

Dispersión y remoción de semillas de *Virola sebifera* (Myristicaceae) en un bosque montano de Bolivia

Seed dispersal and removal of *Virola sebifera* (Myristicaceae) in a Bolivian montane forest

^{1,2}Luis L. Arteaga

¹Estación Biológica Tunquini, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077 - Correo Central, La Paz, Bolivia

²Dirección actual: Dirección General de Biodiversidad y Áreas Protegidas, Viceministerio de Biodiversidad, Recursos Forestales y Medio Ambiente, Av. Camacho 1471, La Paz, Bolivia
Email: larteagabohrt@yahoo.com

Resumen

Los patrones de dispersión de semillas de *Virola sebifera* en un bosque húmedo montano de Bolivia sugieren que la pendiente puede influir en la distancia de las semillas en dispersión con relación a los árboles productores de semillas. De la misma manera, en árboles con flores femeninas, la distancia de las plántulas al conoespecífico adulto más cercano muestra coherencia con lo encontrado para la dispersión de semillas, donde la distancia promedio de las plántulas a la base del árbol es mayor siguiendo el sentido de la pendiente que perpendicular a ésta. Un nexos importante entre ambos procesos es la remoción de las semillas, la cual fue mayor cerca del árbol semillero durante las dos primeras semanas. Sin embargo, con el paso del tiempo las semillas que se encontraban lejos también fueron removidas.

Palabras clave: *Virola sebifera*, dispersión de semillas, remoción de semillas, bosque montano, Bolivia.

Abstract

Patterns of seed dispersal of *Virola sebifera* in a humid montane forest in Bolivia suggest that the slope can influence in the distance of dispersed seeds from adult trees. Similarly, in females trees, the distance of seedlings were congruent with the patterns of seed dispersal, since the average distance of seedlings to nearest adult tree is higher in sense of the slope that perpendicular to it. An important nexus between both processes is seed removal, which was greater near the tree during the first two weeks. However, later on seeds that were far from the tree were also removed.

Key words: *Virola sebifera*, seed dispersal, seed removal, montane forest, Bolivia.

Introducción

La dispersión de semillas es la primera de una serie de eventos de los que depende el reclutamiento de plantas. Para especies dispersadas por vertebrados, este escenario tiene relación

con la remoción de frutos, diseminación de semillas, depredación de semillas post dispersión, potencial de dispersión secundaria, germinación y establecimiento de plántulas (Jordano 1992, Wenny 2000). Por lo tanto, la dispersión de semillas es el proceso inicial que determinará la futura distribución espacial de las plántulas (Chesson 2000, Russo & Augspurger 2004, García *et al.* 2005, Norden *et al.* 2007).

Pocos estudios han examinado la depredación de semillas como un nexo entre la dispersión de semillas y el reclutamiento de plántulas en bosques montanos (Wenny 2000, Kitamura *et al.* 2004). Esto es importante, ya que los patrones espaciales del reclutamiento de plántulas están fuertemente influenciados por la dispersión y depredación de las semillas (Augspurger 1983, 1984, García *et al.* 2005). El reclutamiento puede además ser afectado por agentes de mortalidad que actúan de manera dependiente de la distancia con respecto a los individuos reproductivos (Janzen 1970, Connell 1971, Howe *et al.* 1985, Howe 1993, Peters 2003, Russo 2005). Este modelo es denominado como efecto Janzen-Connell, el cual predice que las semillas y plántulas que se encuentran cerca de los árboles adultos de la misma especie han de experimentar altos niveles de daño y mortalidad (Janzen 1970, Connell 1971, Barone 2000, Hyatt *et al.*, 2003, Peters 2003, Adler & Muller-Landau 2005, Davidar *et al.* 2005, González-Martínez *et al.* 2006).

En este sentido, en la presente investigación analicé la dispersión y remoción de semillas de *Virola sebifera* Aublet (Myristicaceae), considerando la distancia al adulto conespecífico más cercano, ya que durante el proceso de dispersión, las semillas casi siempre se concentran alrededor del árbol parental (Stiles 1992, Guariguata 1998). Adicionalmente, consideré las particularidades topográficas del bosque húmedo montano, caracterizado por laderas de fuerte pendiente (Ribera 1995), ya que este tipo de terreno podría influir sobre los

patrones finales de distribución de semillas y plántulas (Westelaken & Maun 1985, Chambers & MacMahon 1994). Finalmente, analicé la distancia de las plántulas al árbol conespecífico adulto, para relacionar estos resultados con lo encontrado con la dispersión y depredación de semillas.

