

35
Ley



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS PROFESIONALES
IZTACALA

“UN ANALISIS EXPERIMENTAL DE LA DEPREDACION DE SEMILLAS POR VERTEBRADOS TERRESTRES EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS”

TESIS PROFESIONAL
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
B I O L O G O
P R E S E N T A
GABRIEL GUTIERREZ GRANADOS

DIRECTOR DE TESIS: BIOL. RICARDO FRIAS L.
INSTITUTO DE ECOLOGIA-UNAM

ASESOR DE TESIS: DR. RODOLFO DIRZO
INSTITUTO DE ECOLOGIA-UNAM

LOS REYES IZTACALA, TLALNEPANTLA, EDO. MEX. NOVIEMBRE 1999



TESIS CON
ALLA DE ORIGEN

23 1999



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

Dedicatoria	i
Agradecimientos	ii
Resumen	iii
CAPITULO 1	
Marco teórico	
Interacción Planta-Vertebrado	1
Remoción semillas	1
Las Selvas húmedas de México	3
Características generales de las selvas húmedas	5
Los mamíferos de México	7
Conservación	10
Defaunación	11
CAPITULO 2	
Antecedentes	16
Justificación	17
Objetivos	17
Especies de estudio	17
Zona de estudio	18
Vegetación	19
Fauna	21
Clima	22
Geología	23
Edafología	23
Fisiografía	25
Hidrografía	25
Método	26
Diseño experimental	26
Colecta de semillas	27
CAPITULO 3	
Resultados	31
Discusión	41
Conclusiones	45
Bibliografía	47



RESERVA INTEGRAL DE LA BIOSFERA
MONTES AZULES

*Al final de mi vida quiero voltear al cielo, y cada estrella que
vea sea un logro y no lo contrario*

Anónimo

*La ciencia es un camino largo, que muy a menudo cambia de forma
pero no de sentido*

Isaac Asimov

*A mi mamá: Gracias a tus cuidados, consejos y eterna motivación, logro dar un
paso más en la vida*

A mi papá: Ejemplo de trabajo, esfuerzo y sacrificio.

A Tere: Por compartir y descubrir la biología conmigo

A Yessang

Agradecimientos

Los agradecimientos por lo general se dedican a quien de una manera u otra han influido de manera directa en el trabajo realizado. Pero este primer agradecimiento se lo quiero dar a alguien a quien no conocí de otra forma, más que por sus trabajos encaminados a la Ecología de la Conservación GRACIAS: Al Gentry

Quiero agradecer en primer lugar al Dr. Rodolfo Dirzo por darme la maravillosa oportunidad de conocer la Lacandona, gracias a esto mi vida dio una vuelta de 180° hacia la ecología tropical y las interacciones planta-animal. Te agradezco Rodolfo, Tú amistad, apoyo y observaciones al trabajo de tesis.

Gracias Ricardo por dirigir este trabajo a pesar de tus múltiples tareas de biopolítico y por descifrar y encaminar la intrincada manera que tengo de escribir. Asimismo por todo el apoyo que me haz dado tanto tú como la estación Chajul. Gracias también Catalina Chávez, Patricia Álvarez, Daniel Muñoz y Rodolfo García, por los comentarios realizados a mi trabajo de tesis.

No se me puede olvidar dar las gracias a Karina y Ek (por la bienvenida a la Lacandona), por su invaluable e inolvidable compañía y consejos dentro de aquella maravillosa selva, gracias por enseñarme a maravillarme.

Las siguientes personas han influido de una manera muy importante en mi formación a lo largo de la carrera: Rodolfo García Collazo, me has enseñado lo que es ser un buen profesor y amigo, aparte de lo importante de la conservación dentro de las ANP. Alvaro Hernández, tu ejemplo de dedicación al trabajo y amistad es lo mejor que conseguí en el INP. Oscar Sánchez H, gracias por tu esfuerzo al enseñarme biología de la conservación (en la que quede atrapado), “Ante la duda siempre a favor de la naturaleza”.

Quiero agradecer también a mis amigos de Iztacala, con quien disfrute los maravillosos días de campo que algunos les decían prácticas de campo. Blanca, Olga, Juanito, Cris, Angélica (mugrosa), Chayo, Ana, Andrea, Horte y Rene. Un agradecimiento muy especial es para TERE, quien además de compañera de carrera, es una compañera de la vida.

Gracias a Ti, PAPÁ, quien al comienzo de esta tesis te tuviste que adelantar, pero cumplí lo prometido termine la tesis, ahora a seguir adelante

Gracias a toda la fauna del LIPA, sobre todo a Cecilia, Gume, Armando y Raúl (estadística y aventones al metro), quienes de una u otra manera me ayudaron con consejos y observaciones aparte de algunos ratos frente a la computadora. Quiero agradecer de manera especial a Juan Carlos (Ficus), por la hospitalidad que recibí en su casa por parte de él y su familia, cuando estuve en su país de origen (Jalapa, Ver.) con motivo del IV congreso de mastozoología, gracias Juan por enseñarme lo que es un Amigo.

Gracias Gonzalo, Víctor, Marú y Angelita, su apoyo moral y económico hizo realidad esta tesis, gracias a Vicky, Gaby, Eva, Ale y Marce. De manera especial te agradezco a ti Angelin (y Yesy), por estar conmigo en las buenas y en las malas y por traer a YESSANG.

Esta tesis se realizó gracias a la Beca que me otorgó Fundación-UNAM. El trabajo de campo fue posible gracias a las facilidades otorgadas por la Estación Biológica Chajul, a través del Coordinador Científico Ricardo Frias y el presupuesto operativo del Instituto de Ecología y apoyo económico de la National Geographic Society otorgados al Dr. Rodolfo Dirzo.

Resumen

Las selvas y los mamíferos que habitan dentro de ellas están sometidos a una fuerte presión humana. Acciones como la deforestación han ocasionado que grandes porciones de vegetación natural se vean fragmentadas y aisladas del continuo de vegetación, lo que afecta de manera indirecta a las poblaciones de mamíferos que habitan en estas. Además, de manera directa los mamíferos se ven afectados por acciones como la caza y tráfico ilegal de especies. En conjunto estas acciones han contribuido a acentuar el proceso de defaunación que se ve generalizado en todas las selvas tropicales. La meta principal de este trabajo, es evaluar el papel relativo que tienen como depredadores de semillas, los mamíferos pequeños y otros de talla mayor. Las especies utilizadas fueron *Brostmum alicastrum*, *Guarea megalifolia* y *Virola koschnyi*. Se utilizó un diseño de exclusión de mamíferos con tres condiciones experimentales. 1) impermeable, parcela rodeada por malla a manera que se evitará el acceso de los mamíferos a las semillas que se colocaban experimentalmente, 2) semi-impermeable, con el mismo diseño que el anterior, pero con perforaciones en la base de la malla, para permitir el acceso de los ratones a las semillas y 3) testigo, a esta parcela no se le colocó malla lo que permitía el acceso de cualquier mamífero terrestre. Las semillas utilizadas para el experimento fueron colocadas dentro de las exclusiones y parcela testigo, con las densidades naturales que se encontraban en el suelo de la selva. La depredación de semillas de *B. alicastrum* fue del 86% y 88% en los tratamientos semi-impermeable e impermeable respectivamente. Para *G. megalifolia*, fueron depredadas un 60% en el tratamiento impermeable y un 62% en el semi-impermeable y en *V. koschnyi* la depredación de semillas en ambos tratamientos fue total. Lo que nos permite suponer que los roedores son los principales depredadores de semillas en el sotobosque de la selva Lacandona, convirtiéndolos en especies clave para la dinámica de la selva. Esto es constante con los datos obtenidos para otras selvas tropicales y en general otros ecosistemas. Así la depredación de semillas realizada por ratones, junto con la herbivoría causada por los mamíferos herbívoros, constituye una importante causa de mortalidad de las etapas jóvenes de muchas plantas dentro de las selvas. Aun cuando existen otros factores que es necesario explorar como es la influencia del tamaño de la semilla en la depredación de las mismas y el papel real de los mamíferos medianos y grandes. Es importante conservar las grandes áreas donde las poblaciones de mamíferos grandes, medianos y pequeños se mantengan, para así conservar los procesos ecológicos y evolutivos en los que participan.

Marco Teórico

Interacción planta-vertebrado

El alto número de especies que existen en las selvas tropicales da como resultado una gran variedad de interacciones, de las cuales destacan por su importancia las que se dan entre plantas y animales. Las interacciones planta-animal tienen dos posibles niveles de interpretación: proximal (ecológico) y distal (evolutivo) (Dirzo 1984). Bajo el primer enfoque se han realizado un número de estudios de interacción planta mamífero, con especial énfasis en el papel de los mamíferos como dispersores de semillas (Janzen 1981a, 1981b, Bodmer 1991, Galindo-González 1998), depredadores de semillas y herbivoría (Dirzo 1987, Pizo 1997). Pero es en últimas fechas que estos trabajos tomaron un sesgo importante, ya que analizan los posibles efectos, a corto y largo plazo que tienen los vertebrados en la estructura y dinámica de las selvas (Howe 1990a, Terborgh y Wright 1994, Terborgh *et al* 1993). Esto es importante porque diversos investigadores han aseverado que los trópicos son una fuente importante de especiación y evolución (Dobzansky 1950, Schupp 1988, Jablonsky 1993).

Batzli (1994) ha dividido a las interacciones planta- vertebrado, en dos grupos según el nivel de respuesta. El primer grupo es aquel donde la calidad y cantidad del recurso vegetal como alimento contribuye en la determinación de los patrones de distribución y abundancia de los vertebrados herbívoros, en especial de los mamíferos. El segundo grupo se da cuando las actividades de los mamíferos cambian las características vegetales en cuanto a fisiología, desarrollo y reproducción (Janzen 1970, Batzli 1994), lo que afecta y determina la abundancia y distribución de las plantas.

Muchos vertebrados tropicales desarrollan sus actividades principalmente a nivel del sotobosque específicamente sobre semillas y plántulas, lo que provoca una mortalidad de éstas, que se refleja en los patrones espaciales de la población y la diversidad de la comunidad vegetal. Se ha argumentado que esto da como resultado que para las zonas tropicales exista un bajo número de individuos por especie, en contraste con la alta diversidad de especies para un mismo lugar (Janzen 1970, 1971, Schupp 1988, Danell *et al* 1994).

Remoción de semillas

Una de las interacciones más importantes que se dan entre plantas y vertebrados dentro de las selvas es la remoción de semillas (cambio de posición espacial de una semilla, que implica tanto depredación como dispersión). Las semillas son el principal medio de propagación sexual en plantas, además de ser la única fuente de alimento en los primeros estadios de la plántula. La alta

calidad de los nutrientes que tienen las semillas las hacen un atractivo alimento para los vertebrados, quienes en algunos casos favorecen su dispersión. Las semillas que son dispersadas por animales presentan cubiertas comestibles (arilos o pulpas) que son ingeridas por los dispersores, quienes regurgitan o expulsan las semillas posteriormente. Otra variante de este tipo de dispersión es la presencia de estructuras modificadas (ganchos o revestimientos pegajosos) que adhieren la semilla al pelo o las plumas de involuntarios dispersores (Charles-Dominique 1993).

En las selvas los patrones de dispersión predominantes son dos: la zoocoria (dispersión de semillas por animales que las han ingerido o las transportan pegadas a alguna parte del cuerpo) y la anemocoria (dispersión de semillas por el viento). De estos dos medios de dispersión, la zoocoria se presenta principalmente en los lugares cerrados como la selva primaria. Esta tendencia parece estar fundamentada en que los frugívoros evitan los claros, sitios en los que tienen mayor probabilidad de ser depredados y/o por que hay menos lugares de percha o descanso (Smith 1984).

En las selvas húmedas la remoción de semillas constituye un recurso importante para ambos interactuantes (vertebrado y planta). Dentro de estos ecosistemas se estima que más del 80% de las aves y mamíferos dependen de este tipo de interacción como fuente de alimento. Mientras que una proporción semejante de las plantas tropicales depende del transporte que hacen los vertebrados de sus semillas para poder dispersarse (Janzen 1971, Herrera 1985, Estrada y Fleming 1986, Fleming 1987). Esto tiene fuertes implicaciones si consideramos que plantas con semilla y animales capaces de dispersarlas han surgido en épocas muy cercanas, se puede considerar que ambos son grupos que han evolucionado paralelamente (Jansen 1983, Thompson 1989). Aun cuando no podemos hablar estrictamente de coevolución, si de lo que ha sido denominado coevolución difusa. La remoción al nivel del suelo de la selva se lleva a cabo por varios grupos de animales entre los que destacan por su número y riqueza los roedores. Estas características hacen de estos vertebrados uno de los principales dispersores de semillas en las selvas (Smythe 1986). Pero también algunos mamíferos grandes como son tapires (*Tapirus bairdii*), y medianos como, pecaríes (*Tayasu tajacu* y *T. pecari*) y venados (*Mazama spp*) juegan un papel importante en la dispersión de semillas del sotobosque (Bodmer 1991).

La semilla como unidad fundamental de dispersión, juega un importante papel en la dinámica de las poblaciones vegetales, al favorecer la colonización de nuevos hábitats y mantener las poblaciones ya establecidas. Howe y Smallwood (1982) sintetizan el papel que juegan las semillas en el reclutamiento de las plantas mediante dos hipótesis:

1 - *Hipótesis del escape*: se refiere a que la mortalidad de semillas y plántulas es muy elevada bajo el árbol madre y se reduce lejos de este. La mortalidad es causada por depredadores y patógenos específicos de ciertos hospederos, ya que los depredadores generalmente están cerca de los adultos

reproductivos donde los recursos que usan estos organismos son abundantes. En este escenario, la hipótesis de escape establece que la dispersión disminuye la mortalidad de la progenie asociada a la vecindad de la planta progenitora. En otras palabras la dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas lleguen a sitios donde las presiones de depredación son menores (Janzen 1970, Connell 1971, Howe y Smallwood 1982).

2.- *Hipótesis de la dispersión dirigida*: Las semillas dispersadas son llevadas por su vector (exclusivamente zoocoro) a sitios donde la probabilidad de establecimiento y desarrollo de las plantas es máximo. Se puede decir que las semillas tienen una direccionalidad que depende de los hábitos del dispersor (Howe y Smallwood 1982).

Ecológicamente la remoción de las semillas confiere varias ventajas:

- 1) Reduce los riesgos de mortalidad que la progenie puede experimentar cerca del árbol madre (Janzen 1970, Connell 1971, Howe 1980)
- 2) Aumenta la probabilidad que tiene la progenie de colonizar lugares donde la disponibilidad de recursos es elevada, lo que favorece que no existan efectos por endogamia y negativos densodependientes (Murray 1988).
- 3) Reduce la posibilidad de interacciones competitivas madre-hijo y entre plantas hermanas (Dirzo y Dominguez 1986).

Asimismo, el desarrollo de la semilla y el paso de esta a plántula se ve afectado por factores ambientales e interacciones bióticas, como son la depredación por invertebrados y vertebrados, daño por patógenos, efectos de desecación e inundación (Hammond 1995). Dentro de esta dinámica los frugívoros y herbívoros, juegan un papel importante en la distribución de las plántulas. Esto ha sido evaluado en diferentes lugares del trópico en los que han medido el patrón de distribución espacial y la sobrevivencia de las plántulas (Julliot 1997, Forget 1996, DeSteven y Putz 1984). Esto permite suponer una gran importancia de la fauna sobre las comunidades vegetales y sobre ellas mismas, asunto que se vuelve preocupante dado que las selvas se encuentran bajo fuertes presiones de explotación a pequeña y gran escala (Khasa y Dancik 1997). Los resultados de estas presiones también se hacen evidentes genética y demográficamente, provocando la reducción en el tamaño de las poblaciones, así como su fragmentación, y aislamiento (Soulé 1986, Primack 1993, Meffe y Carroll 1994).

Las selvas húmedas de México

México es una región privilegiada en cuanto a diversidad vegetal se refiere, de hecho existen pocos países que tengan representado en su territorio toda la diversidad de comunidades

vegetales que aquí se encuentran siendo los únicos que se le aproximan Perú, la India y en cierto modo Australia (Rzedowski 1992).

