

UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA



***DEPREDACION Y REMOCION DE SEMILLAS
DISPERSADAS POR *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*
EN BOSQUE CONTINUO Y FRAGMENTOS DE LA SELVA
LACANDONA, CHIAPAS***

T E S I S

que presenta

BEATRIZ GUZMÁN ROMERO

Como requisito para obtener el título profesional de

BIÓLOGO

Director de Tesis: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia.

Morelia Michoacán 2010



AGRADECIMIENTOS

A mi familia por apoyarme, estar siempre conmigo y ayudarme a cumplir mis sueños. En especial a “Vane” por ser mi motivación para seguir adelante y lograr lo que quiero.

Al amor de mi vida “Pako” por su ayuda incondicional, por estar conmigo y apoyarme en los buenos y malos momentos.

Al Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, mi director de tesis, por el apoyo económico, dedicación y amistad durante la realización de este proyecto.

A la Dra. Kathryn E. Stoner, Dra. Julieta Benítez Malvido y M. en C. Juan Manuel Lobato Garcia, por el apoyo logístico y económico brindado, como parte del proyecto de “Dispersión de semillas por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*) y su impacto sobre la regeneración en fragmentos de bosque de la Selva Lacandona” financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT (CB 2006-1, No. 56799).

A mis asesores, Dr. Tiberio C. Rico Monterrubio, Dra. Yvonne Herrerías Diego y al M.C. Carlos A. Tena Morelos, por sus valiosos comentarios y el apoyo que me han brindado.

Al Biol. Ramón Cancino Murilo por su ayuda en la identificación de aves y mamíferos.

A Rafa y Adolfo por enseñarme las maravillas de la Lacandona, por su apoyo en el campo y sobre todo por su amistad; gracias también a sus familias por las atenciones y amistad que me brindaron.

A los dueños y ejidatarios de las áreas donde se realizó el proyecto, en especial a “don Juan” y “don Abel” por apoyarnos, cuidar y conservar la selva.

A todas las personas que me apoyaron, en especial a mis compañeros y amigos.

ÍNDICE

Contenido	Página
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	6
OBJETIVOS.....	11
General.....	11
Específicos.....	11
HIPÓTESIS.....	12
ÁREA DE ESTUDIO.....	13
Ubicación geográfica.....	13
Fisiografía.....	14
Clima.....	15
Suelo.....	15
Vegetación.....	15
Fauna.....	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	18
Especies de estudio.....	18
Recolección de semillas.....	23
Recolección de excretas de primates.....	24
Tratamientos.....	24
Variables a medir en las estaciones de estudio.....	27
Video-monitoreo.....	27

Análisis de datos.....	28
RESULTADOS.....	30
Remoción de semillas.....	30
Depredación de semillas.....	38
Tasa de remoción de semillas.....	42
Identificación de fauna durante el video-monitoreo.....	47
DISCUSIÓN.....	50
CONCLUSIONES.....	56
LITERATURA CITADA.....	59

Índice de cuadros

Página

Cuadro 1. Factores que afectaron la remoción de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca.....	30
Cuadro 2. Factores que afectaron la depredación de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca.....	39
Cuadro 3. Factores que afectaron la tasa de remoción de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca.....	43
Cuadro 4. Frecuencia de especies de vertebrados que fueron observadas removiendo y/o depredando semillas durante el video-monitoreo de las trampas.....	49

Índice de figuras

Página

Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. Los sitios denominados Siete, Estación y Playón se localizan dentro del bosque continuo de la reserva, y los fragmentos de selva llamados Don Juan, Don Abel y Ejidal se localizan en la zona de amortiguamiento de la reserva, dentro del Municipio de Marqués de Comillas.....	14
Figura 2. Exclusiones para depredadores y removedores de semillas.....	25
Figura 3. Distribución de tratamientos en transectos paralelos al borde.....	26

Figura 4. Estaciones de estudio de borde e interior.....	27
Figura 5. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) Época seca. Las especies están ordenadas de mayor (izquierda) a menor (derecha) tamaño. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	31
Figura 6. Diferencias en la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) entre tratamientos (E=exclusión; NE=no exclusión), de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	32
Figura 7. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) bajo diferentes tratamientos (E=exclusión; NE=no exclusión) y para diferentes especies de semillas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b)época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	34
Figura 8. Efecto del tipo de bosque (BC=bosque continuo; FF=fragmentos de selva) sobre la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates bajo diferentes tratamientos (E=exclusión; NE=no exclusión) en la época seca de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	35

Figura 9. Efecto de la estación (estación de borde <50 m, interior >100 m del borde) sobre la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**36**

Figura 10. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar), de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en sitios de borde (< 50 m del borde) y sitios de interior (> 100 m del borde) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México, durante la época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). BC=bosque continuo; FF=fragmentos de selva.....**37**

Figura 11. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias, en sitios de borde (<50 m del borde) y sitios de interior (>100 m del borde), bajo diferentes tratamientos (E= exclusión; NE= no exclusión), en bosque continuo (BC) y fragmentos (FF) de la selva Lacandona Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**38**

Figura 12. Depredación de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**40**

- Figura 13.** Diferencias en la depredación de semillas (media \pm desviación estándar) entre tratamientos, de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). E = exclusión; NE = no exclusión.....**41**
- Figura 14.** Efecto de la estación (estación de borde < 50 m, interior > 100 m del borde) sobre la depredación de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**42**
- Figura 15.** Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas entre bosque continuo y fragmentos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. BC = bosque continuo; FF = fragmentos de selva.....**44**
- Figura 16.** Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas entre estaciones de borde e interior en la época seca en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....**45**
- Figura 17.** Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) de semillas de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca.....**46**
- Figura 18.** Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva

Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época
seca.....47

Figura 19. Animales vertebrados que fueron observados manipulando las
semillas (porcentaje de observaciones). Los números en las columnas
indican el número de observaciones absolutas.....49

RESUMEN

La remoción y depredación de semillas son procesos ecológicos claves que afectan la regeneración de los bosques tropicales. Aunque algunas semillas removidas pueden ser depredadas (i.e. consumidas por el depredador), algunas semillas son dispersadas lejos del lugar donde fueron encontradas, favoreciendo así su establecimiento y supervivencia. Sin embargo, se sabe muy poco acerca de los factores que afectan la remoción y depredación de semillas en paisajes fragmentados. Esta información es muy valiosa ya que puede ser usada para elaborar estrategias de manejo y conservación que fomenten la regeneración natural de bosques tropicales perturbados. En la presente tesis, se estimó la remoción y depredación de semillas de siete especies de árboles tropicales dispersadas principalmente por primates (mono araña y mono aullador) en bosque continuo (BC, n=tres sitios) y fragmentos (FF, n=3) de la selva Lacandona, Chiapas, México. El objetivo fue evaluar si la remoción y depredación de semillas difiere entre: 1) BC y FF; 2) sitios de borde (<50 m del borde) e interior (>100 m); 3) época seca y lluviosa; 4) especies de árboles con semillas de diferente tamaño; y 5) semillas procedentes de frutos maduros, semillas excretadas por monos aulladores y semillas excretadas por monos araña. Además, se usaron videocámaras para identificar las especies de animales que visitan las semillas. En general, se encontró que los vertebrados son los principales removedores de semillas. La remoción por vertebrados fue mayor en BC que en FF, probablemente porque el BC puede presentar mayor riqueza y abundancia de vertebrados. Durante la época seca la remoción de semillas fue más rápida en BC, especialmente en el interior del bosque. Esto puede deberse no sólo a una mayor riqueza y abundancia de vertebrados en el BC, particularmente en el interior, sino también a la falta de recursos (frutos y semillas) durante la época seca. En contraste con la remoción de semillas, los principales depredadores fueron pequeños vertebrados (p.ej. roedores) e insectos (p.ej. hormigas). Estos animales pueden ser más abundantes en FF, lo que explica por qué la depredación de semillas fue mayor en estos hábitats, particularmente en la época seca. Tanto la remoción como la depredación de semillas fueron mayores en especies con semillas pequeñas; quizás debido a la escasez de grandes removedores y depredadores de semillas (p.ej. tapir, pecarí). De hecho, ninguna de estas especies visitaron las estaciones de estudio durante el video-monitoreo. Los resultados sugieren que los primates pueden tener un papel muy importante en la regeneración de los bosques. Las semillas excretadas por estos animales fueron más removidas por invertebrados, atrayendo también a roedores y marsupiales. En general, los vertebrados que visitaron más frecuentemente las semillas fueron las aves (p.ej. *Hylocichla mustelina*, *Tinamus major*), los marsupiales (p.ej. *Philander oposum*, *Didelphis marsupiales*), y los roedores. La mayoría de estas especies removieron (i.e., tragaron y/o desplazaron) las semillas. En conjunto, la menor remoción y mayor depredación de semillas en FF que en BC sugieren que la regeneración del bosque tropical húmedo puede estar limitada en paisajes fragmentados, donde el declive poblacional de grandes removedores y depredadores de semillas podría afectar los patrones espaciales y la diversidad de especies vegetales dentro de estos bosques. Sin embargo, estudios adicionales son necesarios para cuantificar de forma precisa las diferencias en riqueza y abundancia de mamíferos entre hábitats y sitios. También es necesario realizar estudios fenológicos detallados para poder estimar las diferencias en disponibilidad de frutos y semillas a lo largo del año. Esto es necesario para evaluar el efecto de la disponibilidad de recursos (efecto denso-dependiente) sobre la remoción y depredación de semillas.

INTRODUCCIÓN

En las selvas húmedas tropicales, la mayoría de las especies de árboles dependen de los animales para dispersar sus semillas (Howe y Smallwood 1982). Cerca del 70% de las plantas en estos bosques presentan frutos adaptados para ser consumidos por animales (Frankie *et al.* 1974; Gentry 1982; Howe y Smallwood 1982). Una vez que los frutos son removidos del árbol parental, los animales pueden transportar y defecar las semillas lejos del árbol parental (dispersión primaria). Las semillas depositadas en el suelo o las ramas de los árboles pueden ser removidas (i.e., consumidas o acarreadas), y dispersadas secundariamente, o depredadas por otros animales (Schupp 1993; Nathan y Muller-Landau 2000; Jorge y Howe 2009). En conjunto, estos procesos ecológicos pueden afectar la supervivencia y establecimiento de las semillas (Janzen 1970; Connell 1971; Howe y Smallwood 1982), limitando directamente el potencial regenerativo de los bosques tropicales.

Los frutos son muy importantes en la dieta de los primates, por lo que estos animales juegan un papel valioso como dispersores de semillas (Stevenson 2000; Russo 2003; Link y Di Fiore 2006; González-Zamora *et al.* 2009). Sin embargo, para poder determinar el efecto de los primates o de cualquier otro vector como dispersor de semillas, además de saber qué especies dispersan, cuántas semillas dispersan, o cuál es el efecto que tienen sobre éstas al manipularlas, es de suma importancia saber cuál es el destino final de estas semillas (Vander Wall *et al.* 2000; Jorge y Howe 2009). Una vez depositadas en el suelo del bosque, son muchos los procesos bióticos y abióticos que pueden actuar sobre las semillas (Chambers y MacMahon 1994; Forget *et al.* 2005). Además de sufrir daños por las

condiciones ambientales locales (p.ej. insolación y desecación), las semillas también pueden ser dañadas por patógenos (Augspurgen 1984), o ser depredadas por insectos (Utzurum y Heideman 1991), aves (Howe y Smallwood 1982) y mamíferos (Norconk *et al.* 1998; Le-Claire 2000; Jorge y Howe 2009).

La acelerada pérdida y fragmentación de los bosques tropicales en todo el mundo (Achard *et al.* 2002) resulta en la creación de bordes de hábitat que pueden causar grandes modificaciones en las comunidades de plantas y animales (Murcia 1995; Saunders *et al.* 1991). Muchos animales se ven negativamente afectados por la pérdida y fragmentación de los bosques (Andrén 1994; Chiarello 2000; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008), poniendo en riesgo la dispersión de semillas de numerosas especies de árboles. Esto es particularmente cierto para aquellas especies de árboles con semillas grandes, las cuales son principalmente dispersadas por animales de mayor tamaño, como son los primates. Típicamente, estos animales tienen menos capacidad de sobrevivir en fragmentos de bosque ya que presentan mayores presiones de cacería, tienen tasas de reproducción y tamaños poblacionales más pequeños, y sus requerimientos de hábitat son mucho mayores (Estrada y Coates-Estrada 1996; Gilbert y Setz 2001).

Aunque en general, el papel de los primates en la dispersión primaria de las semillas ha sido relativamente bastante estudiado (p.ej. Chapman y Chapman 1996; Stevenson 2000), la dispersión secundaria y la depredación de semillas son procesos menos conocidos (pero ver Andresen 2005). Estos dos procesos también pueden verse influenciados por la pérdida y fragmentación de los bosques, ya que la alteración del hábitat puede afectar significativamente la composición, abundancia y diversidad de dispersores secundarios y

depredadores de semillas (Chapman y Onderdonk 1998; Wright *et al.* 2000; Roldán y Simonetti 2001; Wright *et al.* 2007; Jorge y Howe 2009).

En México, la deforestación ha llevado a la pérdida de aproximadamente el 90% de los bosques tropicales (Flores-Villela y Gerez 1994), y ha afectado particularmente la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Mendoza y Dirzo 1999). Esta reserva se encuentra dentro de la región de la Selva Lacandona, donde se encuentra la mayor diversidad biológica en América septentrional (Vásquez-Sánchez y Ramos 1992). Debido a la gran diversidad de plantas y animales que resguarda, esta región representa un área prioritaria de conservación según la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) en México (Arriaga *et al.* 2000). Sin embargo, la deforestación llevada a cabo desde hace 30-40 años en la orilla este del río Lacantún (región de Marqués de Comillas), ha llevado a la pérdida y fragmentación de una gran parte de esta región de la reserva (Mariaca-Méndez 2002).

Por otro lado, el mono araña (*Ateles geoffroyi*) y el mono aullador negro (*Alouatta pigra*), dos especies de primates que aún están presentes en algunos fragmentos de la reserva, han sido descritas como dispersores importantes de semillas (p.ej. Marsh y Loiselle 2003; Link y Di Fiore 2006), pero hasta la fecha ningún estudio ha evaluado el grado de depredación y remoción de semillas defecadas por ambas especies de primates en esta región. Dado que estos procesos pueden afectar el destino final de las semillas y el potencial regenerativo de las selvas, necesitamos evaluar su importancia y analizar si estos procesos son modificados en fragmentos de selva. Esta información puede servir en la elaboración de estrategias de manejo y conservación que contribuyan a la

regeneración natural de las selvas. En la presente tesis, se evaluará la depredación y remoción de semillas dispersadas por el mono araña y el mono aullador en sitios de bosque continuo y fragmentos de la Selva Lacandona, Chiapas, México.

ANTECEDENTES

La fragmentación es un proceso en el que un hábitat natural continuo es subdividido en pequeños remanentes aislados por una matriz de hábitat modificado. Este proceso produce cambios importantes en la estructura espacial del hábitat, como: (1) reducción del tamaño de los remanentes de hábitat, (2) incremento del aislamiento, y (3) incremento de la cantidad de borde (Fahrig 2003). Estos cambios pueden provocar alteraciones del ambiente físico (p.ej. incremento de luz y temperatura), lo que puede afectar las poblaciones y comunidades de plantas y animales, así como el funcionamiento del ecosistema (Saunders *et al.* 1991). Estos cambios son particularmente importantes cerca de los bordes de los remanentes de hábitat, los cuáles pueden propagarse varios cientos de metros hacia el interior del hábitat fragmentado (Curran *et al.* 1999; Laurance 2000; Laurance *et al.* 2002).

Evidencias sugieren que cerca de los bordes puede afectarse la reproducción de árboles tropicales a través de cambios en la polinización (Cunningham 2000; Quesada *et al.* 2004), la producción de semillas (Cascante *et al.* 2002), la dispersión de semillas (Chapman y Onderdonk 1998; Wright *et al.* 2000; Roldán y Simonetti 2001; Wright *et al.* 2007; McEuen y Curran 2004; Ghazoul 2005), la depredación de semillas (Fleury y Galetti 2006; Galetti *et al.* 2006; Jorge y Howe 2009), la germinación de semillas (Bruna 1999) y el reclutamiento y supervivencia de plántulas (Benítez-Malvido 1998; Wright y Duber 2001). En consecuencia, el potencial de regeneración de muchas especies de árboles tropicales puede ser limitado dentro de los fragmentos de selva más pequeños.

En el bosque húmedo tropical las heces producidas por primates y otros mamíferos desaparecen rápidamente de la superficie del suelo gracias a la actividad de diversas y abundantes especies de escarabajos coprófagos (Hanski y Cambefort 1991). Son muchos los beneficios ecológicos que derivan de este tipo de procesos de recolocación de heces, como la aireación y fertilización del suelo (Mittal 1993), el aumento en la tasa y eficiencia de reciclaje de nutrientes (Nealis 1977, Miranda *et al.* 1998), el control biológico de parásitos (Bergstrom *et al.* 1976), mejor asimilación de nutrientes y eficiencia de las plantas (Miranda *et al.* 1998) y dispersión secundaria de semillas (Andresen y Feer 2005). Los estudios que analizan el proceso de dispersión secundaria por escarabajos en México son escasos (pero ver Estrada y Coates-Estrada 1991), aunque existe información para bosques húmedos tropicales de Guatemala (Ponce-Santizo *et al.* 2006), Guyana Francesa (Feer 1999; Hingrat y Feer 2005), Perú (Andresen 1999), Brasil (Vulinec 2000; Andresen 2002; Andresen y Levey 2004) y Uganda (Shepherd y Chapman 1998).

Los roedores también desempeñan un papel crucial en el reclutamiento de nuevos individuos (Le-Claire 2000; Jansen *et al.* 2002; 2004; Vander Wall 2002; Jorge y Howe 2009). Aunque son ampliamente reconocidos como depredadores de semillas, los roedores también pueden participar activamente en la dispersión secundaria de semillas. Por ejemplo, cuando las almacenan enterradas en el suelo o debajo de la hojarasca, las semillas tienen mayores probabilidades de sobrevivir y germinar (Wenny 1999; Le-Claire 2000; Vander Wall y Longland 2004; Vander Wall *et al.* 2005; Fleury y Galetti 2006). Los roedores a menudo olvidan dónde las almacenaron y germinan antes de que las recuperen, o simplemente

almacenan más de las necesarias para superar el período de escasez (Jansen *et al.* 2002; Vander Wall 2002; Jansen *et al.* 2004).

Por otro lado, las semillas que son depositadas en densidades altas y acompañadas de materia fecal tienen mayor probabilidad de ser depredadas o removidas por los roedores y otros animales (Chapman 1989; Andresen 1999; Feer 1999). Por ejemplo, Gallardo *et al.* (2008), en un trabajo realizado en La Selva Misionera, Argentina, encontraron que los roedores suelen tomar una mayor cantidad de semillas de *Chusquea ramosissima* embebidas de heces, en comparación con las que no tenían.

