, con depredadores forrajeando más independientemente de la distancia al árbol progenitor, entonces los niveles de depredación predispersión llegan a ser extremadamente importantes (Dirzo y Domínguez, 1993).

Dirzo y Domínguez (op.cit.) discuten y ejemplifican las posibles consecuencias del efecto de la depredación predispersión con mayor amplitud.

#### 1.4 Depredación postdispersión .

Ocurre cuando los animales se alimentan de las semillas que se encuentran debajo del árbol progenitor o bien en los parches de semillas viables generados por los agentes dispersores.

Janzen (1970) reconoce dos tipos de depredación postdispersión de semillas, que son los siguientes :

1. ) Los depredadores pueden presentar respuesta a la distancia al árbol progenitor; esto se da cuando la intensidad de depredación decrece con el incremento de la distancia al árbol progenitor.



2.) Los depredadores pueden presentar respuesta a la variación de la densidad de semillas, y se da cuando la intensidad de depredación decrece cuando decrece la densidad de semillas.

En el ecosistema en el cual se realizó este trabajo (Selva Alta Perennifolia) los árboles generan un sombreado inicial de semillas, el cual es comunmente debilitado por la mortalidad debida a la depredación postdispersión, obteniéndose con ello finalmente un sombreado de semillas que es muy reducido en densidad y área (Janzen, 1970). Esto contribuye a mantener muchas especies de árboles, pero bajas densidades de individuos adultos en las selvas.

La depredación de semillas pre y postdispersión es muy intensa en los trópicos (Janzen, 1970; Ng, 1973). Janzen (1971) discute los posibles mecanismos involucrados en el patrón de la depredación de semillas, sugiriendo que esta se ve afectada a niveles químicos, espaciales y temporales.

#### 1.5 Depredación de semillas por ratones.

Janzen (1972a) demostró que el ratón Liomys salvini remueve el 73.34 por ciento de las semillas que son puestas bajo un árbol reproductivo. Este es un ejemplo de la importancia de la depredación postdispersión en selvas causada por roedores (particularmente heterómidos). Así mismo este patrón de altas tasas de remoción causadas por heterómidos también está presente en otros ecosistemas como los desiertos.

Por otro lado también hay que hacer mención que la densidad de semillas juega un papel muy importante en la intensidad de

degradación por ratones ya que ésta aumenta cuando la densidad de semillas aumenta por lo tanto se mantendrá una relación directa, es decir, entre más semillas ocurran por unidad de área mayor será la intensidad de degradación por ratones (Janzen, 1982b; 1982c; Price y Heinz, 1984).

También se ha demostrado que el microhabitat en que se encuentren las semillas puede influir fuertemente en la probabilidad de que las semillas lleguen a ser tomadas por los ratones (Janzen, 1982b). Por ejemplo, la proximidad de algún hormiguero puede ser crítica ya que la semilla es dispersada o comida por una hormiga o un ratón entablandose una competencia por el mismo recurso (O'Dowd y Hay, 1980; Perry y Fleming, 1980; Davidson y Morton, 1981; Gonzalez Espinosa, 1982); también la proximidad de vertebrados depredadores al refugio del ratón ya que esto puede alterar la posibilidad de que una semilla pueda ser cosechada por el ratón, causando con ello que haya una selección de semillas por parte de los ratones (O'Dowd y Hay, 1980; Hay y Fuller, 1981).

Existe información acerca del papel que desempeñan los ratones (en particular heterómidos) en la vegetación de zonas áridas y selvas caducifolias (Brown, 1973; Brown and Davidson, 1977; Brown, Reichman y Davidson, 1979; Beatley, 1980; M'Closkey, 1980, 1983; Reichman y Van der Graaff, 1975; Janzen, 1967, 1970, 1971, 1981c, 1981e, 1982a, 1982b, 1982c, 1984; Hallwachs y Janzen, 1982; Fleming, 1971, 1974; Fleming y Brown, 1975; Anderson, 1982; Perry y Fleming, 1980; Price y Heinz, 1984), pero se carece de información del papel que los ratones desempeñan en la remoción de semillas de la vegetación de selvas altas

perennifolias, por lo que este trabajo pretende generar información que auxilie en un conocimiento más íntimo de este tipo de ecosistema.

Además debe de tomarse en cuenta que si se conoce cual es el impacto de los ratones en las poblaciones vegetales se podrá procurar una mayor eficiencia en la regeneración de la selva.

Hay que mencionar que la remoción de semillas ha sido documentada a través de estudios de dietas de roedores más que desde la perspectiva de su efecto en el reclutamiento en poblaciones de plantas (Hoithaus, 1981). Este enfoque fue especialmente estudiado en el presente trabajo.

### 1.6 Antecedentes.

La información acerca de la relación entre heterómidos y vegetación en zonas tropicales húmedas es escasa y muy fragmentada. Solo se han llevado al cabo algunos estudios ecológicos, principalmente de dinámica de poblaciones de los roedores (*R. mexicanus* y *H. desmarestianus*), así como de historia natural de estas especies que se encuentran en estos ecosistemas (Anderson, 1982; Fleming, 1971, 1974a; Sánchez Cordero, en prensa).

### 1.7 Descripción del área de estudio.

El sitio donde se realizó el presente trabajo es en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", dependencia del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

### Localización Geográfica

La estación se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, al SE del estado de Veracruz; enclavada en las estribaciones del volcán de San Martín, casi al centro de la región denominada "Los Tuxtlas" aproximadamente entre los  $95^{\circ} 04'$  y  $95^{\circ} 09'$  de longitud oeste y los  $18^{\circ} 31'$  y  $18^{\circ} 36'$  de latitud norte (Figura 1) y con una altitud de 150-530 m.s.n.m. (Lot Holgueras, 1974). La superficie total de la estación es de 700 hectáreas (Figura 2).

### Clima :

La región de los Tuxtlas presenta varios subtipos del clima "A" de Köppen, modificado por García (1970). En general se puede considerar que en el área natural de la Estación, el clima es cálido húmedo.

Los datos de la estación meteorológica más cercana (Coayame) son los siguientes: precipitación promedio anual 1560 mm.,  $23.7^{\circ}\text{C}$  de temperatura media y con temperaturas máximas y mínimas de  $29^{\circ}\text{C}$  y  $17^{\circ}\text{C}$  respectivamente.

### Vegetación.

El área natural de la estación mantiene un solo tipo de vegetación, la selva alta perennifolia, con algunas variantes en su composición y estructura, dependiendo principalmente de los cambios topográficos y diferentes comunidades secundarias, resultado de la perturbación de la vegetación primaria presente (Lot Holgueras, 1974). Este tipo de vegetación que se desarrolla en la estación tiene diferentes denominaciones y varían según los autores, Rzedowski (1979), hace toda una recopilación de la serie de términos con que es denominado este tipo de vegetación y son

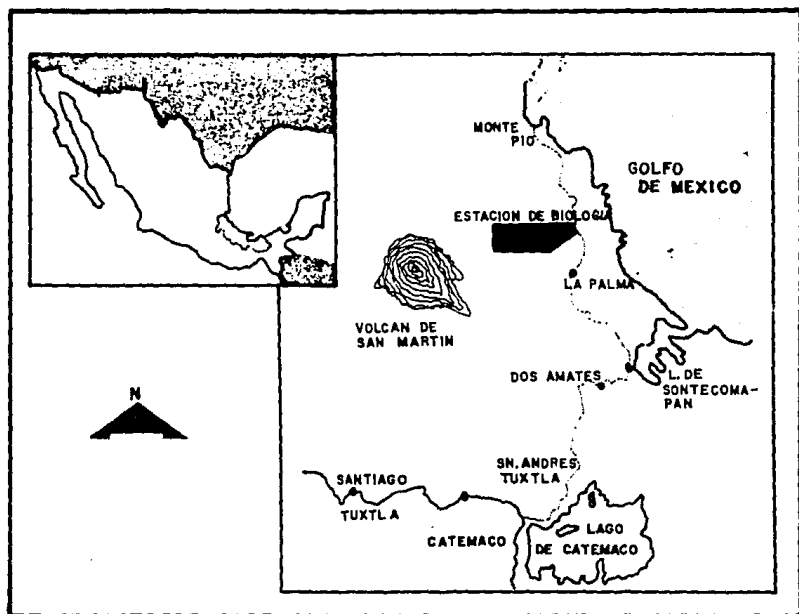


FIGURA... 1 LOCALIZACION DEL AREA DE ESTUDIO

(Dirzo007)

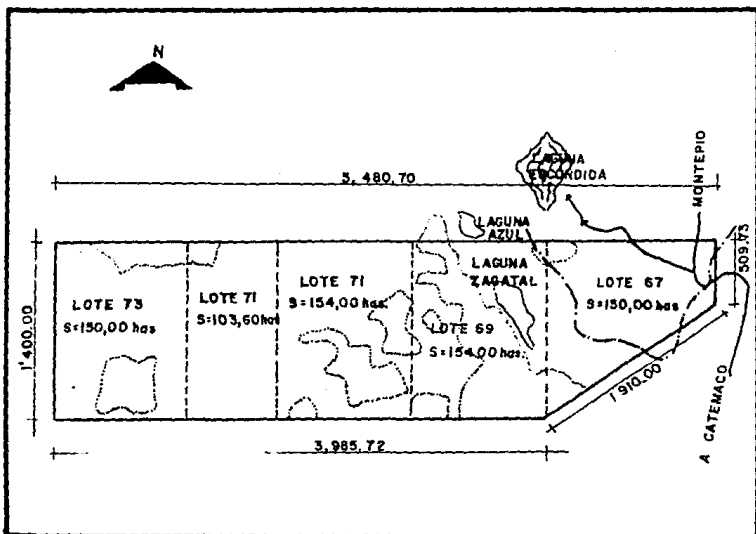


FIGURA 2 - SUPERFICIE TOTAL DE LOS TERRENOS DE LA ESTACION DE BIOLOGIA TROPICAL "LOS TUXTLAS"

los siguientes: Pluviselvas (Ruebel, 1930), rain forest o tropical evergreen forest (Leopold, 1950), selva alta siempre verde (Miranda, 1951), rain forest o evergreen seasonal forest (Beard, 1955), selva alta o mediana subperennifolia (Miranda y Hernández X., 1953; Flores, et al., 1971), bosque tropical perennifolio (Rzedowski, 1956), selva umbrófila siempre verde (Lauer, 1969) y selva alta perennifolia (Miranda y Hernández X., 1953; Flores, et al, 1971).

La selva es esencialmente un "mosaico" de piezas de vegetación en diferentes etapas serales. Se puede distinguir principalmente tres etapas, a saber :

Claro. Ocurre cuando se abre un hueco en el dosel dejado por la copa de un árbol caído. Al presentarse esta perturbación ocurren alteraciones tanto en la estructura como en las características microclimáticas de la zona. La estratificación del conjunto de árboles se pierde y el microambiente de las zonas perturbadas es favorable para el crecimiento de una vegetación herbácea abundante y de plántulas de un mayor número de especies arbóreas que el de zonas maduras. Las zonas con las características anteriores están en la etapa de abertura del ciclo de crecimiento (Martínez Ramos, 1960).

Fase Sucesional Intermedia. Se caracteriza por estar compuesto por árboles de especies secundarias pioneras o individuos jóvenes, heliófilos desde su estadio de plántula, de especies demandadoras de luz que ocupan como adultos los estratos superiores y que reemplazan a las pioneras en la sucesión. El crecimiento cointermedio de árboles pioneros y demandadoras de luz

produce una estructura vertical que no es discernible en estratos (Martínez Ramos, 1990).

Selva madura. La estructura de las zonas de la comunidad que se encuentra en etapa de madurez tiene la fisonomía característica de una selva virgen no perturbada, es decir, se puede detectar una estratificación de árboles y una situación de umbría en las partes bajas del dosel (Martínez Ramos, 1990).

Estas están sujetas a una elevada tasa de perturbación en la que predominan etapas sucesionales tempranas, las cuales están influenciadas por la topografía, factores edáficos y fuerte acción de los vientos (Ibarra, 1985).

Dentro de ese "mosaico" de vegetación se encuentran especies que de acuerdo a su estrategia de ciclo de vida (tolerantes, pioneras y nomadas) son dominantes. La definición y descripción de estos grupos de plantas puede consultarse más ampliamente en los trabajos de Martínez Ramos (1990, 1995). A continuación se definen brevemente los tres grupos de árboles de acuerdo a su estrategia de ciclo de vida y se dan algunos ejemplos de especies de árboles para cada grupo :

Árboles Tolerantes (2-20 m): Son aquellos que no están condicionados de manera estricta por los claros para completar su ciclo de vida; con periodos de vida similares al de los nomadas, llegan a permanecer en condiciones limitantes de luz una alta proporción de su vida total. Los árboles tolerantes nunca alcanzan el dosel superior. Algunos ejemplos son los siguientes: *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea oblongata*, *Chamaedorea*



*tepezilote, Reinhardtia gracilis, Rheedia edulis.*

**Arboles Pioneros (2-40 m):** Son aquellos que completan su ciclo de vida únicamente en los claros, desarrollándose en estos sitios desde el estadio de semilla; probablemente los más longevos no pasan los 50 años. Algunos ejemplos son :

*Cecropia obtusifolia, Cupania dentata, Ficus hispida, Trema micrantha ; Melicope appendiculatus .*

**Arboles Nómadas (15-10 m):** Son aquellos que llegan de un estadio infantil (plántula) o juvenil, al reproductivo, con la participación de los claros; estos árboles de larga vida, generalmente mayor de 100 años, alcanzan el dosel más alto o emergente de la comunidad. Algunos ejemplos son:

*Brosimum alicastrum, Curatella zimmermanii, Combretum baillonii, Ficus insipida, Hectandra ambigua ; Omphalea oleifera.*

La estructura de la vegetación en el área de la estación presenta una gran heterogeneidad, y en un sitio dado se puede encontrar una mezcla de los grupos de plantas mencionados; esto resulta entendible si se consideran las características de la comunidad (distribución espacial y dinámica sucesional), (Ibarra, 1985). Las familias de plantas mejor representadas en el área de la Estación son : Araceae, Euphorbiaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Gramineae, Leguminosae, Moraceae, Palmae ; Piperaceae.

### 1.3 Hipótesis.

Con base en las observaciones realizadas en la zona de estudio y considerando las teorías existente sobre la remoción de semillas o frutos se propusieron las siguientes hipótesis de trabajo :

1. ) Las poblaciones de roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) se comportan como especies depredadoras postdispersión de semillas o frutos que presentan respuestas a la variación de la densidad de semillas o frutos.

2. ) Existen diferentes remociones de semillas o frutos por ratones en claros, fases sucesionales intermedias y selva madura.

### 1.4 Objetivos.

1. ) Evaluar el impacto de la población de roedores sobre las semillas o frutos de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz; mediante experimentos de dietas de semillas o frutos en condiciones de laboratorio y de cuantificar las remociones de semillas o frutos por ratones en el suelo de la selva.

2. ) Evaluar el aprovechamiento de las semillas o frutos de seis especies arbóreas (*Azrocacrum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Combretalum baillonii*, *Nectandra ambigens*, *Ficus insipida* y *Omphalea oleifera*) de la selva alta perennifolia por roedores de la especie *Heteromys desmarestianus*, por medio de dietas sostenidas en laboratorio.

3. ) Cuantificar la remoción de frutos o semillas de seis especies arbóreas (*Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Cratogeomys baillonii*, *Nectandra ambigua*, *Cicuz insipida* y *Omphalea oleifera*) del suelo de la selva por las poblaciones de ratones y por todos los probables removedores de semillas.

4. ) Evaluar el efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos en la remoción por ratones.

5. ) Evaluar el efecto de las diferentes etapas seriales (claros, fases sucesionales intermedias y selva madura) en la remoción semillas o frutos por ratones.

## CAPITULO I.

APROVECHAMIENTO DE SEMILLAS O FRUTOS DE SEIS ESPECIES ARBOREAS DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA POR *Heteromys desmarestianus*.

INTRODUCCION.

Los animales pueden aprender a aceptar o rechazar un alimento en particular después de un simple intento que involucre solamente una pequeña cantidad de alimento a probar (Freeland y Janzen, 1971). Un animal puede aprender por comportamiento de ensayo y error, así como también puede aprender del comportamiento alimenticio de sus coespecíficos (Freeland y Janzen, 1974). El aprovechamiento de las semillas por los animales depende mucho de su capacidad para reconocer los alimentos más convenientes, tanto desde el punto de vista nutricional (Pulliam, 1975; Westoby, 1974; Smith y Follmar, 1972), facilidad de manejo (Willson, 1971), palatabilidad (Emlen, 1975) y del valor energético de las semillas (Reichman, 1977).

Numerosos estudios se han realizado en laboratorio con animales de la familia Heteromyidae con diferentes objetivos, algunos analizando contenidos estomacales otros suministrando diferentes cantidades de alimento (Rosenzweig, 1973; Brown, 1973; Brown y Lieberman, 1973; Smigel y Rosenzweig, 1974; Brown, 1975; Lemen y Rosenzweig, 1978; Fleming, 1977), otros evaluando la capacidad discriminativa mediante el tacto (Lawhon y Hafner, 1961). Así mismo existen estudios (Morton, Hinds y Mac Millen, 1960) que sugieren que la densidad específica de la semilla de una especie vegetal en particular puede ser un factor importante en la preferencia de semillas por heterómidos.

Todas las características mencionadas influyen en la interacción ratón semilla ya que, si un animal aprovecha o no el alimento que está consumiendo depende de las características propias de cada una de las semillas o frutos que se proporcionen como alimento y de la capacidad de reconocimiento y selección de alimento mediante un aprendizaje previo de los animales.

También hay que considerar que estos animales como muchos otros tienen limitaciones de tipo anatómicas. Lo cual produce en muchas ocasiones que las semillas o frutos, aunque sean excelentes en términos de nutrientes y de energía, sean subaprovechadas por los animales, por ejemplo, si un fruto o semilla es muy grande o duro para la especie consumidora, ésta va a gastar más energía para poder consumir esa semilla o fruto. De esta forma el alimento se torna subóptimo para la especie animal (Pianka, 1977).

#### OBJETIVO.

Evaluar el aprovechamiento de las semillas o frutos de seis especies arbóreas (*Ostrya mexicana*, *Prosopis alicastrum*, *Croton retusus*, *Nectandra ambigua*, *Ficus insipida* y *Omphalea oleifera*) de la selva alta perennifolia por roedores de la especie *Heteromys desmarestianus*, cuyo nombre común es ratón espinoso con bolsas (Hall, 1957), por medio de dietas sostenidas en laboratorio.

## MATERIAL Y METODO.

1. ) Se estableció una colonia de ratones adultos de la especie M. domesticanus en laboratorio. Se utilizaron 6 ratones para cada una de las especies de plantas ofrecidas (A. mexicanum, D. alicastrum, C. baillonii, M. ambigens, F. insipida y O. oleifera), en total fueron 36 individuos los que se emplearon en el experimento. Los animales fueron capturados con trampas tipo Sherman en los terrenos de la estación. Se decidió averiguar el aprovechamiento de las semillas o frutos por M. domesticanus por que es una especie principalmente granivora a diferencia de Peromyscus mexicanus que es más omnívora (Hall y Kolson, 1957).

2. ) Colecta de semillas o frutos. Se llevó al cabo una vez que se encontraron disponibles en la selva las semillas o los frutos de las especies de plantas estudiadas. Es importante aclarar que las semillas o frutos se colectaron en estado de maduros y generalmente una vez que la planta progenitora había tirado las semillas o los frutos.

A los animales en laboratorio se les ofreció el alimento de la forma en que ellos lo encuentran sobre el suelo de la selva, que es de la siguiente manera:

<u>Astrocaryum mexicanum</u> "Chocho"	----- -->	Fruto
<u>Ficus insipida</u> "Amato"	----- -->	Fruto
<u>Prosimum alicastrum</u> "Ramon"	----- -->	Semillas
<u>Combretalum baillonii</u> "Huevo de mono"	----- -->	Semillas
<u>Nectandra ambigens</u> "Laurel chilpatillo"	----- -->	Semillas
<u>Omphalea oleifera</u> "Corcho"	----- -->	Semillas

Las características tanto de los frutos como de las semillas se pueden ver en el Apéndice A.

### 3. ) Condiciones de laboratorio en la estación.

Los animales fueron colocados en cajas de acrílico de las siguientes dimensiones 30x30x20 cm. En general las condiciones del laboratorio eran las del ambiente, controlando en lo posible parámetros extraños al ambiente como sonidos (voces humanas, ruidos agudos o música). El fotoperíodo fue de 12D:12N aproximadamente (Hinds and Mac Millen, 1985).