Dentro de la gran diversidad de comunidades vegetales se han reconocido como los de mayor diversidad vegetal a las selvas húmedas o bosque tropical perennifolio como también se le denomina. Este tipo de vegetación cubre un 6.04% del territorio, del cual el 5.24% presenta condiciones aparentemente integras y un 0.8% presenta distintos grados de perturbación Nacional (Flores y Gerez 1994). A su vez Masera *et al.* (1997), estimó que ha mediados de los 80's, era del 18.8% de la extensión total del país.

Por su parte, Rzedowski (1994) hace referencia a que la extensión original de selva en el país era de un 10% del territorio nacional, dentro del cual, las principales áreas se encontraban en la selva Lacandona (Chiapas) y en la región de Los Chimalapas-El Ocote (Oaxaca-Chiapas).

En el Inventario Nacional Forestal (INF) del año de 1994 se marca que existe en el país una cobertura de selva íntegra de 2.94%, cifra alarmante si no existiera otro parámetro definido como selva fragmentada (que presenta las características estructurales de las selvas, pero que han perdido continuidad espacial con el hábitat original), que cubre un 3.43% del territorio nacional lo que da un total de 6.37% de cobertura total. La distribución de las selvas húmedas de acuerdo al INF se da en la vertiente del Golfo de México, en la vertiente del Pacífico, Istmo de Tehuantepec, Norte de Chiapas y Península de Yucatán. Esta distribución parece ser muy extensa pero en realidad no es así, ya que esta sería la distribución histórica de este tipo de vegetación, y en la actualidad se encuentra restringida a parches aislados (Fig 1)

La distribución de la selva húmeda es difícil de evaluar ya que un alto porcentaje de esta se encuentra perturbada, y cualquier estimación resulta bastante relativa ya que en la actualidad, muchos de los pastizales, campos agrícolas y acahuales alguna vez fueron selvas tropicales (Cedeño 1982)

Se reconoce que originalmente este tipo de vegetación se extendía norteñamente hasta el sur de San Luis Potosí (Dirzo 1992), sin embargo debido a la acción humana éste límite se ha modificado, siendo el límite actual de distribución la zona de los Tuxtlas en el estado de Veracruz (Dirzo y Miranda 1991). En distintos mapas de distribución aun se sigue marcando como una zona de presencia de selva la porción sur de San Luis Potosí, debido a que toman atributos de selvas subperennifolias que se discuten en Dirzo y Miranda (*op cit.*)

Cabe mencionar que en cuanto al Inventario Forestal y a los datos reportados por Rzedowski, se considera como selva tropical perennifolia tanto variantes de la vegetación perennifolia como de vegetación subperennifolia mientras que Flores y Gerez (1994) no reportan que tipo de vegetación evalúan, aunque parte de los datos que presenta son tomados de Rzedowski

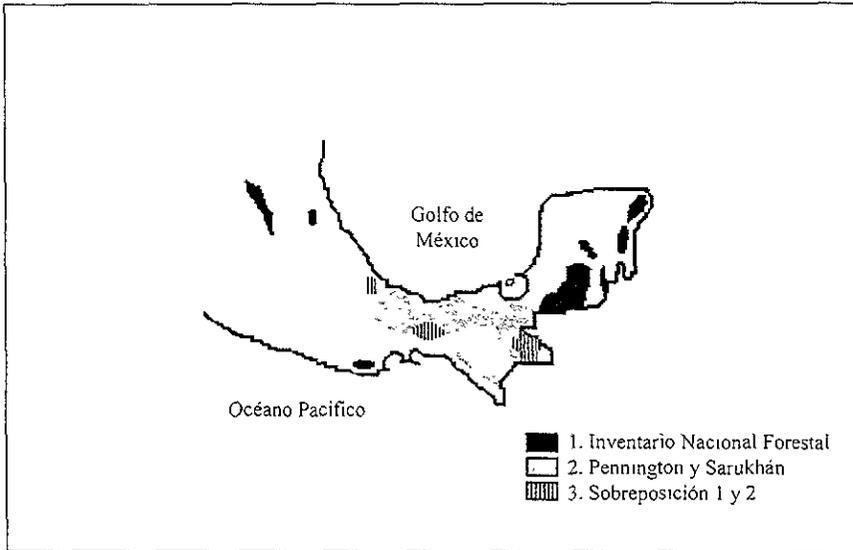


Figura 1. Distribución Actual de la selva alta perennifolia según el Inventario Nacional Forestal de 1994, en esta distribución se marca como límite más norteño la parte sur del estado de San Luis Potosí. Asimismo se presenta la distribución dada por Pennington y Sarukhán (1998). En pequeñas porciones de la distribución dada por ambos, coincide la cobertura de selva. (área marcada con rayas).

Características generales de las selvas húmedas

Para poder describir las características generales de las selvas húmedas mexicanas es necesario acudir a la historia geológica del país. El territorio nacional ha sido dividido en 11 provincias morfotectónicas con características únicas para cada una. En el sureste donde se encuentra la principal área de distribución de las selvas tropicales, se presenta una composición geológica variada y compleja, que se dan en pocas zonas del país. Esto se refleja en una variedad de climas que provoca una heterogeneidad única, que da como resultado una biota megadiversa (Ferrusquía-Villafranca 1993).

Dentro de las selvas, se presenta un patrón complejo de organización que va desde el estrato rasante hasta la parte más alta de la copa de los árboles, lo cual confiere una estratificación al sistema (ver McArthur y McArthur 1961). Si bien por lo estático del concepto, este no se puede adaptar a la dinámica natural de la selva, no obstante es una importante ayuda para separar en factores bioclimáticos (cada estrato está definido por las concentraciones de CO₂, intensidad de la luz, temperatura, humedad y evaporación) estos ecosistemas (Bourgeron 1983, Tauto y Yoda 1983). De igual manera, la distribución horizontal de la vegetación en una selva se ve influenciada por factores climáticos, bióticos y edáficos, destacan los estadios temporales de sucesión. Estos pueden ser a diferentes escalas que van desde ecosistemas, gradientes altitudinales, hasta los que se encuentran en una selva, donde las características del suelo, así como la intensidad de luz, influye en la presencia de diferentes tipos de vegetación (Connell y Orios 1964, Whittaker y Goodman 1979, Brunig 1983).

Las selvas juegan un papel importante en cuanto a productividad, lo que ha quedado demostrado por distintos investigadores: Morphy en 1972 (citado en Jordan 1983) midió una producción de 3000 g/m², de hojarasca al año. Al confrontar estos datos contra otro ecosistema terrestre, como puede ser un bosque templado con una producción de hojarasca de 2160 g/m² al año, demuestra que son los ecosistemas terrestres más productivos (Jordan 1983).

En las selvas húmedas se presentan los más altos números de especies animales y vegetales en relación a cualquier otro ecosistema (Connell 1978, Jacobs 1988). Existe principalmente vegetación del tipo leñoso y de grandes dimensiones formando un amplio dosel, en cuyo espacio se presentan enredaderas, lianas y epífitas (Mabberley 1983, Tomlinson 1983). La combinación de estos elementos da como resultado un conjunto extremadamente complejo.

En una selva se pueden encontrar diferentes patrones de distribución animal dependiendo de los hábitos de alimentación y de la disponibilidad del recurso. Charles-Dominique (1993), menciona que la competencia por una misma categoría de alimentos, da como resultado una

serie de adaptaciones en los hábitos de los organismos. En este contexto existen reportes en los que se resalta la "repartición" de los recursos entre murciélagos frugívoros (principalmente *Artibeus*) y aves, lo que proporciona un medio de dispersión a la planta (Galindo-González 1998) Este es un solo ejemplo y demuestra lo complejo que puede resultar la interacción en el aprovechamiento de los recursos en una selva y apoya la idea de que este ecosistema es uno de los más frágiles, dado las múltiples interacciones que se desarrollan dentro de éstas, y susceptibles a las actividades antropogénicas. En estas, se presenta un alto número de especies y pocos endemismos. De igual manera que en las plantas, la porción sur del país presenta el mayor número de especies de vertebrados del país. Esta zona comprende la Sierra Madre del Sur (Oaxaca-Chiapas) donde la vegetación predominante es la selva húmeda (Fa y Morales 1993) (Tabla 1)

Tabla 1 Número de especies de vertebrados terrestres presentes en la selva húmeda mexicana (Flores y Gerez 1994)

Clase	Endémicos a México	No endémicos a México	Total
Anfibios	5	17	22
Reptiles	13	67	80
Aves	6	57	63*
Mamíferos	2	30	32*

*El número de especies de estos grupos ha aumentado a la fecha.

De estas especies, 25 están catalogadas en peligro de extinción lo que representa el 12.6% del total en este ecosistema (Flores y Gerez 1994) Datos recientes, específicos para mamíferos reportan, que solo para el estado de Chiapas, 25 especies están catalogadas en peligro (Ceballos *et al* 1998). Esto aumenta en forma considerable los datos globales a los que se refieren Flores y Gerez (*op cit*)

Las selvas de México presentan una amplia riqueza vegetal, dentro de la cual, el estado de Chiapas es el más rico con 8270 especies (Rzedowski 1993) Aunque en general la mayor riqueza de especies vegetales, se encuentra en todas aquellas zonas ubicadas en los trópicos, como es el caso de Chiapas (Rzedowski *op cit*).

Florísticamente, la selva húmeda mexicana presenta vínculos con Centro y Sudamérica Este vínculo hace a las selvas del sur muy importantes a nivel regional (Rzedowski 1993), aunque tengan un bajo nivel de endemidad.

También existen otras características inherentes a las selvas que hacen que este sea un ecosistema de mucha valía para el hombre, como son los servicios directos: i) la explotación de recursos forestales, ii) extracción de principios químicos para la elaboración de medicamentos, iii) extracción de plantas con fines de ornato (Khasa y Dancik 1992). Otro grupo de satisfactores son los llamados servicios indirectos, entre estos i) captación del CO₂ (Masera *et al* 1997), ii)

reguladores del clima local, iii) belleza escénica y iv) abastecedoras de cuencas hidrológicas (Khasa y Dancik 1992).

Los mamíferos de México

Tabla 2. Número de especies de vertebrados terrestres en México así como el número de especies de distribución restringida al país (Flores y Gerez 1994, Ceballos y Sánchez 1994).

Grupo	Total de especies	Especies que habitan solo en México
Aves	961	78
Mamíferos	456	141
Reptiles	717	368
Anfibios	284	173

Dentro de la gran variedad de vertebrados que existen en México a nivel de mamíferos, México es un país considerado muy diverso (tabla 2). De hecho en el país tenemos más especies de mamíferos que las que se han reportado para los E.U.A. y Canadá juntos. La riqueza de esta fauna se debe principalmente a la endemidad y afinidades zoogeográficas (dado a que existen un alto número de hábitats con características ambientales específicas que favorecen el establecimiento de una especie en particular), lo que tiene una relación directa con la posición geográfica, topografía, diversidad de hábitats e historia geológica del país. En México existen 449 especies de mamíferos terrestres representados en 10 órdenes, de los cuales los roedores son el orden más rico en número de especies (Fig. 2).

Si se relaciona la riqueza mastozoológica con la diversidad de hábitos alimenticios, se encuentra que son los herbívoros (roedores, lagomorfos y mamíferos ramoneadores) el grupo mejor representado (Fig. 3) (Ceballos y Navarro 1991) Este factor es importante al considerar que es un gremio que interactúa directamente con el recurso vegetal y cualquier presión que se ejerce sobre ellos se ve reflejada en la dinámica vegetal.

Uno de los estados del país donde mejor se ha manifestado la diversidad de mamíferos es el estado de Chiapas que, debido a su localización geográfica, características fisiográficas y climáticas, tiene mamíferos tanto de la región neártica como de la neotropical. En esta zona se presenta una alta diversidad mastozoológica con alrededor de 180 especies distribuidas en 9 órdenes. De los mamíferos distribuidos en el estado, cinco órdenes se encuentran en la zona delimitada por la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules dos de las tres especies de primates registradas para el país, una especie de perisodáctilos y cuatro especies de artiodáctilos. El grupo alimenticio dominante son los herbívoros (Tabla 3) (Aranda y March 1987).

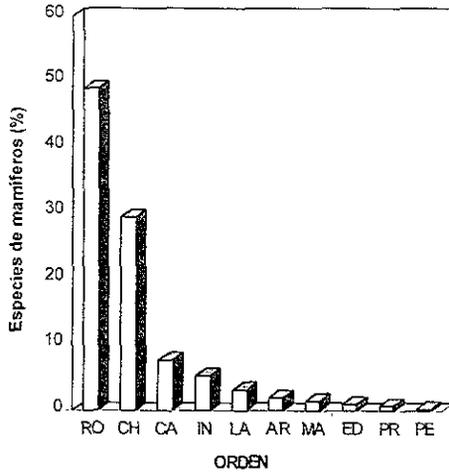


Fig 2 Porcentaje de especies distribuidas dentro de los 11 órdenes de mamíferos terrestres presentes en México: roedores (RO), quirópteros (CH), carnívoros (CA), insectívoros (IN), lagomorfos (LA), artiodáctilos (AR), marsupiales (MA), edentados (ED), primates (PR), perisodáctilos (PE). (Ceballos y Navarro 1991)

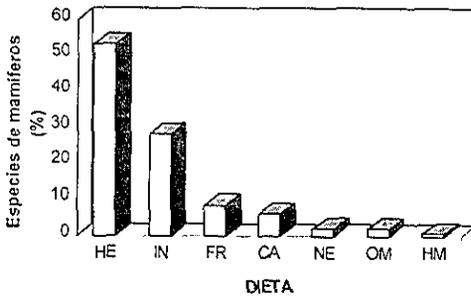


Fig 3 Porcentaje de especies por categoría de dieta para los mamíferos mexicanos (Ceballos y Navarro 1991). herbívoros (HE), insectívoros (IN), frugívoros (FR), carnívoros (CA), nectarívoros (NE), omnívoros (OM) y hematófagos (HM)

Tabla 3. Número de especies de mamíferos presentes en el estado de Chiapas (Datos tomados de Aranda y March 1987)

Orden	Num. de Especies	Presencia para el estado (%)
Marsupiales	7	3.8
Insectívoros	9	4.9
Quirópteros	91	49.5
Primates	3	1.6
Edentados	4	2.2
Lagomorfos	3	1.6
Roedores	42	22.8
Carnívoros	19	10.3
Perisodáctilos	1	0.5

Los mamíferos de México, así como los de toda la zona tropical, se encuentran bajo serias presiones por parte de las actividades humanas. Leopold en 1987 ya mencionaba que en el país las posibilidades de realizar una explotación de la fauna silvestre eran inmensas, pero si se continuaba con el ritmo que hasta el momento se tenía, llegaría el momento en que se presentarían serios problemas de conservación.

Hasta el momento 9 especies de mamíferos se han extinguido o desaparecido, 96 se encuentran en peligro de extinción, 33 amenazadas y 46 se consideran frágiles (Ceballos 1993 Ceballos *et al.* 1998). Dentro de estas especies en peligro se encuentran el tapir (*Tapirus bairdi*) y las tres especies de monos que tienen distribución en el país. Por esto, la conservación de los mamíferos así como de la biodiversidad en general, se debe considerar una prioridad.

Uno de los elementos a usar en las estrategias de conservación de la fauna de México, es su manejo desde un punto de vista comercial. El consumo de carne de monte mediante el establecimiento de criaderos o la simple recreación deben de ser las pautas para una conservación integral de la fauna y sus ecosistemas. En este sentido una de las estrategias instrumentadas para la conservación en nuestro país son los denominados sistemas de unidades para la conservación manejo y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre (UMA). En este modelo la intención es la de crear oportunidades de aprovechamiento que sean complementarias a otras actividades convencionales, impulsando el desarrollo de fuentes alternativas de ingresos y la conservación de la vida silvestre.

La extirpación de la fauna altera la diversidad a nivel local, no solo por el hecho de que desaparezcan las especies animales, sino también porque se ve afectada la estructura y composición

de la diversidad vegetal (ver Harper 1969) Por otra parte la defaunación es difícil de cuantificar por lo complejo que resulta el estudio de la fauna en su medio natural, además de que éste fenómeno no puede ser detectado por imágenes ni sensores remotos

Conservación.

