



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS DEFECADAS POR MONOS EN HÁBITATS CON DIFERENTES NIVELES DE PERTURBACIÓN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A

Biól. Gabriela Ponce Santizo

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELLEN ANDRESEN

MORELIA, MICHOACÁN

ABRIL, 2008



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.



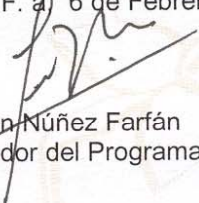
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de Febrero de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **PONCE SANTIZO GABRIELA** con número de cuenta **505450917** con la tesis titulada **"Dispersión de semillas defecadas por monos en hábitats con diferentes niveles de perturbación"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. ELLEN ANDRESEN**.

Presidente: DR. VÍCTOR SÁNCHEZ-CORDERO DÁVILA
Vocal: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO
Secretario: DRA. ELLEN ANDRESEN
Suplente: DR. JESÚS ALEJANDRO ESTRADA MEDINA
Suplente: DR. HORACIO PAZ HERNÁNDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a) 6 de Febrero de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

Este trabajo se llevó a cabo gracias al apoyo de la beca de estudios otorgada por la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno de México. Para la realización de este estudio se recibió apoyo de PAPIIT-UNAM (IN208403), SEMARNAT- CONACYT (SEMARNAT 2002-CO1-0597). Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por todo el apoyo recibido durante la realización de mis estudios y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas-UNAM por el apoyo logístico durante la investigación.

Agradezco sinceramente la participación en el desarrollo de esta tesis de todos los miembros del comité tutorial: Dra. Ellen Andresen, Dr. Horacio Paz y Dr. Alejandro Estrada.

AGRADECIMIENTOS

Mi agradecimiento y reconocimiento a mi tutora Dra. Ellen Andresen por su apoyo, orientación y paciencia durante mis estudios de posgrado y la realización de esta investigación, sobre todo por su constante motivación en el transcurso de mis estudios. A los miembros de mi comité tutorial Dr. Horacio Paz y Dr. Alejandro Estrada por su disposición para la revisión de esta investigación y por sus acertados comentarios para el mejoramiento de este estudio. Además agradezco al Dr. Horacio Paz por prestarme equipo de su laboratorio para pesar a los escarabajos. También agradezco a los miembros del jurado Dra. Julieta Benitez por sus buenos comentarios y orientación durante todo el proceso de realización de este estudio, y al Dr. Victor Sánchez-Cordero por su disposición para la revisión de este trabajo.

Quiero agradecer a la Familia Lombera por su amabilidad y amistad durante mi estancia en el ejido Chajul, a mis amigos Rafael Lombera y Ana María González di Pierro por todo su apoyo durante mi estancia en el campo, a mi ayudante de campo Benjamín Lombera por su dedicación y compromiso con este trabajo, y a Fabián Lombera por su asistencia durante la parte final del trabajo de campo. A Doña Chica y Don Gilberto de la Estación Biológica Chajul por su amabilidad y colaboración durante la realización de este trabajo. Agradezco a los propietarios de los sitios utilizados en esta investigación.

Gracias a Fernando Vaz de Mello por su ayuda con la identificación de escarabajos coprófagos, y a Enio Cano por su orientación durante la escritura de este trabajo.

Gracias al M. en C. Heberto Ferreira por su increíble paciencia y ayuda en la resolución de problemas con programas y computadoras, al M. en C. Jesús Fuentes por su ayuda y disposición para la elaboración de los mapas y el trabajo con las ortofotos, a Emilio Roldán por su asistencia para la obtención y análisis de las ortofotos, y al Dr. Diego Pérez por su orientación con los análisis estadísticos. Agradezco al Dr. Alfredo Cuarón por su amistad, por apoyarme desde el inicio de la

maestría, por estar siempre dispuesto a colaborar con el proyecto, y al Dr. Miguel Martínez por su orientación siempre que acudí con preguntas.

¡Muchas gracias!

A mis papás Lisbeth y Miguel Angel por creer en mi siempre, su motivación ha sido fundamental para terminar con éxito esta etapa académica, a mis abuelos y mi tía Rosita, por apoyarme durante la estancia en México y siempre, a Koki por su solidaridad, y por su incondicional ayuda durante el trabajo de campo que fue fundamental para terminar esta investigación. A mi hermano Eduardo le agradezco estar siempre dispuesto a ayudarme. Agradezco también a la Fundación Ponce Santizo por su apoyo para la finalización de mis estudios.