### 4. ) Período de pre-acondicionamiento.

Todos los animales fueron sometidos a este tratamiento por lo menos 1 día antes de iniciar los experimentos de dietas estrictas. Durante los días de pre-acondicionamiento los animales fueron alimentados con semillas de girasol y agua *ad libitum*, se observó su conducta y se registraron los pesos de los individuos durante esos días, lo anterior se realizó para evitar en lo posible la alteración física y conductual de los animales.

Hay que señalar que no todos los individuos fueron mantenidos en laboratorio al mismo tiempo, ya que la investigación se desarrolló en cuatro etapas, las cuales fueron determinadas por la disponibilidad de los frutos o semillas de las especies que se evaluaron. Para cada etapa se capturó el número de animales que se necesitaron, de acuerdo al número de especies de plantas experimentadas en cada una de las etapas.

### 5. ) Etapas experimentales de dietas estrictas.

Fueron cuatro las etapas de experimentación en las que se llevó al cabo la evaluación del aprovechamiento de las semillas o



frutos de las especies de plantas ofrecidas a los ratones, en el siguiente orden:

ETAPA	ESPECIES EVALUADAS	DURACION
1	<i>Brosimum alicastrum</i>	5 días
	<i>Combretum baillonii</i>	5 días
2	<i>Gmelina oleifera</i>	5 días
3	<i>Astrocaryum mexicanum</i>	10 días
	<i>Ficus insipida</i>	8 días
4	<i>Nectandra ambigua</i>	10 días

Los roedores fueron sometidos a dietas obligatorias de las semillas o frutos, según el caso, de las especies arbóreas ofrecidas en los experimentos. La duración de los experimentos con las dietas no fué uniforme debido a dos razones. La primera razón fue que en la etapa 1 se tuvieron problemas logísticos que no permitieron prolongar por más tiempo las dietas obligatorias de semillas de las dos especies que en ésta etapa se evaluaron. La segunda razón es que el tiempo de suministro de las semillas o frutos estuvo determinado por la respuesta de los animales a las semillas o frutos de las especies ofrecidas en las otras tres etapas. Pero en general se procuró en éstas tres etapas que el tiempo de suministro de semillas o frutos fuera por espacio de 10 días aproximadamente.

#### 5. ) Desarrollo experimental.

Se pusieron aproximadamente 25 gr. de semilla o frutos, en peso fresco, diariamente en la jaula de cada uno de los roedores, retirando, antes de poner la semilla nueva, toda la semilla

remanente del día anterior. Se pesó la semilla remanente y se registró el consumo de semilla de un día a otro.

Se registró el peso de los roedores diariamente antes de poner la semilla o fruto en la jaula del animal. El registro del peso de los animales y el de la semilla remanente se hizo cada 24 hr. entre las 18.00 y las 20.00 hrs. hasta finalizar el experimento.

Hay que hacer mención que se debe tener mucho cuidado con el manejo de los animales y más si se realizan experimentos donde se quiera ver algún efecto mediante la obtención del peso de los animales, ya que si se manipulan los animales directamente con las manos los individuos de esta especie de ratones en particular se alteran o "estresan" y pierden peso hasta que se vuelve a normalizar su estado físico y esto sucede una vez que el olor de las manos ha desaparecido del cuerpo de los roedores (ob. pers.).

#### 7. ) Procesamiento de los datos.

Para procesar los datos que se obtuvieron se utilizó un Análisis de comparación múltiple (Análisis de Varianza de una vía completamente al azar y posteriormente la prueba de comparación de medias mediante el test de Student Newman Keuls) (Zar, 1974).

El objeto de realizar este análisis es ver si hay diferencias significativas entre los animales sometidos a las diferentes dietas, en cuanto al consumo de semillas y a los pesos de los animales.

Dado que los periodos de experimentación no pudieron ser los mismos para todas las especies, para los fines prácticos de análisis estadísticos y tomando en cuenta el comportamiento de

los animales durante todos los experimentos, se decidió analizar los datos de los primeros 5 días de experimentación ya que este fue el tiempo mínimo de duración para algunos experimentos. Además, los datos obtenidos para los experimentos que fueron desarrollados por mayor tiempo se comportaron de una manera similar a los que fueron obtenidos en los experimentos de menor duración.

Se calcularon el consumo final promedio y el incremento de peso final promedio con todos los animales (8 individuos) por espacio de 5 días de experimentación para cada una de las 8 especies de plantas estudiadas.

## RESULTADOS.

### Consumo de semilla

Los consumos promedios de frutos o semillas, según el caso, para cada una de las especies vegetales experimentadas se resumen en el cuadro 1 A. Estos representan los consumos finales que en promedio tuvieron los individuos de *Heteromys desmarestianus* con alimentación exclusiva de cada una de las especies vegetales.

En la fig. 3 se muestra el consumo de semillas o frutos el cual está dado por los gramos de semillas o frutos ingeridos por gramo de peso animal. En esta figura se presentan los promedios de los consumos finales con intervalos de confianza del 95 % para las distintas especies vegetales experimentadas, a partir de la figura 3 y el cuadro 1A se puede establecer que la especie vegetal más consumida fue *Ficus insipida* seguida en orden

Cuadro 1.A. Cumarío de resultados obtenidos al evaluar el aprovechamiento de *Heteromys desmarestianus*, en condiciones de laboratorio, con semillas o frutos de las siguientes especies vegetales: Am= *Astrocaryum mexicanum*; Ea= *Prosopis allicastrum*; Cb= *Cymbopetalum baillonii*; Na= *Nectandra ambigua*; Fi= *Ficus insipida*; Oo= *Omphalea oleifera*. Se utilizaron 3 individuos para cada especie, menos para Cb ya que solo se utilizaron 5 individuos.

ESPECIE	Consumo final promedio (CP) (gr)	Incremento de peso final promedio (IP) (gr)	IP/CP	Individuos Sobrevivientes	Especie Ingerida con rendimiento
Am n = 30	0.02	-0.83	-0.49	3	positivo
Ea n = 30	0.72	1.10	1.13	3	positivo
Cb n = 30	0.33	0.07	1.02	5	positivo
Na n = 30	1.03	1.02	0.97	3	positivo
Fi n = 30	1.52	-5.72	-5.32	1	negativo
Oo n = 30	0.0	-15.15	0	0	No Ingerida

n = al tamaño de la muestra.

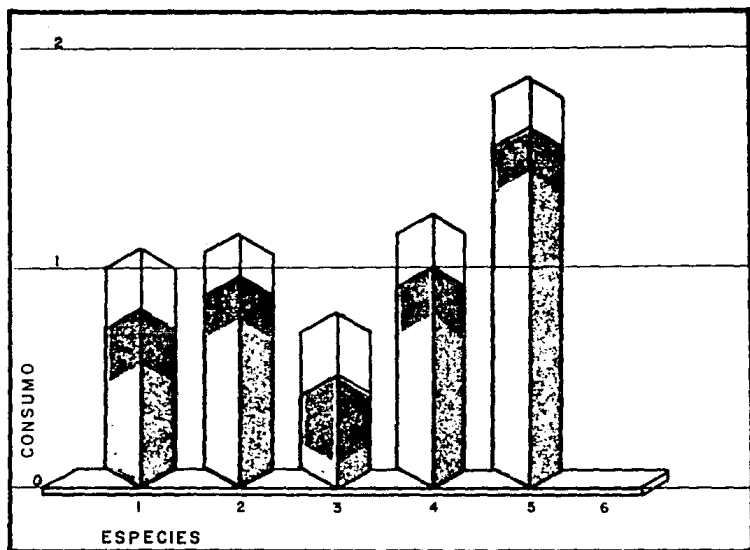


FIGURA 3.- CONSUMO FINAL PROMEDIO DE SEMILLA O FRUTOS POR INDIVIDUOS DE LA ESPECIE HETEROMYS DESMARESTIANUS (GRAMOS DE SEMILLAS O FRUTOS INGERIDOS POR GRAMO DE PESO ANIMAL,  $\pm$  1 IC AL 95%) LAS ESPECIES VEGETALES SON: 1.- ASTROCARYUM MEXICANUM. 2.- BROSIUM ALICASTRUM 3.- CYMBOPETALUM BAILLONII 4.- NECTANDRA AMBIGENS 5.- FICUS INSIPIDA 6.- OMPHALEA OLEIFERA.

descendente de consumo por las especies *U. ambigens*, *E. alicastrum*, *A. mexicanum*, *C. baillonii*, y *G. oleifera*.

Los ratones que fueron alimentados con las especies vegetales *A. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii*, y *U. ambigens* no presentaron ninguna tendencia en el consumo, es decir que el consumo de estas especies de plantas por los ratones es aproximadamente el mismo todo el tiempo.

De acuerdo al análisis de varianza (Zar, 1974) hay diferencias significativas en los consumos promedios de estas especies (ver cuadro 1.B), diferencias que son debidas a los consumos de los especies *C. baillonii*, y *U. ambigens*, pues el consumo de *C. baillonii* es significativamente menor que el de *U. ambigens* (ver cuadro 1.C), pero el consumo de *C. baillonii* no difiere significativamente del de *A. mexicanum* y *E. alicastrum* así como tampoco el consumo de *U. ambigens* no difiere del de *A. mexicanum* y *E. alicastrum* con la misma probabilidad que para *C. baillonii* (Fig. 3 y Cuadro 1.C).

Con respecto a *Ficus insipida* el consumo de frutos de ésta especie por los ratones si presenta tendencia a incrementarse con el tiempo. Esta tendencia de consumo la presentan todos los ratones sometidos a la dieta exclusiva de dichos frutos.

La relación que guarda esta especie en cuanto a su consumo promedio con las demás especies es en que hay diferencias significativas con *A. mexicanum*, *E. alicastrum* y *C. baillonii* ya que el consumo de *F. insipida* es mayor que el de estas especies; mientras que con *U. ambigens* no difiere significativamente (ver cuadro 1.C).

Cuadro 1.2. Sumario de los analisis de variancia (ANOVA).

Consumo final de semillas o frutos.			
Fuente de variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrados Medios
Tratamiento	3.01	4	.7525
Error	3.07	24	.1284
Total	7.08	28	
Valor calculado de $F = 5.70$			
Valor crítico de $F_{0.05(1),4,24} = 2.70$			
Conclusión : Hay diferencias significativas por lo menos en uno de los consumos promedios.			
Incremento de peso final de los animales.			
Tratamiento	1155.41	5	231.00
Error	241.04	27	8.93
Total	1396.45	34	
Valor calculado de $F = 27.00$			
Valor crítico de $F_{0.05(1),5,27} = 2.55$			
Conclusión : Hay diferencia significativas por lo menos en uno de los incrementos de peso animal.			
Incremento de peso final con el Consumo final.			
Tratamiento	134.10	4	33.54
Error	370.67	24	15.44
Total	504.77	28	
Valor calculado de $F = 2.172$			
Valor crítico de $F_{0.05(1),4,24} = 2.70$			
Conclusión : Hay diferencias significativas por lo menos en una de las relaciones.			

Cuadro 1.C. Resultados obtenidos mediante la prueba Student Newman Keuls (SNK) para establecer a que especies son atribuidas las diferencias significativas en el consumo final de semillas o frutos, en el incremento de peso final de los animales, en la relación entre el incremento de peso final y el consumo final encontradas mediante el análisis de variancia (ANOVA).

Resultados de la Comparación entre los Consumos finales.

Evento	Probabilidad
$u_1 = u_2 = u_3$	$.05 < p < .001$
$u_1 = u_2 \neq u_4$	$.05 < p < .001$
$u_3 \neq u_4$	$.05 < p < .025$
$u_3 \neq u_5$	$.05 < p < .001$
$u_4 = u_5 \neq u_6$	$.05 < p < .025$
$u_4 = u_5$	$.05 < p < .001$

Resultados de la Comparación entre los Incrementos de peso.

Evento	Probabilidad
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4$	$.05 < p < .001$
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4 \neq u_5$	$.05 < p < .005$
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4 \neq u_5 \neq u_6$	$p < .0001$

Resultados de la Comparación entre las Relaciones del Incremento de peso final con el Consumo final

Evento	Probabilidad
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4$	$p < .0001$
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4 \neq u_5$	$.05 < p < .025$



En cuanto a *Omphalea oleifera*, se puede apreciar que no hay consumo de semillas por los animales y que es diferente al consumo de las otras especies con una significancia muy grande (Fig.3 y Cuadro 1.C).

#### Incremento de peso.

Se obtuvo el incremento de peso animal final promedio para cinco días de tratamiento. A pesar de que se presentó una gran variación entre los individuos en cuanto al incremento de peso la respuesta de estos a las dietas fue muy característica para cada una de las especies vegetales. Las especies vegetales experimentadas en este trabajo se pueden dividir en tres grupos, tomando como criterio para esta clasificación el incremento de peso, que son:

1. Especies ingeridas con rendimientos positivos: son especies que son ingeridas por el consumidor presentando como respuesta a esa ingestión un incremento de peso o un peso más o menos estable por parte del animal consumidor.

2. Especies ingeridas con rendimientos negativos: son especies que al ser ingeridas por el consumidor, estos presentan como respuesta a esa ingestión un decremento de peso.

3. Especies no ingeridas: son especies que no son ingeridas bajo ninguna condición por el consumidor, redundando en un decremento severo de peso o inclusive la muerte del consumidor.

La figura 4 muestra el incremento de peso final promedio y los límites de confianza al 75 % obtenidos con cada una de las especies vegetales que fueron experimentadas

A partir del análisis de variancia y de la prueba de Student Newman Kuls (ver cuadros 1.B y 1.C) se obtuvo que no hay diferencias significativas entre los incrementos de peso obtenidos con las dietas de *A. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *U. ambigua*.

Para *A. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *U. ambigua* el peso de los animales tiende a incrementarse o a permanecer constantes; ya que los intervalos de confianza al 75 % fluctúan alrededor de cero (ver Fig.4 y Cuadro 1.D), por lo tanto se puede decir que estas 4 especies vegetales generan rendimientos positivos para el consumidor.

Por otra parte se encontró que existe un decremento de peso en los animales experimentales que fueron sometidos a una dieta estricta de frutos de *Ficus insipida*, (ver Fig.4). Aquí también hay una fuerte variación entre los incrementos de peso individuales, pero la tendencia general es hacia una pérdida de peso con el transcurso del tiempo. Esta especie es significativamente diferente de las cuatro especies anteriores en cuanto al incremento de peso que obtienen los animales con una dieta estricta de ella (Cuadro 1.C).

En el cuadro 1.A se muestra *Ficus insipida* como una especie que es ingerida por el consumidor con rendimientos negativos, pues los animales presentan fuertes decrementos de peso e inclusive la muerte, ya que de 3 individuos experimentales

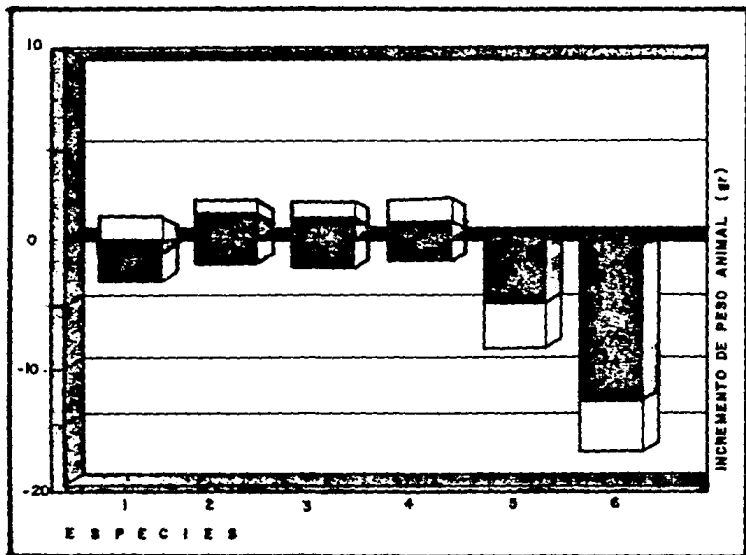


FIGURA. 4. INCREMENTO DE PESO FINAL PROMEDIO (gr.  $\pm$  IIC AL 95 %) DE LOS INDIVIDUOS DE LA ESPECIE HETEROMYS DESMARESTIANUS ALIMENTADOS CON DIETAS OBLIGATORIAS DE SEMILLA O FRUTOS DE CADA UNA DE LAS SEIS ESPECIES SIGUIENTES 1... ASTROCARYUM MEXICANUM 2... BROSIMUM ALICASTRUM, 3... CYMBOPETALUM BAILLONII 4... NECTANDRA AMBIGENS 5... FICUS INSIPIDA 6... OMPHALCA OLEIFERA.

Cuadro 1.D. Sumario de los Intervalos de Confianza al 95 %

Intervalos de Confianza para el Consumo final.		
ESPECIE	# de Especie	Intervalo de Confianza
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	1	0.54 < 0.99 > 1.22
<i>Prosimium alicastrum</i>	2	0.59 < 0.73 > 1.27
<i>Cybooctalum baillonii</i>	3	0.01 < 0.39 > 0.75
<i>Nectandra ambigua</i>	1	0.74 < 1.00 > 1.12
<i>Ficus insipida</i>	5	1.10 < 1.52 > 1.84
<i>Omphalea oleifera</i>	4	0.0

Intervalos de Confianza para el Incremento de Peso final.		
ESPECIE	# de Especie	Intervalo de Confianza
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	1	-3.24 < -0.83 > 1.57
<i>Prosimium alicastrum</i>	2	-1.31 < 1.10 > 3.51
<i>Cybooctalum baillonii</i>	3	-1.77 < 0.87 > 3.51
<i>Nectandra ambigua</i>	1	-1.39 < 1.02 > 3.43
<i>Ficus insipida</i>	5	-8.13 < -5.72 > -3.31
<i>Omphalea oleifera</i>	4	-17.55 < -15.15 > -12.74

Intervalos de Confianza para la Relación entre el Incremento de Peso final y el Consumo final de semillas o frutos.		
ESPECIE	# de Especie	Intervalo de Confianza
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	1	-3.8 < -0.47 > 2.82
<i>Prosimium alicastrum</i>	2	-2.13 < 1.10 > 4.49
<i>Cybooctalum baillonii</i>	3	-2.00 < 1.22 > 5.25
<i>Nectandra ambigua</i>	1	-2.34 < 0.77 > 4.22
<i>Ficus insipida</i>	5	-8.63 < -5.32 > -2.01
<i>Omphalea oleifera</i>	4	0.0

sobrevivió únicamente un individuo. Las pérdidas de peso al momento de la muerte fluctúan entre 10 y 20 % aproximadamente del peso original de los individuos.

Con respecto a *Omphalea oleifera* se observa que entra en la categoría de especies no ingeridas (ver cuadro 1.A), pues los animales no consumieron las semillas de esta especie por lo que los ratones presentan pérdida de peso constante, obteniéndose un fuerte decremento de peso con una dieta estricta de esas semillas. La pérdida constante de peso trae como consecuencia la muerte de todos los individuos sometidos a la dieta estricta.

El incremento promedio de peso es significativamente diferente de los incrementos obtenidos con las otras especies vegetales mencionadas (ver fig.4 y Cuadro 1.C).

Los incrementos de peso de los animales como respuesta a las dietas obligatorias de las 6 especies vegetales permiten clasificar a las especies como se hizo al principio de esta sección en :

1. Especies ingeridas con rendimientos positivos : poseen la energía necesaria para satisfacer las demandas energéticas de los consumidores.
2. Especies ingeridas con rendimientos negativos : no poseen la energía necesaria para satisfacer las demandas energéticas de los consumidores.
3. Especies no ingeridas : poseen características químicas o físicas que las hacen poco preferidas o rechazadas por los consumidores.

Relación del incremento de peso con el consumo de semilla o fruto

A partir de los consumos finales promedios de *A. mexicanum*, *B. alicastrum*, *C. baillonii* y *N. ambigens* y de los incrementos de peso finales promedios se puede apreciar claramente que no tienen ninguna relación ya que no por el hecho de que haya un buen consumo de la semilla o del fruto por parte del animal, esto va a incrementar su peso necesariamente como respuesta a una buena disponibilidad y consumo del alimento, (ver Fig. 5 y Cuadro 1.A).

De acuerdo al análisis estadístico realizado, los incrementos del peso animal debidos al consumo de semillas o frutos por los animales no son diferentes para *A. mexicanum*, *B. alicastrum*, *C. baillonii* y *N. ambigens*, es decir cualquier incremento de peso debido al consumo de la semillas o frutos de esas especies es igual para cualquier animal que se haya alimentado con esas especies (ver cuadros 1.B y 1.C).

