

INSTITUTO POTOSINO
DE INVESTIGACIÓN
CIENTÍFICA Y TECNOLÓGICA, A.C.

IPICYT

POSGRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

**EFFECTO DEL TAMAÑO Y CALIDAD DE BELLOTAS EN SU
PREFERENCIA POR GRANÍVOROS EN BOSQUES DE ENCINO DEL
CENTRO DE MÉXICO**

Tesis que presenta

ANTONIO GAMBOA MENDOZA

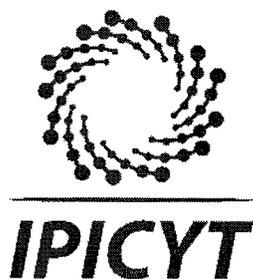
Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Ambientales

Director de Tesis

Dr. Felipe Barragán Torres

San Luis Potosí, S.L.P., diciembre de 2017



Constancia de aprobación de la tesis

La tesis *“Efecto del tamaño y calidad de bellotas en su preferencia por granívoros en bosques de encino del centro de México”* presentada para obtener el Grado de Maestro en Ciencias Ambientales fue elaborada por **Antonio Gamboa Mendoza** y aprobada el dieciocho de diciembre del dos mil diecisiete por los suscritos, designados por el Colegio de Profesores de la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Dr. Felipe Barragán Torres
Director de la tesis

Dr. David Douterlungne Rotsaert
Miembro del Comité Tutorial

Dr. Ernesto Iván Badano
Miembro del Comité Tutorial

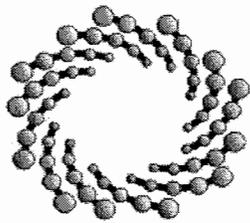


Créditos Institucionales

Esta tesis fue elaborada en la División de Ciencias Ambientales del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., bajo la dirección del Dr. Felipe Barragán Torres.

Durante la realización del trabajo, el autor recibió una beca académica del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT- 590500).

Esta investigación de tesis fue financiada por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” del Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623, a cargo del Dr. Ernesto I. Badano.



IPICYT

Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.

Acta de Examen de Grado

El Secretario Académico del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., certifica que en el Acta 050 del Libro Primero de Actas de Exámenes de Grado del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales está asentado lo siguiente:

En la ciudad de San Luis Potosí a los 18 días del mes de diciembre del año 2017, se reunió a las 09:15 horas en las instalaciones del Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C., el Jurado integrado por:

Dr. Ernesto Iván Badano	Presidente	IPICYT
Dr. David Douterlungne Rotsaert	Secretario	IPICYT
Dr. Felipe Barragán Torres	Sinodal	IPICYT

a fin de efectuar el examen, que para obtener el Grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS AMBIENTALES

sustentó el C.

Antonio Gamboa Mendoza

sobre la Tesis intitulada:

Efecto del tamaño y calidad de bellotas en su preferencia por granívoros en bosques de encino del centro de México

que se desarrolló bajo la dirección de

Dr. Felipe Barragán Torres

El Jurado, después de deliberar, determinó

APROBARLO

Dándose por terminado el acto a las 10:55 horas, procediendo a la firma del Acta los integrantes del Jurado. Dando fe el Secretario Académico del Instituto.

A petición del interesado y para los fines que al mismo convengan, se extiende el presente documento en la ciudad de San Luis Potosí, S.L.P., México, a los 18 días del mes de diciembre de 2017.

Mtra. Ivonne Lizette Cuevas Vélez
Jefa del Departamento del Posgrado

Dr. Horacio Flores Zúñiga
Secretario Académico



Dedicada para los que desde un inicio me apoyaron en esta etapa, mi familia consanguínea, en especial:

A mis padres Marco Antonio Gamboa D. y Nilza Esperanza Mendoza G.

A mis hermanos Marcos y Jesús

A mi abuelo † Ramón Mendoza V. que sólo me ve vio iniciar este viaje.

Agradecimientos

A mi director de tesis Dr. Felipe Barragán Torres, así como al comité revisor, Dr. Ernesto I. Badano y Dr. David Douterlungne Rotsaert por sus enseñanzas y aportes para el desarrollarlo de esta tesis.

Agradezco el apoyo técnico brindado por el M.C. Juan Pablo Rodas Ortiz por su colaboración en las actividades de laboratorio.

A mi mejor amiga, compañera y pareja por su apoyo incondicional en momentos agradables y complicados de este período: gracias Claudia.

A mis compañeros de generación por todas las vivencias académicas y no tan académicas Ale, Andy, Ángel, Sigifredo (Augusto), Bety, Betsa, Hugo, Javier, Karen, Lupita, Moni, Pancho y Pepe.

A quienes recién llegado a San Luis me brindaron su amistad y apoyo Nathalie, Erik, Efrén, Neto, Víctor, José A., José E. y Roberto.

Agradezco a la Ing. Ana Mayra Garza Peña, propietaria de la UMA “La Laguna”, por las facilidades durante el trabajo realizado en campo.

Se agradece el apoyo financiero para la investigación aportado por el proyecto “Dinámicas de reclutamiento de encinos (*Quercus* spp.) en escenarios de cambio climático” (Fondo Sectorial de Investigación para la Educación SEP-CONACYT clave CB-2013/221623), cuyo responsable técnico es el Dr. Ernesto Iván Badano.

Contenido

Constancia de aprobación de la tesis	ii
Créditos Institucionales.....	iii
Acta de Examen.....	iv
Agradecimientos	vi
Resumen.....	1
Abstract	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Características del fruto que influyen en la remoción.....	8
HIPÓTESIS.....	12
OBJETIVO GENERAL.....	12
Objetivos específicos	12
METODOLOGÍA.....	13
Área de estudio.....	13
Especies y caracterización de sus bellotas	14
Diseño de campo.....	15
Análisis de datos.....	17
RESULTADOS.....	20
Comparaciones morfométricas	20

Tamaño y calidad de las bellotas.....	22
Remoción por periodo del día	25
DISCUSIÓN.....	29
CONCLUSIONES.....	34
BIBLIOGRAFÍA.....	37
ANEXOS	48
Anexo 1	48

Resumen

La producción de frutos es un proceso crítico en toda comunidad vegetal, de esta manera las plantas aseguran su establecimiento y al mismo tiempo complementan la dieta de varios animales. En bosques templados, el género *Quercus* (encinos) juega un papel muy importante, ya que además de ser uno de los principales componentes arbóreos, también cuenta con uno de los frutos más apetecidos y nutritivos de los bosques: las bellotas. El mecanismo de dispersión de estas semillas es frecuentemente mediada por animales (zoocoría) sin embargo, la elección de movilizar una bellota puede verse afectada por las características intrínsecas del fruto. La presente investigación tuvo como objetivo evaluar si el tamaño y la calidad de las bellotas (sanas o dañadas) influyen en su remoción. Este estudio se llevó a cabo en Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, Mex., utilizando cuatro especies de bellotas: *Quercus affinis*, *Q. castanea*, *Q. eduardii* y *Q. mexicana*. Las bellotas fueron separadas en sanas y dañadas (inviabiles, parasitadas o con daño físico) y se clasificó a cada especie por el tamaño de sus bellotas (volumen). Se colocaron unidades experimentales dentro de una hectárea al interior del bosque de encinos. En cada unidad experimental se colocaron dos lotes (uno con bellotas sanas y otro con bellotas dañadas por cada especie de encino). Estos lotes fueron recambiados cada seis horas a lo largo del periodo de estudio. El monitoreo de visitas por parte de los vertebrados silvestres fue registrado con tres cámaras trampa por unidad experimental. Los resultados muestran que la remoción de bellotas es llevada a cabo por dos grupos de

vertebrados y con periodos de actividad claramente separados: *Aphelocoma* sp. durante el día (6:00 a 18:00 h) y *Peromyscus* sp. durante la noche (18:00 a 6:00 h). Los resultados indican que no hay una clara preferencia por bellotas sanas o dañadas, a excepción de *Q. affinis*. A través de un análisis de remoción por especie, se documenta una tendencia a remover bellotas de menor tamaño. Asociado a esto, existe una preferencia marcada en el orden en el cual son removidas las bellotas por parte de ambos granívoros (*Aphelocoma* sp. y *Peromyscus* sp.), movilizandolas en orden de menor a mayor tamaño de bellota.

Palabras Clave: Encinos, Zoocoría, Bellotas, Dispersión, Cámaras trampa

Abstract

Fruits production is a critical process in every plant community, as is it's necessary to produce offsprings while also providing food for associated fauna. In temperate forests, the genus *Quercus* (oak) plays a very important role, besides being one of main tree components, it also has one of the most desirable and nutritious fruits of the forests: acorns. Their seed dispersal mechanism is often mediated by animals (zoocoria) however, the choice of mobilizing an acorn may be affected by intrinsic characteristics of the fruit. The aim of the present investigation was to evaluate whether the size and quality of the acorns (with or without damage) influence their removal. This study was carried out in Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, Mex., Using four species of acorns: *Quercus affinis*, *Q. castanea*, *Q. eduardii* and *Q. mexicana*. The acorns were separated into healthy and damaged (non-viable, parasitized or with physical damage) and each species was classified by the size of its acorns (volume). Experimental units were placed within a hectare of oak forest. In each experimental unit, two of acorns placed (one with healthy acorns and the other with acorns damaged by each species of oak). These lots were replaced every six hours throughout the hours that lasted this experiment. Monitoring of wild vertebrates visits was recorded with three trap cameras per experimental unit. The results show that the removal of acorns is carried out by two groups of vertebrates and with clearly separated periods of activity: *Aphelocoma* sp. during the day (6:00 a.m. to 6:00 p.m.) and *Peromyscus* sp. during the night (6:00 p.m. to 6:00 p.m.) The results indicate that there is no clear preference for healthy or damaged acorns, with the exception of *Q. affinis*. Through a removal

analysis by species, a tendency to remove smaller acorns is documented. Associated to this, there is a marked preference in the order that the acorns are removed by both granivores (*Aphelocoma* sp. and *Peromyscus* sp.), moving the species in order of minor to greater acorn size.