Área de estudio

Realicé el estudio en el bosque húmedo montañoso de la Estación Biológica Tunquini (EBT, 1.500–1.800 m de altitud), dentro del Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Cotapata (68°02', 16°20' SW; 68°03', 16°05' NW; 67°43', 16°10' NE; 67°47', 16°18' SE, La Paz; Ribera 1995). En la EBT, la temperatura media anual es de 20.4°C y la precipitación promedio anual es de 2.900 mm (Arteaga 2007). Entre las especies arbóreas más representativas están *Hieronymia alchorneoides*, *Morus insignis*, *Licaria triandra*, *Ficus trigona*, *Virola sebifera* y especies de los géneros *Ladenbergia* y *Bathysa* (Paniagua *et al.* 2003).

Especie en estudio

Los árboles del género *Virola* presentan flores unisexuadas y son dioicos (Hinojosa 1993). Las plántulas se desarrollan en claros o en sotobosque bajo dosel cerrado, siendo tolerantes a la sombra (Fisher *et al.* 1991). Los frutos consisten de una cápsula fibrosa, la cual es dehiscente y expone una semilla gris rodeada por un arilo rojo brillante (Howe & Van de Kerckhove 1981). En la EBT, la fructificación ocurre entre octubre y febrero con periodos supra anuales (Arteaga 2007) y el peso promedio de las semillas es de 1.25 ± 0.41 g (N = 470). Estas semillas son dispersadas por primates (*Ateles*) (Howe *et al.* 1985) y aves (Trogonidae, Ramphastidae, Cracidae); en la zona además se registró consumo de frutos por *Rupicola peruviana* (Cotingidae; obs. pers. 2003).

Métodos

Establecimiento de transectos

En mayo de 2001 elegí 20 árboles de *V. sebifera*, 10 individuos masculinos y 10 femeninos. Consideré también árboles con flores masculinas, ya que si bien no producen frutos, se reconoce que actúan como foco de reclutamiento, gracias a la actividad de los dispersores y por la dispersión secundaria (Wheelwright & Bruneau 1992). Partiendo de la base de cada árbol, establecí dos transectos de 30x2 m; uno paralelo a la pendiente, desde la base del árbol hacia la ladera (vertical) y el otro de manera lateral, perpendicular a la pendiente (horizontal). Los transectos verticales presentaron una inclinación empinada ($35.4 \pm 7.2^\circ$) y los transectos horizontales presentaron terreno ondulado ($3.5 \pm 3.8^\circ$). Un requisito del diseño fue que los árboles se encontraran a una distancia de al menos 30 m entre sí y con respecto al transecto más cercano de otro adulto conespecífico.

Dispersión de semillas

Durante la época de fructificación (diciembre 2002–enero 2003), realicé tres conteos de semillas en cada transecto cada 18 días. En cada conteo, las semillas fueron retiradas para no volverlas a contar en la siguiente revisión. Para cada semilla registré la distancia en la base del árbol y calculé un valor promedio de distancia de las semillas para cada transecto.

Comparé el número de semillas dispersadas, así como la distancia promedio de las semillas entre los transectos establecidos en cada árbol adulto, utilizando pruebas de Wilcoxon (Siegel & Castellan 1995). El análisis se realizó de manera separada para árboles masculinos y femeninos, ya que sólo estos últimos son semilleros. Utilicé esta prueba ya que se tiene un factor de diseño (dirección del transecto) y dos variables de respuesta (el número de semillas por transecto y la distancia promedio de las semillas en cada transecto).

Remoción de semillas

En diciembre de 2002 colecté 560 frutos maduros y en buenas condiciones. Consideré la distancia al árbol como factor de diseño y trabajé solamente en los árboles femeninos. Para poder discriminar el daño debido a animales grandes (e.g. mamíferos) utilicé exclusiones empleando canastas cuadradas de alambre galvanizado de 20 cm de ancho, 15 cm de alto con orificios de 0.8 cm².