En cuanto a *Ficus insipida*, que es una especie que si es ingerida por los animales, pero tiene rendimientos negativos, se puede establecer que hay una relación inversa. Ya que fue la que registro los mayores consumos por parte de los animales y a pesar de ello todos los individuos sometidos a la dieta estricta perdieron peso constantemente y finalmente de 6 individuos experimentales sobrevivió únicamente un individuo (ver cuadro 1.A).

Por lo anterior, se encontró que esta relación es negativa en todo su intervalo de confianza (ver Fig.5 y cuadro 1.D); la relación entre el consumo de frutos de *F. insipida* y el incremento de peso que experimentaron los animales con dicho consumo es significativamente diferente de las relaciones que se

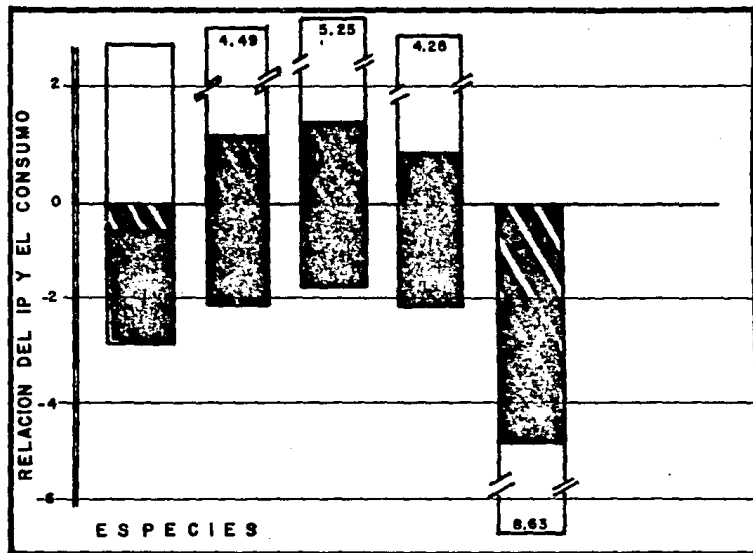


FIGURA 5.- RELACION ENTRE EL INCREMENTO DE PESO Y EL CONSUMO ( $\pm 1C$  AL 95%) DE LOS PROPAGULOS POR LOS ANIMALES.

presentaron en las especies *O. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *H. ambigens* (que no fueron diferentes entre si) y la relación de la especie *O. oleifera* que también fue diferente a todas las demás ( ver cuadros 1.B y 1.C ) .

Por último *O. oleifera* no presenta ninguna relación ya que los animales no consumieron las semillas de esta especie, redundando en una pérdida severa de peso y posteriormente en la muerte de todos los individuos experimentales (ver cuadro 1.A).

## DISCUSION

### Consumo de semillas o frutos.

En el presente trabajo se encontró que el consumo de las semillas o frutos de las especies *O. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *H. ambigens* fue más o menos constante durante el transcurso del tiempo.

Reichman (1975) menciona que la disponibilidad de los alimentos determina el patrón de utilización de los alimentos, pero la preferencia por algún alimento determina la cantidad que es ingerida del mismo. Debido a que en este trabajo la disponibilidad del alimento fue constante en todos los casos, la tendencia del consumo lo determinó la preferencia del animal por el alimento, es decir que si alguna de las cuatro especies mencionadas fuera preferida más que otras esta tendría un mayor consumo. Sin embargo no se observaron diferencias notables, por lo que se puede establecer que el tipo de semilla o fruto no influye en el consumo de las semillas o frutos de las especies estudiadas.

Las especies *O. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii*, y



U. ambigens son especies consumidas en la misma proporción por los ratones.

No obstante que los ratones presentan pesos corporales, intensidad de actividad, demandas energéticas y grados de saciedad diferentes entre individuos, lo que trae como consecuencia diferentes consumos para cada individuo (Schmidt Nielsen, 1975; Bronson, 1995; Lacher, 1992); los consumos no difieren significativamente entre las cuatro anteriores especies las cuales son alimento preferido por Heteromys desmarestianus.

Dado que los animales consumen las semillas o frutos de las especies A. mexicanum, E. alicastrum, C. baillonii, y U. ambigens de la misma manera y cantidad; se sugiere que si el consumo de estas especies es más o menos constante con el transcurso del tiempo se debe a que los animales consumen solamente los alimentos necesarios para satisfacer sus requerimientos metabólicos, los cuales son diferentes entre individuos (Schmidt Nielsen, 1975).

Ficus insipida fue la única especie que presentó una tendencia que fue la de incremento del consumo con el transcurso del tiempo, esto ocurrió en los 6 individuos experimentales; aunque también en este caso se observó una gran variación en el consumo entre los individuos lo cual probablemente está íntimamente ligado con la actividad de los animales (Schmidt Nielsen, 1975).

El argumento de que la preferencia por algún alimento determina la cantidad que es ingerida del mismo, no es aplicable para E. insipida, ya que a pesar de que los roedores consumieron avidamente los frutos de E. insipida, este consumo no es

determinado por la preferencia del roedor, lo anterior se puede establecer si se considera el diseño experimental utilizado.

De acuerdo al diseño experimental, los frutos de *C. insipida* serán la única fuente de nutrientes y energía disponible para satisfacer las demandas energéticas de los roedores por lo que si se presenta un mayor consumo de los frutos de *C. insipida* con respecto a las 4 especies anteriores se debe al tipo de fruto.

Es probable que los frutos de *E. insipida* tengan un valor energético y nutricional menor que las semillas o frutos de las otras especies consumidas; por lo que, los animales al tener que satisfacer sus demandas energéticas primarias (mantenimiento celular, termoregulación y locomoción (Drody, 1945; Hervoy, 1977; Bronson, 1985)), tienen que ingerir una mayor cantidad de frutos de esta especie.

Con respecto a *Ophebaea oleifera* se encontró que los ratones no consumen las semillas de esta especie o incluso mueren de inanición antes que comer semillas de esta especie. El hecho de que no se observe consumo de semillas de *O. oleifera* por los animales probablemente se deba a la presencia de compuestos secundarios tóxicos en esta planta (Dirzo, 1987) y a que los animales (en este caso *Heteromys desmarestianus*) pueden aprender a comer o rechazar un alimento tóxico en particular. Este proceso se puede dar por comportamiento de ensayo y error, así como también puede aprender del comportamiento de sus coespecíficos (véase Froeland and Janzen, 1974).

Probablemente, dado que en las semillas de la familia de las Euphorbiaceas es común encontrar compuestos tóxicos, principal

mente en lípidos, constituidos por diterpenos ( Rosenthal y Janzen, 1979) que son potentes promotores de tumores para la piel de los ratones, los individuos de *Heteromys desmarestianus* aprendieron por cualquiera de los mecanismos mencionados a no consumir esta semilla que les haría un daño irreversible. Es de interés que en estudios sobre la ecología de esta planta, las semillas consistentemente muestran ausencia de daño por vertebrados (e insectos) en el campo, en condiciones naturales (R. Dirzo com.pers.).

A partir de los diferentes consumos de las 3 especies de plantas mencionadas se puede establecer que el consumo de una semilla o fruto estará definido por la presencia de los animales (Reichman, 1975); por el grado de saciedad del animal (Lacher, 1982); por las demandas energéticas del consumidor (Bronson, 1985) y finalmente por la presencia de compuestos tóxicos para el consumidor (Janzen, 1981; Rosenthal y Janzen, 1979). Esto, siempre y cuando el alimento se encuentre disponible para los consumidores.

#### Incremento de peso y su relación con el consumo.

La variación del peso de los animales como respuesta a una dieta estricta de una especie en particular permitió proponer una clasificación de especies la cual agrupa a las 3 especies de plantas estudiadas en los siguientes tres grupos:

Especies ingeridas con rendimientos positivos: son aquellas especies que sirven de alimento para algún depredador o consumidor y se caracterizan por transmitir la energía suficiente como para satisfacer las demandas energéticas primarias de los

consumidores (para este caso en particular roedores de la especie *Heteromys desmarestianus*).

Debido a que los animales alimentados con tales especies no presentaron pérdidas de peso significativas y en general la tendencia de los individuos experimentales fue la de mantener el peso inicial con fluctuaciones no significativas. Se infiere que las demandas energéticas de los individuos experimentales fueron satisfechas.

Las demandas energéticas que son satisfechas primero son las de el mantenimiento celular, la termoregulación y la locomoción, esas demandas son satisfechas mediante la obtención de alimentos (Brody, 1945; Harvey, 1977; Bronson, 1985). Una vez que esas demandas han sido satisfechas, los remanentes de energía pueden ser asignados a el crecimiento, o a las demandas fisiológicas y conductuales de la reproducción, o también pueden ser almacenadas en la forma de tejido graso.

A partir de lo anterior se puede establecer que la energía de las 4 especies de plantas que es consumida por los animales, sin que estos experimenten un incremento de peso significativo, no está siendo asignada al crecimiento en términos de aumento de biomasa por individuo.

Por lo tanto, es probable que la energía remanente, después de haber satisfecho las demandas energéticas primarias, sea asignada a actividades reproductivas.

Se tienen evidencias de lo anterior dado que se mantuvieron en el laboratorio 12 animales con alimento (semillas de girasol) y agua *ad libitum*; todos los machos de esta colonia (7 individuos) mantuvieron sus testículos en el escroto por un

periodo de 5 meses de 2 que se mantuvieron en cautiverio. Al momento de la captura no todos los individuos tenian testiculos escrotados, pero a partir del tercer mes de cautiverio todos los individuos capturados presentaron testiculos escrotados hasta que termino el estudio (ob. pers.).

Los animales con testiculos escrotados son fisiologicamente capaces de reproducirse; tal condicion nunca se ha encontrado en estudios de campo, es decir, que un individuo que se ha capturado en una ocasion presente testiculos escrotados y al mes o a los dos meses que es recapturado vuelva a tener los testiculos escrotados (V. Sanchez Cordero, com.pers.).

Todo lo anterior se puede deber tal vez a que el animal tiene que asignar tiempo y energia a la busqueda de alimento, restando con ello tiempo y energia a actividades como la reproduccion.

Tambien hay que senalar que los individuos que fueron sometidos a las dietas obligatorias eran adultos que ya habian alcanzado la talla maxima que podian alcanzar y ademas que no hay una acumulacion de tejido graso, ya que los mamiferos pequenos tienen relativamente poca energia almacenada como tejido graso (Gyug y Millar, 1930; Merson y Kirkpatrick, 1931) y por lo consiguiente no se presenta un incremento de peso significativo.

Ademas los individuos experimentales cuentan con estructuras anatomicas para transportar alimento (obasones) y una marcada conducta de almacenamiento de semillas o frutos en madrigueras o almacenos especificos para ello (véase Fleming y Brown, 1975).

Debido a esas dos caracteristicas, los heteromidos acumulan

la energía en forma de semillas o frutos que son almacenados debajo del suelo (Fleming, 1977), por lo tanto resulta explicable que no se observen incrementos significativos de peso, así como tampoco exista un relación entre el consumo de las especies ingeridas con rendimientos positivos y el incremento de peso de los animales en condiciones de laboratorio.

Por lo tanto el consumo de alimento no se debe ver necesariamente como conducente a un incremento del peso al menos para los animales de la especie *Heteromys desmarestianus*, ya que el suministro de alimento constante puede también interpretarse como una mayor actividad reproductiva por parte de los animales (cf. Rapport, 1971; Bronson, 1965).

A manera de resumen se puede decir que los roedores de la especie *Heteromys desmarestianus* ingieren las especies vegetales (*Ostrococcus mexicanus*, *Prosimium alicastrum*, *Cymbopetalum baillonii* y *Hectandra ambigua*) con rendimientos positivos, es decir la energía que ingieren los animales al alimentarse de semillas o frutos de esas especies es la suficiente como para satisfacer sus requerimientos metabólicos e incluso para intensificar su actividad reproductiva. Es importante aclarar que hay pequeñas oscilaciones en los pesos de los individuos que pueden ser atribuidas a las condiciones del laboratorio.

Dado que no hubo diferencias significativas en los incrementos de peso finales de los animales obtenidos con las dietas obligatorias de las 4 especies mencionadas anteriormente, se estableció que los animales de la especie *Heteromys desmarestianus* presentan la misma respuesta a las 4 diferentes dietas.

Especies ingeridas con rendimientos negativos: son especies ingeridas por los consumidores pero se caracterizan por no poseer la energía suficiente para satisfacer las demandas energéticas primarias de los consumidores.

Ficus insipida es una de estas especies, por lo cual al estar los animales obligados a una dieta estricta de frutos de F. insipida perdieron peso e incluso murieron 5 individuos de los 6 que fueron sometidos a la dieta por falta de nutrientes y energía.

Hay que señalar que las pérdidas de peso al momento de la muerte fueron diferentes, lo anterior se puede deber a que todos los individuos experimentales desarrollaron diferentes intensidades de actividad, así como también a que cada uno de los individuos presenta un índice de tolerancia diferente a la falta de alimento (Fleming, 1977).

Se puede establecer, a partir de que los animales tienen severas pérdidas de peso y de que los frutos de F. insipida fueron los que más consumieron los animales, lo siguiente: los frutos ingeridos no tienen probablemente los suficientes nutrientes y/o energía para satisfacer las demandas metabólicas basales de los animales lo cual produce consecuencias muy graves pues los roedores tienen que obtener energía de sus escasos tejidos grasos para satisfacer dichas demandas (Gyug y Miller, 1980; Merson y Kirkpatrick, 1981) y por lo tanto los animales pierden constantemente peso hasta que mueren si no les es suministrada energía por medio del alimento.

La relación que existe entre el consumo de frutos y el

incremento de peso animal es negativa pero no precisamente por que el fruto lo haga daño a los animales pues como se vio en el consumo los animales pueden comer perfectamente el fruto, pero, no podrían sobrevivir a una dieta exclusiva de este fruto ya que a pesar de que pueden llegar a comer frutos hasta en un 40 % del peso del animal esto no les permite mantener satisfechas sus tasas metabólicas y trae como consecuencia la muerte de los animales.

Un individuo de la especie Heteromys desmarestianus no sobreviviría a una dieta estricta de frutos de Cicus insipida por más que consumiera de ellos, pues este alimento no es aprovechado por los animales .

Sin embargo, es probable, dado que los animales consumen los frutos de esta especie sin ningún problema, que estos sean comidos ocasionalmente de una forma accidental por Heteromys desmarestianus pero no consistentemente ya que el hacerlo no reditua beneficios para la especie consumidora (Rapport, 1971).

Por último los resultados obtenidos con la especie Omphaloe oleifera muestran que esta especie no fue consumida por los animales, ocasionando una pérdida de peso con el transcurso del tiempo y finalmente la muerte por inanición de los 6 individuos experimentales. Como anteriormente se había mencionado los animales se mueren de inanición antes consumir semillas de esta especie que presenta compuestos secundarios tóxicos que provocan daños irreversibles en los animales; esta última especie es el ejemplo más claro de que los animales de la especie Heteromys desmarestianus pueden seleccionar los alimentos que ingieren (Wostoby, 1974; Rapport, 1971; Hugos, 1979).



Considerando lo descrito en las anteriores líneas se esperaba que las especies con cuyas semillas o frutos los animales tuvieron un mayor aprovechamiento fuesen también removidas en el campo con altas tasas.

#### CONCLUSIONES.

1. ) Los roedores de la especie *Heteromys desmarestianus* presentan un aprovechamiento diferencial de la 3 especies con que fueron alimentados mediante dietas obligatorias de frutos o semillas según el caso.

2. ) Existe un mayor aprovechamiento con las especies *A. mexicanum*, *E. elaeagnifolium*, *C. baillonii* y *M. ambigua* las cuales fueron denominadas "Especies ingeridas con rendimientos positivos", los animales tuvieron un menor aprovechamiento con la especie *E. insipida* que se denominó "Especie ingerida con rendimientos negativos" y finalmente se encuentra la especie *D. oleifera* la cual no aporta ningún rendimiento a los animales pues no es consumida por lo cual se le denominó "Especie no ingerida".

3. ) Existe una relación entre el tipo de semilla o fruto (energética y nutricional) con el aprovechamiento que los roedores realizan del alimento que ingieren. El aprovechamiento no se debe ver como un incremento en el peso de los animales necesariamente, pues la energía suministrada a través de los alimentos puede ser asignada a otras actividades (por ejemplo a incrementar la actividad reproductiva de los animales).

4. ) Se concluye que *Heteromys desmarestianus* realiza un reconocimiento y selección de alimentos que satisfacen sus demandas energéticas y/o nutricionales (Reichman, 1977; Bronson, 1985; Westoby, 1974; Janzen, 1981; Alcoze y Zimmerman, 1973; Rosenzweig y Sterner, 1970), de tal forma que la especie animal va a tener una mayor preferencia por aquellos alimentos que le redituen mayores beneficios (Rapport, 1971).

## CAPITULO II.

IMPACTO DE LAS POBLACIONES DE ROEDORES A TRAVES DE LA REMOCION DE SEMILLAS O FRUTOS EN ALGUNAS DE LAS PRINCIPALES ESPECIES ARBOREAS DE UNA SELVA ALTA PERENNIFOLIA.

INTRODUCCION.

Una de las múltiples interacciones que se llevan a cabo en la Selva Alta Perennifolia es la de remoción de semillas por agentes removedores.

La actividad de los agentes removedores influye en el tamaño potencial de una población vegetal, el cual está determinado, en parte, por el flujo inmigrante de semillas a un hábitat y está compuesto de tres fases, a saber :

1. La producción de semillas.
2. El traslado de las mismas desde otras plantas progenitoras a su vecindad.
3. El banco potencial de semillas en el suelo.

En conjunto estas tres fases definen el patrón de dispersión de una especie (Córdoba, 1965).

El flujo de semillas inmigrantes en un hábitat va a estar influenciado por la actividad de los agentes removedores.

Entre los agentes removedores se pueden encontrar depredadores y dispersores de semillas o frutos (Janzen, 1971).

En muchas ocasiones, la depredación y dispersión de semillas se presentan al mismo tiempo en una especie animal removedora o inclusive un mismo individuo puede estar realizando ambas interacciones.

Los ratones pueden ser considerados básicamente depredadores de semillas (Hall and Kelton, 1957), además, es posible que puedan actuar como dispersores secundarios, porque es probable que algunas de las semillas removidas por los ratones sean depositadas (almacenadas) intactas en otro sitio, ahí podrían germinar y establecerse (Dirzo y Dominguez, 1986).

La eficiencia de los roedores como dispersores de semillas o frutos depende de la cantidad de semillas o frutos ingeridos (Smythe, 1970; Dirzo y Dominguez, 1986).

Para el caso en particular de este trabajo los agentes removedores son roedores de las especies Heteromys desmarestianus y Peromyscus mexicanus que son las especies cuyas densidades de población son mayores en el área de estudio (Magaña, 1987).

Estas especies animales son consideradas como depredadores postdispersión de semillas por algunos autores (Sarukhán, 1980; Piñero et al, 1981; Dirzo, 1987; Illescas, 1987).

Probablemente el mayor efecto en la remoción de semillas o frutos será el de la especie Heteromys desmarestianus ya que son principalmente granívoros (Reichman, 1975; 1977; Alcoze y Zimmerman, 1973; Inouye, 1981; Brown y Lieberman, 1973) y poseen bolsas externas que forman los carrillos (abasones) que son usadas para transportar alimentos colectados (Reichman, 1983).

Por otra parte, la remoción de semillas o frutos por roedores se va a ver afectada por la cantidad de semillas por unidad de área, es decir por la variación en la densidad de semillas. La relación que se presenta es directamente proporcional lo cual quiere decir que a mayor densidad mayor remoción (Janzen, 1982b; 1982c; Price y Heinz, 1984). Otro

factor que afecta la remoción de semillas es el microhábitat (Gonzalez Espinosa, 1982; Janzen, 1982b; O'Doud y Hay, 1980; Perry y Fleming, 1980; Hay y Fuller, 1981; Quintana, 1985).

Por todo lo anterior en este trabajo se pretende estudiar el proceso de la remoción de semillas en el campo por ratones mediante los siguientes objetivos.

#### OBJETIVOS.

1. Cuantificar la remoción de frutos o semillas de seis especies arbóreas (*Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum alicastrum*, *Cymbopetalum baillonii*, *Nectandra ambigua*, *Cicus insipida* y *Omphalea oleifera*) del suelo de la selva por las poblaciones de ratones y por todos los probables removedores de semillas.