Keywords: Oaks, Zoochory, Acorns, Dispersion, Wildlife cameras.

INTRODUCCIÓN

La familia *Fagaceae* es uno de los componentes arbóreos más importantes de los bosques del hemisferio norte. Dentro de esta familia, el género *Quercus* tiene la mayor distribución en la mayoría de ellos, particularmente en bosques templados, donde son comúnmente llamados robles o encinos (Vander Wall, 2001; Valencia, 2004). En estos bosques, la producción masiva de frutos y semillas es un proceso crítico ya que de esta manera, aseguran su establecimiento. En este sentido, los mecanismos de dispersión toman mayor relevancia al ser la vía por la cual aseguran la movilidad y distribución natural de las especies (De Noir *et al.*, 2002).

Entre los mecanismos más comunes se encuentra la movilización de semillas por animales, ya que al formar parte de la dieta alimenticia (e.g. aves, mamíferos, insectos., Schupp, 1993; Henrik, 1994; McConkey *et al.*, 2012; Ramos-Palacios *et al.*, 2014) propician la dispersión y colonización a nuevas áreas. Por lo tanto, la interacción planta-animal es uno de los procesos principales que involucra la movilización de semillas en bosques de encino y, por ello, forma parte fundamental de la dinámica de regeneración de los mismos (Vander Wall 2001; Xiao *et al.*, 2005).

Por esta razón, se asume que los procesos selectivos naturales favorecieron la prevalencia de frutos apetecidos y nutritivos para diferentes organismos: las bellotas (Vander Wall, 1990). Estas son un fruto seco, unilocular, asociado a un involucreo en forma de copa (cúpula) que contiene una sola semilla.

La semilla carece de endospermo, posee dos cotiledones y un embrión recto (Zavala & García, 1996; Rubio-Licona *et al.*, 2011). Estos frutos, al alcanzar su madurez, se desprenden por gravedad pero, en pocas ocasiones se establecen a grandes distancias del árbol productor. Por ello, el movimiento de estos frutos es imposible sin la participación de los animales (Myczko *et al.*, 2014). El poderse mover lejos de su planta madre obedece a dos cuestiones fundamentales: evitar competir por los recursos con la planta progenitora y no contagiarse de las posibles enfermedades de su progenitora (Janzen, 1970).

Por lo tanto, un árbol con frutos se convierte en un recurso atractivo para los herbívoros; acrecentando las posibilidades de dispersión de sus semillas (Carlo *et al.*, 2007). De manera general, se ha reportado que en los bosques de encinos, el gremio de posibles agentes dispersores de bellotas es amplio e incluye ungulados, mamíferos de tamaño mediano y pequeño, aves e insectos, entre otros animales, por ejemplo en lo reportado en los bosques de España (Pulido, 2002; Gómez *et al.*, 2003; Bonal & Muñoz, 2007) y Estados Unidos (Kellner *et al.*, 2016), así como en los bosques del noreste de Europa (Den Ouden *et al.*, 2005).

Los mamíferos y las aves son los grupos más importantes en la movilización de las bellotas (Crawley, 1992; Campos & Ojeda, 1997; Pons & Pausas, 2007). Los principales taxones involucrados en la dispersión, por la intensidad y distancia a la que mueven las bellotas, son principalmente aves de la familia *Corvidae* y roedores de la familia *Sciuridae* y *Cricetidae*, y dentro de esta última destaca el género *Peromyscus* (Vander Wall, 2001; Den Ouden *et al.*, 2005; Xiao *et al.*, 2005;

Pons & Pausas, 2007; Steele *et al.*, 2007; Gómez *et al.*, 2008; Myczko *et al.*, 2014; Kellner *et al.*, 2016).

Estos últimos, almacenan bellotas como recurso alimenticio para el invierno, propiciando así (de manera indirecta) el desplazamiento de los propágulos lejos de la planta progenitora (Wang & Smith, 2002; Perea *et al.*, 2011a; Perea *et al.*, 2014). Comúnmente los roedores no consumen la totalidad de lo almacenado, por lo tanto un porcentaje de frutos queda olvidado, teniendo así mayores probabilidades de encontrar las condiciones óptimas para germinar y establecerse (Vander Wall, 1990, 2001; López-Barrera *et al.*, 2007; Pérez-Ramos *et al.*, 2008).

En especies del género *Quercus* es difícil encontrar una relación de tipo mutualista con sus dispersores, ya que las bellotas no pueden satisfacer las demandas de los consumidores sin que el embrión o sus cotiledones se vean dañados (Perea *et al.*, 2014). Existen animales que se comportan únicamente como depredadores sin favorecer a la dispersión de las bellotas. Ejemplo de estos son el jabalí, los bovinos, los ovinos y los cérvidos (Gómez *et al.* 2003; Perea *et al.* 2014). En cambio, el efecto global de granívoros pequeños (aves y roedores) sobre los encinos, cae en algún lugar en el espectro de depredador de semillas (negativo), hasta agente dispersante (positivo) (Theimer, 2005, Zwolak & Crone, 2012; Kellner *et al.*, 2016). Esta forma de dispersión funciona porque los animales son recolectores imperfectos (Vander Wall, 2010).

Por otro lado, se ha documentado que las plantas de *Quercus* tienen la capacidad de posponer la producción de bellotas durante algunos años, lo que les

permite acumular recursos necesarios para producir una gran cantidad de semillas en otros (años “*masting*”). Con esto aseguran que la dispersión sea efectiva, ya que al presentar una producción masiva y sincronizada de bellotas (Kelly, 1994; Isagi *et al.*, 1997; Perea *et al.*, 2014) contrarestan el fenómeno de la depredación. Con el fenómeno de *masting*, que es común en las especies de *Fagaceae*, se ha llegado a proponer que esto les confiere ventajas derivadas de presiones selectivas, como es la gran cantidad de depredadores que soportan, el aumento de la eficiencia en la polinización por viento y la atracción de las semillas a posibles dispersores (Isagi *et al.*, 1997).

Sin embargo, las variaciones en la abundancia de semillas en años *no-masting*, tienen implicaciones en la disponibilidad de alimento para los animales que experimentan amplias variaciones alimenticias entre temporada, lo que a su vez puede afectar la intensidad de la depredación (Leiva & Díaz-Masqueda, 2016). Por esta razón, en años de baja producción, el consumo de semillas por parte de los animales puede restringir el reclutamiento de plántulas (Gómez *et al.*, 2003; Birkedal *et al.*, 2009; Kellner *et al.*, 2014; García-Hernández *et al.*, 2016) y en años de producción alta, los animales son impulsores importantes para el posterior establecimiento de frutos y semillas (Maeto & Ozaki, 2003; Perea *et al.*, 2012b).

Características del fruto que influyen en la remoción

Como ya se mencionó anteriormente, la dispersión de semillas mediada por animales se vuelve una función crítica para los bosques de encino y para los ecosistemas en general, al convertirse en la vía natural que liga el estado

reproductivo final de las plantas adultas con el establecimiento de su descendencia (Wang & Smith, 2002), parte importante en la regeneración natural, ya que todos los procesos involucrados en esta actividad (polinización, desarrollo de las semillas, dispersión, depredación de semillas, germinación, sobrevivencia y establecimiento de plántulas) se encuentran estrechamente relacionados (Buckley & Sharik, 1998) y en cada uno de estos procesos, hay factores que determinan el éxito de la regeneración (Pérez et al., 2013).

Por lo que, la elección de movilizar, consumir *in situ* o ignorar una semilla no sólo se ve influida por la cantidad de recursos que ofrezca el bosque (Gómez et al., 2003, 2008; López-Barrera et al., 2005; Chang et al., 2012), ya que también puede verse afectada por las características intrínsecas del propio fruto, como son:

- a) El tamaño, prefiriendo escoger semillas grandes que representen una mayor ganancia de alimento y, por lo tanto, pueden ser más atractivas para ser almacenadas o consumidas (Gómez, 2004; Xiao et al., 2005; Zhang et al., 2008; Perea et al. 2011b; García-Hernández et al., 2016).
- b) La existencia de daño pre-dispersión por organismos como insectos y hongos (Bonal et al., 2011; Kellner et al., 2014). Perea et al. (2012a), describen que las bellotas son frutos cuyo embrión supone menos del 0.15 % de su volumen total, siendo el resto principalmente reservas destinadas a la germinación y posterior desarrollo de la plántula (Bonfil, 1998; Rubio-Licona et al., 2011). Así, un consumo parcial de las bellotas puede considerarse negativo, aunque se ha observado que la

mayoría de las semillas se dañan en partes no vitales (Perea *et al.*, 2011b), lo que deja a la mayoría de estas bellotas viables para germinar (Yang & Yi, 2012).

- c) La cantidad de nutrientes y taninos, los cuales son beneficiosos y perjudiciales para los consumidores de semillas, respectivamente (Wang & Chen, 2008). Sin embargo, la cuestión de cómo los taninos afectan las preferencias de animales es difícil de analizar, sobre todo cuando no es posible controlar otros rasgos de las bellotas (Zhang *et al.*, 2013; Wang & Yang, 2015).
- d) El grosor del pericarpo, consiguiendo presentar menos dificultades para el consumo de las semillas en aquellas especies con un pericarpo delgado (Chang *et al.*, 2012; Lei *et al.*, 2012).
- e) El tiempo de germinación, ya que se ha argumentado que una germinación relativamente rápida y el desarrollo de la radícula aumentan el escape de la depredación (Fox, 1982; Leiva & Díaz-Masqueda, 2016). No obstante, se ha demostrado que algunos roedores pueden discernir entre semillas de germinación rápida, las cuales consumen de manera inmediata, y semillas con una mayor dormancia, las cuales usualmente almacenan (Xiao *et al.*, 2010).