Además del proceso de dispersión secundaria, el establecimiento de especies vegetales en los trópicos depende en gran medida del proceso de depredación de semillas. Janzen (1970) señala que la depredación de semillas depende de su densidad, así como de la distancia al árbol parental. Las altas densidades de semillas debajo del árbol parental puede reducir la depredación debido a que los depredadores pueden saciarse rápidamente. La depredación de semillas también puede diferir entre especies de plantas (Janzen 1969; Osunkoya 1994; Guariguata *et al.* 2000), ya que las semillas de diversas especies pueden variar en tamaño, forma y estructura (Hartmann y Kester 1982). Por ejemplo, las semillas de mayor tamaño tienden a ser menos depredadas por los granívoros en comparación con las semillas pequeñas, puesto que su densidad en el suelo es menor (Zimmerman *et al.* 2000; Guevara *et al.* 2004) y por su estructura, son más resistentes a los daños que dichos depredadores puedan ocasionarles (Dalling y Harms 1999). Además, la depredación de semillas grandes está limitada a depredadores de tamaño grande, ya que para los depredadores pequeños esto

podría representar un gasto excesivo de energía (Grubb 1998; Mendoza 2005; Muñoz 2005).

Puesto que la pérdida y fragmentación del hábitat pueden modificar la composición y abundancia de depredadores y dispersores (Chapman y Onderdonk 1998; Wright *et al.* 2000; Roldán y Simonetti 2001; Wright *et al.* 2007), cambios en el hábitat pueden modificar las dinámicas de dispersión y depredación de semillas en hábitats fragmentados (Didham *et al.* 1996; Crawley 2000; Chapman y Onderdonk 1998; Wright *et al.* 2000; Roldán y Simonetti 2001; Wright *et al.* 2007; Jorge y Howe 2009). Por ejemplo, Le Claire (2000) evaluó la tasa de remoción de dos especies de árboles (*Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis*) con semillas grandes (4.5 a 6 cm), con tratamientos de exclusión y no exclusión de roedores en tres fragmentos (140–350 ha) y una reserva de bosque continuo (1500 ha) en Sarapiquí, Costa Rica. Encontró que la tasa de remoción de las semillas de *Dipteryx* fue mucho más alta en los tres fragmentos, que en el bosque continuo, mientras que la remoción de semillas de *Carapa* fue uniformemente alta en los cuatro sitios de estudio, lo que sugiere que el destino final de las semillas puede diferir entre especies. Además de esto, la tasa de remoción de semillas depende en gran medida del tamaño de esta. Por ejemplo, Martínez-Sánchez (2004) realizó un estudio en fragmentos de la reserva de Los Tuxtlas, México, utilizando 11 especies de árboles con semillas de diferentes tamaños (2 a 31 mm), tanto frutos carnosos como semillas extraídas directamente de los frutos o recogidas del suelo. Encontró que tanto en fragmentos como en bosque continuo existe una mayor depredación de semillas pequeñas y de frutos carnosos, aunque no encontró diferencias significativas entre hábitats (continuo y fragmentado).

Modificaciones en la depredación y dispersión de semillas en bosques fragmentados pueden limitar su regeneración, ya que los bosques degradados dependen a menudo del proceso de dispersión de semillas para iniciar o acelerar su recuperación (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993; Wunderle 1997; Duncan y Chapman 1999). De este modo, conocer los patrones y procesos que afectan la dispersión y depredación de semillas es particularmente importante para elaborar estrategias de manejo que fomenten la regeneración natural del bosque en áreas tropicales perturbadas (Notman y Gorchov 2001).

La Selva Lacandona representa una de las áreas de México con mayor biodiversidad, tanto de plantas como de animales, y muchas de las especies ahí presentes se encuentran en alguna categoría de riesgo (CONABIO 2008). Localizada en el estado de Chiapas, esta selva tropical ha sufrido en los últimos 40 años una intensa presión antropogénica, que ha llevado a la pérdida y fragmentación de gran parte de la región (Mariaca-Mendez 2002). Esto puede haber originado una modificación tanto de la estructura, como de los procesos que ahí se llevan a cabo (p.ej. dispersión y depredación), afectando potencialmente las comunidades de plantas y animales (ver Saunders *et al.* 1991).

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los factores que afectan la depredación y remoción de semillas de especies de árboles tropicales dispersados principalmente por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*) en sitios de bosque continuo y fragmentos de la Selva Lacandona, Chiapas, México.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar si existen diferencias en la remoción y depredación de semillas entre fragmentos de selva y bosque continuo.
- Identificar diferencias en la remoción y depredación de semillas entre sitios de borde (< 50 m) e interior (> 100 m) del bosque.
- Estimar la remoción y depredación de semillas en época seca y lluviosa.
- Evaluar si la remoción y depredación de semillas difiere entre especies de árboles con semillas de diferente tamaño.
- Analizar si la remoción y depredación de semillas difiere entre semillas procedentes de frutos maduros, semillas excretadas por *Alouatta pigra* y semillas excretadas por *Ateles geoffroyi*.
- Identificar las especies de animales que remueven las semillas y el tipo de manejo de las mismas.

HIPÓTESIS

- La remoción y depredación de semillas será mayor en el bosque continuo que en los fragmentos de selva.
- La remoción y depredación de semillas será mayor en el interior del bosque que cerca de los bordes.
- La remoción y depredación de semillas será mayor para las especies con semillas de menor tamaño.

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación

El estudio se llevó a cabo en la selva Lacandona, Chiapas, México, cerca de la frontera con Guatemala, en dos áreas adyacentes separadas por el río Lacantún (16°05'58"N, 90°52'36"W; elevación 10-50 m snm): la región de Marqués de Comillas (RMC, lado este del río), y la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA, lado oeste del río). La selva Lacandona abarca partes de México, Guatemala y Belice, y comprende el mayor remanente de bosque tropical en Mesoamérica y una de las más importantes en el Neotrópico (Dirzo 1994).

El trabajo se realizó en tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la REBIMA (un bosque continuo grande de ca. 300,000 ha; Gómez-Pompa y Dirzo 1995), y en tres fragmentos (FF) ocupados por monos arañas y monos aulladores (<100ha) localizados en la RMC (Figura 1). Estos sitios fueron previamente seleccionados para investigar la ecología del comportamiento de los monos, y su papel como dispersores primarios de muchos árboles tropicales (O. Chaves y K. Stoner, datos no publicados; A. M. González Di Pierro y J. Benítez-Malvido, datos no publicados).

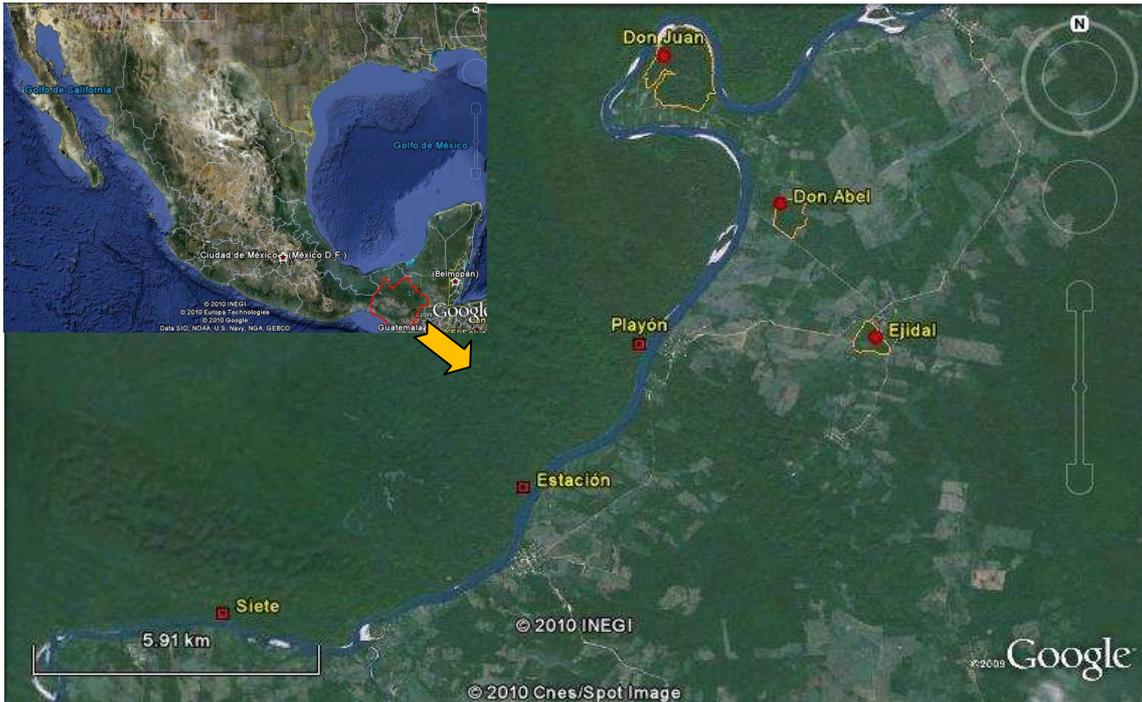


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. Los sitios denominados Siete, Estación y Playón se localizan dentro del bosque continuo de la reserva, y los fragmentos de selva llamados Don Juan, Don Abel y Ejidal se localizan en la zona de amortiguamiento de la reserva, dentro del Municipio de Marqués de Comillas.

Fisiografía

De acuerdo con Raíz (1959), el estado de Chiapas queda ubicado en la provincia fisiográfica de tierras altas de Chiapas y Guatemala, la cual está dividida en cinco sub-provincias: Sierras Plegadas del Norte, Meseta de Chiapas, Depresión Central, Planicie Costera de Chiapas y Sierra de Chiapas (dentro de esta última se ubica la Reserva de la Biosfera Montes Azules). La Reserva presenta variaciones altitudinales que van de los 200 msnm, en el Río Lacantún, a los 1,500 msnm en la región norte de la Reserva, en la meseta del Ocotul (Chavelas 1988).

Clima

El clima es cálido y lluvioso, con una precipitación de 2,874 mm y temperatura media 25 °C, anuales respectivamente. El 88% de esta precipitación se presenta de junio a noviembre, época lluviosa (Medellín y Equihua 1998). Las condiciones climáticas de la Lacandona están fuertemente determinadas por los vientos alisios, que dominan el área de junio a noviembre, y por los contraalisios y las masas de aire polar que ejercen su dominio durante los meses de diciembre a mayo (SEMARNAT 2009).

Suelo

Las formaciones que predominan son rocas calizas, con suelos delgados que se identifican genéricamente como rendzinas. Estos suelos presentan fuerte susceptibilidad a la erosión y lavado de nutrientes en los terrenos de mayor pendiente. Las características de los suelos en la región están determinadas por el tipo de materiales geológicos, las condiciones climáticas, las particularidades del relieve y las condiciones de las comunidades vegetales que ahí se encuentran (SEMARNAT 2009).

Vegetación

La vegetación original que cubre la mayor parte de la Reserva son selvas altas y medianas perennifolias (Holdridge *et al.* 1971), con árboles que alcanzan alturas de 45 m (Mariaca-Méndez 2002). Estas selvas se caracterizan por su alta

diversidad de especies vegetales, distribuidas en diferentes estratos bien definidos. Martínez *et al.* (1994) reportan para la Selva Lacandona un total de 3,400 especies de plantas vasculares distribuidas en 61 familias, que corresponde al 78.8% del total de especies estimadas (4,300 especies).

La colonización de RMC comenzó hace aproximadamente 30-40 años, y la ganadería resultó en la rápida pérdida y fragmentación de la selva en el lado este del río Lacantún (Mariaca-Méndez 2002). Aproximadamente el 50% de la superficie de RMC es actualmente dedicada a la agricultura (p.ej. pasto para el ganado y otros tipos de cultivos), y la vegetación actual incluye pastizales inducidos para ganadería, cultivos (milpas y cacaotales), acahuales y fragmentos de selva alta y mediana (Cuarón 2000).

Fauna

La REBIMA contiene el 24.8% del total de mamíferos de México, lo cual la convierte en la región con mayor riqueza de mastofauna del país. Con base en Medellín (1994), en esta región están representados todos los órdenes de mamíferos terrestres y 27 de las 33 familias de mamíferos mexicanos. Se han reportado para la región 112 especies de mamíferos, dentro de las cuales 17 son endémicas (CONANP 2009). De acuerdo a Morón (1992), en Montes Azules existen el 90% de las especies de invertebrados asociadas con el bosque tropical perennifolio de México (1,135 especies, incluidas en 562 géneros, 65 familias y 13 órdenes de la clase Insecta), así como 70 especies aparentemente exclusivas de esa región. De la Maza y De la Maza (1985) reportan que las mariposas nocturnas seguramente superan las 15,000 especies y dentro de la familia de los

Papilionidos, 54 son formas restringidas a la región neotropical y tienen su límite de distribución boreal en Marqués de Comillas y la Cuenca del Río Lacantún. Miller (1998) reporta para la Cuenca del Río Usumacinta incluyendo a Montes Azules 112 especies de peces. Por su parte, Rodiles *et al.* (1999) reporta 44 especies tan solo para el Río Lacanjá, en el límite oriente de Montes Azules. La familia mejor representada fue *Cichlidae*, con 18 especies (una de ellas es introducida, *Oreochromis aureus*). De acuerdo con Lazcano-Barrero *et al.* (1992), en la Selva Lacandona se encuentran 23 especies de anfibios y 54 especies de reptiles (donde el grupo más numeroso lo integran las serpientes, con 28 especies que representan el 36% del total de la herpetofauna de la Lacandona). González (1992) registró 341 especies de aves en el área de la REBIMA, lo cual representa el 87.6% del potencial considerado para la avifauna de la Reserva, y el 55.5% del total de las aves reportadas para el Estado de Chiapas. Este grupo de vertebrados representa la clase más diversa dentro de la Reserva. Comprende 17 órdenes, y según los autores, alrededor de 50 familias y más de 180 géneros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies de estudio

Con base en información sobre dispersión de semillas de monos araña (O. Chaves y K. E. Stoner, datos no publicados) y monos aulladores (A. M. González Di Pierro y J. Benítez-Malvido, datos no publicados) recabada en etapas previas al experimento, se seleccionaron siete especies de árboles tropicales (cuatro en época de lluvias y tres en la época de secas) relativamente abundantes en la zona de estudio, importantes en la dieta de estas especies de primate en la Selva Lacandona, y que estuviesen fructificando al momento de realizar este estudio. Estas especies fueron: *Dialium guianense*, *Inga vera*, *Posoqueria latifolia* y *Spondias mombin* (en época de lluvias) y *Attalea butyraceae*, *Brosimum alicastrum* e *Inga punctata* (en época de secas).

Attalea butyraceae (Arecaceae)

Palma de 5 a 15 m de altura y con un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 20 a 60 cm. Con un único tronco, recto y cilíndrico, con 15 a 35 hojas concentradas en el ápice. Sus flores son blancas y pequeñas. Los frutos son oblongos o elipsoides de 4 a 8.5 cm de largo, carnosos, verdes, tornándose amarillentos al madurar. La semilla tiene un tamaño promedio de 3.6 cm de largo. Es de forma ovalada, con testa dura de color café claro. La especie crece a bajas elevaciones, en climas húmedos. Es una especie secundaria muy común en áreas perturbadas y bosques secundarios del Pacífico. Su floración es aproximadamente en el mes de junio y septiembre, y fructifica en el mes de junio.

Sus usos son variados. Las hojas se utilizan para la fabricación de techos en casas. Los frutos contienen aceite utilizado para el consumo humano. También se emplean para fabricar un tipo de licor. En algunos lugares se utiliza como medicina contra tumores (INBIO 2009).

Brosimum alicastrum (Moraceae)

Es un árbol perennifolio o subperennifolio, de 20 a 30 m de altura (incluso alcanzando los 45 m), con DAP de 50 a 90 cm (hasta 1.5 m). Su tronco es derecho y cilíndrico, con ramas ascendentes y luego colgantes formando una copa redondeada o piramidal. Presenta flores tubulares largas y de color blanco. Sus frutos son globosos y carnosos, de 4 a 5 cm de diámetro, con una estructura en forma de anillo en la punta, verdes, tornándose amarillos al madurar. El tamaño de las semillas varía de 9 a 13 mm de largo por 16 a 20 mm de ancho. Las semillas son de tipo recalcitrante, de color café, esféricas y aplanadas en ambos extremos, cubiertas de una testa papirácea de color moreno claro, con los cotiledones situados uno sobre el otro, verdes, gruesos y feculentos. Es una especie tolerante a la sombra. Crece a bajas-medianas elevaciones, en climas húmedos o muy húmedos. Florece principalmente de septiembre a febrero, pero se pueden encontrar flores fuera de esta época. Los frutos maduran de febrero a junio. Los principales usos de la madera son: artesanal, construcción, implementos de trabajo (mango para herramientas) y fabricación de papel. El látex se utiliza como base para chicle y para medicinas. Los frutos y las semillas son comestibles y las hojas se usan para forrajeo de animales domésticos (Pardo-Tejeda y Sánchez 1977).

Dialium guianense (Caesalpiniaceae)

Es un árbol caducifolio de 20 a 30 m de altura (incluso alcanzando los 45 m), con DAP de hasta 1.5 m. Su tronco es derecho, con contrafuertes delgados y altos, retorcidos en la base. Ramas ascendentes y copa redondeada con hojas dispuestas en espiral. Las flores están dispuestas en panículas axilares y terminales, de 7 a 18 cm de largo. Sus frutos son vainas de 1 a 2 cm de largo, globosas u ovoides, indehiscentes, con pericarpio frágil, pubescentes de color verde amarillentas a moreno obscuras. El fruto contiene 1 ó 2 semillas. El tamaño de la semilla varía de 9 a 11 mm de largo por 6 a 13 mm de ancho y 2 a 3 mm de grueso. Las semillas son de tipo ortodoxa, de formas reniformes y comprimidas, de color grisáceo o ligeramente pardas, lustrosas, cubiertas por un arilo dulce y sabroso. Es una especie tolerante a la sombra. Prospera en zonas de topografía ondulada o en terrenos escarpados y pendientes sobre macizos rocosos emergentes. Es una especie dominante de las selvas altas perennifolias. Florece de agosto a octubre y los frutos maduran de marzo a junio. Los principales usos de la madera son: combustible (leña y carbón), construcción (postes, durmientes, vigas, etc.), implementos de trabajo (mango de herramientas y cercas para ganado), medicina (dolores de dientes). Los frutos son comestibles y las hojas se usan para forrajeo de ganado y como medicina (p.ej. control de la diarrea y ungüento para los ojos) (CONABIO 2008).

