

FRAGMENTACIÓN Y REMOCIÓN DE SEMILLAS EN EL PISO DE LA SELVA HÚMEDA TROPICAL: El caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México

FRAGMENTATION AND SEED REMOTION IN THE FLOOR OF A TROPICAL HUMID FOREST: A study case at Los Tuxtlas narural reserve, southeastern, Mexico

JL Martínez-Sánchez ✉,

(JLMS) División Académica de Ciencias Biológicas- UJAT
jose.martinez@dacbiol.ujat.mx

Artículo recibido: 27 de agosto 2003

Artículo aceptado: 5 de marzo de 2004

RESUMEN. Se probó la hipótesis alternativa de que la remoción de semillas en el piso de la selva, sería mayor en el bosque continuo que en los fragmentos debido a una mayor abundancia de fauna silvestre. Se seleccionaron tres sitios en el bosque continuo de 700 ha y tres fragmentos de 2.2 a 2.7 ha. Se colocaron semillas de 11 especies leñosas en el piso de la selva, y se registró su remoción durante 83 días. No se encontró diferencia en la remoción total de semillas entre el bosque continuo (87.83%) y los fragmentos (82.96%). La tasa media de remoción de semillas (semillas removidas d^{-1}) tampoco difirió; bosque continuo = 10.64, fragmentos = 10.70. Las semillas de fruto carnoso fueron más depredadas que las de fruto seco. Las semillas pequeñas fueron 22.5% más depredadas que las semillas grandes.

Palabras clave: defaunación, depredación post-dispersión, fauna, roedores

ABSTRACT. Owing to the expected higher animal populations in the continuous tropical rain forest than in the forest fragments, the alternative hypothesis that seed remotion from the forest floor would be greater in the continuous forest than in the forest fragment was tested. Three sites in the continuous forest (700 ha) and three forest fragments (2.2 – 2.7 ha) were selected. Seeds of 11 woody species were set up on the forest floor and their remotion was recorded during 83 days. No difference was found in total seed remotion between the continuous forest (87.83%) and the forest fragments (82.96%). Remotion mean rate (removed seeds d^{-1}) neither differed; continuous forest = 10.64, forest fragments = 10.70. Seeds from fleshy fruits were more predated than seeds from dry fruits. Small seeds were 22.5% more predated than large seeds.

Key words: defaunation, fauna, post-dispersed predation, rodents

INTRODUCCIÓN

En la selva húmeda tropical, una vez que se da la dispersión de semillas del dosel forestal hacia el piso, gran parte de la fauna silvestre como aves, mamíferos e insectos encuentran en ellas un recurso alimenticio importante, constituyendo así un claro ejemplo de la depredación y repartición de recursos en una fracción de este ecosistema natural. En la actualidad, la alta reducción y fragmentación de estos ecosistemas tropicales está trayendo como consecuencia una disminución de sus poblaciones y diversidad animal (Redford 1992; Chiarello 1999), lo que se puede percibir mediante la depredación de semillas en el piso de la selva por la comunidad de animales consumidores de semillas post-dispersión.

Algunos trabajos han estudiado la remoción de semillas por fauna silvestre en diversos ecosistemas. En campos de cultivo, los estudios demuestran que de todas las semillas producidas por las arvenses, del 70-98% presumiblemente se pierden por animales consumidores de ellas (Cardina & Norquay 1997). En un bosque secundario de Nueva Zelanda, Moles & Drake (1999) monitorearon por 15 días la remoción de semillas grandes de 11 especies arbóreas. Colocaron 160 semillas por especie en montones de cinco semillas cada uno en ocho sitios. La remoción total de semillas varió entre un 3.8% y 23.8% dependiendo de la especie, resultado excepcionalmente bajo en comparación a otros estudios (Peña-Claros & De Boo 2002). En un trabajo cuyo objetivo fue estudiar el efecto de la reducción de selva húmeda tropical sobre la fauna silvestre, Wong, Sodhi y Turner (1998) observaron las tasas de remoción de semillas de árboles en fragmentos de tamaño diferente (2.5 a 1,100 ha) en Singapur. Como resultado, encontraron que no existe una correlación significativa de la depredación de semillas con el área del fragmento. Así tampoco, con la distancia a la orilla del fragmento, cercanía entre los fragmentos, la relación perímetro/área del fragmento, y la densidad del follaje. Por otro lado, Arias-Le Claire (2001) estudió la remoción de semillas de dos especies arbóreas en tres fragmentos (117–344 ha) y el bosque continuo (631 ha) de selva húmeda en Costa Rica, con y sin exclusión de mamíferos menores, observando una relación entre el tamaño de la semilla y su remoción. Las semillas grandes fueron altamente preferidas por roedores de talla mediana. Por otro lado, debido a la dispersión más agregada de los frutos carnosos que de los frutos secos, y a que el fruto carnoso representa un recurso alimenticio para un alto porcentaje de la fauna silvestre, se espera que las semillas de fruto carnoso puedan ser más atractivas a los depredadores que las de frutos secos. La preferencia de la fauna consumidora de semillas esta relacionada al tamaño de la semilla, contenido nutrimental, abundancia y

accesibilidad (Meiners & Stiles 1977). En el trabajo que aquí se presenta, se espera que debido a la fragmentación de la selva húmeda tropical se estén reduciendo las poblaciones animales consumidoras de semillas del piso de la selva, y por lo tanto exista una menor depredación de semillas en los fragmentos de selva y en las orillas de estos, así como que exista una relación de la depredación de semillas con el tamaño de la semilla y el tipo de fruto.