Todos estos factores pueden, potencialmente, influir la distribución espacial y la tasa de reclutamiento de las especies arbóreas (Chang *et al.*, 2012; Yi *et al.*, 2014), ya que se ha señalado que la persistencia de especies vegetales en un bosque resulta influenciada por las características y atributos de su fruto o semilla

y la manera en que interactúan con las particulares del dispersor (Moran *et al.*, 2004; Xiao *et al.*, 2010). Estas características y atributos del fruto pueden acoplarse a tal grado con sus dispersores que pueden permitir que las plantas logren mantener poblaciones locales y colonizar nuevos sitios (Smith-Ramírez *et al.*, 2013).

En este contexto, los bosques de encinos pueden ser un modelo de estudio importante, ya que se cuenta con 161 especies de las 500 descritas globalmente (Valencia, 2004). A pesar de esta riqueza, los estudios en México que consideran estas interacciones planta-animal son escasos (López-Barrera *et al.*, 2007; Ramos-Palacios *et al.*, 2014; García-Hernández *et al.*, 2016). A su vez, los encinos presentan una amplia variedad en el tamaño de sus bellotas, pudiendo encontrar bellotas muy pequeñas como del tamaño de un cacahuete, hasta muy grandes superando los 21 gramos (Rubio-Licona *et al.*, 2011). Al igual, se ha observado que las bellotas de los encinos, presentan una alta densidad de semillas infectadas (*obs. Personal*). Por lo tanto, con este trabajo pretendemos contribuir a determinar cómo las características intrínsecas de las bellotas (tamaño y calidad de la semilla) de diferentes especies influyen en la interacción con sus consumidores y/o potenciales dispersores.

HIPÓTESIS

Se espera una selectividad, por parte de los consumidores, sobre bellotas de mayor tamaño y sanas, ya que estas representan una ganancia en biomasa disponible como alimento.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar características intrínsecas de las bellotas y determinar si éstas representan un filtro importante para su selección, por parte de los consumidores, dentro de un bosque de encinos en el centro de México.

Objetivos específicos

- Analizar los cambios morfométricos en bellotas de cuatro especies de encinos, con presencia en bosques del centro de México.
- Determinar cómo el tamaño de las bellotas influye en su remoción por parte de sus principales consumidores.
- Evaluar cómo la calidad de la bellota (sana o dañada) determina la preferencia en la remoción por parte de los principales consumidores.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio se localiza en Sierra de Álvarez, estado de San Luis Potosí (Figura 1), entre las coordenadas 21° 58' 46.79" latitud N y 100° 34' 18.89" longitud O, municipio de Zaragoza. Se eligió este sitio porque son bosques dominados por diversas especies de encinos. La precipitación promedio anual es de 571 mm, aunque en algunas zonas supera los 800 mm; entre el 90 y 95 % de las precipitaciones ocurre en los meses de mayo a octubre (Castillo-Lara, 2007). Esta región se caracteriza por su vegetación templada, principalmente bosque de encino y en segundo lugar de pino-encino. El clima es templado-subhúmedo con una temperatura media anual que oscila entre 12°C y 18°C (Arriaga *et al.*, 2000). García, *et al.* (1999) mencionan que la familia *Fagaceae* ocupa el segundo lugar de diversidad en la Sierra de Álvarez, teniendo dentro de la familia 19 especies de *Quercus*.

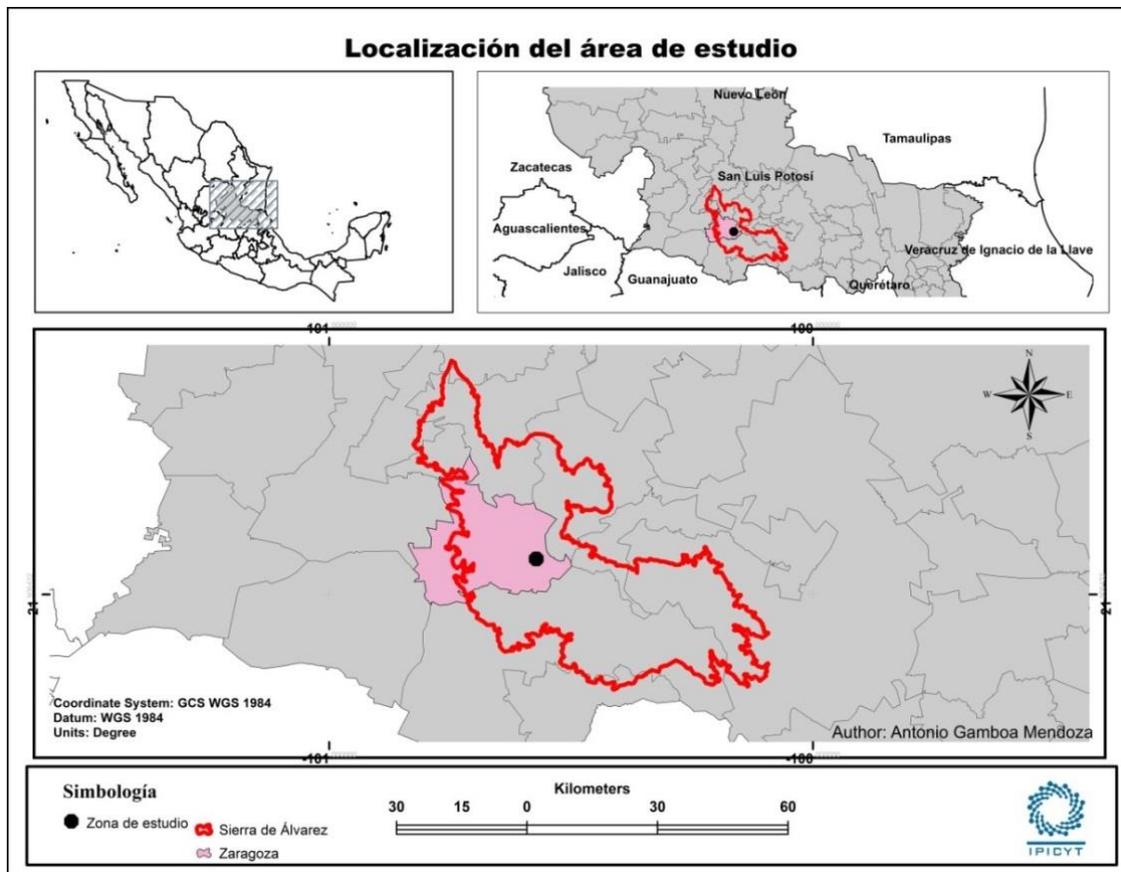


Figura 1. Localización del área de estudio dentro de la Sierra de Álvarez en San Luis Potosí.

Especies y caracterización de sus bellotas

Entre agosto y octubre del 2016, se recolectaron bellotas de todas las especies de encinos que estuvieran fructificando, en diferentes zonas de la Sierra de Álvarez, obteniendo bellotas de *Quercus affinis*, *Q. mexicana* y *Q. eduardii*. El total de bellotas fueron complementadas con colectas de años anteriores con la especie *Q. castanea*, debido a la poca fructificación presente en el año del estudio. Estas últimas bellotas fueron recaudadas igualmente en Sierra de Álvarez, las cuales se

encontraban almacenadas bajo refrigeración (4-5°C) en los laboratorios de la División de Ciencias Ambientales del IPICYT.

Posteriormente, a todas las bellotas (de todas la especies), se les aplicó una prueba de flotabilidad (Zavala-Chávez & García, 1996), lo cual nos ayudó a determinar la calidad de las bellotas, ya que, se consideraron bellotas sanas aquellas bellotas que en la prueba de flotabilidad quedaron completamente sumergidas en el agua, asumiendo que al estar infectadas por algún parasito, esta tendería a flotar por presentar cavidades al interior. De manera adicional, a todas estas bellotas se les realizó una revisión manual para identificar algún tipo de daño en su estructura.

Para determinar el tamaño, se consideró a la bellota como un ovoide. Una vez así, se obtuvo cada una las longitudes, tanto de ancho como de largo y se aplicó la fórmula para obtener el volumen:

$$V = \frac{4}{3} \pi r^1 * r^2 * r^3$$

Esto se realizó para las bellotas de todas las especies, las cuales fueron rotuladas por una secuencia alfabética única.

Diseño de campo

Se trazó en el sitio un cuadrante de 100m x 100m, en el cual se ubicaron nueve estaciones de monitoreo, cada estación separada por 50m entre sí (Figura 2).



Figura 2. Imagen de la asignación de las unidades experimentales en la Sierra de Álvarez en San Luis Potosí.

En cada unidad experimental (Figura 3A) fueron colocadas de forma aleatoria las bellotas sobre el suelo del bosque, limpiando la hojarasca excesiva. Para separar cada especie se utilizó cuerda y clavos de cuatro pulgadas, con los cuales se trazaron compartimientos dentro de un recuadro de 20 cm por 20 cm, cada compartimiento estuvo marcado con una banderilla de acuerdo con la especie colocada.

Cada lote de bellotas por especie utilizada contuvo 16 bellotas (ocho sanas y ocho dañadas), en las cuales iban incluidas bellotas de diferentes tamaños. Los lotes fueron recambiados por nuevos cada seis horas a lo largo de cuatro días, lo cual representó 16 recambios durante todo el experimento, para cada unidad experimental. El total de bellotas utilizadas en el experimento fue de 2,304 por especie, contando en total con 9,216 entre las cuatro especies. Cabe mencionar que este diseño de muestreo estuvo acotado a esta disponibilidad de bellotas.

