

DEPREDACIÓN DE LAS SEMILLAS DE *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham.

Abies religiosa (Kunth) Schltld. et Cham. SEED PREDATION

Cecilia Nieto de Pascual Pola ¹

RESUMEN

La depredación en los bosques de coníferas es trascendente como proceso sustancial de su conservación, ya que su intensidad y las partes utilizadas definen cambios estructurales en los ecosistemas. El consumo de semillas, en particular, implica una fuerza de selección en virtud de que supone pérdida de germoplasma, por un lado, y, por otro, una nueva distribución del mismo. Con el propósito de conocer el efecto del forrajeo de semillas de oyamel sobre el potencial reproductivo de la especie, se llevó a cabo un experimento en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan, en el Estado de México; se trabajó bajo dos condiciones de apertura de dosel (abierto y cerrado), se aplicaron tres tratamientos y dos repeticiones que consistieron en trampas construidas *ex professo* para determinar la intervención de roedores, aves y roedores-aves en conjunto. Dentro de cada una se colocaron 100 semillas, dispuestas en 10 grupos de 10 en un arreglo regular. Se hizo una evaluación semanal, durante la cual se contabilizaron las remanentes y se repuso el material perdido. Los resultados indican que la pérdida más alta de este material se registró en el bosque abierto en las trampas correspondientes a la interacción aves y roedores, y la más baja en las específicas para estos últimos, donde la supervivencia fue de 80%, pero sin diferencias significativas entre esta tasa y la correspondiente a las aves. Se concluye que la depredación de las semillas no parece ser un factor de riesgo para la conservación de *Abies religiosa*.

Palabras clave: *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham., depredación, forrajeo, herbivoría, semillas, trampas.

ABSTRACT

Predation in coniferous forests is relevant as a major process for its conservation. However, its intensity and the parts used define structural changes in ecosystems. Seed consumption in particular is a selection force by itself as it means germ plasm loss, in the one hand, and its potential relocation, in the other. In order to know the foraging effect of fir seeds upon the reproductive potential of the species, an experiment was carried out at Zoquiapan Forest Experimental Station, at Mexico state; two canopy opening were considered (open and closed), three treatments and two replications were tested, which consisted on traps built *ex professo* to determine rodent, bird and bird plus rodent predation. In each of them 100 seeds were put and ordered in 10 groups of 10 seeds, following a regular arrangement. Once a week an assessment was made, during which the remaining seeds were counted and the lost material was completed. Results show that the highest seed loss was found in the open crown forest in the bird plus rodent traps, and the lowest in those where the last consumers were involved, and where survival was 80 per cent, but with non- significant differences between this rate and the one of birds. Seed predation does not seem to be a risk factor for the conservation of *Abies religiosa*.

Key words: *Abies religiosa* (Kunth) Schltld. et Cham. predation, foraging, herbivory, seeds, traps.

Fecha de recepción: 16 de abril de 2012

Fecha de aceptación: 9 de octubre de 2012

¹ Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales. INIFAP. Correo-e: nieto.cecilia@inifap.gob.mx



La disponibilidad de semillas para los depredadores cambia durante cada ciclo reproductivo y poco se sabe sobre su impacto en las poblaciones de plantas así como de los costos de forrajeo asociados al consumo de semillas (Fedriani y Manzaneda, 2005). La depredación es una relación trófica que involucra a un organismo que consume una parte o en su totalidad a otro para obtener energía. Se establece una interdependencia numérica y funcional entre ambos, de modo que si decrece la población depredadora, se incrementa la población presa. Sin embargo, el fenómeno con herbívoros, como consumidores primarios, y las plantas, como productores primarios, se define en otro esquema de regulación, pues en esta opción la presa no se puede escapar o mimetizar. Dirzo (1983) los denomina "depredadores de plantas".

Dicha interacción es importante en términos de regeneración cuando las partes consumidas son los órganos o componentes reproductivos; por ejemplo, frutos, conos y semillas; las últimas son consideradas como la primera fenofase más vulnerable del ciclo de vida de las plantas (Dirzo, 1983). A nivel de todo el ecosistema, Camacho (1994) indica que son lo más rico en nutrientes dentro de las plantas, por lo cual están fuertemente sometidas a depredación. En el caso de las coníferas es un factor que se debe considerar pues se ha calculado que la incidencia de los herbívoros sobre los conos provoca una pérdida de 55% del germoplasma que se produce (McNaughton y Wolf, 1973), y finalmente es un factor que define la distribución de las especies.

En los bosques templados, la depredación ocurre sobre hojas, cortezas, frutos, conos, plántulas y semillas; la realizan aves, mamíferos y reptiles, además de invertebrados diversos, que actúan desde la raíz. Las opiniones de forestales y biólogos de campo coinciden en que los roedores y aves son las principales plagas que destruyen las semillas de coníferas (Radwan, 1970).

Los roedores son herbívoros importantes en los bosques por su diversidad de especies, de hábitos alimentarios y por sus poblaciones numerosas. Los ratones y las ardillas son omnívoros, y tienen acceso a una gran diversidad de productos para alimentarse; se han observado síntomas de forrajeo de hongos micorrizógenos asociados al bosque de oyamel (*Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham.) realizado por *Peromyscus*, *Reithrodontomys* y *Microtus* (Valenzuela et al., 2000). Pero su repercusión sobre las semillas tiende a ser muy dañina, la cual ha sido ampliamente documentada desde hace varias décadas: Abbott y Belig (1961) y Abbot (1966) refieren el consumo de *Pinus strobus* L. y de *Juniperus virginiana* L., tanto por palomas blancas como por ardillas. Ahlgren (1966) identificó diferencias dietéticas entre el ratón de patas blancas (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) que se alimenta de semillas de *Pinus banksiana* Lamb., mientras que el ratón de lomo rojo (*Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830) y el saltador (*Zapus hudsonius* Zimmermann, 1780), además de dicha semilla de pino, complementan su alimentación con plantas suculentas y con frutos. Musálem (1984) señaló a los roedores como los principales consumidores de

Seed availability for predators changes during each reproductive cycle and little is known of the predators in plant populations and the foraging costs linked to seed consumption (Fedriani and Manzaneda, 2005). Predation is a trophic relation that involves an organism that consumes another one or part of it to get energy. A numeric and functional interdependence between both of them is established in such a way that if the predating population lowers, the prey population grows. However, the phenomenon with herbivores, as primary consumers, and plants, as primary producers, is defined in another regulation scheme, as in this second option, the prey cannot escape or camouflage. Thus, Dirzo (1983) calls them "plant predators".

This interaction is important in regeneration terms when the parts that are eaten are the organs or reproductive elements, i.e., fruits, cones and seeds, the latter or which are considered as the first most vulnerable phenophase of the life cycle of plants (Dirzo, 1983). At the ecosystem level, Camacho (1994) indicates that they are the richest in nutrients within the plant kingdom, which makes them strongly subjected to predation. In the case of softwoods, it is a factor that deserves attentions, since it has been calculated that herbivore effect over cones provokes the loss of 55% of the germ plasm that it produces (McNaughton and Wolf, 1973) and finally it is a factor that defines the distribution of species.

In mild-weather forests, predation occur over leaves, barks, fruits, cones, seedlings and seeds; it is performed by mammals and reptiles, as well as by several invertebrates, that start from the root. Rodents are herbivores that outstand in forests because of species diversity as well as by their feeding habits and their abundant populations. The opinions of foresters and field biologists coincide in the fact that rodents and birds are the main plagues that destroy conifer seeds (Radwan, 1970).

