



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRONES DE DEPREDACION DE NIDOS ARTIFICIALES EN  
CUATRO TIPOS DE VEGETACION EN LA SELVA DE LOS  
TUXTLAS, VERACRUZ.

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE  
**B I O L O G A**  
P R E S E N T A :  
**ANDROMEDA MARIANA RIVERA CASTAÑEDA**



DIRECTOR DE TESIS **DR. JESUS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA**



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION POLAR

299791



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



**M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA**  
 Jefa de la División de Estudios Profesionales de la  
 Facultad de Ciencias  
 Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

Patrones de depredación de nidos artificiales en cuatro tipos de vegetación en la selva  
 de Los Tuxtlas, Veracruz.

realizado por **Andrómeda Mariana Rivera Castañeda**

con número de cuenta **9355046-6** , quién cubrió los créditos de la carrera de **Biología**

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
 Propietario

Dr. Jesús Alejandro Estrada Medina

Propietario

M. en C. María Patricia Guadarrama Chavéz

Propietario

M. en C. Carlos Jesús Balderas Valdivia

Suplente

Biól. Sabel René Reyes Gómez

Suplente

Biól. Juana Marganta García Castro

Consejo Departamental de Biología

Dra. Patricia Ramos Morales

FACULTAD DE CIENCIAS  
 U N A M.



DEPARTAMENTO  
 DE BIOLOGÍA

# ÍNDICE

Resumen.....	I
Dedicatorias .....	II
Agradecimientos.....	III
Introducción.....	1
Las selvas del trópico húmedo .....	1
Uso de nidos artificiales .....	1
Antecedentes .....	4
Efectos de la fragmentación .....	4
Efectos de borde.....	6
Experimentos con nidos artificiales .....	8
Experimentos con nidos artificiales en zonas templadas.....	10
Experimentos con nidos artificiales en selvas tropicales .....	12
Objetivos.....	16
Área de estudio.....	17
Ubicación geográfica.....	17
Clima.....	18
Vegetación .....	19
Vegetación de zonas perturbadas.....	21
Fauna .....	22
Métodos.....	24
Sitios de estudio .....	24
Estudio piloto .....	26
Diseño experimental.....	26
Procedimiento de campo.....	27
Procesamiento de los datos.....	28
Análisis estadísticos.....	29

Resultados .....	30
Huevos depredados en cada temporada .....	30
Huevos dañados en cada tipo de vegetación.....	31
Tipos de daño y tipos de depredador .....	32
Huevos atacados por pequeños roedores .....	40
Variación diaria en la depredación de los huevos .....	41
Discusión.....	43
Limitaciones del estudio.....	49
Conclusiones generales.....	51
Literatura citada .....	53
Apéndices .....	59

## RESUMEN

La destrucción, fragmentación y aislamiento de las selvas del trópico húmedo dan como resultado la extinción de especies y una existencia precaria para aquellas que logran sobrevivir. Por otro lado, los remanentes de selva son afectados por una degradación continua causada por efectos de borde, por la invasión de especies exóticas y por las actividades de las pocas especies que se han visto favorecidas por dichos cambios. El éxito reproductivo de los individuos de especies selváticas también se ve afectado. A pesar de esta alarmante situación existe poca información al respecto.

Por lo anterior, el objetivo de este proyecto es determinar los patrones de depredación de huevos en nidos terrestres, en cuatro tipos de vegetación: selva virgen, borde de la selva con el pastizal, corredor de vegetación residual selvática y cerca viva, utilizando nidos artificiales.

El diseño experimental se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" y sus alrededores y contempló tres réplicas para cada tipo de vegetación. En cada uno de los sitios se colocaron sobre el suelo 5 nidos con tres huevos de gallina cada uno y 5 nidos con tres huevos de plastilina cada uno, alternadamente, a lo largo de una ruta lineal y espaciados por 50 m. Los huevos de plastilina sirvieron para determinar, a través del examen de las marcas que había en ellos, el posible tipo de depredador.

La supervivencia de los huevos, tanto naturales como de plastilina, fue monitoreada durante ocho días y el experimento fue repetido tres veces durante un periodo de cinco meses.

Los resultados mostraron que los porcentajes de depredación de nidos fueron más bajos y lentos en el interior de la selva. Los porcentajes más elevados se detectaron en el borde de la selva. Asimismo, los depredadores más importantes fueron mamíferos, particularmente roedores. El alto grado de fragmentación que se presenta en la selva de esta región, podría originar una mayor disponibilidad de hábitats para los depredadores y elevar las tasas de depredación de nidos. Se discuten los problemas de conservación en paisajes fragmentados sugeridos por estos resultados.

## DEDICATORIAS

Quiero dedicar este trabajo con todo mi amor a las personas que me han apoyado para concluir esta etapa de mi vida.

### **A mis papás, José Antonio y Mercedes**

Por su amor, ejemplo, paciencia y comprensión. Muchas gracias porque es por ustedes que he llegado hasta aquí.

Quizá pensaron que este momento nunca llegaría (y no los culpo!), pero más vale tarde que nunca, no?

Los quiero mucho.

### **A mi tío Armando**

Por confiar siempre en mí y por tus palabras de aliento.

Tío, gracias por tu cariño, tu apoyo, tus ánimos para salir adelante y por ser además de un gran tío, un gran amigo.

Te quiero mucho.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer con mucho cariño al Dr. Alejandro Estrada y a su esposa Biól. Rosamond Coates por su apoyo para la realización de esta tesis. Gracias por brindar a sus estudiantes su tiempo, dedicación y conocimientos. Tienen mi respeto y admiración por siempre.

A mis sinodales Biól. René Reyes Gómez, Biól. Margarita Garza Castro, M. en C. Carlos Balderas Valdivia y M. en C. Patricia Guadarrama Chávez, por su tiempo y sus valiosos comentarios.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, nuestra querida alma mater, que me abrió sus puertas y hoy tengo el honor de ser una más de sus egresados. Asimismo, gracias a todos mis maestros por su esfuerzo.

Al personal de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" por el apoyo logístico brindado.

Al Scott Fund for Neotropical Research por el apoyo otorgado a través del Dr. Estrada.

A mis compañeros en la estación, Ana, Berenice, Eugenio, Héctor, Charly, David y Yasminda, por su gran y valiosa ayuda en el trabajo de campo. Y a Adrián por las fotos.

A las familias Palacios y Santos Tepox por permitirme la entrada a sus terrenos.

Al Biól. Álvaro Campos por la ayuda en la identificación de plantas, pero principalmente por las grandes pláticas que hicieron mi estancia en la Estación aún más agradable.

A mis amigos de generación, Ligia, Rosalba, Abraham, Tamara, Charly y en especial a, Judith, Jazmín, Paty, Toño "el enfermero", Ramón y mis queridísimos Ángel y Sidhartha.

Y al final, pero no menos importantes

A mi hermana Adhil, por su aguante, cariño y paciencia y

A Jorge, por todo tu apoyo y amor incondicional.

Y bueno, a todas las personas que por ahora no recuerdo, pero que de una u otra forma me han ayudado en la realización de esta tesis.

## INTRODUCCIÓN

### Las selvas del trópico húmedo

Las selvas del trópico húmedo son los ecosistemas terrestres biológicamente más diversos y complejos, ocupan sólo un 10% de la superficie terrestre y alojan del 50% al 80% de todas las especies de organismos existentes en nuestro planeta (Reid 1992). México ocupa una posición privilegiada en la distribución geográfica de estas selvas ya que resguarda en el sureste la representación más septentrional de este ecosistema en el continente americano (Dirzo y Miranda 1991). En México, la selva tropical húmeda puede encontrarse en los estados del sureste como Veracruz, Tabasco, Campeche, Chiapas, Yucatán, Quintana Roo, sureste de San Luis Potosí y partes de Oaxaca (Rzedowski 1978).

En nuestro país, las selvas del trópico húmedo han estado sujetas en los últimos 40-50 años a un rápido proceso de destrucción y fragmentación como resultado de la implementación de sistemas de manejo forestal y agropecuario tendientes a la eliminación total de las selvas y de la enorme diversidad biológica que éstas resguardan, problema acentuado por el rápido crecimiento de las poblaciones y la fuerte demanda por espacio y alimento (Toledo 1988). La desaparición de estos recursos representa una pérdida permanente para la comunidad mundial y para las naciones en donde se presenta (Estrada y Coates-Estrada 1994a).

En el caso de Los Tuxtlas, la conversión de la selva a pastizales para la alimentación del ganado vacuno está considerada como la principal causa de la fragmentación y la destrucción del ecosistema selvático (Guevara *et al.* 1997). En la región de Los Tuxtlas, los fragmentos de vegetación selvática se encuentran rodeados de pastizales. Entre éstos, son comunes aquellos de forma alargada a lo largo de ríos y arroyos. También abundan líneas de vegetación arboladas sembradas por el hombre conocidas como cercas vivas (Guevara *et al.* 1997). Parte del paisaje está ocupado por extensiones moderadas de selva, como la de la Estación de Biología Los Tuxtlas de la UNAM y que forma parte de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas. Sin embargo, el desmantelamiento de la selva al norte y sur de esta área ha resultado en la creación de un extenso borde, con efectos desconocidos sobre la biota que ahí habita.

## Uso de nidos artificiales

Los estudios con nidos artificiales, además de investigar los efectos de borde sobre las poblaciones de aves y las causas del declinamiento de especies de aves en particular (Wilcove 1985), pueden ser de gran utilidad para investigar la distribución de depredadores de huevos (Burkey 1993) y el riesgo de depredación entre hábitats (Tellería y Díaz 1995). Además, desde una perspectiva de conservación, también es importante identificar los factores que pueden provocar la depredación de nidos en los fragmentos (Wong et al. 1998).

El uso de nidos artificiales facilita el control del experimento ya que permite al investigador determinar el número de nidos a utilizar, su distribución y localización, así como escoger libremente las variables a investigar. Además, se consume menos tiempo al colocar los nidos artificiales que localizando los nidos naturales (Wilson et al. 1998). Asimismo, nos permite analizar la presión de depredación en diferentes tipos de vegetación (Tellería y Díaz 1995).

La mayoría de los experimentos con nidos artificiales se han llevado a cabo en zonas templadas. Sin embargo, la aplicabilidad de los resultados de estos estudios a las selvas tropicales es desconocida (Gibbs 1991).

A pesar de las alarmantes tasas de deforestación y fragmentación de las selvas, pocos estudios han investigado la depredación de nidos en selvas tropicales (Wong et al. 1998) y México no es la excepción. Hasta el momento no existía ningún trabajo reportando experimentos con nidos artificiales.

Aprovechando las circunstancias ecológicas a nivel del paisaje, nuestro interés fue investigar los patrones de depredación de nidos artificiales en una zona de la región de Los Tuxtlas fuertemente alterada por la actividad humana.

El método utilizado no intentó analizar los porcentajes de depredación de nidos de una especie en particular, sino analizar y comparar patrones en el riesgo de depredación entre distintos tipos de vegetación. Sin embargo, cabe mencionar que los huevos de gallina son similares en tamaño a los de las aves de la familia Tinamidae (*Tinamus major*, *Crypterellus boucardi*, *C. soui*), las cuales anidan en el suelo (Janzen 1978; Coates-Estrada y Estrada 1985).

Así, el objetivo de este trabajo fue determinar los patrones de depredación en cuatro tipos de vegetación: el interior de la selva, borde de la selva, corredores de vegetación a lo largo de arroyos y en cercas vivas. Adicionalmente, se investigó si los porcentajes de depredación aumentaban en el borde; además se determinó el tipo de depredador y la frecuencia relativa de los daños causados por éstos.

Debido a que son muy pocos los estudios de esta índole disponibles para el trópico y a que esta es la primera vez que se realiza un estudio de este tipo en el área Mesoamericana, este trabajo parte de la premisa de que no habrá diferencias en los porcentajes de depredación entre los tipos de vegetación investigados.

## ANTECEDENTES

### Efectos de la fragmentación de las selvas

La fragmentación de la vegetación y sus efectos en la fauna original han sido estudiados ampliamente en zonas templadas (Offerman *et al.* 1995). Sin embargo, en los neotrópicos existen pocos estudios sobre los efectos de la fragmentación y la mayoría están centrados en unas pocas localidades en Centro y Sudamérica (Estrada *et al.* 1997; Lovejoy *et al.* 1986).

La fragmentación del ecosistema selvático consiste en la pérdida de la continuidad de la vegetación original (Lord y Norton 1990), formando paisajes compuestos por fragmentos o remanentes de la vegetación nativa, rodeados por una matriz de áreas agrícolas o de otro tipo de manejo de la tierra (Saunders *et al.* 1991). Dicha fragmentación tiene como consecuencia inmediata la reducción del hábitat para las especies, lo que puede ocasionar un proceso de defaunación o desaparición parcial o total de algunas comunidades animales y vegetales (Offerman *et al.* 1995). Por otro lado, existen especies con interacciones bióticas obligadas, en donde la extinción de una de ellas afectará negativamente a la otra (Janzen 1971; Saunders *et al.* 1991).

Las relaciones bióticas y abióticas de las comunidades también se pueden alterar en función del tamaño y la forma de los fragmentos, ya que al modificarse la distribución espacial de los recursos también se modifica su disponibilidad (Offerman *et al.* 1995; Saunders *et al.* 1991). El grado de cercanía entre los fragmentos determina también la viabilidad de las especies a mediano y largo plazo (Dirzo y García 1992), ya que si ésta no existe pueden producirse procesos de aislamiento (Saunders *et al.* 1991), favorecerse procesos endogámicos o bien llegar hasta la extinción local de algunas especies (Harris 1988). Además de las consecuencias biológicas, la pérdida de extensas superficies de vegetación selvática provoca modificaciones del medio físico que alteran servicios ecológicos importantes como la captación de agua por mantos acuíferos y saneamiento de la atmósfera (FAO 1993).

En la región de Los Tuxtlas, se estima que ha desaparecido el 75% de la superficie selvática original. El 20% existe como parches de vegetación rodeados por una matriz de pastizales y solamente el 5% restante se conserva como áreas de vegetación

continua (Estrada y Coates-Estrada 1996). Algunos estudios se han realizado en esta región enfocados a determinar cómo las diferentes especies de aves y mamíferos han respondido a dichas alteraciones.

En uno de éstos, se censaron mamíferos no voladores en: 35 fragmentos de selva, 6 sitios de selva perturbada, 12 selvas en regeneración, 20 hábitats agrícolas, 4 cercas vivas y 4 pastizales. El estudio mostró que aún existe un gran número de especies de mamíferos no voladores en Los Tuxtlas, el 70% de las especies originales (Estrada *et al.* 1994c).

En lo que respecta a aves, se realizó un muestreo en fragmentos de selva perturbados y no perturbados y en cuatro réplicas de cultivos agrícolas arbóreos y no arbóreos, cercas vivas y pastizales. De las especies censadas el 79% se encontró en la selva; el 80% en hábitats agrícolas, el 17% en cercas vivas y sólo el 3% en pastizales (Estrada *et al.* 1997).

En cuanto a los murciélagos, se hizo una investigación donde se realizaron muestreos en 45 islas de vegetación selvática, en 20 hábitats agrícolas, en 4 cercas vivas y en 4 pastizales. El 91% de las especies detectadas se encontraron en los fragmentos de selva, el 77% se detectó en hábitats agrícolas y el 34% en cercas vivas. Ningún individuo fue capturado en los pastizales (Estrada *et al.* 1993a).