También gracias a mis queridos amigos Pavka, Ana Laura, Elisa, Alba, Adriana, Ximena, Vicente y Maru por su amistad, por su ayuda con los intrínquilos, por las horas de estudio, aprendizaje y diversión compartidas. Un agradecimiento muy especial para Pavka y Alba por su paciencia y ayuda constante con todos los trámites para la titulación... no lo hubiera logrado sin ustedes!. Ana Laura, gracias también por tu ayuda y compañía durante el trabajo de campo en Chajul, gracias a Ivete por auxiliarme con los asuntos académicos siempre que estuve en el campo. Agradezco a mis amigos del CIEco que me hicieron sentir en casa durante mi estancia en México. Muchas gracias a Lourdes y José Luis por adoptarme durante este tiempo en México y a Javier Almengor y su familia por su amistad y solidaridad a mi llegada a México. Muchas gracias Aldo por ayudarme con la edición final del documento, tu ayuda llegó cuando la necesitaba.

RESUMEN

La disminución y modificación de los bosques tropicales está ocurriendo a una tasa alarmante, y esto ha dado como resultado un patrón paisajístico formado por un mosaico de hábitat con diferentes niveles y tipos de perturbación. Existen relativamente pocos estudios que evalúan los efectos de la perturbación humana sobre las interacciones bióticas y funciones ecológicas. La dispersión primaria de semillas por primates y la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos es una interacción biótica común en los bosques tropicales que tiene relevancia para la regeneración natural del mismo. En este estudio se determinó de qué manera se ve afectada la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos de semillas defecadas por monos aulladores, en elementos del paisaje sujetos a distintos niveles de fragmentación y disturbio en la región de Marques de Comillas, Chiapas.

Para caracterizar la estructura y composición del ensamble de escarabajos coprófagos presentes en los sitios se realizaron tres muestreos durante el estudio, utilizando trampas de caída cebadas con heces de monos aulladores. Además, se caracterizó y cuantificó la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos realizando experimentos en los que se colocaron cuentas plásticas como simuladores de semillas y semillas de *Castilla elastica* en heces de monos aulladores, y registrando su destino a corto plazo.

Se encontró que la riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos disminuye en los sitios perturbados. Sin embargo, cada sitio presentó una serie de factores muy particulares (tamaño, grado de aislamiento, tipo de vegetación y disponibilidad de recursos) cuya combinación determinó la estructura y composición particular de la comunidad de escarabajos coprófagos. A pesar de las diferencias en las comunidades de escarabajos coprófagos en cada sitio, no se encontraron diferencias en la proporción de semillas movidas horizontalmente, ni en la proporción de semillas enterradas, pero sí se encontró una disminución en la distancia de movimiento horizontal en los sitios fragmentados y con disturbio. La similitud en la

dispersión de semillas en los sitios podría deberse a la semejanza en la biomasa y longitud promedio de los individuos en las comunidades de escarabajos coprófagos, y a que las especies más importantes desde el punto de vista funcional (en este caso, las especies dispersoras de las semillas experimentales) todavía están presentes en todos los sitios. Esto también se refleja en el hecho de que, a pesar de haber una disminución en la remoción de heces por los escarabajos coprófagos en todos los sitios perturbados, en general se registró una alta proporción de heces removidas para todos los sitios, lo cual indica una alta actividad de escarabajos coprófagos.

Los resultados de este estudio muestran que los efectos directos de la perturbación del hábitat, en este caso sobre la estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos, no se convierten necesariamente en efectos de cascada sobre la dispersión secundaria de semillas, como se hubiera esperado. Esto destaca la importancia de medir empíricamente los efectos funcionales de las perturbaciones del hábitat, en vez de deducirlos en base a los efectos directos sobre grupos específicos.

ABSTRACT

Forest modification and reduction is occurring at an alarming rate in the tropics, resulting in a landscape of habitats with different levels and types of disturbance. There are relatively few studies that evaluate the effects of human disturbances on biotic interactions and ecological functions. Primary seed dispersal by primates and secondary seed dispersal by dung beetles are very common biotic interactions in tropical forests, that are relevant for the forest's natural regeneration. In this study, the way in which secondary dispersal by dung beetles of seeds defecated by howler monkeys is affected by disturbance was determined in a landscape composed by elements with different types and levels of disturbance in the Marques de Comillas Region, Chiapas.