Vovides y Gómez-Pompa en 1977 (citado en Flores y Gerez 1994) reconocieron que los ecosistemas más amenazados por el cambio del uso de suelo en México son las selvas tropicales Estos ecosistemas se han visto seriamente disminuidos debido principalmente a actividades humanas, que han provocado un proceso de deforestación que ha aumentado a partir de los años 60's. La deforestación se acrecentó en los 70's, con proyectos de desarrollo de sistemas habitacionales, de cultivo tecnificado, apertura de caminos y carreteras (Cedeño 1982). A esto se le puede sumar la conversión de áreas forestales con el objetivo de implementar actividades de ganadería extensiva, lo que ha provocado que amplias extensiones de selva sean taladas de manera aislada, lo que conlleva a la presencia de parches de vegetación natural dentro de una matriz de ecosistemas modificados (Cedeño 1982).

Además con el fin de preparar la tierra para el sembrado se procede a la quema de terrenos muchas veces de selva virgen. Estas quemas se realizan de manera descontrolada extendiéndose a otros terrenos arbolados lo que provoca incendios forestales. Este tipo de procesos han generado pérdidas de vegetación natural como ocurrió en Quintana Roo (Cedeño 1982). La presión humana y el aumento de la extensión de los terrenos agrícolas ha causado una reducción importante del hábitat para cientos de especies (Hubell y Foster 1992).

Como resultado de estos procesos de degradación, en el país se presentan tasas de deforestación que varían según las diferentes estimaciones entre 400,000 a 1.5 millones de ha/año, lo que da en promedio una tasa de deforestación de 1.6% anual (Tabla 4), que representa una pérdida de cobertura para las selvas tropicales de 560,000 ha por año. Lo que resulta en tasas de deforestación son más altas para las selvas (húmedas y secas) que para los bosques templados (Maser *et. al* 1992, 1997).

Tabla 4 Tasas de deforestación para distintos ecosistemas terrestres en México (Tomado de Maser *et al.* 1992, 1997)

TIPO DE BOSQUE	DEFORESTACIÓN (MILES-HA/AÑO)	TASA DE DEFORESTACIÓN (% ANUAL)
Templado de coníferas	163	0.06
Templado de latifoliadas	82	0.94
Selva húmeda	237	2.44
Selva seca	322	2.02

Debido a la constante presión que se ha ejercido sobre los recursos naturales, éstos se han visto alterados y muchas veces perdidos. Por este motivo se han presentado distintas propuestas, que van desde la clásica conservacionista de “no tocar” un recurso, que con el paso del tiempo ha resultado obsoleta, hasta la visión integral y quizá utópica del desarrollo sustentable (Maserá *et al* 1997).

Diversas agencias internacionales se han dedicado a generar investigación apoyando proyectos enfocados a la conservación de las selvas húmedas. Agrupaciones como la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y el Fondo para la Vida Silvestre (WWF siglas en inglés) han dado impulso a la conservación de estas áreas prioritarias como se les ha catalogado.

Las Áreas Naturales Protegidas (ANP) en nuestro país, cubren aproximadamente un 5% del territorio con un total de 111 reservas para 1997. El principal motivo de la creación de estas reservas es el de la preservación de los recursos. Estas áreas naturales se encuentran integradas dentro del Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SINAP), representadas en distintas categorías de manejo debido al tamaño y características ecológicas.

Las selvas húmedas han sido protegidas en muy pocas reservas de interés federal, siendo estas Las reservas de la Biosfera de Montes Azules, El Triunfo y Lacantún (Chiapas), Calakmul (Campeche) que protege solo un 5% de selva alta en la porción más sureña. Los Chimalapas (Oaxaca), las Reservas Especiales de la Biosfera El Ocote y Cascadas de Agua Azul (Chiapas) y otras pequeñas áreas como son Bonampak, Yaxchilan y Chan-Kin (Chiapas). En el estado de Veracruz existen la Sierra de Santa Marta y el volcán de San Martín (Gómez-Pompa y Dirzo 1995), recientemente unidas en una sola Reserva de la Biosfera. De estos datos resalta el Estado de Chiapas, por que presenta varios parques con administración estatal además de los federales en los que se protege la porción norte de lo que se conoce como selva maya.

Defaunación

El tema central de este trabajo y la razón de los puntos tratados con anterioridad, es resaltar por una parte, la importancia de las interacciones planta-vertebrado que se dan dentro de las selvas húmedas, y por otra, reconocer que los vertebrados y en específico los mamíferos juegan un papel relevante en la dinámica de las selvas. La sobreexplotación que se ha realizado hasta el momento de la fauna en México tiene consecuencias no contempladas y que es apremiante evaluar

Los esfuerzos de conservación mundiales se han dirigido en su mayoría a mantener íntegra la cobertura vegetal como reflejo de ecosistema bien conservado. Estudios recientes han demostrado que esto no es garantía de que los procesos ecológicos y evolutivos se sigan llevando a

cabo (Redford 1992).

Dentro de las principales amenazas en las selvas se encuentra la defaunación que se puede definir como el proceso de extirpación parcial o total de la fauna de un lugar en especial. Lo que lleva a que las funciones ecológicas que estos desempeñan se vean alteradas, como es el caso de la herbivoría o la depredación a distintos niveles (Dirzo y Miranda 1990a, 1990b, Terborgh y Wrigh 1994, Pizo 1997, Redford 1992).

Las actividades humanas en los últimos 100 años han resultado en un incremento en las alteraciones a los ecosistemas naturales, lo que ha provocado la extinción de muchas especies de animales y plantas (Dorst 1992). Hasta el año 1600 un número de 226 especies de vertebrados alrededor del mundo se habían extinguido. En este siglo las velocidades de extinción han aumentado de manera alarmante. En las últimas cuatro décadas se ha modificado el patrón natural de extinciones de manera que a finales de éste siglo miles de especies se habrán perdido. El problema de las extinciones de especies y la conservación de los recursos naturales se ha intensificado en los países tropicales, los cuales coinciden con aquellos que se encuentran en un desarrollo económico bajo (Wilson 1985, Wilson 1988).

En este sentido, México no es la excepción, ya que es extremadamente diverso en la composición de su fauna de vertebrados, sin embargo un gran número de especies y ecosistemas se encuentran en peligro de desaparecer (Flores y Gerez 1994) En nuestro país la pérdida de fauna comenzó a principios de siglo donde la cacería de subsistencia y deportiva, fueron diezmando las poblaciones de los mamíferos medianos y grandes. Esto aunado al cambio de uso de suelo para ganadería, cultivos o construcción de carreteras, ha llevado hasta el punto de la extinción local a especies como: el oso, el berrendo, el lobo mexicano, el tapir, el mono araña y saraguato (Leopold 1987, Aranda y March 1987)

La defaunación se puede dividir en dos tipos: indirecta y directa. La primera es aquella que se da por la destrucción de los ecosistemas; por ejemplo, acciones como la de drenar un lago afecta de manera importante a aves residentes y migratorias, o la destrucción de duna costera afecta seriamente la anidación de tortugas marinas (Redford 1992). La causa principal de defaunación indirecta es la deforestación. Esta actividad ha ocasionado que cientos de especies animales con capacidad de migrar lo hagan y las que no, desaparezcan por los procesos de fragmentación que se dan

Los efectos de la defaunación indirecta son significativos y conllevan a una destrucción del hábitat, que se puede apreciar p. ej. mediante imágenes de satélite. Por el contrario el segundo tipo, la defaunación directa, se da por la muerte o extirpación de la fauna, lo que tiene implicaciones que no se detectan y sin embargo son de grandes dimensiones.

La caza y muerte de animales de manera consciente se ha dado desde que los humanos habitan la tierra. Este tipo de defaunación se ha dividido en dos categorías: La caza de subsistencia y la caza comercial. Para hablar de la primera es necesario reconocer que en diversas partes del mundo (v. gr. Brasil precolombino, pero es un caso común en todo el neotropico)(Redford 1992), la principal fuente de alimentación esta en los bosques y selvas naturales. Dentro de éstos existe una alta variedad de organismos que son cazados con el fin de obtener los recursos básicos para la subsistencia (Redford 1992) Este tipo de caza ha causado que en muchas partes de los trópicos ciertos grupos como los mamíferos vean disminuidas sus poblaciones.

La otra variante es la caza comercial, esta ha causado un serio impacto en la fauna de vertebrados. La muerte de animales para utilizarlos como materia prima de otros productos industrializados ha ocasionado que tan sólo en Amazonía Peruana, hayan muerto en un año entre 21 500 y 32 000 individuos del genero *Caimán* (Redford 1992). Este tipo de caza deja un alto impacto en la fauna Se estima que tan solo una familia en el amazonas ecuatoriano estima que ha matado cerca de 10.000 gatos manchados en su vida activa de cazadores (Redford 1992). Dentro de la defaunación directa existe otra variante, que es la menos comprensible: el trafico de organismos vivos donde el número de organismos que mueren se multiplica, ya que por cada organismo que llega vivo al comprador tres han muerto (Redford *op cit.*).

Si sumamos los efectos de la defaunación en cualquiera de sus variantes, se ve que el impacto que se puede causar es de proporciones desmesuradas. En México un 28% de la fauna de vertebrados ha sido extinta o extirpada de su hábitat natural, lo que se ha acentuado en las selvas tropicales (Ceballos 1993).

El proceso de defaunación se ve más fielmente reflejado en ecosistemas muy alterados como es el caso de la selva de los Tuxtlas, donde algunas características del sotobosque reflejan la ausencia de vertebrados folívoros (Tabla 5).

La ausencia de fauna tiene una fuerte influencia en el proceso de depredación de semillas de tamaño relativamente grande como puede ser *Brosimum alicastrum*, *Dussia mexicana* y *Nectandra ambigens* lo que resulta en una vegetación alterada del sotobosque. Por el contrario, esto no sucede en lugares donde la fauna no se encuentra significativamente alterada, por ejemplo la selva Lacandona (Dirzo y Miranda 1990a, 1990b, Tabla 6)

Por otra parte, también se han reportado diferencias en la sobrevivencia de plántulas como resultado de la extinción local de mamíferos herbívoros (DeSteven y Putz 1984, Sork 1983, Dirzo y Miranda 1990a), lo que a largo plazo puede alterar la diversidad y estructura de las selvas húmedas, como aparentemente está pasando en los Tuxtlas, y como experimentalmente se ha demostrado en otros países tropicales (DeSteven y Putz 1984, Terborgh *et al* 1993, Terborgh y Wright 1994).

Tabla 5 Índice de ocurrencia para distintos mamíferos en la selva de los Tuxtlas y en la Selva Lacandona. De estos datos destaca que animales clave como el jaguar no se registra en los Tuxtlas, así como los interactuantes con el recurso vegetal como el tapir, pecaríes y venados. Estos organismos sí se registran en la selva Lacandona, sitio bien conservado (Dirzo y Miranda 1990a)

Especies	INDICE DE OCURRENCIA	
	Los Tuxtlas	Montes Azules
<i>Agouti paca</i>	1.52	3.04
<i>Dasiprocita mexicana</i>	0.30	0.23
<i>Panthera onca</i>	0	2.46
<i>Felis pardalis</i>	0.46	1.39
<i>Tapirus bairdii</i>	0	0.30
<i>Tayassu pecari</i>	0	0.13
<i>Tayassu tajacu</i>	0	0.30
<i>Mazama americana</i>	0	2.07
PROMEDIO ± Desv. Est.	0.29 ± 0.53	1.27 ± 1.17

Tabla 6. Análisis comparativo entre los Tuxtlas y la selva Lacandona. A) Se aprecia que el daño por folívoros terrestres en la selva de los Tuxtlas es nulo mientras que en la selva Lacandona sí existe este daño. B) El resultado de la extirpación de la fauna de vertebrados se ve reflejado en diferentes parámetros medidos en 20 cuadros de 1 x 1 m (Dirzo y Miranda 1990a)

A

	Plántulas		Juveniles		Ambas	
	Plantas	hojas	Plantas	Hojas	Plantas	Hojas
Montes Azules	28 (14)	28.9(30.5)	10(10)	240(24)	38(12.7)	529(27.2)
Los Tuxtlas	0	0	0	0	0	0

B

	Los Tuxtlas	Montes Azules
No. de cuadros con una especie dominante	14 (66.7)	2 (10)
Densidad media por cuadro (ámbito)	52.8 (11 - 204)	22.6 (10 - 62)
No. promedio de especies diferentes	2.3	6.65
Índice de diversidad (H') promedio	1.07	3.71

Antecedentes

Los estudios relacionados con el presente trabajo son pocos ya que de manera específica el proceso de la defaunación ha sido poco revisado; sin embargo con respecto a la depredación de semillas existen diversas publicaciones (p. ej. Janzen 1981b; Pizo 1997; Peres *et al.* 1997; Bodmer 1991; Terborgh *et al.* 1993) en donde se evalúa el efecto de los vertebrados terrestres sobre las semillas.

El proyecto surge de la inquietud que generó una serie de estudios sobre los patrones de herbivoría en el sotobosque de la selva de los Tuxtlas en el estado de Veracruz (Dirzo 1987; de la Cruz y Dirzo 1992). Estos estudios han documentado la existencia de patrones de herbivoría alterados, consistentes en un bajo o nulo daño por folívoros vertebrados y la generación de grandes carpetas de plántulas de una sola especie en particular (v. gr. *Brosimum alicastrum* y otras) a nivel local (Dirzo y Miranda 1990a, 1990b), lo que permite detectar la existencia de alguna relación entre la baja o nula presencia de vertebrados y la pérdida de diversidad en el sotobosque.

Con el objeto de obtener datos acerca de este proceso Dirzo y Miranda (1990a) realizaron estudios de comparación de la fauna entre dos selvas: Los Tuxtlas y La Lacandona. Lo que encontraron fue que para la selva de los Tuxtlas el daño por vertebrados sobre las plántulas era nulo, coincidiendo esto con un bajo número de mamíferos medianos y mayores (Tabla 6A). Por el contrario en la Lacandona, donde la fauna se encuentra en buen estado de conservación, se encontró un sotobosque más diverso y con daños foliares en las plántulas ocasionados por vertebrados (Tabla 6B).

De igual manera Terborgh y colaboradores (1993, 1994), han realizado estudios experimentales sobre el papel de los vertebrados en la sobrevivencia de semillas de diferentes especies vegetales en distintas zonas del trópico. Asimismo se han empezado a aplicar manipulaciones experimentales consistentes en la instalación de exclusiones impermeables y semi-impermeables con el fin de i) buscar relaciones de causa y efecto entre la defaunación y la modificación de florística del sotobosque y ii) evaluar la importancia relativa de los mamíferos de talla grande (herbívoros y consumidores de semillas) y los pequeños roedores (granívoros fundamentalmente) (R. Dirzo y R. Frías en preparación). Como parte de estos experimentos, el presente trabajo pretende analizar la depredación de semillas de tres especies representativas de la Selva Lacandona, bajo condiciones experimentales consistentes en tres tratamientos: impermeable, semi-impermeable y un testigo.

Esta serie de trabajos resalta la necesidad de evaluar experimentalmente la defaunación como la causa directa de una baja diversidad del sotobosque de la selva. Y de manera indirecta se evalúa el papel de la mastofauna como removedora de semillas, contribuyendo así al conocimiento

ecológico de las interacciones planta-herbívoro.

Justificación

La constante alteración de los ecosistemas tropicales como es la deforestación, la caza y tráfico de especies vegetales y animales con importancia económica ya sea del organismo vivo o sus derivados, ha provocado una fuerte alteración en la ecología de estos ecosistemas, afectando la estructura y diversidad de la selva. Por lo tanto, resulta relevante evaluar y cuantificar estos patrones como parte de los mecanismos necesarios para tomar medidas de conservación adecuadas. En este sentido, los roedores y otros mamíferos herbívoros son los principales consumidores del recurso vegetal que existe en la selva y es indispensable estudiar el papel que juegan la depredación de semillas de manera experimental.

Objetivo

- Evaluar la sobrevivencia de semillas en tres especies de importancia estructural y ecológica como un reflejo de la actividad, así como, el papel relativo que tienen como depredadores los mamíferos pequeños y medianos/grandes sobre el recurso vegetal, bajo condiciones experimentales de aislamiento de la fauna en el sotobosque de la selva Lacandona

Objetivo específico

- Evaluar la intensidad de la depredación de semillas de *Guarea grandifolia*, *Brosimum alicastrum* y *Virola koschnyi* ocasionada por roedores y otros mamíferos en el sotobosque de la selva Lacandona en condiciones experimentales de aislamiento de fauna.