El objetivo del presente experimento fue comparar la remoción de semillas entre el bosque continuo (700 ha) y tres fragmentos (2.2 – 2.7 ha) de selva húmeda tropical, así como entre semillas de frutos carnosos y frutos secos, y semillas grandes y semillas pequeñas. Además se evaluó el porcentaje de germinación al final del experimento.

Se probaron las hipótesis alternativas de observar una mayor remoción de semillas en el bosque continuo de selva que en los fragmentos, debido a una mayor abundancia de fauna silvestre, así como mayor remoción de semillas de fruto carnoso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localidad de estudio

El estudio se realizó en el sureste de México en la reserva natural de Los Tuxtlas, Ver. perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México (18° 34'–18° 36' Norte, 95° 04'–95° 09' Oeste). Esta reserva comprende una extensión aproximada de 700 ha y está rodeada por pastizales para la ganadería extensiva y fragmentos de selva de tamaño variado. Los valores climáticos medios anuales son: 25.1°C de temperatura, 4,487 mm de precipitación, y 1,390 mm de evaporación (Martínez-Sánchez 2001).

La vegetación de la reserva natural es selva alta perennifolia. En 0.75 ha se encuentran 81 especies leñosas representadas por 306 individuos ≥ 10 cm de D.A.P con un área basal de 24.9 m². Las familias dominantes son Lauraceae, Moraceae, Fabaceae, Anacardiaceae y Euphorbiaceae (Martínez-Sánchez 2001).

Entre las aves y mamíferos silvestres consumidores de semillas en el hábitat de selva primaria de la zona, Coates-Estrada y Estrada (1985; 1986) registraron las siguientes especies: gallina de monte (*Tinamus major*), rabona (*Crypturellus boucardi*), chachalaca (*Ortalis vetula*), cholin (*Penelope purpurascens*), faisán real (*Crax rubra*), paloma (*Columba nigrirostris*, *Columbina inca*, *Leptotila verreauxi*, *L. rufaxilla*, *Geotrygon lawrencii*, *G. montana*), periquito (*Aratinga nana*), perico (*Pionopsitta haematotis*), cotorra (*Amazona autumnalis*), conejo de monte (*Sylvilagus floridanus*, *S. brasiliensis*), ardilla (*Sciurus aureogaster*, *S. deppei*), tuza (*Orthogeomys hispidus*), ratón (*Liomys pictus*, *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys palustris*, *O. melanotis*, *O. alfaroi*, *Tylomys nudicaudus*, *Peromyscus*

leucopus, *P. mexicanus*, *Sigmodon hispidus*, *Mus musculus*, rata (*Rattus rattus*), puerco espín (*Coendou mexicanus*), serete (*Dasyprocta mexicana*), tepezcuintle (*Agouti paca*), pecarí (*Tayassu tajacu*), jabalí (*Tayassu pecari*), y temazate (*Mazama americana*).

Muestreo

En 1996, en el bosque continuo (700 ha) de la reserva natural se seleccionaron tres sitios (Sitio 1, Sitio 2, Sitio 3), así como tres fragmentos de vegetación alrededor de esta, de forma, topografía y tamaño similar entre sí (2.2, 2.3 y 2.7 ha). Dentro del bosque continuo, el Sitio 1 se ubicó como a 250 m de un camino de terracería, y el Sitio 2 a unos 600 m hacia el noroeste como a 200 m de la orilla, ambos en la parte Este de la reserva. El Sitio 3 se ubicó a unos 2 km más al oeste cerca de la parte central y norte de la reserva, como a 250 m del borde. Los fragmentos se localizan a una distancia entre 500 m y 1 km de la parte norte y este de la reserva (Figura 1).