To characterize the dung beetle assemblage present in each site, three samples were taken during the study using pitfall traps baited with howler monkey dung. Moreover, secondary seed dispersal was experimentally determined using both wooden beads and *Castilla elastica* seeds surrounded by howler dung, and following their short-term fate.

Richness, abundance and dung beetle diversity decreased in disturbed sites. However, each site presented a series of particular factors (size, degree of isolation, type of vegetation and resource availability) that combined to determine the specific structure and composition of the dung beetle communities. Despite the differences on the dung beetle communities, there were no differences in the proportion of seeds moved horizontally and buried, but there was a decrease of the horizontal distance in disturbed sites. The similarity on the seed dispersal process among sites could be explained by the similarity in average biomass and length of individual of the dung beetle communities, and also by the fact that the most important species in terms of their function (seeds disperser species in this case) are still present in all the sites. This

is also reflected by the fact that, while feces removal by dung beetles was somewhat lower in disturbed sites, in general there was a high proportion of dung removed in all sites, indicating a high level of dung beetle activity.

These results show that the direct effects of habitat disturbances on the structure and composition of dung beetle communities do not necessarily have cascading effects on the seed dispersal process, as might have been expected. This highlights the importance of measuring empirically the functional effects of habitat disturbance, and not inferring it from direct effects on some specific groups.

INDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN	1
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	3
3. ANTECEDENTES	5
3.1. Dispersión primaria de semillas por primates.....	5
3.2. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos	7
3.3. Dispersión de semillas en hábitat perturbados.....	9
4. MÉTODOS	10
4.1. Área de estudio.....	10
4.1.1 Características de la Vegetación	11
4.1.2 Unidades Geomorfológicas.....	12
4.1.3 Descripción de los Sitios de Estudio	12
4.2. Caracterización de los sitios de estudio	16
4.3. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos.....	17
4.4. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos	18
4.4.1. Experimento I: Dispersión de semillas artificiales	18
4.4.2. Experimento II: Dispersión de semillas de <i>Castilla elastica</i> (Moraceae)	19
4.5. ANÁLISIS DE DATOS	20
4.5.1. Caracterización de los sitios de estudio.....	20
4.5.2. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos.....	21
4.5.3. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos	23
4.5.4. Remoción de heces.....	24
5. RESULTADOS	24
5.1. Caracterización de los sitios de estudio	24
5.2. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos.....	27
5.2.1. Riqueza y abundancia	27
5.2.2. Composición de Especies.....	32
5.2.3. Dominancia	32
5.2.4. Diversidad.....	33
5.2.5. Recambio de Especies.....	35
5.2.6. Grupos funcionales	35
5.3. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos	40
5.3.1. Experimento I: Dispersión de semillas artificiales	40
5.3.2. Experimento II: Dispersión de semillas de <i>Castilla elastica</i>	42
5.3.3. Remoción de Heces.....	43
6. DISCUSIÓN	45
6.1. Comunidad de escarabajos coprófagos.....	45
6.1.1. Abundancia, riqueza y diversidad	45
6.1.2. Composición de especies.....	54
6.2. Dispersión secundaria de semillas y remoción de heces	58
7. CONCLUSIONES GENERALES	60
8. LIMITACIONES DEL ESTUDIO.....	61
9. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN	62
10. LITERATURA CITADA	64

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ubicación de la Reserva de Biosfera Montes Azules en el estado de Chiapas, México.	15
Figura 2. Mapa de ubicación de los cinco sitios de estudio.....	15
Figura 3. Detalles del experimento de dispersión de cuentas de madera	20
Figura 4. Sitios de estudio: (a) REBIMA, (b) Fragmento Grande (c) Fragmento Pequeño (d) Acahual visto desde la matriz de pastizales y (e) Cacaotal.....	25
Figura 5. Curvas de rarefacción de especies para todos los sitio.	28
Figura 6. Riqueza observada (R_{obs} , barras color negro) y esperada según los estimadores no paramétricos ICE (barras color gris oscuro) y ACE (barras color gris claro), con sus respectivos intervalos de confianza al 95%.	29
Figura 7. Curvas de rango-abundancia para cada uno de los sitios. Se muestra la identidad de las especies con abundancia ≥ 10 individuos.	34
Figura 8. Valores para los índices de diversidad (A) y equidad (B) de Simpson para cada sitio, con sus intervalos de confianza al 95%.	37
Figura 9. Proporción de la abundancia de las dos especies dominantes (<i>Copris laeviceps</i> y <i>Eurysternus caribaeus</i>) y el resto de especies en el Bosque y sitios perturbados en cada uno de los cinco sitios de estudio	38
Figura 10. Porcentaje de escarabajos no movedores y movedores de semillas	38
Figura 11. Porcentaje de individuos (A) y especies (B) de escarabajos pequeños (<15mm, barras color gris oscuro) y grandes (≥ 15 mm, barras color gris claro) en cada sitio.....	39
Figura 12. Proporción de semillas grandes y pequeñas (A) enterradas, (B) movidas horizontalmente y (C) dispersadas para cada sitio.	41
Figura 13. Promedio ± 1 DE de (A) distancia horizontal y (B) profundidad de enterramiento para los cinco sitios	43
Figura 14. Remoción de heces colocadas con las semillas después de 48 horas	44