2. Evaluar el efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos en la remoción por ratones.

3. Evaluar el efecto de las diferentes etapas serales (claros, fases sucesionales intermedias y selva madura) en la remoción de semillas o frutos por ratones.

#### MATERIAL Y METODO.

##### 1. Colecta de semillas.

Se colectaron frutos o semillas, según el caso (ver Cap.1) de las siguientes especies, *Astrocaryum mexicanum*, *Cymbopetalum baillonii*, *Cicus insipida*, *Nectandra ambigua*, *Omphalea oleifera* y *Brosimum alicastrum*. Se seleccionaron estas especies por su abundancia en la zona (Ibarra, 1985), por las características de las semillas (ver Apéndice A), y además porque se han encontrado semillas o restos de frutos de estas especies en los abasones de

los heteródomos ( Sánchez Cordero, en prensa ).

Las semillas se obtuvieron en el Área de la Estación.

Las colectas se realizaron durante la época de caída de frutos y semillas particular de cada especie, según se enlista enseguida:

*Omphalea oleifera* -----> Mayo de 1987.

*Cratogeomys baillonii* -----> Mayo Junio de 1987.

*Erosimum alicastrum* -----> Julio de 1987.

*Ficus insipida* -----> Octubre de 1987.

*Astrocaryum mexicanum* -----> Diciembre de 1987.

*Nectandra ambigua* -----> Enero de 1988.

Se colectaron las semillas directamente de los frutos o infrutescencias maduras, generalmente una vez que la planta progenitora había tirado las semillas o los frutos, tomándolas del suelo de la selva. De esta forma se aseguraba tener semilla nueva. En el caso de las especies de las que se utilizaron frutos se procuró que estos fueran maduros.

Los frutos o infrutescencias carnosas fueron parcialmente desecadas a temperatura ambiente y a la sombra antes de liberar manualmente las semillas que contenían (Vaquer Yanez, 1983). Para el caso de las especies que se utilizaron los frutos se procuró que mantuvieran las condiciones que presentaban al momento de ser colectados.

El número total de semillas o frutos utilizados por especie fue de 4020 semillas o frutos y por lo tanto el número total de semillas y frutos utilizados para los experimentos fue de 24120.

## 2. Cuantificación de la remoción de semillas o frutos del suelo de la selva por ratones (Tratamiento 1).

Se colocaron 12 cuadrantes de 25 x 25 cm protegidos por una malla con una abertura que permitiera el paso únicamente de ratones descartando así que las semillas pudieran ser removidas por aves (eg. Columbidae), ardillas u otros animales de mayor tamaño.

Los cuadrantes se distribuyeron al azar en las parcelas experimentales (1 parcela para evaluar el efecto de la variación de la densidad de las semillas o frutos en su remoción y otras para evaluar el efecto de las etapas serales en la remoción de semillas o frutos) (Fig. 5).

Se escogieron sitios planos, sin propágulos de las especies que se estuvieran estudiando.

Se pusieron 15 semillas o frutos en cada uno de los cuadrantes, esta densidad se consideró como la densidad promedio de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en el suelo del área de la estación (M.A. Armella com.pers.). Debido a que de las otras especies no se tenían datos reportados.

En todos los cuadrantes se pusieron las semillas o frutos de las especies coleccionadas una vez que la especie arbórea hubiese tirado todas sus semillas o frutos que es aproximadamente al mes de que termina de fructificar (Janzen, 1972).

Los cuadrantes se movieron de su sitio cada vez que se experimentó con cada una de las especies vegetales estudiadas; es decir, que los cuadrantes fueron cambiados de sitios en seis ocasiones. Lo anterior se hizo para evitar que los roedores localizaran los cuadros de una manera sistemática.



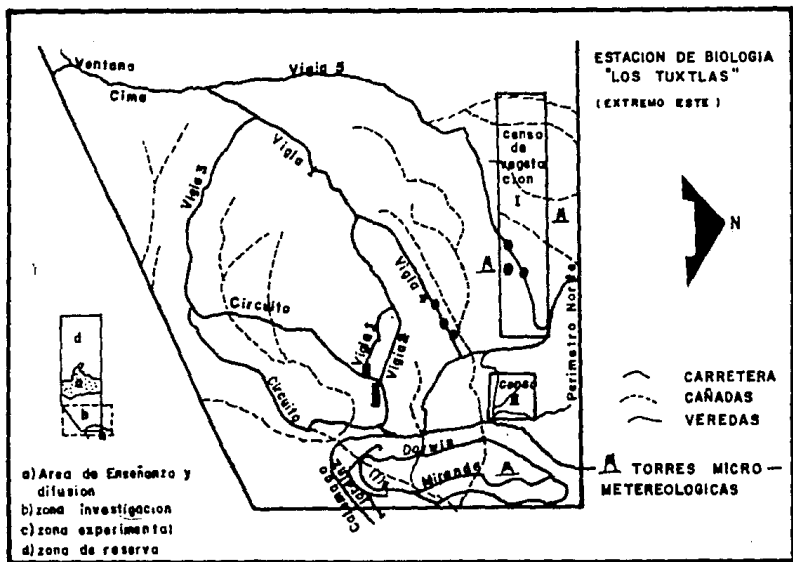


FIGURA. — 6 LOCALIZACION DE LOS SITIOS DE MUESTREO ■ EXPERIMENTO DEL EFECTO DE LA VARIACION DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS EN SU REMOCION ● EXPERIMENTO DEL EFECTO DE LAS ETAPAS EN LA REMOCION DE SEMILLAS

( DÍAZ 1967 )

La revisión de los cuadros se realizó a diario anotándose el número de semillas o frutos removidos en cada uno de los cuadrantes; la duración de esta cuantificación fue de cinco días para cada especie.

Además, cuando el tiempo meteorológico lo permitía, en los cuadrantes se colocó una cama de arena para identificar por medio de huellas a los animales que visitaron los cuadrantes.

### 3. Cuantificación de la remoción de semillas o frutos del suelo de la selva por todos los probables removedores de semillas (Tratamiento 2).

Se colocaron 42 cuadrantes de 25 X 25 cm sin protección de ningún tipo con el fin de permitir el acceso a las semillas o frutos a todos los probables agentes removedores de semillas o frutos del suelo de la selva.

Estos cuadrantes también se distribuyeron al azar dentro de las parcelas experimentales (Fig. 5).

Las características consideradas para poner los cuadrantes fueron las mismas que las que se tomaron para cuantificar la remoción por ratones.

En todos los cuadrantes se pusieron 15 semillas o frutos, por la misma razón que se dio en la cuantificación de la remoción por ratones.

En general se tomaron las mismas precauciones que en la cuantificación de la remoción de semillas o frutos por ratones.

También en estos cuadrantes se pusieron camas de arena con el propósito de identificar los animales visitantes como ya se mencionó.

1. Cuantificación del efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos en su remoción.

En un cuadrante de aproximadamente 0.5 ha., se colocaron pequeños cuadrantes de 25 X 25 cm en los cuales se pusieron diferentes densidades de semillas por cuadrante siendo dichas densidades las siguientes: 5, 15 y 45 semillas por cuadrante. La densidad de 15 semillas por  $25 \text{ cm}^2$ , se consideró como la densidad promedio de semillas, por la razón ya mencionada. Las otras 2 densidades se eligieron arbitrariamente a partir de la densidad promedio.

Estos cuadrantes se protegieron con una malla con una abertura que permite el paso únicamente de ratones, descartando así que las semillas pudieran ser removidas por aves, ardillas u otros animales de mayor tamaño.

Se pusieron seis cuadros con malla y seis cuadros sin malla para cada una de las densidades propuestas. Los cuadrantes con las diferentes densidades fueron distribuidos al azar en el área de estudio, por lo tanto el número total de cuadrantes en la zona fue de 36.

5. Cuantificación del efecto de las diferentes etapas seriales en la remoción de semillas o frutos.

Se establecieron seis parcelas de .12 ha. para esta cuantificación: dos parcelas se ubicaron en claros, otras dos en fases sucesionales intermedias y las dos restantes en selva madura (Fig. 3).

Se pusieron seis cuadros con malla y seis cuadros sin malla por cada parcela, estos fueron distribuidos al azar en cada una

de las parcelas elegidas, por lo tanto el número total de cuadrantes en las seis parcelas fue de 72, 12 por cada parcela.

En todo estos cuadros se pusieron las semillas o frutos de las especies que se seleccionaron; se pusieron a una sola densidad (quince semillas por cada cuadrante). Esto se llevó a cabo simultáneamente con el experimento del efecto de la variación de la densidad de semilla o frutos en su remoción.

Los cuadros fueron revisados diariamente anotándose el número de semillas que fueron removidas de los cuadrantes. La duración de los experimentos fue de cinco días para cada especie.

#### 6. Procesamiento de los datos.

De los datos obtenidos en las cuantificaciones de la remoción de semillas o frutos por ratones y por todos los probables removedores de semillas se obtuvieron los porcentajes promedios de remoción diarios para cada una de las especies y con ellos se calcularon por medio del método de mínimos cuadrados las ecuaciones que permiten calcular la remoción para cada una de las especies estudiadas.

Todos los porcentajes de remoción fueron normalizados mediante la transformación del arcoseno (véase Zar, 1974).

También se realizó la prueba de homogeneidad de varianzas de Bartlett (véase Zar, 1974) y para analizar los datos se realizaron 2 Análisis de Varianza Balanceados.

Una ANOVA se realizó para evaluar los resultados obtenidos en la parcela en la cual se evaluó el efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos en su remoción por roedores.

Mediante otra ANOVA se procesaron todos los datos obtenidos en las parcelas en las cuales se evaluó el efecto de las etapas

seriales en la remoción de semillas o frutos.

Es importante aclarar que para hacer ambas ANOVAS se tomaron en cuenta únicamente los datos obtenidos al quinto día de experimentación, es decir las remociones finales.

#### RESULTADOS.

Remoción de semillas o frutos del suelo de la solva por roedores y todos los probables removedores de semillas o frutos.

De acuerdo a los análisis de variancia se encontró que no hay diferencias significativas entre las remociones de semillas o frutos realizadas exclusivamente por ratones (Tratamiento 1) y las remociones realizadas por todos los probables agentes removedores de semillas de la solva (considerando ratones y animales de talla mayor a la de un ratón) (Tratamiento 2) (Cuadros 2.B, 2.C y Fig.7).

Lo anterior se encontró con todas las especies que fueron removidas.

En las camas de arena lo que se encontró en ambos tratamientos fue que cuando se presentó una remoción mayor al 40 % por noche en cada cuadrante visitado, las huellas encontradas fueron de ratón y particularmente de la especie *Heteromys desmarestianus*.

#### Remoción de semillas o frutos .

Las ecuaciones encontradas a partir de los resultados obtenidos en las cuantificaciones de la remoción de semillas o frutos por ratones y por todos los probables removedores de semillas permiten calcular las remociones de semillas o frutos en

Cuadro 2.A. Remoción de semillas o Frutos en el suelo de la selva de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". La remoción se obtiene por medio de las ecuaciones de la función de remoción a través del tiempo para cada una de las especies.

ESPECIE	Ecuación	R	P
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	$Y = 0.56 + 14.73X$	0.77	$p < .05$
<i>Brosimum elasticum</i>	$Y = 10.05 + 14.03X$	0.77	$p < .05$
<i>Cymbopetalum beillonii</i>	$Y = 3.37 + 10.50X$	0.72	$p < .05$
<i>Nectandra ambigua</i>	$Y = 3.02 + 17.10X$	1.00	$p < .05$
<i>Cicus insipida</i>	$Y = 5.72 + 10.25X$	0.71	$p < .05$
<i>Omphalea olifera</i>	No hay remoción		

Cuadro 2.B. Sumario de los resultados de los Analisis de Varianza Balanceado (ANOVA) y de la prueba de homogeneidad de varianzas de Bartlett.

ANOVA para Evaluar el Efecto de la Variación de la Densidad de Semillas o frutos en su remoción por roedores.

Variable de respuesta : Remoción.					
Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrados Medios	Prop. F	Probab. (> F)
Tratamientos	207.35	1	207.35	4.12	.02652
Especies	17154.00	5	3430.80	50.20	.00000
Densidad	13301.93	2	6650.93	11.72	.00002
Error	142744.12	207	689.59		
Total	335123.33	215			

Conclusión : Hay diferencias significativas en las remociones entre las especies así como también en las remociones entre las densidades propuestas. No habiendo diferencias significativas en las remociones de los dos tratamientos.

Prueba de Bartlett : 1.00                      P = 0.984503

Conclusión: Las varianzas son homogéneas.

ANOVA para Evaluar el Efecto de las Etapas Seriales en la remoción de semillas o frutos.

Variable de respuesta : Remoción.					
Fuente de Variación	Suma de Cuadrados	Grados de Libertad	Cuadrados Medios	Prop. F	Probab. (> F)
Tratamientos	3330.43	1	3330.43	4.70	.03081
Especies	20024.32	1	20024.32	70.27	.00000
Sitio	41751.51	5	8350.30	17.43	.00000
Error	247244.07	312	792.44		
Total	512570.53	359			

Conclusión : Hay diferencias significativas en las remociones entre sitios, entre especies y entre tratamientos.

Prueba de Bartlett : 1.00442                      P = 0.707162

Conclusión: Las varianzas son homogéneas.

Continua en la página siguiente ...

Definición de las fuentes de Variación :

Tratamientos : Tratamiento 1 = semillas o frutos removidos solo por roedores. (Con protección)

Tratamiento 2 = Semillas o frutos removidos por roedores y cualquier otro agente removedor. (Sin Protección)

Especies : Son seis especies de plantas, a saber :

Astrocaryum mexicanum; Dioscorea alatastrum; Cymbopetalum baillonii; Nectandra ambigua; Eicus insipida y Omphalea oleifera.

Densidad : Con tres densidades diferentes, a saber :

Densidad 1 = 5 semillas o frutos por 625 cm .

Densidad 2 = 15 semillas o frutos por 625 cm .

Densidad 3 = 45 semillas o frutos por 625 cm .

Sitios : Con seis sitios en los que se evaluaron las tasas de remoción y son los siguientes :

Sitio 1 - Claro en Vigia 1	Sitio 1 - Sucesión en Vigia 5
Sitio 2 - Claro en Vigia 5	Sitio 5 - Selva Madura en Vigia 1
Sitio 3 - Sucesión en Vigia 1	Sitio 5 - Selva Madura en Vigia 5



Cuadro 2.C. Sumario de resultados obtenidos en los experimentos.

Tratamiento	N	Promedio	Error Estandar	Intervalo de Conf.
1	100	41.21	2.5375	37.21 < 41.21 > 45.22
2	100	41.70	2.5375	36.97 < 41.70 > 46.70
$u_1 = u_2$				
Densidad	N	Promedio	Error Estandar	Intervalo de Conf.
1	72	31.09	3.1077	24.95 < 31.09 > 40.17
2	72	46.35	3.1077	40.52 < 46.35 > 52.78
3	72	51.43	3.1077	45.30 < 51.43 > 57.56
$u_1 \neq u_2 = u_3$				
Sitio	N	Promedio	Error Estandar	Intervalo de Conf.
1	50	33.42	3.4331	26.55 < 33.42 > 40.17
2	50	40.13	3.4331	33.37 < 40.13 > 46.89
3	50	52.53	3.4331	45.72 < 52.53 > 59.43
4	50	58.52	3.4331	51.85 < 58.52 > 65.37
5	50	64.05	3.4331	57.31 < 64.05 > 72.82
6	50	67.70	3.4331	62.74 < 67.70 > 75.45
$u_1 \neq u_2 \neq u_3 = u_4 = u_5 = u_6$				
Tratamiento	N	Promedio	Error Estandar	Intervalo de Conf.
1	100	56.40	1.7238	52.57 < 56.47 > 60.30
2	100	50.37	1.7238	46.47 < 50.37 > 54.27
$u_1 \neq u_2$				
Especies	N	Promedio	Error Estandar	Intervalo de Conf.
1	72	60.03	3.1337	53.36 < 60.03 > 66.20
2	72	57.53	3.1337	51.50 < 57.53 > 73.81
3	72	64.01	3.1337	57.94 < 64.01 > 70.12
4	72	68.80	3.1337	62.63 < 68.80 > 74.97
5	72	6.56	3.1337	0.50 < 6.56 > 12.94
6	72	0.0		0.0
$u_1 = u_2 = u_3 = u_4 \neq u_5 \neq u_6$				

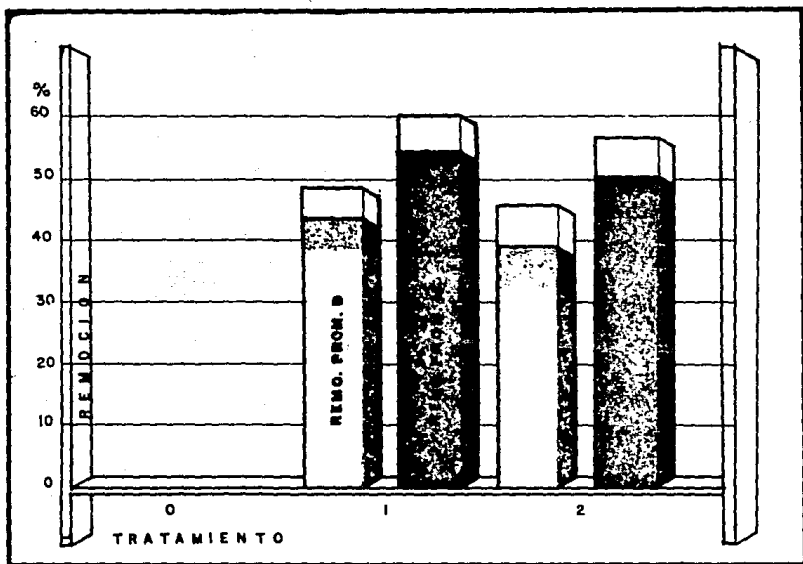


FIGURA 7.- EFECTOS DE LOS TRATAMIENTOS EN LA REMOCION DE SEMILLAS O FRUTOS. LOS QUE SE UTILIZARON SON: 1.- REMOCION FINAL PROMEDIO ( $\pm 1$  IC 95%) REALIZADA EXCLUSIVAMENTE POR ANIMALES DEL TAMAÑO DE UN RATON O MAS PEQUEÑO. 2.- REMOCION FINAL PROMEDIO LLEVADA A CABO POR CUALQUIER ANIMAL QUE REMUEVA SEMILLAS DEL SUELO. REMO. PROM. B, ES LA REMOCION OBTENIDA EN UN SITIO MADURO. REMO. PROM. M ES LA REMOCION OBTENIDA CONSIDERANDO TODA EL AREA DE ESTUDIO.

el suelo de la selva en la Estación de Biología Los Tuxtlas (Cuadro 2.A). En dichas ecuaciones la variable X es igual al tiempo de remoción en días y la variable Y es igual a la tasa de remoción en términos porcentuales.

*A. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *M. ambigua* tienen un coeficiente de correlación bastante alto (por lo menos de 0.72). Mientras que *E. insipida* tiene un coeficiente de correlación no muy bueno (0.71) (Cuadro 2.A).

A partir de los ANOVAC y de la prueba de Student Newman Keuls, se encontró que no hay diferencias significativas entre las remociones promedio de las especies *A. mexicanum* (50.03 %), *E. alicastrum* (57.55 %), *C. baillonii* (54.01 %) y *M. ambigua* (52.90 %) (Cuadro 2.C y Fig. 3).

Por otra parte se encontró que la remoción promedio de los frutos de *E. insipida* (5.55 %) es diferente a las remociones promedio de las cuatro anteriores especies (Cuadros 2.B, 2.C y Fig. 3).

Y por último no se reporta ninguna ecuación para *D. oleifera* ya que sus semillas no fueron removidas de los cuadrantes (Cuadro 2.A).

Efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos en su remoción.

En una visión general y de acuerdo con el análisis de variancia y la prueba de Student Newman Keuls se encontró que hay un efecto de la variación de la densidad de propágulos pues la remoción de las tres densidades fue diferente para *A. mexicanum*, *E. alicastrum*, *C. baillonii* y *M. ambigua* ( Cuadro 2.B).