Especies de trabajo

Guarea grandifolia (jahuila) se distribuye en la vertiente del golfo de México, desde el norte de Puebla y Veracruz, hasta el sur de Tabasco y norte de Chiapas y en la costa del Pacífico desde Durango hasta Chiapas. Forma parte del estrato arbóreo medio o superior de la selva alta perennifolia, mediana subperennifolia y subcaducifolia. Es una especie dioica de la familia Meliaceae, llega a medir hasta 30 m de altura, presentando un diámetro a la altura del pecho (d.a.p) de hasta 50 cm. Tiene un tronco derecho con contrafuertes pequeños, ramas ascendentes y copa irregular. Presenta frutos con forma de cápsula de 2.5 a 3.5 cm de diámetro con 2-4 valvas globosas, glabras, con 9-16 semillas. Los frutos utilizados tenían en promedio 10 semillas de 1cm de largo cada uno, (Pennington y Sarukhan 1998; Ibarra-Manríquez 1985).

Brosimum alicastrum (ramón), es una de las especies dominantes y con más amplia distribución en las selvas de México. Se encuentra desde la vertiente del golfo hasta Quintana Roo, a lo largo de la Sierra Madre Oriental y la sierra de Chiapas, así como en la Península de Yucatán. En el pacífico se distribuye a lo largo de la Sierra Madre Occidental. Se encuentra en las selvas altas perennifolias, medianas subperennifolias y subcaducifolias. Es un árbol de hasta 40 m de altura y un d.a.p. de hasta 1.5 m con tronco derecho y grandes contrafuertes. Presenta frutos de 2–2.5 cm de diámetro, globosos, con un pericarpio carnoso verde o anaranjado, que maduran de marzo a mayo (Pennington y Sarukhan 1998). Las semillas miden de 0.80 a 2 cm de diámetro y están cubiertas por una testa amarillenta.

Virola koshyi (Warb.) (Myristicaceae), es una especie poco común en la selva Lacandona. La especie más estudiada del género es *V. surinamensis*, y la descripción para todo el género tiene algunos puntos en común. Este conjunto de especies, llega a medir cerca de 40 m de altura y presenta en general un d.a.p. mayor de 20 cm en los árboles adultos. Tienen un fruto verdoso que madura de agosto a septiembre; cuando abre expone una sola semilla de 1.5 a 2 cm, cubierta por un arilo rojo, lo que la hace atractiva para muchas aves, principalmente tucanes, aunque entre sus dispersores también se encuentran los mamíferos arborícolas. Cuando la semilla cae al suelo inmediatamente es removida por roedores y otros mamíferos de tallas mediana y grande, aparte de que es muy depredada por insectos (Howe *et al.* 1985; Howe 1990a, 1990b).

Zona de estudio

La selva Lacandona es uno de los últimos reductos de selva húmeda del país y junto con el petén guatemalteco y las selvas de Belice, Campeche y Quintana Roo constituye uno de los macizos forestales más importantes de mesoamérica, tanto por su alta diversidad biológica como por su papel en la regulación climática de la región (Gobierno del estado de Chiapas 1990).

Esta región contiene cerca del 25% de la diversidad del país. Esto junto con los fuertes problemas ambientales a los que se ve sometida, la convierten en una zona de gran importancia para enfocar las acciones de conservación que se dan en el país (Dirzo 1992, Mendoza y Dirzo en prensa). Esta selva en su extensión total ocupaba una superficie de aproximadamente un millón y medio de hectáreas, delimitadas por las planicies del estado de Tabasco y el río Usumacinta en el norte, la frontera con Guatemala por el sur, el río fronterizo salinas por el este y la región montañosa de los Altos por el oeste. El río Lacantun divide la zona en dos subregiones, la del oeste denominada propiamente Selva Lacandona, y la otra de menor extensión conocida como Marqués de Comillas.

Con propósitos de conservar la zona, se estableció la Reserva Integral de la Biosfera de

Montes Azules (RIBMA), decretada el 12 de enero de 1978. En la reserva y en la zona de influencia de ésta existen alrededor de 68 comunidades con un total de 26,200 habitantes (INEGI 1990) pertenecientes a distintos grupos étnicos como son Choles, Lacandones y Tojolobales. A partir de 1960 inmigrantes tzeltzales y tzoltziles se han asentado en la parte sur de la selva, junto con pobladores de otras entidades del país y han constituido 7 nuevos centros de población ejidal (INE 1993)

La Reserva de Montes Azules ocupa una quinta parte (3310 km²) del total de la superficie de la selva Lacandona, y únicamente el 0.16% de la extensión del territorio nacional. Su riqueza de especies es extraordinaria: cerca de 345 especies de aves migratorias y residentes habitan el área, 800 especies de mariposas diurnas y cerca de 4000 especies de plantas vasculares se encuentran en esta zona (15-20% del total de especies para México).

En la reserva alrededor del 20% del territorio se encuentra ocupado por actividades agropecuarias, lo que ha causado un proceso de sustitución de la cubierta vegetal original con fines agrícolas basado en el sistema tradicional de roza tumba y quema. En la actualidad la actividad económica más extendida en la selva es la ganadería (INE 1993).

Los indígenas y los mestizos de la zona presentan una alta tasa reproductiva (4% por año aprox.), y esto junto con la escasez de servicios públicos han ocasionado una fuerte presión sobre los recursos y espacios que han causado una alta tasa de deforestación, aproximadamente un 34% lo que equivaldría a 31.900 ha en lo que va del siglo; que se ha intensificado en las últimas décadas (Mendoza 1997).

Aunado a la tasa de reproducción, se han presentado distintos desarrollos económicos, como la explotación de petróleo en la parte norte y sur de la región y la clásica extracción de flora y fauna por parte de los pobladores locales. Las especies que han sufrido un impacto negativo por estas actividades son la caoba (*Swietenia macrofila*), el cedro rojo (*Cedrela mexicana*), la Guacamaya roja (*Ara macao*) y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*).

Vegetación

La vegetación predominante corresponde al tipo de bosque tropical perennifolio. Desde el punto de vista fitogeográfico la selva Lacandona se encuentra en la provincia florística de la Costa del Golfo de México, donde en general existen pocas especies endémicas para el país (Rzedowski 1994). Dentro del territorio de la RIBMA aun se conserva la vegetación original en su mayor parte (Medellin 1991).

En esta zona los árboles alcanzan alrededor de los 40 m de altura. Entre las especies dominantes se encuentran *Brosimum alicastrum*, *Licania platypus*, *Guaoea* spp, *Dialium guianense*,

Talauma mexicana, *Vatairea hildebrandii*, y *Nectandra* spp; las palmas más abundantes son *Chamaedorea* spp, *Bactris* spp, *Geonoma oxycarpa* y *Schleea liebmanni*, en cuanto a lianas se encuentran *Paragonia pyramidata* y *Callidiamys latifolia* (Medellín 1991).

En esta zona se concentra alrededor del 43% de la flora del estado de Chiapas y el 18.9% de todo el país (Martínez *et al.* 1994). Para la gran mayoría de árboles los diámetros a la altura del pecho (d.a.p.) de los troncos oscilan entre los 50 a 100 cm lo cual indica que se trata de una selva relativamente madura, encontrando incluso para la zona de Chajul troncos que presentan un d.a.p de 170 cm para muestreos en un área de 1000 m². Existe un sotobosque denso y diverso, donde dominan los palmas umbrófilas (Dirzo 1991). En la vega del río Lacantún al sur de la reserva los jimbales son el tipo de vegetación dominante (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Un estudio reciente en la Lacandona indica que existen un total de 3400 especies de plantas vasculares (Martínez *et al.* 1994), destacando entre éstas *Lacandonia schismatica*, especie que causó controversia y originó la definición de una nueva familia botánica. Dentro de la reserva se ha encontrado una localidad de esta especie, aunque se cree que existen otras más (Reyes y Sousa 1995).

A continuación se describen los tipos de vegetación presentes en la reserva:

Selva alta perennifolia: se distribuye entre los 100 y 900 m s.n.m., en suelos con drenaje deficiente. Se presentan árboles de hasta 60 m de altura. Las especies dominantes son *Terminalia amazonia*, *Lonchocarpus* spp, *Schizolobium parahybum*, *Swietenia macrophylla*, *Cedrela odorata*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Manilkara zapota*, *Guatteria anomala*, *Pseudolmedia oxyphyllana*, *Quaribea funebris*, *Alcornea latifolia* y *Cymbopetalum penduliflorum* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Selva mediana. crece sobre suelos hidromórficos, inundados por largas temporadas, presentando alturas de 15 a 25 m en cuatro estratos distinguibles. El superior está compuesto principalmente por *Platymiscium yucatanum*, *Vatairea hildebrandii*, *Diospyros digyna*, *Calophyllum brasiliense* y *Pithecellobium arboreum*; en el estrato medio destacan *Bravaisia integrissima*, *Pachira aquatica*, *Scheelea liebmanni*, *Coccoloba barbadensis*, *Spondias mombim* y *Tabebuia rosea*. El estrato bajo es dominado por *Andira inermis*, *Cordia* sp, *Quaribea funebris*, *Dendropanax arboreum* y *Sapindus saponaria* y en el sotobosque podemos encontrar palmas como *Astrocaryum mexicanum* y *Bactris* spp (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Bosque de pino-encino: se ubica en la porción noreste de la reserva por encima de los 850 m s.n.m. Las especies dominantes son *Pinus tenuifolia*, *P. oocarpa*, *P. pseudostrobus* y en partes más bajas y de suelos más profundos crece *Quercus pedunculata* y *Q. segourensis* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Bosque mesofilo de Montaña: Este se encuentra a los 2000 m, cerca de los pinares cubriendo solo el 5% de la reserva. Se compone de *P. oocarpa*, *P. tenuifolia* *Quercus* spp., *Zanthoxyllum procerum*, y *Saurauia leucocarpa* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995)

Bosque ribereño: Se distribuye desde los 0 hasta 2000 m s.n.m. Está asociado a suelos profundos y anegables, llegando a medir de 10 a 40 m de altura. Algunas de las especies dominantes son *Ficus glabrata*, *Salix chilensis* *Inga vera*, *Licania platipus*, *Hymenea courbaril* y *Castilla elastica* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Jimbales: Ubicados al sur de la reserva y cerca de las lagunas presentándose especies como *Bambusa longifolia*, así como especies asociadas como *Schizolobium parahybum*, *Cetiba pentandra* *Bursera sumaruba* y *Spondias mombim* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Existe la vegetación de sabana: Esta se encuentra entre el bosque ribereño y la selva. En estos sitios es frecuente encontrar *Ateleia pterocarpa*, *Byrsonima crassiflora*, y en el límite con la selva se encuentra *Cochlospermum vitifolium*, *Spondias mombi*, *Ficus cookii*, *Luehea candida* y *Ardisia spingera* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Dentro de esta amplia gama de vegetación encontramos diversas especies en estado crítico de conservación como son *Ceratozamia matudae*, *Ceratozamia mexicana*, *Zamia splendens*, *Yuca lacandonia*, *Lacandonia schismatica*, *Chamedorea glaucifolia* y *Dioon merolae* (Gómez-Pompa y Dirzo 1995)

Fauna

En la RIBMA se han reportado una alta diversidad de ecosistemas y de especies. Presenta el 28% de mamíferos, 31.8% de aves, 11.7% de reptiles, 8.8% de anfibios y el 14.4% de peces de agua dulce del país. En cuanto a peces la diversidad de la selva Lacandona comprende alrededor de 40 especies de agua dulce (Lascano-Barrero y Vogt 1992), y se presentan las principales familias tropicales como son los Cichlidae y Characidae. Varios de éstos son una fuente importante de alimento para los pobladores de la zona. Los elementos más representativos de esta fauna son la tetra gigante (*Brycon guatemalensis*), y un lepisosteido grande y de colorido llamativo (*Lepisosteus tropicus*). Sin embargo la zona ha sufrido también el mal que está acabando con la mayoría de nuestras especies de peces: la introducción de la tilapia africana (*Tilapia* spp).

En la reserva de Montes Azules se tienen registradas 280 especies de anfibios y reptiles. De éstas, 89 son anfibios lo que significa que contiene un 31.6% de los reportados para el estado de Chiapas. En cuanto a reptiles se reportan 191 especies, lo que implica que se están protegiendo con la reserva un 68.4% de las especies reportadas para el estado. Los grupos mejor representados son las serpientes y los anuros (Lascano-Barrero *et al.* 1992). Las especies más comunes en la zona de

estudio son. *Bufo marinus*, *Rana berlandieri*, *Trachemys scripta*, *Iguana iguana*, *Boa constrictor* y *Bothrops asper* (Lascano-Barrero *et al.* 1992).

Las aves son, junto con los mamíferos, el grupo más estudiado en la zona Lacandona, se reportan cerca de 345 especies que equivalen una tercera parte de las especies registradas en México (Rangel-Salazar 1990). Los grupos son típicamente tropicales pero las aves migratorias y de zonas templadas incrementan la diversidad. Se encuentran dos de las tres especies de tucanes reportadas para México (*Ramphastos sulfuratus* y *Pteroglossus torquatus*), aparte de distintos grupos de pericos y aves de presa entre las que se encuentra la impresionante águila arpía (*Harpia harpyja*).

En cuanto a mamíferos, la zona es particularmente rica. Todos los ordenes de mamíferos no marinos se encuentran en ella y 27 de las 33 familias se encuentran en la región (Medellín 1994). Encontramos una amplia variedad de tipos de dieta y hábitos de vida (terrestres, fosoriales, arbóreos y voladores). En la zona se conocen 7 especies de marsupiales, 64 especies de murciélagos (48% del total de especies de México), las tres especies de primates, los cuatro xenantras que han sido reportados para la región, un lagomorfo de las 14 especies del país y 12 especies de carnívoros, de un total de 35 especies para el país. También aquí se encuentra el único perisodáctilo que existe en México, el tapir, con poblaciones bien representadas, y cuatro de los nueve artiodáctilos

Aun y cuando se están realizando esfuerzos de conservación, la fauna presente en la reserva presenta problemas de conservación. Diversos organismos se encuentran en algún estado de conservación como son: *Ateles geoffroyi* (Mono araña), *Alouatta palliata* y *Alouatta pigra* (Mono aullador), *Chironectes minimus*, *Caluromys derbianus*, *Tamandua mexicana* (Hormigero), *Tapirus bairdii* (Tapir), todos en peligro de extinción.