Inga punctata (Fabaceae)

Es un árbol mediano de 5 a 20 m de altura, con DAP de 10 a 60 cm. Su tronco es bastante corto y ramificado a baja altura, con una copa extendida en forma de paraguas o plana. Presenta flores de color blanco, dispuestas en

pequeñas espigas axilares. Sus frutos son vainas arqueadas y aplanadas, de 4 a 20 cm de largo, verdes, tornándose globosos y amarillos al madurar. Contiene de 1 a 10 semillas. El tamaño promedio de las semillas es de 1.5 cm de largo. Las semillas son de tipo recalcitrante, de forma alargada, ligeramente aplanadas, de color verde oscuro y están cubiertas por una pulpa de color blanco. Es una especie demandante de luz ampliamente distribuida en bosques secundarios, y particularmente cerca de los márgenes de los ríos. Crece a bajas y medianas elevaciones, en climas secos, húmedos o muy húmedos. Las flores y frutos son observados durante casi todo el año. Los principales usos de la madera son: leña, cajas y entarimados. Las semillas y los arilos son comestibles, y los árboles suelen ser usados para sombra en plantaciones de café (Pennington y Fernández 1998).

Inga vera (Fabaceae)

Es un árbol perennifolio o caducifolio, de 5 a 12 m de altura (incluso alcanzando los 20 m), con DAP de 30 cm. Su tronco es recto, con ramas largas. La copa es aplanada, amplia y muy extendida con follaje ralo. Presenta flores de color blanco, con estambres alargados de 5 a 7.5 cm de largo y de 7.5 a 9 cm de ancho. Se pueden encontrar racimos florales (espigas) de una a cuatro flores en la base de las hojas. Las espigas están compuestas de varias flores sin tallo agrupadas cerca del final de un eje veloso. Sus frutos son vainas pardas pubescentes y carnosas, aproximadamente cilíndricas, de 10 a 15 cm de largo, de 1 a 2 cm de ancho y con un estrechamiento en la punta. Contiene de una a diez semillas. El tamaño de las semillas es de 1.6 cm de largo. Las semillas son de tipo recalcitrante, de forma alargada, ligeramente aplanadas, de color verde

oscuro y están cubiertas por una pulpa de color blanco. Es una especie demandante de luz que aparece tanto en vegetación primaria como secundaria. Crece tanto en climas tropicales como subtropicales. Se desarrolla principalmente sobre las vegas de los ríos y las cañadas abrigadas. Florece y fructifica durante todo el año, siendo más abundante en otoño. Los principales usos de la madera son: combustible, construcción de viviendas, elaboración de postes, muebles, y vasijas, entre otros. La corteza, hojas y frutos tienen usos medicinales y las flores se utilizan en la apicultura (CONABIO 2008).

Posoqueria latifolia (Rubiaceae)

Es un árbol de 5 a 10 m de altura, con DAP de 5 a 20 cm. Su tronco es ramificado a baja altura, con una copa pequeña. Las hojas son simples y opuestas, de 5 a 25 cm de largo y de 4 a 15 cm de ancho, elípticas a ovadas, con ápice obtuso o ligeramente acuminado. Presenta flores tubulares largas y de color blanco. Sus frutos son globosos y carnosos, de 4 a 5 cm de diámetro, con una estructura en forma de anillo en la punta, verdes, tornándose amarillos al madurar. Un solo fruto contiene varias semillas, con un tamaño promedio de 1 cm de largo. Las semillas son de tipo recalcitrante, de forma globosa (irregular), de color amarillo claro y están envueltas en una pulpa delgada de color amarillo. Las semillas son dispersadas por animales, principalmente monos que se alimentan de los frutos maduros. Es una especie tolerante a la sombra, típica de bosques primarios. Crece a bajas elevaciones, en climas húmedos o muy húmedos. Florece y fructifica durante todo el año, principalmente de mayo a julio. La madera se utiliza para fabricación de mangos de herramientas y postes de cercas. La pulpa de los frutos maduros es comestible (Beach 1983).

Spondias mombin (Anacardiaceae)

Es un árbol caducifolio, de 30 m de altura, con DAP de 75 a 90 cm. Su tronco es grueso, recto y cilíndrico, con ramas que forman una amplia copa de hasta 15 m de diámetro. La corteza y las hojas tienen un olor resinoso. Presenta flores blancas, hermafroditas y aromáticas. La inflorescencia es una panícula terminal. Sus frutos son drupas (carnosas), que al madurar presentan un color amarillo-anaranjado. El tamaño promedio de las semillas es de 2 cm de largo. Las semillas son de tipo ortodoxa, de forma ovalada (irregular), con un color que va de amarillo a café claro. Es una especie primaria. Florece entre los meses de marzo y junio, pero son más abundantes entre abril y mayo. Los frutos maduran de julio a octubre. Su madera se utiliza como combustible (madera y carbón), fabricación de papel, fabricación de herramientas y materiales (p.ej. chapas, cajas de embalaje, madera para hacer fósforos). Además los frutos son comestibles y un recurso muypreciado para alimentar al ganado. Las hojas y raíces se usan para cicatrizar heridas y en el tratamiento de fiebres y resfriados (CONABIO 2008).

Recolección de semillas

Puesto que las heces de los primates contienen pocas semillas de tamaño grande (O. Chaves, A. M. González Di Pierro, K. E. Stoner y J. Benítez-Malvido, datos no publicados), y para este experimento se requirió un gran número de semillas (1,080 semillas por especie, ver abajo), todo el experimento estuvo basado en semillas colectadas al azar de frutos maduros. En los sitios de bosque continuo (BC) y en los fragmentos de selva (FF) se eligieron de forma aleatoria al

menos 10 árboles maternos de cada especie y se realizaron colectas suficientes de frutos maduros. La pulpa o arillo de estos frutos fue removida manualmente para obtener una cantidad suficiente de semillas de cada especie. Posteriormente estas semillas fueron empleadas en cada uno de los tratamientos que se describen más adelante. Como control, también se usaron semillas de frutos maduros a las que no se les removió la pulpa.

Recolección de excretas de primates

En cada sitio, se localizaron los grupos de monos de ambas especies y después de un evento de defecación se colectaron las excretas. Se removieron las semillas presentes en las excretas, y se conservaron en refrigeración hasta contar con una cantidad suficiente de excretas de cada una de las especies de monos para llevar a cabo los tratamientos que se describen a continuación. Para evitar sesgos debidos a los grupos de individuos en las características de las excretas, éstas se mezclaron antes de realizar los tratamientos descritos abajo.

Tratamientos

Las semillas fueron medidas y pesadas, y se sometieron a seis tratamientos diferentes (cinco semillas por tratamiento). Se colocaron: 1) semillas sin pulpa mezcladas con excretas de mono aullador; 2) semillas sin pulpa mezcladas con excretas de mono araña; y 3) semillas de frutos maduros (con pulpa). Para evaluar las diferencias en la remoción y depredación de semillas entre animales grandes (i.e., vertebrados) y pequeños (i.e., insectos), cada uno de

estos tratamientos fueron colocados con y sin exclusión, dando un total de seis tratamientos.

Las exclusiones fueron realizadas con mallas de criba formando un cilindro de 40 cm de alto y 40 cm de diámetro, y estuvieron firmemente fijadas al suelo con ayuda de alambres galvanizados (Figura 2). La apertura de malla fue de 5 x 5 mm, impidiendo el paso de mamíferos pequeños y medianos. Únicamente algunos insectos pequeños (p.ej. hormigas y pequeños escarabajos) podrían alcanzar las semillas, por lo que se asumió que la depredación y remoción de semillas dentro de los encierros fue llevada a cabo por pequeños insectos.

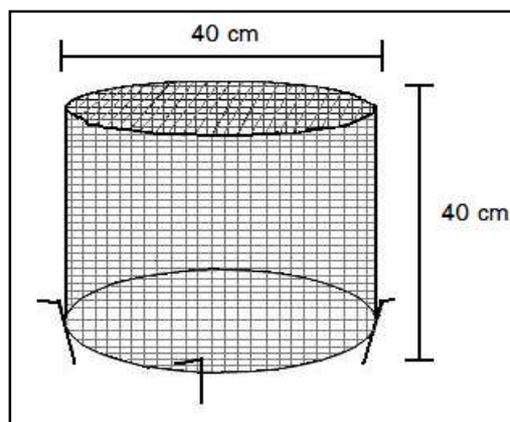


Figura 2. Exclusiones para depredadores y removedores de semillas.

De aquí en adelante, los tratamientos serán nombrados como: “Araña” (con excretas de mono araña), “Aullador” (con excretas de mono aullador), “Frutos” (semillas de frutos maduros con pulpa), indicando con las letras E y NE si presentaban exclusión o no, respectivamente. Así, por ejemplo, “Araña E” se refiere al tratamiento de “semillas embebidas en excretas de mono araña colocadas con exclusión”, mientras que “Aullador NE” se refiere al tratamiento de “semillas embebidas en excretas de mono aullador colocadas sin exclusión”.

Para simular el efecto del paso por el tracto digestivo de estas especies de primates, las semillas mezcladas con excretas de mono aullador se mantuvieron en la bolsa por un periodo aproximado de 21 horas (tiempo aproximado de paso de las semillas por el tracto digestivo de estos primates; Estrada y Coates-Estrada 1984; Milton 1984; Righini *et al.* 2004), mientras que las semillas mezcladas con excretas de mono araña sólo se mantuvieron en la bolsa por un periodo de tan sólo 5 horas (Milton 1981).

Los seis tratamientos (Araña E, Araña NE, Aullador E, Aullador NE, Frutos E y Frutos NE) fueron colocados en transectos paralelos a la línea de borde del BC o FF, aleatorizando su posición dentro del transecto, y con una separación de 1 m entre sí (Figura 3). A cada uno de estos transectos se les denominó “estación de estudio”. En cada sitio se colocó una estación a 10 m, otra a 30 m y otra más a 50 m del borde. Estas estaciones se denominaron “estaciones de borde”. Además se colocaron tres estaciones paralelas entre sí en interior (> 100 m del borde), las cuales se denominaron “estaciones de interior” (Figura 4).

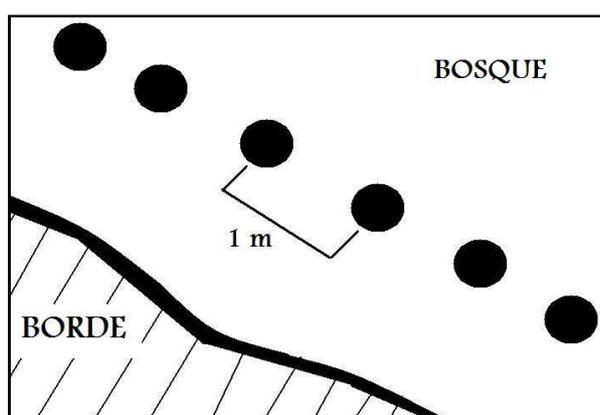


Figura 3. Distribución de tratamientos en transectos paralelos al borde.

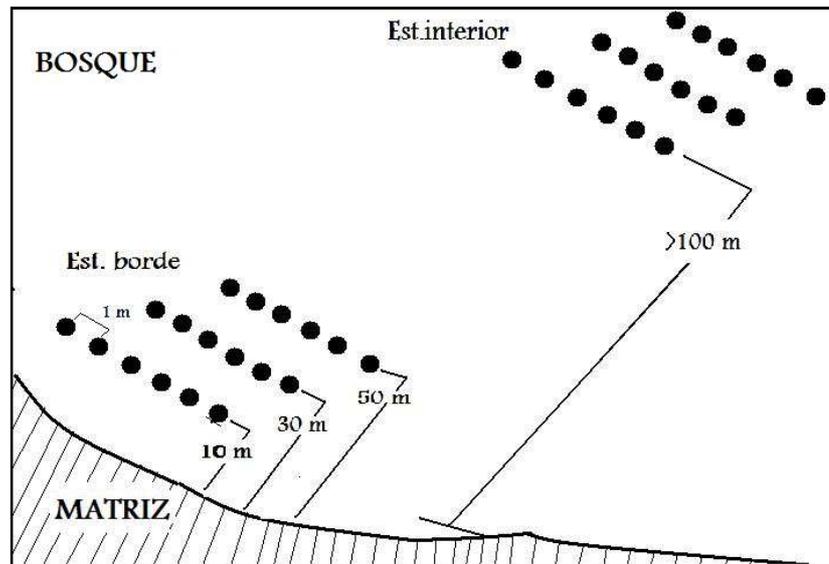


Figura 4. Estaciones de estudio de borde e interior.

Variables a medir en las estaciones de estudio

En cada una de las estaciones se midió, tanto en época seca como en época de lluvias, la especie y cantidad de semillas removidas (i.e., desaparecidas) y/o depredadas (i.e., dañadas por depredadores). Estas medidas fueron registradas cada dos días durante las dos primeras semanas del experimento; dos veces por semana durante la tercera y cuarta semana; y finalmente una vez por semana durante la quinta y sexta semana. Para evitar sesgos, en cada conteo se removió la hojarasca presente sobre las semillas debido a que reduce sus oportunidades de remoción (Hammond 1995; Peña-Claros y De Boo 2002).

Video monitoreo

Para identificar los animales que remueven y depredan las semillas, y conocer el tipo de manejo de las mismas, en cada BC y FF se colocaron

transectos de manera similar a los tratamientos descritos arriba. En el extremo del transecto se instalaron cámaras de video digital (modelo HDRSR7), durante seis horas al día; 12 días no consecutivos en lluvias y 12 días no consecutivos en secas. La mitad de estos días fueron muestreados durante el día (6:00-12:00 h) y la mitad durante la noche (18:00-00:00 h). Se colocaron dos transectos por sitio (uno en borde y otro en interior) tanto en BC como en FF. Los transectos localizados en el borde, se colocaron siempre a la misma distancia al borde (10 m). En cada transecto se colocaron las mismas semillas usadas en los experimentos de remoción y depredación, en tres tratamientos diferentes (cinco semillas por especie y tratamiento). Se colocaron: 1) semillas sin pulpa embebidas en excretas de mono aullador; 2) semillas sin pulpa embebidas en excretas de mono araña; y 3) semillas de frutos maduros (con pulpa). En estas estaciones se registraron los animales que visitaron las estaciones, el tratamiento que visitaron, así como la especie y el tipo de manipulación de las semillas.

Análisis de datos

Las variables de respuesta que se analizaron estadísticamente fueron el número total de semillas depredadas y el número total de semillas removidas. Los factores analizados fueron el tipo de bosque (continuo y fragmentado), las estaciones (interior y borde), los tratamientos (Araña E, Araña NE, Aullador E, Aullador NE, Frutos E y Frutos NE), y las especies de semillas. Para evaluar el efecto de estos factores sobre las variables respuesta se realizaron análisis de devianza con modelos lineales generalizados (GLM) completos, esto es, incluyendo el efecto de cada factor, así como de todas las interacciones posibles

entre factores (Crawley 2002). Como se sugiere para variables de respuesta tipo conteo, se fijó un error tipo Poisson, y una función liga tipo Log (Crawley 2002).

Para identificar el efecto de los factores descritos arriba sobre la tasa de remoción de semillas (i.e., velocidad de remoción) se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas, incluyendo el factor “día” anidado dentro del “tipo de bosque” como un factor aleatorio dentro del modelo. En todos los modelos se consideraron también las interacciones dobles y triples entre factores. Estos análisis se realizaron con el programa JMP versión 7.0.

RESULTADOS

Remoción de semillas

En general, el porcentaje total de semillas removidas fue ligeramente mayor para la época de lluvias (47%) que para la época seca (40%). En general, en ambas épocas la remoción de semillas difirió significativamente entre especies y tratamientos, pero no difirió entre tipos de bosque (continuo y fragmentado) ni estaciones (borde e interior) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Factores que afectaron la remoción de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca. Las letras en negritas indican diferencias significativas.

Época/Factores	g.l.	χ^2	P
Época de lluvias			
<i>Bosque</i>	1	0.000	0.9945
<i>Estación</i>	1	0.000	0.9916
<i>Bosque*Estación</i>	1	0.000	0.9936
Especie	3	363.2	<0.001
<i>Bosque*Especie</i>	3	0.173	0.9819
<i>Estación*Especie</i>	3	12.14	0.0069
<i>Bosque*Estación*Especie</i>	3	2.086	0.5547
Tratamiento	5	605.4	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento</i>	5	3.416	0.6362
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	6.686	0.2451
Especie*Tratamiento	15	157.9	<0.001
Bosque*Estación*Tratamiento	5	13.87	0.0164
<i>Bosque*Especie*Tratamiento</i>	15	16.59	0.3443
<i>Estación*Especie*Tratamiento</i>	15	21.13	0.1329
<i>Bosque*Estación*Especie*Tratamiento</i>	15	28.51	0.0186
Época seca			
<i>Bosque</i>	1	0.000	0.9880
<i>Estación</i>	1	0.000	0.9821
<i>Bosque*Estación</i>	1	0.000	0.9986
Especie	2	77.65	<0.001
<i>Bosque*Especie</i>	2	3.145	0.0755
<i>Estación*Especie</i>	2	0.041	0.9795
Bosque*Estación*Especie	2	10.37	0.0056
Tratamiento	5	287.7	<0.001
Bosque*Tratamiento	5	24.49	0.0002
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	0.356	0.9964

Época/Factores	g.l.	χ^2	P
Especie*Tratamiento	10	47.46	<.0001
<i>Bosque*Estación*Tratamiento</i>	5	1.253	0.9397
<i>Bosque*Especie*Tratamiento</i>	10	18.18	0.0519
<i>Estación*Especie*Tratamiento</i>	10	7.545	0.6732
Bosque*Estación*Especie*Tratamiento	10	27.47	0.0022

En ambas épocas la remoción de semillas fue significativamente mayor en semillas de menor tamaño: *D. guianense* (media \pm desviación estándar, 70.9 \pm 15.4%) y *P. latifolia* (59.6 \pm 15.2%) en la época de lluvias; y *B. alicastrum* (52.9 \pm 21.8%) e *I. punctata* (50.5 \pm 24.7%) en la época seca (Figura 5, pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

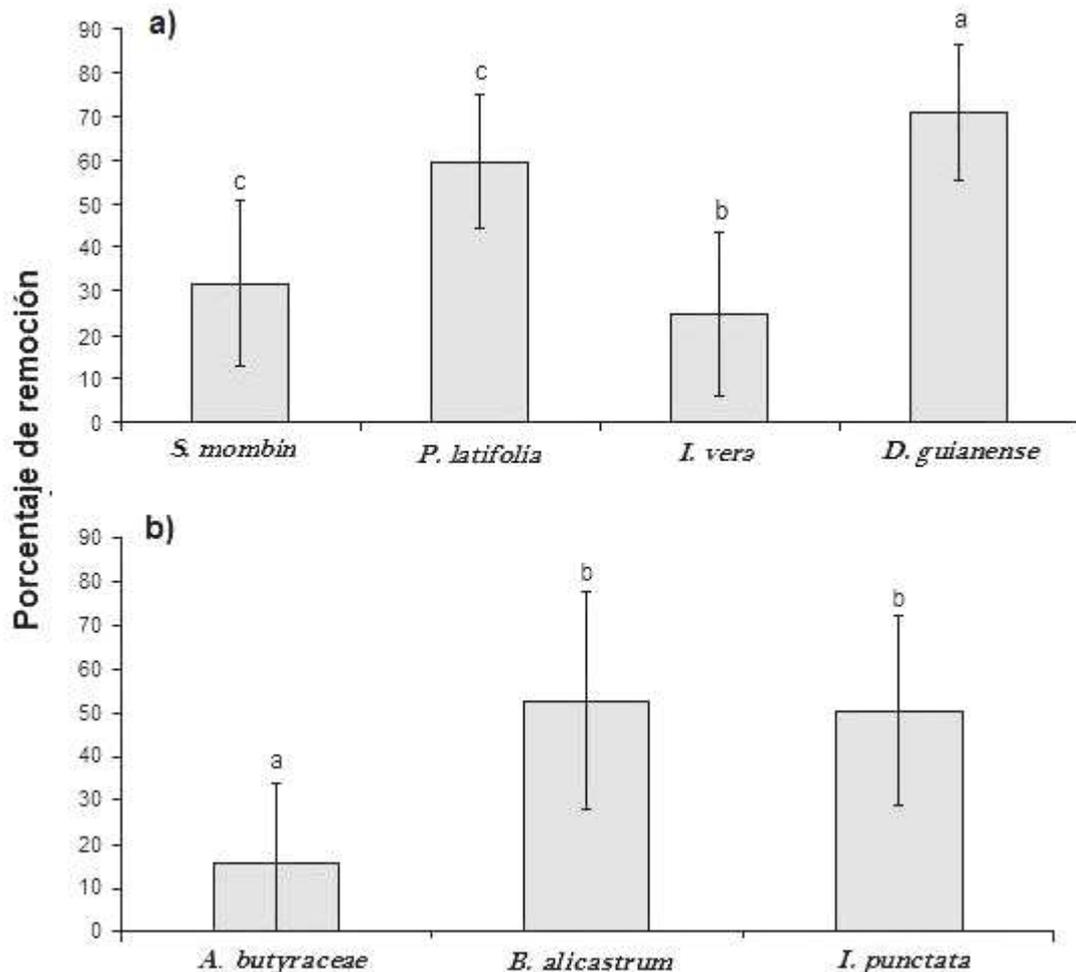


Figura 5. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) Época seca. Las especies están ordenadas de mayor (izquierda) a menor (derecha) tamaño. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

En general, la remoción de semillas en ambas épocas fue mayor en los tratamientos sin exclusión (NE) (68% en época de lluvias y 62% en época seca), que en los tratamientos de exclusión (E) (26% en época de lluvias y 17% en época seca) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 6).