El 10 de diciembre de 2002 en cada árbol estudiado, coloqué 20 semillas a 2 m de la base del árbol (Tratamiento “cerca” - 10 con exclusión y 10 sin exclusión). De la misma manera, ubiqué 20 semillas a 30 m de la base del árbol (Tratamiento “lejos” - 10 con exclusión y 10 sin exclusión). Realicé revisiones cada semana para registrar el número de semillas removidas o dañadas (e.g. con larvas) y así obtener la proporción de semillas remanentes.

Distancia de plántulas al conespecífico adulto

En mayo de 2001, en los transectos establecidos, registré todas las plántulas de *V. sebifera* < 1 m de altura. Para cada plántula registré su distancia respecto a la base del árbol. Mediante una prueba Wilcoxon comparé el número de plántulas entre transectos verticales y horizontales. Posteriormente y para comparar la distancia de las plántulas con relación al conespecífico adulto, utilicé una prueba Wilcoxon considerando la dirección del transecto como factor de diseño y la distancia promedio de las plántulas a la base del árbol en cada transecto como variable de respuesta. Realicé los análisis de manera separada para árboles masculinos y femeninos.

En las pruebas estadísticas elegí un $\alpha = 0.05$ para que las diferencias fueran consideradas significativas. Para cada valor medio incluyo el respectivo valor de la medida de dispersión de los datos [mediana (rango)].

Resultados

Dispersión de semillas

En total contabilicé 338 semillas dispersadas, de las cuales solamente seis fueron encontradas en los transectos de los árboles masculinos. En los transectos de los árboles femeninos registré un mayor número de semillas dispersadas en los transectos verticales [26 (22)] que en los horizontales [8 (18)] ($Z = -2.677$, $P = 0.007$). Las semillas dispersadas en sentido de la pendiente presentaron una distancia promedio mayor a la base del árbol [8.2 (4.9)] que aquellas ubicadas en el transecto perpendicular a la pendiente [5 (3.6)] ($Z = -2.67$; $P = 0.008$, Fig. 1).

Remoción de semillas

El número de semillas removidas fuera de las exclusiones fue mayor cerca del árbol adulto durante la primera semana. Sin embargo, este patrón se modificó con el tiempo, ya que a la cuarta semana todas las semillas habían

desaparecido, tanto cerca como lejos del árbol adulto (Fig. 2). Los agentes responsables de la remoción - identificados por huellas - fueron roedores pequeños, además de *Dasyprocta variegata* y *Pecari tajacu*.

En todos los casos, las semillas fuera de las exclusiones fueron removidas más rápidamente que aquellas dentro de las exclusiones. En las exclusiones, el daño producido por insectos se inició en la segunda semana. Hasta la cuarta semana observé que la proporción de semillas remanentes ubicadas cerca de la base del árbol en fructificación es menor que aquellas que se encuentran lejos (Fig. 2). Sin embargo, en la décima semana todas las semillas habían sido dañadas. Ninguna semilla permaneció hasta la décima semana.

Distancia de plántulas al conespecífico adulto

En total contabilicé 178 plántulas. Bajo árboles masculinos, no encontré diferencias significativas al comparar el número de

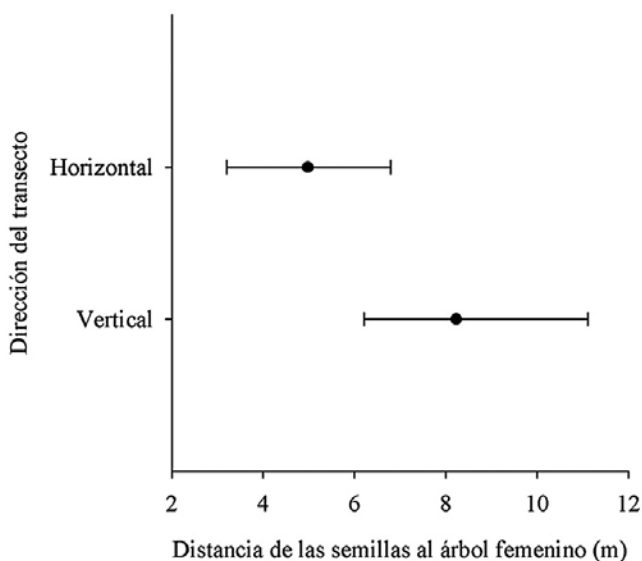


Figura 1. Distancia de las semillas de *Virola sebifera* a la base árbol adulto femenino, considerando transectos paralelos a la pendiente y perpendiculares a la misma (la gráfica muestra la mediana y el rango).