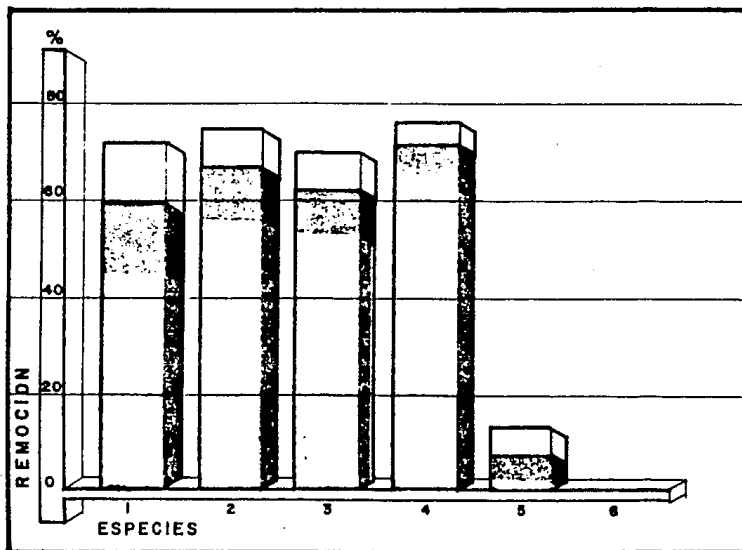


FIGURA 8 - REMOCION FINAL PROMEDIO (%  $\pm$  1IC AL 95%) DE SEMILLAS O FRUTOS DE LAS ESPECIES. 1 - ASTROCARYUM MEXICANUM 2 - BROSIMUM ALICASTRUM. 3 - CYMBOPETALUM BAILLONII. 4 - NECTANDRA AMBIGENS 5 - FICUS INSIPIDA 6 - OMPHALEA OLEIFERA

El efecto más fuerte fue con la densidad de 5 semillas o frutos, ya que las remociones con esta densidad fueron significativamente diferentes de las remociones de las otras 2 densidades. Entre estas dos últimas no se encontraron diferencias significativas (Fig. 7 y Cuadro 2.C). Este efecto se observa claramente con las especies que presentaron altas tasas de remoción, en tanto en aquellas que presentan una muy baja tasa de remoción o no son removidas, no se puede apreciar el efecto de la densidad de semillas o frutos.

Es notable que entre las densidades extremas (5 y 45 semillas) hay diferencias significativas (Cuadros 2.B, 2.C y Fig. 7).

Efecto de las diferentes etapas serales en la remoción de semillas o frutos.

En la Figura 10 se muestran las remociones obtenidas para los diferentes sitios. Estas remociones ejemplifican el efecto que producen las diferentes etapas serales en las especies de plantas que fueron removidas. La tendencia encontrada la presentan todas las especies con altas remociones (Fig. 10).

Las remociones de esas especies se ven afectadas por las diferentes etapas serales de la selva, las cuales difieren significativamente (Cuadro 2.B).

En los claros, las remociones de las plantas estudiadas son muy bajas. Las remociones promedio encontradas en los claros son significativamente menores que las de las fases sucesionales intermedias y aún más que la de los sitios maduros (Cuadro 2.C).

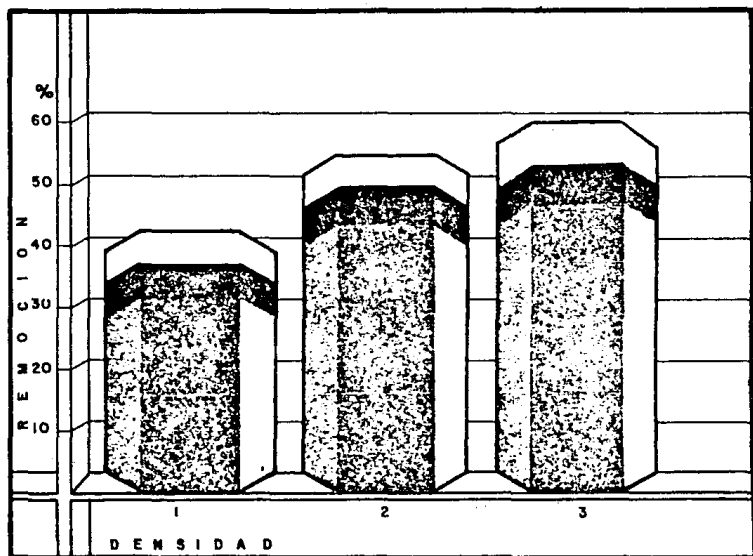


FIGURA 9. VARIACION DE LA DENSIDAD DE SEMILLAS O FRUTAS Y REMOCION FINAL PROMEDIO ( $\% \pm 1$  IC AL 95%) DE LOS MISMOS. DENSIDAD 1- 5 SEMILLAS O FRUTOS POR 625 cm<sup>2</sup>. 2- 15 SEMILLAS O FRUTOS POR CADA 625cm<sup>2</sup> 3- 45 SEMILLAS O FRUTO POR CADA 625 cm<sup>2</sup>.

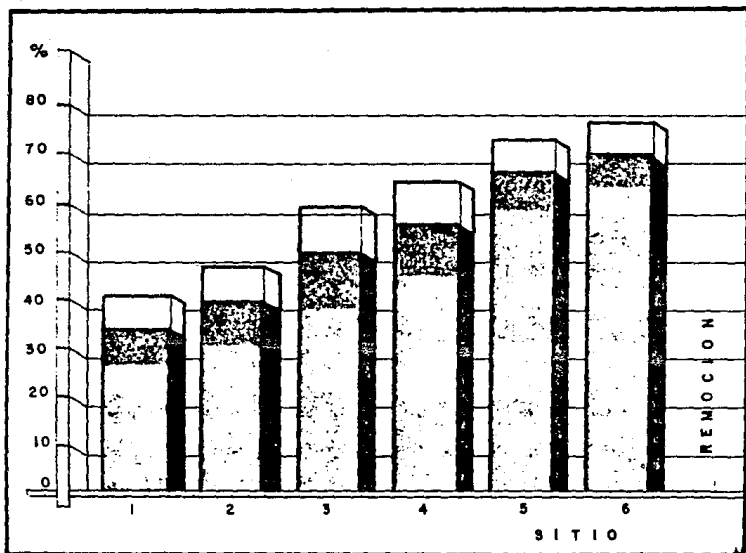


FIGURA 10.- EFECTO DE LAS DIFERENTES ETAPAS SERALES DE LA SELVA EN LA REMOCION FINAL PROMEDIO ( $\% \pm 1$  IC AL 95%) DE SEMILLAS O FRUTOS POR ROEDORES, SE REALIZARON CUANTIFICACIONES DE LAS REMOCIONES EN 6 SITIOS DIFERENTES: 1 ES UN CLARO UBICADO EN LA VEREDA DENOMINADA VIGIA 4, 2.- ES UN CLARO UBICADO VEREDA DENOMINADA VIGIA 5, 3.- ES UNA FASE SUCESIONAL INTERMEDIA EN EL VIGIA 4, 4.- FASE SUCESIONAL INTERMEDIA EN EL VIGIA 5, 5.- ES UN SITIO MADURO UBICADO EN VIGIA 4, 6.- ES UN SITIO MADURO UBICADO EN EL VIGIA 5

Las remociones entre los dos claros estudiados no difieren entre si (Cuadro 2.C).

Por lo anterior se puede establecer que los claros tienen un efecto negativo sobre la remoción de semillas o frutos por ratones. En otras palabras, la semilla o fruto que caiga en un claro tiene poca probabilidad de ser removida por un ratón.

Por otro lado, las remociones que se obtuvieron para las fases sucesionales intermedias no difieren significativamente entre si, pero si difieren de las remociones de los claros y de los sitios maduros (Cuadro 2.C).

Sin embargo, en conjunto, las fases sucesionales intermedias no difieren de los sitios maduros en cuanto a remoción (Fig. 10).

Las remociones que se presentan en las fases sucesionales intermedias se pueden considerar como las remociones intermedias dentro del ecosistema en cuestión.

Por último se encuentran las remociones de los sitios maduros que fueron las más altas en todas las especies. Como anteriormente se mencionó, las remociones de los sitios maduros difieren significativamente del resto de las remociones de los otros sitios. Los 2 sitios maduros no difieren entre si (Cuadro 2.D). Considerando a los sitios maduros en conjunto, éste no difiere del conjunto de Fases Sucesionales Intermedias (Fig. 10), por lo que los ratones van a alimentarse indistintamente en los dos microhabitats.



## DISCUSION .

Remoción de semillas o frutos del suelo de la selva por roedores y todos los probables removedores de semillas o frutos.

En los resultados se obtuvo que la remoción de semillas o frutos en el suelo del cerro del vigia ubicado en la Estación de Biología "Los Tuxtlas" es llevada al cabo principalmente por ratones ya que no se encontraron diferencias entre las remociones llevadas al cabo exclusivamente por ratones y las remociones producidas por todos los probables removedores de semillas de la selva.

Además, se pudo establecer perfectamente por evidencias indirectas, (huellas y madrigueras de ratones en las cuales se encontraron semillas o frutos de algunas de las especies estudiadas), que *Heteromys desmarestianus* es un depredador postdispersión de semillas. Con respecto a la otra especie estudiada (*Peromyscus mexicanus*) se puede decir que no tiene una gran actividad como removedor ya que por huellas se pudo detectar los cuadrantes que fueron visitado por roedores de esta especie.

Generalmente en los cuadrantes visitados por *P. mexicanus* se encontró, que las semillas o frutos depositados no eran removidos, sino solamente mordisqueados.

Lo anterior pone de manifiesto que en la Área selvática de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" actualmente existe un grado de defaunización tal que los mamíferos removedores de semillas (de talla mayor a la de un ratón) típicos de las selvas ya no existen en esta zona o su tamaño poblacional es tan reducido que la probabilidad de encuentro con uno de los parches

de semillas o frutos estudiados es por lo tanto también baja. Hay que considerar aquí que el método empleado en esta investigación no es el más adecuado para definir en términos cuantitativos cuál es el grado de defaunización del área selvática de la estación.

Sin embargo, los resultados observados sirven como un índice que se puede tomar para reflexionar acerca del constante proceso de destrucción y extinción de mamíferos removedores postdispersión de semillas o frutos en particular y en general de toda la fauna existente en "Los Tuxtlas".

Si los mamíferos removedores de semilla típicos de selvas se encontraran bien representados en esta zona, se hubiesen encontrado diferencias significativas por lo menos en algunas de las especies removidas.

Por lo tanto actualmente los principales agentes removedores de semillas o frutos al menos de 4 de las 6 especies que aquí se evaluaron son ratones (principalmente de la especie Heteromys desmarestianus).

#### Remoción de semillas o frutos.

Como se vio en los resultados, las remociones de las especies A. mexicanum, E. alicastrum, C. baillonii y U. ambigua no difieren significativamente, lo cual quiere decir que los ratones remueven por igual las semillas de estas cuatro especies.

Además, son las que mayores remociones tienen de las seis especies de plantas estudiadas.

Es importante señalar que las remociones para las cuatro especies se incrementa con el tiempo.

Probablemente lo anterior se debe a que los principales removedores (heterómidos) presentan una conducta muy acentuada de búsqueda y colecta de alimento (Reichman, 1963; Fleming y Brown, 1975) por lo que los heterómidos de Los Tuxtlas buscan semillas o frutos constantemente para llevarlas a sus madrigueras.

Los ratones remueven solamente las semillas o frutos que se encuentren en buen estado, ignorando las semillas o frutos que son atacados por patógenos (principalmente hongos) o presentan larvas de insectos (ob.pers.).

El hecho de que no existan diferencias entre las remociones de las cuatro primeras especies deja entrever que las semillas o frutos de éstas son preferidos en forma muy similar, por lo que se puede pensar que para los ratones estas plantas les reportan los mismos beneficios alimenticios (Ver Cap.1).

Como se sabe, la disponibilidad de los recursos generalmente determina el patrón de utilización de los alimentos (Reichman, 1975); en este estudio la disponibilidad de las especies vegetales estudiadas, fue equitativa en número, por lo tanto el patrón de utilización de las semillas o frutos por los ratones será el mismo en aquellas especies que sus remociones no difirieron significativamente.

Con respecto a Ficus insipida se pudo establecer que los frutos de esta especie son poco removidos por los ratones. Esto podría estar asociado a que probablemente tiene un valor energético muy bajo.

También probablemente los frutos de esta especie son poco removidos por ratones por que son atacados y polinizados por

avispas de la familia Agaonidae (cf. Jansen, 1977) lo cual puede provocar que los ratones no coman esos frutos (ob.pers.) y por lo tanto no sean removidos.

Por lo tanto la baja remoción existente de frutos de Ficus insipida se puede considerar como accidental y no como un resultado de una selección y búsqueda de alimento por parte de los removedores (cf. Reichman, 1975; 1983; Reichman y Van der Graaff, 1975; Rosenczweig y Sterner, 1970).

Los resultados obtenidos con Ficus insipida indican que esta especie es poco removida (3 % de remoción) lo cual no apoya el resultado reportado por Coates Estrada y Estrada (1986) para otra especie del mismo género (Ficus aff. cotiniifolia). Los autores reportan una remoción del 45 % por mamíferos del total de frutos caídos al suelo. Se considera que dicha remoción está sobreestimada, pues la discrepancia entre ésta remoción y la reportada en el presente trabajo es enorme. Quizá la diferencia se deba a que los métodos empleados para evaluar las remociones fueron diferentes. En el trabajo de Coates Estrada y Estrada no se menciona que método siguieron para evaluar en términos porcentuales (como lo reportan) la remoción por postdispersión de mamíferos; solamente mencionan que individuos de las especies de roedores Peromyscus mexicanus y Heteromys desmarestianus fueron capturados con trampas tipo Sherman cebadas con frutos de Ficus aff. cotiniifolia.

Además, en el conso de huellas cuando hubo remociones fuertes de frutos se encontraron huellas principalmente de Heteromys desmarestianus, sin encontrarse evidencias de otros mamíferos que pudiesen remover frutos o semillas.

Por otra parte, la selección de alimento por los ratones en "Los Tuxtlas" se evidencia con las semillas de Omphalea oleifera ya que las semillas no son removidas por los ratones en ninguna circunstancia. Probablemente lo anterior se deba a que esta especie presenta compuestos tóxicos nocivos para los ratones (cf. Rosenthal y Janzen, op.cit.) causando que las semillas de esta especie sean evitadas y no haya remoción por ratones.

Por lo tanto, las especies de ratones de "Los Tuxtlas" realizan una remoción de alimento que es previamente seleccionado.

Algunos granívoros pueden pasar por alto cierta clase de semillas y concentrarse en la búsqueda de las más apropiadas. Las semillas seleccionadas y colectadas deben de maximizar el regreso a la madriguera en forma de energía (o tal vez de nutrientes) después del esfuerzo realizado en la búsqueda de ellas (cf. Reichman, 1975).

Por otra parte, de acuerdo a la teoría de la alimentación óptima, durante el esfuerzo de alimentación (remoción) de un consumidor (removedor), este puede desprestigiar un grupo de alimentos que en esencia sean energéticamente inapropiados (cf. MacArthur y Pianka, 1966; Emlen, 1966; Pulliam, 1974; Schoener, 1971).

Por otro lado los requerimientos alimenticios de los ratones (en específico de los heterómidos) están probablemente mediatizados por el criterio de minimizar el tiempo asignado a alimentarse en la superficie del suelo de la selva, para así minimizar una potencial depredación.

Existen una serie de trabajos realizados en desiertos con especies de la familia Heteromyidae que señalan que la actividad de alimentación sobre el suelo del desierto es por cortos periodos de tiempo (Kenagy, 1973; Chau, 1974; Tappe, 1941). Lo anterior también se presenta con los heterómidos de "Los Tunitas" (datos no publicados).

En general *Heteromys desmarestianus* realizó las actividades que normalmente realizan otros miembros de la familia para minimizar el número de viajes requeridos para coleccionar alimento y por lo tanto el riesgo de depredación, dichas actividades son:

1. ) Uso de los abasones: lo anterior permite a los ratones almacenar y transportar semillas (las suficientes como para satisfacer los requerimientos energéticos del día) (Morton, Hinds y Mac Millen, 1980).

2. ) Detección de semillas por medio del olor (Howard y Cole, 1967; Lockard y Lockard, 1971; Chau, 1974). Desafortunadamente en este estudio no fue posible determinar si *H. desmarestianus* presenta una eficiente detección de semillas por medio del olfato.

Por otro lado, la colecta y consumo de alimento por parte de *Heteromys desmarestianus* son dos eventos independientes (lo cual es común en los heterómidos (Reichman, 1975)). Es decir, no todo lo que remueven los ratones es necesariamente consumido de inmediato, ya que a pesar de que al momento de coleccionar un determinado alimento durante el proceso de remoción los ratones hacen una selección rápida para llenarse los abasones con las semillas o frutos adecuados. Al momento de arribar a la madriguera los ratones llevan al cabo otra discriminación de las

# ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

semillas colectadas y seleccionadas en el campo.

Tal discriminación se realiza con el fin de escoger las semillas que pueden ser ingeridas de inmediato y las semillas que pueden ser almacenadas en un lugar seguro de la madriguera. Sin embargo, se espera que las semillas colectadas puedan ser ingeridas posteriormente, quizá cuando ellas lleguen a ser apropiadas en términos de energía o nutrientes (Reichman, 1975).

De los resultados obtenidos aquí y de los resultados obtenidos al evaluar el aprovechamiento de las semillas o frutos por *H. desmanrestianus* se puede detectar que los ratones realizan siempre una remoción de semillas o frutos diferencial. Tal diferenciación se hará con la colecta y selección de alimentos que satisfagan las demandas energéticas y nutricionales de la población de ratones, pues de acuerdo a los resultados del aprovechamiento de semillas o frutos por *H. desmanrestianus* (Cap.1) las especies ingeridas con rendimientos positivos (*A. mexicanum*, *C. alicastrum*, *C. baillonii* y *H. ambigua*) fueron las que mayores tasas de remoción de semillas o frutos del suelo de la selva por ratones presentaron.

Efecto de la variación de la densidad de semillas o frutos  
en su remoción.

Los datos obtenidos sugieren que los ratones de Los Tuxtlas presentan una respuesta denso dependiente a la disponibilidad de alimento por lo que de acuerdo a la clasificación propuesta por Janzen (1970) para los depredadores postdispersión, los ratones de Los Tuxtlas presentan una respuesta a la variación de la densidad de semillas, pues la intensidad de remoción

(depredación) decrece cuando decrece la densidad de semillas.

La respuesta a la variación de la densidad de semillas por parte de los ratones podría influenciar el reclutamiento de plántulas al verse fuertemente reducido el sombreado de semillas (Janzen, 1970). Pero para asegurar esto se requiere realizar estudios de la demografía de semillas y plántulas, pues estos pudieran ser plantas "sin destino demográfico" (R. Dirzo com.pers.) con lo que el efecto de la depredación postdispersión carecería de importancia.

Al presentarse una respuesta denso dependiente de los roedores a la disponibilidad de alimento se deduce que los roedores en "Los Tuxtlas" van a alimentarse preferentemente en los microhabitats donde haya una mayor densidad de alimento disponible; es decir, los animales van a buscar las semillas donde sean más abundantes sin importar si se encuentra o no presente la planta progenitora. En otras palabras, los roedores van a buscar las semillas per se.

Sin embargo, como se ha insistido a lo largo del presente trabajo no se puede ver la remoción de semillas o frutos como un proceso unifactorial, ya que por el contrario, es más bien un proceso multifactorial.

La densidad de semillas o frutos es uno de esos factores.

No obstante, la remoción sigue dependiendo de la respuesta de los agentes removedores a las condiciones de remoción (densidad de semillas, tipo de semillas, microhabitat, etc.) (Price y Waser, 1975; McCloskey, 1975); dicha respuesta está en función de la capacidad y habilidad de los animales para



seleccionar y buscar el alimento (Reichman, 1973; 1975; Reichman y Van der Graaff, 1975; Fleming y Brown, 1975; Rosenzweig y Csterner, 1970) y de otras características de los agentes removedores (ver Cap.1).

Es importante tener presente que la remoción de las semillas será llevada a cabo con el fin de satisfacer las demandas energéticas primarias de los animales removedores por lo que la búsqueda de parches de semillas más apropiadas será maximizando la energía (o nutrientes) que se obtengan de las semillas buscadas (Reichman, 1975) (Cap. 1).

Además, de acuerdo a la teoría de la alimentación óptima, los consumidores comerán de preferencia alimentos que sean energéticamente redituables. A partir de este criterio y de los resultados obtenidos, se sugiere que los roedores de "Los Tuxtlas" van a remover semillas preferentemente de aquellos lugares que garantizan que la energía que están empleando en realizar la actividad de remoción les sea redituada de tal forma que puedan satisfacer sus demandas energéticas primarias y así mismo les permita almacenar energía (en forma de semillas resguardadas en sus madrigueras) para periodos de tiempo en que haya escases de alimentos. Por lo anterior, es explicable que los sitios de mayor densidad de semillas (mayor cantidad de energía) sean los que presenten altas tasas de remoción.