El área de estudio en específico se encuentra en las riberas del río Chajul y Lacantún, en la porción sur de la selva Lacandona (Figura 4), en las inmediaciones de la Estación Biológica Chajul (EBCH), cuyas coordenadas geográficas son 16° 06'31" N y 90 56'34" O (Medellín 1991), ubicada en el límite sur de la Reserva Integral de la Biosfera Montes Azules (RIBMA) Está delimitada por el río Usumacinta y la frontera con Guatemala abarcando los municipios de Ocosingo y las Margaritas (Gómez-Pompa y Dirzo 1995)

Clima

El clima predominante en la zona de estudio es el cálido-húmedo, que se caracteriza por presentar una temperatura media anual superior a los 22°C, con temperaturas en el mes más frío superiores a los 18°C. Presenta un régimen de lluvias del subtipo f (m), siendo las más importantes en los meses de Julio, Agosto y Septiembre con una precipitación media superior a los 2500 mm y

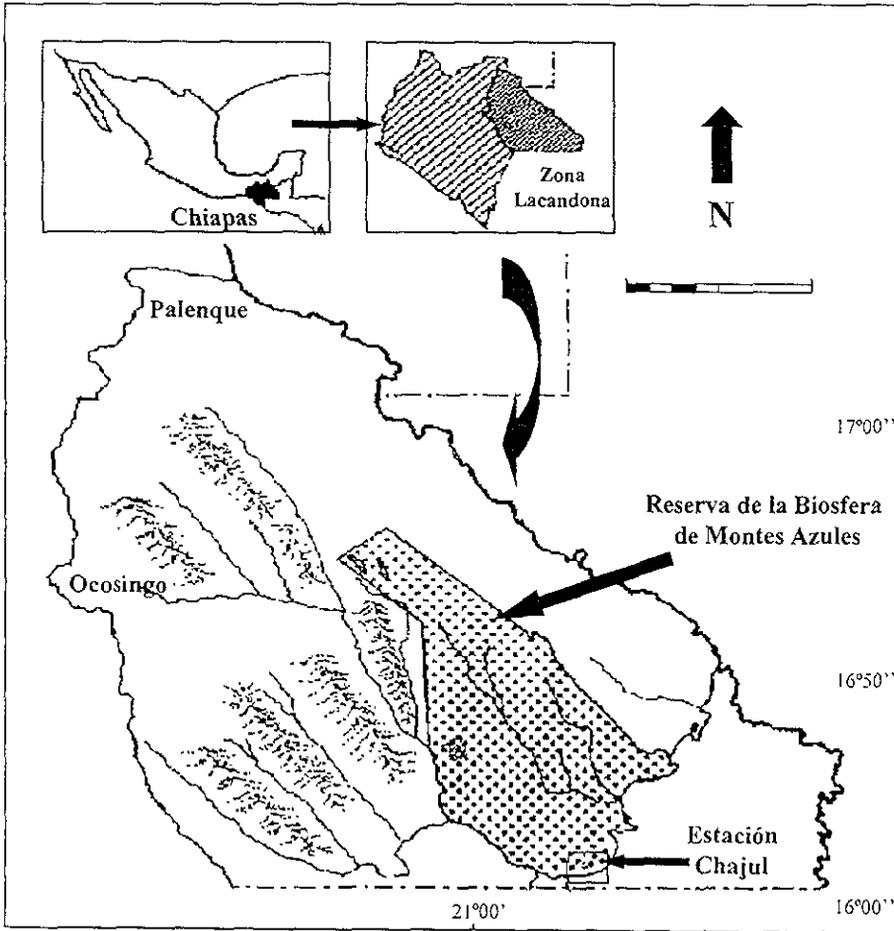


Figura 4. Localización geográfica de la zona de estudio, ubicada dentro de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules. La zona marcada en el recuadro hacia el sur de la Reserva es el área de estudio en específico.

con una sequía relativa en los meses de marzo y abril (García 1988, Estación biológica Chajul 1997, Fig. 5). Cabe mencionar que el año durante el cual se llevó a cabo el trabajo de campo, fue particularmente extremo, ya que se presentó un largo período de secas y lluvias de gran intensidad; debido al fenómeno climático del Niño.

Los vientos dominantes provienen de la zona montañosa ubicada al norte de la meseta central de Chiapas. En esta zona se forma un área de alta presión por lo que el viento se dirige hacia las zonas más bajas de la reserva.

Geología

La diversidad de especies de la selva Lacandona se puede explicar por su historia geológica. Dos eventos sobresalen por su importancia en la constitución del conjunto actual de especies registradas para la zona:

- 1.- Invasión postglacial, en la cual algunos organismos pertenecientes a especies residentes en los refugios del istmo y del este de Guatemala migraron hacia la región de la Lacandona y
- 2.- Invasión reciente donde se recibe el aporte de elementos procedentes de los refugios lejanos, Nicaragua y Costa Rica, los cuales presentan hoy su máximo punto de penetración boreal en la cuenca del Lacantún.

Durante el Plioceno, emergió un bloque con estratos horizontales que dio lugar a la meseta que se extiende desde San Cristóbal hasta Comitán. La emergencia de las primeras tierras al Sur y al Este del área ocurrió durante el Paleoceno debido a los plegamientos del macizo central chiapaneco y la cordillera de los Chuchumatanes en Guatemala. El macizo central chiapaneco se desarrolló desde el Paleoceno hasta el Mioceno, siendo en el Pleistoceno temprano cuando se formaron los volcanes de Huixtla y Tzontchultz, conformando las cuencas del río Grijalva, Usumacinta y Lacantún. El azolve de estos ríos terminó de conformar las planicies del Marqués de Comillas y la selva Lacandona (Gómez-Pompa y Dirzo 1995)

Edafología

En la zona predominan los suelos regosoles, luvisoles y vertisoles de colores negros a grises con alto contenido en materia orgánica. En las áreas más bajas donde confluyen los ríos se localizan suelos profundos de texturas arcillosas, predominando el de tipo aluvial. La erosión depende de la zona pero varía de moderada en zonas bajas a alta en las zonas con mayor pendiente (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

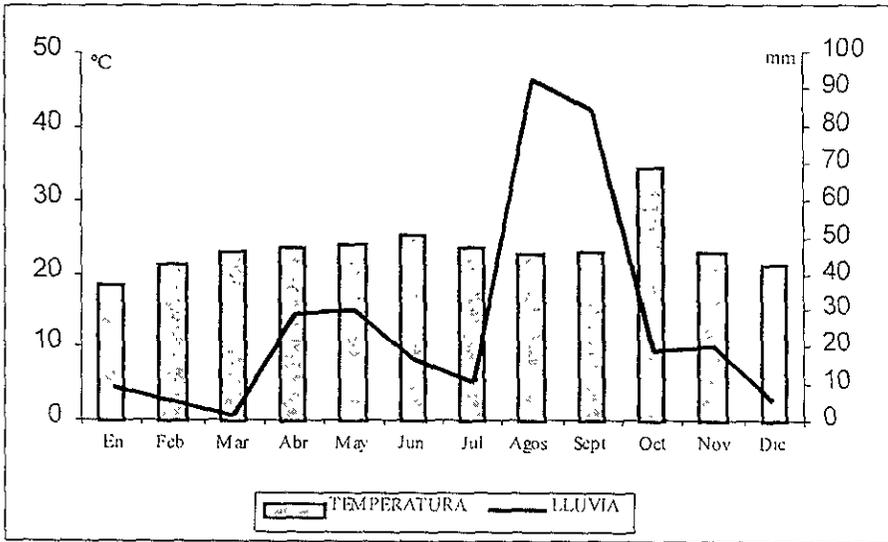


Figura 5. Diagrama umbrotérmico para la zona de estudio datos para el año de 1997 (Datos de la estación biológica Chajul, Chis).

Fisiografía

Predomina el relieve cárstico derivado de roca caliza y de procesos endógenos que provocaron movimientos de tensión y compresión que plegaron y fracturaron los estratos, dando origen a montañas con una orientación noroeste-sureste. Estas presentan un gradiente altitudinal que va desde los 300 a los 1500 m (Gómez-Pompa y Dirzo 1995).

Existen tres tipos de topofomas: las mesetas y valles que datan del cretácico, y son principalmente pliegues que dominan la mayor parte de la reserva. Las planicies y lomeríos tienen su origen en el terciario y son de baja altitud, mientras que las planicies aluviales se encuentran en las influencias de los ríos en la porción sur de la reserva (INE 1993)

Los terrenos de la reserva forman parte de la Unidad Orogénica Meseta Central de Chiapas, compuesta esencialmente de areniscas, lutitas, margas del plioceno y materiales ígneos. De acuerdo con la propuesta del plan de manejo para la reserva (INE 1993) la zona se divide en las siguientes regiones.

- Meseta Lacandona
- Sierras Centrales
- Valles Centrales
- Cañada del Río Perlas Jatate
- Cuenca del Lacantún-Santo Domingo
- Nudo Diamante
- Planicie del Marqués de Comillas
- Planicies Aluviales del Usumacinta

Hidrografía

La zona de estudio forma parte de la región hidrológica Grijalva-Usumacinta, la más extensa del país, compuesta por las cuencas de los ríos Usumacinta, Salinas, Chixoy y Lacantún, siendo esta última dentro de la cual se ubica la RIBMA. Los cuerpos de agua más importantes, aparte de los ríos antes mencionados, son las lagunas permanentes El Ocotil, El Suspiro, Ojos azules, Miramar, y Lacanjá (Gómez-Pompa y Dirzo 1995). Aquí se encuentra la cuenca de mayor captación pluvial del país.

Método

Diseño experimental

Para realizar el presente trabajo fue necesario utilizar un sistema de exclusiones de mamíferos terrestres y cuadros testigo delimitados de 1 x 2 m. Este sistema se encontraba ya montado como parte de un estudio a largo plazo de defaunación. Por esto una parte fundamental del trabajo consistió en la cuidadosa selección de las especies a trabajar.

El principal criterio por el que se seleccionaron las especies que se emplearon en el trabajo, fue que se encontraran cercanas a los árboles de *B. alicastrum* en los que previamente se habían colocado las exclusiones que más adelante se detallan. El motivo de esto es realizar un experimento lo más natural posible, con el fin de simular la lluvia de semillas natural.

Al cumplir este requisito se consideraron otras características como el tamaño de semilla el cual estuvo entre 1.0 -2.5 cm de diámetro. Este tamaño se seleccionó porque de esta manera se aseguraba que no fueran hormigas las removedoras de las semillas, este tamaño también facilitó la manipulación de las semillas.

Para cada árbol y cada réplica (10 y 50 m) se realizaron los siguientes 3 tratamientos.

- 1) Impermeable: Donde el acceso a las semillas es nulo para cualquier vertebrado no volador. Con esta finalidad a cada una de las parcelas de este tratamiento se le colocó una malla metálica de manera que rodeara las cuatro esquinas de la parcela y que impidiera la entrada de los mamíferos terrestres.
- 2) Semi-impermeable: Similar en conformación al impermeable, pero con la variante de que a la malla se le practicaron varias entradas de 5 x 5 cm en la parte basal, de tal forma que se favoreciera la entrada de pequeños roedores a la parcela.
- 3) Testigo. En este tratamiento la parcela carece de malla, lo que permitió la libre entrada de cualquier organismo.

Las semillas que se colocaron, fueron puestas por separado, justo en el momento en que comenzaba la lluvia de semillas para cada especie. Por otra parte, los tratamientos fueron probados mediante trampas tipo Sherman dentro de las parcelas impermeables. Se encontró que no se atraparon roedores dentro de estas exclusiones (R. Dirzo datos no publicados).

Las semillas colectadas fueron colocadas dentro de parcelas rectangulares (1 x 2 m y 1 m de altura, las que presentaban malla) establecidas dentro de la selva, el número de semillas que se colocó dependió de la densidad natural en que estas se encontraban en el sotobosque:

- 30 semillas por parcela de *Guarea grandifolia*,
- 30 semillas por parcela para *Brosimum alicastrum* y
- 10 semillas por parcela para *Viola koslmyi*.

Las parcelas se encuentran distribuidas en grupos de 6, en cinco sitios diferentes a los alrededores de la Estación Biológica Chajul. Esta distribución obedeció a que las parcelas están colocadas en torno de un árbol de *Brosimum alicastrum* en cada sitio. *B. alicastrum* es el árbol focal debido a la importancia estructural y ecológica que tiene en esta porción de la selva Lacandona. Lo que se demuestra en ensayos anteriores donde esta especie obtuvo el valor de importancia más alto para la zona (R. Frías *com. pers.*).

Los tratamientos utilizados se encuentran establecidos en cinco sitios, las parcelas en cada sitio están colocadas con el siguiente diseño: 6 parcelas en cada árbol; ubicadas a 10 y 50 metros de distancia del tronco del árbol eje y localizados en puntos definidos con la dirección Norte, Sur, Este y Oeste (Fig. 6), cada tratamiento fue distribuido al azar. Las exclusiones y testigos colocadas a diferentes distancias para el caso de *V. koslmyi* y *G. megalifolia* tiene como fin obtener un mayor número de réplicas, y para el caso específico de *B. Alicastrum*, evaluar si existe un efecto de la distancia del árbol madre, en la depredación de las semillas de la misma especie.

Colecta de las semillas

Para obtener las semillas que se utilizaron en los experimentos se realizó la colecta de las semillas directamente del sotobosque o se bajaron los frutos maduros y se limpiaron las semillas.

Para *G. magnifolia*, se colectaron 300 frutos maduros directamente de un solo árbol cercano a la estación. Para obtener las 1000 semillas que se utilizaron en el experimento se limpiaron y seleccionaron teniendo cuidado que no presentaran daño físico ocasionado por insectos u hongos las semillas se colocaron en grupos de 30 semillas por cada exclusión y parcela testigo (30 en total), de ésta manera se colocaron un total de 900 semillas de esta especie.

Para el caso de *B. alicastrum* se colectaron aproximadamente de 1200 frutos maduros directamente del suelo de la selva, se limpiaron y revisaron que no presentaran daño aparente por depredadores u hongos. Las semillas de esta especie se colocaron también en grupos de 30 por cada tratamiento y testigo, para tener 900 semillas en total para los cinco sitios.

Con *V. koslmyi*, lo que se hizo para colectar las semillas fue localizar tres árboles de esta especie y colectar las semillas del suelo de la selva. En este caso las semillas se limpiaron y las que aun presentaran el arilo este se removió de la misma manera que para las dos especies anteriores se seleccionaron las que no presentaron un daño físico aparente. Siempre se cuidó que el número de semillas colocadas, fuera en la proporción que se encuentran en el suelo, de manera natural. Debido a esto se colocaron solo 10 semillas por exclusión y testigo para un total de 180 semillas en tres sitios. La razón porque fueran tres sitios se debió a que: uno se excluyó por el bajo número de semillas que se obtuvieron para el experimento y el otro, porque se presentó la apertura de un claro.

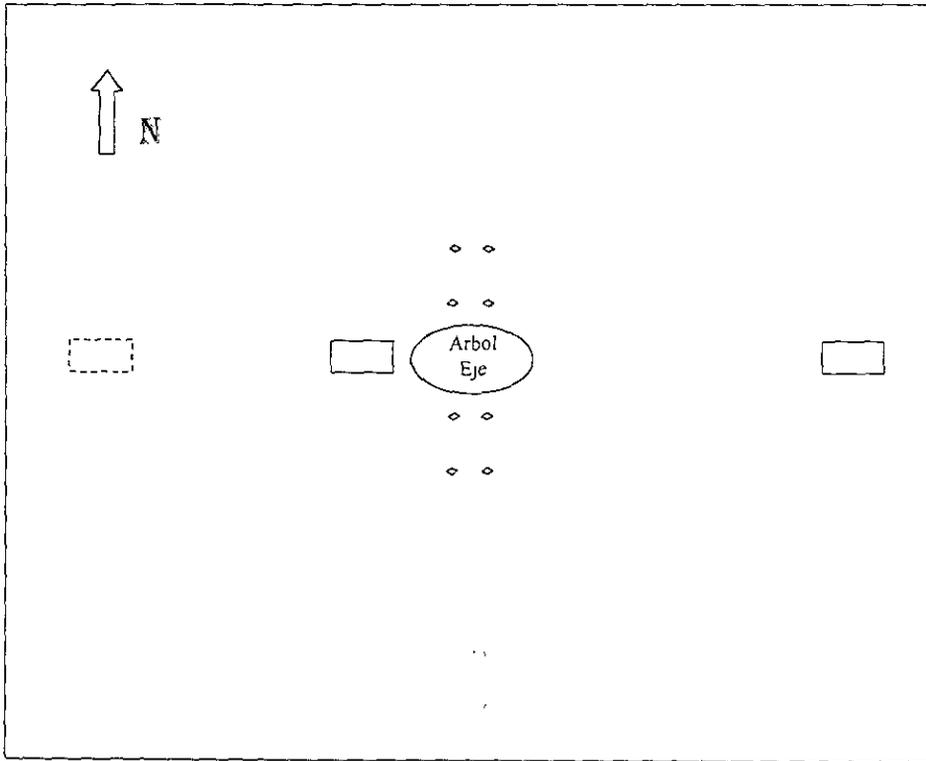


Figura 6 Distribución de las parcelas experimentales alrededor del árbol eje (*B. alicastrum*) Los tres tratamientos (Impermeable, línea completa, Semi-impermeable, línea con puntos y testigo, puntos en vértices) fueron colocados al azar, por lo que no necesariamente a las dos distancias (10 y 50 m) se encontraría el mismo tratamiento. El diseño fue el mismo para las tres especies del estudio

natural, lo que provocó que un árbol y ramas cayeran sobre gran parte de las exclusiones y tratamientos colocados.

Las semillas se colocaron dentro de las parcelas con ayuda de un marco de plástico de un metro por un metro, el cual tenía atado en forma de cuadrícula, hilo nylon formando una cuadrícula de 20 x 16 cm (Fig. 7). En el vértice de cada cuadro se colocó una semilla, con la finalidad de saber el lugar exacto donde se colocaba la semilla. Para realizar el censo de las semillas, se realizaron conteos directos un mes después de haber sido colocadas. Como cada especie fructifica en temporadas distintas no existió un sobrelapamiento de especies que pudiera afectar el experimento y fueron colocadas entre los meses de marzo-septiembre.