En los tres estudios anteriores, se determinó que la mayoría de las especies están presentes en bajos números, lo que las pone en peligro de extinción, ya que el tamaño de sus poblaciones está por debajo del número mínimo de individuos ( $N=500$ ) que podría ser necesario para mantener poblaciones genéticamente viables (Estrada *et al.* 1994c). Además, aquellas especies con representación numérica alta son también las especies que se detectaron en todos los hábitats no selváticos. Es posible que estas especies sean capaces de mantener altas sus poblaciones como resultado de su capacidad para aprovechar las oportunidades que les ofrece el paisaje fragmentado (Estrada *et al.* 1993b).

En cuanto a los efectos de la fragmentación en plantas, en estudios de herbivoría en Los Tuxtlas, se ha notado la ausencia de daños por vertebrados en las plantas del sotobosque (Dirzo y Miranda 1991). Una de las hipótesis para explicar este fenómeno, es la ausencia de vertebrados por un proceso de defaunación (Ibarra-Manríquez *et al.*

1997). En un estudio anterior, se encontró una marcada ausencia de mamíferos del sotobosque de Los Tuxtlas, en comparación con un sitio de la selva Lacandona en Chiapas en buen estado de conservación. Si se toma en cuenta que los vertebrados del sotobosque afectan a las plantas, no sólo por consumo de follaje sino por depredación de semillas, sería predecible que en ausencia de tales herbívoros, el sotobosque de Los Tuxtlas pudiera estar alterado en su estructura y diversidad (Dirzo y Miranda 1991).

Como se ha mencionado, la consecuencia más evidente de la destrucción del hábitat, es la pérdida o reducción considerable de la densidad local de especies asociadas a la fragmentación, aunque esto solamente se ha documentado hasta ahora para animales (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Sin embargo, la reducción de las poblaciones de vertebrados de talla intermedia a grande, parece tener efectos en cascada que afectan procesos ecológicos como la interacción herbívoro-planta (Dirzo y Miranda 1991) y provocan cambios en la estructura de las comunidades de plantas del sotobosque a lo largo del gradiente potero-interior de la selva (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

## Efectos de borde

Uno de los efectos de la fragmentación de las selvas es la creación de grandes extensiones de borde con efectos importantes sobre la selva remanente. Los efectos de borde son el resultado de la interacción entre dos ecosistemas adyacentes cuando están separados por una transición abrupta (borde) (Murcia 1995; Saunders *et al.* 1991).

Si la exposición al borde modifica las características de la selva más allá del rango natural de variación intrínseca, entonces la porción del fragmento bajo la influencia del borde no será apropiada para el ecosistema original (Saunders *et al.* 1991).

Se han documentado tres tipos de efectos de borde en los fragmentos:

1. **Efectos abióticos:** incluyen cambios en las condiciones ambientales que resultan de la proximidad a una matriz estructuralmente diferente. La temperatura del aire, humedad del aire y suelo, y la intensidad de la luz varían entre el borde y el interior del fragmento.

2. Efectos biológicos directos: incluyen cambios en la abundancia y distribución de especies causadas directamente por las condiciones físicas cerca del borde y determinadas por la tolerancia de las especies a las condiciones en y cerca del borde.
3. Efectos biológicos indirectos: comprenden cambios en las interacciones entre las especies, como depredación, parasitismo, competencia, herbivoría.

En el caso de los efectos biológicos directos, algunas especies animales muestran diversas respuestas a los bordes. La densidad y la actividad de los mismos varían entre especies, desde la evasión hasta la preferencia (Murcia 1995). Un ambiente favorable que atrae a los animales (Angelstam 1986), puede provocar la convergencia en el borde de especies del exterior que inclusive se adentran en los fragmentos (Paton 1994).

Los cambios provocados por el borde en el ambiente y la estructura de la selva, pueden afectar la dinámica de las interacciones entre las especies (efectos biológicos indirectos) (Murcia 1995; Turner y Corlett 1996). Por ejemplo, un aumento del follaje provocado por un incremento de la incidencia de luz en el borde, puede atraer insectos herbívoros. Éstos, a su vez atraen a las aves que a su vez atraen depredadores de nidos. Así, el efecto de borde en la disponibilidad de luz y en la abundancia de insectos puede iniciar una serie de efectos en cascada que se puede dispersar en el ecosistema a través de la interacción entre especies (Saunders *et al.* 1991).

Las interacciones interespecíficas que han recibido más atención son el parasitismo y la depredación de nidos de aves (Paton 1994). Incluso, los efectos de la fragmentación en los bosques de Norteamérica se han vuelto un tema central en la discusión sobre la conservación de las aves. En particular, se afirma que la fragmentación aumenta la incidencia de parasitismo por *Molothrus ater* e incrementa las tasas de depredación de nidos (Wilcove 1985).

En los estudios enfocados a la depredación de nidos se han utilizado nidos naturales y nidos artificiales. En varios de estos estudios se ha demostrado que las tasas de depredación de nidos son mayores en los bordes que en el interior del fragmento (Wilcove 1985; Andrén y Angelstam 1988). Además se ha determinado que son más elevadas en fragmentos pequeños (<100 ha) que en fragmentos de mayor tamaño

(Andrén *et al.* 1985; Wilcove 1985; Small y Hunter 1988). Se ha sugerido que estos patrones pueden ser el resultado de los efectos de borde (Wilcove 1985; Andrén y Angelstam 1988).

No obstante, la falta de consistencia en los resultados al evaluar los efectos de borde en fragmentos de vegetación, parece ser la regla y no la excepción (Murcia 1995). La habilidad para discernir los efectos de borde se dificulta pues frecuentemente los investigadores examinan características del hábitat relativamente arbitrarias para definir un borde, así como por diseños experimentales imprecisos (Paton 1994).

Hasta la fecha no se han cuantificados los diferentes factores bióticos y abióticos que caracterizan a los bordes. Entre estos factores podemos mencionar los cambios en las condiciones ambientales que resultan de la proximidad de dos tipos de vegetación estructuralmente diferentes, cambios en la humedad del aire, temperatura ambiental, penetración de luz, cambios en la abundancia y distribución de las especies causadas por las condiciones físicas cerca del borde y por la tolerancia fisiológica de las especies a dichas condiciones y los cambios en las interacciones entre especies, como la depredación, competencia, herbivoría, entre otros (Murcia 1995).

La cuantificación de los factores mencionados arriba, así como, experimentos bien diseñados con un método riguroso, permitirían elucidar con mayor exactitud los efectos de borde sobre la depredación de nidos (Keyser *et al.* 1998; Murcia 1995; Major y Kendal 1996).

## **Experimentos con nidos artificiales**

La depredación es una interacción biótica (+,-) definida como la conducta consistente en capturar a un organismo y alimentarse con él, siendo éste consumido totalmente o en parte. Esto produce un efecto negativo sobre el desarrollo y la supervivencia de los miembros individuales de la población que es objeto de depredación (Morin 1999).

Debido a que los eventos de depredación en un paisaje fragmentado son difíciles de observar, una forma indirecta de estudiarlos es a través de experimentos con nidos artificiales (Wong *et al.* 1998). Los experimentos con este tipo de nidos se han llevado a

cabo en aproximadamente 80 estudios que identifican un amplio rango de factores que influyen en el éxito reproductivo de las aves (Major y Kendal 1996).

La distribución de los posibles depredadores de nidos (aves, mamíferos y reptiles) puede ser estudiada a través del efecto que ejercen sobre la comida de la cual se alimentan. Los depredadores de huevos son especialmente importantes desde una perspectiva de conservación, pues sus actividades pueden tener consecuencias en el éxito reproductivo de aves y reptiles (Burkey 1993).

Los experimentos con nidos artificiales son llevados a cabo para medir la variación en las tasas de depredación asociadas con diferentes características, como las de los huevos, de los nidos, del hábitat, de la localización, de la densidad, de la estación del año, entre otras (Major y Kendal 1996). El uso de nidos artificiales ofrece varias ventajas al facilitar el control del experimento y al escoger libremente las variables a investigar (Wilson *et al.* 1998).

En los estudios realizados, se ha visto que con los huevos utilizados el color no influyó en los porcentajes de depredación (Janzen 1978; Major y Kendal 1996); en cuanto al tamaño, sí se han detectado efectos, pues algunos depredadores pequeños no son capaces de romper huevos grandes (Haskell 1995b). Respecto al olor del huevo, se han encontrado bajas tasas de depredación en huevos nuevos en comparación con huevos viejos (Major y Kendal 1996). A pesar de que en muchos de los estudios se utilizaron guantes y botas de hule al manejar los huevos para reducir el olor humano, ningún estudio ha probado el efecto de la esencia humana en la depredación (Major y Kendal 1996). En cuanto al número de huevos en cada nido, experimentos realizados con distinto número de huevos en cada uno (1 y 5) mostraron que los nidos con menor número de huevos eran más difíciles de encontrar por los depredadores (Major y Kendal 1996; Janzen 1978).

Respecto a las características del nido y su localización, se han realizado estudios con nidos abiertos, cubiertos, en cavidades, sobre el suelo, sobre ramas a diferentes alturas, hechos de diferentes materiales. Sin embargo, no hay consistencia en los resultados, pero en general, las tasas de depredación son mayores en los nidos que son más visibles (Major y Kendal 1996).

Con relación al hábitat, numerosos estudios se han realizado por investigadores como Andrén *et al.* (1985), Angelstam (1986), Wilcove (1985), Gibbs (1991) entre otros, en los que diferentes características de la vegetación se han medido, y en general, la depredación es mayor en hábitats con poca cobertura vegetal (Major y Kendal 1996).

Asimismo, los nidos artificiales son utilizados para la identificación de depredadores, pues se pueden colocar dispositivos control sin causar la menor perturbación, como cámaras fotográficas y de video, atrapadores de pelo, trampas, camas de arena, huevos de plastilina e inclusive huevos envenenados (Major y Kendal 1996).

## **Experimentos con nidos artificiales en zonas templadas**

La mayoría de las investigaciones con nidos artificiales se han realizado en zonas templadas demostrando, en la mayoría de los casos, que las tasas de depredación son más altas en el borde que en el interior de los hábitats investigados (Small y Hunter 1988). Los autores de dichos estudios sugieren que estos patrones pueden ser el resultado de efectos de borde o de un aumento en la abundancia de depredadores en fragmentos pequeños (Karr 1982).

Los estudios en los que se ha indicado que la fragmentación aumenta las tasas de depredación, utilizan nidos artificiales con huevos de codorniz o gallina (Small y Hunter 1988). Estos estudios han encontrado correlaciones negativas entre la incidencia de depredación en huevos de codorniz y el aumento del tamaño del fragmento. A pesar de que la mayoría de los autores reconoce que los experimentos con huevos de codorniz no reflejan precisamente las tasas de depredación en nidos reales, dichos experimentos son interpretados como patrones de depredación de nidos reales en fragmentos de diferentes tamaños (Haskell 1995a).

Haskell (1995b) realizó un estudio en Ithaca, N.Y. en el que presenta datos indicando que los resultados de los experimentos con huevos de codorniz no constituyen una evidencia convincente de que la fragmentación aumente los porcentajes de depredación de nidos. Hay muchos problemas asociados al uso de nidos artificiales, por ejemplo, ardillas y ratones son depredadores importantes de huevos, sin embargo, los huevos de codorniz son entre 30 y 100% más anchos que los huevos de algunas aves y

por tanto, son incapaces de romperlos. En su estudio, Haskell investigó si las tasas de depredación por pequeños depredadores varían de acuerdo al tamaño del fragmento. Al colocar huevos hechos de plastilina blanca en seis fragmentos de bosque de diferentes tamaños, se identificaron la mayoría de los depredadores responsables gracias a las marcas de los dientes que quedan impresas. El número de huevos depredados por mamíferos pequeños se incrementó con el tamaño del fragmento. De esta manera se observó que en los fragmentos grandes los principales depredadores son los mamíferos pequeños, que en los experimentos con huevos de codorniz no son capaces de detectarse. Los datos de Haskell sugieren que la exclusión de la depredación causada por pequeños mamíferos puede producir correlaciones negativas entre las tasas de depredación y el aumento de tamaño de los fragmentos. Estos resultados concuerdan con los del estudio de Nour *et al.* (1993) realizado en 16 fragmentos de bosque en Bélgica. Ellos usaron huevos artificiales hechos de barro y encontraron que la frecuencia de depredación causada por mamíferos pequeños aumentaba con el tamaño del fragmento. Sin embargo, no encontraron un efecto de la fragmentación sobre los porcentajes de depredación y sugieren que depende de la composición local de la comunidad de depredadores (Nour *et al.* 1993).

Los resultados de algunos de estos estudios han sido contradictorios, por ejemplo, en Suecia, Andrén *et al.* (1985) no encontraron diferencias en los porcentajes de depredación entre nidos naturales y artificiales. Wilson *et al.* (1998) en Pennsylvania, encontraron que la supervivencia de los nidos naturales fue mayor que en los artificiales, mientras que los resultados de Reitsma (1992) y Roper (1992) indicaron lo contrario.

En zonas templadas, se han reportado porcentajes elevados de depredación en los hábitats de borde e inclusive hasta 100 m hacia el interior del bosque (Small y Hunter 1988; Andrén *et al.* 1985; Andrén y Angelstam 1988). Esta situación puede deberse a la concentración de depredadores que se encuentran en el borde, pero que también se adentran en los fragmentos para buscar alimento (Angelstam 1986). Sin embargo, en otros estudios como el de Nour *et al.* (1993) en Bélgica, Small y Hunter (1988) en Maine (E.U.A.) y Keyser *et al.* (1998) en Alabama (E.U.A.) no se encontraron diferencias significativas entre el número de huevos depredados en el borde y el interior del bosque.

No obstante, los estudios más concluyentes son los que sugieren que los efectos de borde sobre la depredación de los nidos ocurren usualmente a menos de 50 m del borde (Paton 1994).

La depredación de los nidos también puede estar relacionada con el tamaño del fragmento y el uso de la tierra circundante. Wilcove (1985) en Maryland y Tennessee (E.U.A.), Robinson *et al.* (1995), en cinco estados de Norteamérica, y Keyser *et al.* (1998) en Alabama, encontraron que la disminución en el tamaño del fragmento de vegetación aumentaba las tasas de depredación, resultados que coinciden con los de Small y Hunter (1988) en Maine. Estos autores además reportaron que la depredación fue mayor en los fragmentos de vegetación que se encontraron rodeados por tierra que en aquellos que tenían al menos un lado rodeado con un cuerpo de agua.

Haskell (1995a) y Major y Kendal (1996) mencionan que a pesar de las aportaciones que han hecho los estudios llevados a cabo con nidos artificiales a la biología de la anidación, no se puede confiar plenamente en sus conclusiones, sobre todo cuando los resultados de muchos estudios son contradictorios. Asimismo, sugieren que hasta hacerse una evaluación de los métodos, las conclusiones derivadas del uso de nidos artificiales deben ser tratadas como una de varias posibilidades (Major y Kendal 1996).

Yahner (1996) menciona que los nidos artificiales continuarán siendo una herramienta muy útil para determinar el éxito reproductivo de las aves si se hacen comparaciones entre hábitats locales o sitios de anidamiento. Además, sugiere que en estos estudios debe ser incluida la dinámica en la abundancia de los depredadores y se deben seleccionar con mucho cuidado los sitios para la colocación de los nidos, para no sobreestimar los porcentajes de depredación (Yahner y Mahan 1996).