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características de los cinco sitios de estudio	26
Tabla 2. Resultado de las correlaciones de Spearman entre las variables ambientales. 26	26
Tabla 3. Listado de especies, indicando el comportamiento de procesamiento de heces (CPH), la longitud promedio, el número de individuos capturados en cada sitio y su abundancia total incluyendo todos los sitios.	30
Tabla 4. Valores de dos índices de similitud: Chao-Sorensen/Jaccard, basados en abundancia e incidencia, respectivamente.	35

1. INTRODUCCIÓN

Se ha estimado que la superficie forestal que se pierde anualmente en México varía entre 365,000 y 1,600,000 ha (Comisión Nacional Forestal 2003). Esta pérdida no sólo provoca una disminución y alteración de los bosques, sino crea un patrón paisajístico consistente en parches de hábitat con diferentes niveles y tipos de perturbación humana. La conservación a largo plazo de muchas especies de plantas y animales dependerá de la capacidad de los mosaicos de paisaje, constituidos por diferentes elementos (fragmentos de bosque primario, bosque secundario, parcelas agrícolas, cercas vivas, etc.) de mantener sus poblaciones (Chapman *et al.* 2003).

Los estudios enfocados en los efectos de la fragmentación y otras perturbaciones antropogénicas comúnmente miden los efectos directos de primer orden sobre poblaciones de plantas y animales (Laurance y Bierregaard 1997, Onderdonk 2000, Estrada y Mandujano 2003, Chapman *et al.* 2003, Andresen 2003), y a partir de estos se infieren posibles efectos de cascada, efectos indirectos y efectos funcionales. Sin embargo, es muy importante medir empíricamente los efectos de las perturbaciones sobre las interacciones bióticas y las funciones ecológicas, ya que existen frecuentemente efectos compensatorios y/o sinergismos que no permiten que los efectos de segundo o mayor orden sean fácilmente predecibles. (Didham *et al.* 1996, Wright 2003, Larsen *et al.* 2005).

Una interacción biótica muy frecuente en bosques tropicales, que además constituye una función ecológica muy importante para la regeneración de estos bosques, es la dispersión de semillas a través de la endozoocoría por animales frugívoros (Jordano 2000). Algunos estudios han medido directamente los efectos de perturbaciones como la fragmentación y cacería sobre el proceso de dispersión primaria de semillas por endozoocoría y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos (Larsen *et al.* 2005, Feer y Hingrat 2005, Stoner *et al.* 2007, Wright *et al.* 2007). En algunos casos la fragmentación provoca cambios en la comunidad de escarabajos coprófagos, que se traducen en la alteración de los patrones de

movimiento de las semillas y la supervivencia de éstas. En un estudio en la amazonía brasileña, los cambios en la abundancia de escarabajos coprófagos en fragmentos de 1 y 10 ha y bosque contínuo, y la disminución en el tamaño promedio de los escarabajos a medida que el área se redujo, se reflejaron en la disminución en la cantidad de semillas que fueron enterradas por los escarabajos en los fragmentos (Andresen 2003). Este cambio en la actividad de los escarabajos coprófagos tuvo un efecto negativo sobre la supervivencia de las semillas al estar más propensas a ser depredadas por roedores en los fragmentos de bosque.