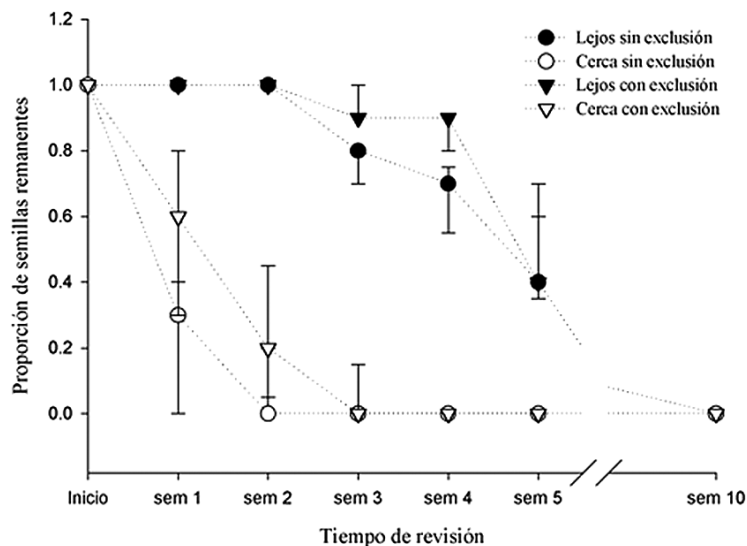


Figura 2. Proporción de semillas remanentes de *Virola sebifera* considerando la distancia al árbol adulto semillero y el tratamiento de exclusión (la gráfica muestra las medianas y los percentiles).

plántulas entre transectos verticales [2 (6)] y horizontales [4 (7)] ($Z = -1.784$, $P = 0.74$). Por el contrario, para los árboles femeninos registré mayor cantidad de plántulas en los transectos verticales [7 (11)] que en los transectos horizontales [2 (11)] ($Z = -2.013$, $P = 0.04$).

En los árboles masculinos la distancia de las plántulas al adulto más cercano no difirió significativamente entre transectos verticales [14.2 (15.8)] ni horizontales [15.9 (13.9)] ($Z = -0.7$; $P = 0.48$). Por el contrario, en el caso de los árboles femeninos, la distancia promedio de las plántulas fue mayor en los transectos verticales [21.8 (18)] que en los horizontales [14.6 (19.4)] ($Z = -2.07$, $P = 0.038$).

Discusión

Los resultados sugieren que es probable que la distancia de las semillas dispersadas y la distancia de las plántulas al conespecífico adulto estén influenciadas por la pendiente. Las semillas serían dispersadas a mayor distancia en el sentido de la pendiente. Por esto, es

probable que la pendiente esté influyendo en la sombra de semillas. Por el contrario, en los árboles masculinos las semillas registradas en los alrededores son resultado del transporte por dispersores o por el movimiento post dispersión primaria.

Cuando se analizan las semillas remanentes, se observa que la remoción debida a vertebrados es mucho más rápida que el daño causado por insectos. En las primeras semanas se presenta menor proporción de semillas remanentes cerca del árbol adulto, respondiendo al modelo Janzen-Connell, probablemente debido a que las semillas que se encuentran cerca del árbol semillero existe mayor actividad por los depredadores de semillas (Hyatt *et al.* 2003, Peters 2003, Adler & Muller-Landau 2005, Davidar *et al.* 2005, González-Martínez *et al.* 2006). Sin embargo, la diferencia de remoción entre semillas que se encuentran cerca del árbol y aquellas que se encuentran lejos desaparece con el transcurso del tiempo. Los resultados, al finalizar el estudio, son contrarios a lo registrado por Howe *et al.*

(1985) para *V. surinamensis*, ya que ellos no encontraron diferencias en la depredación de las semillas con relación a la distancia del árbol durante las primeras semanas, pero en la sexta semana la sobrevivencia de semillas y plántulas (producto de semillas germinadas) era mayor lejos del árbol parental. En el presente estudio, todas las semillas de *V. sebifera* fuera de la exclusión habían sido removidas hacia la quinta semana.