## **Experimentos con nidos artificiales en selvas tropicales**

Existen pocos estudios que han investigado la depredación de nidos en selvas tropicales fragmentadas (Wong *et al.* 1998). Uno de estos estudios llevado a cabo por Burkey (1993) en la reserva del Río Bravo al noroeste de Belice, investigó los efectos de borde en la depredación de nidos con el objetivo de determinar si los depredadores evitan o prefieren los bordes y si la depredación de los huevos aumenta o disminuye al

aumentar la distancia desde el mismo. Burkey colocó 15 huevos de gallina a intervalos regulares a lo largo de tres transectos paralelos al borde de la selva, a 30, 100 y 500 m, los nidos se revisaron transcurridos dos días. El autor utilizó huevos de gallina ya que con éstos, se asegura que los depredadores no son especialistas.

Se encontró un claro efecto de la distancia desde el borde en la depredación de los nidos. La depredación fue menor en el transecto más alejado del borde. Los depredadores potenciales identificados fueron coatíes (*Nasua narica*), cabezas de viejo (*Eira barbara*), tlacuachillos (*Philander opossum*) y tlacuaches (*Didelphis virginiana*), los cuales suelen acercarse a los bordes y se adaptan a las modificaciones del hábitat. Los elevados porcentajes de depredación que observó cerca de los bordes pueden tener consecuencias graves para las aves en hábitats fragmentados.

En otro estudio realizado en remanentes de selva de varios tamaños localizados en Singapur, se utilizaron nidos artificiales para determinar las tasas de depredación con relación a la distancia desde el borde, el tipo de selva, el área del fragmento, el aislamiento, el radio borde-área y la densidad del dosel. Se utilizaron huevos de gallina, así como huevos hechos de plastilina color café, que además fueron pintados para darles mayor realismo. Se encontró que el 80.5% de los nidos fueron depredados. De éstos, el 55.3% fue depredado por mamíferos pequeños. Los porcentajes de depredación no variaron significativamente con relación a la distancia desde el borde, pero si hubo diferencias significativas entre los fragmentos. Además, los porcentajes fueron menores en los remanentes que contaban con el 60% de la vegetación nativa, debido a que quizá hay menos influencia de depredadores generalistas y/o depredadores asociados a humanos (perros y cóvidos) (Wong *et al.* 1998).

Tellería y Díaz (1995) analizaron la distribución de los patrones de depredación de nidos artificiales en selvas amazónicas de Colombia. Para este estudio se colocaron dos huevos de codorniz en cada nido. Los autores determinaron el efecto de la depredación sobre la cobertura forestal en un claro natural y si la intensidad equivalía a la observada en zonas estructuralmente similares de áreas templadas. Los resultados de este estudio indicaron que las tasas de depredación aumentaron al disminuir la cobertura de la vegetación, aunque no apreciaron un aumento paralelo de la abundancia de depredadores. Asimismo, los porcentajes de depredación fueron

similares a los obtenidos en Am rica del Norte, llegando a la conclusi n de que no hay diferencias en las tasas de depredaci n de nidos entre h bitats templados y tropicales.

En la Estaci n Biol gica "La Selva" en Costa Rica, Gibbs (1991) determin  la intensidad de depredaci n con relaci n a la variaci n latitudinal. Adem s compar  los porcentajes de depredaci n del interior de fragmentos grandes (>100 ha) no perturbados, con h bitats del borde y con fragmentos peque os (<100 ha) perturbados y rodeados por campos agr colas. Se utilizaron tres tipos de nidos: nidos terrestres (en el suelo) con un huevo de codorniz; nidos elevados a 1-3 m del suelo, tambi n con huevo de codorniz y "nidos tinam " con un huevo de gallina pintado de azul colocado en suelo abierto. Los depredadores potenciales de esta selva incluyen coat es (*Nasua narica*), comadrejas (*Mustela frenata*), cabezas de viejo (*Eira barbara*), martuchas (*Potos flavus*), pecar  de collar (*Tayassu tajacu*), peque os roedores, aves y serpientes.

El autor determin  que la depredaci n de los "nidos tinam " (40%) fue mayor que la de los nidos terrestres (23%) y elevados (7%). Al comparar el interior de la selva con los h bitats de borde encontr  que la depredaci n fue mayor en el borde selva-vegetaci n secundaria que en el borde selva-pastizal, debido a la presencia de depredadores que frecuentaban los acahuales, posiblemente porque los recursos alimenticios eran m s abundantes que en los pastizales. Tambi n encontr  que la depredaci n de nidos terrestres y elevados fue mayor en fragmentos peque os (<100 ha) que en fragmentos grandes (>100 ha). Report , adem s que el 78% de los nidos elevados fueron depredados por aves mientras que s lo el 9% de los nidos terrestres fueron atacados por  stas.

Al igual que Teller  y D az (1995), tampoco encontr  diferencias en las tasas de depredaci n entre selvas de Costa Rica y h bitats templados. Gibbs compar  sus resultados con los de Loiselle y Hoppes (1983) en la Isla de Barro Colorado (IBC), Panam , quienes observaron tasas de depredaci n de nidos terrestres mucho m s elevadas que las observadas por  l (86% vs. 23%). Sugiriendo que las elevadas tasas de depredaci n en nidos terrestres reportadas en IBC pueden deberse a la alta densidad de depredadores de nidos, como coat es, que posiblemente han aumentado sus poblaciones por la falta de grandes depredadores como felinos (Karr 1982).

Latta *et al.* (1995), utilizaron nidos artificiales para evaluar los patrones y tasas de depredaci3n de huevos en la Selva Experimental Luquillo, Puerto Rico tras el paso del hurac3n Hugo. Utilizaron dos huevos de codorniz en cada nido y compararon los porcentajes de depredaci3n de nidos terrestres y elevados entre h3bitats del interior y h3bitats del borde. Los resultados indican que los porcentajes de depredaci3n fueron mayores en los nidos colocados en el suelo que en aquellos que estaban elevados. Esta situaci3n probablemente sea el resultado de una relativa abundancia e influencia de depredadores mamíferos terrestres, en contraste con depredadores arborícolas ya sean aves o mamíferos. No obstante, no encontraron diferencias en los porcentajes de depredaci3n entre los nidos que estaban en el borde (5-50 m) y los que estaban en el interior de la selva (100-250 m). Los autores indican que probablemente los depredadores que se encuentran en los bordes est3n respondiendo no s3lo al borde inducido (camino), sino a los bordes inherentes de la selva y a la heterogeneidad natural de la vegetaci3n.

## OBJETIVOS

### **Objetivo general:**

Determinar los patrones de depredación de nidos artificiales en cuatro tipos de vegetación, selva, borde de la selva, corredor de vegetación residual y cerca viva, en la región de Los Tuxtlas.

### **Objetivos específicos:**

1. Determinar el efecto de borde sobre los porcentajes de depredación de nidos artificiales.
2. Determinar los tipos de depredadores de los nidos artificiales y la frecuencia relativa de los daños causados por éstos en cada tipo de vegetación.

### **Hipótesis**

Probar si la hipótesis nula de no diferencia en los porcentajes de depredación de nidos artificiales entre los tipos de vegetación investigados, es verdadera o falsa.

## ÁREA DE ESTUDIO

### Ubicación geográfica

La zona donde se llevó a cabo el estudio está ubicada en la Sierra de Los Tuxtlas. Esta región se encuentra en la llanura costera del Golfo de México, en el sur del estado de Veracruz (Dirzo *et al.* 1997). Se localiza entre los paralelos 18°00' a 18°43' de latitud norte y los meridianos 94°40' a 95°30' de longitud oeste (Soto y Gama 1997), abarcando un área aproximada de 90 por 50 Km (Dirzo *et al.* 1997).

En esta región, al norte del lago de Catemaco, se encuentra la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBT) (Figura 1), fundada en el año de 1967 (Lot-Helgueras 1976) y perteneciente al Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación se encuentra entre los 95°04' y 95°09' de longitud oeste y los 18°34' y 18°36' de latitud norte y actualmente cuenta con una reserva natural de 640 hectáreas (Dirzo *et al.* 1997).

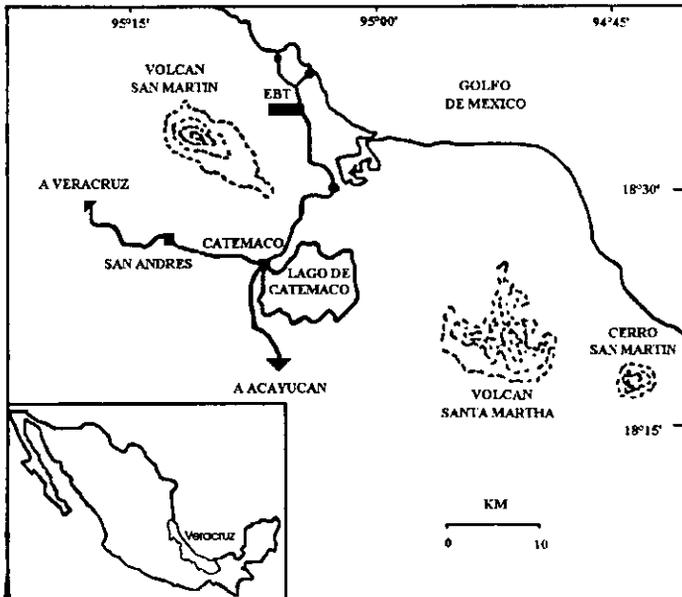


Figura 1. Localización geográfica de la Estación de Biología "Los Tuxtlas" (EBT)  
Tomado de Anzures (1997)

## Clima

El clima de la región de Los Tuxtlas abarca varios subtipos del clima "A" de Köppen, modificado por García (Soto y Gama 1997). En general, podemos considerar que en el área natural de la Estación el clima es cálido-húmedo. Soto (1976) menciona que el subtipo climático Af (m), reportado para la estación meteorológica de Coyame puede extrapolarse al área de la EBT, con un promedio de 4560 mm de precipitación anual (N=25 años), 23.7 °C de temperatura media y con temperaturas extremas máximas y mínimas de 35.3 °C y 13.2 °C respectivamente (Soto 1976) (Figura 2). El periodo más lluvioso va de junio a febrero y el periodo más seco se encuentra entre marzo y mayo (Estrada *et al.* 1985).

De septiembre a febrero se presentan vientos fríos y húmedos provenientes del norte conocidos comúnmente como "nortes", que traen consigo lluvias torrenciales y vientos que pueden alcanzar hasta 80 Km/h. Estos "nortes" aportan cerca del 15% de la precipitación media anual y provocan descensos significativos, de hasta 10 °C, en la temperatura ambiental (Soto y Gama 1997; Estrada *et al.* 1985).

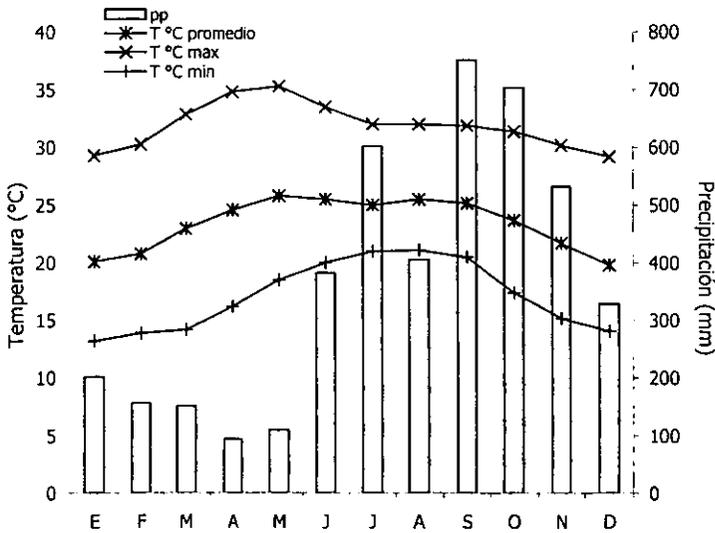


Figura 2. Climograma de la Estación de Biología "Los Tuxtlas"  
Tomado de Soto (1976).

## Vegetación

La vegetación original de la región de Los Tuxtlas corresponde al de selva alta perennifolia (SAP) (Miranda y Hernández 1963) y es uno de los nueve tipos de vegetación presentes en la región, que son: manglar, sabana, bosque caducifolio, encinar, pinar, selva mediana subcaducifolia, selva baja perennifolia y vegetación de dunas costeras (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

La región aledaña a la Estación consiste en la actualidad de un mosaico de fragmentos de vegetación original (SAP) y vegetación secundaria, aislados en medio de grandes extensiones de pastizales y de algunas islas de vegetación agrícola de tipo perenne y estacional (Gómez-Pompa y Del Amo 1985).

Fisonómicamente, la selva de Los Tuxtlas es un bosque de árboles altos, de troncos gruesos y lisos, frecuentemente con contrafuertes. La mayoría de los árboles tienen una altura de 30-35 m, aunque ocasionalmente algunos llegan hasta los 40 m, entre los que pueden citarse *Ficus yoponensis*, *F. tecolutensis* (Moraceae) y *Ceiba pentandra* (Bombacaceae) (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Debido a la constante caída de árboles y ramas por la acción del viento y la lluvia, se forman claros dentro de la selva, los cuales son rápidamente colonizados por helechos, herbáceas y plántulas del dosel. Los árboles pioneros son los primeros en colonizar estos claros y se caracterizan por un crecimiento rápido y cortezas de colores claros. Entre éstos podemos mencionar las especies *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Trema michrantha* (Ulmaceae), *Ochroma lagopus* (Bombacaceae), *Heliocarpus appendiculatus* y *Bellotia mexicana* (Tiliaceae) (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Otro aspecto característico de la selva en esta región, es la presencia de palmas, lianas (bejucos) y epífitas. Dentro del grupo de las epífitas destacan por una parte las herbáceas, entre las cuales predominan representantes de las familias Bromeliaceae y Orchidaceae. Algunas epífitas leñosas representan verdaderos árboles que crecen sobre árboles, por ejemplo los llamados "estranguladores" o "matapalos" (casi siempre especies de *Ficus*), que inician su vida como epífitas, pero después enraízan y envuelven con sus tejidos al individuo sobre el que se originaron (Rzedowski 1978).

A pesar de que el número de especies de palmas es muy bajo, su gran abundancia imprime una fisonomía característica a la comunidad (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). En las áreas con pendientes inclinadas y vegetación primaria, son comunes las palmas de la familia *Arecaceae*, *Bactris trochophylla*, *Chamaedorea tepejilote* y *Astrocaryum mexicanum* con densidades de más de un millar de individuos por hectárea (Bongers *et al.* 1988).

El piso de la selva está cubierto por una abundante vegetación herbácea, siendo *Aphelandra aurantiaca* (*Acanthaceae*), *Costus spicatus* (*Costaceae*) y *Spatiphyllum cochlearespathum* (*Araceae*) las especies más comunes (Estrada *et al.* 1985). Los helechos también son notables por su abundancia, son frecuentes los géneros *Adiantum* (*Adiantaceae*), *Diplazium* (*Athyriaceae*) y *Tectaria* (*Tectariaceae*). Habitan además 40 especies de hongos que descomponen la materia vegetal muerta (Rzedowski 1978).

## Vegetación de zonas perturbadas

Las zonas aledañas a la Estación presentan una vegetación característica de zonas perturbadas, que es producto de procesos de sucesión secundaria y actividades agropecuarias que se iniciaron con la drástica perturbación antropogénica de la selva (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

Las especies más frecuentes de la vegetación de zonas perturbadas son *Acacia cornigera*, *Mimosa púdica* (Mimosaceae), *Asclepias curassavica* (Asclepiadaceae), *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Eupatorium daleoides* (Asteraceae), *Ficus* spp (Moraceae), entre otras (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997).

