

Preferencias de los granívoros con respecto al tamaño y la calidad de las bellotas en un bosque de *Quercus* en la zona centroseptentrional de México

A. Gamboa, F. Barragán

Gamboa, A., Barragán, F., 2020. Preferencias de los granívoros con respecto al tamaño y la calidad de las bellotas en un bosque de *Quercus* en la zona centroseptentrional de México. *Animal Biodiversity and Conservation*, 43.2: 197–208, Doi: <https://doi.org/10.32800/abc.2020.43.0197>

Abstract

Preferences of granivores regarding the size and quality of acorns in a Quercus forest in central–northern Mexico. Acorns of the species of the genus *Quercus* are highly appreciated by a diverse group of animals. It remains unclear whether the choice to move an acorn is related to the intrinsic characteristics of the fruit. In this work, we aimed to determine whether the size and quality of acorns (healthy or damaged) influenced their removal. We found that *Q. affinis* was the species with the largest acorns but the lowest removal rate, and *Q. eduardii* was the species with the smallest acorns but highest removal rates. Two groups of vertebrates carried out this removal, and this activity occurred at two clearly separate times. Jays *Aphelocoma* spp. carried out their activity during the day, and rodents *Peromyscus* spp. removed acorns at night. Size and quality only had a significant influence on the removal of *Q. affinis*. Our results suggest that absence of large animals could put the establishment of species with large acorns (such as *Q. affinis*) at risk.

Key words: Acorns, Dispersion, Oaks, Wildlife cameras, Zoochory

Resumen

Preferencias de los granívoros con respecto al tamaño y la calidad de las bellotas en un bosque de Quercus en la zona centroseptentrional de México. Las bellotas del género *Quercus* son muy apreciadas por diversos animales. Se ha cuestionado si la selección de una bellota puede depender de las características intrínsecas del fruto. En este trabajo determinamos si el tamaño y la calidad de las bellotas (sanas o dañadas) influyen en su selección. Los resultados muestran que *Q. affinis* fue la especie con las bellotas más grandes, pero con la tasa más baja de selección, y que *Q. eduardii* tenía bellotas más pequeñas, pero con la tasa más alta de selección. La selección la llevan a cabo dos grupos de vertebrados con periodos de actividad claramente separados. Los arrendajos *Aphelocoma* spp. realizaban su actividad de día y los roedores *Peromyscus* spp., de noche. El tamaño y la calidad solo representaron una influencia significativa en la selección de bellotas de *Q. affinis*. Nuestros resultados sugieren que la ausencia de animales grandes puede poner en riesgo el establecimiento de especies con bellotas grandes (como *Q. affinis*).

Palabras clave: Bellotas, Dispersión, Encinas, Cámaras trampa, Zoocoria

Received: 19 VII 19; Conditional acceptance: 10 IX 19; Final acceptance: 04 V 20

Antonio Gamboa, Felipe Barragán, IPICYT/División de Ciencias Ambientales, Camino a la Presa San José 2055, Col. Lomas 4 sección, C. P. 78216, San Luis Potosí S. L. P., México.

Corresponding author: F. Barragán. E-mail: felipe.barragan@ipicyt.edu.mx

ORCID ID: A. Gamboa: 0000-0002-4907-6749; F. Barragán: 0000-0001-5658-6192



Introducción

Los bosques templados del hemisferio norte están dominados por especies de la familia Fagaceae, particularmente del género *Quercus* (Vander Wall, 2001; Valencia, 2004). En México, este conjunto de especies constituye uno de los recursos maderables más abundantes (después de los pinos, *Pinus* spp.) en los bosques de clima templado (Pérez Olvera *et al.*, 2000). El buen establecimiento de las plántulas de este género depende de ciertas adversidades impuestas por un conjunto de factores (Pérez-Ramos, 2014).

Las semillas de *Quercus* son muy apreciadas por diversos animales (Pérez-Ramos, 2014), lo que desde un punto de vista cuantitativo les confiere una gran desventaja, ya que la depredación es uno de los principales problemas para el buen establecimiento de las plántulas (Pérez-Ramos *et al.*, 2012; González-Salvatierra *et al.*, 2013). Desde el punto de vista cualitativo, esta interacción, particularmente con aves y mamíferos pequeños (McConkey *et al.*, 2012; Ramos-Palacios *et al.*, 2014; Perea *et al.*, 2014), resulta beneficiosa para la dispersión efectiva de las semillas, ya que estos organismos tienen el hábito de transportar las semillas a otros lugares y frecuentemente no llegan a consumir la totalidad de lo almacenado. Por lo tanto, una parte de los frutos queda olvidada y ello conlleva que tenga más probabilidad de encontrar las condiciones óptimas para germinar y establecerse (Perea *et al.*, 2011; Vander Wall, 2001; Pérez-Ramos *et al.*, 2008).

En este sentido y debido a que esta dualidad tiene consecuencias ecológicas y evolutivas cruciales, es difícil llegar a determinar los rasgos que definen los patrones de dispersión (Gómez *et al.*, 2019). Sin embargo, se han identificado las características intrínsecas de las bellotas del género *Quercus* que podrían ser importantes para la dispersión, por ejemplo: a) el tamaño de la semilla de cada especie (Zhang *et al.*, 2008; Perea *et al.*, 2011; García-Hernández *et al.*, 2016); b) la existencia de daños causados antes de la dispersión por organismos como insectos y hongos (Bonal *et al.*, 2011; Kellner *et al.*, 2014); c) la cantidad de nutrientes y taninos (Wang y Chen, 2008); d) el grosor del pericarpio (Chang *et al.*, 2012; Lei *et al.*, 2012); y e) el tiempo de germinación (Fox, 1982; Leiva y Díaz-Maqueda, 2016).

La presencia o ausencia de estas características puede influir en la distribución espacial y la tasa de reclutamiento de las especies de *Quercus* (Chang *et al.*, 2012; Yi *et al.*, 2014), ya que se ha señalado que la persistencia de especies vegetales en un bosque se ve influenciada por las características de su fruto o semilla y por la manera en que estas características interactúan con los potenciales organismos dispersores (Moran *et al.*, 2004; Xiao *et al.*, 2010). Cabe mencionar que esta interacción también se rige por factores ambientales que configuran el equilibrio entre el coste y el beneficio de la dispersión de semillas desde el punto de vista de los organismos dispersores y que, en última instancia, determinarán la capacidad de las plantas de regenerarse y colonizar nuevos sitios (Smith-Ramírez *et al.*, 2013; Morán-López *et al.*, 2015a). Esto último es particularmente importante, sobre todo en bosques fragmentados con presencia de claros en recuperación,

donde los organismos dispersores de mayor tamaño son de vital importancia, ya que pueden desplazarse a mayores distancias y, por lo tanto, a más tipos de hábitats (Santos *et al.*, 1999), a diferencia de organismos pequeños como los roedores que, por falta de refugios, se mueven en distancias cortas (Morán-López *et al.*, 2015b). Matías *et al.* (2010) encontraron que tres especies de mamíferos frugívoros de tamaño corporal grande (zorros, garduñas y jabalíes) dispersaron semillas en diferentes tipos de hábitats de un paisaje agroforestal (integrado por bosques nativos, matorrales y repoblaciones forestales densas, aclaradas y valladas). En este sentido, tratar de entender si la degradación de los bosques limita la dispersión de semillas debido a la ausencia de frugívoros de gran tamaño representa un reto que también debe abordarse.