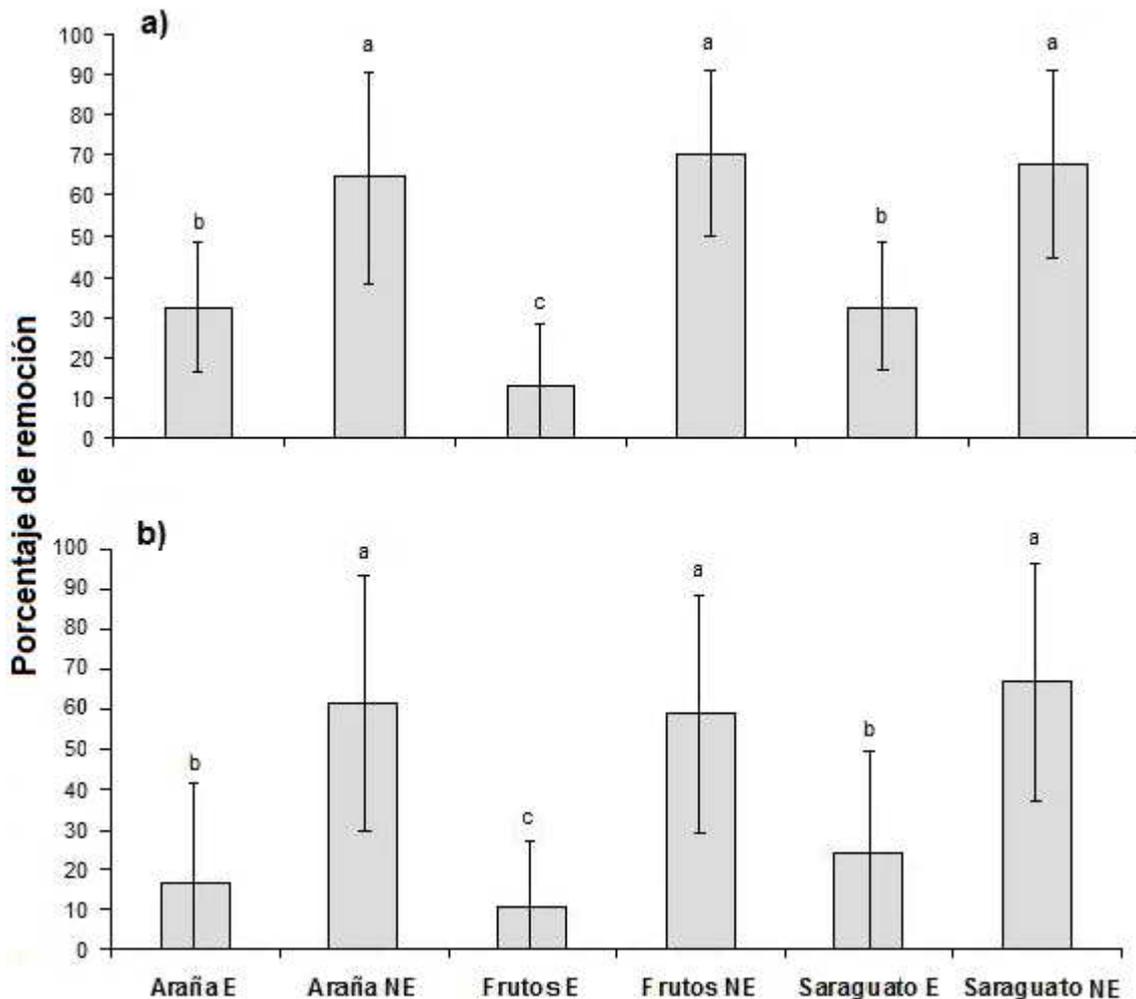


Figura 6. Diferencias en la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) entre tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión), de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto del tratamiento sobre la remoción de semillas difirió significativamente entre especies, tanto en época de lluvias

(ESPECIE*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 157.85$, g.l. = 15, $p < 0.0001$) como en época seca (ESPECIE*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 47.46$, g.l. = 10, $p < 0.0001$) (Cuadro 1). En la época de lluvias, la remoción de semillas de *S. mombin* fue significativamente mayor que la de *I. vera* en los tratamientos de “Araña E” y “Saraguato E”, mientras que en el resto de tratamientos estas especies presentaron una remoción similar (Figura 7a). Algo parecido sucedió al analizar *P. latifolia* y *D. guianense*. En los tratamientos “Araña E” y “Saraguato E”, las semillas de *D. guianense* fueron más removidas que las de *P. latifolia*, mientras que en el resto de tratamientos no se encontraron diferencias en remoción entre ambas especies (Figura 7a). En la época seca, los tratamientos “Araña E” y “Saraguato E” también mostraron un patrón de remoción diferente. En estos tratamientos la especie *B. alicastrum* fue significativamente más removida que el resto de las especies, mientras que en el resto de tratamientos la remoción de semillas de *B. alicastrum* fue similar a la de *I. punctata* (Figura 7b).

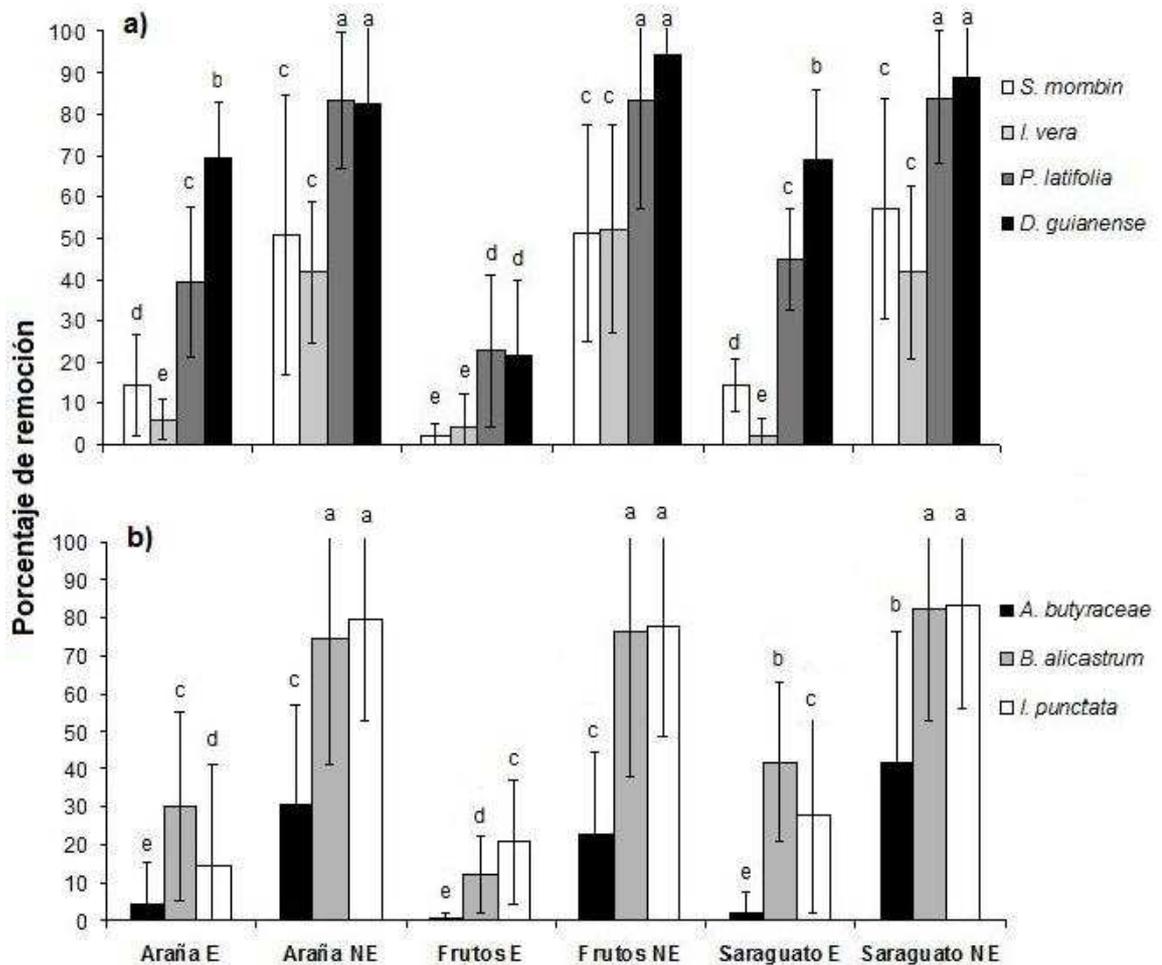


Figura 7. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) y para diferentes especies de semillas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto del tipo de bosque sobre la remoción de semillas en la época seca difirió significativamente entre tratamientos (BOSQUE*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 24.49$, g.l. = 5, $p = 0.0002$; Figura 8), pero en la época de lluvias esta interacción no fue significativa ($\chi^2 = 3.41$, g.l. = 5, $p = 0.63$; Cuadro 1). En la época seca, la remoción de semillas en los tratamientos sin exclusión (NE) tendió a ser mayor en BC que en los FF. Sin embargo, en los tratamientos de exclusión (E) la remoción de semillas fue similar en ambos bosques (pruebas de contrastes, $p > 0.05$),

excepto en el tratamiento “Araña E” que tendió a ser mayor en los FF que en el BC (Figura 8).

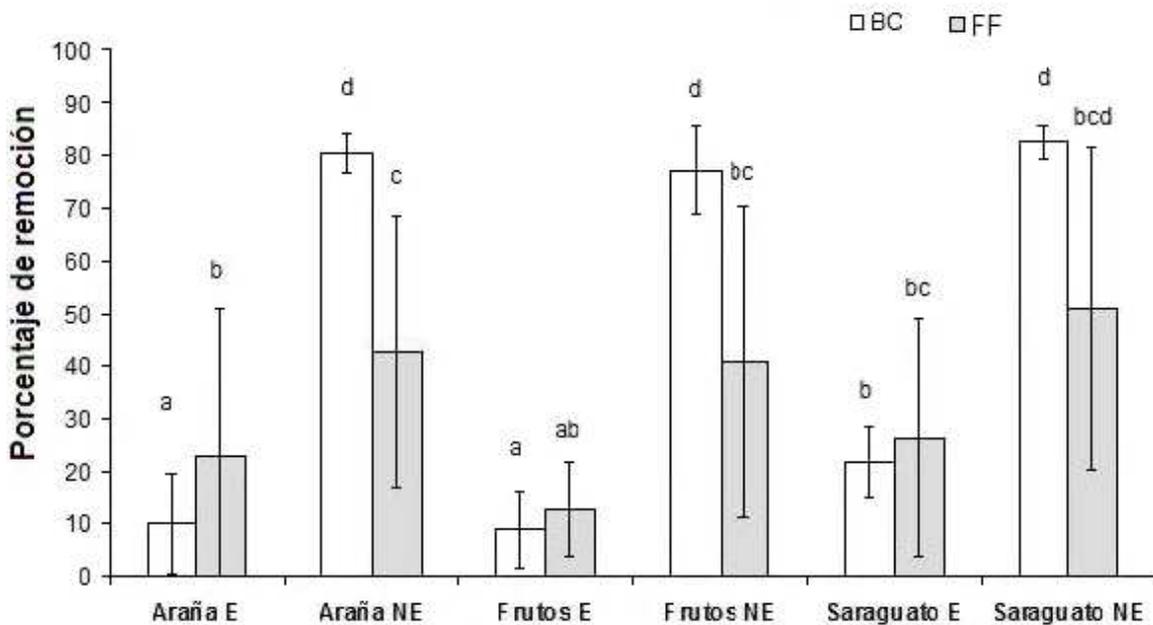


Figura 8. Efecto del tipo de bosque (BC = bosque continuo; FF = fragmentos de selva) sobre la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) en la época seca de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

En la época de lluvias, el efecto de la estación (borde e interior) sobre la remoción de semillas difirió significativamente entre especies (ESTACIÓN*ESPECIE; $\chi^2 = 12.14$, g.l. = 3, $p = 0.007$; Figura 9). Analizando todas las especies la remoción de semillas no difirió entre borde e interior, excepto para *P. latifolia*, donde la proporción de semillas removidas fue mayor en interior ($65 \pm 1.4\%$) que en borde ($54.2 \pm 2.7\%$) (Figura 9). Sin embargo, en la época seca la interacción ESTACIÓN*ESPECIE no fue significativa ($\chi^2 = 0.04$, g.l. = 2, $p = 0.98$; Cuadro 1).

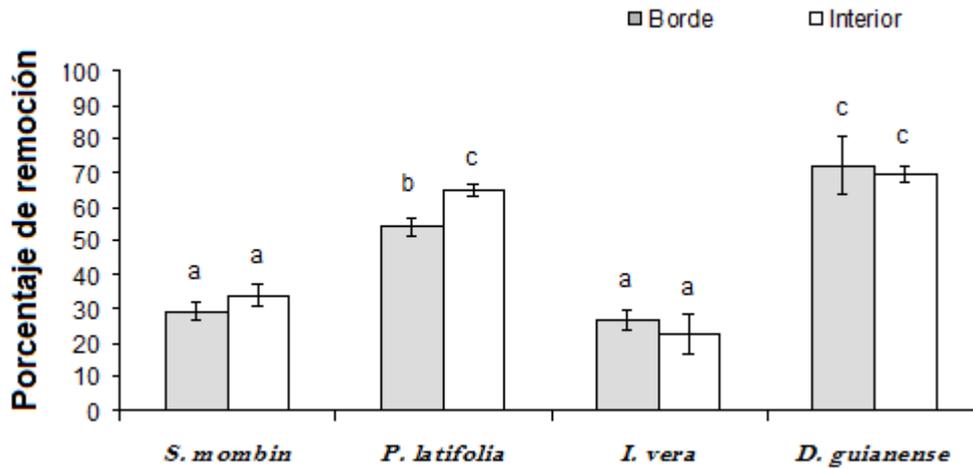


Figura 9. Efecto de la estación (estación de borde < 50 m, interior > 100 m del borde) sobre la remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

En la época seca, el efecto de la estación y el tipo de bosque sobre la remoción de semillas difirió significativamente entre especies (BOSQUE*ESTACIÓN*ESPECIE; $\chi^2 = 10.4$, g.l. = 2, $p = 0.006$; Figura 10). La remoción de semillas tendió a ser mayor en BC que en FF para todas las especies. En particular, la remoción de semillas fue similar en borde e interior para todas las especies en ambos bosques (pruebas de contrastes, $p > 0.05$), excepto en los FF, dónde se observó una mayor remoción de semillas de *B. alicastrum* e *I. punctata* en borde que en interior, así como una mayor remoción de semillas de *A. butyraceae* en interior que en borde (Figura 10). En la época de lluvias la interacción BOSQUE*ESTACIÓN*ESPECIE no fue significativa ($\chi^2 = 2.08$, g.l. = 3, $p = 0.55$; Cuadro 1).

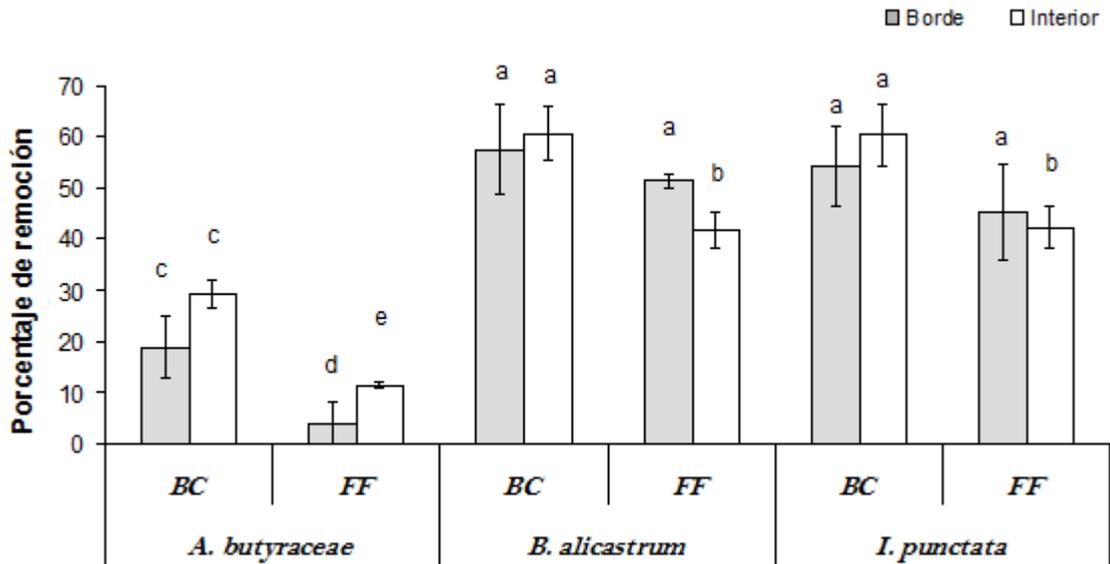


Figura 10. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar), de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en estaciones de borde (< 50 m del borde) y estaciones de interior (> 100 m del borde) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México, durante la época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). BC = bosque continuo; FF = fragmentos de selva.