De manera general, se puede distinguir vegetación ruderal, pastizales y acahuales. Estos últimos son comunidades secundarias en distintas etapas de regeneración, representadas básicamente por especies heliófilas de crecimiento rápido (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). La vegetación ruderal se compone básicamente por herbáceas de tipo malezoide, aunque otras formas de crecimiento, como los árboles, también son importantes (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Los pastizales son producto de la siembra de gramíneas exóticas, como el pasto africano *Cynodon dactyliferum* (Poaceae), para mantener actividades ganaderas. Dentro de estos potreros, podemos encontrar árboles relictos de la selva y una comunidad diversa de especies herbáceas, principalmente malezas (Guevara *et al.* 1997).

Inmersos en estos pastizales (o potreros) o rodeados por éstos, es común encontrar árboles o conjuntos de árboles que dan al paisaje una fisonomía peculiar y característica y que se puede clasificar de la siguiente manera:

A. Fragmentos de selva. Son áreas de bosque original que no han sido taladas y que se encuentran rodeadas de potreros o campos agrícolas. Éstos pueden variar en tamaño y distancia de aislamiento. El borde de la selva es el límite de la misma y es el que colinda con pastizales, carreteras y/o acahuales (Guevara *et al.* 1997).

B. Corredores de vegetación residual. Son árboles localizados en las orillas de ríos o arroyos. Al realizar la tala de la selva, se dejan en pie los árboles del dosel que están en los bordes de los cauces de agua, ya que los campesinos consideran que si se eliminan, los ríos se azolvan (Guevara *et al.* 1997).

C. Cercas vivas. Son árboles en una sola hilera que se utilizan como postes para sostener el alambre de púas. Algunas están constituidas por árboles remanentes de selva que se dejaron en pie con este propósito (cerca remanente), aunque, lo más común es que se planten estacas de unas cuantas especies (cerca plantada). En la zona se utilizan principalmente *Bursera simaruba* (Burseraceae), *Gliricidia sepium* (Fabaceae) y *Erythrina folkersii* (Caesalpinaceae). Al realizar la tala de sus terrenos y llegar al límite con sus vecinos, el propietario normalmente deja en pie una hilera de árboles. Así, las cercas remanentes comúnmente son los límites de las propiedades, mientras que las cercas plantadas se hacen con propósitos de manejo del ganado (Guevara et al. 1997).

## Fauna

Para la región de Los Tuxtlas se ha documentado la existencia de 43 especies de anfibios, 116 de reptiles (Ramírez y Nieto 1997) y 561 especies de aves (Schaldach y Escalante-Pliego 1997). La fauna de mamíferos en el área de la Estación está compuesta por unas 90 especies que representan a su vez 11 órdenes y 28 familias. El 43% de las especies son voladoras, el 30% son terrestres, el 16% son terrestres con habilidad para trepar árboles y solamente el 8% son netamente arborícolas. Los miembros de los órdenes Chiroptera, Rodentia y Carnivora representan el 77% del total de especies (Coates-Estrada y Estrada 1986).

Algunas de las aves de Los Tuxtlas que anidan en el suelo son *Tinamus major*, *Crypterellus* spp., *Columbina* spp., *Ortalis vetula*, entre otras (Peterson y Chalif 1989).

Entre los posibles depredadores de huevos en Los Tuxtlas, Balderas (com. pers.) menciona que reptiles de los géneros *Boa*, *Spilotes*, *Lampropeltis*, *Drymarchon*, *Masticophis*, incluso *Ctenosaura* e *Iguana* pueden consumirlos.

Entre las aves, se encuentran *Cyanocorax morio*, *Quiscalus mexicanus*, *Dives dives*, *Psaracolius montezuma* y *Pitangus sulphuratus*, las cuales suelen habitar los bordes y áreas abiertas (Estrada et al. 1997, 2000) (Apéndice 1).

En cuanto a los mamíferos que habitan los sitios de estudio, las especies consideradas depredadores potenciales de huevos son: *Procyon lotor*, *Nasua narica*, *Bassariscus sumichrasti*, *Potos flavus*, *Didelphis marsupialis*, *D. virginianus*, *Philander opossum*,

*Caluromys derbianus*, *Eira barbara*, *Mustela frenata*, *Galictis vittata*, *Sciurus* spp., *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys* spp., *Tylomys* spp. y *Peromyscus* spp.. (Roper 1992; Burkey 1993; Tellería y Díaz 1995; Estrada et al. 1994c) {Apéndice 1 y 2}.

## MÉTODOS

### Sitios de estudio

Los sitios de estudio se localizan al este y noreste de la Estación de Biología. Abarcan parte de las tierras del Ejido de Balzapote, de la Colonia Agrícola Ganadera de Montepío y de la reserva de la EBT (Figura 3).

A cada sitio se le asignó un código, se determinó el área de cada uno y la distancia de aislamiento, la cual se consideró como la distancia entre el sitio y el borde de fragmento selvático más cercano (Estrada *et al.* 1993c), la cual fue medida sobre un mapa a escala (Anzures 1997) (Tabla 1). Los sitios borde Balzapote (BB) y selva Balzapote (SB) se encuentran a 4 Km. de la EBT y pertenecen a la colonia agrícola ganadera Montepío. Los sitios corredor arroyo 1 (CA1) y corredor arroyo 2 (CA2) se localizan a 1 y 2 Km. respectivamente de la EBT y pertenecen a la congregación de Balzapote. El sitio corredor pastizal (CP) también pertenece a Balzapote y se encuentra a 500m de la EBT. Los sitios selva vigía (SV), selva jardín (SJ), borde laguna (BL) y borde estación (BE) se encuentran dentro de los terrenos de la EBT.

Tabla 1. Área y distancia de aislamiento de cada uno de los sitios de estudio.

Sitio	Código	Área (ha)	Longitud del transecto (m)	Distancia de aislamiento (m)
Selva Vigía	SV	250	450	20
Selva Jardín	SJ	8	450	20
Selva Balzapote	SB	66	450	50
Corredor Arroyo 1	CA1	3	450	100
Corredor Arroyo 2	CA2	2.5	450	300
Corredor Pastizal	CP	1.5	450	130
Cerca Viva 1	CV1	1.9	450	160
Cerca Viva 2	CV2	1.9	450	290
Cerca Viva 3	CV3	5.3	450	50
Borde Laguna	BL		450	
Borde Estación	BE		450	
Borde Balzapote	BB		450	

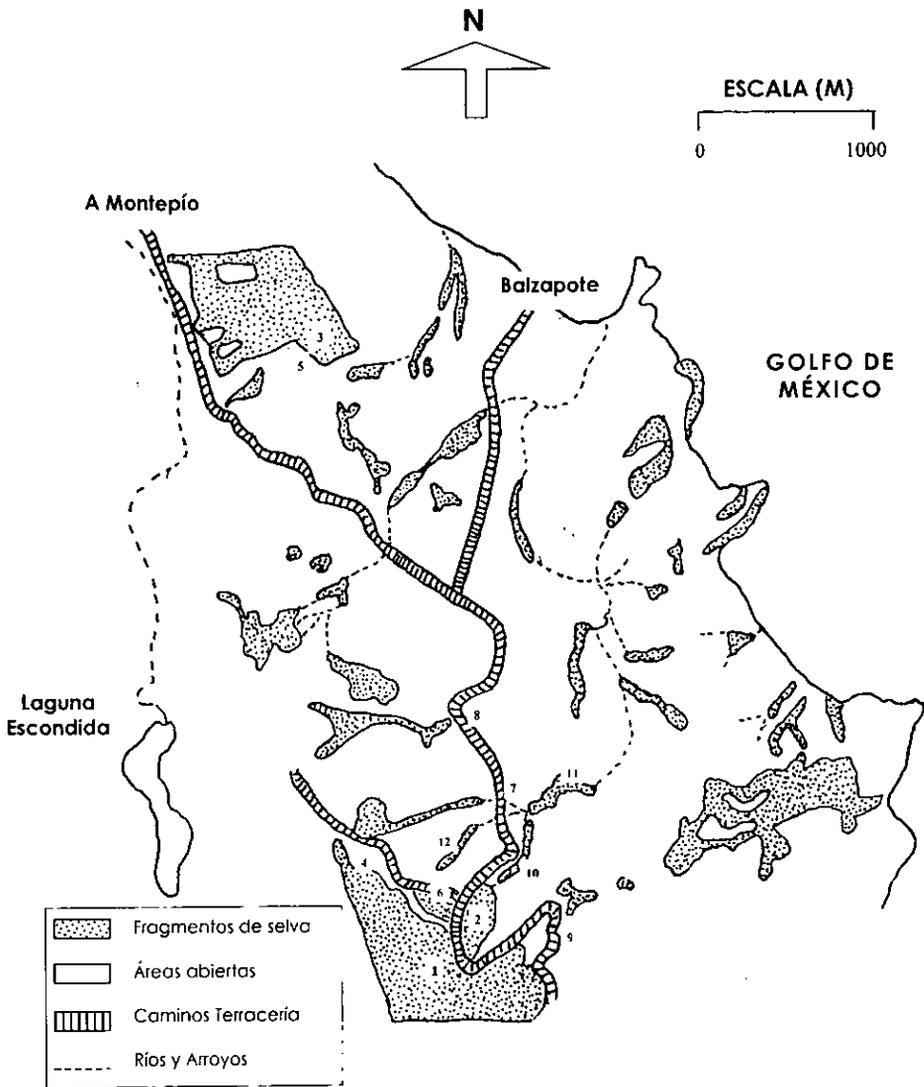


Figura 3. Localización de los sitios de estudio.

1=SV, 2=SJ, 3=SB; 4=BE, 5=BB, 6=BL; 7=CV1;  
8=CV2, 9=CV3; 10=CA1, 11=CA2, 12=CP.

## Estudio piloto

Se realizó un estudio preliminar en tres tipos de vegetación (selva, borde y cerca viva), en los que se estableció un transecto de un kilómetro, a lo largo del cual se colocaron tres huevos de gallina cada 100m, esto con el objetivo de perfeccionar los métodos, verificar si los nidos eran depredados y observar el tipo de daño que presentaban los huevos y clasificarlos. Los huevos se revisaron durante tres días consecutivos; en la revisión para cada nido, se registraba si los huevos presentaban algún daño, incluyendo: el número de huevos intactos, el número de huevos depredados y el tipo de daño.

Al mismo tiempo, se hicieron los huevos de plastilina y a una muestra representativa se les midió el largo y ancho. Asimismo, los sitios de estudio se ubicaron en un mapa y se hicieron recorridos de reconocimiento en cada uno.

## Diseño experimental

Los nidos artificiales fueron colocados en cuatro tipos de vegetación: selva, borde de la selva, cerca viva y franja de vegetación residual. Para fines prácticos este último tipo de vegetación, será mencionado en este trabajo como corredor de vegetación. Para cada tipo de vegetación se seleccionaron tres sitios al azar, teniendo en total 12 sitios. Los experimentos se llevaron a cabo en los meses de abril, junio y agosto de 2000.

En cada sitio se estableció un transecto de 450 m de longitud, a lo largo del cual se instalaron marcas de color cada 50 m, para un total de 10 puntos. En cada punto se colocaron, alternadamente, tres huevos de gallina (largo 5.4 cm D.E.  $\pm$  0.26, ancho 3.8 cm D.E.  $\pm$  0.21) y tres huevos de plastilina (largo 5.6 cm D.E.  $\pm$  0.32, ancho 3.5 cm D.E.  $\pm$  0.18) (Figura 4). Para elaborar y manipular los huevos se utilizaron guantes de plástico para evitar impregnarlos con el olor humano (Small y Hunter 1988; Wong *et al.* 1998; Rangen *et al.* 2000).

Los huevos artificiales se hicieron de plastilina blanca y se utilizaron con el objetivo de determinar los tipos de depredadores que atacan los huevos, a través del examen de las marcas que había en ellos. Para identificar el tipo de marcas que había en los huevos, se realizó previamente un catálogo de "marcas". Se hicieron huevos de

plastilina y se imprimieron los dientes y picos de los animales que se encuentran en la colección zoológica de la EBT, incluyendo las aves y mamíferos depredadores más frecuentes en los sitios de estudio. Cada huevo se etiquetó con el nombre del animal que había sido utilizado para marcarlos. Así, pudimos comparar éstos con los huevos dañados en cada experimento.

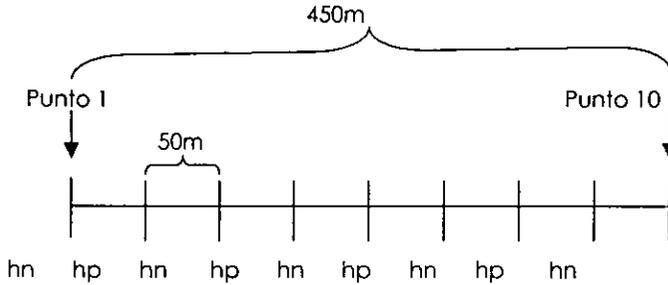


Figura 4. Colocación de los nidos a lo largo del transecto.  
hn: huevos naturales hp: huevos de plastilina

## Procedimiento de campo

Se minimizó el tiempo invertido en la colocación de los huevos para evitar la posibilidad de llamar la atención de depredadores potenciales. Los huevos se colocaron en suelo abierto y no se crearon nidos como tales. Sin embargo, se trató de cubrirlos con hojarasca y pequeñas ramas, de modo que al verlos por arriba estuvieran cubiertos alrededor del 50%, según la metodología seguida por Wong *et al.* (1998).

Los nidos permanecieron en el campo durante ocho días, se hicieron revisiones periódicas y el último día todos los huevos fueron recogidos. Se consideró el día cero, el día que se montaba el experimento.

Al revisar los nidos se registraron los siguientes datos: fecha, sitio, número de nido, número de huevos depredados o con marcas, tipo de daño y el número de huevos que quedaban en el nido.

Los huevos dañados, tanto naturales como de plastilina se recogieron con guantes y se colocaron en bolsas de papel en las que se anotaba la fecha, el sitio y el número del nido. Posteriormente se llevaban al laboratorio donde se clasificaban por tipo de daño.

Entre el primer y segundo experimento hubo un intervalo de 36 días y entre el segundo y tercer experimento un intervalo de 44 días. Entre el primer día del primer experimento hasta el último día del tercero hubo un intervalo de 116 días.

## **Procesamiento de los datos**

Los daños en los huevos naturales se clasificaron como estrellado, desaparecido, perforado, cuarteado y fuera del nido. Los daños en los huevos de plastilina se clasificaron como: desaparecido, picoteado, mordido, arañado, pisoteado, roído, fuera del nido y marcas no identificadas.

En el laboratorio, la información se guardó en una base de datos electrónica (MSAccess 1998). El formulario para ingresar los datos de campo tenía los siguientes campos: fecha, sitio, punto, huevo natural o artificial, número de huevos dañados, tipo de daño y observaciones, elaborando un registro por huevo.

Los resultados se obtuvieron para huevos naturales y para artificiales. Asimismo, para cada una de las temporadas en que se realizó el experimento (abril, junio, agosto), para observar si existían variaciones temporales en los porcentajes de depredación. Además, para cada tipo de vegetación se obtuvo el porcentaje de huevos atacados por tipo de daño. Los porcentajes de depredación también se obtuvieron por tipo de depredador. En el caso de los huevos naturales, los que presentaron los daños estrellado o desaparecido se clasificaron como dañados por mamíferos, los que se encontraban perforados se clasificaron como dañados por aves y los que se encontraban cuarteados y/o fuera del nido se catalogaron como dañados por depredadores indeterminados.

En el caso de los huevos artificiales, los que se registraron con el daño picoteado fueron catalogados como dañados por aves; los que se encontraron con los tipos de daño roído, arañado, mordido, pisoteado, arañado y roído o desaparecido se clasificaron como dañados por mamíferos. Y los que se registraron fuera del nido y con marcas indeterminadas quedaron catalogados como dañados por depredadores indeterminados.