Los bosques de *Quercus* son un modelo de estudio importante para este y otros tipos de trabajos de investigación. En México se encuentran 161 especies de las 500 descritas en todo el mundo (Valencia, 2004). A pesar de esta riqueza, los estudios en México que consideran estas interacciones entre plantas y animales son escasos (López-Barrera *et al.*, 2007; Ramos-Palacios *et al.*, 2014; García-Hernández *et al.*, 2016). A su vez, estos bosques presentan una amplia variedad en el tamaño de sus bellotas, ya que se pueden encontrar bellotas muy pequeñas del tamaño de un cacahuete (5 gr) y otras muy grandes, cercanas a los 100 gr (Rubio-Licona *et al.*, 2011; García-de la Cruz *et al.*, 2014). Del mismo modo, se ha observado que las bellotas son muy vulnerables a daños bióticos como la depredación y la pudrición por hongos (Andersson, 1992; Lambert, 2002; Leiva y Fernández-Alés, 2005). Por lo tanto, en este trabajo analizamos las características intrínsecas de las bellotas (tamaño y calidad) de diferentes especies y cómo influyen en la interacción con sus consumidores y potenciales organismos dispersores.

Material y métodos

El área de estudio se encuentra en la Sierra de Álvarez, en el estado de San Luis Potosí, en México (fig. 1), entre las coordenadas 21° 58' 46,79" N y 100° 34' 18,89" O. La precipitación media anual es de 571 mm (Castillo-Lara, 2007). Presenta una vegetación de tipo templado, compuesta principalmente por encinares y, en segundo lugar, por bosques mixtos de pino y encino. El clima es templado subhúmedo con una temperatura media anual que oscila entre 12 °C y 18 °C (Arriaga *et al.*, 2000). La vegetación original es el bosque de roble; sin embargo, en la actualidad presenta claros de diferentes tamaños (5–25 ha). Estos claros se utilizan para realizar diferentes actividades (por ejemplo, agricultura de subsistencia, pastoreo de ganado y prácticas de manejo mixto) y esto ha generado un paisaje extremadamente complejo.

Especies y caracterización de sus bellotas

Entre agosto y octubre del 2016, se recolectaron bellotas de todas las especies de *Quercus* que estuvieran fructificando (*Quercus affinis*, *Q. mexicana*, *Q. eduardii*

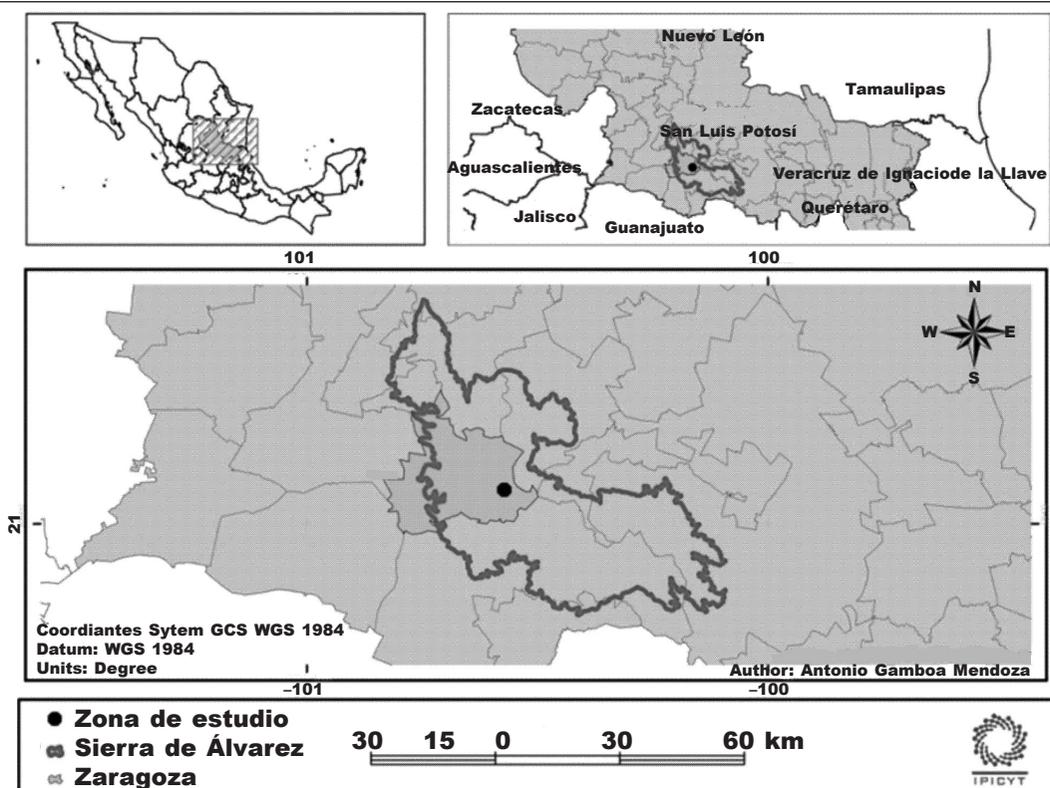


Fig. 1. Ubicación de la zona de estudio dentro en la Sierra de Álvarez en San Luis Potosí, México.

Fig. 1. Location of the study area within the Sierra de Álvarez in San Luis Potosí, Mexico.

y *Q. castanea*), en diferentes zonas de la Sierra de Álvarez. Para determinar la calidad de las bellotas (sanas o dañadas), todas se sometieron a una prueba de flotabilidad (Zavala-Chávez y García, 1996). Se colocaron las bellotas en recipientes llenos de agua y tras 24 h, se consideró que las que flotaban estaban dañadas (infectadas por depredadores predispersivos que habían consumido los cotiledones y embriones); por el contrario, se consideró que las bellotas que se habían hundido estaban sanas (consideradas como potencialmente viables debido a que su contenido estaba intacto). Posteriormente, a las bellotas que quedaron completamente sumergidas en el agua se les realizó una revisión manual para detectar algún tipo de daño en su estructura; en caso de haberlo, también se consideraron dañadas.