El monitoreo de las visitas por parte de los vertebrados silvestres fue registrado por medio de tres cámaras Cuddeback C Model with Black Flash® por cada unidad experimental. Dos cámaras fueron colocadas a 20 cm del ras del suelo y a 20 cm y 40 cm de distancia a las semillas, la tercer cámara fue colocada a 80 cm del ras del suelo y a una distancia de 70 cm a las semillas, la distribución de estas cámaras permitió tener una mejor cobertura de todos los ángulos evitando alguna obstrucción que nos impidiera contabilizar las visitas y la remoción de las bellotas (Figura 3B). Además, se buscó con tal cantidad de cámaras contabilizar solamente casos verdaderos de preferencia por algún fruto, descartando los casos de visitas sin remoción.

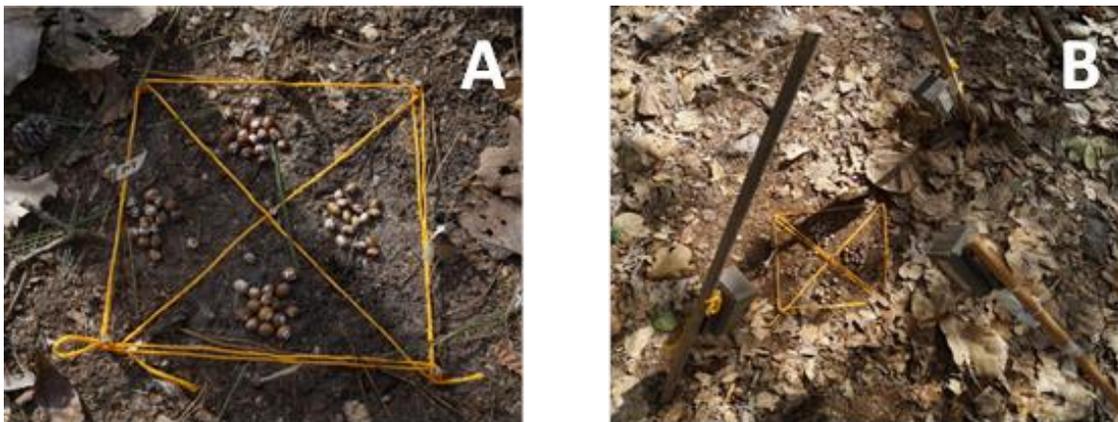


Figura 3. A) Vista de las unidades experimentales en campo, B) Montado de foto-trampas en campo.

Análisis de datos

El primer análisis consistió en hacer una comparación estadística con los valores del volumen de las semillas entre las cuatro especies de bellotas incluidas en nuestro estudio. Esto se realizó a través de un análisis de varianza de medias

(ANOVA). Seguida de comparaciones pareadas con la prueba de Fisher's Least Significant Differences (LSD). Este último análisis también se realizó para comparar el volumen entre las dos condiciones de la calidad de las bellotas (sanas y dañadas) al interior de cada especie.

Por otro lado, para determinar si el volumen (tamaño de la bellota) y/o la calidad de la bellota influyen en la remoción, se realizó un análisis a través de un Modelo Lineal Generalizado (GLM), con respuesta binomial (remoción sí o no). En este modelo se consideró el diseño anidado del día y la hora en la unidad experimental en el que se realizó cada recambio. Este modelo se aplicó de manera general, incluyendo a todas las especies de encinos. Los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.2.

Con la información obtenida a través de las cámaras trampa, se cuantificó la remoción de bellotas en lapsos de cada hora durante cuatro periodos de tiempo (18:00 a 24:00; 24:00 a 6:00, 6:00 a 12:00; y 12:00 a 18:00). Con estos datos se realizaron cuatro análisis de tiempo de falla, con los cuales se compararon las tasas de remoción entre las especies de bellotas en cada lapso de tiempo para observar por cuál especie existe una mayor preferencia por parte de los granívoros. En este análisis, la remoción de una bellota en un determinado tiempo se consideró una "falla" y se realizó mediante el método de Kaplan-Meier (Kaplan & Meier, 1958). A su vez, para comparar si las diferencias obtenidas en las tasas de remoción pueden ser explicadas o no por el azar, se recurrió a la prueba Mantel-Cox (Bland & Altman, 2004), todo lo anterior utilizando el programa estadístico STATISTICA versión 10.

Po último, se corrieron otros dos Modelos Lineales Generalizados (GLM), siguiendo los criterios antes mencionados, en los cuales se pone a prueba si el volumen (tamaño de la bellota) y/o la calidad de la bellota influyen en la remoción, pero, para el primer modelo se consideró la actividad nocturna y diurna por separado. Por otro lado, para el segundo modelo, se consideró únicamente la remoción durante la noche, en el cual se compararon las cuatro especies de encino.

RESULTADOS

Comparaciones morfométricas

Los análisis morfométricos, en relación al volumen de las bellotas, mostraron diferencias significativas entre todas las especies de encinos ($F= 4179$, $g.l.= 3$, $p= 0.0001$). A través de la prueba pareada de Fisher, se observa que todas las especies difieren estadísticamente entre sí (Figura 4). Estos resultados nos permitieron hacer una clasificación interespecífica respecto al volumen de las bellotas, en la cual *Q. eduardii* se puede considerar como la especie con las bellotas más pequeñas, seguida de *Q. mexicana* y *Q. castanea* con volúmenes intermedios en sus bellotas y finalmente *Q. affinis* como la especie con el mayor volumen de sus bellotas.

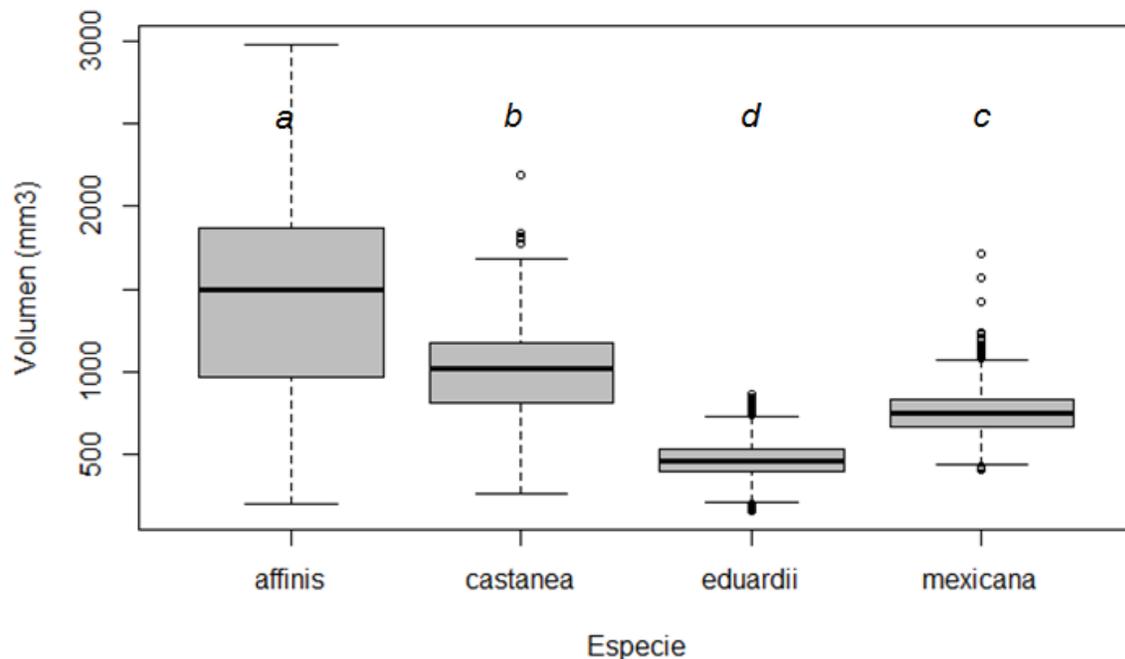


Figura 4. Comparación entre el volumen promedio de las bellotas ($\text{mm}^3 \pm$ error estándar) de cada especie utilizados en nuestro estudio de remoción de bellotas

en Sierra de Álvarez S.L.P. Se indican las diferencias significativas mediante letras distintas, resultantes de la prueba pareada de Fisher.

En la comparación de medias entre el volumen de bellotas sanas y dañadas de cada especie, se encontró que, en casi todas la especies se presentaron diferencias significativas, teniendo bellotas más grandes para la condición sana. La excepción la presento *Q. eduardii* en la cual no se encontraron diferencias significativas entre las dos condiciones (Figura 5).