En cuanto a los huevos de plastilina atacados por mamíferos, los que se encontraron roídos y arañados y roídos se clasificaron como atacados por roedores. Así, se obtuvieron los porcentajes de huevos atacados por roedores y atacados por otros mamíferos.

Para cada tipo de vegetación, se obtuvo el número de huevos sobrevivientes a lo largo del tiempo en cada temporada. Con estos datos, se hizo un promedio y se obtuvo una sola lectura para cada tipo de vegetación.

## Análisis estadísticos

Para realizar los análisis estadísticos, se compararon los porcentajes de depredación obtenidos en los tipos de vegetación. Al utilizar diferentes huevos en cada temporada, estamos hablando de muestras independientes.

Para verificar la homogeneidad de varianzas entre pares de muestras a comparar se realizó la prueba de F (Daniel 1991):

$$F = S_1^2 / S_2^2$$

Donde  $S_1^2$  = varianza mayor y  $S_2^2$  = varianza menor. La distribución F tabulada se calculó con los grados de libertad del numerador  $N_1-1$  y con los grados de libertad del denominador  $N_2-1$  (Daniel 1991).

Se rechazó la hipótesis nula  $H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2$ , si  $F$  calculada  $> F$  tabulada, considerando  $\alpha=0.05$ , el parámetro  $\sigma^2$  es la varianza de la población 1 ó 2.

Con base en lo anterior se utilizaron pruebas no paramétricas, ya que los resultados a comparar no cumplen con los supuestos de homoscedasticidad, independencia de errores y normalidad (Daniel 1991; Lewis 1979).

Al comparar los resultados de la selva con los demás tipos de vegetación, se utilizó la prueba de Mann-Whitney, que se utiliza para comparar dos muestras independientes. Para el análisis de los resultados entre los cuatro tipos de vegetación, se utilizó la de Kruskal-Wallis, que nos sirve para comparar más de dos muestras independientes (Daniel 1979; Hampton 1994). Ambas pruebas con un nivel de significancia de  $\alpha \leq 0.05$ .

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico WinSTAT (1988)

## RESULTADOS

### HUEVOS DEPREDADOS EN CADA TEMPORADA

Se colocaron 180 huevos naturales y 180 artificiales en cada temporada. De los naturales, el 41% fue depredado en la primera, el 49% en la segunda y el 32% en la tercera (Figura 5). Respecto a los artificiales, en la primera temporada el 58% fueron depredados, en la segunda el 62% y en la tercera el 43% (Figura 6).

Los resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis indican que, ni en los huevos naturales ( $H=3.44$ ,  $gl.=2$ ;  $P>0.05$ ), ni en los huevos artificiales ( $H=2.35$ ,  $gl.=2$ ,  $P>0.05$ ), hubo diferencias significativas en los porcentajes de depredación entre las tres temporadas. Al no existir diferencias en los porcentajes de depredación entre temporadas, se tomó la decisión de unir dichos resultados y presentarlos como si se hubiera realizado un solo muestreo.

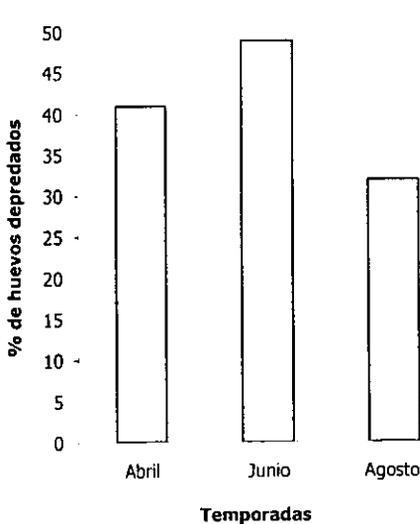


Figura 5. Porcentaje de huevos naturales depredados en cada temporada. (N=180).

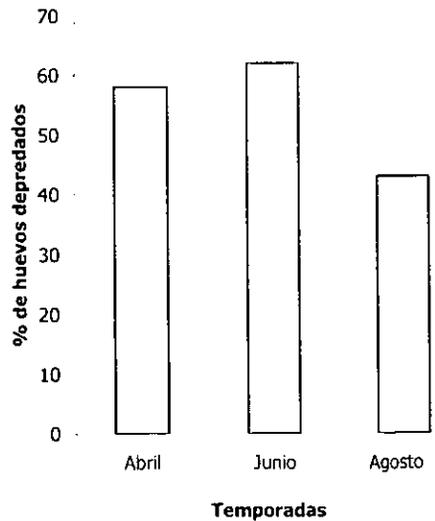


Figura 6. Porcentaje de huevos artificiales depredados en cada temporada. (N=180).

## HUEVOS DAÑADOS EN CADA TIPO DE VEGETACIÓN

Tomando en consideración que en cada tipo de vegetación se colocaron 135 huevos, se obtuvieron los siguientes resultados. En el caso de los huevos naturales, en las selvas el 32% (N=43) resultaron dañados, en los bordes el 47% (N=64), en los corredores de vegetación el 47% (N=64) y en las cercas vivas el 36% (N=48) (Figura 7).

Los resultados de la prueba de Mann-Whitney indican que no hubo diferencias significativas en el número de huevos dañados entre la selva y los otros tipos de vegetación (Selva vs. Borde  $Z=-1.47$   $P>0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-1.43$   $P>0.05$ ; Selva vs. Cerca Viva  $Z=-0.25$   $P>0.05$ ).

En cuanto a los huevos artificiales, en las selvas el 33% (N=44) fueron atacados, en los bordes el 71% (N=96), en los corredores de vegetación el 54% (N=73) y en las cercas vivas el 59% (N=80) (Figura 8). En este caso, la prueba de Mann-Whitney mostró que sí existen diferencias entre la selva y los otros tipos de vegetación (Selva vs. Borde  $Z=-3.73$   $P<0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-1.80$   $P<0.05$ , Selva vs. Cerca Viva  $Z=-2.53$   $P<0.05$ ).

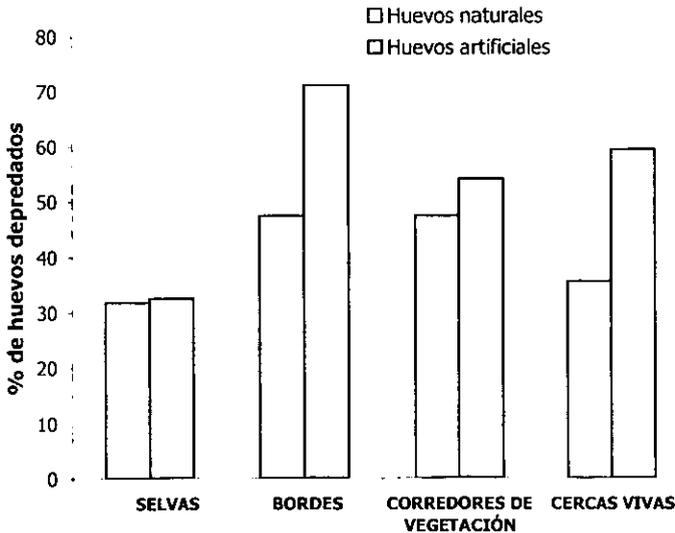


Figura 7. Porcentaje de huevos dañados en los tipos de vegetación.

## TIPOS DE DAÑO Y TIPOS DE DEPREDADOR

Considerando el número total de huevos depredados en cada tipo de vegetación, se obtuvieron los porcentajes de huevos dañados según su tipo de daño. Asimismo, se presentan los porcentajes de acuerdo al tipo de depredador.

### Huevos naturales

#### SELVAS

Se registraron 43 huevos dañados. De éstos, el 39% se encontraron perforados, el 33% desaparecidos, 14% fuera del nido, el 7% estrellados y el 7% estuvieron cuarteados (Tabla 2). El 40% fue dañado por aves, el 40% por mamíferos y en el 20% de los casos no se pudo determinar el tipo de depredador (Figura 8).

#### BORDES

Se encontraron 64 huevos dañados. De éstos, el 58% estaban desaparecidos, el 20% estrellados, el 16% perforados, el 5% fuera del nido y el 1% cuarteados (Tabla 2). El 16% fue dañado por aves, el 78% por mamíferos y al 6% no se pudo identificar el depredador (Figura 8).

#### CORREDORES DE VEGETACIÓN

Aquí se registraron 64 huevos dañados, de los cuales el 45% estaban desaparecidos, el 27% perforados, el 25% estrellados y el 3% cuarteados. En este tipo de vegetación no se registró ningún huevo fuera del nido (Tabla 2). El 27% fue atacado por aves, el 70% por mamíferos y al 3% de los huevos no se pudo determinar el tipo de depredador (Figura 8).

#### CERCAS VIVAS

Se registraron 48 huevos dañados. De éstos, el 69% desaparecieron, el 19% estaban perforados, el 8% estrellados y el 4% cuarteados. No se registró ningún huevo fuera del

nido (Tabla 2). El 19% fue dañado por aves, el 77% por mamíferos y al 4% no se pudo determinar el tipo de depredador (Figura 8).

Tabla 2. Número de huevos naturales dañados en cada tipo de vegetación de acuerdo al tipo de daño.

Tipo de daño	SELVAS	N=43 %	BORDES	N=64 %	CORREDORES DE VEGETACIÓN	N=64 %	CERCAS VIVAS	N=48 %	TOTAL
DESAPARECIDO	14	33	37	58	29	45	33	69	113
PERFORADO	17	39	10	16	17	27	9	19	53
ESTRELLADO	3	7	13	20	16	25	4	8	36
FUERA DEL NIDO	6	14	3	5	0	0	0	0	9
CUARTEADO	3	7	1	1	2	3	2	4	8
TOTAL	43		64		64		48		219

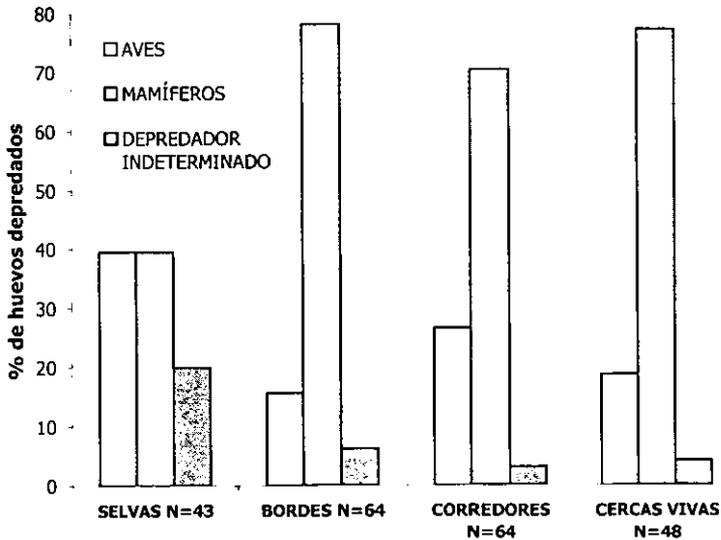


Figura 8. Porcentaje de huevos naturales dañados por tipo de depredador. N= número de huevos dañados.

Considerando el número total de huevos atacados por cada tipo de depredador, se obtuvo el porcentaje de los huevos atacados por éstos en cada tipo de vegetación.

## AVES

Se registraron 53 huevos atacados por aves. De éstos el 32% fue dañado en las selvas, el 19% en los bordes, el 32% en los corredores de vegetación y el 15% en las cercas vivas (Figura 9).

Los resultados de la prueba de Mann-Whitney indicaron que no hay diferencias significativas entre la selva y los demás tipos de vegetación (Selva vs. Borde  $Z=-1.2$   $P>0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-0.10$   $P>0.05$ ; Selva vs. Cerca Viva  $Z=-1.2$   $P>0.05$ )

## MAMÍFEROS

Se encontraron 149 huevos dañados por mamíferos. De éstos, el 11% se registró en las selvas, el 34% en los bordes, el 30% en los corredores de vegetación y el 25% en las cercas vivas (Figura 9).

Los resultados de la prueba de Mann-Whitney indicaron que sí hubo diferencias significativas al comparar la selva con los otros tipos de vegetación (Selva vs. Borde  $Z=-2.3$   $P<0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-2.2$   $P<0.05$ ; Selva vs. Cerca Viva  $Z=-1.5$   $P=0.05$ ).

## DEPREDADORES INDETERMINADOS

A 17 huevos no se pudo identificar el tipo de depredador; de éstos el 53% se registró en las selvas, el 23% en los bordes, el 12% en los corredores de vegetación y el 12% en las cercas vivas (Figura 9). Al no contar con suficientes datos no se realizaron pruebas estadísticas.

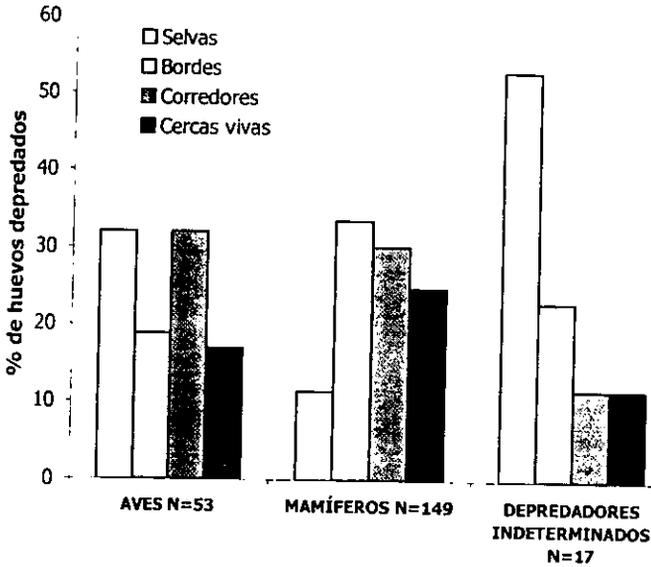


Figura 9. Porcentaje de huevos naturales dañados en cada tipo de vegetación. N= número de huevos dañados por tipo de depredador.

## Huevos artificiales

### SELVAS

Se registraron 44 huevos atacados. De éstos, el 77% estaban roídos, el 7% fuera del nido, el 5% desaparecidos, el 5% arañados y roídos, el 2% mordidos, el 2% arañados y al 2% no se pudo determinar el tipo de daño. No se registraron huevos con los daños picoteado, picoteado y roído, ni pisoteado (Tabla 3). El 91% fue dañado por mamíferos y al 9% de los huevos no se pudo determinar el tipo de depredador. No se registraron huevos dañados por aves ni por ambos, aves y mamíferos (Figura 10).

## BORDES

Se registraron 96 huevos dañados. De éstos, el 46% se encontraron roídos, el 25% desaparecidos, el 9% con daños indeterminados, el 6% estaba fuera del nido, el 5% arañados y roídos, el 3% picoteados, el 2% mordidos, el 2% arañados y el 1% picoteados y roídos. No se registraron huevos pisoteados (Tabla 3). El 80% por fue atacado por mamíferos, el 3% por aves, el 1% por ambos (aves y mamíferos) y al 16% no se determinó el tipo de depredador (Figura 10).

## CORREDORES DE VEGETACIÓN

En los corredores 73 huevos fueron atacados. De éstos, el 30% estaban desaparecidos, el 29% roídos, el 11% con daños indeterminados, el 10% arañados, el 10% picoteados, el 8% mordidos, el 1% fuera del nido y el 1% picoteados y roídos. No se registró ningún huevo con el daño arañado y roído (Tabla 3). El 77% fue atacado por mamíferos, el 10% por aves, el 1% por aves y mamíferos y al 12% no se pudo determinar el tipo de depredador (Figura 10).