Mice and squirrels are omnivorous and have access to a great variety of products to feed upon; foraging signs have been found over mycorrhizal fungi related to fir forest (*Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham.) and it is carried out by *Peromyscus*, *Reithrodontomys* and *Microtus* (Valenzuela et al., 2000). But their effect on seeds is considered a very harmful trophic action; it has been widely documented since some decades ago by Abbott and Belig (1961) and Abbott (1966) in regard to the consumption of *Pinus strobus* L. and *Juniperus virginiana* L. by white doves and squirrels as well. Ahlgren (1966) identified some dietetic differences in the deer mouse (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) that feeds on *Pinus banksiana* Lamb., while the Southern Red-backed Vole (*Clethrionomys gapperi* (Vigors, 1830) and the Meadow Jumping Mouse (*Zapus hudsonius* Zimmermann, 1780), in addition to that seed, they complete their diet with succulent plants and fruits. Musálem (1984) identified rodents as the main *Pinus montezumae* Lamb. seed consumers. Cetina (1984) obtained results that confirm the former fact for *Pinus cembroides* Zucc., as the total sample was eaten by mice

semilla de *Pinus montezumae* Lamb. Cetina (1984) obtuvo resultados que corroboran lo anterior para *Pinus cembroides* Zucc., pues la totalidad de su muestra fue consumida en ocho días por ratones. Esto debe obedecer a la alta palatabilidad del piñón, ya que las semillas están rodeadas de una testa dura, lo que implica un mayor esfuerzo para el depredador, y que pudiera desalentarlo si el alimento no fuera satisfactorio, porque resultaría poco eficiente invertir tiempo para conseguir el recurso.

La depredación ejercida por aves sobre las simientes de diversas coníferas, como los pinos de semilla grande, y para otros géneros arbóreos asociados a los pinares ha sido abordada por varios autores. Entre ellos, Castro *et al.* (1999) concluyeron que la incidencia de *Loxia curvirostra*, Linnaeus 1758, *Parus* spp. y *Carduelis* spp. es responsable de más de 80% de la pérdida de semilla de *Pinus sylvestris* L. La primera especie, distribuida en gran parte de Europa, depende principalmente de las semillas de la *Picea* de Noruega (*Picea abies* (L.) H. Karstens), lo que se manifiesta en su reproducción y estrategias de movimiento, que están en función de los patrones de producción de semillas de la especie forestal (Newton, 2006). En este contexto, la distribución del pájaro carpintero americano [*Nucifraga columbiana* (Willson, 1811)] se asocia con la presencia de *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson, *Pinus albicaulis* Engelm., *Pinus flexilis* James, *Pinus edulis* Engelm., *Pinus monophylla* Torr. & Frém., *Pinus jeffreyi* Balf. y de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Giuntoli and Mewaldt, 1978).

Con respecto a la semilla de *Abies* se tienen datos contrastantes. Abbott (1962) le atribuyó al género propiedades repelentes a las que reaccionan algunos mamíferos pequeños. Por ejemplo, a cinco ratones (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) se les alimentó con semillas de *Abies balsamea* (L.) Mill., *Pinus strobus* L., *Pinus resinosa* Ait., *Picea glauca* (Moench) Voss y *Tsuga canadensis* (L.) Carr. La semilla de oyamel prácticamente no fue consumida, pues solo un ratón, que estaba al borde de la muerte por inanición, se comió una semilla, de un total de 7 500. En observaciones de campo, el autor destaca que esta especie de roedores y el ratón campestre de lomo rojo (*Clethrionomys gapperi solus* Hall & Cockrum, 1952) ingirieron casi medio kilogramo de semillas de pino en 68 días, mientras que la de oyamel prácticamente no la tocaron. Franklin (1964) registró que los daños en *Abies balsamea* ocasionados por las ardillas *Douglas* (*Tamiasciurus douglasii* Bachman, 1839) consistían en tirar los conos, sin haber rastros de haberlos abierto o comido sus semillas.

Smith (1970, citado por Ángeles, 1998) definió a las semillas de *Abies* como una última opción alimentaria para los roedores, ante el fuerte olor que desprenden, derivado de la composición química de la resina, que tiene un alto contenido de grupos benzeno, solubles en alcohol y muy volátiles. En contraste, Fowells (1965) identificó que los roedores consumieron 95% de *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. en dos semanas, bajo condiciones experimentales. De acuerdo a Lanner

in eight days. This must be due to the high palatability of the seed ("piñón"), since the seeds are covered by a hard testa and it implies a greater effort for the predator, which might discourage it if it were not satisfactory, as it would be not very efficient to invest time to get the resource.

Predation by birds on seeds of different softwoods, particularly upon big seed pines and on various tree genus associated to this kind of forest, has been approached by several authors. Among them, Castro *et al.* (1999) concluded that the incidence of *Loxia curvirostra*, Linnaeus 1758, *Parus* spp. and *Carduelis* spp. is responsible for more than 80% of the loss of *Pinus sylvestris* L. seeds. The first species, which is distributed in great part of Europe, depends, mainly, on the Norwegian *Picea* seeds (*Picea abies* (L.) H. Karsten), which is observed in its reproduction and movement patterns, and that depends on the patterns of seed production of this forest species (Newton, 2006). In this context, the distribution of Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana* Willson, 1811) is related to the presence of *Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson, *Pinus albicaulis* Engelm., *Pinus flexilis* James, *Pinus edulis* Engelm., *Pinus monophylla* Torr. & Frém., *Pinus jeffreyi* Balf. and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. (Giuntoli and Mewaldt, 1978).

In regard to the seed of *Abies*, there are a few data, among which can be quoted the findings of Abbott (1962), who attributed repellent properties to this genus to which some small mammals react. For example, five rodents (*Peromyscus leucopus* Rafinesque, 1818) were fed with seeds of *Abies balsamea* (L.) Mill., *Pinus strobus* L., *Pinus resinosa* Ait., *Picea glauca* (Moench) Voss and *Tsuga canadensis* (L.) Carr. The fir seed was not consumed, except for one mouse, at the verge of starvation, that ate one single seed from a total of 7 500. In field observations, the author highlights that this species as well as the Southern red-backed field vole (*Clethrionomys gapperi solus* Hall & Cockrum, 1952) ingested almost half a kilogram of pine seeds in 68 days, while the fir one remained almost untouched.

Franklin (1964) registered that the injuries found in *Abies balsamea* caused by Douglas squirrels (*Tamiasciurus douglasii* Bachman, 1839) consisted in dropping the cones, without any signs of having opened them or consumed their seeds.

Smith (1970 in Ángeles, 1998) defined *Abies* seeds as the last food option for rodents, from their strong odor that comes from the chemical structure of resin, that has a high content of benzene groups, alcohol soluble and very volatile. In contrast, Fowells and Stark (1965) found that rodents ate 95% of *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. seeds in two weeks, under experimental conditions.

In a comparative study of feeding preferences under natural and control conditions, Lobo *et al.* (2009) quote that they could acknowledge that *Myodes gapperi* (Vigors, 1830) ate *Abies lasiocarpa* seed only the first day of the experiment and from then on it did not ever touch it again and selected that

(1983) las ardillas rojas (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben, 1777) generalmente comen semillas de esa misma especie de abeto después de haber ingerido las de otras coníferas almacenadas.

En un estudio comparativo de preferencias alimentarias bajo condiciones controladas, Lobo *et al.* (2009) reconocieron que *Myodes gapperi* (Vigors, 1830) consumió la semilla de *Abies lasiocarpa* solo el primer día del experimento y a partir de entonces, no la volvió a tocar y escogió la de picea (*Picea glauca* (Moench.) Voss) y la de pino (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.), lo que pudiera interpretarse como una estrategia a favor de la reproducción del oyamel sobre las otras especies forestales. Sobre esta conífera, en particular, se desconocen datos que corroboren cualquiera de los dos comportamientos descritos, por lo que se planteó estimar el efecto y origen de la depredación sobre la semilla de *Abies religiosa*.

El estudio se llevó a cabo en la Estación Experimental Forestal Zoquiapan de la Universidad Autónoma Chapingo, ubicada dentro del Estado de México en el municipio Ixtapaluca, entre los 19°12'30" y 19°20'00" de latitud norte y los 98°42'30" y 98°30'00" de longitud oeste; sus colindancias son al norte, el ejido Río Frío y el Parque Nacional Zoquiapan; al sur, el ejido Talmanalco y el Parque Nacional Izta-Popo; al este, el Ejido San Martín Cuahutlalpan y al oeste, el Ejido Nuevo Centro de Población San Gabriel, el ejido Río Frío y el Parque Nacional Izta-Popo. Comprende 1 638-59-14 ha de terrenos federales en la parte sur del Parque Nacional Zoquiapan (UACH, sf).