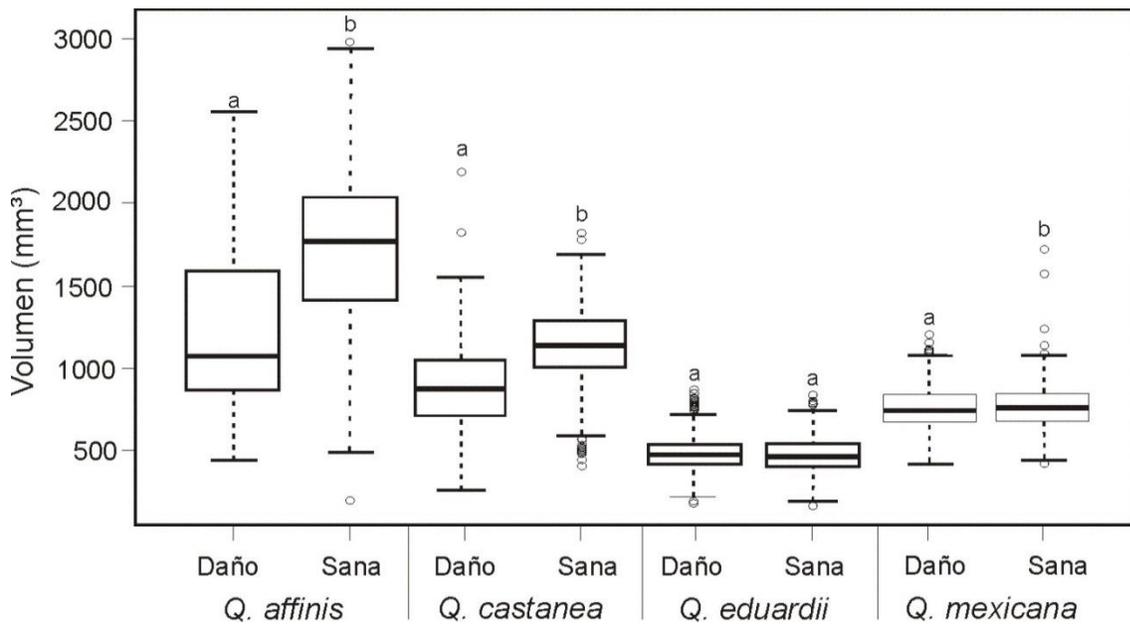


Figura 5. Comparación del volumen promedio ($\text{mm}^3 \pm$ Error estándar) entre bellotas sanas y dañadas por cada especie. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las comparaciones en cada especie, proveniente de la prueba pareada de Fisher.

Tamaño y calidad de las bellotas

A través del modelo GML general, analizando la remoción en las bellotas en función del tamaño (volumen) y condición (sana o dañada) para todas las especies, se obtuvieron diferencias significativas para la variable de volumen ($p=0.000$), mientras que, para la condición de la bellota no se presentaron diferencias significativas ($p=0.0869$). Esto es, según el estimador, por cada unidad de incremento en el volumen, de acuerdo a su media, repercute en una disminución en la remoción de 0.003 puntos. A su vez la interacción de las variables resulta igualmente significativa, este efecto nos hace suponer que el volumen por si solo tiene mayor importancia en la remoción (Tabla 1).

Tabla 1. Se muestra el resultado del GML general para determinar el efecto de la condición y el tamaño de las bellotas sobre su remoción. Los asteriscos (***) indican niveles de significancia <0.001 .

	Estimador	Error standard	Valor z	p	Indicador de diferencia
(intercepto)	1.3203408	1.1694503	1.129	0.2589	
Volumen	-0.0030758	0.0001795	-17.134	0.0000	***
Condicion: sana	-0.3712809	0.2168602	-1.712	0.0869	.
Volumen: condicion:sana	0.0017646	0.0002039	8.654	0.0000	***

Por su parte, los análisis de las tasas de remoción de bellotas por especies, mostraron que *Q. eduardii* (considerada con las bellotas mas pequeñas por su bajo volumen) fue la especie que presento las tasas mas altas de remoción, seguida de *Q. mexicana* y *Q. castanea* (ambas especies consideradas con bellotas de tamaño intermedio) y finalmente, *Q. affinis* (especie con bellotas de mayor volumen). Esta tendencia se reflejo a lo largo de los cuatro periodos de tiempo en los que se realizarón los recambios de bellotas (Figura 6).

De manera general, la remoción de bellotas en todas las especies fue mayor en el lapso nocturno (18:00 a 24:00 h y 24:00 a 6:00 h), con porcentajes arriba del 60%, mientras que durante el día (6:00 a 12:00 h y 12:00 a 18:00 h) se mantuvieron por debajo del 50%. Las tasas de remoción más altas ocurrieron entre las 18:00 a 24:00 h, con valores de remoción en *Q. affinis* de 64%, *Q. castanea* de 76%, *Q. mexicana* de 76% y *Q. eduardii* de 82% (Figura 6A). Por otro lado, las tasas más bajas se registraron en el periodo de 12:00 a 5:00 h, teniendo valores en remoción en *Q. affinis* de 16%, *Q. castanea* de 21%, *Q. mexicana* 24% y *Q. eduardii* de 31% (Figura 6B).

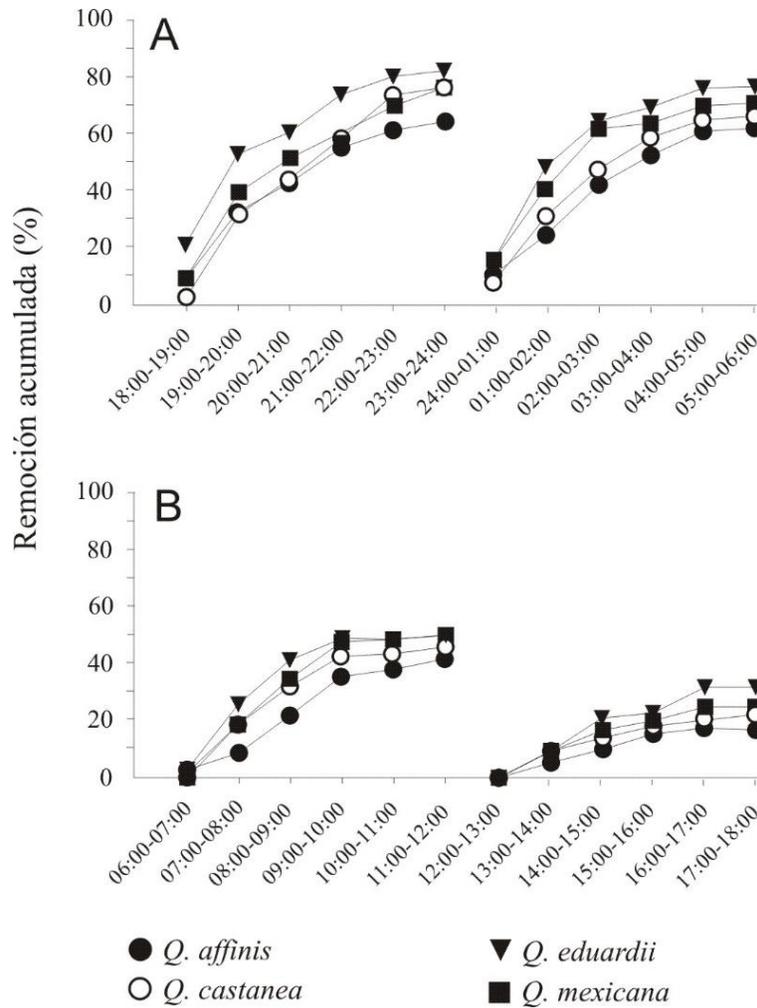


Figura 6. Tasas de remoción de bellotas estimadas con el método de Kaplan-Meyer en los cuatro periodos de muestreo. A) periodos de muestreo durante la noche (18:00 a 24:00 h y 24:00 a 6:00 h); B) periodos de muestreo durante el día (6:00 a 12:00 h y 12:00 a 18:00 h).

Las tasas de remoción de bellotas difirieron estadísticamente entre casi todas las especies. *Q. eduardii* (con las tasas más altas de remoción) presento diferencias significativamente con el resto de las especies, en la mayoría de los periodos de tiempo (con excepción contra *Q. mexicana* en el lapso de 6:00 a 12:00 h; Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de las pruebas de Mantel-Cox para comparar las tasas de remoción de bellotas en los cuatro periodos de tiempo en que se realizaron los análisis. Las diferencias significativas se muestran con asteriscos, en donde hay *** representan valores de significancia menores a 0.001, y donde hay ** representan valores de significancia menores al 0.05; los NA indican ausencia de diferencias significativas. Mayores detalles consultar el Anexo 1.

Primer periodo (18:00 a 24:00 h)				Segundo periodo (24:00 a 6:00 h)		
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. eduardii</i>
<i>Q. affinis</i>	**	***	***	NA	***	***
<i>Q. castanea</i>		NA	***		**	***
<i>Q. mexicana</i>			***			**
Tercer periodo (6:00 a 12:00 h)				Cuarto periodo (12:00 a 18:00 h)		
<i>Q. affinis</i>	**	***	***	NA	***	***
<i>Q. castanea</i>		NA	**		NA	***
<i>Q. mexicana</i>			NA			**

Remoción por periodo del día

A través de las cámaras trampa, se pudo observar que la remoción de bellotas por parte de animales esta dada básicamente por dos grupos de especies, separados claramente por dos periodos de actividad: Durante el día (6:00 a 18:00 h) en donde solamente se detectó removiendo bellotas a aves del género *Aphelocoma*, y durante la noche (18:00 a 6:00 h) en donde sólo hubo actividad de remoción por parte de roedores del genero *Peromyscus* (Figura 7 y Figura 8).



Figura 7. Principales vertebrados que participaron en la remoción de bellotas. A) Remoción diurna: *Aphelocoma* sp.; B) remoción nocturna: *Peromyscus* sp.



Figura 8. Se muestra la actividad tanto de *Aphelocoma* sp. y *Peromyscus* sp. en las estaciones experimentales a lo largo de los días del experimento. En el eje **Y** se indica el número de estaciones que revelaron actividad y sobre el eje **X** la hora en la cual se registraron las visitas por parte de los animales.

Con los análisis GML (separado por los periodos de actividad de los granívoros), se pudo observar que la actividad de remoción con base en el volumen y condición de la bellota, durante el día (actividad por *Aphelocoma sp*), muestra la misma tendencia que el modelo (GLM) general, esto quiere decir que sólo el volumen indicó diferencias significativas (Tabla 3). Por su parte, el análisis para el periodo nocturno (actividad por *Peromyscus sp*), además de la significancia en el volumen, también arrojó que la condición de la bellota presenta diferencias significativas ($p= 0.041$) hacia bellotas dañadas (Tabla 3).