## CERCAS VIVAS

Registramos 80 huevos atacados. De éstos, el 52% estaban roídos, el 24% desaparecidos, el 10% mordidos, el 6% con daños indeterminados, el 3% pisoteados, el 3% arañados, el 1% picoteados y el 1% picoteados y roídos. No se registró ningún huevo fuera del nido, ni con el daño arañado y roído (Tabla 3). El 91% fue dañado por mamíferos, el 1% por aves, el 1% por aves y mamíferos y al 6% no se determinó el tipo de depredador (Figura 10).

Tabla 3. Número de huevos artificiales dañados en cada tipo de vegetación, por tipo de daño.

Tipo de daño	N=44		N=96		CORREDORES DE VEGETACIÓN	N=73		N=80		TOTAL
	SELVAS	%	BORDES	%		CERCAS VIVAS	%			
Roido	34	77	44	46	21	29	42	52	141	
Desaparecido	2	5	24	25	22	30	19	24	67	
Indeterminado	1	2	9	9	8	11	5	6	23	
Mordido	1	2	2	2	6	8	8	10	17	
Arañado	1	2	2	2	7	10	2	3	12	
Picoteado	0	0	3	3	7	10	1	1	11	
Fuera del nido	3	7	6	6	1	1	0	0	10	
Arañado y Roido	2	5	5	5	0	0	0	0	7	
Picoteado y Roido	0	0	1	1	1	1	1	1	3	
Pisoteado	0	0	0	0	0	0	2	3	2	
<b>TOTAL</b>	<b>44</b>		<b>96</b>		<b>73</b>		<b>80</b>		<b>293</b>	

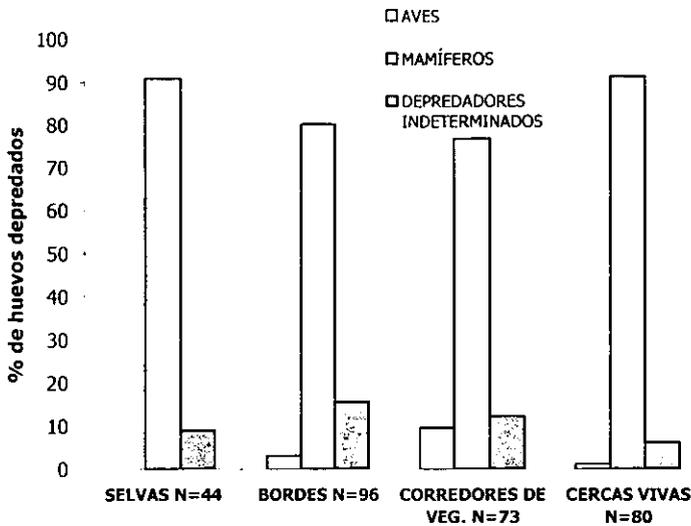


Figura 10. Porcentaje de huevos artificiales dañados por tipo de depredador. N= número de huevos dañados.

A continuación se presentan los porcentajes de huevos depredados en cada tipo de vegetación, de acuerdo al tipo de depredador.

### AVES

Se registraron 11 huevos dañados por aves. De éstos, el 27% se encontró en los bordes, el 64% en los corredores de vegetación y el 9% en las cercas vivas. En las selvas no se registró ninguno atacado por aves (Figura 11). No se tuvieron suficientes datos para realizar pruebas estadísticas.

### MAMÍFEROS

Se encontraron 246 huevos atacados por mamíferos. De éstos, el 16% se registró en las selvas, el 31% en los bordes, el 23% en los corredores de vegetación y el 30% en las cercas vivas. (Figura 11).

Los resultados de la prueba de Mann-Whitney mostraron que sí hubo diferencias en el número de huevos atacados por mamíferos, excepto al comparar la selva con el

corredor (Selva vs. Borde  $Z=-2.62$   $P<0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-1.3$   $P>0.05$ , Selva vs. Cerca Viva  $Z=-1.8$   $P<0.05$ ).

## DEPREDADORES INDETERMINADOS

A una muestra de 36 huevos no se identific  el tipo de depredador; de  stos el 11% se registr  en las selvas, el 44% en los bordes, el 28% en los corredores y el 17% en las cercas vivas (Figura 11).

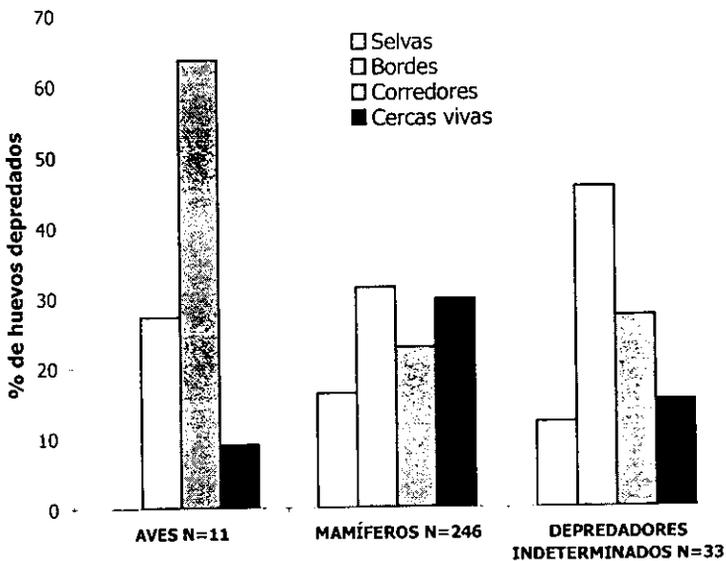


Figura 11. Porcentaje de huevos artificiales da ados en cada tipo de vegetaci n.  
N= n mero de huevos da ados.

## HUEVOS ATACADOS POR PEQUEÑOS ROEDORES

De los 246 huevos artificiales atacados por mamíferos, el 60% fue depredado por pequeños roedores. Este porcentaje se distribuyó entre los tipos de vegetación de la siguiente manera: el 15% en las selvas, el 20% en los bordes, el 8% en los corredores y el 17% en las cercas vivas. El porcentaje de huevos atacados por otros mamíferos se repartió así: el 2% en las selvas, 11% en los bordes, 14% en los corredores y 13% en las cercas vivas (Figura 12).

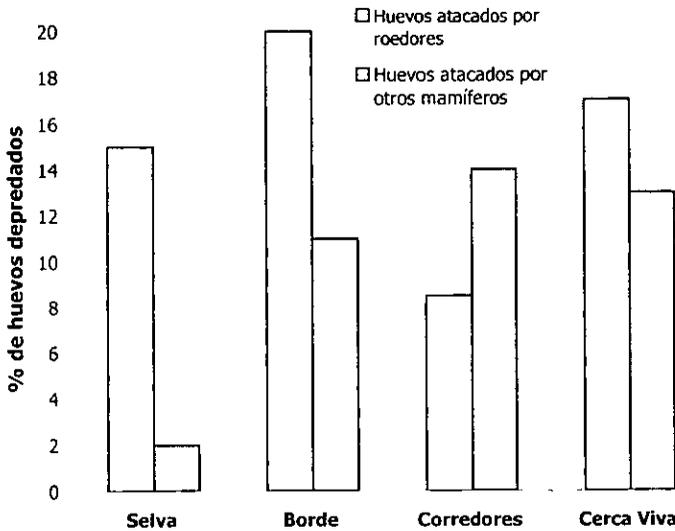


Figura 12. Porcentaje de huevos atacados por roedores y por otros mamíferos.

Los resultados indican que hubo diferencias significativas en el número de huevos depredados por roedores al comparar la selva con el corredor y con la cerca viva, pero no con el borde (Mann-Whitney: Selva vs. Borde  $Z=0.82$   $P>0.05$  selva vs. Corredor  $Z=-1.72$   $P<0.05$ , Selva vs. Cerca Viva  $Z=1.85$   $P<0.05$ ).

## VARIACIÓN DIARIA EN LA DEPRDACIÓN DE LOS HUEVOS

### Huevos naturales y artificiales

#### SELVAS

En ambos tipos de huevos, el porcentaje de huevos sobrevivientes disminuyó lentamente a lo largo de los días y es el tipo de vegetación que al final del experimento conservó mayor número de huevos (Figura 13, 14). Asimismo, el número de huevos atacados cada día aumentó lentamente.

#### BORDES

En los bordes se registró el menor número de huevos sobrevivientes al final del experimento. Asimismo, se observó que el número de huevos atacados cada día fue mayor que en los demás tipos de vegetación (Figura 13,14).

#### CORREDORES DE VEGETACIÓN

Después de los bordes, en los corredores se presentó el menor porcentaje de huevos restantes al final del experimento. Asimismo, al igual que en los bordes, el número de huevos atacados cada día fue más elevado que en las selvas y las cercas vivas (Figura 13,14).

#### CERCAS VIVAS

Después de las selvas, en las cercas vivas sobrevivió el mayor número de huevos al final del experimento. Sin embargo, al comparar ambos tipos de vegetación, en las selvas los porcentajes diarios de huevos sobrevivientes son mayores (Figura 13,14).

Los resultados de la prueba de Mann-Whitney mostraron que, tanto en los huevos naturales como artificiales, hubo diferencias significativas al comparar los porcentajes de sobrevivencia de la selva con los otros tipos de vegetación (Naturales: Selva vs. Borde  $Z=-1.63$   $P<0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-1.5$   $P<0.05$ ; Selva vs. Cerca Viva  $Z=-2.38$   $P<0.05$ ). (Artificiales: Selva vs. Borde  $Z=-2.38$   $P<0.05$ ; Selva vs. Corredor  $Z=-2.52$   $P<0.05$ ; Selva vs. Cerca Viva  $Z=-2.52$   $P<0.05$ ).

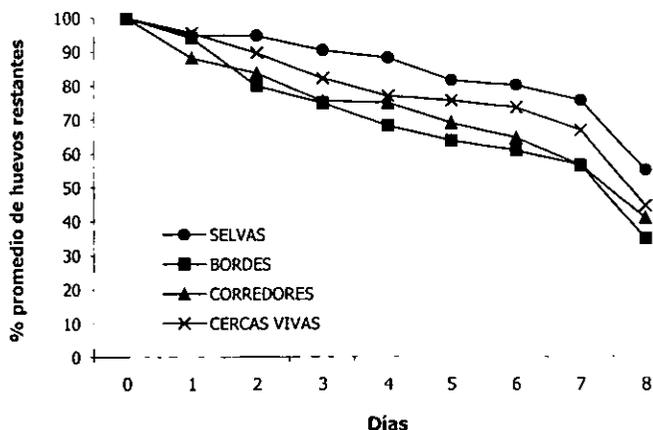


Figura 13. Porcentaje promedio de huevos naturales restantes a lo largo del tiempo.

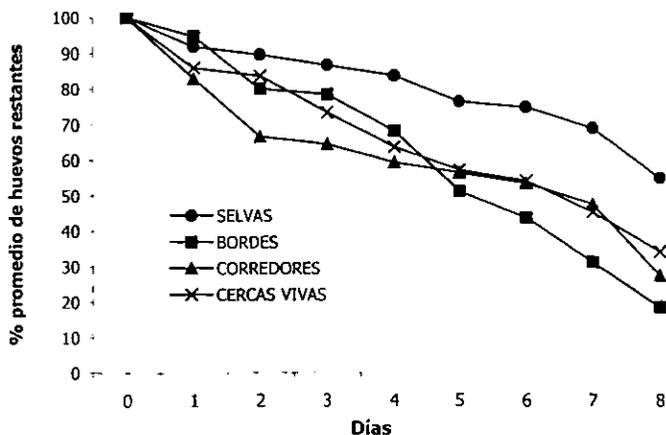


Figura 14. Porcentaje promedio de huevos artificiales restantes a lo largo del tiempo.

## DISCUSI N

Los resultados de este trabajo mostraron que el n mero de huevos naturales y artificiales atacados en el interior de la selva fue menor que en los bordes, corredores de vegetaci n y cercas vivas. Estos resultados llaman la atenci n si consideramos que en el interior de la selva podemos encontrar un mayor n mero de especies de depredadores que en los dem s h bitats, como es la presencia de especies de mam feros y de aves que podr an ser depredadores potenciales de nidos (Estrada *et al.* 1994c; 1997).

En general, los marsupiales habitan principalmente en el interior de la selva, pero se les puede encontrar en las cercas vivas y en el borde selva-pastizal. Los roedores habitan en la selva madura pero tambi n residen en el borde, cercas vivas, pastizales y cultivos, sobre todo los pertenecientes a la familia Muridae, siendo *Peromyscus mexicanus* el roedor m s abundante (Estrada *et al.* 1994c). Los carn voros tambi n son importantes depredadores de nidos que visitan los bordes, cultivos y cercas vivas, principalmente aquellos de la familia Procyonidae, como mapaches, coat es y cacomixtles (Coates-Estrada y Estrada 1986; Estrada *et al.* 1994c).

Las aves de las especies *Dives dives*, *Quiscalus mexicanus*, *Cyanocorax morio*, *Pitangus sulphuratus* y *Psaracolius montezuma* son m s abundantes en los bordes, corredores y cercas vivas que en el interior de la selva (Estrada *et al.* 1997; 2000), por lo que podemos suponer que los da os registrados por aves en estos h bitats podr an haber sido causados por dichas especies.

La mayor altura y complejidad de la vegetaci n en el interior de las selvas, en comparaci n con los bordes, corredores y cercas vivas, proveen un mayor volumen de h bitat en el que los depredadores deben buscar los nidos, pero tambi n en el que las aves pueden esconderlos (Latta *et al.* 1995). Es posible, en nuestro caso, que en el interior de la selva la cobertura de los nidos por parte de la vegetaci n haya resultado en los bajos porcentajes de depredaci n observados. En contraste con este h bitat, los nidos probablemente estuvieron m s expuestos a los depredadores en los bordes, corredores y cercas vivas, resultados que coinciden con los de Oniki (1979) y Gibbs (1991) en selvas de Brasil y Costa Rica, respectivamente. Sin embargo, otros

investigadores reportan que es en el interior de la selva donde se registran mayores tasas de depredación, ya que en áreas abiertas el número de depredadores potenciales es reducido debido a la falta de alimento o porque las personas han acabado con ellos (Roper 1992).

Las tasas de depredación más elevadas se registraron en los bordes, lo que sugiere una mayor exposición de los nidos en estos sitios y la presencia de depredadores generalistas, como coatíes (*Nasua narica*), tlacuaches (*Didelphis marsupialis*) y algunos ratones (*Peromyscus* spp., *Heteromys desmarestianus*, *Oryzomys palustris*, entre otros (Coates-Estrada y Estrada 1986), que se han visto favorecidos por la conversión de la selva a pastizales (Estrada et al. 1994c), pues cuentan con mayor disponibilidad de hábitats (Zanette y Jenkins 2000).

El aumento de la penetración de la luz en el día y probablemente de la luna en la noche, posiblemente, facilite la localización de los nidos por depredadores diurnos y nocturnos. En los bordes, podemos encontrar animales del interior de la selva como seretes (*Dasyprocta mexicana*), coatíes (*N. narica*), cabezas de viejo (*Eira barbara*), comadreja (*Mustela frenata*), ratones (*Peromyscus* spp., *Heteromys* sp), ardillas (*Sciurus* spp.) y mapaches (*Procyon lotor*) que visitan frecuentemente el borde y áreas abiertas (Estrada et al. 1994c). Quizá es por esta razón que no se encontraron diferencias en los porcentajes de depredación causados por roedores entre la selva y el borde. Gibbs (1991) atribuyó a varios de estos mamíferos la mayor parte de la depredación de nidos artificiales en selvas de Costa Rica.