Los cambios en las comunidades de escarabajos coprófagos pueden tener diversos efectos sobre el funcionamiento del ecosistema, tales como alteración en la regeneración de las plantas, en el ciclo de nutrientes y en la regulación de parásitos (Larsen *et al.* 2005). En particular, las especies de mayor tamaño tienden a ser más importantes funcionalmente, y a ser más susceptibles a desaparecer con las perturbaciones (Larsen *et al.* 2005). En algunos casos las especies no desaparecen totalmente, pero son tan poco abundantes que se les puede considerar funcionalmente extintas (Didham *et al.* 1996)

El proceso de dispersión de semillas no sólo se altera por los cambios en las comunidades de escarabajos coprófagos, también se ha encontrado que la alteración de las comunidades de mamíferos debido a la cacería y fragmentación, disminuye la abundancia y diversidad de los agentes dispersores y depredadores de semillas (Wright *et al.* 2001). Debido a que la cacería se enfoca en mamíferos grandes que dispersan semillas grandes, ocurre una disminución en la dispersión, la distancia efectiva de dispersión y la tasa de depredación de semillas, alterando la composición de especies de plantas (Wright *et al.* 2007, Stoner *et al.* 2007). De esta forma, la perturbación antropogénica a través de sus efectos sobre las comunidades de mamíferos también tiene el potencial de alterar la composición de las comunidades vegetales (Wright *et al.* 2001, 2007).

El alto grado de perturbación al que están sujetos en la actualidad los bosques tropicales hace necesario obtener más información sobre los efectos que diferentes tipos y grados de perturbación tienen sobre la interacción que ocurre entre monos, las plantas cuyas semillas dispersan, y los escarabajos coprófagos que dispersan secundariamente las semillas defecadas por los monos. Con este estudio se espera determinar si los cambios que ocurren en las comunidades de escarabajos coprófagos por fragmentación y distintos tipos de disturbio tienen efecto directo sobre la dispersión secundaria de semillas. Las preguntas específicas son ¿cómo se modifican las comunidades de escarabajos coprófagos debido a la fragmentación y a distintos tipos de disturbio?, y ¿cómo estos cambios en las comunidades de dispersores secundarios repercuten en la dispersión secundaria de semillas?

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo Principal

Determinar cuáles son los efectos de la perturbación del hábitat, sobre la estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos, y cuantificar empíricamente si dichos efectos se traducen en efectos funcionales a nivel de la dispersión secundaria de semillas por parte de los escarabajos.

Hipótesis 1: en los sitios en donde la comunidad de escarabajos coprófagos sea modificada más severamente (menos diversa, menos abundante y menos escarabajos grandes), se registrará una disminución en la tasa de remoción de heces y una menor dispersión secundaria de las semillas presentes en las heces.

Se asume que la capacidad de regeneración de poblaciones de plantas (medida por la dispersión secundaria de semillas) en hábitat perturbados disminuirá como consecuencia de la disminución que la perturbación causa sobre las poblaciones de animales dispersores de semillas (Estrada y Coates-Estrada 1991, Offerman *et al.* 1995, Kinzey 1997, Andresen 2003, Chapman *et al.* 2003), por lo tanto se percibirán diferencias en el proceso de dispersión de semillas entre los sitios perturbados y el bosque continuo.

Objetivos Específicos

1. Caracterizar algunos de los elementos de un paisaje de bosque tropical afectado por fragmentación y cambio en el uso del suelo.

Hipótesis 2: las variables ambientales de cobertura y altura de dosel disminuirán como consecuencia de las perturbaciones, percibiéndose un aumento en la cantidad de luz que atraviesa el dosel. Estos cambios en las variables ambientales determinarán las comunidades de escarabajos coprófagos en los sitios.

Se ha encontrado que la cobertura vegetal es el factor determinante más importante en estructurar las comunidades de escarabajos coprófagos en ecosistemas de bosques tropicales (Halffter y Arellano 2002, Andresen en prensa).

2. Determinar los cambios en estructura y composición del ensamble de escarabajos coprófagos que podrían estar actuando como dispersores secundarios de las semillas defecadas por monos aulladores en sitios afectados por fragmentación y por distintos tipos de disturbio.

Hipótesis 3: las comunidades de escarabajos coprófagos de los sitios perturbados serán menos ricas y abundantes que la comunidad del bosque, además habrá una reducción en la biomasa y longitud promedio de los escarabajos y en la proporción de escarabajos dispersores de semillas.

En algunos estudios se ha encontrado que el tamaño del fragmento de bosque determina la riqueza y abundancia de la comunidad de escarabajos coprófagos, de tal manera que fragmentos pequeños pueden contener comunidades menos abundantes y menos diversas, y menores tamaños promedio de los individuos (Klein 1989, Estrada *et al.* 1998, Andresen 2003).