Efecto de las diferentes etapas seriales en la remoción de semillas o frutos.

Finalmente, se encontró que existe un efecto de las diferentes etapas seriales de la selva en la remoción de semillas o frutos por ratones. Tal efecto se traduce en remociones

diferenciales entre los sitios estudiados. A partir de esos resultados se detectó que los ratones de "Los Tuxtles" están utilizando la selva de forma muy diferente en las distintas etapas serales, difiriendo en la afinidad de alimentación exhibida por los ratones en las etapas serales, existiendo una mayor afinidad para alimentarse preferencialmente en sitios maduros. En seguida, la preferencia de alimentación ocurre en las fases sucesionales intermedias y por la etapa seral que los ratones tienen una menor afinidad de alimentación es por los claros. De todo lo anterior se produce una distribución espacial bien definida de remoción que probablemente esté estrechamente relacionada con la densidad poblacional de la especie Heteromys desmarestianus en los diferentes sitios de estudio.

Las diferencias encontradas en las remociones de los sitios de estudio pueden ser atribuidas a las siguientes causas:

1. A que las etapas serales (claros, fases sucesionales intermedias y sitios maduros) presentan fuertes contrastes entre sí, pues difieren en: abundancia de semillas, riesgo de depredación, cubierta vegetal, composición y estructura de la vegetación, y en factores abióticos (por ejemplo: luz, temperatura, humedad, etc.) (Illiescas, 1937; Martínez Ramos, 1930; 1935; Aguirre, 1975).

2. También a que es probable que la composición de los agentes removedores no es la misma en las etapas serales estudiadas (Datos no publicados).

La distribución espacial diferencial de alimentación se ha detectado en heterómidos de desiertos y de selvas bajas

caducifolios (Price y Waser, 1965; Brown y Lieberman, 1973; McCloskey, 1985; Jansen, 1982b; Hay y Fuller, 1991).

Las remociones menores de los claros probablemente se deban a dos causas:

La primera es que en estos sitios la frecuencia de captura de los principales removedores de semillas es más baja que en una fase sucesional intermedia o en un sitio maduro (Datos no publicados) lo cual indica de alguna forma que la densidad poblacional de Heteromys desmarestianus es menor en claros que en cualquiera de las otras etapas serales.

Por lo tanto al haber pocos removedores de semillas en estos sitios la probabilidad de encuentro con uno de los parches de semillas es baja.

La segunda causa es que en estos sitios el riesgo de depredación es mucho mayor para los ratones, pues dado que se abre un hueco en el dosel de la vegetación se propicia que los ratones sean más evidentes a los depredadores (principalmente aves (cf. Aguirre, 1976)).

Las Fases Sucesionales intermedias presentaron remociones intermedias entre las registradas para los claros y para los sitios maduros encontrándose así en un estado intermedio en la preferencia de alimentación por Heteromys desmarestianus. Probablemente lo anterior se deba a que las Fases Sucesionales Intermedias ofrecen mayor seguridad a los ratones para alimentarse que la ofrecida por los claros, pues una fase sucesional intermedia tiene más cobertura vegetal que un claro, lo cual contribuye a que los ratones no estén expuestos a sus depredadores. La explicación anterior justifica las diferencias

entre claros y Fases Sucesionales Intermedias pero no así las diferencias entre sitios maduros y Fases Sucesionales Intermedias ya que en ambas etapas seriales hay una buena cubierta vegetal. Tal vez la diferencia que existe entre los sitios maduros y las Fases Sucesionales Intermedias probablemente se deba a que en los sitios maduros la caída de frutos y semillas es más predecible que en las Fases Sucesionales Intermedias por lo que los roedores prefieren alimentarse en sitios maduros primordialmente y después en Fases Sucesionales Intermedias. Las diferencias también son debidas quizás a que en los sitios maduros se encuentran en mayores cantidades semillas o frutos preferidos por los ratones lo que también justificaria que la frecuencia de captura de Heteromys desmanestianus fuese mayor en estos sitios.

Las anteriores explicaciones están fundamentadas en los resultados obtenidos en trabajos que evaluaron el uso del microhabitat por diferentes especies de la familia Heteromyidae en desiertos (Alcoze y Zimmerman, 1973; Price y Waser, 1985; Price, 1977; 1978a; 1978b; 1984; Price y Heinz, 1984; Price y Kramer, 1984; M'Closkey, 1981; 1985; Hay y Fuller, 1981; Bowers, 1982; Kotler, 1984; Thompson, 1982a) que en general ofrecen dos explicaciones principales a la forma en que los heterómidos utilizan el microhabitat para forrajear que son, a saber:

1. Diferentes riesgos de depredación entre sitios abiertos y sitios con cubierta vegetal.
2. Diferencias en la distribución espacial de la cantidad y calidad de las semillas.

Por estas dos razones los roedores en los desiertos utilizan en forma diferente el microhabitat. Por otra parte, la intensidad de utilización del microhabitat está determinada por la capacidad física y conductual de la especie animal en cualquier sitio.

En vista de los resultados obtenidos se puede especular que cuando las densidades de semillas en los sitios maduros disminuye al grado de que ya no es "costeable" para el animal buscar alimento en estos sitios, empezaran a incursionar en las fases sucesionales intermedias donde haya una buena densidad de alimento que reditué la energía gastada en la búsqueda, estas incursiones seran llevadas al cabo hasta que exista un abatimiento en la densidad del alimento disponible para los ratones en estas zonas. Finalmente los ratones empezaran a incursionar más frecuentemente en claros; esto sucede cuando las densidades de semillas en sitios maduros y fases sucesionales intermedias sean tan bajas que el tiempo y energía que inviertan los ratones en su búsqueda sea mayor que la energía que puedan redituarnos las semillas que encuentren.

Lo anterior puede contribuir a explicar los resultados reportados por Martínez Ramos y colaboradores (1967), ellos encontraron que las tasas de remoción postdispersión de semillas de Astrocarum mexicanum en un claro y un sitio maduro son diferentes. Las semillas son removidas más rápidamente en los sitios maduros que en los claros, aunque encontraron que con el transcurso del tiempo esta desigualdad se equilibra, presentándose en ambos sitios las mismas velocidades de remoción, pero tendiendo a ser mayor la del sitio maduro (M. Martínez Ramos, com. pers.).

Normalmente la población de Heteromys desmarestianus es más abundante en los sitios maduros (obs.pers.). Además de que por evidencias indirectas (huellas) se logró determinar que cuando hubo fuertes remociones (entre un 30 y un 100 % de remoción en una noche en un sitio) se debía en todos los casos a roedores de la especie Heteromys desmarestianus. Estos casos de alta remoción fueron frecuentes en todas las especies que presentaron altas remociones y principalmente en los sitios maduros.

En síntesis la interacción biótica de la remoción de semillas o frutos en la selva de "Los Tuxtlas" estará determinada por varios factores siendo así un proceso multifactorial.

Dos de esos factores determinantes de la remoción de semillas o frutos por ratones son la densidad de semillas o frutos y el lugar en el que la semilla o fruto caiga. Estos factores influyen directamente en la remoción, y no son factores aislados, sino por el contrario están interactuando uno con otro y el resultado final de esa interacción, es el patrón de remoción de semillas o frutos en la selva de "Los Tuxtlas".

#### CONCLUSIONES .

Se concluye que la remoción de semillas o frutos por roedores en el suelo de la selva en "Los Tuxtlas" es una interacción biótica muy importante por lo menos para cuatro de las seis especies estudiadas, ya que el hecho de removerlas va a influir directamente en el reclutamiento de nuevos individuos a el estadio de plántula. Esto es debido a que los roedores dispersan o depredan las semillas o frutos que remueven; si las

dispersen, entonces el tamaño poblacional de plántulas se incrementará; si las depredan, habrá un decremento en el reclutamiento de nuevos individuos a el estadio de plántula.

Aunque lo anterior no es necesariamente cierto, ya que en ambos casos se requiere de realizar estudios más completos (ver p. ej. Louda, 1982; Harper, 1977).

Considero que esto se verificara con aquellas especies que son avidamente removidas, mientras que las especies que son poco removidas (menos del 10 %) no se verán afectadas significativamente en el reclutamiento de nuevos individuos al estadio de plántula por la actividad que puedan desarrollar los roedores en sus parches de propágulos. Lo mismo sucedera con aquellas especies que no son removidas.

En el desarrollo de la investigación se lograron obtener resultados y observaciones como para poder establecer como conclusiones:

1. Los principales removedores de semillas o frutos del suelo de la selva son roedores de la especie Heteromys desmarestianus.

2. Los roedores de dicha especie son primordialmente depredadores de las semillas o frutos que remueven, a pesar de que no consumen de inmediato todas las semillas o frutos removidos dado que los almacenan. Esos frutos o semillas almacenados están "demográficamente muertos" (cf. Dirzo y Dominguez, 1986) pues los lugares de almacenaje no son adecuados para que haya un establecimiento de plántulas en esos sitios, por lo que la dispersión secundaria que se pueda realizar por roedores es mínima.

3. La variación de la densidad de semillas o frutos influye significativamente en la probabilidad de que una semilla o fruto sea removido por un ratón, obteniéndose que a mayor densidad de semillas o frutos será mayor la probabilidad de que estos sean removidos por ratones.

4. Las etapas serales van a tener una fuerte influencia en el proceso de remoción de semillas o frutos por ratones. Los sitios maduros presentan una mayor probabilidad de que una semilla o fruto sea removido por ratones, seguida (en un gradiente descendente de probabilidad de remoción) de las fases sucesionales intermedias, en los claros la probabilidad de remoción es más baja.

Finalmente, se encontró de forma general que la remoción de semillas o frutos es un proceso de naturaleza multifactorial, es decir que son varios factores y sus interacciones los que van a definir el patrón de remoción de semillas o frutos.



### CAPITULO III.

INTERPRETACION GENERAL DEL IMPACTO DE LOS FACTORES A TRAVES DE LA  
REMOCION DE SEMILLAS EN LAS POBLACIONES DE PLANTAS EN LOS  
TUXTLAS.

INTRODUCCION.

La remoción es una interacción biótica de relevancia en los ecosistemas tropicales así como en otros ecosistemas.

Se ha demostrado que la remoción es el resultado de procesos evolutivos a nivel químico, físico, espacial y temporal tanto en plantas como en animales (Janzen, 1971; Smith, 1970; Vanden Wall y Balda, 1977; Van der Pijl, 1972). Indiscutiblemente, la remoción de semillas por animales ha contribuido a establecer la composición y estructura de la vegetación en diferentes ecosistemas del planeta (Janzen, 1971). Por un lado, la dispersión de semillas puede propiciar el establecimiento y desarrollo de plántulas (Harper, Lovell and Moore, 1970) que colonizen nuevos habitats, y por otro igualmente importante, al escape de las semillas, es la depredación de semillas ya sea por pre o postdispersión con lo cual se va establecer la estructura de las poblaciones vegetales (Janzen, 1971).

Sin embargo, es evidente que los procesos y patrones de remoción (depredación y dispersión) deben ser analizados ecológica y evolutivamente (Gadgil and Bossert, 1970; Janzen, 1971).

El proceso de remoción de semillas o frutos por ratones y su relación con el aprovechamiento de las semillas o frutos por los animales.

A partir de los resultados y conclusiones obtenidos en los 2 capítulos precedentes se puede establecer que la remoción de semillas o frutos de las especies de plantas estudiadas está estrechamente relacionada con el aprovechamiento de las mismas por los ratones de la especie *Heteromys desmarestianus* en condiciones de laboratorio, encontrándose las siguientes relaciones :

1. Las especies ingeridas con rendimientos positivos fueron las especies que presentaron las mayores tasas de remoción.

2. La especie ingerida con rendimientos negativos obtuvo una tasa de remoción baja.

3. La especie no ingerida tampoco fue removida es decir que presentó una tasa de remoción igual a cero.

Es sugerible que los principales removedores de semillas o frutos del suelo en Los Tuxtlas hacen una selección de semillas prefiriendo aquellas que satisfagan sus demandas energéticas primarias; esta preferencia se ve reflejada en la remoción de semillas o frutos.

Es así como la estrategia de alimentación de *Heteromys desmarestianus* es establecida en esencia con bases energéticas.

La actividad alimenticia de *H. desmarestianus* puede contribuir a determinar la composición y estructura de la vegetación actual en el área de estudio, si esto es cierto se destaca la importancia de los ratones en la dinámica de la selva.

Es probable que el impacto de la población de ratones en

cuatro de las seis especies estudiadas sea significativo dadas sus altas remociones, por lo que sería interesante complementar el presente estudio con estudios de la demografía de estas plantas. Es posible que la actual distribución de las plántulas de esas especies en el área esté determinada, en parte, por la acción de remoción de semillas y frutos por ratones.

En contraste, en aquellas especies (ingeridas con rendimientos negativos y no ingeridas) en las que la remoción es muy baja o no existe probablemente el impacto de la actividad de los ratones no es tan determinante en la distribución actual de esas especies en el área como lo es la actividad de otros animales (otros vertebrados, insectos, etc.).

El hecho de que existan semillas o frutos poco preferidos por los ratones también es una determinante en la sobrevivencia de las semillas o frutos de la especie pues al escapar de la depredación de los ratones incrementan sus posibilidades de sobrevivir, aunque esto depende de la demografía de las plantas.

Por otra parte es bien claro que la composición del sombreado de semillas es generada por toda la comunidad y se constituye como el eslabón base en la alimentación de un gran número de animales.

Cuando los animales están ausentes (por ser cazados o porque la producción de semillas es muy baja) o cuando las semillas y plántulas están muy bien protegidas químicamente, el tapete de plántulas es verdaderamente impresionante (Janzen, 1973). Lo anterior genera un flujo de nutrientes totalmente diferente a cuando se encuentran presentes depredadores de semillas.

A partir de esto se puede establecer que los ratones removedores de semillas en Los Tuxtlas están actualmente jugando un papel importante en el flujo de nutrientes, ya que los otros depredadores y dispersores de semillas típicos del ecosistema se encuentran ausentes o sus densidades son tan bajas (véase Cap.2), que probablemente no tienen gran relevancia en el flujo de nutrientes y energía del área de estudio.

Sin embargo, deseo hacer notar que hay otros organismos que son quizás tan o más importantes que los mamíferos en la depredación de semillas, como pueden ser los insectos y patógenos (hongos) como agentes de daño parcial o total en semillas o frutos.

Del presente estudio resulta que el proceso de remoción de semillas no es unifactorial, es decir, que no únicamente la actividad alimenticia de los roedores va a influir en la composición y estructura de la vegetación, ya que estas dos características de la vegetación influirán en el patrón de remoción y por lo tanto de utilización de semillas por los ratones constituyéndose de esa manera un proceso de multifactorial.

Es evidente que la remoción por roedores no es un proceso único, es por el contrario la resultante de una serie de respuestas de los roedores a factores determinantes de la remoción como son:

1. Tipo de semilla. Esto está determinado por las características propias de las semillas como son por ejemplo: el tamaño, el color, el olor, valor calorico, calidad de nutrientes, dureza, etc..

2. La densidad de las semillas. Los roedores presentan una respuesta a la disponibilidad de semillas teniendo una mayor preferencia por aquellos sitios donde las semillas son más abundantes (Mayores densidades de semillas).

3. Las etapas seriales de la selva. Este estudio demuestra que las semillas que tienen una mayor probabilidad de ser removidas por roedores son aquellas que se encuentran en sitios maduros, disminuyendo la probabilidad de remoción en fases Sucesionales Intermedias y en claros.

Estos tres factores determinantes de la remoción de semillas o frutos por ratones en Los Tuxtlas probablemente están interactuando entre sí por lo que se incorporan al proceso multifactorial que a su vez influye directamente en el reclutamiento de plántulas (Fig. 11).

A través de la remoción de semillas o frutos por ratones se puede inferir que las interacciones bióticas son muy complejas y difíciles de abordar para su estudio. De aquí que sean poco conocidas las interacciones bióticas que se verifican en las selvas y por lo consiguiente es muy poco lo que se conoce de los procesos determinantes de esas interacciones.

Lo que se conoce es que las interacciones bióticas en los trópicos son muy diversas y son quizás la fuerza motriz que genera la evolución en estas zonas.

Es evidente, al igual que otras interacciones bióticas, que la remoción de semillas o frutos está sujeta en el último de los casos a la fitoquímica y a los complejos procesos metabólicos de la planta y el animal, lo cual hace más intrincado el

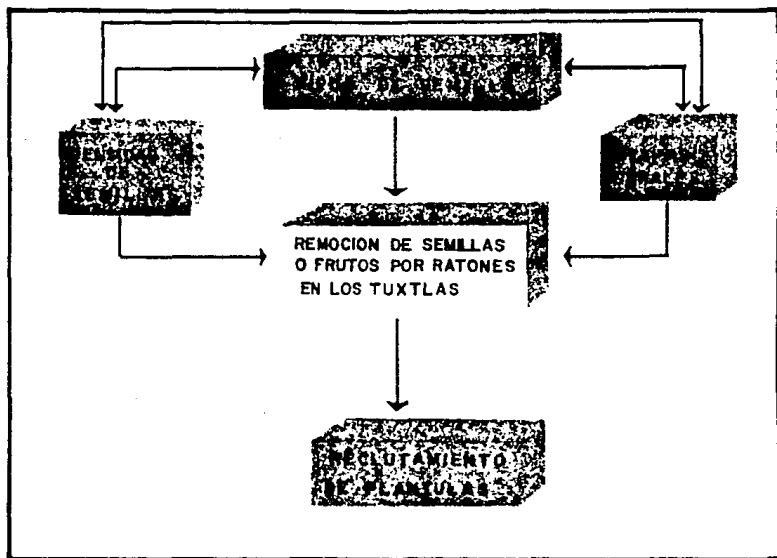


FIGURA. II LA REMOCION DE SEMILLAS POR RATONES PROBABLEMENTE ESTA DETERMINADA POR LOS TRES FACTORES QUE AQUI SE MUESTRAN, LOS QUE A SU VEZ ESTAN RELACIONADOS ENTRE SI.

TODO LO ANTERIOR PROBABLEMENTE INFLUYE EN RECLUTAMIENTO DE PLANTULAS.

conocimiento de tales interacciones. No obstante que la remoción de semillas ha sido poco estudiada en diferentes ambientes (desiertos y selvas caducifolias) se ha demostrado que ésta interacción es importante en la estructuración tanto de las poblaciones animales como en las de los vegetales y en general de la comunidad (cf. Kotler, 1964; M'Closkey, 1963; Janzen, 1963, 1966).

Para este estudio en particular, se obtuvieron resultados que sugieren que en Los Tuxtlas la remoción de semillas o frutos por ratones puede ser importante en la estructuración de las poblaciones vegetales así como en la de la población de los mismos ratones.

También en cualquier plan de manejo y conservación así como de regeneración que se desee implementar en Los Tuxtlas es importante tener el mayor conocimiento posible de las múltiples interacciones que se verifican en la zona. De esta manera se podrá usar la comunidad procurando conservar al máximo los diferentes procesos determinantes de las interacciones bióticas.

Es a partir de aquí que destacan los resultados que se obtuvieron en el desarrollo de la presente investigación.

El conocimiento de la remoción de semillas o frutos por ratones en Los Tuxtlas debe ser enriquecido mediante la generación de nuevos estudios tomando como punto de partida el presente trabajo.

El estudio de la remoción de semillas o frutos por ratones ofrece un campo muy amplio de estudio en los trópicos, tanto desde un punto de vista fitocéntrico, como de un punto de vista



zoocentrico.

#### CONCLUSIONES GENERALES.

Se encontró que la remoción de semillas o frutos es una más de las múltiples interacciones bióticas que se verifican en las selvas y que en conjunto producen la exuberancia y gran diversidad biológica palpable a simple vista.

En el presente trabajo se demostró que la remoción de semillas por ratones es un proceso multifactorial pues son varios los factores que determinan la remoción.

El tipo de semilla, la variación de la densidad de semillas y las etapas serales de la selva o el lugar en donde es depositada la semilla son factores determinantes de la remoción de semillas por ratones.

En forma general se obtuvo una idea proximal acerca del impacto de la población de roedores sobre las semillas o frutos de algunas de las principales especies arbóreas de la selva, encontrándose que la remoción de semillas por ratones (en particular *U. demacostianus*) probablemente contribuye a estructurar las poblaciones de las especies vegetales estudiadas.