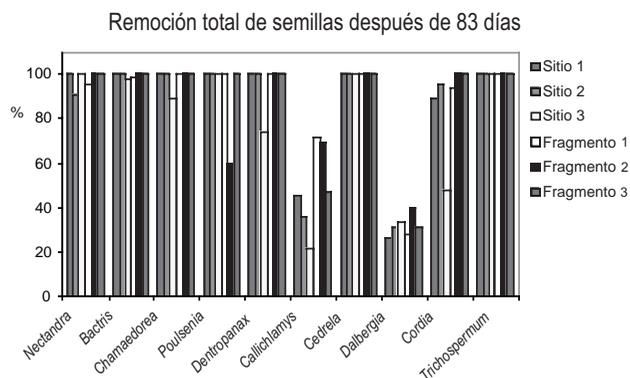


Figura 1. Zona de estudio dentro y en los alrededores de la reserva natural 'Los Tuxtlas'. S1 = sitio 1 del bosque continuo, S2 = sitio 2 del bosque continuo, S3 = sitio 3 del bosque continuo, F1 = fragmento de 2.2 ha, F2 = fragmento de 2.3 ha, F3 = fragmento de 2.7 ha.

Figure 1. Study area inside and in the surroundings of the natural reserve 'Los Tuxtlas' S1 = site 1 from the continuous forest, S2 = site 3 from the continuous forest, F1 = 2.2 ha fragment, F2 = 2.3 ha fragment, F3 = 2.7 ha fragment.

En cada sitio se marcó un cuadro de 5 x 5 m en lugares con estructura de vegetación madura. En el caso de los fragmentos pequeños los sitios se ubicaron en el centro del fragmento entre unos 60 – 80 m de la orilla. El perímetro de los cuadros se marcó cada 10 cm. Se recolectaron frutos de 11 especies incluyendo árboles, palmas y lianas (Tabla 1). En lo sucesivo, las especies serán nombradas únicamente con el nombre genérico. Los frutos se recolectaron directamente de la planta a excepción de las

lianas en donde se recolectaron del piso. De los frutos se obtuvieron semillas que no presentaran daño físico por depredador o parásito, y se realizó una prueba de flotación para garantizar su viabilidad de germinación. En cada cuadro, se colocaron sobre el suelo 100 semillas por especie. Con el objeto de aislar las semillas de la fauna del suelo y no perderlas de vista en el suelo de la selva, se enterraron vasos de plástico (14 cm de alto x 8 cm de diám. en la parte superior) rellenos con suelo de manera que las semillas quedaran dentro del vaso pero al nivel del suelo. Los vasos se ubicaron al azar dentro del cuadro y en cada vaso se colocaron 5 semillas de especies diferentes (1,320 vasos para todo el experimento). Para las semillas de frutos secos, se utilizó la semilla completa incluyendo la estructura dispersora (alas). Durante la primera semana se realizó la observación de la remoción diaria de semillas, y posteriormente a los 10, 15, 20, 25 y 30 días. Durante el segundo mes las observaciones se realizaron semanalmente, y durante el tercer mes quincenalmente hasta que las semillas desaparecieran o germinaran. En cada conteo, se removió la hojarasca presente sobre las semillas debido a que reduce sus oportunidades de remoción (Hammond 1995; Peña-Claros & De Boo 2002). La observación de semillas consistió en el registro de remoción, depredación *in situ*, presencia de patógenos, descomposición natural y germinación (Tabla 1).

Análisis de datos

Para cada especie en cada sitio, se obtuvo el porcentaje de remoción de semillas al final del experimento, y la tasa media de remoción de semillas (semillas removidas d^{-1}), dividiendo el total de semillas removidas entre el tiempo total requerido (días). Para tener una distribución normal, la remoción de semillas (porcentaje) se transformó con el arcoseno, y la tasa media de remoción de semillas con el Log_e . A estas dos variables se les aplicó un ANOVA de dos factores, siendo los sitios un factor, y las especies, tipo de diáspora o tamaño de la semilla, otro factor (Steel y Torrie 1980). Se utilizó la prueba de medias de diferencia mínima de cuadrados (Statgraphic Plus).

RESULTADOS

Después de 83 días de experimento, no hubo diferencia significativa en la remoción total de semillas entre el bosque continuo (87.83%) y los fragmentos (82.96%) ($F = 3.12$, $P = 0.08$, $n = 30$). Las especies *Dalbergia glomerata* (31.67%) y *Challichlamis latifolia* (48.67%), tuvieron menor remoción total de semillas que el resto de las especies (87.83 – 100.0%) ($F = 31.6$, $P = 0.001$, $n = 6$) (Figura 2).

Tabla 1. Especies de semillas utilizadas en el experimento. Nota: El tamaño de la semilla de los frutos secos, es el tamaño del cuerpo de la semilla, sin las alas. l = longitud, a = ancho, g = grosor, d = diámetro.
 Table 1. Seed species used in the experiment. Note: The seed size in the dry fruits is the size of the seed body, without the wings. l = length, a = wide, g = thick, d = diameter.