Para determinar el tamaño, se consideró a la bellota como un ovoide. Se midieron la longitud y el ancho de cada bellota ($n = 9.216$) y se aplicó la siguiente fórmula para obtener el volumen:

$$V = 4/3 \pi r^1 * r^2 * r^3$$

Diseño de campo

En el sitio del estudio se trazó un cuadrante de 100 x 100 m, donde se ubicaron nueve unidades ex-

perimentales, separadas 50 m entre sí. Cada unidad experimental consistía en un recuadro de 20 x 20 cm dividido en cuatro compartimentos, a los que se asignaron de manera aleatoria bellotas de cada especie (*Quercus affinis*, *Q. mexicana*, *Q. eduardii* y *Q. castanea*). Cada compartimento se marcó con una banderilla que indicaba la especie colocada (fig. 2A). Cada compartimento contenía una especie dispuesta en lotes de 16 bellotas seleccionadas al azar del total de bellotas disponibles de la especie (ocho sanas y ocho dañadas). Cabe señalar que todas las bellotas estaban registradas y que, por lo tanto, se podía saber el volumen de cada una de ellas. El recambio de los lotes se realizó cada seis horas a lo largo de cuatro días, lo cual quiere decir que cada seis horas había la misma cantidad de bellotas; esto representó 16 recambios para cada unidad experimental (en total se utilizaron 9.2016 bellotas, 2.304 por especie).

La monitorización de las visitas de vertebrados silvestres se registró con tres cámaras Cuddeback C Model with Black Flash® por cada unidad experimental. Dos cámaras se colocaron a 20 cm del suelo y a una distancia de 20 cm y 40 cm de las semillas; la tercera se colocó a 80 cm 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 y evitar alguna obstrucción que impidiera contabilizar las visitas y la selección de las bellotas (fig. 2B).

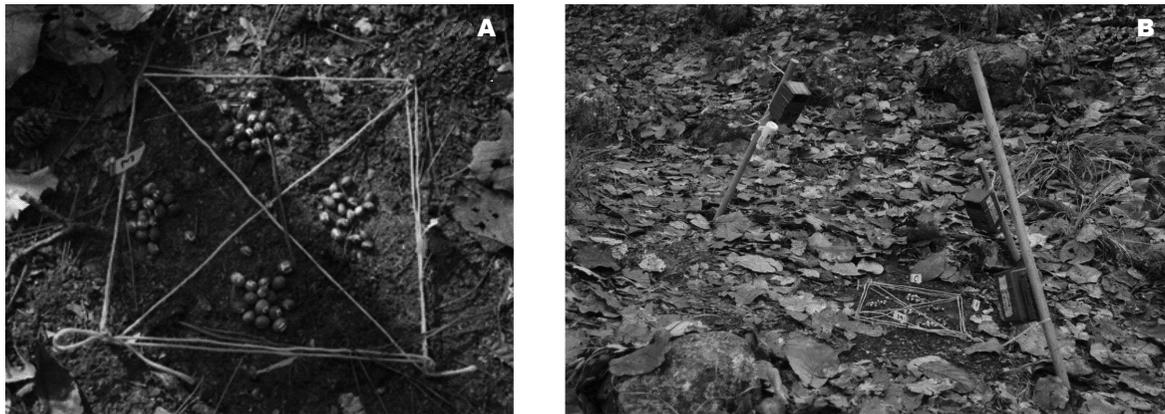


Fig. 2. Vista en el campo de: A, unidades experimentales; B, montaje de foto-trampas.

Fig. 2. Field view of: A, experimental units; B, photo-traps.

Análisis de datos

Se realizó una comparación estadística de los valores del volumen de las bellotas de las cuatro especies de *Quercus* incluidas en el estudio (2.304 bellotas por cada especie) mediante un análisis de la varianza de las medias (ANOVA) y una prueba post hoc de Fisher de la diferencia mínima significativa. Este análisis también se realizó para comparar el volumen entre las dos condiciones de la calidad de las bellotas (sanas y dañadas) dentro de cada especie.

Con la información obtenida a través de las cámaras trampa, se cuantificó la selección de bellotas por hora, estableciendo cuatro periodos (periodo 1: de 18:00 a 24:00 h; periodo 2: de 24:00 a 6:00 h, periodo 3: de 6:00 a 12:00 h; y periodo 4: de 12:00 a 18:00 h). Con estos datos se realizaron cuatro análisis de tiempo de falla, a fin de comparar las tasas de selección de las especies de bellotas en cada periodo y así determinar las preferencias de los granívoros. En este análisis, la selección de una bellota en un determinado periodo se consideró una "falla" y se realizó mediante el método de Kaplan–Meier (Kaplan y Meier, 1958). A su vez, para averiguar si las diferencias obtenidas en las tasas de selección se pueden explicar o no por el azar, se recurrió a la prueba Mantel–Cox (Bland y Altman, 2004). Para llevar a cabo todos los análisis estadísticos, se utilizó la versión 10 del programa STATISTICA.

Con objeto de evaluar si el periodo de actividad, el volumen o la calidad de la bellota influyen en la selección, se ajustó un modelo lineal generalizado (MLG) a la familia binomial y la función de enlace logit. La variable de respuesta fue binaria (selección sí o no) y las variables predictoras fueron: el periodo de actividad (variable categórica: diurno o nocturno), el estado de la semilla (variable categórica: sana o dañada) y el tamaño de las semillas (variable continua calculada por el volumen). Este primer modelo se realizó para cada especie de *Quercus*. Asimismo,

se utilizó otro MLG siguiendo los criterios antes mencionados, que permitió comprobar si el volumen o la calidad de la bellota influyen en la selección general de bellotas (sin considerar la especie de *Quercus*). Los análisis se realizaron con la versión 3.2 del programa R.

Resultados

Los análisis morfométricos (relativos al volumen de las bellotas) mostraron diferencias significativas entre todas las especies de *Quercus* ($F_{3, 9212} = 37,87$; $p < 0,0001$). En la prueba pareada de Fisher se observa que todas las especies difieren estadísticamente entre sí (fig. 3): *Q. affinis* resulta ser la especie con las bellotas más grandes y *Q. eduardii* la que las tiene más pequeñas; las otras dos especies quedan en una posición intermedia.

En la comparación del volumen medio de las bellotas sanas y las dañadas de cada especie se encontró que, en casi todas las especies se presentaron diferencias significativas y se observó que las bellotas más grandes eran las más sanas. La excepción fue *Q. eduardii*, que no mostró diferencias significativas entre las dos condiciones (fig. 4).

Los análisis de las tasas de selección de bellotas por especie mostraron que *Q. eduardii*, la especie con las bellotas más pequeñas, fue la que presentó tasas de selección más altas, seguida de *Q. mexicana* y *Q. castanea* (ambas especies con bellotas de tamaño intermedio) y, por último, de *Q. affinis*, la especie con las bellotas de mayor tamaño. Encontramos que la selección de bellotas (en todas las especies) fue mayor en el periodo nocturno (de 18:00 a 24:00 h y de 24:00 a 6:00 h), con porcentajes superiores al 60%, mientras que durante el día (de 6:00 a 12:00 h y de 12:00 a 18:00 h), se mantuvieron por debajo del 50% (fig. 5A).