Es probable que los patrones finales de remoción de semillas por mamíferos no dependan de la distancia de la semilla al árbol semillero, sino del comportamiento de forrajeo (Terborgh & Wright 1994, Asquith 2002). Esta podría ser la razón para que el 100% de las semillas fuera de exclusiones haya sido removido. Estos resultados no son inusuales, ya que Howe *et al.* (1985) - para *V. surinamensis* y Russo (2005) para *V. calophylla* - registraron niveles altos de mortalidad de semillas. Es claro que si las semillas de *V. sebifera* tienen la posibilidad de germinar durante las primeras semanas después de haber sido dispersadas será más probable que ocurra a mayor distancia del árbol adulto, ya que al principio la proporción de semillas remanentes es mayor lejos del árbol semillero. Se debe considerar que si la pendiente influye en la distancia final de las semillas al adulto conespecífico, es probable que se puedan registrar diferencias marcadas en la sobrevivencia de semillas a mayores distancias con respecto a la base del árbol semillero que las consideradas en este trabajo. En este caso, se debe considerar que el patrón Janzen-Connell puede ocurrir solo si la distancia media sobre la cual los depredadores están activos, es menor que aquella de las semillas dispersadas. En este sentido, se predice que el número total de semillas sobrevivientes a la depredación es menor a las distancias intermedias de movimiento, sugiriendo una depredación dependiente de la distancia (Nathan & Casagrandi 2004).

Por otra parte, al analizar las plántulas en las cercanías del árbol conespecífico, se consideró

también la distancia de las plántulas respecto a la base del árbol, debido a que al realizar solo conteos se estaría asumiendo que la sombra de semillas era uniforme. Además, las diferencias en el número de plántulas podrían ser resultado de la carga inicial de semillas y no de la dirección del transecto. En árboles femeninos, el patrón observado de la distancia de las plántulas al conespecífico adulto, comparando entre transectos verticales y horizontales, presenta resultados similares a los encontrados en la dispersión de semillas.

Si bien los resultados muestran coherencia al relacionar la dispersión de semillas con la distancia de las plántulas en la base del árbol semillero, se debe tener cautela en las conclusiones finales ya que las plántulas analizadas son el resultado de varios eventos de dispersión, los cuales pueden variar temporal y espacialmente (Wenny 2000). Sumado a esto, se debe considerar que el modelo Janzen-Connell ha sido ampliamente estudiado para varias especies, sin embargo parece que no es un fenómeno general en las comunidades tropicales, donde existe evidencia más fuerte que soporta la hipótesis para plántulas y menos para semillas, registrando un mejor patrón para zonas templadas que para las tropicales (Hyatt *et al.* 2003, Peters 2003). Sin embargo, los indicios del efecto que tendría la pendiente sobre los patrones de dispersión de semillas, depredación de semillas y distancia de las plántulas es muy importante para comprender mejor la dinámica de regeneración de esta especie en los bosques montanos.

Agradecimientos

Agradezco a F. Paredes, J. Torrez y D. Pérez, de la comunidad de Chairó, por el apoyo en el trabajo de campo. P. Feinsinger, N. Wheelwright, L. Pacheco, A. Roldán y J. Simonetti hicieron importantes sugerencias para mejorar el presente artículo. Esta investigación fue financiada por la Fundación John and Catherine MacArthur mediante el apoyo a la Estación Biológica Tunquini.