Especie	Familia	Forma de la planta	Tipo de Fruto	Tamaño de la semilla
1 <i>Bactris mexicana</i> Mart.	Arecaceae	Palma	Carnoso	12 mm (d)
2 <i>Callichlamys latifolia</i> (Rich.) Schum.	Bignoniaceae	Liana	Seco	19-30 mm (l) 20-25 mm (a) 29-31 mm (g)
3 <i>Cedrela odorata</i> L.	Meliaceae	Arbol	Seco	8-10 mm (l) 3-6 mm (a)
4 <i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. in Mart.	Arecaceae	Palma	Carnoso	9-11 mm (l) 5-6.5 mm (a)
5 <i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	Boraginaceae	Arbol	Seco	7 mm (l) 3 mm (a)
6 <i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	Fabaceae	Arbol	Seco	20 mm (l) 10 mm (a)
7 <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Ecne. te Planch.	Araliaceae	Arbol	Carnoso	4 mm (l)
8 <i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	Lauraceae	Arbol	Carnoso	18-25 mm (l)
9 <i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	Moraceae	Arbol	Carnoso	10 mm (l)
10 <i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	Anacardiaceae	Arbol	Carnoso	15 mm (l)
11 <i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baillon	Tiliaceae	Arbol	Seco	2-3 mm (l) 2 mm (a)

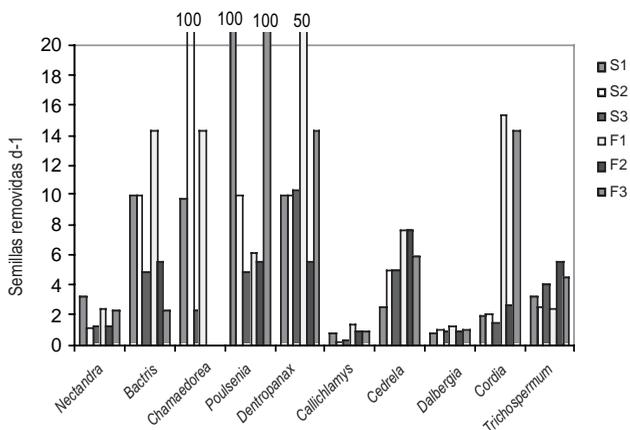


Figura 2. Comparación de la remoción total de semillas después de 83 días del experimento, de las diferentes especies leñosas en tres sitios del bosque continuo de 700 ha y tres fragmentos de 2.2, 2.3 y 2.7 ha.
 Figure 2. Comparison fo the total seeds remotion of different woody species after 83 days of experiment at three sites of the continuos forest of 700 ha and three fragments of 2.2, 2.3 and 2.7 ha.

La tasa media de remoción que presentaron las semillas fue variable (Figura 3). La tasa mas baja fue de 0.19 semillas removidas d⁻¹ (*Callichlamys*) y la más alta de 100. Algunas especies que tuvieron un rango muy amplio de remoción de semillas (semillas removidas d⁻¹) como *Chamaedorea* (2.25 – 100), *Poulsenia* (4.9 – 100) y *Dendropanax* (5.55 – 50), dependiendo del sitio. Los sitios no tuvieron efecto en la tasa de remoción de semillas (bos-

que continuo = 10.64, fragmento = 10.70, F = 2.1, P = 0.15, n = 30), mientras que las especies sí tuvieron efecto, sobresaliendo *Poulsenia* (37.76) del resto de las especies (0.705 – 25.27) (F = 4.71, P = 0.0002, n = 6) (Figura 3). Por lo demás, parece ser que las especies fueron consumidas

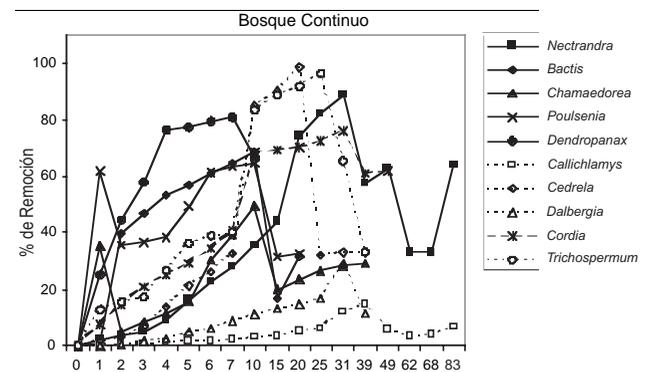


Figura 3. Comparación de la tasa media de remoción de semillas (semillas removidas día⁻¹) de las diferentes especies leñosas en tres sitios del bosque continuo de 700 ha y tres fragmentos de 2.2, 2.3 y 2.7 ha.
 Figure 3. Comparison of the mean rate of seeds remotion (seeds removed day⁻¹) of differen woody species after 83 days of experiment at three sites of the continuos forest to 700 ha and three fragments fo 2.2, 2.3 and 2.7 ha.