Se caracteriza por la dominancia de coníferas en particular de *Pinus hartwegii* Lindl., pero destacan también diversos taxa como *Pinus montezumae* Lamb. y *Abies religiosa* que son propias del lugar, y coexisten con otras introducidas que se han adaptado exitosamente como *Pinus ayacahuite* Ehrenberg, *Pinus pseudostrobus* Lindl. y *Pseudotsuga* spp. Forman asociaciones dominadas por uno o dos taxa, pero llegan a establecerse mezclas de hasta cuatro especies, entre ellas *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl. o con latifoliadas como *Alnus firmifolia* Fernald, *Arbutus xalapensis* Kunth, *Quercus* spp., *Salix oxylepis* C. Schneider y *Buddeia parviflora* HBK. Son abundantes las formas herbáceas o arbustivas, representadas por *Senecio angulifolius* DC, *Symphoricarpos microphyllus* Kunth, *Senecio cinerarioides* HBK., y los pastizales conformados por *Muhlenbergia* spp., *Festuca* spp. y *Calamagrostis* spp. (UACH, sf).

La fórmula climática en la Estación es C (w₂) (w) (b) i g de acuerdo a la clasificación de Köppen modificada por García (1973), que corresponde al menos húmedo de los templados subhúmedos, con lluvias en verano y la época más seca en el invierno. La oscilación térmica anual entre 5.0 °C y 18.0 °C, y junio es el mes más caluroso. La temperatura media del mes más frío varía de -3.0 °C a 18 °C y del mes más caliente, de 6.5 °C a 20 °C; la media anual es de 11.1 °C, y los valores más bajos se presentan en enero, febrero y diciembre, y los más cálidos en abril, mayo, junio, julio y agosto; la temperatura del mes más

de *Picea glauca* (Moench.) Voss and of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud., which might be understood as a strategy that favors fir reproduction over the other forest species.

In regard to Sacred fir particular, documented experiences are unknown that confirm any of both of the described behaviors; therefore, the following experiment was carried out, starting from the objectives that consisted in estimating the effect of predation over *Abies religiosa* seed and to determine the origin of predation.

The study was carried out in Zoquiapan Forest Experimental Station of the Universidad Autónoma Chapingo located in Mexico state, in Ixtapaluca municipality between 19°12'30" and 19°20'00" north and 98°42'30" and 98°30'00" west; to the north, it neighbors Río Frío ejido and Zoquiapan National Park; to the south, Talmanalco ejido and Izta-Popo National Park; to the east, San Martín Cuahutlalpan ejido and to the west, Nuevo Centro de Población San Gabriel Ejido, Río Frío ejido and Izta-Popo National Park. It comprises 1638-59-14 ha of federal lands in the southern part of Zoquiapan National Park (UACH, sf).

Conifers are dominant, *Pinus hartwegii* Lindl. in particular, but there other outstanding species such as *Pinus montezumae* Lamb. and *Abies religiosa* and coexist with other that have successfully adapted like *Pinus ayacahuite* Ehrenberg, *Pinus pseudostrobus* Lindl. and *Pseudotsuga* spp. They form associations where one or two taxa dominate, but up to four species mixtures are established, among which are *Cupressus lindleyi* Klotzsch ex Endl. or with broadleaves such as *Alnus firmifolia* Fernald, *Arbutus xalapensis* Kunth, *Quercus* spp., *Salix oxylepis* C. Schneider and *Buddeia parviflora* HBK. Herb and shrub forms are abundant, and are represented by *Senecio angulifolius* DC, *Symphoricarpos microphyllus* Kunth, *Senecio cinerarioides* HBK., for example, and grasslands made-up by *Muhlenbergia* spp., *Festuca* spp. and *Calamagrostis* spp. (UACH, sf).

The climate formula of the Station is C (w₂) (w) (b) i g according to Köppen's classification and adapted by García (1973) that is the least humid of the mild subhumid, with summer rains and the driest season is winter. The annual thermal oscillation between 5.0 °C and 18.0 °C and June as the warmest month. The average temperature of the coldest month varies from 3.0 °C to 18 °C and of the warmest month, from 6.5 °C to 20 °C; the annual mean is 11.1 °C, and the lowest values occur in January, February and December, and the warmest in April, May, June, July and August; the temperature of the warmest month, 22.0 °C. Frosts take place from November to February. Average annual rainfall is 964.1 mm; between 90 and 119 days rainy days (UACH, sf).

Two locations were selected to have two possibilities of canopy opening (Eiten, 1968): open forest, with about a 30% cover in the spot known as Texcalietla; and a closed forest, with a cover around 60 - 70% in another spot known as Piedras Blancas.

caliente es de 22.0 °C. Las heladas ocurren de noviembre a febrero. La precipitación anual promedio es de 964.1 mm; el número de días con lluvia es entre 90 y 119 (UACH, sf).

Se eligieron dos localidades para definir opciones de apertura de dosel (Eiten, 1968): bosque abierto, con una cobertura de 30%, aproximadamente, en el paraje Texcalietla; y bosque cerrado, con una cobertura de 60 al 70%, en el paraje Piedras Blancas.

Se manejó un sistema de trapeo para controlar la entrada y salida de los depredadores (Howe y Brown, 1999), en un diseño experimental de tres tratamientos: roedores, aves y roedores+aves con tres repeticiones, con base en las recomendaciones de Musálem (1984), con dos aperturas de dosel, abierto y cerrado. Las trampas se construyeron con las siguientes características:

a) Roedores: consistieron en armazones de madera de 2 m de ancho por 2 m de largo por 50 cm de fondo, elaboradas con tiras de 5 x 2.5 cm. Se les cubrió por cinco lados con tela de mosquitero de aluminio de 1 m de ancho. La sexta cara quedaba al descubierto y estaba dirigida hacia el suelo. Cada trampa se colocó sobre cuatro morillos de 8 cm de altura, i.e., uno en cada esquina para permitir la entrada a los mamíferos; con este diseño se esperaba que las aves fueran excluidas (Figura 1).

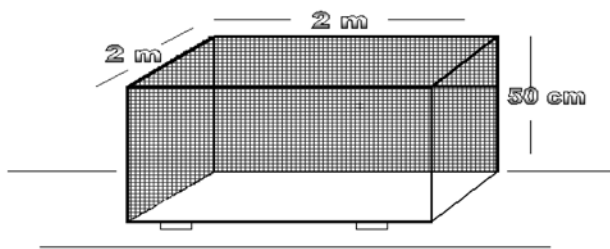


Figura 1. Trampa para roedores.
Figure 1. Trap for rodents.

b) Aves: tenían el mismo diseño, medidas y materiales que las anteriores, pero la cara descubierta quedó hacia arriba. Se les colocó una cinta de lámina de 10 cm de ancho sobre el borde de cada uno de los lados de la cara superior, con la intención de evitar el acceso de los roedores (Figura 2).

c) Aves y roedores: se delimitó una superficie de 2 x 2 m sobre el suelo, utilizando "mecahilo" que se fijó al sustrato con estacas de metal enterradas de modo que se favoreciera el acceso libre de ambos tipos de animales (Figura 3).

Dentro de cada trampa se colocaron 100 semillas de *Abies religiosa*, distribuidas en 10 grupos de 10 semillas cada una, dispuestos en un arreglo espacial regular. Una vez por semana se contabilizaron el número de semillas presentes o remanentes y recolocó nuevo material para mantener 100 semillas por

A trapping system was handled to control the entrance and exit of predators (Howe and Brown, 1999) in a sampling design of three treatments: rodents, birds and rodents+birds with three replications, based upon the work of Musálem (1984), with two canopy openings, open and closed. The traps were build with the following elements:

a) Rodents: they consisted in 2 x 2 m wooden frames by 50 cm deep, made with 5 x 2.5 cm strips. Five sides of it were made of 1 m width mosquito net. The sixth side was left open and was facing the soil. Each trap was placed over four 8 cm wooden cubes, i.e., one under each corner to allow the income of mammals; with this design it was expected to keep the birds out (Figure 1).

b) Birds: they had the same design, measures and materials than the traps described above, but the uncovered face was upside down. A metal sheet tape 10 cm wide was put on the edge of each one of the sides of the upper face, in order to avoid the entrance of rodents (Figure 2).