#### SUGERENCIAS :

Durante el desarrollo de la presente investigación me pude dar cuenta que hace falta información para poder tener un panorama más completo de lo que es una selva alta perennifolia y de las interacciones bióticas que se verifican todos los días en ella. Creo que nunca podremos llegar a conocer y comprender totalmente el funcionamiento y esencia de las selvas neotropicales pues apenas se están dando los primeros pasos para resolver el enigma que representan los sistemas tropicales.

Lamentablemente, estos ecosistemas que, a pesar de ser los mejores representados en nuestro planeta hasta hace unos pocos años, actualmente son los más devastados y degradados por la mano del hombre convirtiendolos en ranchos ganaderos, y en el mejor de los casos en sembradíos de especies domesticas que son efimeros. El devastamiento de las selvas se incrementa con el transcurso del tiempo y hasta estos momentos es incontrolable por lo que ya no se dispone de mucho tiempo para conocer más acerca de los diversos procesos que se llevan a cabo en las selvas. Es por eso que cualquiera sugerencia que aqui se haga es igual de importante pues creo que a través de la realización de cualquiera de ellas se hará una luz más ante la obscuridad que representan las selvas.

Las siguientes sugerencias estan fundamentadas en los resultados obtenidos durante el presente estudio:

1. Realizar la evaluación fitoquímica de semillas o frutos que puedan ser potencialmente removidos por roedores, poniendo especial énfasis en el valor calórico de las semillas o frutos.

2. Realizar un extensión del presente estudio incluyendo a otras especies de plantas.

3. Evaluar el efecto de la defaunización de Los Tuxtlas en el proceso de la remoción de semillas o frutos del suelo.

4. Evaluar la remoción por roedores debajo de arboles remanentes de la selva ubicados en pastizales.

5. Realizar un estudio similar al presente pero en otros ecosistemas con el objetivo de ver que tan generales son los patrones encontrados.

#### LITERATURA CITADA.

- Aguirre, L.G. 1972. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta parennifolia en Balsapote, Veracruz. Tesis profesional (Biología) Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Alcozo, T.M. and E.O. Zimmerman. 1973. Food habits and dietary overlap of two heteromyid rodents from the mesquite plains of Texas. J. Mammal. 54: 900-908.
- Anderson, D.C. 1962. Comparative population ecology of Dipodomys microps in a Costa Rican wet forest. Unpubl. Ph.D. Dissert University of Southern California.
- Ayenzu, E.C. 1981. Selvas. Ediciones Folio, Barcelona, España.
- Beard, J.C. 1955. The classification in northern tropical America. Ecol. Monogr. 23 : 147-215.
- Beasley, J.C. 1969. Dependence of desert rodents on winter annuals and precipitation. Ecology, 50(4): 721-723.
- Dobers, M. 1982. Foraging behavior in heteromyid rodents: field evidence of resource partitioning. J. Mammal. 53: 321-327.
- Doddy, C. 1945. Bioenergetics and Growth. Reinhold Publ. New York.
- Bronson, F.H. 1975. Mammalian Reproduction: An Ecological Perspective. Biology of Reproduction 32: 1-26.
- Brown, J.H. 1977. Species diversity of seed eating desert rodents in sand dune habitats. Ecology, 54: 775-787.

- Brown, J.H. 1975. Geographical ecology of desert rodents. In: M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.). Ecology: an Evolution of Communities. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Brown, J.H. and W.D. Davidson. 1977. Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. Science 195 (162): 820-822.
- Brown, J.H. and G.A. Lieberman. 1973. Resource utilization and coexistence of seed eating desert rodents in sand dune habitats. Ecology, 54: 782-797.
- Brown, J.H., O.J. Reichman and W.D. Davidson. 1979. Granivory in desert ecosystems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 201-227.
- Coste-Estrada, R. and A. Estrada. 1982. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. J. Trop. Ecol. 2: 349-357.
- Córdova, D. 1985. Demografía de árboles tropicales. p. 103-123. En: A. Gómez Pompa, C. del Amo (eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Vol. II. Edit. Alhambra Mexicana, México, D.F.
- Davidson, D. and C. Morton. 1981. Competition for dispersal in ant disperse plants. Science 213: 1259-1261.
- Dirzo, R.M. 1987. Estudios sobre interacciones planta herbívoro en "Los Tuxtlas", Veracruz. Rev. Biol. Trop. 35(supl.1): 119-131.
- Dirzo, R.M. 1987. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas". Instituto de Biología, UNAM. México.

- Dirzo, R.M. and C. Dominguez. 1984. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. p. 237-249. In: A. Estrada y T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Dobzhanski, T. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Sci.* 30: 209-221.
- Emlen, J.M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am. Nat.* 100: 611-617.
- Emlen, J.M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Addison Wesley Co., Reading, Massachusetts.
- Emlen, J.M. and M.G.R. Emlen, 1975. Optimal choice in diet: Test of a hypothesis. *Am. Nat.* 109: 427-435.
- Fenner, M. 1995. Seed Ecology. Chapman and Hall. New York.
- Fleming, T.H. 1971. Population ecology of three species of neotropical rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 143: 1-47
- Fleming, T.H. 1974. The population of two species of Costa Rican heteromyid rodents. *Ecology* 55: 493-510.
- Fleming, T.H. 1977. Response of two species of tropical heteromyid rodents to reduced food and water availability. *J. Mammal.* 58: 102-106.
- Fleming, T.H. and G.J. Drown. 1975. An experimental analysis of seed hoarding and burrowing behavior in two species of Costa Rican heteromyid rodents. *J. Mammal.* 56: 301-315.
- Flores, M.G., J. Jiménez, X. Madrigal, F. Moncayo, F. Takaki. 1971. Memoria del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F.

- Freeland, W.J. and D.H. Janzen. 1971. Strategies in herbivory by mammals: The role of plant secondary compounds. *Am.Nat.* 109: 269-289.
- Gadgil, M. and W. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *Am.Nat.* 104: 1-24.
- Garcia, C. 1970. Los climas del Estado de Veracruz. *An. Inst. Biol. Mex. Ser. Bot.* 41: 1-42.
- Gonzalez-Espinosa, M. 1982. Seed predator by desert harvester ants and rodents in Central Mexico. Ph.D. Dissertation. University of Pennsylvania, Philadelphia, U.S.A.
- Gyug, E.W. and J.C. Millar. 1980. Fat levels in a subarctic population of *Peromyscus maniculatus*. *Can. J. Zool.* 58: 1341-1344.
- Hall, E.R. and K.R. Kelton. 1959. *The mammals of North America*. Vols. I y II. The Ronald Press Company, New York.
- Hallwachs, W. and D.H. Janzen. 1982a. Guanacaste seeds (*Enterolebum cyclocarpum*) as food for Costa Rican spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Bronesia*
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of plants*. Academic Press, New York, U.S.A.
- Harper, J.L., P.H. Lovell and K.G. Moore. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 327-356.
- Hay, M.E. and P.J. Fuller. 1981. Seed escape from heteromid rodents: The importance of microhabitat and seed preference. *Ecology*, 62: 1395-1399.
- Heithaus, E.R. 1981. Seed predation by rodents on three ant dispersed plants. *Ecology*, 62: 136-145.

- Hervey, G.R. 1977. Physiological mechanisms for the regulation of energy balance. *Nutr.Coc.Proc.* 30: 119-122.
- Hinds, D.C. and R.C. MacMillen. 1985. Scaling of energy, metabolism and evaporative water loss in heteromyid rodents. *Physiol. Zool.* 58(3): 282-298.
- Howard, W.C. and R.C. Cole. 1967. Olfaction in seed detection by mice. *J. Mammal.* 48: 147-150.
- Howe, H.F. and G.A. Vandekerkhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, 60: 180-189.
- Hughes, R.H. 1979. Optimal diets under the energy maximization premise: the effects of recognition time and learning. *Am.Nat.* 113: 209-221.
- Ibarra, G.M. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Illescas, H.M.R. 1987. Algunos aspectos de la ecología post dispersión de semillas de una especie arbórea, *Ticshilia martiana* (Meliaceae). En la selva de los Tuxtlas Veracruz. Tesis profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Inouye, S. 1981. Interactions among unrelated species: Granivorous rodents, a parasitic fungus, and a shared prey species. *Oecologia* 49: 425-427.
- Jansen, D.H. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, 23(1) : 1-27.
- Jansen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Am.Nat.* 104: 501-528.

- Janzen, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 2: 465-492.
- Janzen, D.H. 1979. How to be a fig? *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 10: 13-51.
- Janzen, D.H. 1981. Lectins and plant herbivore interactions. *Recent Advances in Phytochemistry.* 15: 241-258.
- Janzen, D.H. 1981c. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's Tapir. *Biotropica*, 13(suppl.): 59-63.
- Janzen, D.H. 1981e. Habitat, dung quantity, and seed removal by rodent seed predators from Costa Rican horse dung. *Ecology*, 62(7): 587-592.
- Janzen, D.H. 1982a. Seed removal from fallen guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). *Biotropica*, 14/20: 425-429.
- Janzen, D.H. 1982b. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: Influence of habitat and amount of dung. *Ecology*, 63(6): 1887-1900.
- Janzen, D.H. 1982c. Attraction of *Liomys* mice to horse dung and the extinction of this response. *Anim.Behavior* 30: 483-489.
- Janzen, D.H. 1983. Food webs: who eats what, why, how, and with what effects in a tropical forest? p. 167-192. In: F.D. Golley (ed.). *Tropical Rain Forest Ecosystems. A Structure and Function*. Elsevier Scientific Publ.Comp. Amsterdam.



- Janzon, D.H. 1986. Mico, big mammals and seeds: it matters who defecates what where. p. 251-271 In: A. Estrada y T.H. Fleming (eds.), *Ecogivores and seed dispersal*. W.Junk Publishers, Dordrecht.
- Kenagy, G.J. 1973. Daily and seasonal patterns of activity and energetics in a heteromyid rodent community. *Ecology*, 54: 1201-1219.
- Kotler, D.P. 1984. Risk of predation and the structure of desert rodent communities. *Ecology*, 65: 689-701.
- Lacher, T.E.Jr.; M.R. Willig, and M. Mares. 1982. Food preference as a function of resource abundance with multiple prey types: an experimental analysis of optimal foraging theory. *Am.Nat.* 102(3): 297-316.
- Lauer, W. 1968. Problemas de la división fitogeográfica en América Central. p. 139-154. En: *Oecologia de las regiones montañosas de las Américas tropicales*. F.Duemmlers Verlag, Bonn.
- Lawhon, D.K. and M.C. Hafner. 1981. Tactile discriminatory ability and foraging strategies in Kangaroo Rats and Pocket Mice (Rodentia: Heteromyidae). *Oecologia* 50: 303-309.
- Lemen, C.A. and M.L. Rozensweig. 1978. Microhabitat selection in two species of heteromyid rodents. *Oecologia*, 33: 127-135.
- Leopold, A.C. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology*, 31: 507-518.
- Lockard, R.D. and J.C. Lockard. 1971. Seed preferences and buried seed retrieval of *Dipodomys deserti*. *J.Mammal.* 52: 219-221

- Lot-Melgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. p. 31-69 En: A. Gómez Pompa, C. Vázquez Yanes, C. del Amo y A. Butanda (eds.), Regeneración de Selvas. CECSA. INIREB, Xalapa. México.
- Louda, S.M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Urtica dioica* (Asteraceae) by flower and seed feeding insects. J. of Ecology 70: 43-53.
- MacArthur, R. and E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. Amer. Nat. 100: 603-609.
- Magaña, C.G.C. 1987. Análisis de modelos de captura-recaptura para pequeños mamíferos. Tesis profesional (Biología). ENEP Istacala. UNAM.
- Martínez Ramos, M. 1980. Aspectos zinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM.
- Martínez Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. p.191-240 En: A. Gómez Pompa, et al., (eds.). Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. Ed. Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán and D. Piñero. 1987. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En prensa. In: M. Hutchins and A. Watkinson (eds.). Plant Population Biology. 20 Symposium of the British Ecological Society. Ed. Blackwell.

- M'Closkey, R.T. 1990. Spatial patterns in sizes of seeds collected by four species of heteromyid rodents. *Ecology*, 61: 426-429.
- M'Closkey, R.T. 1981. Microhabitat use in coexisting desert rodents: the role of population density. *Oecologia* 50: 310-315.
- M'Closkey, R.T. 1983. Desert rodent activity: response to seed production by two perennial plant species. *Oikos* 41: 233-238.
- M'Closkey, R.T. 1985. Patterns of microhabitat use and seed collection within populations of heteromyid rodents. *Can.J.Zool.* 63: 325-330.
- Morson, M.H. and R.L. Kirkpatrick. 1981. Relative sensitivity of reproductive activity and body fat level to food restriction in white footed mice. *Am.Midl.Nat.* 103: 305-312.
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*. Edición del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez. 2 vols.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol.Soc.Bot.Mex.* 29: 29-179.
- Morton, S.R., D.S. Hinds, and R.E. MacMillan. 1990. Check Pouch capacity in Heteromyid rodents. *Oecologia* 46: 143-146.
- Ng, F.C.P. 1979. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tomlinson, P.E. and Zimmerman, M.H. (eds.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press. London.

- O'Dowd, F. and M. Ily. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology*, 61: 531-540.
- Parr, A. and T.H. Fleming. 1980. Ants and rodents predation on small animal dispersed seeds in a dry tropical forest. *Drosophila* 17: 11-22.
- Pianka, E.R. 1979. Ecologia evolutiva. Ediciones Omega, S.A. Barcelona, España.
- Piñero, D.J., J. Coruhán and Alberdi. 1981. The cost of reproduction in a tropical palm. *J. of Ecology*, 70: 473-482
- Price, M.V. 1977. Validity of live trapping as a measure of foraging activity of heteromyid rodents. *J.Mammal.* 58: 107-110.
- Price, M.V. 1978a. Seed dispersion preferences of coexisting desert rodent species. *J.Mammal.* 59: 624-626.
- Price, M.V. 1978b. The role of microhabitat in structuring desert rodent communities. *Ecology*, 59: 910-921.
- Price, M.V. 1984. Microhabitat use in rodent communities: predator avoidance or food partitioning? *Netherlands Journal of Zoology*, 34: 63-80.
- Price, M.V. and K.M. Heins. 1984. Effects of seed density and soil texture on rates of seed harvest by heteromyid rodents. *Oecologia* 61: 420-425.
- Price, M.V. and K.A. Kramer. 1984. On measuring microhabitat affinities, with special reference to small mammals. *Oikos* 42: 349-354.

- Price, M.V. and N.M. Waser. 1985. Microhabitat use by heteromyid rodents: effects of artificial seed patches. *Ecology* 66(1): 211-219.
- Pulliam, H.R. 1974. On the theory of optimal diets. *Am.Nat.* 108:59-74.
- Pulliam, H.R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *Am.Nat.* 109: 765-768.
- Quintana, P.F.A. 1985. Dispersión de las semillas de Nopal (*Opuntia* spp.) por animales silvestres y domesticos on "El Gran Tunal, San Luis Potosi. Tesis de Licenciatura. Fac de Ciencias UNAM.
- Rappart, D.J. 1971. An optimization model of food selection. *Am.Nat.* 105: 575-588.
- Raven, P.H. 1977. Perspectives in tropical botany: concluding remarks. *Ann.Miss.Bot.Gard.* 64: 746-748.
- Reichman, G.J. 1975. Relationships of desert rodent diets to available resources. *J.Mammal.* 56: 731-751.
- Reichman, G.J. 1977. Optimization of diets through food preferences by heteromyid rodents. *Ecology* 59: 454-457.
- Reichman, G.J. 1983. Behavior of desert heteromyids. p. 77-88. In: *Great Basin Naturalist Memoirs. Biology of Desert Rodents*. Brigham Young University, USA.
- Reichman, G.J. and K. Wende Graeff. 1975. Influence of green vegetation on desert rodent reproduction. *J.Mammal.* 53: 503-506.
- Rosenthal, G.A. and D.H. Janzen. (eds.). 1979. *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, Inc. New York, USA. 718 p.

- Rosenzweig, M.L. 1977. Habitat selection experiments with a pair of coexisting heteromyid rodent species. *Ecology*, 51: 111-117.
- Rosenzweig, M.L. and F. Sterner. 1970. Population ecology of desert rodent communities: body size and seed husking as a basis for heteromyid coexistence. *Ecology*, 51: 217-224.
- Ruebel, C. 1930. *Pflanzengesellschaften der Ede*. Verlag H. Huber. 464 p.
- Rzedowski, J. 1966. *Vegetación del Estado de San Luis Potosí*. Acta Cient. Potos. 5: 5-291.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D.F. 122 p.
- Sánchez Cordero, U. and T.H. Fleming. 1983. Ecology of tropical heteromyids. En prensa. In: *Biology of the family Heteromyidae*. Spec. Publ. Amer. Soc. Mamm.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. p. 161-188. In: O. Colbrig (ed.). *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- Schmidt-Nielsen, K. 1975. *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge Univ. Press. London. 599 p.
- Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 369-404.
- Shaw, W.T. 1934. The ability of the Giant Kangaroo Rat as a harvester and storer of seeds. *J. Mammal.* 15: 275-286.

- Smigel, D.W. and M.L. Rosenzweig. 1974. Experimental test for seed size selection and allocation in *Dipodomys deserti* and *Dipodomys microps*. Ecology, 55: 329-339.
- Smith, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. Ecol. Monogr. 40: 349-371.
- Smith, C.C. and D. Follmer. 1972. Food preferences of squirrels. Ecology, 53: 82-91.
- Smith, H. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a Neotropical forest. Am.Nat. 104: 25-35.
- Tappin, D.T. 1941. Natural history of the Tulare Kangaroo rat. J.Mammal. 22: 117-148.
- Thompson, S.D. 1985. Bipedal hopping and seed dispersion selection by heteromyid rodents: the role of locomotion energetics. Ecology 66(1): 220-229.
- Van der Pijl, L. 1972. Principles of Dispersal in Higher Plants. Springer Verlag, New York, USA. 162 p.
- Vander Wall, C.B. and R.P. Balda. 1977. Coadaptations of the Clark's nutcracker and the piñon pine for efficient seed harvest and dispersal. Ecol. Monogr. 47: 89-111.
- Vázquez Yanes, C. 1983. Estudio sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálida húmeda de México. p. 299-387. En: A. Gómez Pompa, C. Vázquez Yanes, C. del Amo y A. Estrada (eds.). Regeneración de Selvas. Ed. CEECA. INIREC, Malapa, Ver. México.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Am.Nat. 108: 290-304.

Willson, M.F. 1971. Seed selection in some North American finches.

Condor 73: 415-429.

Zsr. H.J. 1984. Biostatistical Analysis. Second edition.

Prentice Hall, New Jersey, USA.



APENDICE A.

Descripción de las especies vegetales estudiadas.

(Tomado de Ibarra, 1985.)

Omphalea glauca.

Euphorbiaceae.

"Corcho".

Forma : Arbol de 15 25 ( 30 ) m de altura y 30 60 cm de d.a.p.

Contrafuertes insinuados de 4 a 6 por tronco, redondeados.

Tronco cilindrico, un poco más engrosado en la base, recto.

Cortiza lisa, gris verdosa, lenticelas prominentes, alargadas longitudinalmente, de 3 7 mm. de largo.

Copa abierta, relativamente redondeada.

Hojas: simples, en espiral. Pecíolo de 7 15 cm. de largo y 0.2 0.4 de ancho, rollizo, con dos glándulas (?) localizadas en su ápice, verdosas, opacado transparente al desprenderlo del tallo.

Lámina de ( 6 ) 13 25 cm. de largo y de ( 6 ) 10 12 cm. de ancho, ovado cordada, base cordada a ligeramente truncada, ápice acuminado o redondeado, margen entero, haz obscuro, glabro, envés más pálido, pubescente, venación actinodroma con 7 venas basales.

Flor: Planta monoica, protogina. Panícula de 30 50 cm. de largo incluyendo el pedúnculo, péndulas. Pedúnculo de 2 10 cm. de largo y 0.5 1 cm. de ancho, rollizo, glabro. Pedicelo de 0.5 1 mm. de largo, verdoso, rollizo, glabro. Flores estaminadas caedizas, con 4 tépalos, dos de mayores dimensiones, de 3.7 4.3 mm. de largo y 2.0 3.2 mm. de ancho, cóncavos, con una mácula rojiza, margen ciliolado, dos más pequeños, de 1.0 2.2 mm. de largo y 1.0 2.2 mm

de ancho, con características similares a los de dimensiones mayores; estambres 2(3) formando una estructura en forma de "sombrilla", con las tecas en un extremo, asemejando si son observadas desde arriba, un riñón; sin pistilo. Flores pistiladas persistentes, con un pedicelo de 0.5 0.8 mm. de largo, verrucoso, glabro, rollizo. Perigonio (sépalos?) de 4 elementos de 1.2 mm. de largo y 1.5 mm. de ancho, verrucoso, ampliamente elípticos, imbricados, ápice redondeado y margen ciliolado; sin estambres; pistilo de 3.7 mm. de largo, piriforme, verde lustroso, estigma umbilicado, lustroso, pardo.