Tabla 3. Modelo lineal generalizado (GLM) que determina el efecto de la condición y el tamaño de las bellotas sobre su remoción, durante el periodo diurno y nocturno. Los asteriscos (***) indican niveles de significancia <0.001 , mientras que asteriscos (*) indican niveles de significancia <0.5 .

Diurno					
	Estimador	Error standard	Valor z	p	Indicador de diferencia
(intercepto)	-3.5007437	2.8470235	-1.23	0.2188	
Volumen	-0.0034596	0.0003611	-9.582	$<2e-16$	***
Condición-sana	0.1762751	0.4131604	0.427	0.6696	
Volumen: condición-sana	0.007185	0.0003992	1.8	0.0719	.
Nocturno					
(intercepto)	3.7666913	0.7907288	4.764	1.90E-06	***
Volumen	-0.0028325	0.0002219	-12.767	$<2e-16$	***
Condición-sana	-0.6662829	0.3275114	-2.034	0.0419	*
Volumen: condición-sana	0.0025628	0.0003047	8.412	$<2e-16$	***

Al encontrar un patrón distinto en la influencia del volumen y condición de la bellota durante la noche (remoción dada por *Peromyscus sp*), corrimos

nuevamente un modelo (GML) separando el análisis por especie de encino, encontrando que, en *Q. castanea* y *Q. mexicana* no se presentan diferencias significativas en relación al tamaño (volumen), ni condición (sana o dañada). Por su parte, en *Q. eduardii*, se encontraron diferencias significativas en el volumen ($p= 0.04$), y de manera marginal para la condición ($p= 0.05$). En el caso de *Q. affinis*, se encontraron diferencias significativas para los dos factores (Tabla 4).

Tabla 4. Resultado del GLM, para determinar el efecto de la condición y el tamaño de las bellotas sobre la remoción de bellotas durante el periodo nocturno, por cada especie de encino. Los asteriscos (***) indican niveles de significancia <0.001 , los asteriscos (*) indican niveles de significancia <0.05 .

Especies		Estimador	Error standard	Valor z	p	indicador de diferencias
<i>Q. affinis</i>	(intercepto)	1.2055401	0.0010815	1114.7	0.000	***
	Volumen	-0.001118	0.000243	-4.6	0.000	***
	Condicion-sana	2.1732648	0.0010820	2008.5	0.000	***
	Volumen:condicion-sana	0.0007506	0.0001844	4.1	0.000	***
<i>Q. castanea</i>	(intercepto)	12.428495	1.999429	6.216	0.000	***
	Volumen	-0.001631	0.001406	-1.16	0.246	
	Condicion-sana	-0.264882	2.102014	-0.174	0.862	
	Volumen:condicion-sana	0.002313	0.002114	1.094	0.274	
<i>Q. eduardii</i>	(intercepto)	18.130528	3.828909	4.735	0.000	***
	Volumen	-0.00964	0.004812	-2.003	0.0452	*
	Condicion-sana	-7.276421	3.777537	-1.926	0.0541	.
	Volumen:condicion-sana	0.017868	0.00808	2.211	0.027	*
<i>Q. mexicana</i>	(intercepto)	12.045957	2.882928	4.178	0.000	***
	Volumen	-0.001608	0.00299	-0.538	0.591	
	Condicion-sana	-0.639488	3.18521	-0.201	0.841	
	Volumen:condicion-sana	0.001627	0.00413	0.394	0.694	

DISCUSIÓN

Como se ha documentado en otros trabajos, donde se ha señalado que los bosques templados mexicanos están compuestos por especies de robles que producen bellotas de diferentes tamaños (Nixon, 1993; Zavala-Chávez, 1996), nosotros pudimos constatar que al menos, en cuatro especies de encinos este patrón se repite, encontrando que, en promedio *Q. affinis*, presenta las bellotas más grandes, seguida de *Q. castanea* y *Q. mexicana*, y a *Q. eduardii* como la especie con bellotas más pequeñas.

Esto puede representar una gama muy interesante de oportunidades para todos los granívoros silvestres del bosque de encino, en el área de estudio, ya que, sin importar el tamaño del organismo, estos tendrían acceso a ellas. En algunos estudios, se ha mencionado que semillas de tamaño grande pueden ser más atractivas para su remoción, debido a que podrían tener mayor valor nutricional (Gómez, 2004; Xiao *et al.*, 2005; Zhang *et al.*, 2008; Vander Wall, 2010; Muñoz *et al.*, 2012). Sin embargo, esta tendencia no se presentó en nuestro trabajo, ya que, a pesar que la remoción de bellotas estuvo modulada por el tamaño (volumen), está presente una clara tendencia de remoción hacia especies más pequeñas. Por ejemplo, la especie con las tasas de remoción más altas fue *Q. eduardii* (especie con las bellotas más pequeñas), mientras que *Q. affinis* (especie con las bellotas más grandes) tuvo una baja remoción.

Por un lado, esta tendencia se puede adjudicar al ahorro de costos energéticos y de tiempo en su manipulación y traslado, lo que se puede traducir a un menor tiempo de exposición a depredadores (Muñoz & Bonal, 2008; Muñoz *et*

al., 2012; Lichiti *et al.*, 2017). Por ejemplo Hedj-Chikh *et al.* (1996) quienes mencionan el tiempo para que una ardilla (*Sciurus carolinensis*) pueda consumir una bellota siendo de aprox. 300 segundos, en comparación de un tiempo entre 60 a 70 segundos para mover la bellota a una corta distancia, guardarla y volver a buscar alimento. Entonces, cada acción alternativa que un animal pueda realizar tiene su propio tiempo de manejo asociado (Lichti *et al.*, 2017).

Aunque, por otro lado, el resultado de la baja remoción de bellotas grandes, también puede estar asociado a la pérdida de la fauna silvestre, por diferentes procesos de degradación del ecosistema (e.g. cacería, expansión de la frontera agrícola, extracción de leña, etc.), lo que trae consigo una modificación en los patrones de dispersión (Ramos-Palacios *et al.* 2014). En este estudio, solo registramos a dos grupos de especies, con patrones de actividad bien definidos, que se encargaron de la remoción, los cuales fueron aves del género *Aphelocoma* (con patrones de actividad durante el día), y roedores del género *Peromyscus* (con marcada actividad durante la noche). Situación que contrasta con lo reportado para otros bosques de encinos quienes reportan la presencia de removedores de bellotas de talla grande (Quintana-Ascencio *et al.*, 1992; Crawley & Long, 1995; Pulido, 2002; Gómez *et al.*, 2003; Bonal & Muñoz, 2007; Kellner *et al.*, 2016).

Esta situación, puede representar una seria amenaza a la regeneración natural y expansión del bosque de encino hacia zonas abiertas del dosel, ya que la baja presencia de organismos con capacidades de dispersión, provoca una limitación importante y resalta la necesidad de generar estrategias que tengan que ir encaminadas a la intervención del ser humano para la restauración de estos

ecosistemas, sobre todo en la región de estudio, ya que a través de observaciones personales se puede señalar una baja densidad de plántulas en relación a individuos adultos.

Si bien, la preferencia por remover semillas de menor tamaño, puede beneficiar a especies con frutos con estas características, brindándoles ventaja contra árboles con frutos de mayor envergadura. Hay una cuestión que también hay que considerar, como vimos los roedores desplazan una mayor cantidad de bellotas, pero esto tiene una limitante, ya que su área de actividad suele ser más local, raramente superando los 100m², en comparación con los córvidos donde sus distancias de transporte pueden variar, ya que puede ir desde un simple salto desde el árbol de origen, hasta vuelos de decenas de kilómetros (Pesendorfer *et al.*, 2016).

Por otro lado, Darley-Hill & Johnson (1981) y Scarlett & Smith (1991), mencionan que un tamaño grande en bellotas puede significar un filtro importante para que los córvidos no se interesen por éstas. A la par, Bartlow *et al.*, 2011 aluden ventaja en árboles con frutos pequeños debido a las múltiples bellotas que los córvidos pueden manipular y transportar, tal y como se observó en este trabajo.

De manera complementaria, con el análisis intrínseco de remoción nocturno (dada por roedores), pudimos encontrar diferencias significativas que demuestran una mayor remoción de bellotas pequeñas en dos especies: *Q. affinis* y *Q. eduardii*. Mientras que en el resto de las especies no se marcaron estas diferencias. Posiblemente, la preferencia en primer lugar hacía *Q. eduardii* permitía destinar un mayor tiempo de selección, logrando eliminar primordialmente

bellotas de menor volumen. En el caso *Q. affinis*, al ser la bellota más grande (llegando a casi triplicar su media de tamaño en relación con *Q. eduardii*) conllevaría un mayor esfuerzo movilizarla.

El daño en bellotas comúnmente ocasionado por larvas de insectos o hongos reducen la calidad y masa de los cotiledones (Bonal *et al.*, 2007). En el presente estudio las bellotas dañadas fueron igualmente preferidas por los animales ($p=0.086$; tabla 1), lo cual coincide con Semel & Andersen (1988) y Weckerly *et al.* (1989), quienes indican que los roedores no discriminan entre bellotas sanas y dañadas. Sin embargo, detallando en nuestros resultados, se presentó un fenómeno particular en el género *Peromyscus*, quien mostró una tendencia a remover bellotas dañadas, caso específico de la especie *Q. eduardii* aunque esta elección se presentó de forma marginal ($p=0.054$; tabla 4). Esto podemos relacionarlo al propio tamaño, debido a que en promedio las bellotas dañadas son más pequeñas, esta diferencia en tamaños podría adjudicarse a que normalmente las bellotas dañadas o de baja viabilidad son abortadas selectivamente por su árbol parental (Díaz *et al.*, 2003), por lo tanto, esto podría influir positivamente en las decisiones de los roedores por movilizarlas.