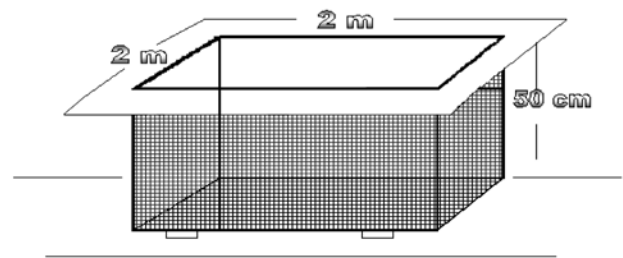


Figura 2. Trampa para aves.
Figure 2. Trap for birds.

c) Birds and rodents: a 2 x 2 m area was limited by a thin rope that was fixed to the ground with metal stakes buried in it, so that free access was possible for both kinds of animals (Figure 3).

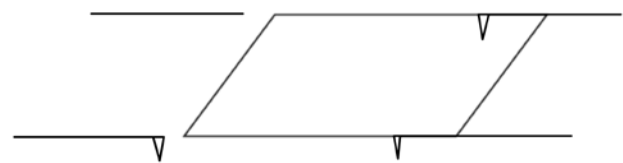


Figura 3. Trampa para depredación por roedores y aves.
Figure 3. Trap for rodents and birds.

Inside each trap were placed 100 *Abies religiosa* seeds in a regular arrangement of 10 groups of 10 seeds each. The assessment of results was made once a week and consisted in counting the number of seeds that were present or remained and to put new material to keep 100 seeds per trap. The experiment lasted three months. Germ plasm came from the old San Juan Tetla Experimental Field of the Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) and was collected

trampa. La duración del experimento fue de tres meses. El germoplasma procedía del antiguo Campo Experimental San Juan Tetla del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias y fue recolectado el invierno anterior; se conservó en refrigeración a 5°C en el Laboratorio de Germoplasma Forestal del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF).

A los datos derivados de las observaciones realizadas en las trampas se les aplicaron los análisis estadísticos conducentes para asociar al tipo de depredador, con la apertura de dosel en función del tiempo. Se trabajó con el programa SAS versión 7.0 (SAS, 1999)

En el Cuadro 1 se muestra el resultado del análisis estadístico de los datos experimentales. Los factores evaluados interaccionaron en forma significativa en la gran mayoría de las fechas; la excepción fue el 15 de mayo, cuando el factor de depredación actuó de forma independiente. Esto quiere decir que las comparaciones entre las medias deben hacerse para un factor en cada uno de los niveles.

Para calcular la depredación de las semillas a través del tiempo se analizaron los datos en términos de supervivencia con el siguiente modelo (Figura 4):

the previous winter; it was refrigerated at 5°C in the Germ plasm Laboratory of the Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF).

Statistical analysis were applied to the data from the observations of the traps to link the kind of predator with canopy opening and time, for which the SAS program v. 7 (SAS, 1999).

In Table 1 is shown the result of the statistical analysis of the experimental data. The assessed factors interacted significantly in most dates, except for may 15th when the predation factor acted in an independent way. This means that the comparisons among the mean values must be done by one factor in each of the levels of the other.

In order to calculate the predation of seeds throughout time, results were analyzed in terms of survival with the following model (Figure 4):

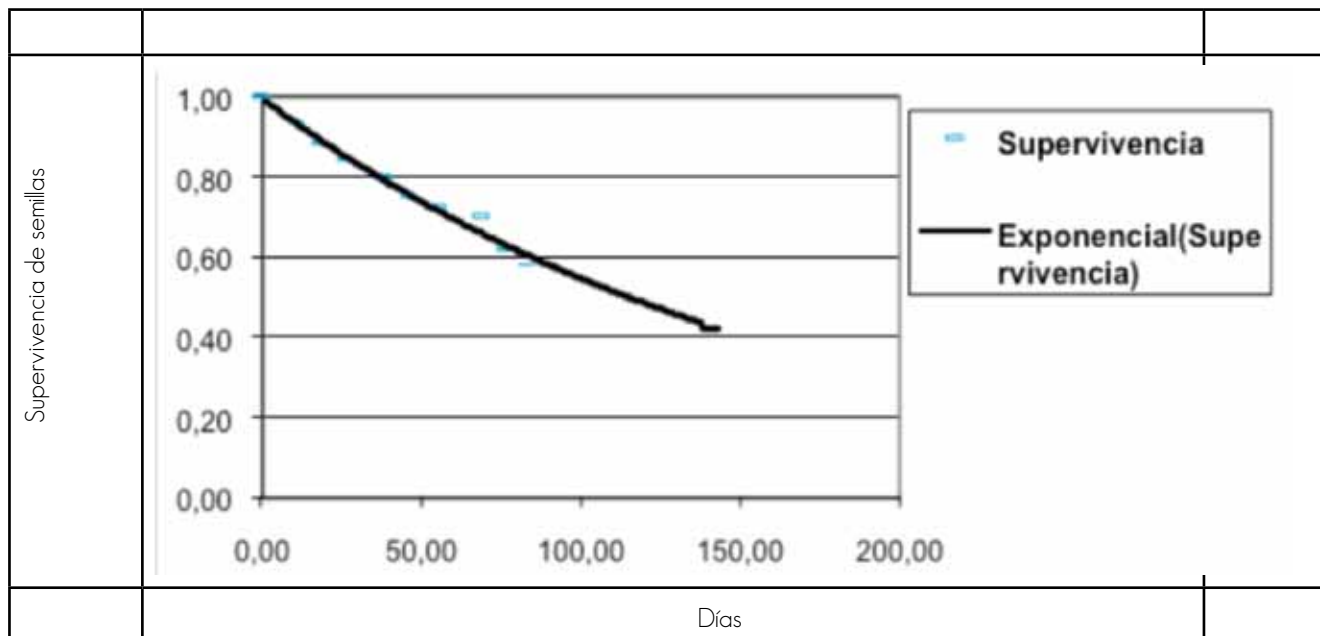


Figura 4. Supervivencia de las semillas de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham por efecto de la depredación.
Figure 4. Survival of *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham seeds as a result of predation.

$$lx(i) = lxPqx(1) + \sum_{i=1}^{\Sigma} Pqx(i)$$

Donde:

- Σ= Periodos de muestreo (9)
- lx = Tiempo en días
- Pqx= Supervivencia de semillas (al T₀= ratio: 100/100)

$$lx(i) = lxPqx(1) + \sum_{i=1}^{\Sigma} Pqx(i)$$

Where:

- Σ = Sampling periods (9)
- lx = Time in days
- Pqx= Seed survival (al T₀= ratio:100/100)

$l_x(i)$ = Tiempo i, e.g. $l_x(1)$ = tiempo uno
 $P_{qx}(i)$ = Tiempo i, e.g. $P_{qx}(1)$ = supervivencia al tiempo uno

$l_x(i)$ = i Time, e.g. $l_x(1)$ = Time 0
 $P_{qx}(i)$ = i Time, e.g. $P_{qx}(1)$ = Seed survival at time 1

E.g.

Tiempo= 0, $l_x = P_{qx} = l_x(0) = 1$
 Tiempo= 1, $l_x(1) = 1 \times P_{qx}(1)$
 Tiempo= 2, $l_x(2) = 1 \times P_{qx}(1) + P_{qx}(2)$

E.g.

Time= 0, $l_x = P_{qx} = l_x(0) = 1$
 Time= 1, $l_x(1) = 1 \times P_{qx}(1)$
 Time= 2, $l_x(2) = 1 \times P_{qx}(1) + P_{qx}(2)$

Cuadro 1. Análisis de varianza del efecto del tipo de bosque (Factor A) y del tipo de depredador (Factor B) en diferentes fechas.
 Table 1. Analysis of variance of the effect of the type of forest (A Factor) and of the type of predator (B Factor) in different dates.