En contraste con nuestros resultados, Gibbs (1991) reportó para Costa Rica que la depredación fue similar en el borde (selva-pastizal) que en el interior de la selva, debido probablemente a que los animales prefieren las zonas con vegetación de crecimiento secundario, ya que pueden encontrar mayor cobertura y alimento que en el interior de la selva y este tipo de bordes. De igual forma, Wong et al. (1998) no encontraron, en selvas de Singapur, una relación entre la depredación y la distancia al interior de la selva.

Sin embargo, el estudio de Tellería y Díaz (1995) en selvas Amazónicas y el de Burkey (1993) en Belice, coinciden con el nuestro ya que estos autores sí encontraron diferencias significativas en la depredación entre el interior de la selva y los bordes. La

principal explicación a esta situación, es la alta concentración de depredadores que se encuentran en los bordes en busca de alimento (Angelstam 1986; Andrén y Angelstam 1988; Small y Hunter 1988). además parece que los bordes son utilizados por algunos depredadores como corredores de paso. Asimismo, varios depredadores potenciales de huevos, como *Potos flavus*, que son arborícolas pueden preferir la densa y enmarañada vegetación de los bordes (Burkey 1993).

Los bordes representan el extremo opuesto de la selva y ofrecen una cobertura mínima para los animales que habitan en el interior de la misma. Una situación similar se presenta en los corredores y en las cercas vivas. Sin embargo, a pesar de las condiciones ambientales extremas que se presentan en el día en estos hábitats, estas condiciones pueden no existir para depredadores potenciales de nidos de hábitos nocturnos. En Los Tuxtlas, se ha reportado que el 62% de los mamíferos pequeños y medianos que existen en fragmentos de selva son nocturnos (Estrada *et al.* 1994c) y algunos de éstos pueden consumir huevos por ejemplo, *Philander opossum*, *P. flavus*, *P. lotor*, *D. marsupialis*, entre otros (Coates-Estrada y Estrada, 1986).

En los bordes, corredores y cercas vivas analizados, se encontró que la mayoría de los huevos naturales y artificiales fueron atacados por mamíferos. Resultados similares se han reportado en los estudios de Wong *et al.* (1998) en selvas de Singapur, de Tellería y Díaz (1995) en selvas Amazónicas y en selvas de Panamá (Gibbs 1991). En contraste, algunos estudios realizados en zonas templadas reportan altos porcentajes de depredación causados por aves en estas zonas (Andrén *et al.* 1985; Angelstam 1986). Estas diferencias pueden deberse a la composición local de la comunidad de depredadores (Nour *et al.* 1993) y/o al tipo de hábitat que rodea al fragmento (Wong *et al.* 1998).

Nuestros resultados mostraron que el 45% de los huevos artificiales depredados se registró en los bordes, corredores y cercas vivas, y fueron atacados por pequeños roedores, como *P. mexicanus* y *Sigmodon hispidus* entre otros. Las huellas más grandes de dientes y garras, en el resto de los huevos artificiales, pueden haber sido causadas por otros mamíferos, diurnos y/o nocturnos como *N. narica*, *P. lotor*, *D. marsupialis*, *P. opossum*.

Las bajas o nulas poblaciones de grandes depredadores como *Felis* spp. en peque os fragmentos de selva y por consiguiente el incremento de peque os mam feros omn voros (Gibbs 1991), podr an explicar los elevados porcentajes de depredaci n por peque os roedores sobre los huevos artificiales obtenidos en este estudio.

Nuestros resultados sustentan la idea general de que las elevadas tasas de depredaci n de nidos artificiales observadas en Los Tuxtlas, posiblemente se deban a una alta concentraci n de depredadores de talla mediana y peque a, cuyas poblaciones se han visto favorecidas por la fragmentaci n del h bitat (Estrada *et al.* 1994c; Burkey 1993).

A pesar de la riqueza de especies animales que existe en las selvas fragmentadas de esta regi n, son abundantes las especies generalistas que posiblemente sean depredadores de nidos, las cuales parecen preferir los bordes y  reas abiertas (Estrada *et al.* 1994c, 1997). Entre las aves podemos mencionar a *P. sulphuratus*, *D. dives*, *C. morio*, *P. montezuma*. Entre los mam feros est n *Didelphis* spp., *P. opossum*, *N. narica*, *S. hispidus*, *Peromyscus* spp. (Estrada *et al.* 1994c, 1997, 2000) entre otros; adem s de que tambi n se llega a observar en estos paisajes fauna introducida como coyotes, perros y gatos.

En varios estudios se han mencionado algunos efectos ecol gicos de los corredores de vegetaci n, uno de ellos es el uso de los mismos por c rvidos que son depredadores potenciales de nidos de aves (Anglestam 1986; Andr n 1992). En Los Tuxtlas, se ha registrado un gran n mero de individuos de especies de aves que habitan en el borde y  reas abiertas (*C. morio*, *P. sulphuratus*, *D. dives*, *P. montezuma*) y que utilizan franjas de vegetaci n a lo largo de arroyos y r os, as  como las cercas vivas para atravesar el paisaje fragmentado (Estrada *et al.* 1997; 2000). Estas franjas o corredores de vegetaci n residual tambi n pueden facilitar el desplazamiento de otros depredadores potenciales. En la zona de Los Tuxtlas se han visto marsupiales (*Didelphis virginianus*, *D. marsupialis*, y *P. opossum*) y must lidos (*Mustela frenata*, *Galictis vittata*) utilizando estos tipos de vegetaci n para atravesar los pastizales (Estrada *et al.* 1994c).

A pesar de la abundancia de especies de aves generalistas que habitan en el borde, corredores y cercas vivas en la regi n (Estrada *et al.* 2000), no se encontraron

diferencias significativas en los porcentajes de depredación causados por la avifauna entre la selva y estos hábitats. Es posible que estos bajos porcentajes de depredación se deban a que los nidos se colocaron en el suelo y que fueron parcialmente cubiertos por nosotros.

En estudios realizados en las selvas de Puerto Rico y el Amazonas, al comparar los porcentajes de depredación causados por aves entre nidos que se colocaron por arriba del suelo 1-2 m (nidos elevados) y nidos colocados en el suelo (nidos terrestres), se encontró que la depredación fue mayor en los nidos elevados (Tellería y Díaz 1995; Latta *et al.* 1995). Las aves se guían por pistas visuales para localizar a sus presas, por lo que al disminuir la complejidad de la vegetación hacia el dosel podría ser más fácil la localización de los nidos elevados (Tellería y Díaz 1995). Gibbs (1991), sin embargo, señala a las aves como principales depredadoras de nidos terrestres en selvas de Costa Rica.

En el presente estudio no se consideró a los reptiles como depredadores potenciales de los nidos artificiales. Sin embargo, Gibbs (1991) y Tellería y Díaz (1995) nombran algunas lagartijas del género *Ameiba* y algunas serpientes como *Boa* y *Spilotes* como depredadores importantes de nidos de aves. Loiselle y Hoppes (1983) sugieren que las serpientes son principalmente depredadoras de nidos elevados. Para el caso de Los Tuxtlas, los reptiles mencionados anteriormente, y otros como *Lampropeltis triangulum*, *Drymarchon corais*, *Masticophis mentovarius* e *Iguana iguana* son relativamente comunes en la selva, borde y áreas abiertas (Ramírez y Nieto 1997; Vogt *et al.* 1997) y podrían depredar nidos terrestres y elevados. Sin embargo, en dichos estudios se utilizaron huevos de codorniz, mientras que en este estudio se utilizaron huevos de gallina y quizá estas diferencias podrían influir en el tipo de depredador que ataca los huevos (Tellería y Díaz 1995).

En lagartijas y serpientes el órgano vomeronasal está muy desarrollado para la captación de estímulos químicos del medio, de hecho en muchos casos basta una señal quimio-estimulante para activar el comportamiento alimentario, sin embargo, en estudios realizados con reptiles que incluyen huevos de vertebrados en su dieta, se ha visto que los estímulos artificiales (químicos o incluso visuales estáticos) no tienen ningún efecto (Balderas-Valdivia 2000). Así, podríamos suponer que estos reptiles no responden

a los huevos de gallina utilizados en este experimento, por ser un estímulo artificial y que responderán aún menos a los huevos de plastilina. Aunque debemos mencionar que la depredación de nidos por parte de estos organismos, puede estar subestimada por el desconocimiento de estas especies y la falta de estudios (Balderas-Valdivia com. pers.).

Sin embargo, en el caso de los nidos terrestres utilizados en este estudio, su depredación se da por parte de roedores como *Peromyscus mexicanus* y *Sciurus auregaster*, carnívoros como *P. lotor*, *N. narica*, *M. frenata*, *G. vitata*, *E. barbara*, *Felis* spp. y marsupiales como *Didelphis* spp. y *P. opossum*, lo cual es apoyado con otros trabajos (Roper 1992; Janzen 1978; Burkey 1993; Tellería y Díaz 1995; Estrada et al. 1994c).

Una de las implicaciones de nuestro estudio es que las poblaciones de aves que anidan en el suelo, como tinamúes, codornices y palomas pueden ser especialmente sensibles a la fragmentación de las selvas (Gibbs 1991). Por lo tanto, es preciso realizar un buen diseño del manejo de la tierra y permitir que la vegetación se recupere a lo largo de los bordes selvas-pastizales. El mantenimiento y restauración de los fragmentos que aún existen en Los Tuxtlas, puede ser una buena estrategia de conservación.

La expansión horizontal de la ganadería extensiva ha jugado un papel muy importante en la destrucción de los ecosistemas selváticos en Los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada 1988). Sin embargo, no se puede desterrar por completo esta actividad ya que la venta de leche y carne es la única fuente de sustento para la mayoría de las familias que habitan en la zona (Estrada y Coates-Estrada 1995). La actividad ganadera contribuye a la destrucción de la selva ya que cuando los ganaderos necesitan incrementar su producción, sencillamente talan más selva para sembrar pastos y aumentar el área de los potreros. Por lo tanto, es urgente contar con planes de conservación y restitución de los ecosistemas selváticos, pero siempre tomando en cuenta las diferentes necesidades de las poblaciones humanas.

Al contar con el conocimiento proporcionado por la investigación científica básica que nos permita determinar la manera en que los procesos ecológicos pueden ser afectados por las actividades humanas, podremos realizar una adecuada planeación de la conservación y aprovechamiento de los recursos naturales que nos brindan las selvas tropicales (Anzures 1997).

## LIMITACIONES DEL ESTUDIO

Es importante indicar que la generalidad de nuestro estudio es limitada debido a los pocos sitios muestreados, al uso de huevos de gallina y de plastilina y a que s lo se utilizaron nidos terrestres.

Este trabajo no intenta ser un indicativo de las tasas de depredaci n de nidos naturales, pues es evidente que los depredadores no responden de la misma manera a los huevos de aves de la selva que a los huevos de gallina, codorniz, pinzones, barro o plastilina.

Los nidos artificiales difieren de los naturales de muchas maneras. Por ejemplo, si las aves adultas ocultan los nidos naturales y son capaces de defenderlos de los depredadores, entonces las tasas de depredaci n ser n mayores en los nidos artificiales. Por otro lado, la falta de incubaci n en los nidos artificiales puede afectar la habilidad de los depredadores para localizar los nidos. Asimismo, la falta de cuidado parental puede resultar en bajas tasas de depredaci n de los nidos artificiales, si es que los depredadores son atra dos hacia los nidos por el comportamiento de los adultos (Wilson *et al.* 1998). Otra importante diferencia entre los nidos naturales y artificiales, es que en los nidos artificiales hay huevos pero no polluelos. Si los depredadores son atra dos por los llamados de  stos, entonces las tasas de depredaci n para los nidos artificiales ser n m s bajas. Sin embargo, muchos depredadores son capaces de consumir los huevos pero no a los polluelos, por consiguiente las tasas de depredaci n ser n mayores en los nidos artificiales que en los nidos naturales (Wilson *et al.* 1998).

Existen adem s otros factores, como el olor de los huevos artificiales, el tipo de material empleado (por ejemplo, barro o plastilina) para hacer los huevos, el olor de las personas, el tama o y la dureza del huevo utilizado, la forma del nido, la altura a la que se coloca, el uso o no de guantes y botas de hule, entre muchos otros factores que pueden afectar las tasas de depredaci n (Rangen *et al.* 2000).

Major y Kendal (1996) sugieren que hasta que se determine la influencia que puedan tener estos factores sobre los resultados obtenidos en estas investigaciones, el uso de los nidos artificiales seguir  siendo cuestionado y los resultados deber n ser considerados como preliminares.

En vista de las consideraciones anteriores, los resultados de esta tesis únicamente evalúan la posible vulnerabilidad de los nidos naturales y la presión general que ejercen los depredadores en los diferentes hábitats estudiados (Sieving 1992) y dan una apreciación de las tasas de depredación relativas (Loiselle y Hopes 1983; Wilcove 1985; Haskell 1995b; Roper 1992).

Resaltando lo anterior, en un estudio en Puerto Rico se registraron tasas de depredación más elevadas en los nidos naturales que en los nidos artificiales, sugiriendo que la depredación registrada en los nidos artificiales puede subestimar los niveles de depredación reales (Latta *et al.* 1995).

Es por estas razones que las tasas de depredación obtenidas de experimentos con nidos artificiales, como el nuestro, no deben ser extrapolados a nidos naturales. Estos deben ser utilizados únicamente para hacer comparaciones entre hábitats locales o para comparar áreas habitadas por diferentes depredadores (Roper 1992; Latta *et al.* 1995).

Asimismo, se sugiere utilizar un método riguroso para lograr distinguir cualquier artefacto metodológico de una diferencia biológica real. Por ejemplo colocar los transectos con suficiente distancia entre sí para evitar que la depredación de un nido en un transecto, provoque el descubrimiento de un nido en otro. Además, si los experimentos van a estar separados en el tiempo, debe haber réplicas de los mismos. Los datos acerca de los aspectos de la colocación y características de los nidos deben ser mencionados, por ejemplo, la visibilidad, la altura, el espaciamiento, el tamaño, número, color y material de los huevos, entre otros (Major y Kendal 1996). Del mismo modo, el método debe estar determinado por lo que es más apropiado, y no por lo que es más conveniente, por ejemplo, la fácil transportación no es justificación para usar huevos cocidos en vez de crudos (Major y Kendal 1996; MacIvor *et al.* 1990).

Las indicaciones anteriores fueron sugeridas por expertos en el tema y en este trabajo nos apegamos lo más posible a ellas.

## CONCLUSIONES GENERALES

- Ni en los huevos naturales ni en los artificiales, hubo diferencias en los porcentajes de depredación entre temporadas.
- En la selva se registró el menor porcentaje de huevos naturales y artificiales depredados, mientras que en el borde y en el corredor de vegetación se registraron los mayores porcentajes de huevos naturales depredados. A su vez, el borde registró el mayor porcentaje de huevos artificiales depredados.
- El tipo de daño más frecuente en los huevos naturales fue: desaparecido y en los artificiales fue: roído.
- En los bordes se registró el mayor porcentaje de huevos artificiales depredados a los que no se pudo identificar el tipo de depredador.
- La selva fue el único tipo de vegetación en el que no se registraron huevos artificiales dañados por aves.
- La depredación a lo largo de los días fue menor en la selva que en los demás tipos de vegetación investigados.
- La mayoría de los daños ocasionados a los huevos estuvieron dados por mamíferos, diurnos y nocturnos, siendo los pequeños roedores particularmente importantes.
- Debido a su relativa abundancia en la región, los depredadores más importantes fueron ratones (*Peromyscus* spp.), coatíes (*Nasua narica*), tlacuaches (*Didelphis marsupialis*, *Philander opossum*), zanates (*Quiscalus mexicanus*), pepes (*Cyanocorax morio*) y tordos (*Dives dives*).
- Los bordes, corredores y cercas vivas son hábitats de alto riesgo para las especies que anidan en el suelo e inclusive para las que anidan en estratos más elevados.