Los datos obtenidos fueron evaluados con análisis de varianza de una vía (ANDEVA) utilizando tratamiento y sitio, como fuentes de variación, los datos presentaron una distribución normal en los residuales por lo que no fue necesario realizar ninguna transformación. Posteriormente se aplicó una prueba de LSD y de Tukey con el fin de saber en el caso de que se encontraran diferencias, cual de los tratamientos era el responsable (Zar 1984; Sokal y Rohlf 1995). Este procedimiento se realizó para cada una de las especies. El análisis se desarrolló con el programa estadístico JMP v. 3.1.6 (SAS 1995) Para el caso de *G magnifolia* y *V cashnyi*, no hubo efecto de la distancia y por lo tanto los datos son tratados como repeticiones.

Es importante mencionar, que aunque no se realizó un muestreo sistemático de los roedores que habitan en los sitios donde estaban colocadas las parcelas, se tiene una relación de las especies que se encuentran en estos. Las especies son: *Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus mexicanus*, *Oryzomys alfaroi*, *O. couesi*, *Otodylomys phyllotis* (arborícola) y *Sigmodon hispidus*. De estos *Heteromys desmarestianus*, *Peromyscus mexicanus* y *Sigmodon hispidus*, son los más abundantes (E. Zarsa datos no publicados)

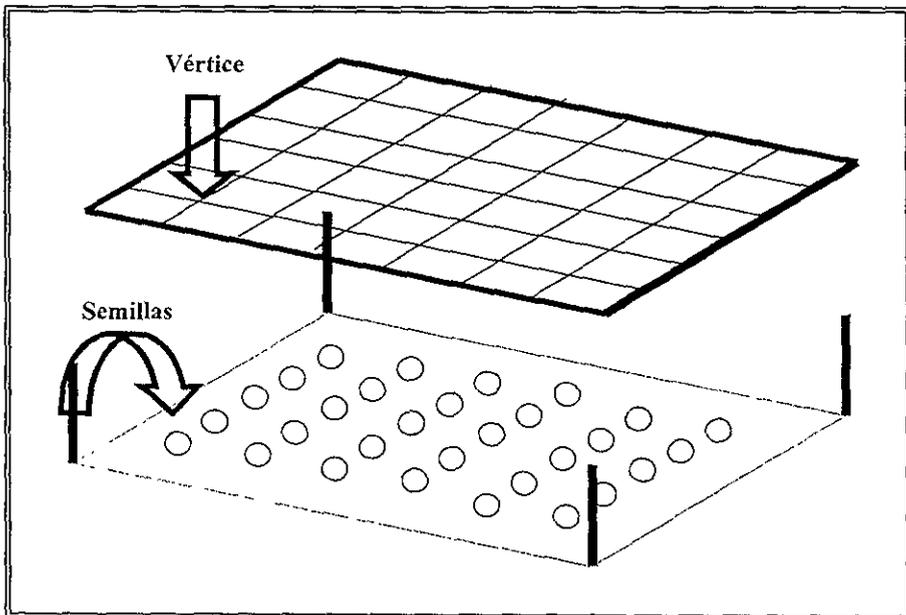


Figura 7. Muestra la forma en que se colocaron las semillas dentro de las parcelas experimentales, se utilizó un marco de plástico con hilo nailón entre cruzado y en los vértices se colocaron estacas de madera para señalar el sitio exacto donde se puso la semilla.

Resultados

Se formaron cuatro categorías al respecto de la condición que guardaba cada semilla al momento del censo. (1) removidas, (2) vivas, (3) depredadas por insectos y (4) infectadas por hongos.

La categoría 1 se constituyó por todas aquellas semillas que no volvieron a ser censadas o que presentaban un daño físico destructivo, ocasionado probablemente por roedores. La categoría 2 incluye aquellas semillas que presentaban un buen estado físico o que estuvieran en alguna etapa de germinación. Las categorías 3 y 4 incluyen semillas depredadas por otros agentes diferentes a vertebrados (insectos y hongos respectivamente). El daño por insectos se hacía evidente cuando en la semilla había perforaciones causadas por las larvas de escarabajos. De la misma manera la infestación por hongos se registraba si la semilla presentaba, puntos o áreas de la semilla con necrosis y coloración diferente al de ésta.

Para el caso de *B. alicastrum*, dentro del mismo diseño se evaluó el efecto que podría tener la distancia a el árbol focal sobre la depredación de las semillas experimentales. Con esta finalidad se comparó la remoción en ambas distancias (10 y 50 m). No se encontraron diferencias significativas en el número de semillas removidas con respecto a la distancia ($t = 0.155$, $P > 0.8781$) (Fig. 7). En este análisis se tomó en cuenta el total de semillas removidas por distancia. Este resultado aporta información relevante que apoyó la utilización de los mismos cuadros experimentales en el montaje de las otras dos especies (*G. grandifolia* y *V. koskmyi*) a analizar.

Tabla 7. Análisis de varianza para tipo de tratamiento (impermeable, semi-impermeable y testigo) aplicado a las semillas de *B. alicastrum*, el porcentaje de varianza que explica el modelo es del 80%.

	GL	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Modelo	2	1098.107	549.053	52.920	0.0001
Residual	26	269.756	10.375		

La remoción de semillas de *B. alicastrum* por mamíferos, no mostró diferencias significativas entre los cinco sitios ($F = 0.4242$, $P > 0.7895$, Fig. 9). La remoción de semillas en promedio fue de 24, 22, 23, 20 y 25 para cada sitio. Para el caso del efecto de los tratamientos de exclusión se encontró una diferencia significativa (Fig. 10) ($F = 52.92$, $P < 0.0001$, Tabla 8) con un 80% de la varianza explicada por el modelo.

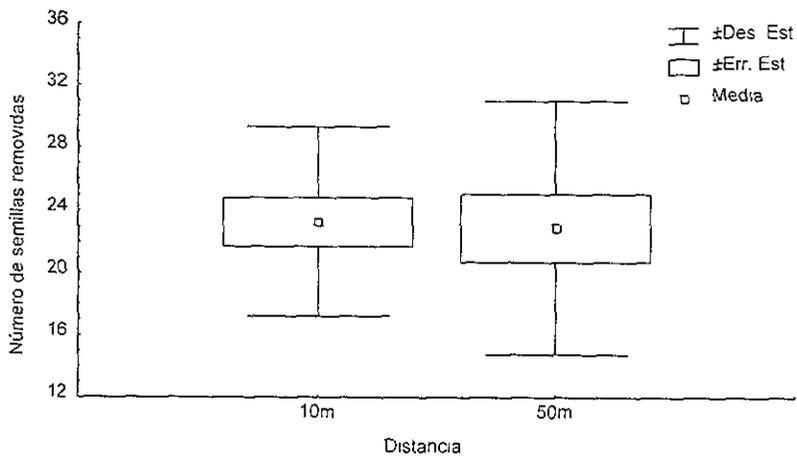


Figura 8 Número de semillas removidas de *B. alcastrum*, con respecto a la distancia del árbol focal de la misma especie, se muestra el promedio, error y desviación estandar para el total de los datos, para cada distancia

En el tratamiento impermeable la remoción de semillas fue del 48%, y es el que presentó diferencia con respecto a los tratamientos semi-impermeable donde la remoción fue del 86% y el testigo con un 88%.

Tabla 8 Resultados del análisis de varianza para los tres tratamientos (impermeable, semi-impermeable y testigo) aplicados a semillas de *G. grandifolia*. La varianza explicada por el modelo es de un 87.6%.

Fuente	G.L	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Modelo	2	1750.4	875.2	95.9026	0.0001
Residual	27	246.4	9.126		

Para el caso de las semillas de *G. grandifolia*, no se detectaron diferencias en la remoción de semillas por efecto del sitio ($F = 0.1522$, $P > 0.9602$, Fig. 11), lo que indica que la tendencia de remoción fue similar a la presentada por *B. alicastrum*. En cuanto a los efectos de los tratamientos, se detectaron diferencias significativas (Fig. 12) ($F = 95.9026$, $P < 0.0001$, Tabla 8), con una varianza explicada del 87.6% atribuible al modelo. En este caso las diferencias se presentaron entre el tratamiento impermeable (donde la remoción fue tan solo del 5.5%) y los dos tratamientos a los que tenían acceso los mamíferos (testigo con un 60%) y semi-impermeable (62%), la remoción de las semillas de *G. grandifolia* presenta la misma tendencia de remoción que las semillas de *B. alicastrum*.

Tabla 9 Muestra los componentes del análisis de varianza para los tres tratamientos (impermeable, semi-impermeable y testigo) aplicados a las semillas de *V. koslmyi*, la varianza explicada por el modelo para esta especie fue de un 83%

Fuente	G.L	Suma de cuadrados	Cuadrado medio	F	P
Modelo	2	25	12.5	34.0909	0.0001
Residual	15	5	0.3667		

En cuanto a las semillas de *Virola koslmyi*, la remoción de semillas fue total en los tratamientos semi-impermeable y testigo (100%), aunque en esta especie el tratamiento impermeable también presentó un alto porcentaje de remoción (70%). El análisis de varianza por tratamientos, indica que existe una diferencia significativa (Fig. 13, Tabla 9) ($F = 34.0909$, $P < 0.0001$), con un 83% de la variación de los datos explicada por el modelo.

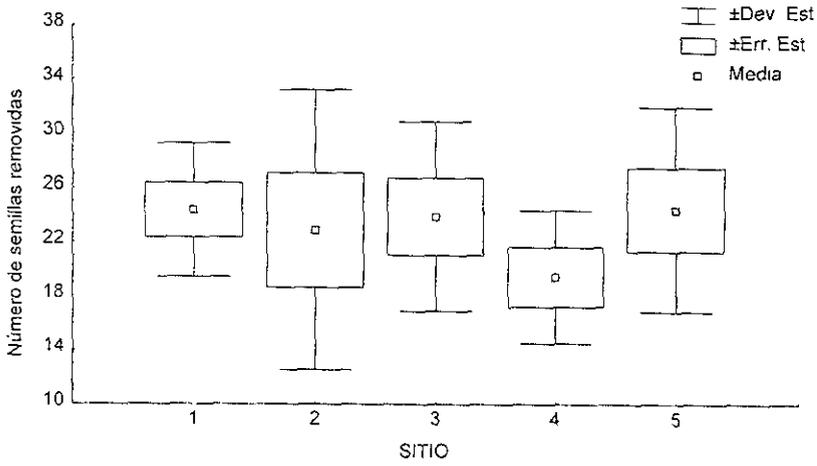


Figura 9 Remoción de semillas de *B. alicastrum* con respecto de los cinco sitios donde se encontraban establecidas las exclusiones. Se muestra para el total de los datos, la media, el error y la desviación estándar para cada sitio

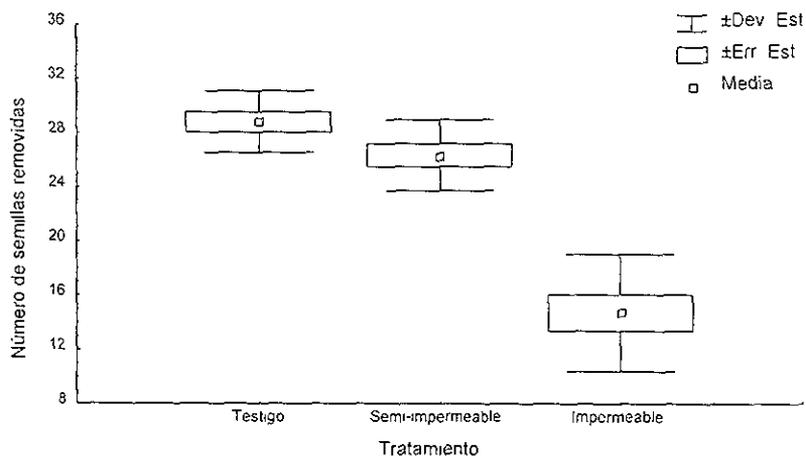


Figura 10. Remoción de semillas de *B. alcastrum* con respecto a los tres tratamientos, impermeable, semi-impermeable y testigo. Se presentan para el total de los datos, el promedio, error y desviación estándar.

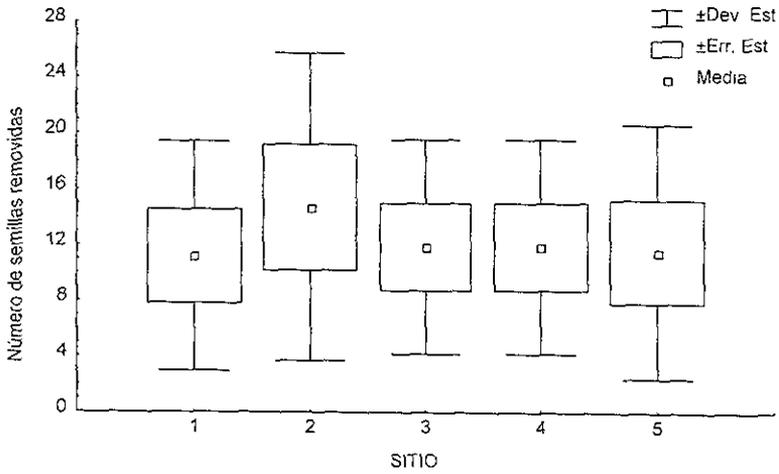


Figura 11 Remoción de semillas para *G. grandifolia* con respecto de los cinco sitios donde se encontraban las exclusiones. Se presenta la media, el error y la desviación estándar

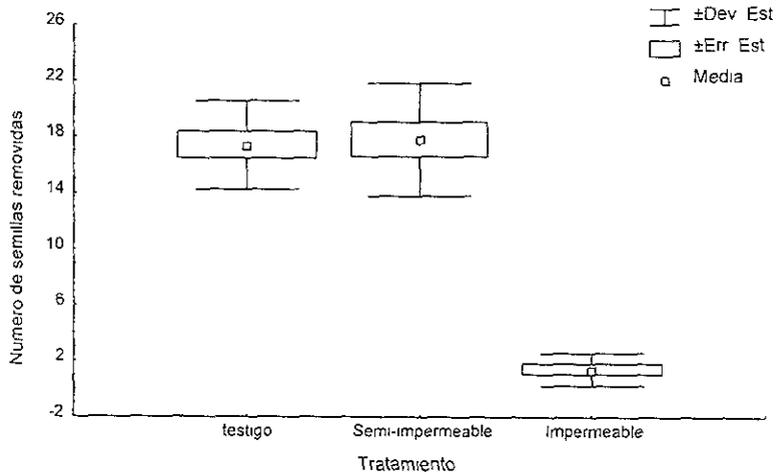


Figura 12. Remocion de semillas de *G grandifolia* en los tres tratamientos. Se presentan para el total de los datos el promedio, error y desviación estándar.

Para el caso de las semillas de *V. koshnyi* solo se tomaron datos de tres sitios, debido a que en un sitio se perdieron mas de la mitad de las exclusiones, debido a que por causas naturales un árbol cayó sobre estas, y en el otro desde un principio no se colocaron semillas, ya que el número de semillas que naturalmente se encuentran presentes en la selva, es muy bajo y las semillas que se colectaron no alcanzaban. Al realizar el análisis de varianza para los sitios, no se encontraron diferencias significativas $F=0.3429, P > 0.7152$ (Fig. 14)

La pérdida de semillas en el tratamiento impermeable se debió a la depredación por insectos. Para el caso de *B. alicastrum* se detectó una depredación por insectos de 5 66% semillas en total. *G. grandifolia* presento el 11% y *V. koshnyi* 75% semillas depredadas por insectos

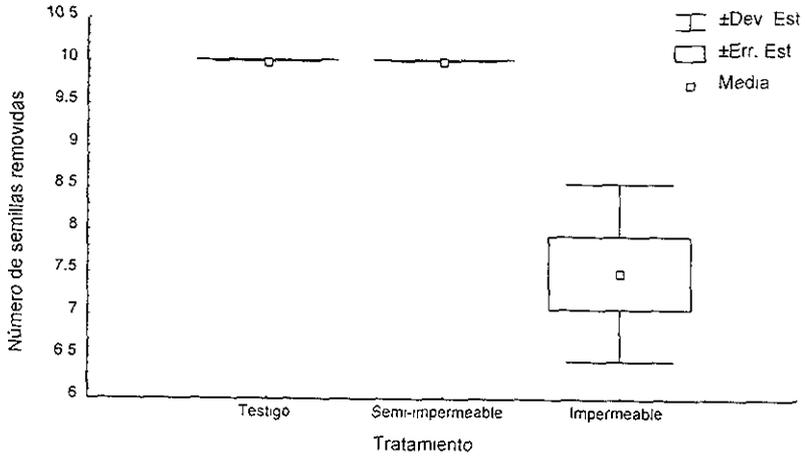


Figura 13 Remoción de semillas de *V. koslunyi* con respecto a los tres tratamientos, impermeable, semi-impermeable y testigo. Se presentan para el total de los datos el promedio, error y desviación estándar.