FECHA	SC	CM	F	P F
11 de marzo				
Repeticiones	4.10	2.05	0.86	0.545
Factor A	29.39	29.39	12.30	0.006**
Factor B	232.45	116.22	48.64	<0.001**
Interacción	40.43	20.21	8.46	0.007**
Error	23.89	2.38		
Total	330.28			
18 de marzo				
Repeticiones	1.34	0.67	0.38	0.69
Factor A	14.21	14.21	8.20	0.016**
Factor B	271.00	135.50	78.19	<0.001**
Interacción	34.10	17.05	9.84	0.005**
Error	17.32	1.73		
Total	338.00			
26 de marzo				
Repeticiones	11.43	5.71	2.89	0.141
Factor A	46.71	46.71	19.55	0.002**
Factor B	369.43	184.71	77.31	<0.001**
Interacción	93.45	46.72	19.55	0.001**
Error	23.89	2.38		
Total	544.93			
7 de abril				
Repeticiones	14.10	7.05	6.27	<0.017**
Factor A	53.37	53.37	47.51	<0.001**
Factor B	420.10	210.05	186.97	<0.001**
Interacción	108.10	54.05	48.11	<0.001**
Error	11.23	1.12		
Total	606.93			

Continúa Cuadro 1...

Continuación Cuadro 1...

15 de abril				
Repeticiones	20.10	10.05	1.36	0.300
Factor A	150.21	150.21	20.32	0.001**
Factor B	694.78	347.39	47.01	<0.001**
Interacción	322.10	161.05	21.79	<0.001**
Error	73.89	7.38		
Total	1261.10			
24 de abril				
Repeticiones	7.45	3.72	1.70	0.230
Factor A	68.04	68.04	31.10	<0.001**
Factor B	436.10	218.05	99.68	<0.001**
Interacción	150.12	75.06	34.31	<0.001**
Error	21.87	2.18		
Total	683.60			
8 de mayo				
Repeticiones	4.34	2.17	0.40	0.679
Factor A	46.71	46.71	8.81	<0.014**
Factor B	442.34	221.17	41.74	<0.001**
Interacción	114.10	57.05	10.76	<0.004**
Error	52.98	5.29		
Total	650.50			
15 de mayo				
Repeticiones	74.78	37.39	0.86	0.547
Factor A	10.87	10.87	0.25	0.631
Factor B	942.10	471.05	10.90	<0.003**
Interacción	8.79	4.39	0.10	0.904
Error	431.87	43.18		
Total	1468.43			
22 de mayo				
Repeticiones	0.43	0.21	0.09	0.909
Factor A	3.54	3.54	1.54	0.240
Factor B	328.43	164.21	71.74	<0.001**
Interacción	35.12	17.56	7.67	<0.001**
Error	22.89	2.28		
Total	390.43			

SC = suma de cuadrados; CM= cuadrado medio; F=Relación de cuadrado medio; PF= valor de P en la que una P < 0.05 es significativamente diferente; * = significativo
 SC = sum of squares; M= mean square; F= Mean square ratio; PF= P value in which P < 0.05 is significantly different. * = significant

Se analizó la asociación entre los tipos de dosel (abierto o cerrado) sobre la depredación por tipo de depredador (figuras 5 y 6).

The association between the types of forest (open or closed) upon predation by type of predator (figures 5 and 6) was analyzed too.

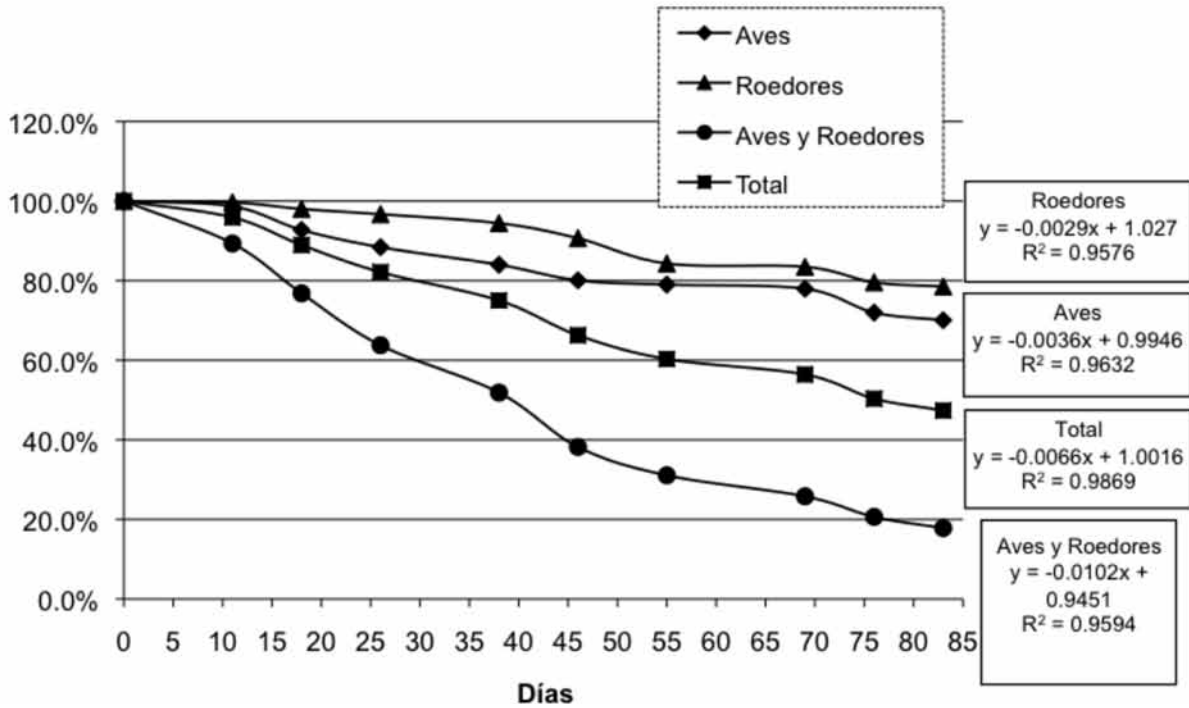


Figura 5. Supervivencia de las semillas de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham por efecto de los tipos de depredador en bosque de dosel abierto.

Figure 5. Survival of *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham seeds as an effect of the types of predator in open canopy forest.

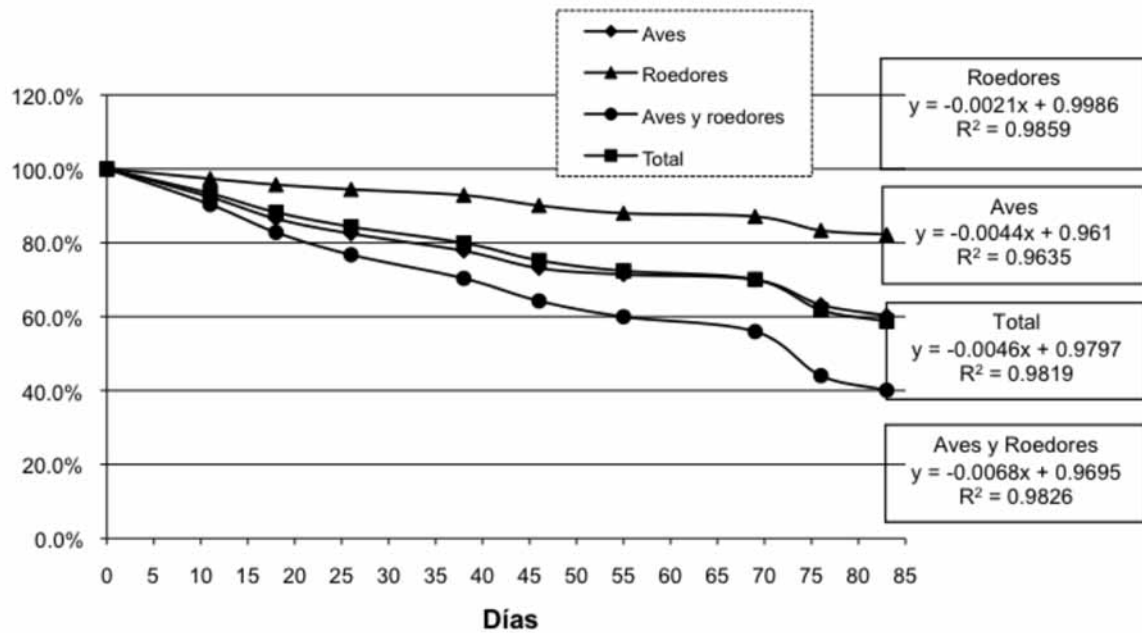


Figura 6. Supervivencia de las semillas de *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham por efecto de los tipos de depredador en bosque de dosel cerrado.