Referencias

- Adler, F.R. & H.C. Muller-Landau. 2005. When do localized natural enemies increase species richness? *Ecology Letters* 8(4): 438-447.
- Arteaga, L.L. 2007. Fenología y producción de semillas de especies arbóreas maderables en un bosque húmedo montano de Bolivia (PN ANMI Cotapata). *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 21: 55-66.
- Asquith, N. M. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. Pp. 377-406. En: M. Guariguata & G. Kattan (eds.). *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago.
- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival among tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Barone, J.A. 2000. Comparison of herbivores and herbivory in the canopy and understory for two tropical tree species. *Biotropica* 32(2): 307-317.
- Chambers, J. C. & J. A. MacMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematic* 25: 263-292.
- Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical Population Biology* 58: 211-237.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals in rain forest trees. Pp. 298-312. En: P. Den Bour & P. Gradwell (eds.). *Dynamics of Populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- Davidar, P., J.P. Puyravaud & E.G. Leigh. 2005. Changes in rain forest tree diversity, dominance and rarity across a seasonality gradient in the Western Ghats, India. *Journal of Biogeography* 32(3): 493-501.
- Fisher, B. L., H. F. Howe & S. J. Wright. 1991. Survival and growth of *Virola surinamensis* yearlings: water augmentation in gap and understory. *Oecologia* 86: 292-297.
- García, D., J.R. Obeso & I. Martínez. 2005. Spatial concordance between seed rain and seedling establishment in bird-dispersed trees: does scale matter? *Journal of Ecology* 93: 693-704.
- González-Martínez, S.C., J. Burczyk, R. Nathan, N. Nanos, L. Gil & R. Alfá. 2006. Effective gene dispersal and female reproductive success in Mediterranean maritime pine (*Pinus pinaster* Aiton). *Molecular Ecology* 15(14): 4577-4588.
- Guariguata, M. R. 1998. Consideraciones ecológicas sobre la regeneración natural aplicada al manejo forestal. Colección Manejo Diversificado de Bosques Naturales N°14, CATIE, San José. 25 p.
- Hinojosa, I. 1993. Myristicaceae. Pp. 564-568. En: T. J. Killeen, E. García, & S.G. Beck. (eds.). *Guía de Árboles de Bolivia*. Herbario Nacional de Bolivia, Missouri Botanical Garden, Editorial Quipus, La Paz.
- Howe, H.F. 1993. Aspects of variation in a Neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108: 149-162.
- Howe, H. F. & G. A. Van de Kerckhove. 1981. Removal of wild nutmeg (*Virola surinamensis*) crops by birds. *Ecology* 62 (4): 1093-1106.
- Howe, H. F., E. W. Schupp & L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66: 781-791.
- Hyatt, L.A., M.S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J.P. Kurdziel & J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-

- Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103(3): 590-602.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Jordano, P. 1992. Fruits and frugivory. Pp. 106-156. En: M. Fenner (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford.
- Kitamura, S., S. Suzuki, T. Yumoto, P. Poonswad, P. Chuailua, K. Plongmai, N. Noma, T. Murahashi & C. Suckasam. 2004. Dispersal of *Aglaia spectabilis*, a large-seeded tree species in a moist evergreen forest in Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 20: 421-427.
- Nathan, R. & R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92(5): 733-746.
- Norden, N., J. Chave, A. Caubere, P. Chatelet, N. Ferroni, P.M. Forget & C. Thébaud. 2007. Is temporal variation of seedling communities determined by environment or by seed arrival? A test in a Neotropical forest. *Journal of Ecology* 95(3): 507-516.
- Paniagua, N., C. Maldonado & C. Chumacero. 2003. Mapa de vegetación de los alrededores de la Estación Biológica de Tunquini, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 38(1): 15-26.
- Peters, H.A. 2003. Neighbour-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6(8): 757-765.
- Ribera, M. O. 1995. Aspectos ecológicos del uso de la tierra y conservación en el Parque Nacional y Área de Manejo Integrado Cotapata. Pp. 1-84. En: C. B. Morales (ed.). *Caminos de Cotapata*. Instituto de Ecología, Fund-Eco, Fonama – EIA, La Paz.
- Russo, S.E. 2005. Linking seed fate to natural dispersal patterns: factors affecting predation and scatter-hoarding of *Virola calophylla* seeds in Peru. *Journal of Tropical Ecology* 21: 243-253.
- Russo, S. E. & C. K. Augspurger. 2004. Aggregated seed dispersal by spider monkeys limits recruitment to clumped patterns in *Virola calophylla*. *Ecology Letters* 7: 1058-1067.
- Siegel, S. & J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica*. Editorial Trillas, México D.F. 437 p.
- Stiles, E.W. 1992. Animals as seed dispersers. Pp. 87-104. En: M. Fenner (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Melksham.
- Terborgh, J. & S. J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on seedling recruitment and survivorship in two Neotropical forests. *Ecology* 75: 1829-1833.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70 (2): 331-351.
- Westelaken, I. L. & M. A. Maun. 1985. Spatial pattern and seed dispersal of *Lithospermum caroliniense* on Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 63: 125-132.
- Wheelwright, N. T. & A. Bruneau. 1992. Population sex-ratios and spatial distribution of *Ocotea tenera* (Lauraceae) trees in tropical forest. *Journal of Ecology* 80: 425-432.

Artículo recibido en: Agosto de 2008.

Manejado por: Javier Simonetti.

Aceptado en: Septiembre de 2008