Esta tendencia se mantuvo a lo largo de los cuatro periodos en los que se realizaron los recambios de

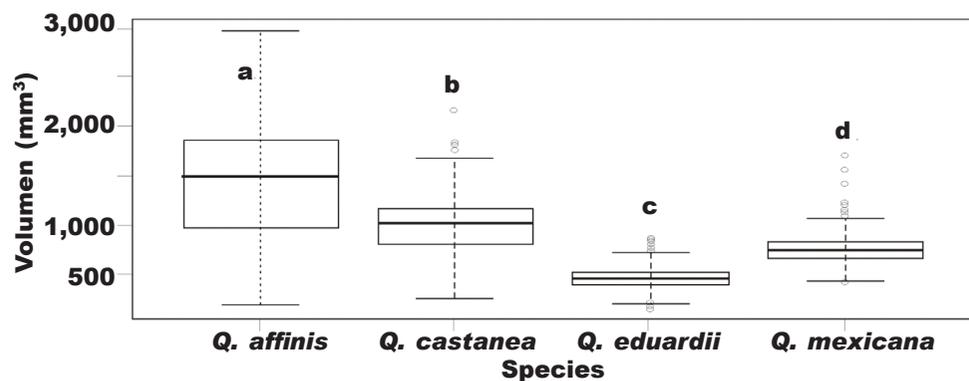


Fig. 3. Comparación entre el volumen promedio de las bellotas ($\text{mm}^3 \pm \text{EE}$) de cada especie utilizadas en el estudio de extracción de bellotas. Las diferencias significativas obtenidas con la prueba pareada de Fisher se indican con letras diferentes.

Fig. 3. Comparison between the average volume of each species of acorn ($\text{mm}^3 \pm \text{SE}$) used in the study of acorn removal. Significant differences are indicated by different letters according to Fisher' paired test.

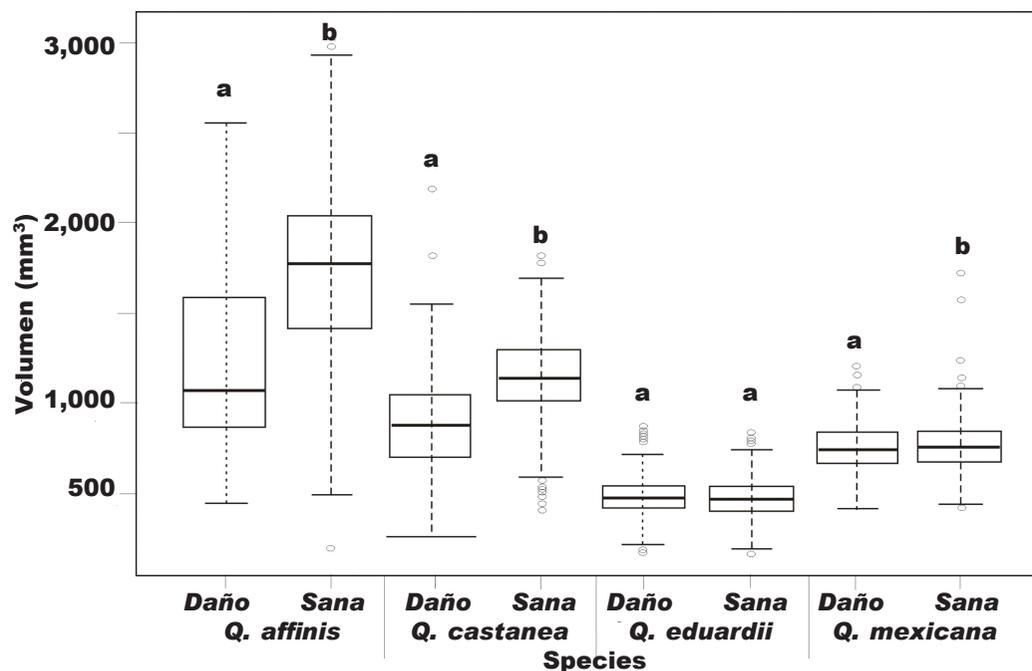


Fig. 4. Comparación entre el volumen promedio (mm^3) de las bellotas sanas y las bellotas dañadas dentro de cada especie (*Q. eduardii*, *Q. mexicana*, *Q. castanea* y *Q. affinis*). En la gráfica se muestran la mediana con el 1er y el 3er cuartil (caja), los límites inferior y superior (línea punteada) y los valores de los datos (puntos). Las distintas letras indican diferencias significativas entre las comparaciones pareadas dentro de cada especie, obtenidas con la prueba pareada de Fisher.

Fig. 4. Comparison between the average volume (mm^3) of healthy and damaged acorns for each species (*Q. eduardii*, *Q. mexicana*, *Q. castanea* and *Q. affinis*). The graph shows the median with 1st and 3rd quartile (box), the lower and upper limits (dotted line), and the data values (points). The letters indicate specific differences between the paired comparisons within each species, from the Fisher's paired test.