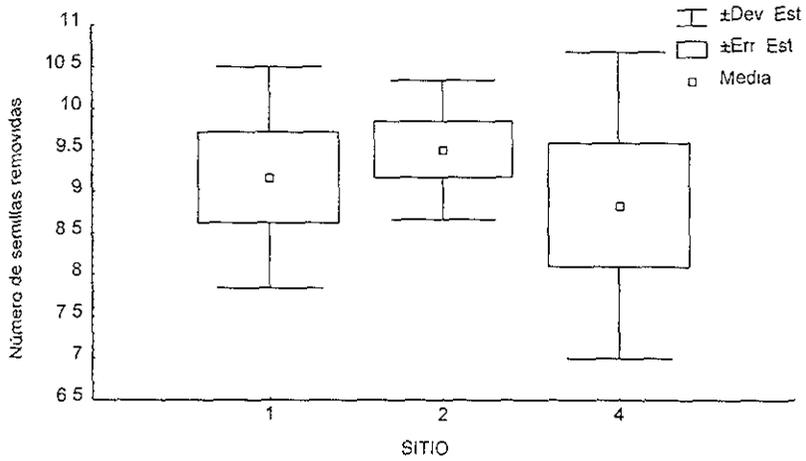


Figura 14 Muestra la remoción de semillas de *V. kosinskyi* con respecto a los tres sitios donde se encontraban establecidas las exclusiones. Se muestra el promedio de semillas removidas, la desviación y el error estándar

Discusión

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican de manera consistente para las tres especies, que son los roedores de talla pequeña (menor a 200 g) los principales depredadores de semillas en esta porción de la selva Lacandona. Esto es consistente con lo encontrado en otras regiones del trópico (Pizo 1997, Terborgh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994). Esto sugiere que los roedores son importantes consumidores de semillas y se ha demostrado en diferentes regiones del trópico (Forget 1997, Pizo 1997, Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998), templadas (Hulme y Hunt 1999) y desiertos (Brown y Mitchell 1989). Lo que los hace ser un importante factor en la regulación de las poblaciones de diversas especies vegetales. La diversidad de las selvas es el resultado de distintos procesos, pero son las interacciones las que ejercen la principal presión de selección (Dobzansky 1950)

Janzen (1970) y Connell (1971), desarrollaron una hipótesis donde analizan y detectan que la proximidad del árbol madre aumenta la mortalidad de semillas y plántulas, favoreciendo el establecimiento de propágulos de especies diferentes, lo que tiene como resultado final un aumento en la diversidad del sotobosque de la selva. En este trabajo el efecto del árbol madre se contempló y midió en *Brosimum alicastrum* pero no se obtuvieron diferencias significativas entre las dos distancias en las que se colocaron las exclusiones: 10 y 50 m, lo que concuerda con los resultados obtenidos Terborgh *et al.* (1993) que compararon la depredación por vertebrados de cinco especies arbóreas en la isla de Barro Colorado, Panamá. Los autores encontraron que la depredación de semillas por vertebrados (roedores) es independiente de la distancia a la que se encuentren del árbol madre.

En el caso de la depredación de semillas de *B. alicastrum*, la remoción de semillas para el testigo (Parcela sin malla) fue en promedio del 88%, y en las parcelas semi-impermeables del 86%. Otros estudios reportan de igual manera que las semillas de esta especie son frecuentemente consumidas por roedores (Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo 1998), lo que demuestra que éstos son un factor importante en el establecimiento y éxito de *B. alicastrum*.

Por otra parte, también se ha reportado que agoutíes, tapires y pecaríes son consumidores de semillas de esta especie. En este estudio no se detectó la actividad de estos mamíferos, ya que el efecto aditivo en la remoción de semillas que se esperaría encontrar generado por los mamíferos más grandes (mayores de 200g) no se presentó, aún cuando se ha reportado que estos grupos de animales son importantes consumidores de semillas (Bodmer 1991).

En el tratamiento impermeable también se presentó una depredación de semillas de un 56%, pero esto se puede explicar no por la actividad de los roedores, sino por la depredación *in situ* generada por insectos a la que se ven sometidas las semillas de esta especie (Andrade 1989). No

se considera que sean ratones los removedores de estas semillas, ya que cuando se evalúa el efecto de estos de manera aislada (tratamiento semi-impermeable), la remoción es mucho más alta (132.5 semillas).

Para el caso de la depredación de semillas de *G. grandifolia*, el tratamiento donde se realiza la exclusión total de mamíferos (impermeable), refleja lo que es una selva defaunada. En este caso se observó una tendencia a formarse un tapete de plántulas de una sola especie como resultado de la baja presencia de los depredadores de las semillas. Para esta especie la depredación por insectos es muy baja lo que hace que no exista un factor biótico que influya en la sobrevivencia y germinación de las semillas de esta especie en este tratamiento.

La remoción de semillas en la exclusión parcial de mamíferos (semi-impermeable) en promedio fue de más de la mitad de las semillas de *G. grandifolia* colocadas en las parcelas testigo. Esto indica que los roedores están jugando un papel importante en la remoción de las semillas para esta especie, tal como sucede para las semillas de *B. alicastrum*. Mientras tanto en el tratamiento donde los mamíferos tienen un acceso total a las parcelas (testigo) la remoción de las semillas fue estadísticamente similar al tratamiento semi-impermeable. Esto que los roedores son los principales removedores de semillas de *G. grandifolia*.

Para *V. koschnyi* la remoción de semillas en los tratamientos semi-impermeable y testigo fue del 100%. Esta especie es altamente palatable para los removedores vertebrados del sotobosque (depredadores/dispersores). Estudios con especies del mismo género lo prueban, siendo la depredación llevada a cabo principalmente por ratones, agoutíes y de manera ocasional tapires (Howe 1984, 1990). Estos tratamientos presentaron una diferencia significativa con respecto del tratamiento impermeable donde la remoción de las semillas fue menor. Tal como sucede para las otras dos especies utilizadas en este trabajo.

La remoción de semillas de *V. koschnyi* en cuanto a sitios no presentó diferencias significativas, mismo patrón que las otras dos especies. Es importante mencionar que para esta especie solo se utilizaron tres sitios, esto debido a que un evento natural (caída de un árbol) provocó que se perdiera un sitio y otro fue excluido desde un principio por que el número de frutos en el suelo de la selva es reducido.

La importancia de la remoción (depredación/dispersión) postdispersión de las semillas radica en la influencia que esto puede tener en los patrones de reclutamiento de las plántulas (Hammond 1995, Peres y Baider 1997, Dalling *et al.* 1997), la diversidad de especies (Janzen 1970, Schupp 1988, 1990) y la estructura de las comunidades (Julliot 1997). Esta interacción es indispensable para la mayoría de los árboles que presentan semillas grandes, ya que intervienen los removedores del sotobosque para una regulación de las densidades poblacionales de las plantas (De

Steven y Putz 1984, Sork 1983, Forget 1996). Esto es ratificado en este trabajo por los tratamientos semi-impermeable y testigo, donde para las tres especies utilizadas, y en especial para *V. koschnyi*, la remoción de semillas fue total. Esto tiene implicaciones importantes en cuanto al futuro de las semillas. En caso de ser depredadas, las consecuencias a nivel de la población se reflejan con un bajo porcentaje de establecimiento de plántulas (Howe *et al* 1985). Si son dispersadas juegan además un papel importante en la dinámica del ecosistema, pero ambos son fuertes componentes que determinan la diversidad de plántulas del sotobosque.

La consistente remoción de semillas en las exclusiones semi-impermeables implica que los pequeños roedores son los principales vertebrados removedores de semillas de *G. grandifolia*, *B. alicastrum* y *V. koschnyi*. Aun cuando los vertebrados de mayor tamaño presentan un consumo importante de frutos y semillas, como complemento de una dieta principalmente folívora y por lo tanto parecen ser importantes en la determinación de la diversidad del sotobosque (Dirzo y Miranda 1990a, 1990b) El efecto que puede causar la defaunación contemporánea sobre la diversidad y estructura de la selva, así como el papel que juegan los mamíferos de talla mediana y grande aún es poco estudiado. Terborgh (1992) hizo hincapié en el papel que juegan los depredadores en la diversidad y mantenimiento de los procesos ecológicos que se dan en las selvas, tal como se había expresado para otros ecosistemas (Harper 1969, Paine 1966, Jordano 1995).

En el sotobosque los roedores pequeños (menores de 200g) son los principales depredadores de semillas (Howe 1990) y un estudio reciente reveló que también son importantes como dispersores secundarios de *V. callophylla* y *Ampelocera ruizi* (Andresen 1999) Mientras que los mamíferos de talla mayor son un importante componente de la dispersión de las semillas ya sea a nivel del dosel (Gautier-Hion *et al.* 1993), o en el sotobosque (Bodmer 1991, Fragoso 1997). Esto lleva a pensar, que si bien los roedores son los más importantes depredadores de semillas a nivel del sotobosque, los ungulados y mamíferos arborícolas son un complemento que intensifica la depredación, pero a su vez favorecen la dispersión de las semillas, tanto a nivel del dosel como en el suelo de la selva (Gautier-Hion *et al.* 1993, Bodmer 1991, Fragoso 1997).

Smythe (1989) encontró que existe una relación positiva entre el potencial de germinación de *Astrocaryum standleyanum* y la remoción que hacen de sus semillas los agoutís. Por otra parte Fragoso (1997) evaluó el potencial de dispersión que tienen los tapires, y encontró que existe un 98% de semillas viables en las muestras que tomaba de las excretas de éstos. Por otro lado Bodmer (1991) obtuvo resultados similares para el caso del tapir con un 54% de semillas viables en sus excretas. En contraste, en las excretas de pecaríes solo un 5% de las semillas eran viables, y en el caso del venado (*Mazama americana*) un 6% de las semillas encontradas fue posible que germinarán, por lo que pueden ser considerados también como depredadores de semillas.

Estos datos revelan que los mamíferos medianos y grandes son importantes para la remoción de semillas y frutos. Esto, aunado a los resultados generados en el presente estudio, donde los roedores son los principales depredadores de semillas del sotobosque, sugiere que los mamíferos en general son importantes modeladores del paisaje. Independientemente del papel que jueguen los mamíferos como dispersores-depredadores, los efectos que tienen las actividades humanas que promueven la defaunación (ver Redford 1992), podrían tener fuertes implicaciones en la diversidad de la selva.

En el marco anterior tenemos que las actividades de los mamíferos en general tienen influencia en diversos procesos de una selva. En torno a esto Terborgh (1992) resaltó la importancia que tiene el llamado “control de arriba hacia abajo” en los bosques tropicales. En su hipótesis destaca el papel de los grandes depredadores, como son, el puma y jaguar en el control de las densidades de los herbívoros y estos a su vez tienen fuerte influencia en la mortalidad de las plántulas, lo que promueve la diversidad del sotobosque. Los resultados de este trabajo y otros realizados en diferentes zonas tropicales (Terborgh *et al.* 1993, Terborgh y Wright 1994), resaltan el papel de los roedores como depredadores de semillas y dispersores. Al buscar su lugar dentro de la cadena alimenticia, encontramos que son consumidos principalmente por serpientes, aves rapaces y carnívoros de talla mediana, manteniendo un importante eslabón de la cadena alimenticia, ya que algunos de estos como, los carnívoros medianos, son alimento de los ya mencionados grandes depredadores. Aparte de que pueden llegar a ser promovedores de la diversidad del sotobosque.

La consistente remoción de semillas en el tratamiento semi-impermeable implica que los roedores son importantes consumidores de semillas de las tres especies utilizadas en el experimento. Asimismo, de ser consistentes los patrones de remoción encontrados en las tres especies del estudio en otras especies del sistema, se puede especular que los roedores juegan un importante papel en el mantenimiento de la diversidad de la selva a través de procesos que involucran el futuro establecimiento de individuos. Los resultados de este trabajo, junto con los correspondientes a la folivoría de los mamíferos medianos y grandes obtenidos por Dirzo y Miranda (1990a), sugieren que los mamíferos constituyen una fuerte causa de mortalidad en los estadios tempranos de diversas especies vegetales en los trópicos.

Es importante valorar el papel que tienen los mamíferos medianos y grandes en la remoción de semillas, para que de esta manera se puedan predecir las consecuencias de su extirpación parcial o total. De igual manera es importante evaluar el papel que juega el tamaño relativo de las semillas en cuanto a la atracción diferencial que generan sobre mamíferos pequeños y medianos/grandes. Por último, el efecto que tuvieron los insectos en la depredación de semillas no se evaluó, pero se tienen datos de cómo afectan a las tres especies del estudio. Las semillas de *V. koschnyi*, tal como se ve en

este estudio, son las más intensamente depredadas por insectos. Del total de semillas que caen al suelo de un árbol es depredado un 64% (Howe *et al.* 1985). Las semillas de *G. grandifolia*, no presentan depredadores post dispersión (Andrade 1989), y en este estudio fue la especie que menos depredación por insectos presentó. Las semillas de *B. alicastrum* son frecuentemente atacadas por larvas del escarabajo arlequín (*Acrocinus longimanus*) (Chemsaki y Nogera 1997), y presentó alrededor de un 10% de ataque por insectos.

Conclusiones

La influencia del árbol madre en la depredación de las semillas no se presenta para el caso de las tres especies de semillas, utilizadas en el estudio. Esto se debe a que los ratones presentan una capacidad amplia de movimiento en busca de su alimento.

No existe influencia de la especie del árbol eje (*B. alicastrum*), en la depredación de semillas de las otras dos especies usadas en el experimento. Lo que ayuda a dar mas realismo al diseño experimental.

El hecho de que las tres especies de semillas utilizadas presenten el mismo patrón de depredación y sea consistente con otras zonas de los trópicos, nos permite generalizar los resultados obtenidos. Aun cuando, es necesario realizar mas estudios en diferentes especies.

De las tres especies utilizadas, las semillas de *V. koshnyi*, presentaron una depredación del 100%, lo que explica la baja densidad encontrada al momento de la colecta de las semillas para el experimento. Además, esta semilla es altamente consumida por mamíferos arborícolas. Estos factores determinan la baja densidad de adultos presentes en la zona de estudio.

El registro indirecto de la actividad de los ratones mediante estudios de depredación de semillas. Lo que favorece una evaluación de las actividades que llevan a cabo los roedores, sin necesidad de estudios poblacionales detallados, pero sin descartarlos para el estudio de su biología.

El presente trabajo, permite valorar la importancia de los ratones como depredadores de semillas, convirtiéndolos en un gremio de consumidores clave en la dinámica de las selvas. No obstante, es necesario realizar estudios más detallados del papel de los mamíferos medianos y grandes como granívoros

Existen diversos factores que pueden afectar la depredación de semillas como la deforestación, la creación de claros, la fragmentación y el aislamiento, que es necesario estudiar para comprender como afectan las actividades humanas a éste proceso ecológico.

Asimismo, existen factores intrínsecos a las plantas, que pueden afectar la depredación de sus semillas realizada por mamíferos pequeños o grandes. Estos pueden ser la calidad nutricional de las semillas, así como, el tamaño relativo de estas.

Las acciones de conservación deben enfocarse a proteger áreas donde se puedan mantener poblaciones viables de mamíferos y otros vertebrados, para así preservar los procesos ecológicos y evolutivos que se dan dentro de los ecosistemas y en específico en las selvas tropicales.