Aunque, algunos autores como Perea *et al.*, (2012b), mencionan a los roedores como dispersores de bellotas con una preferencia por bellotas sanas, pero que a su vez, son capaces de dispersar grandes cantidades de bellotas con daño por larvas (*Curculio* sp) en su interior. Lo cual pudiera tener implicaciones en la calidad de dispersión para los encinos, debido a la proporción de bellotas probablemente inviables que igualmente son movilizadas (Pesendorfer *et al.*,

2016). Aunque, se ha reportado, que bellotas infestadas con una larva todavía adentro pueden contribuir a la regeneración (Perea *et al.*, 2012b), pero es una línea de investigación que debería de seguirse trabajando.

En nuestro trabajo, la particularidad del rechazo de *Peromyscus* hacia bellotas de *Q. affinis* dañadas puede verse implicado igualmente en su tamaño, el daño en las bellotas comúnmente presentaban grietas u orificios los cuales se podrían hacer más evidentes, así, como que una mayor masa dañada lograría facilitar el acceso a señales olfativas derivadas de la actividad por larvas de insecto u hongos dentro de la bellota, proporcionando una posible razón para su rechazo (Muñoz & Bonal, 2008).

CONCLUSIONES

Mediante la dispersión por animales, las bellotas normalmente son colocadas en el suelo o enterradas, de esta forma pueden encontrar condiciones apropiadas para germinar quedando resguardadas de la desecación y de posibles depredadores. Los resultados del presente trabajo nos otorgan bases para concluir algunos puntos:

- No se presentó preferencia hacia alguna condición en la calidad (con o sin daño) de las bellotas por parte del género *Aphelocoma*. La tendencia de *Peromyscus* sp por preferir bellotas dañadas puede verse influida por el pequeño tamaño de éstas, aunque este factor no fue determinante.
- Existe una preferencia marcada en el orden en el cual son removidas las bellotas por parte de ambos granívoros (*Aphelocoma* sp y *Peromyscus* sp), en primer lugar movilizan a *Q. eduardii*, seguida de *Q. mexicana*, en tercer lugar *Q. castanea* y por último a *Q. affinis*. Estas preferencias coinciden con el orden de menor a mayor en tamaños de las bellotas.
- Existe una tendencia por parte de *Peromyscus* sp a remover intra-específicamente bellotas de menor tamaño en las especies *Q. affinis* y *Q. eduardii*.
- Dentro de esta interacción de encinos con sus dispersores, los roedores movilizan la mayor cantidad de bellotas. *Peromyscus* sp muestra tasas de remoción que superan aproximadamente 40% las tasas de *Aphelocoma* sp.

De manera general, con esta trabajo se ha detectado el importante servicio ecosistémico que brindan tanto roedores como aves, lo cual debe de tomarse en

cuenta para los planes de manejo en estos bosques, ya que puede fungir como una herramienta importante para la conservación. Además, hay que considerar que los córvidos tienen la capacidad de transportar semillas entre parches de hábitat, mientras que los roedores, que raramente cruzan parches abiertos, son dispersores importantes entre distancias más cortas (Vander Wall, 1990).

El estudio también nos indica que en su mayoría las bellotas parasitadas o dañadas son igualmente movilizadas por estos granívoros. Siendo así, los encinos no se benefician del todo, al no tener una dispersión efectiva de sus semillas pudiendo perjudicar la regeneración natural de encinos.

Así mismo, llama la atención la sola participación de dos vertebrados en la zona. Siendo que el grupo de granívoros (no sólo dispersores) en bosques templados es considerado heterogéneo (Perea *et al.* 2014; Pesendorfer *et al.*, 2016; Lichiti *et al.*, 2017). En este caso, podría ser que el estado del bosque estudiado se encuentre afectado en términos de su fauna, consiguiendo dar paso al concepto de “bosque vacío” (Redford, 1992). Por lo tanto, este resultado es una señal de alerta, para generar estrategias para proteger la fauna existente y preservar no sólo el proceso de dispersión sino igualmente los procesos ecológicos que los mantienen (Ramírez-Mejía & Mendoza, 2010).

Por todo lo anterior, estudios como el de este tipo, sobre la interacción entre organismos granívoros y encinos, se vuelven importantes, ya que los resultados puede contribuir a generar mejores estrategias para el manejo y conservación de los bosques templados del país, sobre todo porque en la actualidad están atravesando por diversas problemáticas para su mantenimiento, entre ellas se

encuentra el cambio ambiental global y la defaunación por acciones del ser humano.

BIBLIOGRAFÍA

- Arriaga, L., Espinoza, J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., & Loa, E. (2000). *Regiones terrestres prioritarias de México*. México : Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad.
- Bartlow, A. W., Kachmar, M., Lichti, N., Swihart, R. K., Stratford, J. A., & Steele, M. A. (2011). Does multiple seed loading in Blue Jays result in selective dispersal of smaller acorns? *Integrative Zoology*, 235-243.
- Birkedal, M., Fischer, A., Karlsson, M., Löf, M., & Madsen, P. (2009). Rodent impact on establishment of direct-seeded *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* and *Quercus petraea* on forest land. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 298-307.
- Bland, J., & Altman, D. (2004). The logrank test. *BMJ*, 328:1073.
- Bonal, R., & Muñoz, A. (2007). Multitrophic effects of ungulate intraguild predation on acorn weevils. *Oecologia*, 533-540.
- Bonal, R., Espelta, J. M., & Vogler, A. (2011). Complex selection on life-history traits and the maintenance of variation in exaggerated rostrum length in acorn weevils. *Oecologia*, 1053-1061.
- Bonal, R., Muñoz, A., & Díaz, M. (2007). Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 367-380.

- Bonfil, C. (1998). The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, 79-87.
- Buckley, D. S., Sharik, T. L., & Isebrands, J. (1998). Regeneration of northern red oak: positive and negative. *Ecology*, 65-78.
- Campos, C. M., & Ojeda, R. A. (1997). Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina . *Journal of Arid Environments* , 707–714.
- Castillo Lara, P. (2007). *Evolución reciente y estado actual de la vegetación del área natural protegida Sierra de Álvarez, S.L.P.* San Luis Potosí: Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Chang, G., Jin, T., Pei, J., Chen, X., Zhang, B., & Shi, Z. (2012). Seed dispersal of three sympatric oak species by forest rodents in the Qinling Mountains, Central China. *Plant Ecology*, 1633-1642.
- Crawley, M. (1992). Seed predators and plant population dynamics. . En M. In: Fenner, *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (págs. 94-110). CABI.
- Crawley, M., & Long, C. (1995). Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J. Ecol*, 683-696.
- Darley-Hill, S., & Johnson, W. C. (1981). Acorn Dispersal by the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, 231-232.

- De Noir, A., Bravo, S., & Abdala, R. (2002). Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho*, 140-150.
- Den Ouden, J., Jansen, P., & Smit, R. (2005). Jays, mice and oaks. Predation and dispersal of *Quercus robur* and *Q. petraea* in North-western Europe. En P. e. Forget, *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment* (págs. 223-240). CABI.
- Díaz, M., Møller, A. P., & Pulido, F. J. (2003). Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia*, 378-385.
- Fox, J. (1982). Adaptation of gray squirrel behavior to autumn germination by white oak acorns. *Evolution*, 800-809.
- García, S. F., Aguirre, R. J., Villanueva, D. J., & García, P. J. (1999). Contribución al conocimiento florístico de la Sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. *Polibotánica*, 73-103.
- García-Hernández, M. d., López-Barrera, F., & Vásquez-Reyes, V. (2016). Microhabitat affects acorn removal in three sympatric and endangered Neotropical oak species. *Ecological Research*.
- Gómez, J. M. (2004). Bigger is not always better: conflicting selective pressures on seed size in *Quercus ilex*. *Evolution*, 71-80.
- Gómez, J. M., García, D., & Zamora, R. (2003). Impact of vertebrate acorn- and seedling-predators on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 125-134.

- Gómez, J. M., Puerta-Piñero, C., & Schupp, E. W. (2008). Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia* , 529-537.
- Hadj-Chikh, L. Z., Steele, M. A., & Smallwood, P. D. (1996). Caching decisions by grey squirrels: a test of the handling time and perishability hypotheses. *Animal Behaviour*, 941-948.
- Henrik, A. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different. *Oikos* , 355-366.
- Isagi, Y., Sugimura, K., Sumida, A., & Ito, H. (1997). How Does Masting Happen and Synchronize? *Journal of Theoretical Biology*, 231-239.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *American Naturalist*, 501-528.
- Kaplan, E., & Meier, P. (1958). Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. *Journal of the American Statistical Association*, 457-481.
- Kellner, K., Lichti, N., & Swihart, R. (2016). Midstory removal reduces effectiveness of oak (*Quercus*) acorn dispersal by small mammals in the Central Hardwood Forest region. *Forest Ecology and Management*, 182-190.
- Kellner, K., Riegel, J., & Swihart, R. (2014). Effects of silvicultural disturbance on acorn infestation and removal. *New Forests*, 265-281.
- Kelly, D. (1994). The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends Ecology Evolution* , 465-470.