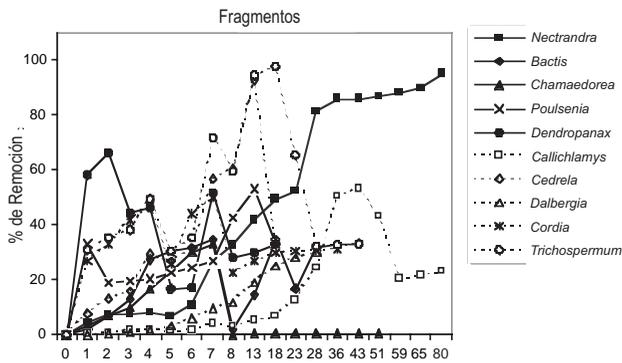


Figura 4. Porcentaje de remoción de semillas de especies leñosas después de 83 días de un experimento realizado en tres sitios del bosque continuo de 700 ha de la reserva natural Tuxtlas, Ver. (a), y en tres fragmentos (2.2 ha - 2.7 ha) a su alrededor (b). Los puntos representan el promedio de tres sitios.

Figure 4. Percentage of woody species seeds remotion after 83 days of experiment at three sites of the 700 ha continuous forest of the Los Tuxtlas, Ver. natural reserve (a), and three fragments (2.2 ha - 2.7 ha) at the surroundings (b). Dots represents the average of the three sites.

indistintamente en función de como las encontraron los depredadores (Figura 4).

Las semillas de *Bactris*, *Callyclamis*, *Dalbergia*, *Nectandra*, *Poulsonia* fueron en promedio más largas (17.8 ± 3.9 mm) que las semillas de *Cedrela*, *Chamaedorea*, *Cordia*, *Dendropanax*, *Trichospermum* (6.5 ± 1.2 mm, $t = -3.48$, $P = 0.008$, $n = 5$). En cuanto a la relación entre el tamaño de la semilla y su remoción, hubo mayor remoción total para las semillas pequeñas (96.63%) que para las semillas grandes (74.17%) ($F = 14.2$, $P = 0.004$, $n = 30$), así como mayor tasa de remoción para las semillas pequeñas (11.04) que para las grandes (9.82; $F = 4.75$, $P = 0.05$, $n = 30$) (Figura 5). La remoción total de semillas y la tasa de remoción fueron mayores en las especies de fruto carnoso que en las de fruto seco como lo ilustran las Figuras 2 y 3. La remoción total para los frutos carnosos fue de 96.9%, y para los frutos secos de 73.6% ($F = 16$, $P = 0.0002$, $n = 30$). La tasa de remoción para los frutos carnosos fue de 17.04, y para los fruto secos de 3.46 ($F = 6.5$, $P = 0.01$, $n = 30$) (Figura 6).

En promedio, alrededor del 5% de la población total de semillas por sitio, llegó a la germinación y establecimiento de la plántula tanto en los fragmentos como en el bosque continuo (Figura 7). Las especies que no fueron removidas por fauna silvestre, empezaron a germinar a los 10 días, situación que se dio particularmente en el grupo de las especies anemocoras como *Callyclamis*, *Dalbergia* y en menor grado *Cordia*, aunque muchas de las plántulas murieron al poco tiempo seguramente por falta de luz, ya que son especies heliófitas. *Cedrela* y *Trichospermum* no