Literatura citada

- ANDRADE, O. 1989. Cultivo de insectos depredadores de propagulos de arboles tropicales en los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 137pp.
- ANDRESEN, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*. **31**: 145-158.
- ARANDA, J. y MARCH, I. 1987. Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos: México. 149pp.
- BATZLI, G. 1994. Mammal-plant interactions. *J. mammalogand*. **75**(4): 813-815.
- BODMER, R. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*. **23**(3): 255-261.
- BOURGERON, P. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. En: Tropical rain forest ecosystems Structure and function. Golleand, F. (ed). Elsevier scientific company. 381pp.
- BROWN, J. and MITCHELL, W. 1989. Diet selection on depletable resources. *Oikos*. **54**: 33-43.
- BRUNIG, E. 1983. Vegetation structure and growth. En: Tropical rain forest ecosystems. Structure and function. Golleand, F. (ed). Elsevier scientific companand 381pp.
- CEBALLOS, G. and NAVARRO, D. 1991. Diversidad and conservation of mexican mammals En Latinoamerican mammalogy: History, Biodiversity and conservation. Mares, A and Schmidy D. (Eds.). Oklahoma Museum of Natural History and publications: E.U.A. 468p
- CEBALLOS, G and SANCHEZ, O. 1994. Wildlife diversity and conservation in tropical America Cap. 9. Oxford and IBH: India 262.
- CEBALLOS, G. 1993. Especies en peligro de extinción. *Ciencia. Especial* **7** .5-12.
- CEBALLOS, G., RODRIGUEZ, P and MEDELLIN, R. 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: mammalian diversity, endemism and endangerment. *Ecol. Appl.* **8**(1): 8-17
- CEDEÑO, O. 1982. ¿Porque se destruyen nuestras selvas tropicales. Academia Nacional de las Ciencias Forestales México. 5-22p
- CONNELI, J. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animal and in rain tropical forest trees. En. Dynamics population. Boer, P., Gradwell, G. Center for agricultural publishing and documentation 298-310 pp.
- CONNELI, J. 1978. Diversity and in tropical rain forest and coral reefs. *Science* **199** (24): 1302-1310
- CONNELI, J. and ORIOS, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Am Nat* **98** 399-414

- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1993. Speciation and coevolution: an interpretation of frugivory phenomena. *Vegetatio*. **107/108**:75-84.
- CHEMSAKI, J. and NOGERA, F. 1997. *Lagocheirus araneiformis*, *Acrocynus longimanus*, *Taneiotus acalaris* and *Neoptandchodes trilineatus* En: González-Soriano, E. Dirzo, R. and Vogt, R. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. UNAM. México.
- DALLING, J., HARMS, K. and AIZPRUA, R. 1997. Seed damage tolerance and seedling resprouting ability of *Prioria copaifera* in Panama. *J. Trop. Ecol.* **13**:481-490.
- DANELL, K., BEKGSTOM, R. and EDENIUS, L. 1994. Effects of large mammalian browsers on architecture biomass and nutrients of woody plants. *J. mammalogy*. **75**(4): 833-844.
- de la CRUZ, M. and DIRZO, R. 1992. A survey of the standing levels of herbivory in seedling from a Mexican rain forest. *Biotropica*. **19**(2): 98-106.
- DeSTEVEN, D. and PUTZ, F. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipterix panamensis*, in Panama. *Oikos*. **43**:207-216
- DIRZO, R. 1984. Herbivorand · A phandtocentric overview. En: *Perspectives on plant population ecology*, R Dirzo and J. Sarukhán (Eds.). Sinauer Associates Inc. Publishers: Sunderland 141-161pp.
- DIRZO, R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en los Tuxtlas, Veracruz. *Rev. Biol. Trop.* **35**(S). 119-131.
- DIRZO, R. 1991. La vegetación: Exhuberancia milenaria. En: *Lacandonia el ultimo refugio*. UNAM Sierra Madre: México.
- DIRZO, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México En: *México ante los retos de la Biodiversidad*. CONABIO. México. 343pp
- DIRZO, R. and DOMINGUEZ, C. 1986 Seed shadow, seed predation and the advantages of dispersal En *Frugivores and seed dispersal*. Estrada, A Fleming, T. (Eds.) Dr J W. publishers.
- DIRZO, R. and MIRANDA, A. 1990a. Altered patterns of herbivory in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: P. W. Price, T. W. Lewinsohn, W. M. Benson, and G. W. Fernandez, Editors. *Herbivory: tropical and temperate perspectives*. John Wiley & Sons: E U.A
- DIRZO, R AND MIRANDA, A. 1990b. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity A sequel to John Terborgh. *Cons. Biol.* **4**(4):444-447
- DIRZO, R. y MIRANDA, A. 1991. El límite boreal de la selva tropical húmeda. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia*. **16**(5): 240-247.

- DOBZANSKAND, T. 1950 Evolution in the tropics. Am. Sci. 38: 209-221
- DORST, J. 1992. Antes de que la naturaleza muera. Omega. España. 737p.
- ESTRADA, A. and FLEMING, T. 1986. Frugivores and seed dispersal. W. J. Publishers. E.U.A.
- FA, J. and MORALES, L. 1993 Patterns of mammalian diversity in Mexico. En. Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Ramamoorthy, T. Bye, R. Lot, A. and Fa, J. (Eds.). Universitand Press
- FERRUSQUIA-VILLAFRANCA, A. 1993 Geologand of Mexico. A synopsis. En. Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Ramamoorthy, T. Bye, R. Lot, A. and Fa, J. (Eds.) Universitand Press.
- FLEMING, T. 1987. Pattern in tropical vertebrate frugivore diversity Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:91-109.
- FLORES, O. y GEREZ, P. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. CONABIO y UNAM. 439 pp.
- FORGET, P. 1996. Removal of seed of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. J. Trop. Ecol. 12:751-761.
- FRAGOSO, J. 1997. Tapir-generated seed shadows. scale-dependent patchiness in the Amazonas rain forest. J. Ecology. 85 519-529
- GALINDO-GONZALEZ, J. 1998 Dispersión de semillas por murciélagos su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. Acta zoológica Mexicana. 73:57-74.
- GARCIA, E. 1988 Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen Instituto de Geografía, UNAM: México 252pp.
- GAUTIER-IHON, A. GAUTIER, J. and MAISELS, I. 1993 Seed dispersal versus seed predation: an inter-site comparison of two related african monkeys. Vegetatio 107/108: 237-244
- GOBIERNO DEL ESTADO DE CHIAPAS. 1990. Propuesta de plan de manejo para la reserva integral de la biósfera de Montes Azules, Chiapas, México.
- GOMEZ-POMPA, A. AND DIRZO, R. 1995. Reservas de la Biósfera y otras áreas naturales protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología CONABIO México. 157p
- HAMMOND, D. 1995. Post-dispersal seed and seedling mortality of tropical dry forest trees after shifting agriculture, Chiapas, Mexico. 1995 11:295-313.
- HARPER, J. 1969. The role of predation in vegetational diversity. En Diversity and stability in ecological systems. Brookhaven. Symposia in Biology 22: 48-62
- HERRERA, C. 1985 Determinants of plant-animal coevolution. the case of mutualistic dispersal of seed by vertebrate Oikos 44 132-141

RESERVAS DE LA BIOSFERA DE MONTES AZULES

- HOWE, H. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*. 61(4) 944-959
- HOWE, H. 1984. Implications of seed dispersal by animal for tropical reserve management *Biol Conserv* 30:261-281.
- HOWE, H. 1990a. Seed dispersal by birds and mammals; implications for seedling demography. En: *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Badwa, k and Hadleand, m. (Eds). Man and the biosphere series. Vol. 7. UNESCO and Phaternon P. Francia.
- HOWE, H. 1990b. Survival and growth of juvenile *Virola surinamensis* in Panama effects of herbivory and canopy closure. *J. Trop Ecol*. 6:259-280.
- HOWE, H. and SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13:201-228.
- HOWE, H., SCHUPP, E. and WESTLEY, L. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*. 66 (3). 781-791.
- HUBBELL, S and FOSTER, R. 1992 Short-term dynamics of a neotropical forest: why ecological research matters to tropical conservation and management. *Oikos*. 63(1). 48-61
- HULME, P and HUNT, M 1999. Rodent post-dispersal seed predation in deciduous woodland. predator response to absolute and relative abundance of preand. *J An Ecol* 68: 417-428
- IBARRA-MANRIQUEZ, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de biología tropical de los Tuxtles Veracruz, Mex. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias. UNAM. 264 pp.
- INI. 1993. Programa de manejo para la Reserva Integral de la biosfera de Montes Azules. SEDI/SOL, México.
- INEGI 1990 Resultados preliminares del XI censo general de población 1990, por localidad e integración territorial.
- JABLONSKY, D. 1993. The tropics as a source of evolutionary novelty through geological time. *Nature*. 364:142-144.
- JACOBS, E 1988 Bosque húmedo tropical. Omega España. 342pp.
- JANZEN, D 1970 herbivores and the number of tree species in tropical forest *Am Nat* 104(940) 501-529
- JANZEN, D. 1971 Seed predation by animal. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 2.463-492
- JANZEN, D 1981a Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13(4). 271-282

- JANZEN, D. 1981b. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotrópica*. 13(S) 59-63.
- JANSEN, D. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: *Coevolution*. Futuyama, D. and Slatkin, M. (Eds) Sinauer Associates Inc Publishers 232-292p.
- JORDAN, C. 1983. Productivity of tropical rain forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy sources. En: *Tropical rain forest ecosystems structure and function*. Golley, F. (Ed.). Elsevier scientific company. 381pp
- JORDANO, P. 1995. Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb*: Patterns and consequences. *Oikos* 71:479-491.
- JULLIOT, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understorey of tropical rain forest. *J. Ecologand*. 85:431-440.
- KHASA, D. and DANKIK, B. 1997. Managing for biodiversity in tropical forest. *J. Sust. Forestry*. 4:1-31.
- KIRA, T. and YODA, K. 1983. Vertical stratification in microclimate. En: *Tropical rain forest ecosystems. Biogeographical and ecological studies*. Golley, F. (ed). Elsevier scientific company. 381pp
- LASCANO-BARRERO, M., GONGORA-ARONES, E. and VOGT, R. 1992. Anfibios y reptiles de la selva Lacandona. En: Vázquez-Sánchez, M. and Ramos, M.(eds) *Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, A. C. San Cristobal de las Casas Chiapas. *Ecosfera* 1. 436pp
- LASCANO-BARRERO, M. and VOGT, R. 1992. Peces de la selva Lacandona un recurso potencial. En: Vázquez-Sánchez, M. and Ramos, M.(eds). *Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona. Investigación para su conservación*. Centro de estudios para la conservación de los recursos naturales, A. C. San Cristobal de las Casas Chiapas. *Ecosfera* 1. 436pp
- LEOPOLD, A. 1987. *Fauna silvestre de México*. Reimpresión. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables de México: México. 608pp.
- MABBERLEY, H. 1983. *Aspectos ecológicos de un bosque trópicol*. Oxford, Omega. España
- MARTINEZ, E., RAMOS, C. and CHIANG, F. 1994. Lista florística de la selva Lacandona, Chiapas. *Bol. Soc. Bot. de México*. 54:99-177
- MASERA, O., ORDOÑEZ, M. y DIRZO, R. 1992. Emisiones de carbono a partir de la deforestación en México. *Ciencia* 43:151-153.
- MASERA, O., ORDOÑEZ, M. and DIRZO, R. 1997. Carbon emissions from mexican forest current situation and long-term scenarios. *Climatic Change* 35:265-295

- McARTHUR, R and McARTHUR, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology*. **42**:594-598.
- MEDELLIN, R. 1991. The selva Lacandona: An overview. *TCD Newsletter*. **24**:1-6
- MEDELLIN, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Cons. Biol.* **8**:788-799.
- MEFFE, G and CARROLL, C. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers: U.S.A. 590pp
- MENDOZA, E. 1997. Análisis de la deforestación de la selva Lacandona: Patrones, magnitud y consecuencias. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM. 99pp
- MENDOZA, E and DIRZO, R. *in press*. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration on the northernmost tropical hot-spot *Biodiversity and Conservation*..
- MURRAAND, K. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monog.* **58**(4):271-298.
- PAINE, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100**: 65-75.
- PENNINGTON, T. y SARUKHAN, J. 1998. *Arboles tropicales de México*. Fondo de cultura Económica UNAM. México. 521pp.
- PERES, C., SCHIESARI, L. and DIAS-LEME, C. 1997. Vertebrate predation of Brazil-nuts (*bertholletia excelsa*, Lecanodidaceae), an agouti-dispersed Amazonian seed crop: a test of the escape hypothesis. *J. Trop. Ecol.* **13**: 69-79.
- PERES, C. AND BAIDER, C. 1997. Seed dispersal, spatial distribution and population structure of brazilnut trees (*Bertholletia excelsa*) in southeastern Amazonia. *J. Trop. Ecol.* **13**:595-616.
- PIZO, M. 1997. Seed dispersal and predation in two populations of *Cabralea canjerana* (Melhaceae) in the atlantic forest of southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.* **13**:559-578.
- PRIMACK, R. 1993. *Essentials of conservation biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers: U.S.A 563pp.
- RANGEL-SALAZAR, J. 1990. Abundancia y diversidad en una comunidad de aves en la Reserva de la Biosfera de Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura ENELP-Iztacala, UNAM. 72pp
- REDFORD, K. 1992. The empty forest. *Bioscience*. **42**(6) 412-422
- REYES, A. y SOUSA, M. 1995. Una nueva localidad para la familia Lacandoniaceae y nuevos registros para la reserva de Montes Azules. *Bol. Soc. Bot. Mex.* **57**:117-121.

- RZEDOWSKI, J. 1993. Diversity and origins of the planerogamic flora of Mexico. En Biological diversitand of Mexico. Origins and distribution Ramamoortand, T. Bande, R. Lot, A. and Fa, J (Eds.). University Press.
- RZEDOWSKI, J. 1992. Diversidad del universo vegetal de México. perspectivas de un conocimiento sólido. En: México ante los retos de la Biodiversidad. CONABIO: México 343pp.
- RZEDOWSKI, J. 1994. La vegetación de México. Limusa: México. 541pp.
- SANCHEZ-CORDERO, V. and MARTINEZ-GALLARDO, R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. J. Trop. Ecol 14.139-151.
- SARH - UNAM 1994. Inventario Nacional Forestal Periódico 1992 - 1994. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre.
- SAS. 1995. JMP Statistics and graphics guide, versión 3.1. SAS institute Inc: USA.
- SCHUPP, E 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps Oikos. 51(1): 71-78
- SCHUPP, E 1990. Annual variation in seed-fall, postdispersal predation and reclutamiento in Neotropical tree. Ecology. 71.504-513.
- SMITH, E. 1984. The evolution of food caching band bird and mammals. Ann. Rev. Ecol Syst 15:329-351.
- SMYTHE, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. Ann Rev. Ecol Syst. 17:169-188.
- SMYTHE, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standleyanum* evidence for dependence upon its seed dispersers. Biotropica. 21 50-56
- SOKAL, R. and ROHLF, J 1995. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. 3 ed. W: H Freeman and Company: EUA. 887 p
- SORK, V 1983. Mammalian seed dispersal of pignut hickory during three fruiting seasons. Ecology 64(5):1049-1056.
- SOULE, M. 1986 Conservation biology. Sinauer Associates Inc Publishers. U S.A. 584pp
- TERBORGH, J. 1992 Maintenance of diversity in tropical forest. BIOTROPICA 24(2b).283-292.
- TERBORGH, J. and WRIGTH, J 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. Ecology. 75 (6): 1829-1833.

- TERBORGH, J., LOSOS, E., RILEAND, M. AND RILEAND, B M. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an amazonian forest *Vegetatio*. **107/108**:375-386.
- TOMLINSON, P. 1983. Structural elements of the rain forest: En: *ecosystems of the world* Vol 14A, F.B. Golley (Ed.). Elsevier scientific publishing company: E.U A. 381p.
- THOMPSON, J. 1989. Concepts of coevolution *TREE*. **4**:179-183.
- WHITTAKER, R. and GOODMAN, D. 1979. Classifying species according to their demographic strategy. population fluctuations and environmental heterogeneity. *Am Nat*. **113**:185-200.
- WILSON, E 1985. The biological diversity in crisis. *BioScience*. **35**:700-706.
- WILSON, E. 1988. *Biodiversity*. National Academic Press E.U.A. 521p
- ZAR, J. 1984. *Bioestatistical analisis*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. E U.A