Figure 6. Survival of *Abies religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham seeds as an effect of the types of predator in closed canopy forest.

Los datos experimentales indican que la depredación de la semilla de *Abies religiosa* es significativamente baja, pues el porcentaje remanente en las trampas fue cercano a 100% en la mayoría de las fechas en las que se realizó el muestreo.

La pérdida más notoria del material se registró, preferentemente, en el tratamiento de bosque abierto, tanto para aves como para roedores; en contraste, la depredación más baja se dio dentro de las trampas específicas para roedores, aun cuando, en general, no se verificaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre esta tasa de depredación y la ejercida por las aves.

Estos resultados llaman la atención ante el potencial de consumo de recursos esperado en los ecosistemas dominantes del lugar que son los pinares, cuando se ha destacado que en el Estado de México, entre los bosques templados los de encino son las comunidades vegetales más ricas en número total de especies (de mamíferos) y de endémicas (65 especies en total, 17 endémicas) seguidos, en orden decreciente, por los de coníferas (58, 13, respectivamente) (Chávez y Ceballos, 1998).

En la Estación se tiene consignada la presencia de diversos roedores, entre ellos *Peromyscus maniculatus* (Aguilar y Plateros, 2003), ratón omnívoro, que prefiere frutos y semillas, además de hongos, vegetación verde en pequeñas porciones y hasta algunos invertebrados (Whittaker, 1966; Wolff *et al.*, 1985), lo que explica capacidad de sobrevivir en ecosistemas muy contrastantes (Matamoros-Trejo y Cervantes, 1992).

El comportamiento de los números a lo largo del experimento casi no varió en las diferentes fechas, hecho que sugiere que las trampas fueron visitadas rutinariamente por animales de colonias locales y que la proporción de semillas eliminadas en cada visita fue muy semejante. Además, el que no decayeran las cifras en función del tiempo sugiere que no se generó un aprendizaje en los animales, lo que declara al recurso como poco conveniente para ser comido.

La mayor pérdida de las semillas tuvo lugar en las trampas de libre acceso tanto para aves como para roedores, sobre todo en la condición de bosque abierto; lo anterior puede estar asociado con la ausencia de estructuras limitrofes, lo que favorece el acercamiento de los consumidores. Es posible que este resultado sea también una respuesta a la acción del aire, o del arrastre por el paso de otros animales, sin que ello implique que hayan sido ingeridas, pues los datos de depredación por roedores no fueron tan notorios como para contribuir a lo observado en este tipo de trampa.

Otra explicación se refiere a que el consumo no ocurra en el sitio de recolecta, como lo ejecutan los Heteromyidae, los Muridae de las subfamilias Cricetinae, Cricetomyinae así como de la subfamilia Sigmodontinae y algunas especies de Sciuridae (Ryan, 1989), cuya costumbre es la de llenar sus abrazones (*cheek pouches*)

The experimental data indicate that *Abies religiosa* seeds predation is significantly low, as the per cent of remaining seeds in the traps was near 100% in most of the dates in which sampling was made.

The most outstanding loss of material was registered, mainly, in the treatment of open forest, both for birds and for rodents; in contrast, the lowest predation took place inside the traps for rodents, even though there were not significant differences ($p > 0.05$) in this predation rate and that performed by birds.

These results are worth noticing against the expected edible resources potential in the dominant ecosystems of this place that are pine forests, when it has been highlighted that in Estado de Mexico state, among the mild-weather forests, oak lands are the richest vegetation communities in total number of mammal species and of endemic (65 species, total, 17 endemic) followed by softwoods, in a decreasing order (58, 13, respectively) (Chávez and Ceballos, 1998).

There has been recorded the presence of several rodents in the station, such as *Peromyscus maniculatus* (Aguilar and Plateros, 2003), omnivorous mouse, that prefers fruits and seeds in addition to fungi, green vegetation in small amounts and some invertebrates as well (Whittaker, 1966; Wolff *et al.*, 1985), a fact that explains the ability to survive in very contrasting ecosystems (Matamoros-Trejo and Cervantes, 1992).

Along the experiment, numbers behaved with almost no variation in the different dates, a fact that might mean that the traps were regularly visited by animals of local colonies and that the proportion of seeds that were removed in each visit was very similar. Also, the fact that numbers did not decay in time, suggests that the learning that declared the resource as poorly good to be eaten, was not fixed in the animals.

The greatest seed loss occurred in the traps of free access for birds and rodents, particularly in the open forest condition; this can be related to the absence of limiting structures, which favors the approach of consumers. It is possible that this result might be a response to the effect of air or of sweeping by the crossing of animals, which does not imply that they were eaten, as the data of rodent predation were not important enough to contribute to what was observed in this kind of trap.

Another explanation might be in that eating does not take place in the collection site, as it happens with Heteromyidae, Muridae of the subfamilies Cricetinae, Cricetomyinae and Sigmodontinae and some species of Sciuridae (Ryan, 1989), which use to fill their cheek pouches with edible products (seeds, roots, fungi, etc.) and to take them to their dens, where they examine, eat or keep them (Vander Wall and Longland, 1999). According to Lanner (1983), red squirrels, regularly eat subalpine fir after ingesting what they have stored. Such is the case of

de productos comestibles (semillas, raíces, hongos, etcétera) y transportarlos a la madriguera, para ahí inspeccionarlos, comerlos o almacenarlos (Vander Wall y Longland, 1999). De acuerdo a Lanner (1983), las ardillas rojas, por lo general, comen semillas de abeto subalpino después de ingerir las almacenadas. Tal es el caso de *Spermophilus variegatus*, habitante de los bosques templados del Estado de México y del Eje Neovolcánico (Chávez *et al.*, 2009), que acarrea bellotas y semillas de *Lupinus* sp. y de pinos, aunque se alimenta de una gran variedad de productos naturales: bellotas, flores, frutos, moras, además de semillas; esta amplia dieta la distribuye a partir de la disponibilidad del recurso, por lo que las últimas las consume durante el otoño (Oaks *et al.*, 1987). Asimismo se ha consignado que *Sciurus aureogaster*, ardilla arborícola gris o de vientre rojo (Valdés, 2003), se alimenta de semillas, frutos, hojas, así como de huevos de aves, lo que ha propiciado que se involucre en procesos de competencia con grupos animales muy diversos (Palmer *et al.*, 2007) pues consume los recursos si los encuentra en el sitio que habita, hecho que explicaría su amplia distribución: desde Norteamérica hasta Guatemala.

Los hábitos alimentarios de algunas especies de roedores pudieran interpretar, también, los resultados de la presente investigación. Por ejemplo, la ardilla *Spermophilus mexicanus* (Erleben, 1777) habita en el lugar, pero permanece en las praderas de tomentilla (*Potentilla candicans* Humb. & Bonpl.) en donde consume materia vegetal, que consiste en pastos y fibras (Valdez y Ceballos, 1991) y no acude a la semillas de las coníferas. Los conejos (*Sylvilagus floridanus* J. A. Allen, 1890), igualmente, prefieren los espacios abiertos.

Los datos obtenidos sugieren a la depredación como un factor de baja importancia en términos de pérdida de semillas de oyamel, lo que puede obedecer, en parte, a su alto contenido de resina. La oleoresina es el componente químico y mecánico para la defensa de las coníferas, que en el caso de *Abies* se produce en células generadoras de resina de vida corta y en vejigas resinosas, que responden al ataque en proporción a la intensidad del daño. Aún cuando la concentración de monoterpenos de la oleoresina varía por especie, contiene limoneno, que por sí mismo y sus productos de oxidación, provoca irritaciones respiratorias y de la piel (Dayisoylu y Alma, 2009).