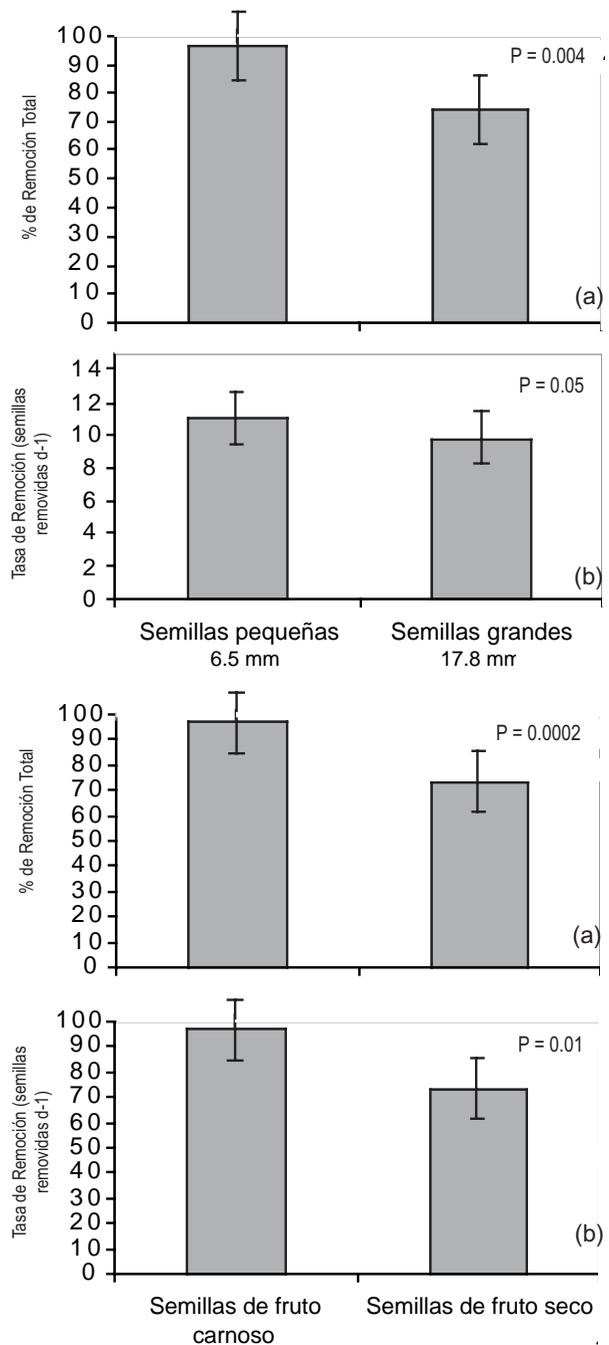


Figura 5. Valor promedio del porcentaje de remoción total de semillas (a) y tasa de remoción de semillas (b) de tamaño grande y pequeño durante un experimento de 83 días. $N = 30$ lotes (5 especies \times 6 sitios) de 100 semillas cada uno. Se indica la longitud promedio de las semillas.

Figure 5. Mean value of the percentage of the total (a) and rate (b) of seed remotion of small and large seeds during the experiment of 83 days. $N = 30$ sets (5 species \times 6 sites) of 100 seeds each. Mean seeds length is indicated.

presentaron germinación probablemente por sus altos requerimientos de luz (Figura 8). El factor natural de mortalidad de semillas como lo es la incidencia de patógenos, no fue de importancia.

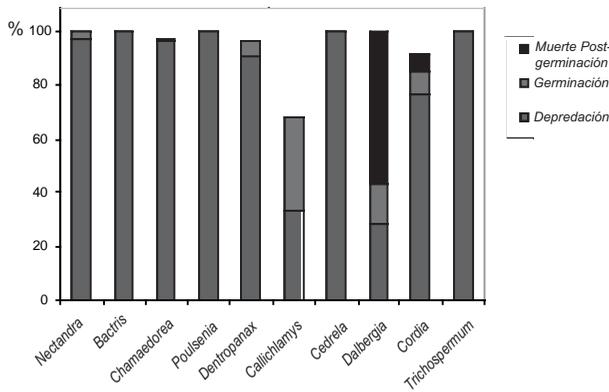


Figura 6. Valor promedio del porcentaje de remoción total de semillas (a) y tasa de remoción de semillas (b) de frutos carnosos y secos durante un experimento de 83 días en el bosque continuo de 700 ha. N = 30 lotes (5 especies x 6 sitios) de 100 semillas cada uno.

Figure 6. Mean Value of the percentage of the total (a) and rate (b) of seed remotion of fleshy and dry fruits during the experiment of 83 days at 700 ha at the continuous forest. N = 30 sets (5 species x 6 sites) of 100 seeds each.

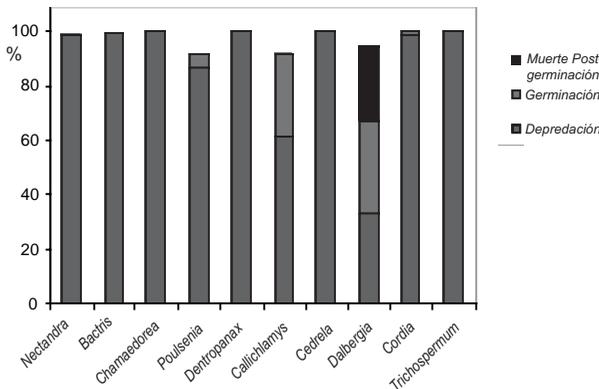


Figura 7. Porcentaje de depredación de semillas por fauna silvestre, germinación de semillas y mortalidad de plántulas de especies leñosas, después de un experimento de 83 días realizado en tres fragmentos (2.2 - 2.7 ha) a su alrededor. Los valores representan el promedio de los tres sitios.

Figure 7. Percentage of seed predation by willife, seeds germinatios and seedlings death of woody species, after 83 days of experiment at three fragments (2,2 ha - 2.7 ha) at the surroundings. Dots represents the average of the three sites.

DISCUSIÓN

La tasa de remoción de semillas en el tiempo puede ser un mejor indicador de la depredación que la remoción total de semillas, ya que este último puede ser igual para dos lotes, sin embargo la velocidad de remoción muy diferente, lo que indicaría una diferencia en la actividad o abundancia de la fauna silvestre.