3. Caracterizar y cuantificar la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos de semillas presentes en heces de monos aulladores en los diferentes elementos del paisaje perturbado por fragmentación y por disturbio.

Hipótesis 4: la tasa de remoción de heces y la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos disminuirá en los sitios perturbados debido a la disminución en abundancia y diversidad en las comunidades de escarabajos coprófagos.

Se ha encontrado que generalmente la tasa de remoción de semillas por escarabajos coprófagos es más lenta o menor en los fragmentos que en bosque continuo (Klein 1989, Andresen 2003, Chapman *et al.* 2003), debido a los cambios en la estructura y composición del ensamble de escarabajos coprófagos.

3. ANTECEDENTES

3.1. Dispersión primaria de semillas por primates

En los bosques tropicales se ha documentado la importancia de los primates como dispersores de semillas (Julliot 1997, Andresen 1999, Clark *et al.* 2001, Wehncke *et al.* 2004, Chapman y Russo 2006, Ponce *et al.* 2006), debido a que constituyen entre el 25 y el 40% de la biomasa de animales frugívoros en estos bosques (Chapman 1995), y a que consumen grandes cantidades de frutos (Lambert 1999). Además de dispersar un gran número de semillas, los primates son dispersores primarios de un gran número de especies de plantas en los bosques que habitan (Julliot 1996, Stevenson 2000, Andresen 2002a). Por ejemplo, McConkey (2000) reporta que en Borneo un solo grupo de gibones (*Hylobates mulleri x agilis*) dispersa un mínimo de 16,400 de semillas/km²/año, pertenecientes a por lo menos 160 especies de plantas.

La efectividad de un primate frugívoro como dispersor primario de semillas de una especie de planta no sólo depende de la cantidad de dispersión, sino también de la calidad de dispersión (Schupp 1993). La calidad de dispersión depende, entre otros factores, del efecto del paso por el tracto digestivo y de los patrones de deposición de las semillas. En algunos casos el consumo de frutos por primates está asociado con una baja calidad de dispersión de semillas. En estos casos el consumo de frutos puede causar la muerte de las semillas por la masticación y/o digestión de éstas (Norconk *et al.* 1998), o puede provocar el desperdicio de grandes cantidades de semillas cuando los frutos caen bajo el árbol en fructificación durante el forrajeo (Howe 1980, Estrada y Coates-Estrada 1984). Sin embargo, la mayoría de los primates dispersan una alta proporción de semillas viables y muchas de estas son depositadas lejos de los árboles madre (Chapman 1995, Lambert 2002). Incluso se ha encontrado que en algunos casos el paso por el tracto digestivo de los primates puede aumentar el porcentaje y/o la velocidad de germinación (Stevenson *et al.* 2002). Debido a todos estos factores, los primates son considerados animales frugívoros muy importantes

para el mantenimiento de la riqueza y en la estructuración de las comunidades vegetales de los bosques tropicales (Julliot 1997, Clark *et al.* 2001).

La efectividad de dispersión de las distintas especies de primates varía dependiendo de su tamaño, su dieta, su comportamiento de forrajeo, su estructura social, su fisiología digestiva, y sus patrones de defecación (Howe 1989, Andresen 1999, 2002a, Wehncke *et al.* 2004, Ponce-Santizo *et al.* 2006). Las diferencias en estas características influyen sobre los patrones espaciales de deposición de las semillas dispersadas, los cuales, a su vez, afectan el destino de las semillas (Andresen 1999, Wehncke *et al.* 2004, Ponce-Santizo *et al.* 2006). Una característica muy importante de la deposición de semillas por primates es la presencia de materia fecal alrededor de las semillas dispersadas por defecación. La materia fecal puede afectar de gran manera el destino final de las semillas ya que las heces atraen a depredadores de semillas (principalmente roedores), pero también atraen a escarabajos coprófagos que pueden actuar como dispersores secundarios de semillas (Estrada y Coates-Estrada 1991, Andresen 2005). Las heces de algunas especies de primates constituyen un recurso alimenticio preferido por los escarabajos coprófagos (Ponce-Santizo *et al.* 2006), y en hábitat donde la biomasa de mamíferos la componen principalmente los primates debido a la cacería y fragmentación éstos probablemente mantienen a las comunidades de escarabajos coprófagos (Estrada *et al.* 1999, Andresen 2003).