En la época de lluvias, el efecto del tipo de bosque y la estación sobre la remoción de semillas difirió significativamente entre tratamientos (BOSQUE*ESTACIÓN*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 13.87$, g.l. = 5, $p = 0.016$; Figura 11). Sin embargo, en la época seca esta interacción no fue significativa ($\chi^2 = 1.25$, g.l. = 5, $p = 0.93$; Cuadro 1). En general, para la época de lluvias la remoción de semillas tendió a ser mayor en BC que en FF (Figura 11). La remoción de semillas fue similar en borde e interior en ambos bosques y para todos los tratamientos (pruebas de contrastes, $p > 0.05$), excepto en los FF dentro de los tratamientos “Araña E” y “Frutos NE”, donde se observó una mayor remoción de semillas en interior que en borde, y dentro del tratamiento de “Araña NE”, donde la remoción fue mayor en borde que en interior (Figura 11).

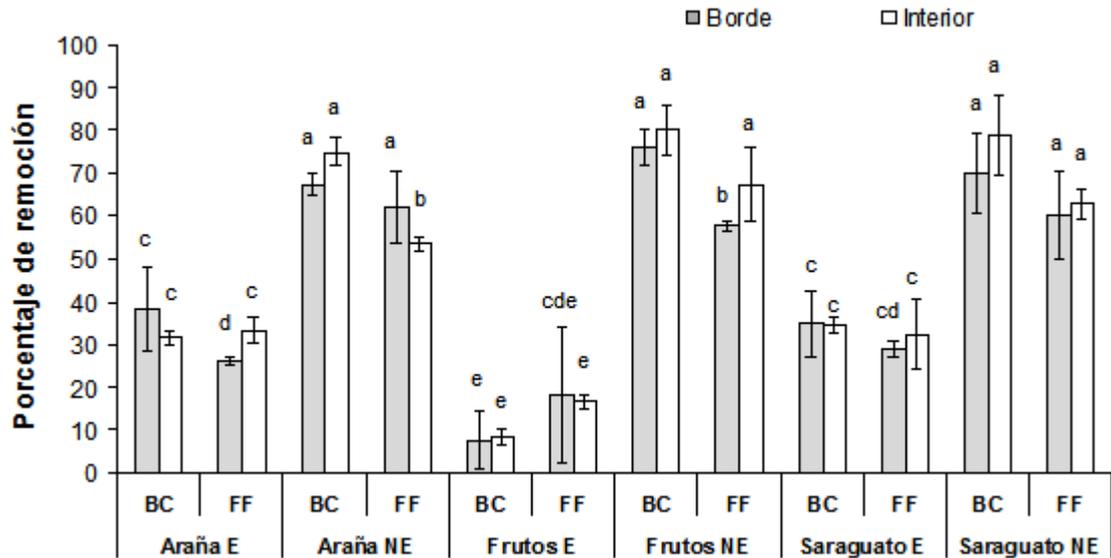


Figura 11. Remoción de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias, en estaciones de borde (< 50 m del borde) y estaciones de interior (> 100 m del borde), bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión), en bosque continuo (BC) y fragmentos (FF) de la selva Lacandona Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

La interacción cuádruple (BOSQUE*ESTACIÓN*TRATAMIENTO *ESPECIE) resultó significativa tanto para la época de lluvias ($\chi^2 = 28.50$, g.l. = 15, $p = 0.019$) como para la época seca ($\chi^2 = 24.47$, g.l. = 10, $p = 0.002$; Cuadro 1).

Depredación de semillas

El porcentaje total de semillas depredadas fue tres veces menor durante la época de lluvias (3.9%) que durante la época seca (12%). En general, en ambas épocas la depredación de semillas difirió significativamente entre especies y tratamientos, pero no difirió entre estaciones (Cuadro 2). El tipo de bosque sólo afectó la depredación de semillas en época seca, pero no en época de lluvias (Cuadro 2).

Cuadro 2. Factores que afectaron la depredación de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca. Las letras en negritas indican diferencias significativas.

Época/Factores	g.l.	χ^2	P
Época de lluvias			
<i>Bosque</i>	1	0.006	0.9383
<i>Estación</i>	1	0.000	0.9989
<i>Bosque*Estación</i>	1	0.000	0.4043
Espece	3	70.65	<0.001
<i>Bosque*Espece</i>	3	3.274	0.3513
Estación*Espece	3	46.02	<.0001
<i>Bosque*Estación*Espece</i>	3	6.968	0.0729
Tratamiento	5	26.10	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento</i>	5	7.219	0.2048
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	3.982	0.5520
<i>Espece*Tratamiento</i>	1	0.062	0.8029
<i>Bosque*Estación*Tratamiento</i>	5	3.982	0.5520
<i>Bosque*Espece*Tratamiento</i>	1	0.000	0.9989
<i>Estación*Espece*Tratamiento</i>	15	0.000	0.9999
<i>Bosque*Estación*Espece*Tratamiento</i>	15	0.000	0.9999
Época seca			
Bosque	1	55.38	<0.001
<i>Estación</i>	1	1.519	0.2178
<i>Bosque*Estación</i>	1	0.816	0.3663
Espece	2	314.0	<0.001
<i>Bosque*Espece</i>	5	7.291	0.2014
<i>Estación*Espece</i>	2	1.510	0.4702
<i>Bosque*Estación*Espece</i>	3	6.951	0.0897
Tratamiento	5	45.02	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento</i>	5	0.000	0.9999
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	7.728	0.1719
<i>Espece*Tratamiento</i>	10	7.545	0.6732
<i>Bosque*Estación*Tratamiento</i>	5	7.255	0.2024
<i>Bosque*Espece*Tratamiento</i>	2	0.000	0.9999
<i>Estación*Espece*Tratamiento</i>	10	2.608	0.9892
<i>Bosque*Estación*Espece*Tratamiento</i>	10	0.454	0.9999

Durante la época seca la depredación de semillas fue mayor en FF (49.4 ± 10.9%) que en BC (22.6 ± 3.6%) (BOSQUE; $\chi^2 = 55.4$, g.l. = 1, p < 0.0001; Cuadro 2). En lluvias, la depredación de semillas fue significativamente mayor en *P. latifolia* (6.3 ± 6.1%) y *D. guianense* (5.8 ± 6.8%) que en el resto de las especies (pruebas de contrastes, p < 0.05; Figura 12a). Para la época seca, la depredación

de semillas fue significativamente en *B. alicastrum* ($28.0 \pm 19.1\%$) que en el resto de las especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 12b).

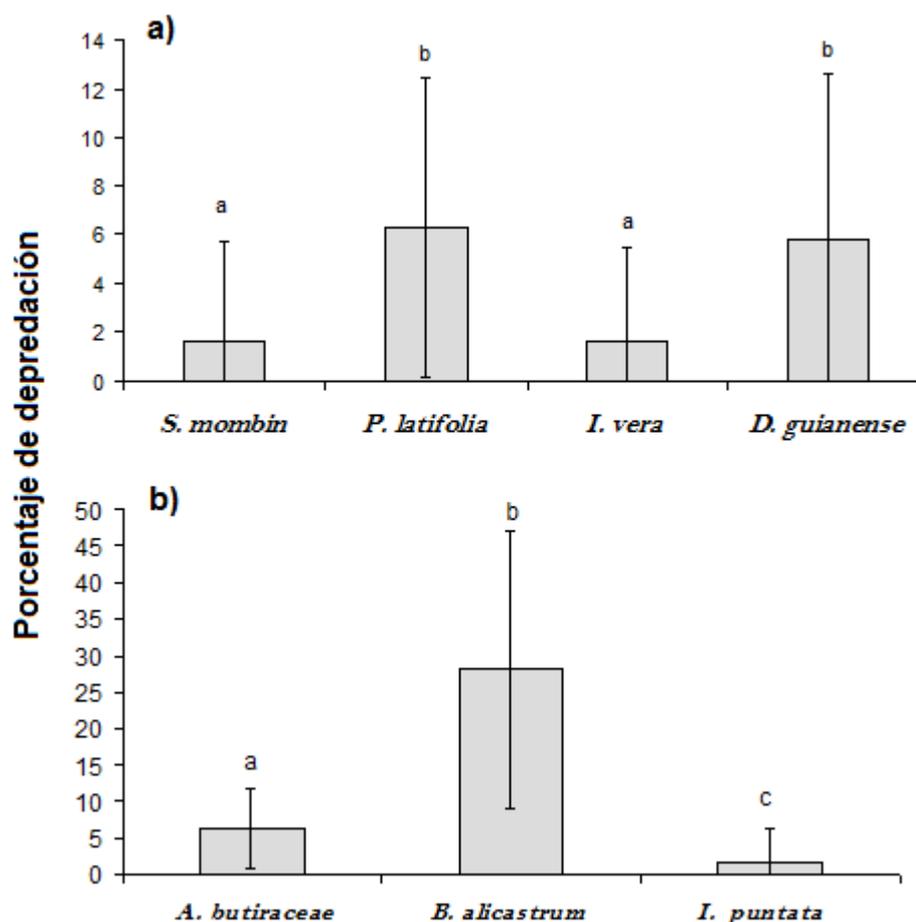


Figura 12. Depredación de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

En la época de lluvias la depredación de semillas tendió a ser mayor en los tratamientos “saraguato E” ($6.4 \pm 8.59\%$) y “araña NE” ($5.3 \pm 8.6\%$) que en el resto de los tratamientos (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 13a). Sin embargo, en la época seca la depredación de semillas afectó mayormente las semillas de los tratamientos “frutos E” y “frutos NE”, y dentro de las semillas

embebidas en excretas, la depredación fue mayor en los tratamientos E que en los tratamientos NE (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 13b).

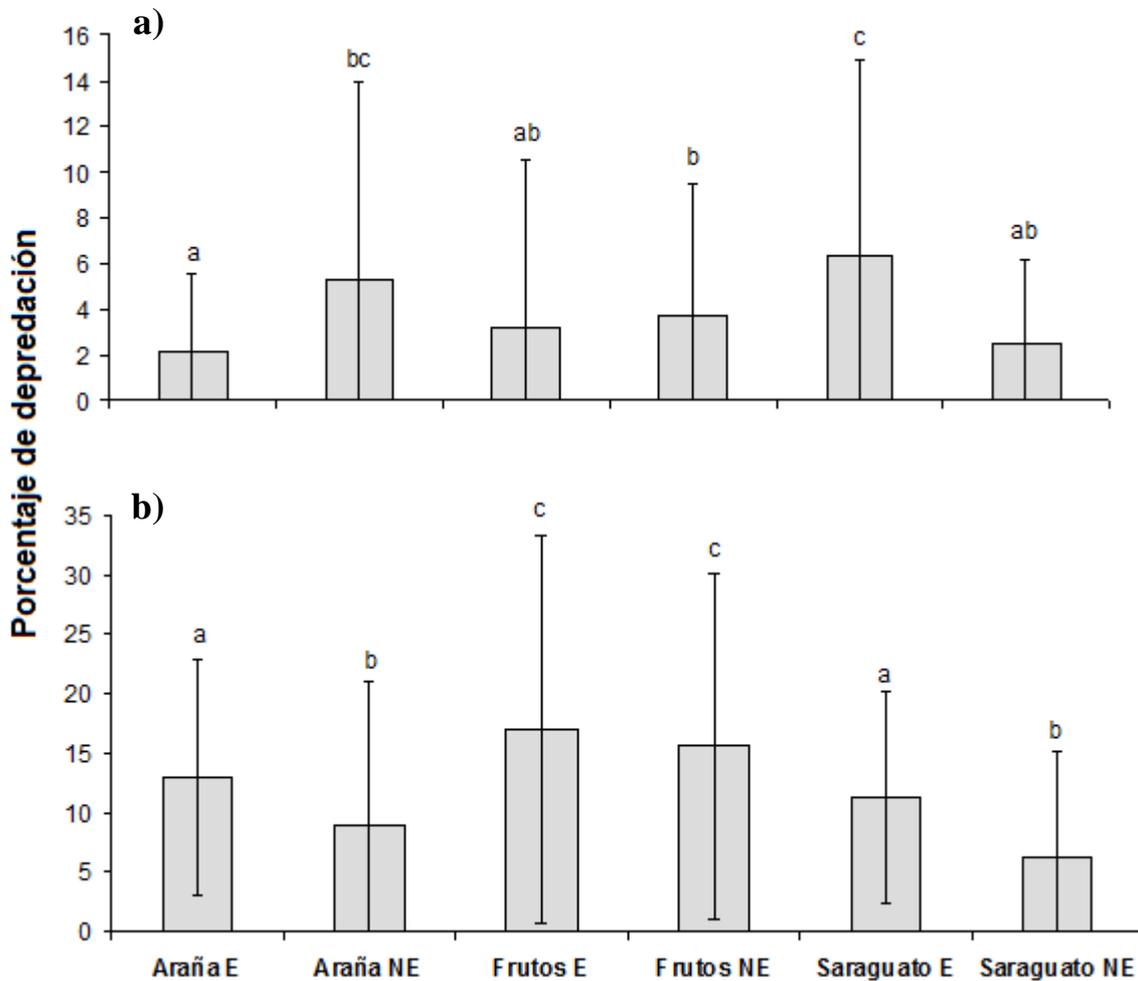


Figura 13. Diferencias en la depredación de semillas (media \pm desviación estándar) entre tratamientos, de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). E = exclusión; NE = no exclusión.

En la época de lluvias, el efecto de la estación sobre la depredación de semillas difirió significativamente entre especies (ESTACIÓN*ESPECIE; $\chi^2 = 46.0$, g.l. = 3, $p < 0.0001$; Figura 14). En particular, la depredación de semillas tendió a ser mayor en las estaciones de borde que en las de interior para todas las especies, excepto para *S. mombin* donde la depredación de semillas fue mayor

en interior ($3.1 \pm 1.2\%$) que en borde ($0.2 \pm 0.3\%$) (Figura 14). Sin embargo, en la época seca esta interacción no fue significativa ($\chi^2 = 1.50$, g.l. = 2, $p = 0.47$).

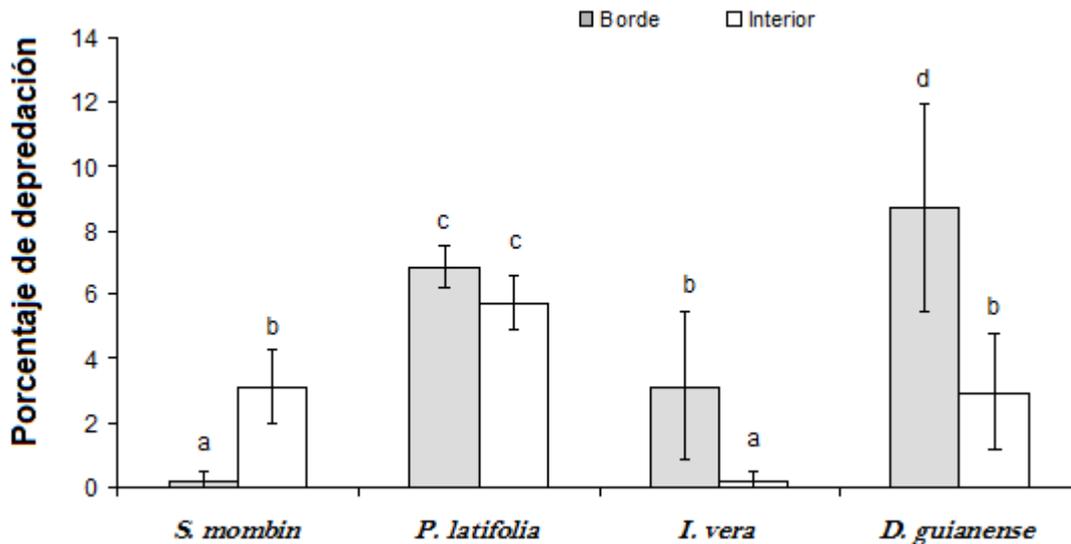


Figura 14. Efecto de la estación (estación de borde < 50 m, interior > 100 m del borde) sobre la depredación de semillas (media \pm desviación estándar) de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la época de lluvias de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

Tasa de remoción de semillas

En general, en la época de lluvias la tasa de remoción de semillas difirió significativamente entre estaciones, tratamientos y especies, pero no difirió entre tipos de bosque (Cuadro 3). Mientras en la época seca tanto el tipo de bosque, como la estación, el tratamiento y la especie afectaron la tasa de remoción de semillas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Factores que afectaron la tasa de remoción de semillas en la Selva Lacandona, Chiapas, tanto en época de lluvias como en época seca. Las letras en negritas indican diferencias significativas.

Época/Factores	g.l.	χ^2	P
Época de lluvias			
<i>Bosque</i>	1	0.697	0.4115
Estación	1	3.790	0.0516
<i>Bosque*Estación</i>	1	0.027	0.8692
Tratamiento	5	1204	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento</i>	5	29.20	<0.001
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	1.922	0.0871
<i>Bosque*Estación*Tratamiento</i>	5	6.944	<0.001
Especie	3	931.5	<0.001
<i>Bosque*Especie</i>	3	19.92	<0.001
<i>Estación*Especie</i>	3	13.72	<0.001
<i>Tratamiento*Especie</i>	15	25.62	<0.001
<i>Bosque*Estación*Especie</i>	3	59.05	<0.001
<i>Estación*Tratamiento*Especie</i>	15	6.122	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento*Especie</i>	15	16.62	<0.001
<i>Bosque*Estación*Tratamiento*Especie</i>	15	11.04	<0.001
Época seca			
Bosque	1	13.80	0.001
Estación	1	47.64	<0.001
<i>Bosque*Estación</i>	1	193.1	<0.001
Tratamiento	5	786.6	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento</i>	5	172.9	<0.001
<i>Estación*Tratamiento</i>	5	9.510	<0.001
<i>Bosque*Estación*Tratamiento</i>	5	58.08	<0.001
Especie	2	972.1	<0.001
<i>Bosque*Especie</i>	2	17.35	<0.001
<i>Estación*Especie</i>	2	13.34	<0.001
<i>Tratamiento*Especie</i>	10	60.16	<0.001
<i>Bosque*Estación*Especie</i>	2	15.74	<0.001
<i>Estación*Tratamiento*Especie</i>	10	19.28	<0.001
<i>Bosque*Tratamiento*Especie</i>	10	6.514	<0.001
<i>Bosque*Estación*Tratamiento*Especie</i>	10	8.487	<0.001

En la época seca la remoción de semillas fue más rápida en BC que en FF (BOSQUE; $\chi^2 = 13.79$, g.l. = 1, p = 0.001), especialmente durante los primeros 10 días de muestreo (días 3 al 13; Figura 15b).