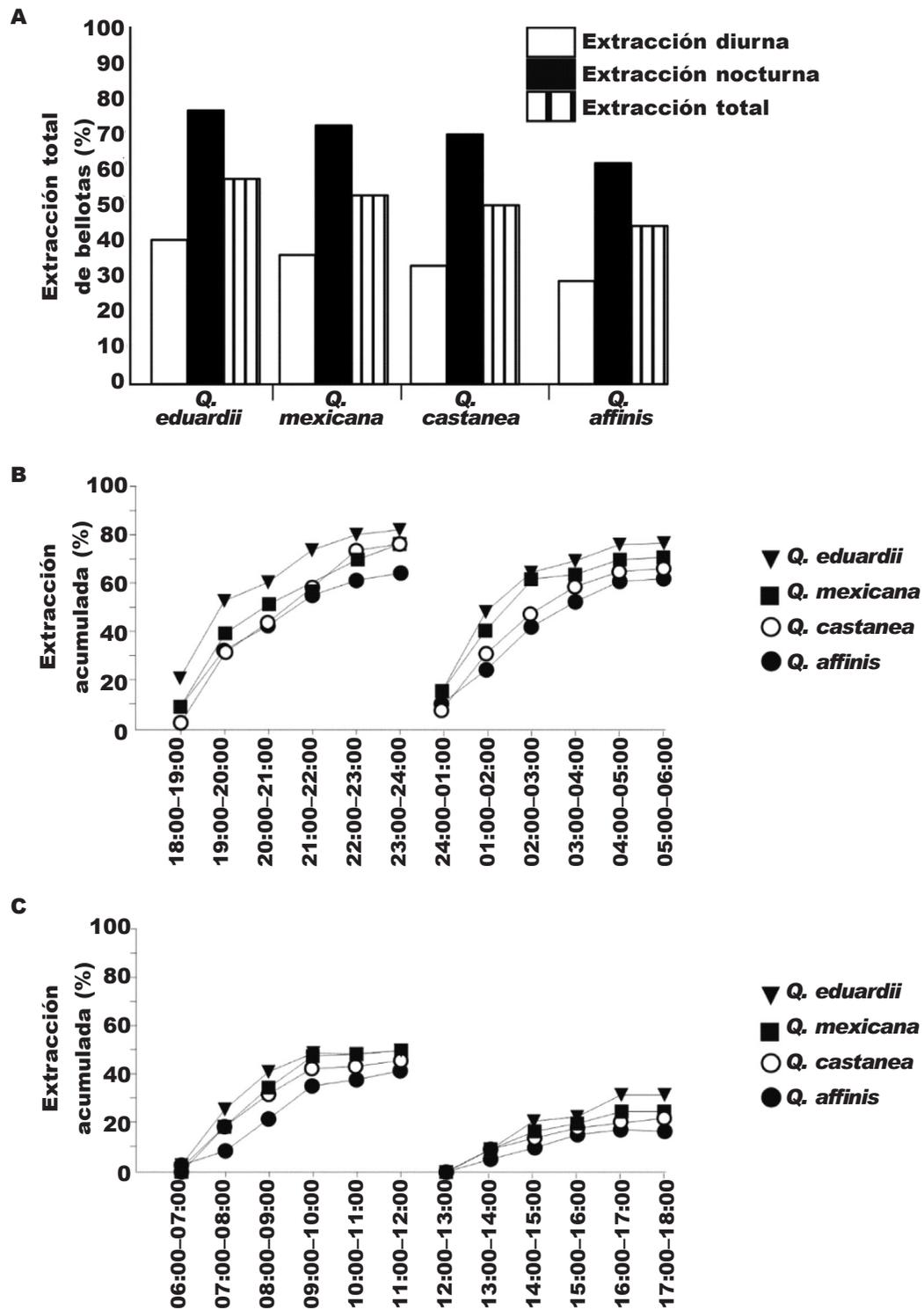


Fig. 5. Porcentaje de bellotas extraídas por especie de *Quercus*: A, porcentaje total y por periodo del día. Así como las tasas de extracción de bellotas estimadas con el método de Kaplan–Meyer en los cuatro periodos de muestreo; B, periodos de muestreo durante la noche (de 18:00 a 24:00 h y de 24:00 a 6:00 h); C, periodos de muestreo durante el día (de 6:00 a 12:00 h y de 12:00 a 18:00 h).

Fig. 5. Acorn removal percentage by species of *Quercus*: A, total percentage and by time of day. As well as removal rates estimated with the Kaplan–Meyer method in the four sampling periods; B, nocturnal sampling periods (18:00 a.m. to 12:00 p.m. and 24:00 a.m. to 6:00 p.m.); C, diurnal sampling periods (6:00 a.m. to 12:00 p.m. and 12:00 a.m. to 6:00 p.m.).

bellotas (figs. 5B y 5C). En particular, las tasas de selección más altas ocurrieron entre las 18:00 y las 24:00 h, con valores del 64% en *Q. affinis*, del 76% en *Q. castanea* y en *Q. mexicana* y del 82% en *Q. eduardii* (fig. 5B). Por otro lado, las tasas más bajas se registraron en el periodo de 12:00 a 6:00 h, con valores del 16% en *Q. affinis*, del 21% en *Q. castanea*, del 24% en *Q. mexicana* y del 31% en *Q. eduardii* (fig. 5C). En los dos periodos nocturnos se encontraron diferencias significativas en la selección entre especies (de 18:00 a 24:00 h; $p = 0,001$ y de 24:00 a 6:00 h; $p = 0,003$), mientras que en los periodos diurnos, las diferencias no fueron significativas. *Q. eduardii* (con las tasas más altas de selección) presentó diferencias significativas con el resto de las especies en la mayoría de los periodos (con excepción de *Q. mexicana* en el periodo de 6:00 a 12:00 h; tabla 1).

Por otro lado, a través de las cámaras trampa, se pudo observar que son básicamente dos grupos de especies los que se llevan las bellotas, separados claramente por dos periodos de actividad: durante el día (de 6:00 a 18:00 h) solamente se detectó a aves del género *Aphelocoma* (fig. 6A) y durante la noche (de 18:00 a 6:00 h) solo hubo actividad de roedores del género *Peromyscus* (fig. 6B).

Además, el análisis de los MLG por cada especie de *Quercus* señalan que el periodo de actividad influye significativamente en la selección de bellotas de todas las especies: *Q. eduardii* ($p < 0,001$), *Q. mexicana* ($p < 0,001$), *Q. castanea* ($p < 0,001$) y *Q. affinis* ($p < 0,001$) (tabla 2). El volumen de la bellota solo representó una influencia significativa en la selección de las bellotas de *Q. affinis* ($p < 0,05$), que son las más grandes; asimismo, solo en esta especie se apreció una diferencia significativa en la selección determinada por la condición de la bellota ($p < 0,05$), ya que se observó una preferencia por llevarse las bellotas sanas, aunque solo durante la noche (tabla 2).

Mediante el MLG se analizó la selección del total de bellotas en función del tamaño (volumen) y la condición (sana o dañada), sin considerar las especies, y se encontró que la variable de volumen influye significativamente ($p < 0,001$) en la selección de bellotas, mientras que la variable de la condición de la bellota por sí sola no ejerce una influencia significativa en la selección ($p = 0,087$). Sin embargo, la interacción de ambas variables resulta igualmente significativa ($p < 0,001$). Por lo tanto, si bien no hay un efecto por separado de la condición, la interacción de ambas variables determina una probabilidad de selección diferente entre las bellotas sanas y las dañadas en función de su volumen (tabla 3).

Discusión

Existió una clara diferencia en el tamaño (volumen) de las bellotas entre especies de *Quercus* de la región de estudio. *Q. eduardii* fue la especie con las bellotas más pequeñas y la que presentó las tasas más altas de selección, mientras que *Q. affinis* fue

Tabla 1. Resultados de las pruebas de Mantel–Cox para comparar las tasas de extracción de bellotas en los cuatro periodos de tiempo: Qed, *Q. eduardii*; Qme, *Q. mexicana*; Qca, *Q. castanea*; Qaf, *Q. affinis*; *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$; NS, sin diferencias significativas.

Table 1. Results of the Mantel–Cox tests to compare the rates of acorn removal in the four time periods: Qed, *Q. eduardii*; Qme, *Q. mexicana*; Qca, *Q. castanea*; Qaf, *Q. affinis*; *** $p < 0.001$; * $p < 0.05$; NS, no significant differences.

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

la especie con el mayor volumen de bellotas y la menor tasa de selección. Este resultado contrasta con otros trabajos, que señalan que las semillas de tamaño grande son más atractivas para su selección, debido a que llegan a tener mayor valor nutricional (Zhang *et al.*, 2008; Vander Wall, 2010).