De las características físicas de la oleoresina, la viscosidad es una de las más agresivas para los depredadores, porque tiene una adherencia fuerte sobre cualquier superficie, y, una vez que las vesículas resiníferas son reventadas, las olefinas monoterpénicas se evaporan y los diterpenos comienzan a cristalizar (Cates, 1996); en el caso de las semillas de oyamel, en virtud de que las vejigas las rodean, dificultan la obtención de los tejidos suaves (endospermo y embrión).

Simplemente por el olfato, los roedores reconocen tanto el origen del producto como su viabilidad de ser consumido.

Spermophilus variegatus, which lives in the mild forests of Estado de México state and Eje Neovolcánico (Chávez *et al.*, 2009), and that eat acorns and seeds of *Lupinus* sp. and pines, even though it feeds upon a great variety of natural products: flowers, fruits, berries and seeds; it allocates this broad diet as resources are available, thus leaving the latter for autumn (Oaks *et al.*, 1987). *Sciurus aureogaster*, grey tree or red belly squirrel has been registered here too (Valdés, 2003); it feeds upon seeds, fruits, leaves as well as of bird eggs, which has attained its involvement in competition processes with very diverse groups of animals (Palmer *et al.*, 2007), as it consumes resources if it finds them in the place where it lives, which would explain its very wide distribution, from North America to Guatemala.

The feeding habits of some rodent species could explain, too, the results of the actual research. For example, *Spermophilus mexicanus* (Erleben, 1777) squirrel lives in this place but stays in the meadows of *Potentilla candicans* Humb. & Bonpl. and eats vegetal matter that is made up of grass and fibers (Valdez and Ceballos, 1991) and does not look for conifers seeds. Rabbits (*Sylvilagus floridanus* J. A. Allen, 1890), as well, prefer open spaces.

The data here obtained suggest that predation is a factor of low importance in terms of loss of fir seeds, which could obey, partially, to its high resin content. Oleoresin is the chemical and mechanical component for the defense of conifers, that in the case of *Abies* is produced in the short life cells generators of resin and in resin blisters that react to the attack in proportion to the intensity of the damage. Even though when the concentration of monoterpenes of oleoresin varies by species, it contains limonene, that by itself and its oxidation products, provoke respiratory and skin irritations (Dayisoylu and Alma, 2009).

From the physical characteristics of oleoresin, viscosity is one of the most aggressive for predators, since it has a strong adherence over any surface, and once the resiniferous vesicles are burst, monoterpene olefins evaporate and diterpenes start to crystallize (Cates, 1996); in fir seeds, as vesicles cover them, they handicap obtaining the soft tissues (endosperm and embryo).

Simply by the sense of smell, rodents recognize both the origin of the material as well as its viability for consumption. Record *et al.* (1976) confirmed it in an experiment with *Peromyscus maniculatus* where they used them to determine the effect of the volatile substances over the intake of *Pseudotsuga mensiezii* seeds; they concluded that they may have a negative impact over their chemosensors in such a way that they keep them off, or they confuse them because they make an association between odor and the components of branches, bark and leaves and they acknowledge it as a non-edible resource but a useful one, as it would be for the construction of nests.

It is well-known the preference of rodents for seeds under such a condition; Schreiner *et al.* (2000) confirmed it when comparing

Record *et al.* (1976) lo comprobaron en un experimento con *Peromyscus maniculatus* en el cual los utilizaron para determinar el efecto de las sustancias volátiles sobre el consumo de semillas de *Pseudotsuga mensiezii* (Mirb.) Franco; concluyeron que pueden tener impacto negativo sobre sus quimiosensores, de tal manera que los ahuyentan, o bien que los confunden porque asocian el olor con los componentes de las ramas, la corteza, la hojas y lo reconocen como un recurso no comestible, pero de uso, por ejemplo como material para la formación de nidos.

Es conocida la baja preferencia de los roedores por semillas con esta condición; Schreiner *et al.* (2000) lo confirmaron al comparar la ingesta controlada de semillas de *Abies alba* Mill. y *Picea abies* por roedores, en la que resultó más consumida la segunda. La semilla de oyamel representa un recurso de alta demanda de energía contra muy bajo rendimiento, porque deja a los animales más vulnerables al ataque de sus propios depredadores al invertir tiempo en pelar la semilla cuando la cubierta es difícil de manipular (Phelan y Baker, 1992).

Con respecto a la ornitofauna, el tiempo y el esfuerzo que requiere un consumidor se incrementan en proporción al número de semillas vanas (Jordano, 1990 in Fuentes y Schupp, 1998); por lo tanto, se esperaría que las especies con esa condición sean poco atractivas para propósitos alimentarios. Las aves acuden a dicha opción cuando están en el árbol, pues son menos vulnerables a los cazadores que si permanecen en el suelo; en cuanto caen las semillas, los lagomorfos las consumen (Fuentes y Schupp, 1998). De hecho, se ha confirmado que aún con abundancia de semillas, muchos pájaros prefieren no estar presentes en bosques abiertos ante el riesgo de ser atacados por depredadores, conducta que pudiera explicar la poca pérdida del material en las trampas exclusivas para aves, a pesar de que se reconoce que llegan a consumir hasta cuatro veces más semillas que los mamíferos (Nilsson, 1979).

La pérdida más baja del material se registró en las trampas destinadas a roedores, y la más alta en trampas de libre acceso para ambos tipos de depredador.

No se manifiesta el efecto del tipo de bosque sobre la intensidad o la forma de depredación.

La depredación de las semillas de *Abies religiosa* no es significativa por efecto de aves o de roedores de modo específico, ni por la interacción de ambos, por lo que no constituye un factor de riesgo para la conservación de la especie. 🍃

AGRADECIMIENTOS

Este experimento se llevó a cabo bajo el auspicio del PADEP de la Universidad Nacional Autónoma de México con el proyecto Núm. 003327. Se agradece al personal del aserradero de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo el apoyo brindado para la elaboración de las trampas y a los responsables de la Estación Forestal Experimental

the controlled intake of *Abies alba* Mill. and *Picea abies* seeds by rodents; the second one was preferred. Fir seed represents a high demand resource against a very low yield, since it leaves the animals more vulnerable to the attack of their own predators as they invest time in peeling the seed when the cover is more difficult to handle (Phelan and Baker, 1992).

In regard to birds, the time and effort that a consumer demands are increased in so far as there are void seeds (Jordano, 1990 in Fuentes and Schupp, 1998); therefore, it would be expected that the species with this condition are poorly attractive as food. They approach them when they are in the tree, as they are less vulnerable to hunters than if they remain on the ground; when seeds fall, lagomorphs eat them (Fuentes and Schupp, 1998). In fact, it has been proved that even with abundant seeds, many birds prefer not to be present in open forest as they face the risk of being attacked by predators, a behavior that could explain the low loss of the material in the traps made for birds, in spite of acknowledging that the eat as much as four times more seeds that mammals (Nilsson, 1979).

The lowest loss of the material was registered in traps for rodents in particular, and the highest in traps of free access for both types of predators.

The effect of forest over the intensity or form of predation does not become apparent.

Predation of *Abies religiosa* seeds is not significant by effect of birds or rodents in a specific way, not even by the interaction of both, which does not mean a risk factor for the conservation of the species. 🍃

ACKNOWLEDGEMENTS

This experiment was carried out under the patronage of PADEP of the Universidad Nacional Autónoma de México with project number 003327. Thanks are here expressed to the personnel of the sawmill of the División de Ciencias Forestales of the Universidad Autónoma Chapingo for their help in building the traps and to the authorities of the Estación Forestal Experimental Zoquiapan for having allowed the establishment of the experiment. To Ing. Francisco Camacho Morfin for its advice in the statistical processing of the data. *In memoriam* of Dr. Miguel Ángel Musálem S., for his valuable guidance to accomplish this study.

End of the English version



Zoquiapan por haber autorizado el establecimiento del experimento. Al Ing. Francisco Camacho Morfín por sus sugerencias en el análisis estadístico. En memoria del Dr. Miguel Ángel Musdlem S., a quien se le reconoce su valiosa asesoría para la realización de este estudio.