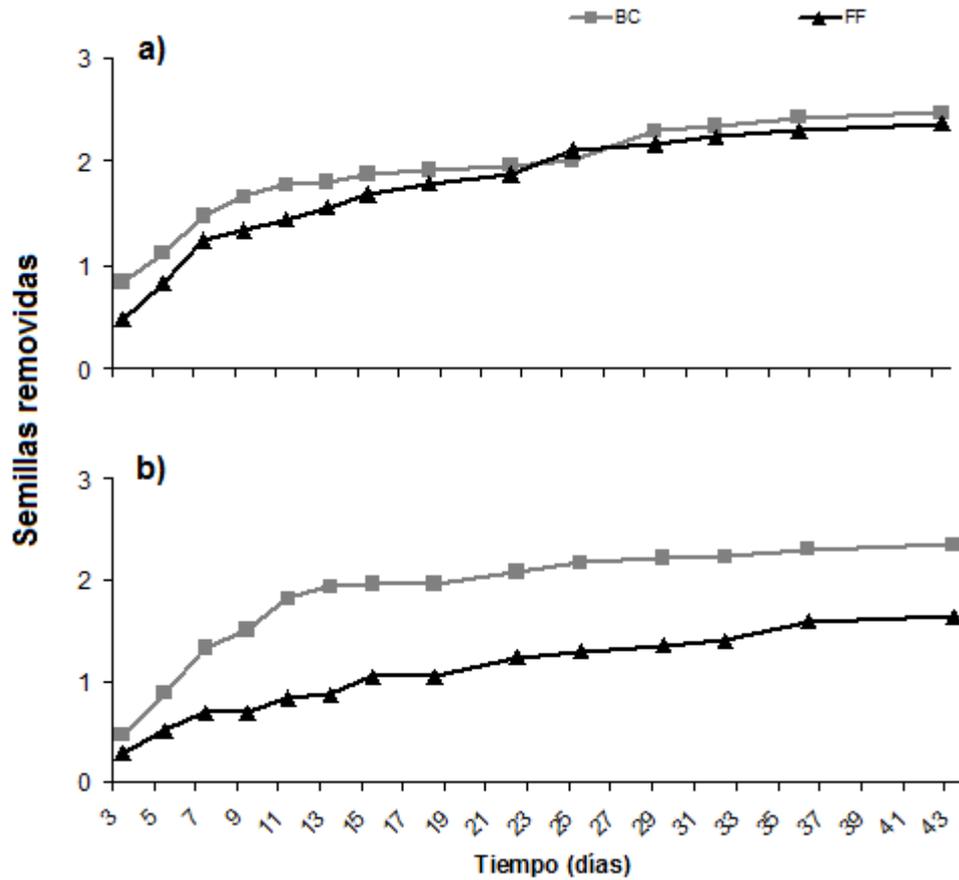


Figura 15. Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas entre bosque continuo y fragmentos de la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca. BC = bosque continuo; FF = fragmentos de selva.

En la época seca la tasa de remoción de semillas fue mayor en las estaciones de interior que en las estaciones de borde (ESTACIÓN; $\chi^2 = 47.63$, g.l. = 1, $p < 0.0001$), especialmente durante los primeros 7 días de muestreo (días 3 al 7; Figura 16a).

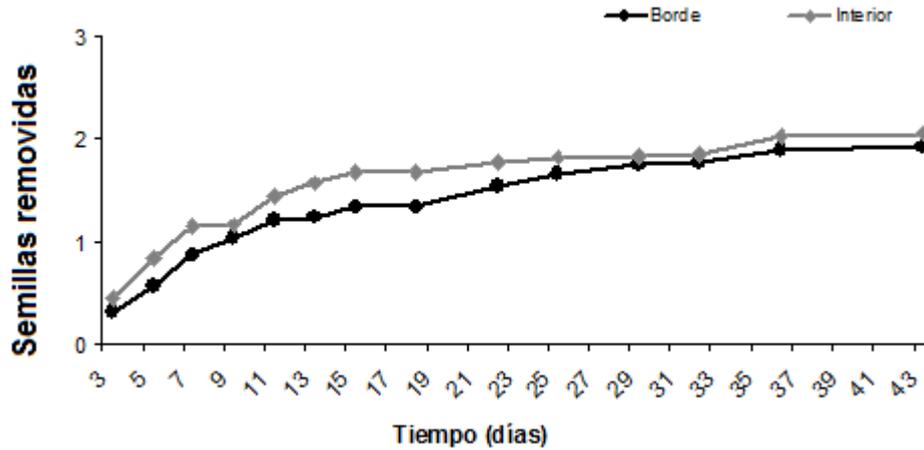


Figura 16. Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas entre estaciones de borde e interior en la época seca en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

En la época de lluvias la remoción de semillas fue más rápida en los tratamientos NE que en los tratamientos E durante todo el muestreo (Figura 17a). De manera interesante se observó que en esta época el mayor número de semillas removidas se registró en los tratamientos Saraguato NE especialmente en los primeros siete días de muestreo (días 3 al 7; Figura 17a). De manera similar, en la época seca la remoción de semillas también fue más rápida en los tratamientos NE que en los tratamientos E durante todo el muestreo (Figura 17b). En particular, en época seca el mayor número de semillas removidas se registró en los tratamientos de Saraguato NE durante todo el muestreo, mientras que la menor cantidad de semillas removidas se dio dentro de los tratamientos de Frutos E (Figura 17b).

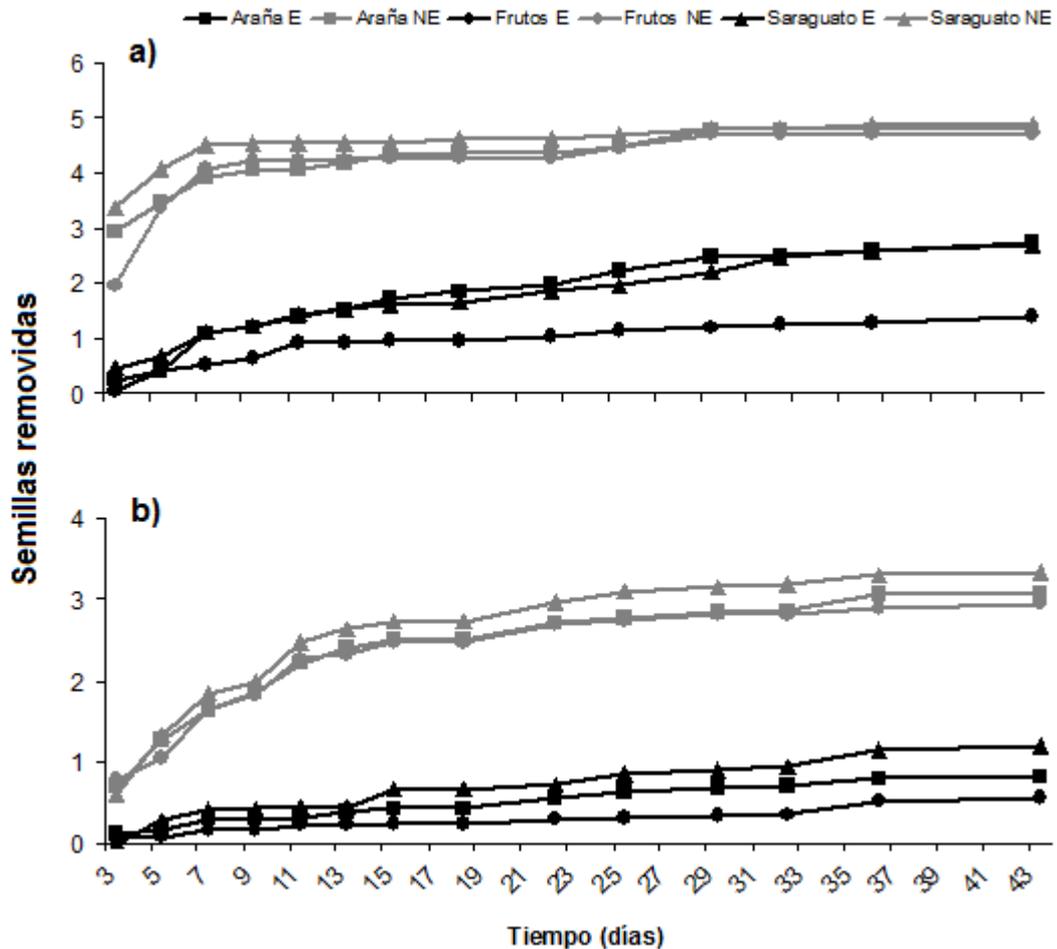


Figura 17. Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) de semillas de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca.

En la época de lluvias la remoción de semillas fue más rápida en *D. guianense* y *P. latifolia* (ambas con semillas de tamaño < 2 cm) que el resto de las especies durante todo el muestreo, mientras que *I. vera* fue la especie con menor número de semillas removidas al finalizar el muestreo (Figura 18a). En la época seca la tasa de remoción de semillas fue más rápida en *I. punctata* especialmente durante los primeros nueve días (días 3 al 9; Figura 18b). Sin embargo, al finalizar el muestreo el mayor número de semillas removidas fue de *B. alicastrum* (Figura 18b).

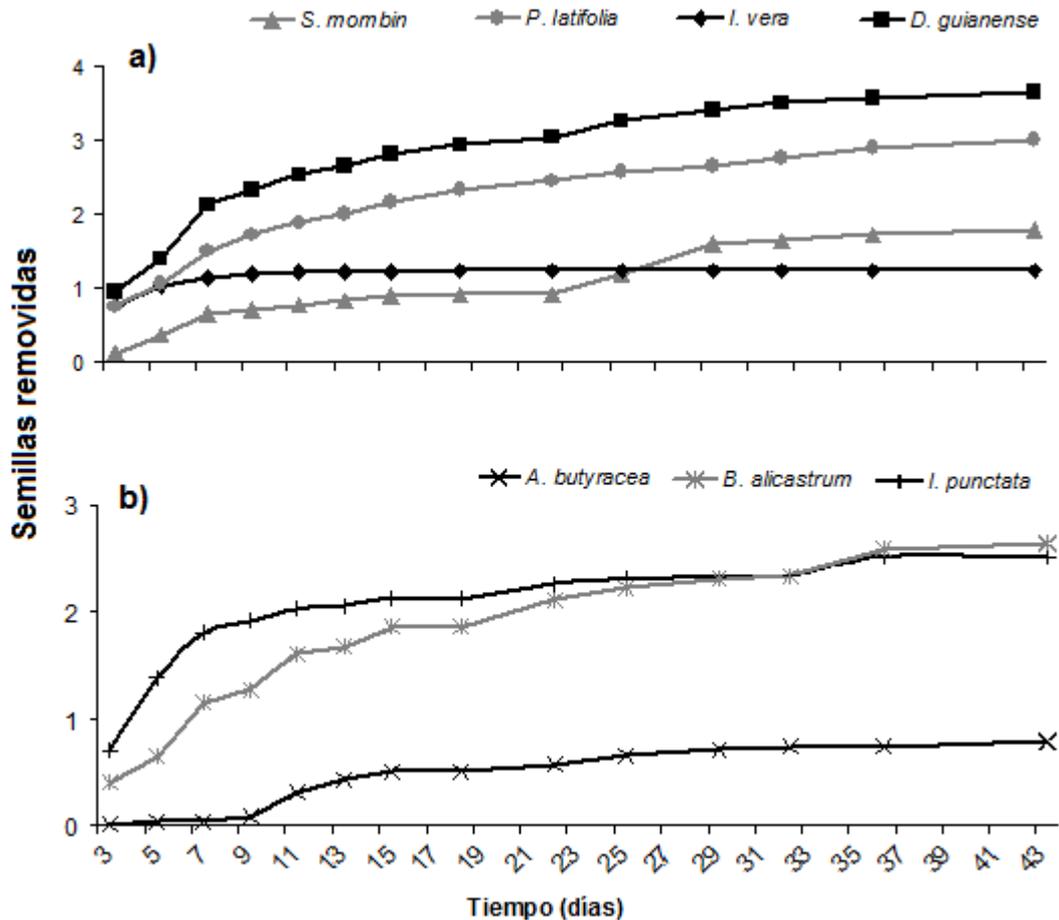


Figura 18. Diferencias en la tasa promedio de remoción de semillas de especies de plantas dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México. a) Época de lluvias, y b) época seca.

Identificación de fauna durante el video-monitoreo

En general, se registraron 43 observaciones de vertebrados alimentándose parcial o totalmente de las semillas (Cuadro 4). La mayoría de estas observaciones (60%) fueron de aves (siete especies), seguido de mamíferos (21% de las observaciones; una especie de ardilla y un número indeterminado de especies de roedores) y marsupiales (19%, tres especies) (Cuadro 4, Fig. 20). Las especies de aves que visitaron más frecuentemente las semillas en los

tratamientos fueron el zorzalito maculado (*Hylocichla mustelina*) y el tinamú (*Tinamus major*) (Fig. 20); el primero en fragmentos y bosque continuo, mientras que el segundo sólo se observó en bosque continuo (Cuadro 4). El zorzalito fue observado alimentándose de la pulpa de *Spondias mombin*, mientras que el tinamú fue observado tragando semillas de *Inga vera*. Ninguna especie de ave fue observada tragando semillas de *Attalea butyraceae*. Dentro de los mamíferos, los roedores fueron los principales consumidores de semillas tanto en fragmentos como en bosque continuo, con ocho de los nueve registros para mamíferos. Estos animales nunca tragaron las semillas (Cuadro 4), sino que simplemente las depredaron en el lugar donde se encontraban, o las agarraron para llevárselas del lugar (Cuadro 4). Respecto a los marsupiales, todos los registros ocurrieron en fragmentos, y de manera interesante en ocho ocasiones fueron observados mordiendo frutos de *A. butyraceae*. Sin embargo, en ninguna ocasión fueron observados tragando las semillas de esta palma. En conjunto, la frecuencia de observaciones fue similar entre hábitats (22 en fragmentos y 21 en bosque continuo). En bordes se registraron más observaciones (26 obs, 61%) que en el interior del bosque (17 obs, 39%), especialmente por *H. mustelina*, *T. major* y *Didelphis marsupialis* (Cuadro 4). En general, los animales visitaron todos los tratamientos, pero la mayoría de las observaciones fueron para semillas procedentes de frutos maduros (27 obs, 63%). Estos frutos fueron visitados principalmente por aves y marsupiales. Las semillas embebidas en excretas de monos fueron visitadas por roedores y marsupiales.

Cuadro 4. Frecuencia de especies de vertebrados que fueron observadas removiendo y/o depredando semillas durante el video-monitoreo de las trampas.

Sitio	Est	Per	Trat ^a	Grupo	Especies de vertebrados	Frec	Act ^b	Especie de semilla
BC	B	D	FR	Ave	<i>Crypturellus cinnamomeus</i>	2	P	<i>Inga vera</i>
BC	B	D	FR	Ave	<i>Hylocichla mustelina</i>	5	P	<i>Spondias mombin</i>
BC	B	D	FR, AR	Ave	<i>Tinamus major</i>	5	PI	<i>Inga vera</i>
BC	B	N	AR	Mamífero	Rodentia	2	M	-----
BC	I	D	AR	Mamífero	<i>Sciurus deppei</i>	1	MD	<i>Attalea butyraceae</i>
BC	I	D	FR	Ave	<i>Leptotila verreauxi</i>	2	P	<i>Spondias mombin</i>
BC	I	N	SA	Mamífero	Rodentia	4	M	<i>Attalea butyraceae</i>
FF	B	D	FR	Ave	<i>Arremon aurantirostris</i>	2	P	<i>Spondias mombin</i>
FF	B	D	FR, SA	Ave	<i>Dumetella carolinensis</i>	2	P	<i>Inga vera</i>
FF	B	N	FR	Marsupial	<i>Marmosa mexicana</i>	1	M	<i>Attalea butyraceae</i> <i>Brosimum alicastrum</i>
FF	B	N	FR, AR	Marsupial	<i>Philander oposum</i>	3	M	<i>Attalea butyraceae</i>
FF	B	N	FR, SA	Marsupial	<i>Didelphis marsupiales</i>	4	M	<i>Attalea butyraceae</i>
FF	I	D	FR	Ave	<i>Hylocichla mustelina</i>	6	P	<i>Spondias mombin</i>
FF	I	D	FR	Ave	<i>Momotus momota</i>	2	PI	<i>Inga vera</i>
FF	I	N	AR	Mamífero	Rodentia	2	MD	<i>Brosimum alicastrum</i>

Se indica el sitio (BC, bosque continuo; FF, fragmentos de bosque), la estación (Est; B, borde; I, interior), el periodo (per; D, día; N, noche), el tratamiento (trat), la frecuencia (frec) de observaciones durante el video-monitoreo, y la actividad (act) del depredador.

^aTratamientos = FR, frutos maduros, AR, semillas embebidas en excreta de mono araña; SA, semillas embebidas en excreta de mono saraguato.

^bActividades P = el animal picotea las semillas pero no las ingiere; PI = el animal picotea las semillas y las ingiere; M = el animal muerde las semillas pero no las ingiere ni las desplaza de lugar; y MD = el animal muerde las semillas, las desplaza de lugar pero no las ingiere.

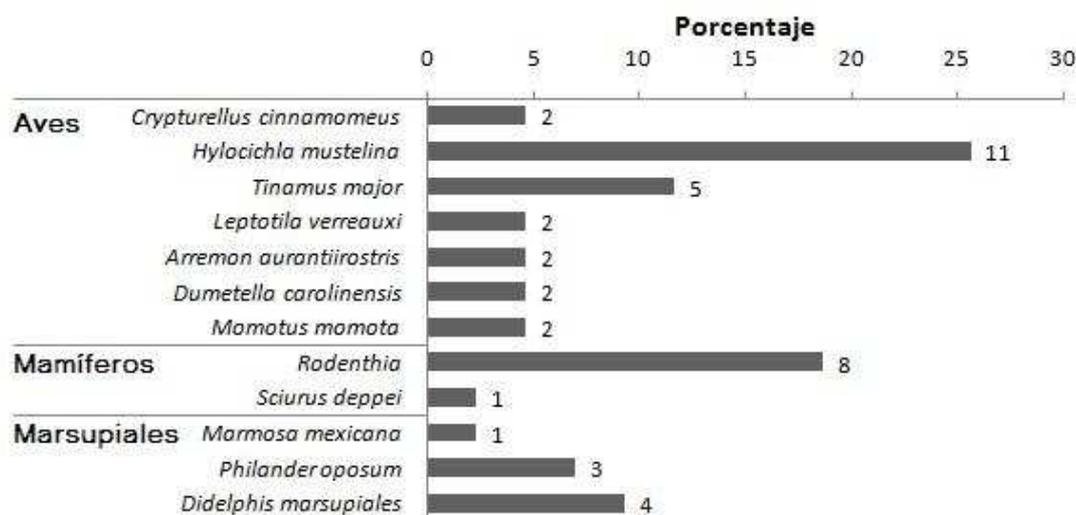


Figura 19. Animales vertebrados que fueron observados manipulando las semillas (porcentaje de observaciones). Los números en las columnas indican el número de observaciones absolutas.