Por un lado, esta tendencia se puede explicar por el ahorro de costes energéticos y de tiempo que implica manipular y trasladar estas semillas, lo que se puede traducir en un menor tiempo de exposición a depredadores (Muñoz y Bonal, 2008; Lichiti *et al.*, 2017). Por ejemplo, Hedj–Chikh *et al.* (1996) mencionan que el tiempo para que una ardilla (*Sciurus carolinensis*) pueda consumir una bellota

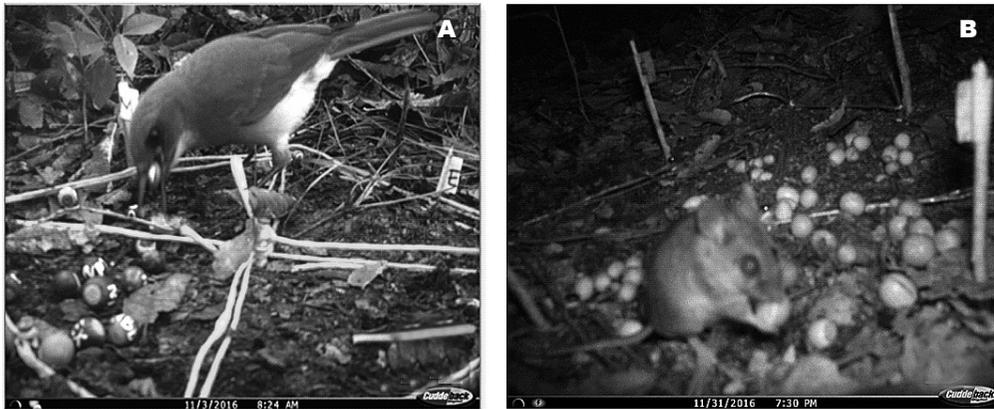


Fig. 6. Vertebrados que participaron en la extracción de bellotas: A, extracción diurna: *Aphelocoma* spp.; B, extracción nocturna: *Peromyscus* spp.

Fig. 6. Vertebrates that participated in the removal of acorns: A, daytime removal: *Aphelocoma* spp.; B, nocturnal removal: *Peromyscus* spp.

es de 5 minutos aproximadamente, en comparación con el tiempo que invierten (de 1 a 1,5 minutos) para llevarse la bellota a una corta distancia, guardarla y volver a buscar otra.

Por otro lado, la baja selección de bellotas grandes observada en este estudio concuerda con lo constatado por Barragán *et al.* (2018), que sugieren que los claros artificiales reducen la riqueza y abundancia de los granívoros, y que las especies de bellotas grandes tienen más limitaciones de dispersión, debido a la falta de animales capaces de llevar las bellotas del bosque a los claros. Esta pérdida de fauna silvestre, debida a diferentes procesos de degradación del ecosistema (por ejemplo, la caza, el avance de la frontera agrícola, la extracción de leña, etc.), trae consigo la modificación de los patrones de dispersión (Ramos-Palacios *et al.*, 2014).

Esto se pudo constatar a través de las cámaras trampa, ya que fueron solo dos grupos de organismos pequeños, las aves del género *Aphelocoma* (durante el día) y los roedores del género *Peromyscus* (durante la noche), los que se llevaban las bellotas. Esta situación contrasta con lo observado en otros bosques de *Quercus* del mundo que cuentan con la presencia de otros organismos que se llevan bellotas de mayor tamaño (Gómez *et al.*, 2003; Bonal y Muñoz, 2007; Kellner *et al.*, 2016). Asimismo, cabe señalar que los roedores fueron los que tuvieron las mayores tasas de selección de bellotas, lo que ya se ha podido observar en otros bosques (por ejemplo, Gómez *et al.*, 2008), por lo que la mayor dinámica en la selección se concentra por las noches.

Si bien la preferencia por llevarse semillas de menor tamaño puede beneficiar a las especies con este tipo de semillas, se debe considerar que los organismos que se llevan las semillas pequeñas (roedores) desplazan una mayor cantidad de bellotas, pero su

área de actividad suele ser más local (raramente supera los 100 m²; Gómez *et al.* 2008). Por otro lado, a pesar de que los córvidos se desplazan a mayores distancias (Pesendorfer *et al.*, 2016; Bartlow *et al.*, 2011), nuestros resultados ponen de manifiesto que manipulan únicamente semillas pequeñas. Por lo tanto, en sitios con ausencia de granívoros de tamaño grande, el impacto puede ir en dos sentidos, por un lado, las especies de *Quercus* con bellotas grandes tienen dificultades importantes para su dispersión, ya que no hay animales que se interesen por ellas (Darley-Hill y Johnson, 1981; Scarlett y Smith, 1991). Por otro lado, se minimiza la posibilidad de que las bellotas (tanto de especies con semillas grandes como pequeñas) lleguen a sitios más distantes de su origen, lo cual puede representar una amenaza para la regeneración natural y la expansión del bosque de *Quercus* hacia zonas abiertas del dosel, especialmente en la región del estudio, ya que a través de observaciones personales se pudo constatar una baja densidad de plántulas en relación con los individuos adultos.

En este sentido, cabe señalar que este estudio se llevó a cabo en un año de baja cosecha, lo cual podría haber limitado en cierta medida el conocimiento sobre la dinámica de la interacción entre la semilla y el organismo dispersor. Por ejemplo, se ha encontrado una relación positiva entre la producción muy elevada de bellotas y el crecimiento poblacional del organismo dispersor (*Peromyscus leucopus*) durante los años semilleros de dos especies de *Quercus* (Clotfelter *et al.*, 2007), con lo cual es muy probable que el comportamiento de estos organismos sea diferente.

Además, los resultados de los análisis intraespecíficos mostraron que, a excepción de *Q. eduardii*, en todas las especies, la calidad de las bellotas tuvo

Tabla 2. Resultados de los modelos lineares generalizados (MLG) para determinar el efecto del periodo, condición y el tamaño de las bellotas sobre la extracción en las cuatro especies de encino: EE, error estándar ($p < 0,05$; "Condición-sana" indica que el estado de referencia en el análisis es "sana").

Table 2. GLM results, to determine the effect of the period, condition and size of the acorns on removal of the four species of oak: EE, standard error ($p < 0.05$; "Condición-sana" indicates that healthy is the reference state in the analysis).

	Estimador	EE	Valor z	p
<i>Q. eduardii</i>				
(Intercepto)	0,085	0,433	0,197	0,843
Periodo-noche	3,064	0,722	4,244	< 0,001
Volumen	-0,001	0,001	-0,952	0,341
Condición-sana	0,286	0,591	0,484	0,628
Periodo-noche:Volumen	-0,002	0,001	-1,639	0,101
Periodo-noche:Condición-sana	-1,831	1,010	-1,812	0,070
Volumen:Condición-sana	-0,001	0,001	-0,444	0,657
Periodo-noche:Volumen:Condición-sana	0,004	0,002	1,904	0,057
<i>Q. mexicana</i>				
(Intercepto)	-1,427	0,541	-2,636	< 0,05
Periodo-noche	2,962	0,886	3,344	< 0,001
Volumen	0,001	0,001	1,664	0,096
Condición-sana	0,662	0,798	0,829	0,407
Periodo-noche:Volumen	-0,002	0,001	-1,316	0,188
Periodo-noche:Condición-sana	-0,293	1,287	-0,227	0,820
Volumen:Condición-sana	-0,001	0,001	-0,732	0,464
Periodo-noche:Volumen:Condición-sana	0,000	0,002	0,236	0,813
<i>Q. castanea</i>				
(Intercepto)	-0,467	0,340	-1,372	0,170
Periodo-noche	2,386	0,548	4,352	< 0,001
Volumen	0,000	0,000	-0,565	0,572
Condición-sana	0,090	0,558	0,161	0,872
Periodo-noche:Volumen	-0,001	0,001	-1,258	0,208
Periodo-noche:Condición-sana	-0,336	0,924	-0,363	0,716
Volumen:Condición-sana	0,000	0,001	-0,014	0,989
Periodo-noche:Volumen:Condición-sana	0,001	0,001	0,696	0,486
<i>Q. affinis</i>				
(Intercepto)	-0,218	0,274	-0,794	0,427
Periodo-noche	1,478	0,406	3,637	< 0,001
Volumen	0,000	0,000	-2,251	< 0,05
Condición-sana	-0,366	0,458	-0,800	0,424
Periodo-noche:Volumen	0,000	0,000	-1,226	0,220
Periodo-noche:Condición-sana	1,990	0,746	2,668	< 0,05
Volumen:Condición-sana	0,000	0,000	1,053	0,292
Periodo-noche:Volumen:Condición-sana	0,000	0,000	-0,521	0,602