Fruto: Baya de 10 55 mm. de largo y 50 58 mm. de ancho, subgloboso o esférica, verde brillante, con el mesocarpio blanco, y con 3(4) semillas por fruto. Semillas de 22 28 mm. de largo, 23 27 mm. de ancho y 13 21 mm. de grueso, negras, grisáceas al secar, subglobosas y ligeramente aplanadas, triangulares al corte transversal.

Fenología: Árboles con comportamiento fenológico irregular.

Existe una gradación en los individuos de la población que va desde individuos totalmente defoliados por las larvas de un herbívoro específico (palomilla diurna y migratoria Urania fulgens L.) a individuos que no son forrajeados a individuos que no son dañados tan intensamente. Caducifolios de febrero-marzo, produciendo hojas verdes pálidas antes de florecer, sin embargo, en este periodo pueden encontrarse individuos no caducifolios.

La floración y fructificación es irregular, aunque es más probable la floración de Septiembre-Abril y la fructificación de Agosto-Marzo.

Usos: Aguilar (1966), menciona que puede ser ocasionalmente cultivados como sombra de café y que sus semillas contienen de 45-55 % de aceite, semiseco, el cual es excelente para la industria del jabón.

Puede ser usado en carpintería en general y muebles (Echenique y Barajas, 1976). El pericarpio cuando maduro, posee buen sabor al igual que los cotiledones de las semillas (los cotiledones con sabor similar al de la nuez).

Distribución: se lo encuentra en Veracruz, Oaxaca y Chiapas. Se encuentra además en Guatemala.

### Cymbopetalum baillonii

Annonaceae

"Huevo de mono"

Forma: Árbol de 17-25 m. de alto y de 25-40 cm. de d.a.p. Contrafuertes insinuados, de hasta 50 cms. de altura. Tronco cilíndrico, ligeramente acostillado. Corteza lisa, pardo negruzca, lenticelas inconspicuas en líneas longitudinales evidentes. Copa densa, alargada, relativamente redondeada, con las ramas muy cercanas entre sí y con apariencia verticilada.

Hojas: simples, alternas. Pecíolo de 0.5-1 mm. de largo y 0.5-1 mm. de ancho, semirollizo, grueso, pardo glabrescente. Entrenudos grisáceos, con lenticelas amarillas abundantes. Lámina de (3) a 15(25) mm. de largo y 2-3 mm. de ancho, elíptica, oblonga o ligeramente ovada, base aguda o cuneada, ápice redondeado, ocasionalmente acuminado, margen entero, haz oscuro, envés más pálido y con ambas caras brillantes, glabras, ligeramente crasas, venación pinnada, de (3) 10-14 (10) venas secundarias,

inconspicuas.

Flor: plantas monoclinas. Flores solitarias, situada frecuentemente en las cicatrices de hojas caídas, de 6-11 cm. de largo incluyendo el pedúnculo. Pedúnculo de 30-70 mm. de largo y de 2-3 mm. de ancho, glabro, con lenticelas amarillas. Cáliz con 3 sépalos de 3-5 mm. de largo y 6-7 mm. de ancho, libres, verdosos, glabros y ovado triangulares; pétalos seis, verdosos a amarillentos, carnosos, cóncavos y dispuestos en dos hileras con tres elementos en cada una de ellas, glabros, los exteriores de 1.3-1.6 cm. de largo y 1.4-1.6 cm. de ancho, ovados, los interiores de 1.5-2.3 cm. de largo y 1-2.3 cm. de ancho, elípticos y con una depresión longitudinal en su parte media; estambres y pistilos en un cuerpo globoso, ambos numerosos, estambres de 2-3 mm. de largo, localizados en la periferia y pistilos de similares longitudes, pero disponiéndose hacia el centro de la estructura mencionada.

Fruto: infrutescencia de 3-17 frutos por racimo, insertos sobre el disco floral y permaneciendo durante largo tiempo los frutos en el árbol de manera inmadura. Frutos de 15-25 cm. de largo y de 4-10 cm. de ancho, cilíndricos, rojos, lustrosos y con 12-35 semillas por fruto. Semillas de 13-19 mm. de largo, 9.5-7 mm. de ancho y 5.5-7 mm. de grueso, cilíndricas, aplanadas, pardo rojizas y negras al secar, cubiertas con un arilo rojizo. Endospermo ruminado (Lawrence, 1951).

Fenología: especie que produce hojas verdes pálidas cuando florece de marzo mayo (junio). Fructifica de febrero mayo.

Usos: por su atractiva figura y excelente trabajabilidad su

madera es apropiada para la construcción de interiores, además de que por poseer un peso mediano, dureza y grano recto la hacen adecuada para labores de contrachapado (Angeles, 1931).

Distribución: en el golfo se le localiza en Veracruz y Tabasco, por el Pacífico en el estado de Chiapas.

Erosimum alicastrum

Moraceae

"Ojoche" o "Ramón"

Forma: árbol de 20 25( 30) m. de altura y 50 70 cm. de d.a.p. Contrafuertes de 1.5 1 m. de alto, 3 10 por tronco, redondeados a ligeramente tubulares, aplanados. Corteza lisa, parda grisácea con tonos amarillentos, lenticelas redondeadas o más largas que anchas, abundantes y distribuidas irregularmente, engrosamientos semicirculares, tenues. Exudado blanquecino relativamente abundante y después de cierto tiempo adquiriendo una consistencia pegajosa. Copa abierta, irregular.

Hojas: simples, alternas. Pecíolo de 5 7 mm. de largo y 1 1.5 de ancho, supracanalado, glabro y exudado blanco y denso al desprenderlo del tallo. Lámina de 3 13( 18) cm. de largo y de 2.5 5( 10) cm. de ancho, ovada o raramente elíptica, base aguda o truncada, en ocasiones asimétrica, ápice acuminado a cuspidado, raramente redondeado, margen entero, haz obscuro (sombra) a verde amarillento (luz), envés pálido, con ambas superficies glabras, venación pinnada, de 12 16 venas secundarias, ampliamente separadas entre sí y muy prominentes por el envés. Venas axilares por lo general persistentes, de 2 3.5 mm. de largo. Vena terminal de 3 10 mm. de largo, cónica, verdosa, persistente.

**Flor:** plantas dioicas. Cabezuelas estaminadas de 11 25 mm. de largo y de 3 13 mm. de ancho, redondeadas, blanquecinas, caedizas. Pedúnculo de 4 7 mm. de largo y de 0.5 1 mm. de ancho, glabro. Flores con sépalos inconspicuos, estambre solitario de 1 1.7 mm. de largo, tecas amarillentas a pardas; careciendo de pistilo. Cabezuela de 5 7 mm. de largo, esférica, verde amarillenta, no caediza, flores no evidentes y sobresalendo exclusivamente el estilo de 2 2.5 mm. de largo, 2 dividido.

**Fruto:** drupa de 13 22 mm. de largo y 13 20 mm. de ancho, esférica a subglobosa, verde amarillenta a rojiza, con la superficie escamosa y con 1 (2 3) semillas por fruto. Semillas de 7 13 mm. de largo y 13 20 mm. de ancho, esférica y aplanadas en ambos extremos, pardas, brillantes y con la testa papirácea.

**Fenología:** especie caducifolia al inicio de la época de "sequía" (marzo-abril). Florece de enero-abril. Fructifica de abril-mayo (junio).

**Usos:** madera fácil de trabajar debido a sus convenientes propiedades físicas (Pennington y Sarukhán, 1960; Williams, 1961); incluso para trabajos finos de ebanistería (Aguilar, 1966; Pérez et al., 1960) o como duelas para pisos (Echenique y Barajas, 1976). Las semillas y exudado poseen propiedades galactogénicas (Aguilar, op.cit.; Martínez, 1960). El exudado se utiliza además contra el asma y la bronquitis (Martínez, op.cit.; Williams, 1961). El fruto es ocasionalmente comido (Pennington y Sarukhán, op.cit.) y las semillas doradas tienen sabor parecido al chocolate o son buenos substitutos del café (Berg, 1972).

El follaje puede ser usado como forraje para el ganado (Aguilar, op.cit.; Berg, op.cit.).

Distribución : Por el Golfo se lo encuentra desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Yucatán y Quintana Roo; por el Pacífico es posible localizarlo de Sinaloa a Chiapas. Se lo halla además de Belice a Costa Rica e islas del Caribe (Cuba, Jamaica y Trinidad).

Nota: En la estación se pueden distinguir dos poblaciones de árboles que pueden ser separados en los siguientes :

1. Un grupo florece de (diciembre) enero febrero, el fruto madura de color rojo, posee un agradable sabor.
2. Otro grupo florece de marzo abril, el fruto madura de color verde amarillento, es insípido, raramente comestible.

### Ficus insipida

Moraceae

"Amate"

Forma: Árbol de 20-35 m de alto y 0.5-1.5 m de d.a.p. Contrafuertes de 1-3 m de alto, 3-12 por tronco, redondeados. Tronco cilíndrico, recto. Corteza lisa, pardo amarillenta a pardo grisáceo, con engrosamientos semicirculares tenues, a manera de anillos y 2-3 mm de ancho, lenticelas prominentes, arreglándose en bandas sinuosas longitudinales, negras. Eridado blanquecino, abundante y poco denso. Copa redondeada, abierta.

Hojas: Simples, en espiral, raramente alternas. Pecíolo de 10-30 mm de largo y 2-4 mm de ancho, supraacanalado, glabro y erizado blanquecino al desprenderlo del tallo. Lámina de (2.5 ) 3-17 cm de largo y 3-7 cm de ancho, elíptica u obovada, base aguda y el ápice agudo o mucronado, margen entero, haz verde oscuro, glabro, opaco y con el envés más pálido, también glabro, venación

pinnada, de 15-24 venas secundarias, relativamente conspicuas, costa amarillenta. Vena terminal de 3-5 cm de largo, lanceolada, con su porción basal más ancha.

Flor : Plantas monicas. Receptáculo de 11-25 mm de largo y 10-23 mm de ancho, verdosos con manchas amarillentas, subgloboso, solitario y un operculo de 0.3-0.8 mm de largo. Pedúnculo de 3-8 mm de largo, rollizo, glabro. En la base del receptáculo se localizan 2 brácteas, ovadas, verdosas. Flores estaminadas con el cáliz (4) 5 tubular, de 1-7 mm de largo y 0.3-0.8 mm de ancho, translúcido, unido desde su parte media; estambres 2, de 1-3 mm de largo, con las tecas amarillentas y sin pistilo. Flores pistiladas similares a las estaminadas, pero careciendo de estambres; pistilo de 4-7 mm de largo, ovario verdoso, unilocular, estigma pardo.

Fruto : Siconos de 30-40 mm de largo y 32-43 mm de ancho, elipsoides o esféricos, amarillentos y 50-120 (-150) semillas por infrutescencia. Semillas de 1-1.2 mm de largo y 0.2-1.1 mm de ancho, amarillentas y forma variable.

Fenología : Produce hojas jóvenes verde pálidas durante el periodo de marzo-mayo. Se reproduce de 2 (3) veces por año, especialmente durante el periodo de Febrero-Septiembre.

Usos : El exudado combinado con café es recomendado como buen vermífugo (Martínez, 1969; Williams, 1981) además de que puede ser usado como pegamento y el fruto es probablemente comestible (Aguilar, 1960; Williams, op.cit.).

Distribución : Se lo encuentra por el centro del país en Morelos y Puebla. Por el Golfo se localiza en Veracruz y Tabasco. Por el Pacífico se distribuye desde Nayarit hasta Chiapas. Se encuentra



además, desde Belice a Brasil.

**ASTROSCARYUM MEXICANUM**

Palmas

"Chocho"

Forma : Palma de (1.5 ) 2.5-6 ( 9 ) m de altura y 4-9 cm de d.a.p. Copa más o menos redondeada, con el tronco recto, cilíndrico y armado con numerosas espinas dispuestas en verticilos, de 10-50 mm de largo, planas, negras; frecuentemente con raíces fulcrantes.

Hojas : Divididas, en espiral, de 1.5-2 m de largo incluyendo el peciolo. Peciolo de 15-25 cm de largo y 0.7-1 cm de ancho, acanalado en la base por el haz, glabrescente y con espinas.

Segmentos de 30-40 por hoja, de 40-50 cm de largo y 2-3.5 cm de ancho, elíptico lanceolados, alternos o subopuestos, base truncada y el ápice cuspidado, margen entero, haz obscuro, glabro, envés glauco, grisáceo, con una vena prominente por el haz.

Flor : Plantas monoicas, protoginas (A. Borquez com.pers.) panícula de 25-35 cm de largo incluyendo el pedúnculo. Pedúnculo de 10-20 cm de largo, blanco amarillento, con espinas pardas; espata del mismo largo que la inflorescencia cóncava, pardo obscura a negruzca y persistente hasta la fructificación.

Flores : estaminadas con los sépalos de 3-4 mm de largo, blanco pubescentes, copuliformes; pétalos 3, de 3.5-4 mm de largo, blanco amarillentos, unidos en la base, glabros; estambres 3, de hasta 3 mm de largo y sin pistilo. Flores pistiladas situadas frecuentemente en la base de la raquilla, con el perigonio

similar al de las flores estaminadas sin estambres y con el pistilo de 3 7 mm de largo.

Fruto : Infrutescencia de similares dimensiones que la panícula. Nuces de 1 4 cm de largo y 2 2.5 mm de ancho, piriforme, parda, cubierta por gran cantidad de espinas diminutas y una semilla por fruto. Semillas unidas fuertemente al fruto, de forma y tamaño similar, blanquecina y sin espinas.

Fenología : Planta que florece de marzo-mayo (Junio). Fructifica de septiembre-octubre (diciembre). Cabe mencionar que pueden encontrarse individuos reproductivos a lo largo del año. Esta asincronía parece estar relacionada con su presencia dentro de aberturas o claros en la selva.

Usos : las semillas pueden ser comidas y su "madera" es bastante buena como herramienta, López (1930), Williams (1931). En la zona las inflorescencias son comestibles, cuando jóvenes (pitayas) crudas o capeadas con huevo. De los frutos jóvenes, el endospermo puede ser tomado en forma líquida o como "coco", una vez maduro el fruto. El tronco se utiliza a veces en la siembra como coa.

Distribución : Se localiza por el Golfo en Veracruz y Tabasco. Por el Pacífico se le encuentra en Chiapas y Oaxaca. Se encuentra además, desde Belice a Guatemala.

### Nectandra ambigua

Lauraceae

"Laurel chilpatillo"

Forma : Arbol de 20 40 m de altura y 10-100 cm de d.a.p.

Contrafuertes de 1 2 m, tubulares, planos y 5 8 por tronco.

Tronco cilíndrico, recto. Corteza escamosa, pardo oscura a negruzca y con las escamas irregulares en su forma y dimensiones. Copa redondeada, densa.

Hojas : simples, en espiral. Pecíolo de 7 15 mm de largo y 1 2 mm de ancho, plano por el haz verde rojizo, glabrescente. Lámina de 7 15 cm de largo y 3 6 cm de ancho, elíptica, base y ápice agudo, margen entero, haz obscuro, brillante, glabro, envés más pálido y glabro con excepción de la costa que es glabrescente, de 7 8 venas secundarias, prominentes en el envés.

Flor : Plantas monoclinas. Panículas axilares de 7 13 cm de largo incluyendo el pedúnculo. Pedúnculo de 5 7 cm de largo, glabro. Flores fragantes, con el perigonio unido en su base por un tubo, compuesto de 4 tépalos que se arreglan en dos series con tres elementos en cada una de las mismas, de 5 6 mm de largo y 4 5 mm de ancho, rosados, elípticos o obovados, pubescentes en el exterior; estambres 7, dispuestos en tres verticilos, la primera hilera con 3 estambres de 1.3 2.5 mm de largo, unguiculados, pétaloideos y gruesos, la siguiente serie con tres estambres de 1.5 2.2 mm de largo, filamentos gruesos y cada uno con 2 estaminodios de 0.5 1 mm de largo, más internamente se encuentran 3 estaminodios (?) de similares dimensiones que los ya mencionados; pistilo de 1.3 2.2 mm de largo, ovario unilocular, ligeramente costillado, estigma simple.

Fruto : Infrutescencia de 10 25 cm de largo. Fruto drupáceo de 25 35 mm de largo y 23 26 mm de ancho, elipsoide, negro, brillante y una semilla por fruto. Endocarpo de 12 23 mm de largo y 12 20 mm de ancho, elipsoides, pardo amarillentas y semillas con cotiledones morado rosados.

Fenología : Produce hojas jóvenes rojizas de marzo julio. Florece de (abril ) mayo julio. Fructifica de septiembre noviembre. Es necesario mencionar que la intensidad con la cual la especie se reproduce, varia dependiendo del año.

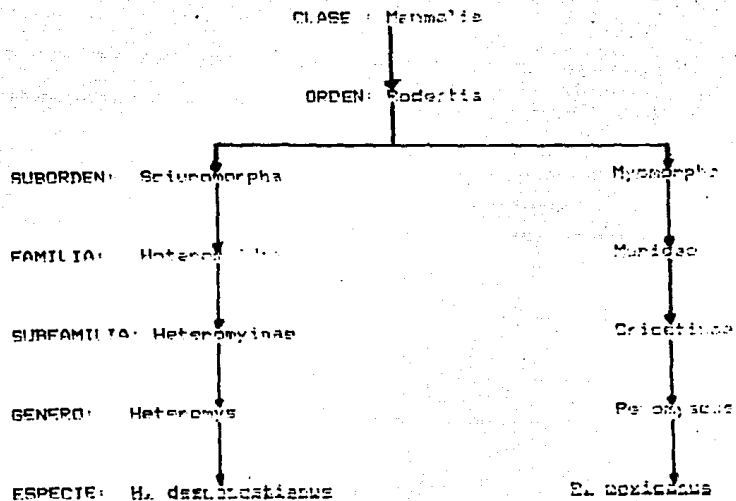
Usos : Localmente la madera es apreciada por su alta durabilidad y es utilizada principalmente para la construcción rural.

Distribución : se localiza por el golfo en Veracruz y Tabasco, por el Pacifico desde Nayarit hasta Chiapas. Se distribuye además, en Honduras y Guatemala.

APENDICE B

Descripción de las dos especies de zedros más abundantes en  
Los Tuxtlas.

(Tomados de Hall y Kelson, 1952).



**Peromyscus mexicanus**

(Ratón venado mexicano)

Medidas externas:

Longitud total: 191-277

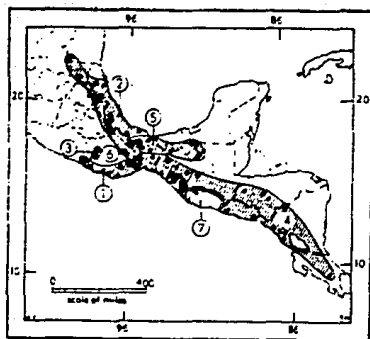
Cola vertebral: 92-143

Pata trasera: 23-29

Oreja: 16-24

Características:

Las partes superiores del cuerpo son de color arcilla a negrozco, usualmente más obscuro a mitad del dorso; las partes inferiores son blancas a cremosas, frecuentemente la región ventral es color crema. Las patas son blancas, la cola con pelos esparsos, café arriba y pálido abajo.



Mapa de distribución de Peromyscus mexicanus.

Heteromys desmarestianus

(Ratón espinoso con bolsas)

Medidas externas:

Longitud total: 255-345

Cola vertebral: 130-190

Fata trasera: 31-42

Características:

El pelaje presenta cerdas. Las partes superiores del cuerpo son de color gris a negruzco, los lados oscuros usualmente limitando la mitad de la región dorsal; las partes inferiores son blancas, en ocasiones presentan línea lateral. La cola es más larga que la cabeza y el cuerpo, con pelos -- esparcidos, oscura arriba y blanca abajo. Una de las características es la presencia de abazones.

Esta especie tiene un gran número de subespecies que se encuentran ampliamente distribuidas en América Central y el sur de México. La subespecie que se encuentra en el área de estudio es H.d. lepturus, en el mapa de distribución de la especie le corresponde el número 14.

MAPA DE DISTRIBUCION DEL GENERO Heteromys .