Los resultados muestran una notable presencia de fauna silvestre consumidora de semillas de árboles en los fragmentos de selva de esta región ya que se observó una

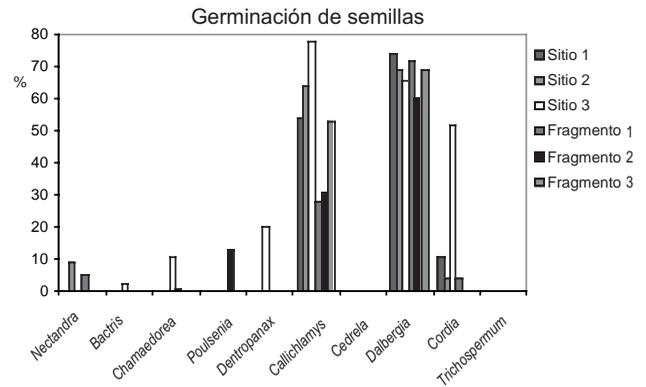


Figura 8. Comparación de la germinación de semillas de diferentes especies leñosas en el piso de la selva, después de un experimento de 83 días en tres sitios del bosque continuo de 700 ha y tres fragmentos de 2.2, 2.3 y 2.7 ha.

Figure 8. Comparison of seeds germination of different woody species in the forest floor after 83 days of experiment at three sites of the 700 ha continuous forest and three fragments fo 2,2 ha - 2.7 ha.

notable remoción de semillas. La remoción de semillas aparentemente no fue diferente entre los fragmentos y el bosque continuo, lo que parece indicar que el tamaño de las poblaciones de fauna silvestre consumidoras de estas semillas, probablemente es similar en dichos hábitats. Con estos resultados no se puede aceptar la hipótesis alternativa de que el bosque continuo posea mayores poblaciones de fauna que los fragmentos. Resultados similares obtuvieron Wong, *et al.* (1998), quienes en un experimento similar en la selva húmeda de Singapur, observaron menor depredación de semillas en los fragmentos grandes que en los pequeños, y Arias-Le Claire (2001) quien observó una remoción de semillas de *Dipterix panamensis* mucho más lenta en el bosque continuo de la selva de Costa Rica que en los fragmentos. Una posible explicación para el caso de Los Tuxtlas, es que el bosque continuo visto a mayor escala, es un fragmento también y los fragmentos chicos considerados se encuentran muy cerca de este, por lo que la fauna puede ser muy similar o hasta compartida. También, los sitios evaluados en el bosque continuo se encontraban muy cerca del perímetro y por lo tanto las condiciones y efectos pueden ser similares a los fragmentos chicos. Es importante también mencionar que el diseño experimental realizado tuvo como una desventaja el que no existiera independencia entre las repeticiones que eran los vasos que contenían las semillas, mostrando posiblemente un efecto de densidad-dependencia sobre su depredación (Janzen 1971; Cintra & Horna 1997).

Los valores de remoción total de semillas observados en este estudio, están dentro de los valores registrados para otras selvas tropicales: 98.4% en dos meses (Hammond 1995), 35-100% en cuatro meses en acahuales y claros (Uhl 1987), 97% en cinco meses en selva madura

y claros (Cintra & Horna 1997), >80% en 50 días en pastizales y claros (Nepstad *et al.* 1996), 59% en un mes en pastizales, claros y selva madura (Osunkoya 1994).

Las semillas de frutos carnosos presentaron mayor atracción para la fauna silvestre que las semillas de frutos secos, probablemente porque estaban más disponibles, y libres de una estructura de dispersión. Otra posible explicación es que el olor de la pulpa de las semillas de los frutos carnosos incrementa su depredación. Moles & Drake (1999) en su experimento de remoción de semillas, encontraron que la presencia de pulpa en las semillas incrementó substancialmente su remoción. Las semillas de frutos secos se caracterizaron por escapar a la depredación y entrar a la fase de germinación, sin embargo debido a sus altos requerimientos de luz no se establecieron. El experimento mostró que < 10% de las semillas que caen al piso de la selva, llegan a la germinación y establecimiento, la mayor parte son depredadas (Figura 7).

El tamaño de la semilla se relacionó con su remoción total y con la tasa de remoción. Las semillas pequeñas fueron 22.46% más removidas que las semillas grandes. Uhl (1987), Osunkoya 1994 y Arias-Le Claire (2001) han encontrado mayor remoción en semillas pequeñas, mientras que Hammond (1995), Holl & Lulow (1997) y Moles & Drake (1999) no encontraron relación. La dureza de la testa y los compuestos secundarios pueden influenciar la preferencia por los depredadores (Janzen 1971; Osunkoya 1994).