Tabla 3. Resultado del MLG general en el que se muestra el efecto de la condición y el tamaño de las bellotas sobre su estracción: EE, error estándar ($p < 0,05$; "Condición-sana" indica que el estado de referencia en el análisis es "sana").

Table 3. General GML result showing the effect of the condition and size of the acorns on their removal. EE, standard error ($p < 0.05$; "Condición-sana" indicates that healthy is the reference state in the analysis).

	Estimador	EE	Valor z	p
(intercepto)	1,320	1,1695	1,129	0,259
Volumen	-0,003	0,0002	-17,134	< 0,001
Condición-sana	-0,371	0,2169	-1,712	0,087
Volumen x Condición	0,002	0,0002	8,654	< 0,001

una influencia en el tamaño, ya que las bellotas más grandes fueron las más sanas. Esto podría deberse a que normalmente los árboles abortan selectivamente las bellotas dañadas o pocos viables (Díaz *et al.*, 2003). También se encontró que, solamente en *Q. affinis*, el tamaño y la condición de la bellota influyeron en su selección, ya que los organismos prefirieron las más pequeñas y de condición sana, lo cual puede deberse a que solo estuvieron presentes los organismos dispersores pequeños como los roedores (Hou *et al.*, 2010; Perea *et al.*, 2012). Esto, a su vez, podría tener implicaciones en la calidad de la dispersión de las especies de *Quercus*, debido a la proporción de bellotas probablemente inviables que se llevan igualmente (Pesendorfer *et al.*, 2016). Aunque se ha documentado que en la interacción entre semillas e insectos, el daño ocasionado por estos no disminuye significativamente la tasa de germinación ni la supervivencia de las bellotas, esta interacción ha sido poco estudiada en los bosques de encinos y, por tanto, es una línea de investigación en la que se debería profundizar, particularmente en el área de este estudio.

A pesar de que existen otros factores que pueden influir en la selección de bellotas, como la cantidad de nutrientes y de taninos o el grosor del pericarpio, podemos concluir que el periodo de actividad juega un papel importante en la selección de bellotas y que, por lo menos, hay una clara selección en favor de especies de bellotas pequeñas, tanto por roedores como por aves. Asimismo, los resultados sugieren que la ausencia de animales grandes que actúan como organismos dispersores de bellotas pone en riesgo el establecimiento de especies como *Q. affinis*, que mantuvo las tasas más bajas de selección por tener bellotas grandes. Para comprender mejor esta interacción, se sugiere que se realicen más estudios de campo, en los que se haga un seguimiento de esta relación a largo plazo. Además, se propone que estos estudios abarquen al menos dos periodos de fructificación, lo cual permitiría tener mejores resultados que podrían contribuir a generar estrategias para el manejo y conservación de los bosques templados del país.

Agradecimientos

Agradecemos a David Douterlounge y Ernesto Badano por sus comentarios sobre los análisis de los datos y a Joel Flores, Alfredo Hernández Ramírez y Elena Cortez Mendoza por la revisión del manuscrito. También agradecemos al CONACYT por la beca para realizar los estudios de maestría que concedió a Antonio Gamboa (N.º de beca 423342, N.º de registro 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.