DISCUSIÓN

En general, las especies de árboles con semillas grandes (> 1 cm de largo) son dispersados principalmente por primates (Nuñez-Iturri y Howe 2007). Estos animales pueden tragar semillas de gran tamaño (hasta 4.5 cm de largo; Nuñez-Iturri y Howe 2007) y defecarlas lejos del árbol parental. Una vez depositadas en el suelo, los resultados de este estudio indican que estas semillas pueden ser removidas o depredadas por diferentes animales. En general, los vertebrados fueron los principales removedores de semillas, ya que la remoción de semillas fue significativamente mayor en los tratamientos sin exclusión (i.e., disponibles para invertebrados y vertebrados) que en los tratamientos con exclusión (i.e., disponibles únicamente para pequeños invertebrados). De hecho, las semillas video-monitoreadas en este estudio fueron principalmente visitadas por aves, mamíferos y marsupiales. En particular, el tinamú (*Tinamus major*) fue el ave que removió una mayor cantidad de semillas (*Inga vera*), y la ardilla *Sciurus deppei* removió semillas de la palma *Attalea butyraceae*, la especie con semillas más grandes en este estudio (hasta 3.6 cm de largo). En contraste, la depredación de semillas fue llevada a cabo mayormente por roedores y pequeños insectos (probablemente escarabajos y hormigas).

Los resultados de este estudio indican que la remoción y depredación de semillas pueden estar afectadas por diferentes factores. El tipo de bosque (continuo, BC, y fragmentado, FF) no afectó significativamente el porcentaje total de semillas removidas. Sin embargo, la proporción de semillas removidas por vertebrados (i.e., en tratamientos sin exclusión) fue mayor en BC que en FF. Este patrón puede ser explicado por variaciones espaciales en la distribución y

abundancia de vertebrados removedores de semillas, ya que se espera que la riqueza y abundancia de vertebrados medianos (p.ej. tepezcuintle) y grandes (p.ej. tapir) sean mayores dentro del BC que en FF (Andren 1994; Chiarello 1999; Stevenson 2000, 2004). De hecho, la remoción de semillas por *T. major* y *S. deppei* sólo se observó en BC. Por tanto, la escasez de vertebrados medianos y grandes dentro de los FF podría afectar negativamente la remoción de semillas, limitando así la regeneración natural del bosque dentro de estos hábitats. Para probar ésta hipótesis se necesitan estudios adicionales que cuantifiquen de forma precisa las diferencias en riqueza y abundancia de mamíferos entre BC y FF.

La remoción de semillas también puede estar limitada por variaciones temporales en la disponibilidad de frutos (M. Martínez-Ramos, comentario personal). En esta región la disponibilidad de frutos y semillas es notablemente menor durante la época seca (M. Martínez-Ramos, comentario personal). Asumiendo que la abundancia y diversidad de vertebrados puede ser mayor en BC que en FF (ver arriba), cabría esperar que, como fue observado en este estudio, las semillas disponibles durante la época seca fueran removidas más rápidamente en BC que en FF debido a un incremento en la competencia por este recurso (Andren 1994; Chiarello 1999; Stevenson 2000, 2004).

La depredación de semillas tampoco difirió entre bosques durante la época de lluvias, pero durante la época seca fue mayor en FF que en BC. Además de haber menos recursos (frutos y semillas) durante la época seca, estudios recientes indican que la abundancia y diversidad de árboles adultos puede ser menor en FF que en BC (Laurance *et al.* 1998; Hill y Curran 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006), reduciendo así la disponibilidad de frutos y semillas dentro de los FF. Sin embargo, muchos vertebrados pequeños (p.ej.

roedores; Coates-Estrada y Estrada 1985, 1986), y también muchas especies de insectos (p.ej. hormigas; Tschardtke *et al.* 2002) pueden ser más abundantes en FF. La abundancia de estos animales y la falta de recursos en FF durante la época seca podrían explicar la mayor depredación de semillas dentro de estos hábitats. De hecho, en la época seca la depredación de semillas procedentes de frutos maduros fue tres veces superior a la observada durante la época de lluvias. Por ejemplo, en la época seca se registró una alta depredación de semillas por pequeños invertebrados (i.e., en los tratamientos con exclusión; Figura 8).

En general, la remoción y depredación total de semillas no difirieron entre estaciones de borde e interior del bosque, pero se observaron diferencias interesantes entre sitios al analizar diferentes épocas del año y diferentes especies de plantas. Por ejemplo, en la época seca, la remoción de semillas fue más rápida en el interior del bosque que cerca del borde (Figura 17). Esto puede ser explicado por una mayor riqueza y abundancia de vertebrados en el interior del bosque (Forman1997). Además, dada la escasez de frutos y semillas durante la época seca (ver arriba), cabe esperar que estos animales remuevan más rápido las semillas durante esta época del año. De hecho, en la época seca, las semillas de la palma *Attalea butyraceae* fueron más removidas en el interior del bosque que cerca de los bordes (Figura 10). Este resultado puede estar relacionado con la abundancia de grandes vertebrados en estos sitios, ya que esta especie tiene una testa muy dura y es principalmente removida por grandes vertebrados (p.ej. grandes roedores, pecaris; Altrichter *et al.* 2000).

La remoción y depredación de semillas también puede estar afectada por la capacidad de germinación de las semillas. Por ejemplo, durante la época de lluvias, *Posoqueria latifolia* fue más removida en el interior que en el borde del

bosque. La abundancia de agua en esta época del año promovió la germinación del 96% de las semillas de *Inga vera* y del 64% de *Posoqueria latifolia* (Ávila 2010). Esto permitió a estas especies escapar de los removedores y depredadores de semillas. De hecho, la depredación de semillas durante la época seca fue tres veces superior a la observada en la época de lluvias. Esto puede estar relacionado con la escasa germinación de semillas en esta época del año (B. Guzmán-Romero, observación personal). También puede estar asociado con la escasez de semillas y frutos durante esta época, la cual pudo atraer mayor cantidad de consumidores de semillas incrementando la depredación de las mismas (Meiners y Stiles 1977; Janzen 1971; Cintra y Horna 1997).

Consistente con estudios previos en otras regiones tropicales fragmentadas (Osunkoya 1994; Le-Claire 2001; Martínez-Sánchez 2004), la remoción de semillas fue mayor y más rápida en semillas de menor tamaño como *Dialium guianense* y *P. latifolia* en época de lluvias, y *Brosimum alicastrum* e *I. punctata* en época seca. Probablemente, la falta de consumidores de frutos y semillas grandes (p.ej. *Tayassu tajacu*, *Agouti paca*, *Dasyprocta punctata*; Altrichter *et al.* 2000; Guariguata *et al.* 2000) en FF, y particularmente cerca de los bordes, pudo reducir la remoción de semillas de mayor tamaño. Puesto que estos animales remueven semillas más grandes, la desaparición de estos vertebrados en FF y cerca de los bordes podría explicar la mayor remoción de semillas grandes en el interior del bosque (p.ej. ver la remoción de semillas de *A. butyraceae*, *Spondias mombin* y *P. latifolia* en Figuras 9 y 10). De hecho, y probablemente relacionado con el mismo proceso, la depredación de semillas también fue mínima en las especies con semillas de mayor tamaño (*Spondias mombin* durante la época de lluvias, y *A. butyraceae* durante la época seca).

De manera interesante, y en contraste con lo descrito arriba, especies de plantas con semillas relativamente pequeñas como *I. vera* e *I. punctata* (Figura 12) fueron poco depredadas. Esto puede ser explicado por la alta tasa de germinación de *I. vera* en la época de lluvias (96%; Ávila 2010), y la deshidratación de semillas de *I. punctata* durante la época seca. Este último proceso pudo hacerlas menos atractivas para los depredadores, reduciendo el porcentaje de semillas depredadas durante esta época del año.

En general, la remoción de semillas por vertebrados (i.e., aquellas localizadas en tratamientos sin exclusión) no difirió entre semillas procedentes de frutos maduros y semillas embebidas en excretas de primates (Figura 6). Sin embargo, de manera muy interesante, las semillas colocadas en tratamientos con exclusión (i.e., aquellas atacadas mayormente por invertebrados) fueron más removidas cuando éstas estaban embebidas en excretas de primates que aquellas procedentes de frutos maduros (Figura 6). Este resultado es contrario al reportado por Le-Claire (2001) en un estudio realizado en Costa Rica, donde no se encontraron diferencias entre tratamientos con exclusión y tratamientos sin exclusión. Sin embargo, es consistente con lo reportado por Andresen (2005) y Andresen y Feer (2005), quienes señalan que las semillas embebidas en excretas de primates tienen más probabilidad de ser removidas. Las excretas atraen una gran cantidad de escarabajos coprófagos quienes, al enterrar la materia fecal, también pueden enterrar accidentalmente muchas semillas embebidas en dichas excretas (Andresen 2005). Hanski y Cambefort (1991) señalan que las excretas pueden emitir señales olfativas que son utilizadas por los animales para localizar las semillas. La mayor atracción por las semillas embebidas en excretas ocurrió particularmente en semillas de *S. mombin*, *P. latifolia* y *D. guianense* en época de

lluvias, y *B. alicastrum* durante la época seca (Figura 7). En el resto de las especies analizadas no se encontraron diferencias entre tratamientos.

De manera interesante, durante el video-monitoreo de las semillas se observó que las semillas procedentes de frutos maduros fueron visitadas principalmente por aves. Sin embargo, las semillas embebidas en excretas de primates fueron visitadas por roedores y marsupiales. Esto sugiere que, al contrario de las aves, estos animales están utilizando las señales olfativas de las excretas para localizar las semillas. Puesto que los roedores son principalmente depredadores de semillas (Janzen 1971; Brown *et al.* 1975, 1979; Davidson 1977; Davidson *et al.* 1980, 1985), y pueden ser particularmente abundantes en FF (Coates-Estrada y Estrada 1985, 1986), los monos podrían tener un efecto negativo sobre la regeneración de FF al favorecer la depredación de semillas por roedores.

CONCLUSIONES

Consistente con la hipótesis de trabajo, este estudio sugiere que la remoción y depredación de semillas son procesos ecológicos que varían espacial y temporalmente dependiendo de las características de la semilla (i.e., tamaño, disponibilidad, apariencia física y olor). Esto podría responder a variaciones en la distribución y abundancia de animales en los sitios de estudio, pero esta hipótesis necesita ser probada analizando la comunidad de animales en estos sitios.

La remoción de semillas grandes (> 1 cm de largo) dispersadas principalmente por primates fue mayor en tratamientos sin exclusión (i.e., disponibles para invertebrados y vertebrados) que en tratamientos con exclusión (i.e., disponibles únicamente para pequeños invertebrados). Esto sugiere que los vertebrados son los principales removedores de semillas.

La proporción de semillas removidas por vertebrados (i.e., en tratamientos sin exclusión) fue mayor en el bosque continuo que en los fragmentos de selva. Este patrón puede ser explicado por una menor riqueza y abundancia de vertebrados medianos y grandes (p.ej. tapir, pecari, tepezcuintle) en los fragmentos. Esto sugeriría que la dispersión secundaria de semillas puede ser menor en fragmentos, limitando la regeneración natural de estos bosques.

En general, las diferencias en remoción de semillas entre hábitats (bosque continuo y fragmentos) y sitios (borde e interior) fueron mayores durante la época seca. En particular, durante la época seca la remoción de semillas fue más rápida en bosque continuo que en fragmentos, especialmente en el interior del bosque. Este patrón puede estar relacionado con la falta de recursos (frutos y semillas) en esta época del año. Así, la mayor abundancia y riqueza de vertebrados en el

bosque continuo, y particularmente en el interior del bosque, podría aumentar la competencia por estos recursos haciendo que éstos fuesen removidos de forma más rápida en estas condiciones ambientales. En contraste, durante la temporada de lluvias, la abundancia de estos recursos podría saciar a los removedores de semillas, disminuyendo así las diferencias en remoción de semillas entre hábitats y sitios.

En general, la remoción de semillas afectó mayormente a semillas más pequeñas. Esto puede deberse a las bajas densidades de vertebrados medianos y grandes (p.ej. tapir, pecari, tepezcuintle) en los sitios de estudio, los cuales están especializados en el consumo de semillas de mayor tamaño. De hecho, durante el video-monitoreo no se registró ninguna de estas especies. Los animales que visitaron las semillas fueron más bien pequeños (p.ej. pequeñas aves, roedores y zarigüeyas). Por tanto, la escasa remoción de semillas grandes en fragmentos y particularmente cerca de los bordes, sugiere que la dispersión secundaria de semillas grandes puede estar limitada en paisajes fragmentados.

Dentro de los tratamientos con exclusión (i.e., afectados mayormente por pequeños insectos), las semillas embebidas en excretas de primates (mono araña y mono aullador) fueron más removidas que las semillas procedentes de frutos maduros. Esto sugiere que las excretas de primates pueden atraer a removedores pequeños (p.ej. hormigas y escarabajos), los cuales acostumbran a enterrar las semillas cerca del lugar donde las encontraron. Puesto que este proceso puede ayudar a las semillas a escapar de los depredadores y favorecer su germinación, este estudio sugiere que los primates podrían tener un papel muy importante en la regeneración del bosque. Sin embargo, en contraste con lo anterior, este estudio también sugiere que las excretas podrían atraer también a depredadores de

semillas como son los roedores pequeños. Por tanto, se necesitan hacer más estudios para establecer de una forma más precisa el papel de los primates en la regeneración de selvas fragmentadas, ya que existe poca evidencia que demuestre cómo la fragmentación afecta a los removedores y depredadores de semillas.

En contraste con la remoción, la depredación de semillas en la época seca fue mayor en tratamientos con exclusión que en tratamientos sin exclusión, sugiriendo que los insectos (p.ej. escarabajos, hormigas) son los principales depredadores de estas semillas. Sin embargo, la proporción de semillas depredadas en tratamientos sin exclusión también fue importante (9.5%), por lo que otros vertebrados (p.ej. pequeños roedores) también pueden depredar un gran número de semillas. En conjunto, estos animales pueden ser más abundantes en fragmentos, lo que explica porqué la depredación de semillas fue mayor en estos hábitats durante la época seca. Así, aunado a una menor remoción de semillas, el aumento de la depredación de semillas en fragmentos podría limitar la regeneración natural del bosque en paisajes fragmentados.

En conjunto, este estudio sugiere que la dispersión y depredación de semillas pueden verse alteradas en paisajes fragmentados. Esto podría limitar potencialmente los patrones de diversidad y estructura del bosque tropical lluvioso a largo plazo. Sin embargo, se necesitan realizar estudios adicionales para cuantificar las diferencias en riqueza y abundancia de animales removedores y depredadores de semillas entre hábitats y sitios. Sin estos estudios, no se pueden realizar recomendaciones concluyentes sobre el papel de los primates y otros vertebrados en la regeneración natural de bosques fragmentados.

LITERATURA CITADA

- Achard, F., H. D. Eva, S. Hans-Jürgen, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y M. Jean-Paul. 2002. **Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests**. Science 297: 999-1002.
- Altrichter, M., J. Sáenz, E. Carrillo y T. Fuller. 2000. **Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica**. Revista de Biología Tropical 48: 689 -702.
- Andrén, H. 1994. **Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review**. Oikos 71: 355-366.
- Andresen, E. 1999. **Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest**. Biotropica 31: 145-158.
- Andresen, E. 2001. **Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Michopholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia**. Journal of Tropical Ecology 17: 61-78.
- Andresen, E. 2002. **Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds**. Biotropica 34: 261-272.
- Andresen, E. y D. J. Levey. 2004. **Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees**. Oecologia 139: 45-54.

- Andresen, E. 2005. **Interaction between primates, seeds and dung beetles in tropical rain forests: a case of diplochory.** Universidad y Ciencia, número especial II: 73-78.
- Andresen, E. y F. Feer. 2005. **The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests.** En: Forget P. M., J. Lambert, P. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds.). **Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment.** CAB International Publishing, Oxon, UK. 410 pp.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. **Lacandona.** En: **Regiones terrestres prioritarias de México.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F. pp. 537-540.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006. **The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico.** Biodiversity Conservation 15: 4159-4179.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano y J. Benítez-Malvido. 2008. **Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in fragmented landscapes at Los Tuxtlas, Mexico.** American Journal of Primatology 70: 69-77.
- Augspurgen, C. K. 1984. **Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distances, light-gaps, and pathogens.** Ecology 65: 1705-1712.
- Beach, J. 1983. ***Posoqueria latifolia* (boca de vieja, guayaba de mico, fruta de mono).** En: Janzen, D. H. (Edit.). **Costa Rica natural history.** University of Chicago Press, Chicago. pp. 307–308.

- Benitez–Malvido, J. 1998. **Impact of forest fragmentation on Seedling abundance in a tropical rain forest.** Conservation Biology 12: 380-389.
- Bergstrom, B. C., L. R. Maki y B. A. Werner. 1976. **Small young beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostrongylid eggs in sheep and cattle jeces.** Proceedings of the Helminthology Society of Washington 43: 171-174.
- Bodmer, R. E., J. F. Eisenberg y K. H. Redford. 1997. **Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals.** Conservation Biology 11: 460-466.
- Brown, J., J. Grover y D. Davidson. 1975. **A preliminary study of seed predation in desert and montane habitats.** Ecology 56:987-992.
- Brown, J., O. Reichman y D. Davidson. 1979. **Granivory in desert ecosystems.** Annual Review of Ecology and Systematics 10: 201-227.
- Bruna, E. M. 1999. **Seed germination in rain forest fragments.** Nature 402: 139.
- Cascante, A., M. Quesada, J. J. Lobo y E. A. Fuchs. 2002. **Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*.** Conservation Biology 16: 137-147.
- Chalfoun, A. D., M. J. Tatnaswamy y F. R. Thompson. 2002. **Songbird nest predators in forest-pasture edge and forest interior in a fragmented landscape.** Ecology Application 12: 858–867
- Chambers, J. C. y 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 Systematics 25: 263-292.

- Chapman, C. A. 1989. **Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds.** Biotropica 21: 148–154.
- Chapman, C. A. y L. J. Chapman. 1996. **Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six african tree species.** Journal of Ecology 12: 491-504.
- Chapman, C. A. y D. A. Onderdonk. 1998. **Forests without primates: primate/plant codependency.** American Journal of Primatology 45: 127–141.
- Chavelas, J. 1988. **Spondias mombin L. arboles útiles de la parte tropical de América del Norte.** Comisión Forestal de América del Norte. Washington, DC, E.U.A. 3: 140-150.
- Chiarello, G. A. 1999. **Effects of fragmentation of the atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil.** Conservation Biology 89: 71-82.
- Chiarello, G. A. 2000. **Density and population size of mammals in remnants of brazilian atlantic forest.** Conservation Biology 14: 1649-1657.
- Cintra, R y V. Horna. 1997. **Seed and seedling survival of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in gaps in amazonia forest.** Journal of Tropical Ecology 13: 257-277.
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1985. **Lista de aves de la estación de biología “Los Tuxtlas”.** Instituto de Biología, UNAM. 41 pp
- Coates-Estrada, R. y A. Estrada. 1986. **Manual de identificación de campo de los mamíferos de la estación de biología “Los Tuxtlas”.** Instituto de Biología, UNAM. 151 pp.