- Lei, J., Shen, Z., & Yi, X. (2012). Pericarp thickness and seed size determine acorn dispersal of five rodent-dispersed oak species. *Acta Theriologica Sinica*, 83-89.
- Leiva, J., & Díaz-Maqueda, A. (2016). Fast-growing seeds and delayed rodent predatory activity in the seeding season: A combined mechanism to escape and survive rodent predation in *Quercus ilex* subsp. *ballota* L. acorns and seedlings. *Forest Ecology and Management*, 23-30.
- Lichiti, N. I., Steele, M. A., & Swihart, R. K. (2017). Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews*, 474-504.
- López-Barrera, F., Manson, R., González-Espinosa, M., & Newton, A. (2007). Effects of varying forest edge permeability on seed dispersal in a neotropical montane forest. *Landscape Ecology*, 189-203.
- Maeto, K., & Ozaki, K. (2003). Prolonged diapause of specialist seed-feeders makes predator satiation unstable in masting of *Quercus crispula*. *Oecologia*, 392-398.
- McConkey, K. R., Prasad, S., Corlett, R., Campos-Arceiz, A., Brodie, J., Rogers, H., & Santamaria, L. (2012). Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation*, 1-13.
- Moran, C., Catterall, C., Green, R., & Olsen, M. (2004). Functional Variation among Frugivorous Birds: Implications for Rainforest Seed Dispersal in a Fragmented Subtropical Landscape. *Oecologia*, 584-595.
- Muñoz, A., & Bonal, R. (2008). Seed choice by rodents: learning or inheritance? *Behav Ecol Sociobiol*, 913-922.

- Myczko, L., Dylewski, L., Zduniak, P., Sparks, T. H., & Tryjanowski, P. (2014). Predation and dispersal of acorns by European Jay (*Garrulus glandarius*) differs between a native (Pedunculate Oak *Quercus robur*) and an introduced oak species (Northern Red Oak *Quercus rubra*) in Europe. *Forest Ecology and Management*, 35-39.
- Perea, R., López, D., San Miguel, A., & Gil, L. (2012). Incorporating insect infestation into rodent seed dispersal: better if the larva is still inside. *Oecologia*, 723-733.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011). Flying vs. climbing: Factors controlling arboreal seed removal in oak-beech forests. *Forest Ecology and Management*, 1251-1257.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2011). Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology*, 194-201.
- Perea, R., San Miguel, A., & Gil, L. (2014). Interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*: ecología y gestión. *Ecosistemas*, 18-26.
- Perea, R., San Miguel, A., Martínez-Jauregui, M., Valbuena-Carabaña, M., & Gil, L. (2012). Effects of seed quality and seed location on the removal of acorns and beechnuts. *European Journal of Forest Research*, 623-631.
- Pérez López, P., López Barrera, F., García Oliva, F., Cuevas-Reyes, P., & González-Rodríguez, A. (2013). Procesos de regeneración natural en bosques de encinos: factores facilitadores y limitantes. *Biológicas*, 18-24.

- Pérez-Ramos, I. M., Urbieta, I., Marañón, T., Zavala, M., & Kobe, R. (2008). Seed removal in two coexisting oak species: ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. *Oikos*, 1386-1396.
- Pesendorfer, M., Sillett, S. T., Koenig, W., & Morrison, S. (2016). Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *The Condor: Ornithological Applications*, 215-237.
- Pons, J., & Pausas, J. (2007). Rodent acorn selection in a Mediterranean oak landscape. *Ecol. Res.*, 535-541.
- Pulido, F. J. (2002). Biología reproductiva y conservación: el caso de la regeneración de bosques templados y subtropicales de robles (*Quercus* spp.). *Revista Chilena de Historia Natural*, 5-15.
- Quintana-Ascencio, P. F., Gonzalez-Espinosa, M., & Ramirez-Marcial, N. (1992). Acorn removal, seedling survivorship, and seedlings growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, Mexico. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 6-18.
- Ramírez-Mejía, Diana, & Mendoza, E. (2010). El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas*, 8-13.
- Ramos-Palacios, C. R., Badano, E., Flores, J., Flores-Cano, J., & Flores-Flores, J. (2014). Distribution patterns of acorns after primary dispersion in a fragmented oak forest

and their consequences on predators and dispersers. *European Journal of Forest Research*, 391-404.

Redford, K. (1992). The empty forest. *Bioscience*, 412-422.

Rubio-Licona, L. E., Romero-Rangel, S., Rojas-Zenteno, E. C., Ángel, D.-D., & Gutiérrez-Guzmán, J. C. (2011). Variación del tamaño de frutos y semillas en siete especies de encino (*Quercus*, Fagaceae). *POLIBOTÁNICA*, 135-151.

Sallabanks, R., & Courtney, S. (1992). Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual Review of Entomology*, 377-400.

Scarlett, T. L., & Smith, K. G. (1991). Acorn Preference of Urban Blue Jays (*Cyanocitta cristata*) during Fall and Spring in Northwestern Arkansas. *The Condor*, 438-442.

Schupp, E. W. (1993). Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*, 15-29.

Semel, B., & Andersen, D. C. (1988). Vulnerability of Acorn Weevils (Coleoptera: Curculionidae) and Attractiveness of Weevils and Infested *Quercus alba* Acorns to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *The American Midland Naturalist*, 385-393.

Smith-Ramírez, C., Arellano, G., Hagen, E., Vargas, R., Castillo, J., & Miranda, A. (2013). The role of *Turdus falcklandii* (Aves: Passeriforme) as disperser of invasive plants in the Juan Fernández Archipelago. *Revista Chilena de Historia Natural*, 33-48.

Steele, M. A., Carlson, J. E., Smallwood, P. D., McEuen, A., Contreras, T. A., & Terzaghi, W. B. (2007). Linking seed and seedling shadows: A case study in the oaks

- (Quercus). En J. Denis, R. J. Green, E. W. Schupp, & W. D. A., *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world* (págs. 322-339).
- Theimer, T. (2005). Rodent scatterhoarders as conditional mutualists. En J. H. Lambert, *Seed Fate: Predation, Dispersal, and Seedling Establishment* (págs. 284-295).
- Valencia A., S. (2004). Diversidad del género Quercus (Fagaceae) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 33-53.
- Vander Wall, S. (1990). *Food Hoarding in Animals*. Chicago, Estados Unidos : University of Chicago Press.
- Vander Wall, S. (2001). The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review*, 74-117.
- Vander Wall, S. B. (2010). How plants manipulate the scatter-hoarding behavior of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 989-997.
- Wang, B., & Chen, J. (2008). Tannin concentration enhances seed caching by scatterhoarding rodents: An experiment using artificial 'seeds'. *Acta Oecologica*, 379-385.
- Wang, B., & Smith, T. (2002). Closing the seed dispersal loop. *TRENDS in Ecology & Evolution*, 379-385.
- Wang, B., & Yang, X. (2015). Seed removal by scatter-hoarding rodents: The effects of tannin and nutrient concentration. *Behavioural Processes*, 94-98.

- Weckerly, F. W., Nicholson, K. E., & Semlitsch. (1989). Experimental test of discrimination by squirrels for insect-infested and noninfested acorns. *The American Midland Naturalist*, 412-415.
- Xiao, Z., Gao, X., Steele, M. A., & Zhang, Z. (2010). Frequency-dependent selection by tree squirrels: adaptive escape of nondormant white oaks. *Behavioral Ecology*.
- Xiao, Z., Zhang, Z., & Wang, Y. (2005). Effects of seed size on dispersal distance in five rodent-dispersed fagaceous species. *Acta Oecologica*, 221-229.
- Yang, Y., & Yi, X. (2012). Partial acorn consumption by small rodents: implication for regeneration of white oak, *Quercus mongolica*. *Plant Ecol*, 197-205.
- Yi, X., Zhang, M., Bartlow, A., & Dong, Z. (2014). Incorporating cache management behavior into seed dispersal: The effect of pericarp removal on acorn germination. *PLOS ONE*.
- Zavala-Chávez, F., & García, E. (1996). Frutas y semillas de encinos. *México: Universidad Autónoma Chapingo*.
- Zhang, H., Chen, Y., & Zhan, Z. (2008). Differences of dispersal fitness of large and small acorns of Liaodong oak (*Quercus liaotungensis*) before and after seed caching by small rodents in a warm temperate forest, China. *Forest Ecology and Management* , 1243–1250.
- Zhang, M., Steele, M., & Yi, X. (2013). Reconsidering the effects of tannin on seed dispersal by rodents: Evidence from enclosure and field experiments with artificial seeds. *Behavioural Processes*, 200-207.

Zwolak, R., & Crone, E. (2012). Quantifying the outcome of plant – granivore interactions.
Oikos, 20-27.

ANEXOS

Anexo 1

Resultados de las pruebas de Mantel-Cox para comparar las tasas de remoción de bellotas en los cuatro periodos de tiempo en que se realizaron los análisis.

Primer periodo (18:00 a 24:00 hrs.)				Segundo periodo (24:00 a 6:00 hrs.)		
	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. eduardii</i>	<i>Q. castanea</i>	<i>Q. mexicana</i>	<i>Q. eduardii</i>
<i>Q. affinis</i>	X ² =9.1;p=0.002	X ² =16.8;p=0.000	X ² =67.3;p=0.000	X ² =2.4;p=0.115	X ² =15.4;p=0.000	X ² =37.6;p=0.000
<i>Q. catanea</i>		X ² =1.1;p=0.293	X ² =33.3;p=0.000		X ² =6.39;p=0.011	X ² =22.6;p=0.000
<i>Q. mexicana</i>			X ² =19.6;p=0.000			X ² =4.77;p=0.028
Tercer periodo (6:00 a 12:00 hrs.)				Cuarto periodo (12:00 a 18:00 hrs.)		
<i>Q. affinis</i>	X ² =4.3;p=0.038	X ² =11.3;p=0.000	X ² =18.3;p=0.000	X ² =2.88;p=0.089	X ² =8.72;p=0.000	X ² =26.9;p=0.000
<i>Q. catanea</i>		X ² =1.4;p=0.229	X ² =4.82;p=0.028		X ² =1.49;p=0.221	X ² =12.2;p=0.000
<i>Q. mexicana</i>			X ² =1.13;p=0.286			X ² =5.25;p=0.021