El papel de los ratones en la depredación de semillas en esta localidad es importante (Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo 1998). Los hábitats con más cobertura vegetal los protegen de los depredadores. Oyama (1997) registró depredación de semillas de *Chamaedorea tepejilote* por el ratón *Heteromys desmarestianus* en selva madura. Arias-Le Claire (2001) encontró una mayor y más rápida depredación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa*

guianensis por roedores pequeños en fragmentos que en el bosque continuo. En el experimento realizado por Wong *et al.* (1998), el 80.5% de las semillas fue depredada principalmente por mamíferos menores. Peña-Claros & De Boo (2002) encontraron una alta depredación de la semilla pequeña de *Cedrela* por hormigas. Durante el experimento no se realizaron observaciones directas de la fauna silvestre depredadora de las semillas, sin embargo, los ratones son una posible explicación a la depredación de semillas en los fragmentos debido a la presencia de cultivos de maíz temporales alrededor de estos sitios (lugareños com. pers.), así como de la mayor depredación de semillas pequeñas. Los Tuxtlas presenta una densidad de ratones cinco veces mayor que otras selvas húmedas muestreadas en América (Sánchez-Cordero 1993). Sánchez-Cordero & Martínez-Gallardo (1998) observaron poca presencia de mamíferos de talla mediana y mayor, y una mayor abundancia de roedores en esta localidad.

Coates-Estrada & Estrada (1985; 1986) reportaron una considerable diversidad de especies consumidoras de semillas en esta localidad, sin embargo la remoción de semillas muestra que posiblemente esta diversidad de aves y mamíferos de talla mediana ha disminuido y en contraste la fauna de roedores ha incrementado.

El experimento no mostró una menor remoción de semillas en los fragmentos que en el bosque continuo, así como en las orillas del fragmento que en centro, y por lo tanto un indicio de una defaunación en estos hábitats. Esto indica que en una selva tan fragmentada como la de esta localidad, la fragmentación probablemente no ha afectado severamente a la fauna menor consumidora de semillas de árboles del piso de la selva, mayormente ratones y hormigas. Se encontró una relación de la depredación de semillas con el tipo de diáspora y tamaño de la semilla, siendo más alta la depredación de semillas de frutos carnosos y de semillas de tamaño pequeño.

LITERATURA CITADA

Arias Le-Claire H (2001) Remoción y germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica. *Revista Forestal Centroamericana* 34: 42-46.

Cardina J, Norquay HM (1997) Seed production and seedbank dynamics in subthreshold velvetleaf (*Albutilon theophrasti*). *Weed science* 45: 85-90.

Chiarello A (1999) Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation* 89: 71-82.

Cintra R, Horna V (1997) Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in Amazonia forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 257-277.

- Coates-Estrada R, Estrada A (1985) Lista de aves de la Estación de biología "Los Tuxtlas". Instituto de Biología, UNAM. 41 pp.
- Coates-Estrada R, Estrada A (1986) Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Instituto de Biología, UNAM. 151 pp.
- Hammond DS (1995) Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Holl KD, Lulow ME (1997) Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29(4): 459-468.
- Janzen DH 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematic* 2: 465-492.
- Martínez-Sánchez JL (2001) Leaf litterfall composition in a tropical rain forest in México. *Geo-Eco-Trop* 25: 29-44.
- Meiners SJ, Stiles EW (1977) Selective predation on the seeds of woody plants. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124: 67-70.
- Moles AT, Drake DR (1999) Post-dispersal seed predation on eleven large-seeded species from the New Zealand flora: a preliminary study in secondary forest. *New Zealand Journal of Botany* 37: 679-685.
- Nepstad DC, Uhl C, Pereira CA, Da Silva JM (1996) A comparative study of seed establishment in abandoned pasture and mature forest of eastern Amazonia. *Oikos* 76: 25-39.
- Osunkoya OO (1994) Postdispersal survivorship of north Queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species. *Australian Journal of Ecology* 19: 52-64.
- Oyama K (1997) *Chamaedorea tepejilote*. Historia Natural de las especies. En: Historia Natural de Los Tuxtlas. (Ed: Gonzalez, S.E., R. Dirzo y R.C. Vogt). UNAM y CONABIO. México. 647 pp.
- Peña Claros M, De Boo H (2002) The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species. *Journal of Tropical Ecology* 18: 261-274. Redford KH (1992) The empty forest. *BioScience* 42(6): 412-422.
- Redford KH (1992) The empty forest. *BioScience* 42(6): 412-422.
- Sanchez-Cordero V (1993) Estudio poblacional de la rata de campo *Heteromys desmarestianus* (Heterominae) en una selva alta perennifolia de Veracruz, México. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México. (Eds: Medellín, R. y G. Ceballos). Pp. 301-316. Asociación Mexicana de Mastozoología. Publicación especial no. 1. México, D.F.
- Sanchez-Cordero V, Martínez-Gallardo R (1998) Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in México. *Journal of Tropical Ecology* 14: 139-151.
- Steel R, Torrie J (1980) *Bioestadística. Principios y procedimientos*. 2ª. Edición. MacGrawHill. México. 622 pp.
- Uhl C (1987) Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75:377-407.
- Wong TCM, Sodhi NS, Turner IM (1998) Artificial nest and seed predation experiments in tropical lowland rainforest remnants of Singapore. *Biological Conservation* 85: 97-104.