- Comisión Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad. (CONABIO)
<http://www.conabio.gob.mx> (Accesada en Noviembre de 2008).
- Comisión Nacional para las Áreas Naturales Protegidas, (CONANP)
<http://www.conanp.gob.mx> (Accesada en Diciembre de 2009).
- Connell, J. H. 1971. **On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals in rain forest trees.** En: Den Bour, P. y P. Gradwell (Eds.). **Dynamics of populations.** Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen. pp. 298-312.
- Crawley, M. J. 2000. **Seed predators and plant population dynamics.** En: Fenner M. (Ed.). **Seeds, the ecology of regeneration in plant communities.** CAB International Publishing, Oxon, UK. 410 pp.
- Crawley, M. J. 2002. **Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus.** John Wiley & Sons, Chichester.
- Cuaron, A. D. 2000. **Effects of land-cover changes on mammals in a Neotropical region: a modeling approach.** Conservation Biology 14: 1676-1692.
- Cunningham, S. A. 2000. **Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set.** Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B 267: 1149-1152.
- Curran, L., M. I. Caniago, G. D. Paoli, D. Astianti, M. Kusneti, M. Leighton, C. E. Nirarita y H. Haeruman. 1999. **Impact of el niño and logging on canopy tree recruitment in Borneo.** Science 286: 2184-2188.
- Dalling, J. W. y K. E. Harms. 1999. **Damage tolerance and cotyledonary resource use in the tropical tree *Gustavia superba*.** Oikos 85: 257-264.

- Davidson, D. 1977. **Foraging ecology and community organization in desert seed eating ants.** Ecology 58:725-737.
- Davidson, D., J. Brown y R. Inouye. 1980. **Competition and the structure of granivore communities.** BioScience 30: 233-238.
- Davidson, D., R. Inouye y D. Samson. 1985. **Granivory in the Chihuahuan dessert: interactions within and between trophic levels.** Ecology 66: 486-502.
- De la Maza, J. y R. De la Maza. 1985. **La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas México, (Rhopalocera).** Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología Parte II, México. 10: 1-24.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork y A. J. Davis. 1996. **Insects in fragmented forest: a functional approach.** Tree 11: 255-474.
- Dirzo, R. 1994. **Diversidad de la flora mexicana.** Agrupación Sierra Madre, Mexico.
- Duncan, R. S. y C. A. Chapman. 1999. **Seed dispersal and potential forest succession in abandoned agriculture in tropical Africa.** Ecological Applications 9: 998-1008.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. **Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico.** American Journal of Primatology 6: 77-91.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. **Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico.** Journal of Tropical Ecology 7: 459-474.

- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. **Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico.** International Journal of Primatology 17: 759–783.
- Fahrig, L. 2003. **Effects of habitat fragmentation on biodiversity.** Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 487-515.
- Feer, F. 1999. **Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest.** Journal of Tropical Ecology 15: 129-142.
- Fleury, M. y M. Galetti. 2006. **Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation.** Biological Conservation 13: 1-13.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. **Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo.** Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad / Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 439 pp.
- Forget, P. M., J. Lambert, P. Hulme y S. B. Vander Wall. 2005. **Seed fate predation, dispersal and seedling establishment.** CAB International Publishing, Oxon, UK. 410 pp.
- Forman, R. T. T. 1997. **Land mosaics, the ecology of landscapes and regions.** Cambridge University Press. 632 pp.
- Frankie, G. W., H. G. Baker y P. A. Opler. 1974. **Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica.** Journal of Ecology 62: 881–919.
- Gallardo, A., L. Montti y S. P. Bravo. 2008. **Efectos del tacuarembó (*Chusquea ramosissima*, Poaceae) sobre el proceso de dispersión de semillas en la Selva Misionera.** Ecologia Austral 18: 347-356.

- Galetti, M., C. I. Donatti, A. S. Pires, P. R. Guimaraes y P. Jordano. 2006. **Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation.** *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141–149.
- Gentry, A. H. 1982. **Patterns of Neotropical plant species diversity.** En: Hecht, M. K., B. Wallace y E. T. Prance. (Eds.). **Evolutionary Biology: vol 15.** New York and London, Plenum Press. pp 1-84.
- Ghazoul, J. 2005. **Pollen and seed dispersal among dispersed plants.** *Biology Review* 80: 413-443.
- Gilbert, K. A. y E. A. Setz. 2001. **Primates in a fragmented landscape: six species in Central Amazonia.** En: Lessons From Amazonia, R. O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T. E. Lovejoy y R. Mesquita (Eds.). **The ecology and conservation of a fragmented forest.** Yale University Press. New Haven. pp. 262-270.
- Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. **Análisis histórico y perspectivas de las áreas naturales protegidas de México.** *Revista Universidad de Guadalajara.* México. pp. 17-21.
- González, G. F. 1992. **Aves de la Selva Lacandona, Chiapas, México.** En: Bázquez-Sánchez, M. y M. Ramos (Eds.). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación.** Publicaciones Especiales Ecósfera México. 1:173-200.
- González-Zamora, A., V. Arroyo-Rodríguez, O. M. Chávez, S. Sánchez-López, K. E. Stoner y P. Riba-Hernandez. 2009. **Diet of Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) in Mesoamerica: Current Knowledge and Future Directions.** *American Journal of Primatology* 7:1-13.

- Grubb, P. J. 1998. **Seeds and fruits of tropical rainforest plants: Interpretation of the range in seed size, degree of defence and flesh/seed quotients.** En: Newbery D. M. (Ed.). **Dynamics of tropical communities.** Blackwell Science, Oxford, UK. pp. 1–24.
- Guariguata, M. R., J. J. Rosales-Adame y B. Finegan. 2000. **Seed removal and fate in two selectively logged lowland forests with contrasting protection levels.** *Conservation Biology* 14: 1046–1054.
- Guevara, S. S., J. D. Laborde y G. Sanchez-Rios. 2004. **La fragmentación.**
- Hammond, D. S. 1995. **Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico.** *Journal of Tropical Ecology* 11: 295-313.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. **Dung beetle ecology.** Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 481 pp.
- Hartmann, H. y D. E. Kester. 1982. **Propagación de plantas.** México: CECSA.
- Hill, J. L. y P. J. Curran. 2003. **Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation.** *Journal Biogeography* 30: 1391-1403.
- Hingrat, Y. y F. Feer. 2005. **Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana.** *Conservation Biology* 19: 1103-1112.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang y J. A. Tosi. 1971. **Forest Environments in the Tropical Life Zone.** Pergamon Press, Oxford.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. **Ecology of seed dispersal.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.

Instituto Nacional de Biodiversidad de Costa Rica (INBIO)

<http://www.inbio.ac.cr/es> (Accesada Octubre 2009)

Jansen, P. A., M. Bartholomeus, F. Bongers, J. A. Elzinga y J. Den Oudent. 2002.

The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. En: Levey D.J., W. R. Silva y M. Galetti. (Eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.** CAB International Publishing. pp 209-226.

Jansen, P. A., F. Bongers y L. Hemerik. 2004. **Seed mass and mast seeding enhance dispersal by a neotropical scatter-hoarding rodent.** Ecological Monographs 74: 559-589.

Janzen, D. H. 1969. **Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal.** Evolution 23: 1-27.

Janzen, D. H. 1970. **Herbivores and the number of tree species in tropical forests.** The American Naturalist 104: 501-528.

Janzen, D. H. 1971. **Seed predation by animals.** Annual Review of Ecology and Systematic 2: 465-492.

Jorge, y Howe. 2009. **Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central amazon.** Oecologia 161: 709–718.

Laurence, W. F. 2000. **Do edge effects occur over large spatial scales?** Trends in Ecology and Evolution 15: 234-135.

Laurence, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurence y E. Sampaio. 2002. **Ecosystem decay of amazonian forest fragments: a 22-Year investigation.** Conservation Biology 16: 605–618.

- Lazcano-Barrero, M., E. Góngora-Arones y R. Vogt. 1992. **Anfibios y reptiles de la Selva Lacandona**. En: Vázquez-Sánchez, M. y M. Ramos (Eds.). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona; investigación para su conservación**. Publicaciones Especiales Ecósfera México. 1: 145-172.
- Le-Claire, H. A. 2000. **Dispersión de semillas de dos especies arbóreas diseminadas por vertebrados en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica**. Tesis magister scientiae. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 69 pp.
- Le-Claire, H. A. 2001. **Remoción y germinación de semillas de *Dipteryx panamensis* y *Carapa guianensis* en bosques fragmentados de Sarapiquí, Costa Rica**. Revista Forestal Centroamericana 34: 42-46.
- Link, A. y A. Di Fiore. 2006. **Seed dispersal by spider monkeys and its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity**. Journal of Tropical Ecology 22: 235–246.
- Mariaca-Méndez, R. 2002. **Marqués de Comillas, Chiapas: procesos de inmigración en el trópico húmedo de México**. Tesis Doctoral. Universidad Iberoamericana, México.
- Marsh, L. K. y B. A. Loiselle. 2003. **Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of northern Belize**. International Journal of Primatology 24: 65-86.
- Martínez, E., C. Ramos y F. Chiang. 1994. **Lista Florística de la Lacandona, Chiapas**. Boletín de la Sociedad Botánica de México 54: 99-175.
- Martinez-Ramos, M. y A. Soto-Castro. 1993. **Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest**. Plant Ecology 107–108: 299–318.

- Martinez-Sanchez, J. L. 2004. **Fragmentación y remoción de semillas en el piso de la selva húmeda tropical: El caso de la reserva natural de Los Tuxtlas, sureste de México.** Universidad y Ciencia 20: 7-14.
- McEuen, A. B. y L. M. Curran. 2004. **Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments.** Ecology 85: 507–518.
- Medellín, R. A. 1994. **Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México.** Conservation Biology 8: 788–799.
- Medellín, R. A. y M. Equihua. 1998. **Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico.** Journal of Applied Ecology 35: 13–23.
- Meiners, S. J. y E. W. Stiles. 1977. **Selective predation on the seeds of woody plants.** Journal of the Torrey Botanical Society 124: 67- 70.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. **Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot.** Biodiversity and Conservation 8: 1621–1641.
- Mendoza, E. 2005. **Consecuencias de la defaunación contemporánea tropical: efectos sobre la diversidad y procesos ecológicos.** Ph. D. tesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Miller, R. 1998. **Peces Mesoamericanos de la cuenca del río Usumacinta: composición, derivación y conservación.** En: **Abstract of the proceedings of the first everglades nacional park symposium 1985, Miami Florida.** Florida International University, USA. 44-45 pp.
- Milton, K. 1981. **Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species.** The American Naturalist 117: 496–505.

- Milton, K. 1984. **The role of food-processing factors in primate food choice.** En: Rodman, P. S. y J. G. H. Cant (Eds.). **Adaptation for foraging in nonhuman primates.** Columbia University Press, New York, pp 249-79.
- Miranda, C. H. B., J. C. C. dos Santos y I. Bianchin. 1998. **Contribution of *Onthophagus gazella* to soil fertility improvement by bovine fecal mass incorporation into the soil.** Greenhouse studies. Revista Brasileira de Zootecnia 27: 681-685.
- Mittal, I. C. 1993. **Natural manuring and soil conditioning by dung beetles.** Tropical Ecology 34: 150-159.
- Morón, M. 1992. **Estado actual del conocimiento sobre los insectos de la Selva Lacandona.** En: Vázquez-Sánchez, M. y M. Ramos (Eds.). **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación.** Publicaciones especiales Ecósfera México 1: 119-134.
- Muñoz, M. A. 2005. **Análisis ecológico del comportamiento depredador y dispersante de semillas de encina (*Quercus ilex*) por el ratón muruno (*Mus spretus*) y el ratón de campo (*Apodemus sylvaticus*).** Facultad de ciencias del medio ambiente - universidad de castilla-la mancha.
- Murcia, C. 1995. **Edge effects in fragmented forests: implications for conservation.** Trends in Ecology and Evolution 10: 58–62.
- Nathan, R. y H. C. Muller-Landau. 2000. **Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment.** Trends in Ecology and Evolution 15: 278–285.
- Nealis, V. G. 1977. **Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae).** Canadian Journal of Zoology 55: 138-147.

- Norconk, M. A., B. W. Grafton y N. L. Conklin-Brittain. 1998. **Seed dispersal by neotropical seed predators.** American Journal of Primatology 45: 103-126.
- Notman, E. M. y D. L. Gorchov. 2001. **Variation in post-dispersal seed predation in mature peruvian lowland tropical forest and fallow agricultural sites.** Biotropica 33: 621-636.
- Núñez-Iturri, G. y H. F. Howe. 2007. **Bushmeat and the fate of trees with seeds dispersed by large primates in a lowland rain forest in western Amazonia.** Biotropica 39: 348-354.
- Osunkoya, O. O. 1994. **Postdispersal survivorship of north queensland rainforest seeds and fruits: effects of forest, habitat and species.** Australian Ecology 19: 52-64.
- Pardo-Tejeda, E. y M. C. Sánchez. 1977. ***Brosimum alicastrum* (ramón, capomo, ojite, ojoche). Recurso silvestre tropical desaprovechado.** Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos A.C., Xalapa, México. 35 pp.
- Peña-Claros, M. y H. De Boo. 2002. **The effect of forest successional stage on seed removal of tropical rain forest tree species.** Journal of Tropical Ecology 18: 261-274.
- Pennington, T. D. y E. C. M. Fernandez. 1998. **The genus *Inga* utilization.** En: Pennington, T. D. y E. C. M. Fernandez (Eds.). **Royal botanic gardens.** Kew. UK. 167 pp.
- Ponce-Santizo, G., E. Andersen, E. Cano y E. D. Cuarón. 2006. **Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por ecarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala.** Biotropica 38: 390–397.

- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herrerías, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas y K. A. Salazar. 2004. **Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees.** *Biotropica* 36: 131-138.
- Raíz, E. 1959. **Landforms of Mexico: mass, mapa con texto, escala 1:3'000,000.** Cambridge.
- Redford, K. H. 1992. **The empty forest.** *Bioscience* 42: 412-422.
- Righini, N., J. C. Serio-Silva, V. Rico-Gray y R. Martínez-Mota. 2004. **Effect of different primate species on germination of *Ficus (Urostigma)* seeds.** *Zoo Biology* 23: 273-278.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1991. **Sustainable Harvest of neotropical forest animals.** In: **Neotropical wildlife use and conservation.** Chicago, Chicago pp 415-429.
- Rodiles-Hernández, R., E. Díaz-Pardo, y J. Lyons. 1999. **Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja river, Chiapas, Mexico.** *Journal of Freshwater Ecology.* 14: 455-468.
- Roldán, A. I. y J. A. Simonetti. 2001. **Plant-mammal interactions in tropical bolivian forests with different hunting pressures.** *Conservation Biology* 15: 617-623.
- Russo, S. E. 2003. **Responses of dispersal agents to tree and fruit traits in *Virola calophylla* (Myristicaceae): implications for selection.** *Oecologia* 136: 80-87.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. **Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review.** *Conservation Biology* 5: 118-32.

- Schupp, E. W. 1993. **Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals**. *Plant Ecology* 107-108: 15-29.
- Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales, (SEMARNAT) <http://www.semarnat.gob.mx> (Accesada en Diciembre de 2009).
- Shepherd, V. E. y C. A. Chapman. 1998. **Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination**. *Journal of Tropical Ecology* 14: 199-215.
- Stevenson, P. R. 2000. **Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothericha*) at tinigua national park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity**. *American Journal of Primatology* 50: 275-289.
- Stevenson, P. R. 2004. **Fruit choice by woolly monkeys in Tinigua national park, Colombia**. *International Journal Primatology* 25: 367–381.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess y C. Thies. 2002. **Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes**. *Ecology Applications* 12: 354–363.
- Utzurum, R. C. B. y P. D. Heidemann. 1991. **Differential ingestion of viable vs nonviable *Ficus* seeds by fruit bats**. *Biotropica* 23: 311-312.
- Vander Wall, S. B., P. M. Forget, J. Lambert y P. Hulme. 2000. **Seed fate pathways: filling the gap between parent, and offspring**. En: Forget, P. M., J. Lambert, P. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds.). **Seed fate predation, dispersal and seedling establishment**. CAB International Publishing, Oxon, UK. 410 pp.
- Vander Wall, S. B. 2002. **Secondary dispersal of jeffrey pine seed by rodent scatter-hoarders: the roles of pilfering, recaching and a variable**

- environment.** En: Levey, D.J., W. R. Silva y M. Galetti (Eds.). **Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation.** CAB International Publishing. pp. 193-208.
- Vander Wall, S. B. y W. S. Longland. 2004. **Diplochory: are two seed dispersers better than one?** Trends in Ecology and Evolution 19: 155-161.
- Vander Wall, S. B., K. M. Kuhn y M. J. Beck. 2005. **Seed removal, seed predation, and secondary dispersal.** Ecology 86: 801-806.
- Vásquez-Sánchez, M. A. y M. A. Ramos. 1992. **Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación.** ECOSFERA. 436 pp.
- Vulinec, K. 2000. **Dung beetles (Coleoptera: Scarabeidae), monkeys, and conservation in Amazonia.** The Florida Entomologist 83: 229-241.
- Wenny, D. G. 1999. **Two-stage dispersal of *Guarea glabra* and *G. Kunthiana* (Meliaceae) in Monteverde, Costa Rica.** Journal of Tropical Ecology 15: 481-496.
- Wong, T. C. M., N. S. Sodhi y I. M. Turner. 1998. **Artificial nest and seed predation experiments in tropical lowland rainforest remnants of Singapore.** Biological Conservation 85: 97-104.
- Wright, S. J., H. Zeballos, I. Domínguez, M. M. Gallardo, M. C. Moreno y R. Ibanez. 2000. **Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a Neotropical forest.** Conservation Biology 14: 227-239.
- Wright, S. J. y C. Duber. 2001. **Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea***

***butyracea*, with implications for tropical tree diversity.** Biotropica 33: 583-595.

Wright, S. J., A. Hernandez y R. Condit. 2007. **The bushmeat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds, and seeds dispersed by bats, birds, and wind.** Biotropica 39: 363–371.

Wunderle, J. M. 1997. **The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands.** Forest Ecology Management 99: 223–235.

Zimmerman, J. K., J. B. Pascarella y T. M. Aide. 2000. **Barriers to forest regeneration in an abandoned pasture in Puerto Rico.** Restoration Ecology 8: 350-360.