- El alto grado de fragmentación de la selva que se presenta en muchos paisajes de Los Tuxtlas podría originar una mayor disponibilidad de hábitats para los depredadores y elevar las tasas de depredación de nidos.
- Una de las implicaciones de este estudio es que las poblaciones de aves que anidan en el suelo, como tinamúes, codornices y palomas pueden verse afectadas por la fragmentación de la selva.

## LITERATURA CITADA

Andr n H. 1992. Corvid density and nest predation in relation: A landscape perspective. *Ecology* 73:794-804.

Andr n H. y P. Angelstam. 1988. Elevated predation rates as an edge effect in habitat islands: Experimental evidence. *Ecology* 69:544-547.

Andr n H., P. Angelstam, E. Lindstr m y P. Widen. 1985. Differences in predation pressure in relation to habitat fragmentation: An experiment. *Oikos* 45:273-277.

Angelstam P. 1986. Predation on ground-nesting birds' nests in relation to predator densities and habitat edge. *Oikos* 47:365-373.

Anzures A. 1997. Presencia de monos aulladores (*Alouatta palliata*) y escarabajos copr fagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un paisaje fragmentado en la regi n de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biolog a. Universidad de Ciencias y Artes del Estado de Chiapas. Tuxtla Guti rrez, Chiapas. 97 p.

Balderas-Valdivia C. J. 2000. El papel de la quimiorrepci n y la visi n en el reconocimiento del alimento y de los depredadores potenciales de *Heloderma horridum* (Sauria: Helodermatidae). Tesis de maestr a. Facultad de Ciencias. UNAM. 60 p.

Bongers F., J. Pompa, J. Meave y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, M xico. *Vegetatio* 74:55-80.

Burkey T. V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66:139-143.

Coates-Estrada R. y A. Estrada. 1985. Lista de las aves de la Estaci n de Biolog a Los Tuxtlas. Instituto de Biolog a. UNAM. 41 p.

Coates-Estrada R. y A. Estrada. 1986. Manual de identificaci n de campo de los mam feros de la Estaci n de Biolog a "Los Tuxtlas". Instituto de Biolog a. Universidad Nacional Aut noma de M xico. M xico. 151 p.

Daniel W. W. 1991. Bioestad stica: base para el an lisis de las ciencias de la salud. 3  Ed. Limusa. M xico. 667 p.

Dirzo R. y M. C. Garc a. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6(1):84-90.

Dirzo R., E. Gonz lez-Soriano y R. C. Vogt. 1997. Introducci n General. Pp. 4-6. En: E. Gonz lez-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biolog a e Instituto de Ecolog a. Universidad Nacional Aut noma de M xico-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. M xico.

- Dirzo R. y A. Miranda. 1991. El límite Boreal de la selva tropical húmeda en el Continente Americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 5:240-247.
- Estrada A., P. Cammarano y R. Coates-Estrada. 2000. Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9:1399-1416.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1988. Tropical rain forest conversion and perspectives in the conservation of wild primates (*Alouatta* and *Ateles*) in Mexico. *American Journal of Primatology* 14:315-327.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1992. Las selvas del sureste de México: Archipiélagos de extinción o conservación de la fauna silvestre. *Universidad y Ciencia* 9(18):13-21.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1994a. La selva de Los Tuxtlas, Veracruz: ¿Islas de supervivencia de la fauna silvestre?. *Ciencia y Desarrollo* 116:17-28.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1994b. La contracción y fragmentación de las selvas y las poblaciones de primates silvestres: El caso de Los Tuxtlas, Veracruz. *La Ciencia y el Hombre* 18:45-70.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1995. Las selvas tropicales de México: Recurso poderoso, pero vulnerable. *La Ciencia desde México*. No. 132. Fondo de Cultura Económica, México. 191 p.
- Estrada A. y R. Coates-Estrada. 1996. Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico. *International Journal of Primatology* 17(5):759:783.
- Estrada A., R. Coates-Estrada y M. Martínez. 1985. Pp. 215-245. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y conservación de las selvas del trópico húmedo. **En:** A. Gómez-Pompa y S. del Amo (Eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. Instituto Nacional de Investigaciones de los Recursos Bióticos. Editorial Alhambra Mexicana S.A. de C.V. Xalapa-México
- Estrada A., R. Coates-Estrada y D. Merrit Jr. 1993a. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16:309-318.
- Estrada A., R. Coates-Estrada y D. Merrit Jr. 1994c. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17:229-241.
- Estrada A., R. Coates-Estrada y D. Merrit Jr. 1997. Anthropogenic landscape changes and avian diversity at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 6:19-43.

Estrada A., R. Coates-Estrada, D. Merritt Jr., S. Montiel y D. Curiel. 1993b. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108:245-257.

Estrada A., G. Halffter, R. Coates-Estrada, D. Merritt Jr. 1993c. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9:45-54.

FAO 1993. Forest Resource Assessment. En:  
[http://www.customw.com/ecoweb/notas/notas/970829\\_2.html](http://www.customw.com/ecoweb/notas/notas/970829_2.html)

Gibbs J. P. 1991. Avian nest predation in tropical wet forest: an experimental study. *Oikos* 60:155-161.

Gómez-Pompa A. y S. Del Amo. (Eds). 1985. Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas, Veracruz, México. Editorial Alambra Mexicana. México, D.F.

Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Pp. 43-57. Potreros y ganadería. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.

Hampton R. E. 1994. Introductory Biological Statistics. W. Brown Publishers. 233 p.

Harris L. D. 1988. Edge effects and conservation of biotica fauna. *Conservation Biology* 2:330-332.

Haskell D. G. 1995a. A reevaluation of the effects of forest fragmentation on rates of bird-nest predation. *Conservation Biology* 9:1316-1318.

Haskell D. G. 1995b. Forest fragmentation and nest predation: Are experiments with Japanese quail eggs misleading? *The Auk* 112(3):767-770.

Ibarra-Manríquez G., M. Martínez, R. Dirzo y J. Núñez. 1997. La Vegetación. Pp.61-85. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.

Janzen D. 1971. Euglossine bees as long distance pollinizers of tropical plants. *Science* 171:203-205.

Janzen D. 1978. Predation intensity on eggs on the ground in two Costa Rican forests. *American Midland Nat.* 100(2):467-470.

Karr J. R. 1982. Avian extinctions on Barro Colorado Island, Panama: A reassessment. *American Naturalist* 119:220-239.

- Keyser A. J., G. E. Hill y E. C. Soehren. 1998. Effects of forest fragment size, nest density and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Conservation Biology* 12(5):986-994.
- Latta S. C., J. M. Wunderle Jr., E. Terranova y M. Pagan. 1995. An experimental study of nest predation in a subtropical wet forest following hurricane disturbance. *Wilson Bulletin* 107(4):590-602.
- Lewis A. E. 1979. Bioestadística. Compa a Editorial Continental. M xico. 279 p.
- Loiselle B. A. y W. G. Hoppes. 1983. Nest predation in insular and mainland lowland rain forest in Panama. *Condor* 85:93-95.
- Lord J. M. y D. A. Norton. 1990. Scale and spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4(2):197-202.
- Lot-Helgueras A. 1976. Pp. 31-69. La Estaci n de Biolog a Tropical de los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. **En:** A. G mez-Pompa *et al.* (Eds). Investigaciones sobre la regeneraci n de selvas altas en Veracruz, M xico. Compa a Editorial Continental. M xico, D.F.
- Lovejoy T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Brylands, J. R. Malcom, C. E. Quintella, L. H. Harper, K. S. Brown, A. H. Powell, G. V. Powell, H. O. Schubart y M. Hays. 1986. Pp. 257-285. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. **En:** M. E. Soule (Ed.). *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland. USA.
- MacIvor L. H., S. M. Melvin y C. R. Griffin. 1990. Effects of research activity on piping plover nest predation. *Journal of Wildlife Management* 54:443-447.
- Major R. y C. Kendal. 1996. The contribution of artificial nest experiments to understanding avian reproductive success: A review of methods and conclusions. *Ibis* 138:298-307.
- Miranda F. y E. Hern ndez. 1963. Los tipos de vegetaci n en M xico y su clasificaci n. *Bolet n de la Sociedad Bot nica de M xico* 28:29-179.
- Morin P. J. 1999. Community Ecology. Ed. Blackwell Science Inc. 424 p.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forest: Implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58-62
- Myers N. 1985. Tropical deforestation and species extinction: The latest news. *Futures* 17:451-463.
- Nour N., E. M. Matthysen y A. A. Dhondt. 1993. Artificial nest predation and habitat fragmentation: Different trends in bird and mammal predators. *Ecography* 16:111-116.

- Offerman H. L., V. H. Dale, S. M. Pearson, R. O. Bierregaard Jr. y R. V. O'Neil. 1995. Effects of forest fragmentation on neotropical fauna: Current research and data availability. *Environmental Reviews* 3:191-211.
- Oniki Y. 1979. Is nesting success of birds low in the tropics? *Biotropica* 11(1):60-69.
- Paton P. 1994. The effect of edge on avian nest success: How strong is the evidence? *Conservation Biology* 8(1):17-26.
- Peterson R. T. y E. L. Chalif. 1989. Aves de México. Guía de Campo. Ed. Diana. México. 473 p.
- Ramírez A. y A. Nieto. 1997. Ecogeografía de anfibios y reptiles. Pp. 523-532. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.
- Rangen S. A., R. G. Clark y K. A. Hobson. 2000. Visual and olfactory attributes of artificial nests. *The Auk* 117(1):136-146.
- Reid W. V. 1992. Pp.55-73.How many species will there be? En: J.C. Whitmore y Sayer, J.A. Tropical Deforestation and Species Extinction. Chapman & Hall. London.
- Reitsma L. 1992. Is nest predation density dependent? A Test using artificial nests. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2498-2500.
- Robinson S. K., F. R. Thompson, T. M. Donovan, D. R. Whitehead y J. Faaborg. 1995. Regional forest fragmentation and the nesting success of migratory birds. *Science* 267(31):1987-1990.
- Roper J. J. 1992. Nest predation with quail eggs: too much to swallow? *Oikos* 65 (3):528-530.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. 1º. Ed. Limusa. México. 450 p.
- Saunders D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5(1):18-27.
- Schaldach W. J. y B. P. Escalante-Pliego. 1997. Lista de aves. Pp. 571-588. En: E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.
- Sieving K. E. 1992. Nest predation and differential insular extinction among selected forest birds of Central Panama. *Ecology* 73:1210-2328.

Small M. F. y M. L. Hunter. 1988. Forest fragmentation and avian nest predation in forested landscapes. *Oecologia* 76:62-64.

Soto E. M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas. Pp. 70-110. **En:** A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yañez y A. Butanda (Eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Compañía Editorial Continental. México.

Soto E. M. y L. Gama. 1997. Climas. Pp.7-23. **En:** E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.

Tellería J. L. y M. Díaz. 1995. Avian nest predation in a large natural gap of the Amazonian rainforest. *Journal of Field Ornithology* 66(3):343-351.

Turner I. M. y R. T. Corleff. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11(8): 330-333.

Vogt R. C., J. L. Villareal y G. Pérez-Higareda. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. Pp.507-521. **En:** E. González Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México-Consejo Nacional para el Estudio de la Biodiversidad. México.

Wilcove D. S. 1985. Nest predation in forest tracts and the decline of migratory songbirds. *Ecology* 66(4):1211-1214.

Wilson G. R., M. C. Brittingham y L. J. Goodrich. 1998. How well do artificial nests estimate success of real nests? *Condor* 100:357-364.

Wong T. C., N. S. Sodhi y I. M. Turner. 1998. Artificial nest and seed predation experiments in tropical lowland rainforest remnants of Singapore. *Biological Conservation* 85:97-104.

Yahner R. H. 1996. Forest fragmentation, artificial nest studies and predator abundance. *Conservation Biology* 10(2):672-673.

Yahner R. H. y C. G. Mahan. 1996. Depredation of artificial ground nests in a managed, forested landscape. *Conservation Biology* 10(1):285-288.

Zanette L. y B. Jenkins. 2000. Nesting success and nest predators in forest fragments: A study using real and artificial nests. *The Auk* 17(2):445-454.

Ap ndice 1. Lista de especies de mam feros y de aves posibles depredadores de nidos

Especies de mam feros

Marsupialia

Didelphidae

- Didelphis marsupialis* (Tlacuache)
- D. virginianus*
- Philander opossum* (Tlacuachillo)
- Caluromys derbianus* (Tlacuachillo dorado)

Rodentia

Sciuridae

- Sciurus aureogaster* (Ardilla gris)
- Sciurus deppei* (Ardilla)

Heteromyidae

- Heteromys desmarestianus* (Rat n de campo)

Muridae

- Oryzomys palustris* (Rat n de campo)
- O. melanotis* (Rat n)
- Tylomys nudicaudus* (Rat n)
- Peromyscus mexicanus* (Rat n)
- P. leucopus* (Rat n)
- Sigmodon hispidus* (Rat n)

Dasyproctidae

- Dasyprocta mexicana* (Serete)

Carnivora

Procyonidae

- Bassariscus sumichrasti* (Cacomixtle)
- Procyon lotor* (Mapache)
- Nasua narica* (Tej n, Coati)
- Potos flavus* (Marta, Martucha)

Musteliadae

- Mustela frenata* (Comadreja)
- Eira barbara* (Cabeza de viejo)
- Galictis vittata* (Gris n)

Felidae

- Felis pardalis* (Ocelote)
- Felis yagouaroundi* (Jaguarundi)

Artiodactyla

Tayassuidae

- Pecari tajacu* (P cari de collar)

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA

Especies de aves

Accipitridae

- Rostrhamus sociabilis* (Milano caracolero)
- Leptodon cayanensis* (Gavil n pantanero, Milano cabecigris)
- Buteogallus anthracinus* (Aguililla cangrejero, Aguililla negra menor)
- Buteo magnirostris* (Gavil n lagartijero, Aguililla caminera)
- Buteo nitidus* (Gavil n gris, Aguililla gris)

Falconidae

- Falco rufigularis* (Halc n garganta blanca, Halc n murcielaguero)
- Micrastur semitorquatus* (Halc n selv tico collajero, Guaquillo collajero)
- Herpetotheres cachinnans* (Halc n guaco, Vaquero)

Corvidae

- Cyanocorax morio* (Pepe, Chara pap n)

Emberizidae

- Dives dives* (Pijul, Tordo cantor)
- Quiscalus mexicanus* (Tordo, Zanate mayor)
- Psarocolius montezuma* (Orop ndula, Sanjuanera)

Tyrannidae

- Pitangus sulphuratus* (Pecho amarillo, Luis grande)

Apéndice 2. Algunos mamíferos potenciales depredadores de huevos



*Heteromys desmarestianus*



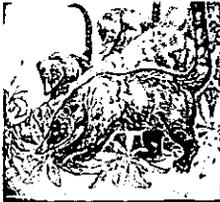
*Oryzomys palustris*



*Dasyprocta mexicana*



*Sciurus aureogaster*



*Nasua narica*



*Procyon lotor*



*Eira barbara*



*Didelphis virginiana*



*Philander opossum*