Referencias

- Andersson, C., 1992. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns. *Forest Ecology and Management*, 50: 247-251.
- Arriaga, L., Espinoza, J., Aguilar, C., Martínez, E., Gómez, L., Loa, E., 2000. *Regiones terrestres prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.
- Barragán, F., Badano, E., Douterlounge, D., Flores, J., 2018. Richness and abundance of granivorous vertebrates determine acorn removal patterns in a human modified oak forest. *iForest*, 11: 329-337, Doi: <https://doi.org/10.3832/ifor2216-011>
- 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*, 6: 235-243, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1749-4877.2011.00254.x>
- Bland, J., Altman, D., 2004. The logrank test. *BMJ*, 328: 1073-1073, Doi: [10.1136/bmj.328.7447.1073](https://doi.org/10.1136/bmj.328.7447.1073).
- 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*, 167: 1053–1061, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2036-7>
- Bonal, R., Muñoz, A., Díaz, M., 2007. Satiation of predispersal seed predators: the importance of considering both plant and seed levels. *Evolutionary Ecology*, 21: 367–380, Doi: <https://doi.org/10.1007/s10682-006-9107-y>
- 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, México.
- 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*, 213: 1633–1642, Doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-012-0118-1>
- Clotfelter, E. D., Pedersen, A. B., Cranford, J. A., Ram, N., Snajdr, E. A., Nolan, V., Ketterson, E. D., 2007. Acorn mast drives long-term dynamics of rodent and songbird populations. *Oecologia*, 154: 493–503, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0859-z>
- Darley-Hill, S.; Johnson, W. C., 1981. Acorn dispersal by the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia*, 50: 231–232.
- Díaz, M., Møller, A. P., Pulido, F. J., 2003. Fruit abortion, developmental selection and developmental stability in *Quercus ilex*. *Oecologia*, 135: 378–385, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1202-y>
- Fox, J., 1982. Adaptation of gray squirrel behavior to autumn germination by white oak acorns. *Evolution*, 36: 800–809, Doi: <https://doi.org/10.2307/2407893>
- García-de la Cruz, Y., Becerra-Zalaveta, J., Quintanar-Isaías, P., Ramos-Prado, J., Hernández-Ramírez, A., 2014. La bellota de *Quercus insignis* Martens & Galeotti, 1843, la más grande del mundo. *Cuadernos de Biodiversidad*, 46: 1–8.
- 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*, 31: 343–351, Doi: <https://doi.org/10.1007/s11284-016-1342-2>
- 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*, 180: 125–134, Doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00608-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00608-4)
- Gómez, J. M., Puerta-Piñero, C., Schupp, E. W., 2008. Effectiveness of rodents as local seed dispersers of Holm oaks. *Oecologia*, 155: 529–537, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0928-3>
- Gómez, J. M., Schupp, E. W., Jordano, P., 2019. Synzoochory: the ecological and evolutionary relevance of a dual interaction. *Biological Reviews*, 94: 874–902, Doi: <https://doi.org/10.1111/brv.12481>
- González-Salvatierra, C., Badano, E. I., Flores, J., Rodas, J. P., 2013. Germinación, infestación y viabilidad en bellotas de *Quercus polymorpha* (Schtdl. & Cham.) tras un año de almacenamiento. *Revista Chapingo serie ciencias forestales y del ambiente*, 19: 1–12, Doi: <https://doi.org/10.5154/rchscfa.2012.07.044>
- Hedj-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*, 52: 941–948, Doi: <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0242>
- Hou, X., Yi, X., Yang, Y., Liu, W., 2010. Acorn germination and seedling survival of *Q. variabilis*: effects of cotyledon excision. *Annals of Forest Science*, 67: 711–711, Doi: <https://doi.org/10.1051/forest/2010036>
- Kaplan, E., Meier, P., 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistical Association*, 53: 457–481, Doi: <https://doi.org/10.2307/2281868>
- 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*, 375: 182–190, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.05.042>
- Kellner, K., Riegel, J., Swihart, R., 2014. Effects of silvicultural disturbance on acorn infestation and removal. *New Forests*, 45: 265–28, Doi: <https://doi.org/10.1007/s11056-014-9409-9>
- Lambert, J. E., 2002. Exploring the link between animal frugivory and plant strategies: the case of primate fruit-processing and post-dispersal seed fate. En: *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*: 365–379 (D. J. Levey, W. R. Silva, M. Galetti, Eds.). CAB International, Wallingford, UK.
- Lei, J., Shen, Z., Yi, X., 2012. Pericarp thickness and seed size determine acorn dispersal of five rodent-dispersed oak species. *Acta Theriologica Sinica*, 32: 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*, 380, 23–30, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.038>
- Leiva, J., Fernández-Alés, R., 2005. Holm-oak (*Quercus ilex* subsp. *Ballota*) acorns infestation by insects in Mediterranean dehesas and shrublands Its effect on acorn germination and seedling emergence. *Forest Ecology and Management*, 212: 221–229, Doi: [10.1016/j.foreco.2005.03.036](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.03.036)
- Lichti, N. I., Steele, M. A., Swihart, R. K., 2017. Seed fate and decision-making processes in scatter-hoarding rodents. *Biological Reviews*, 92: 474–504, Doi: <https://doi.org/10.1111/brv.12240>
- 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*, 22: 189–203, Doi: <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9020-3>
- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hódar, J. A., 2010. Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology*, 18: 619–627, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00475.x>
- McConkey, K. R., Prasad, S., Corlett, R., Campos-Arceiz, A., Brodie, J., Rogers, H., Santamaría, L., 2012. Seed dispersal in changing landscapes.

- Biological Conservation*, 146: 1–13, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.09.018>
- Morán, C., Catterall, C., Green, R., Olsen, M., 2004. Functional variation among frugivorous birds: Implications for rainforest seed dispersal in a fragmented subtropical landscape. *Oecologia*, 141: 584–59, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1685-1>
- Morán-López, T., Fernández, M., Alonso, C. L., Flores-Rentería, D., Valladares, F., Díaz, M., 2015a. Effects of forest fragmentation on the oak-rodent mutualism. *Oikos*, 124(11): 1482–1491, Doi: <https://doi.org/10.1111/oik.02061>
- Morán-López, T., Alonso, C. L., Díaz, M., 2015b. Landscape effects on jay foraging behavior decrease acorn dispersal services in dehesas. *Acta Oecologica*, 69: 52–64, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.07.006>
- Muñoz, A., Bonal, R., 2008. Seed choice by rodents: learning or inheritance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 913–922, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0515-y>
- 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*, 170: 723–733, Doi: <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2350-8>
- Perea, R., San Miguel, A., Gil, L., 2011. Leftovers in seed dispersal: ecological implications of partial seed consumption for oak regeneration. *Journal of Ecology*, 99: 194–201, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01749.x>
- 2014. Interacciones planta-animal en la regeneración de *Quercus pyrenaica*: ecología y gestión. *Ecosistemas*, 23: 18–26, Doi: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.04>
- Pérez Olvera, C. P., Dávalos, S. R., Guerrero, C. E., 2000. Aprovechamiento de la madera de encino en México. *Madera y Bosques*, 6: 3–13, Doi: <https://doi.org/10.21829/myb.2000.611338>
- Pérez-Ramos, I. M., 2014. El milagro de regenerar en especies mediterráneas de *Quercus*. ¿Cómo serán los bosques del futuro?. *Ecosistemas*, 23: 13–17, Doi: <https://doi.org/10.7818/ECOS.2014.23-2.03>
- Pérez-Ramos, I. M., Urbieto, I. R., Marañón, T., Zavala, M. A., Kobe, R. K., 2008. Seed removal in two coexisting oak species: ecological consequences of seed size, plant cover and seed-drop timing. *Oikos*, 117: 1386–1396, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16370.x>
- Pérez-Ramos, I. M., Urbieto, I. R., Zavala, M. A., Marañón, T., 2012. Ontogenetic demographic conflicts and rank reversals in two Mediterranean oak species: implications for coexistence. *Journal of Ecology*, 100: 267–277, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01912.x>
- 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*, 118: 215–237, Doi: <https://doi.org/10.1650/CONDOR-15-125.1>
- 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*, 133: 391–404, Doi: <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0771-5>
- 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*, 32: 135–151.
- Santos, T., Tellería, J., Virgós, E., 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape. *Ecography*, 22: 193–204, Doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00468.x>
- Scarlett, T. L., Smith, K. G., 1991. Acorn Preference of Urban Blue Jays (*Cyanocitta cristata*) during Fall and Spring in Northwestern Arkansas. *The Condor*, 93: 438–442, Doi: <https://doi.org/10.2307/1368961>
- 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*, 86: 33–48.
- Valencia, A. S., 2004. Diversidad del género *Quercus* (*Fagaceae*) en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 75: 33–53.
- Vander Wall, S., 2001. The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Review*, 67: 74–117, Doi: <https://doi.org/10.1007/BF02857850>
- 2010. How plants manipulate the scatter-hoarding behavior of seed-dispersing animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365: 989–997, Doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0205>
- Wang, B., Chen, J., 2008. Tannin concentration enhances seed caching by scatterhoarding rodents: An experiment using artificial 'seeds'. *Acta Oecologica*, 34: 379–385, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.07.001>
- Xiao, Z., Gao, X., Steele, M. A., Zhang, Z., 2010. Frequency-dependent selection by tree squirrels: adaptive escape of nondormant white oaks. *Behavioral Ecology*, 21: 169–175, Doi: <https://doi.org/10.1093/beheco/arp169>
- 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*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092544>
- Zavala-Chávez, F., García, E., 1996. *Frutas y semillas de encinos*. Universidad Autónoma Chapingo, México.
- 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*, 255: 1243–1250, Doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.10.028>