REFERENCIAS

- Abbott, H. G. 1962. Tree seed preferences of mice and voles in the Northeast. *J. Forest.* 60 (2): 97-99.
- Abbott, H. G. and W. H. Bellig. 1961. Juniper seed: a winter food of red squirrels in Massachusetts. *J. Mammal* 42: 240-244.
- Aguilar V., B. y P. A. Plateros. 2003. Monitoreo de vegetación y fauna en la Estación Forestal Experimental Zoquiapan. In: Memoria de la XIX Presentación de Trabajos de Investigación, Producción y Servicio de la Universidad Autónoma Chapingo. Dirección General de Investigación y Posgrado. Texcoco, Edo. de Méx., México. pp: 111-125.
- Ahlgren, C. E. 1966. Small mammals and reforestation following prescribed burning. *J. Forest* 64(5): 614-618.
- Ángeles C., E. 1998. Bases para la restauración del estrato arbóreo de los bosques mixtos templados. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México. pp. 4-43.
- Castro, J., J. M. Gómez, D. García, R. Zamora and J. A. Hódar. 1999. Seed predation and dispersal in relic Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology* 145: 115-123.
- Cates, R. G. 1996. The role of mixtures and variation in the production of terpenoids in conifer-insect-pathogen interactions. In: Romeo, J. T., J. A. Saunders and P. Barbosa (eds). *Phytochemical diversity and redundancy in ecological interactions.* Col. Recent Advances in Phytochemistry Vol. 30. Plenum Press. New York, NY USA. pp. 179-216.
- Cetina A., V. M. 1984. Estudio sobre germinación del *Pinus cembroides* Zucc. en condiciones naturales. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Edo. de Méx., México. 136 p.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 1998. Diversidad y estado de conservación de los mamíferos del Estado de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3: 113-134.
- Chávez, C., G. Ceballos, R. List, I. Salazar y L. A. Espinosa A. 2009. Mamíferos. In: G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, Ma. J. Muñozcano Q., E. Collado y J. E. San Román (comps). *La diversidad biológica del Estado de México. Estudio de Estado.* Biblioteca Mexiquense del Bicentenario. Toluca, Edo. de Méx., México. pp. 145-152.
- Dayisoğlu, K. S. and M. H. Alma. 2009. Chemical analysis of essential oils from cones' rosin of Cilician fir (*Abies cilicica* subsp. *cilicica*). *African Journal of Biotechnology* Vol. 8(15): 3502-3505.
- Dirzo M., R. 1983. Herbivory: a phytocentric overview. In: R. Dirzo and J. Sarukhan (Eds). *Plant population ecology.* Sinauer Press. Sunderland, MA. USA. pp. 141-165.
- Eiten, G. 1968. Vegetation forms: a classification of stands of vegetation based on structure, growth form of the components and vegetative periodicity. *Boletim do Instituto de Botânica (Sao Paulo)*. No. 4: 18-29.
- Fedriani, J. M. and A. J. Manzaneda. 2005. Pre- and postdispersal seed predation by rodents: balance of food and safety. *Behavioral Ecology* 16: 1018-1024.
- Fuentes, M. and E. W. Schupp. 1998. Empty seeds reduce seed predation by birds in *Juniperus osteosperma*. *Evolutionary Ecology* 12: 823-827.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. 2a Ed. México, D.F., México. 246 p. Giuntoli, M. and L. R. Mewaldt. 1978. Stomach contents of Clark's nutcrackers collected in western Montana. *The Auk*, Vol. 95(3): 595-598. Howe, H. F. and J. S. Brown. 1999. Effects of birds and rodents on synthetic tallgrass communities. *Ecology* 80(5): 1776-1781.
- Lanner, R. M. 1983. *Trees of the Great Basin: A natural history.* University of Nevada Press. Reno, NV USA. 215 p.
- Lobo, N., M. Duong and J. S. Millar. 2009. Conifer-seed preferences of small mammals. *Can. J. Zool.* 87: 773-780.
- Matamoras-Trejo, G. J. y A. Cervantes. 1992. Alimentos de los roedores *Microtus mexicanus*, *Reithrodontomys megalotis* y *Peromyscus maniculatus* del exlago de Texcoco, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie: Zoología.* enero-junio, 63(001): 135-144.
- McNaughton, S. J. and L. L. Wolf. 1973. *General Ecology.* Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York, NY USA. pp. 511-548.
- Musdlem S., M. A. 1984. Effect of environmental factors on regeneration of *Pinus montezumae* Lamb. in a temperate forest of Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University. New Haven, CT USA. 204 p.
- Newton, I. 2006. Movement patterns of common crossbills *Loxia curvirostra* in Europe. *Ibis*, Vol. 148 (4): 782-788.
- Nilsson, S. G. 1979. Seed density cover, predation and the distribution of birds in a beech wood in Southern Sweden. *Ibis*, 121: 177-185.
- Oaks, E. C., P. J. Young, G. L. Kirkland Jr. and D. F. Schmidt. *Spermophilus variegates*. In: *Mammalian Species*. Vol. 272. The American Society of Mammologists. pp. 1-8.
- Palmer, G.H., J. Koprowski and T. Pernas. 2007. Tree squirrels as invasive species: conservation and management implications. In: Witner, G.W., W. C. Pitt and K. A. Fagerstone (Eds). *Managing vertebrate invasive species. Proceedings of an International Symposium.* August 7-9. Fort Collins, CO USA. pp. 273-282.
- Phelan, J. P. and R. H. Baker. 1992. Optimal foraging in *Peromyscus polionotus*: the influence of item-size and predation risk. *Ecology Abstracts*, Vol. 20(1): 185-186.
- Radwan, M. A. 1970. Destruction of conifer seed and methods of protection. In: *Proceedings of the 4th Vertebrate Pest Conference.* University of Nebraska. Lincoln, NE USA. pp. 77-92.
- Record, C. R., W. E. Howard, R. E. Marsh and D. J. Stern. 1976. Olfactory response of deer mice to Douglas-fir seed volatiles. In: *Proceedings of the 7th Vertebrate Pest Conference.* University of Nebraska. Lincoln, NE USA. pp. 291-297.
- Ryan, J. 1989. Evolution of cheek pouches in Africa pouched rats (Rodentia: Cricetomyinae). *J. of Mammology*. Vol. 70(2): 267-274.
- Statistical Analysis System (SAS). 1999. SAS Institute Inc. Versión 7. Cary, NC USA. s/p.
- Schreiner, M., M. Bauer E. and J. Kollmann. 2000. Reducing predation of conifer seeds by clear-cutting *Rubus fruticosus* agg in two montane forest stands. *Forest Ecology and Management*. Vol. 126(3): 281-290.
- Universidad Autónoma Chapingo (UACH). sf. Estación Forestal Experimental Zoquiapan. División de Ciencias Forestales. (<http://www.chapingo.mx/dicifo/zoquiapan/?seccion=desc>) (24 de octubre de 2010).
- Valdés A., M. 2003. Las ardillas de México. *Biodiversitas* Año 8 (51): 1-11.
- Valdez, M. y G. Ceballos, 1991. Historia natural, alimentación y reproducción de la ardilla terrestre (*Spermophilus mexicanus*) en una pradera intermontana. *Acta Zoológica Mexicana* 43: 1-31.
- Valenzuela G., V. H., I. Gaso P., T. Herrera S. y E. Pérez-Silva. 2000. Acumulación de radioactividad en hongos y su relación con la biología de roedores micofagos en un bosque de *Abies religiosa*. In: *Memorias del VII Congreso Nacional de Micología.* 1 al 4 de octubre. Querétaro, Qro. México. p. 80.
- Vander Wall, S. B. and W. S. Longland. 1999. Cheek pouch capacities and loading rates of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). *Great Basin Naturalist* 59(3): 278-280.
- Whittaker, J. O. 1966. Food of *Mus musculus*, *Peromyscus maniculatus bairdi* and *Peromyscus leucopus* in Vigo County, Indiana. *J. Mamm.* 47: 473-486.
- Wolff, J. O., D. R. Dreser and K. S. Berry. 1985. Food habits of sympatric *Peromyscus maniculatus*. *J. Mamm.* 66: 787-793.