Debido a que uno de los períodos más críticos para la supervivencia de la semillas es cuando se encuentran en la superficie del suelo cubiertas de heces, la actividad de los escarabajos coprófagos como rápidos removedores de heces y semillas es de gran importancia para aumentar la probabilidad de establecimiento de plántulas a partir de semillas defecadas por primates en bosques húmedos tropicales (Vander Wall y Longland 2004, Andresen y Levey 2004, Andresen y Feer 2005).

3.2. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos

Los escarabajos coprófagos (subfamilia: Scarabaeinae) son un grupo de insectos muy abundante y diverso en los bosques húmedos tropicales (Hanski 1989) y juegan un papel importante en la remoción de las heces de los animales. Los escarabajos coprófagos utilizan el estiércol de las defecaciones para alimentarse o para ovipositar (Halffter y Edmons 1982), y según el comportamiento de procesamiento de las heces se clasifican en: cavadores (paracópridos), rodadores (telecópridos) y endocópridos (Halffter y Edmonds 1982). Los rodadores hacen bolas de estiércol y se las llevan del sitio de defecación para enterrarlas, mientras que los cavadores hacen un agujero cerca del sitio de la defecación y comienzan a enterrar el estiércol; finalmente los endocópridos procesan el estiércol justo debajo de la pila de estiércol o dentro de ésta (Hanski y Cambefort 1991).

Los escarabajos no comen las semillas embebidas en las heces, pero muchas de ellas son enterradas accidentalmente, junto con la materia fecal (Andresen 2002b). Existe una relación negativa entre el tamaño de la semilla y la proporción de semillas enterradas, y también existen diferencias en la eficiencia de enterramiento de semillas dependiendo del comportamiento y tamaño de los escarabajos. Los escarabajos rodadores son menos eficientes que los cavadores, y los escarabajos pequeños entierran menos semillas que los grandes (Estrada y Coates-Estrada 1991, Feer 1999, Vulinec 2000, Andresen 2002b).

El patrón de defecación y el tipo de heces, ambas características directamente relacionadas con la especie de primate frugívoro (p.ej. Ponce-Santizo *et al.* 2006), les confiere a las semillas ciertas ventajas o desventajas al momento de ser dispersadas. Se ha registrado, por ejemplo, que las semillas inmersas en mayor cantidad de heces son enterradas por escarabajos más frecuentemente que las que se encuentran en menor cantidad de heces (Andresen 2002b, Andresen y Levey 2004). Por otro lado se ha encontrado que las heces de ciertas especies de primates atraen más escarabajos coprófagos que las heces de otras especies, lo cuál también afecta la probabilidad de dispersión secundaria (Ponce-Santizo *et al.* 2006), El enterramiento de semillas

grandes (> 5 mm) en bosques tropicales por parte de los escarabajos coprófagos les proporciona ventajas de supervivencia, pues una mayor proporción de plántulas se establecen de semillas defecadas que han sido enterradas por escarabajos, que de semillas defecadas que permanecen en la superficie (Andresen 2001, Andresen y Levey 2004).

El enterramiento de las semillas no es el único componente de la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos, el movimiento horizontal de las semillas también es un aspecto importante. El movimiento de las semillas a cierta distancia de la agregación de semillas y heces en el lugar de la defecación puede incrementar su probabilidad de sobrevivir a depredadores y disminuir la competencia entre plántulas (Andresen 1999, Vander Wall y Longland 2004).

La actividad de los escarabajos coprófagos es importante para la regeneración natural de los bosques tropicales, ya que en estos ecosistemas una gran proporción de todas las heces producidas por vertebrados herbívoros contienen semillas, y son precisamente las heces de vertebrados herbívoros el recurso alimenticio preferido por los escarabajos coprófagos (Andresen y Feer 2005). Por lo tanto, para semillas defecadas por vertebrados herbívoros, como por ejemplo primates, los escarabajos coprófagos juegan un papel muy importante en determinar su destino final.

3.3. Dispersión de semillas en hábitat perturbados

Debido a la complejidad de las interacciones ecológicas que ocurren en los bosques tropicales, distintos tipos y grados de perturbación pueden tener efectos contrastantes sobre el proceso de dispersión de semillas (Wright *et al.* 2007a). Estos efectos pueden darse sobre la fauna productora de heces (Wright *et al.* 2007a, Estrada *et al.* 1999), sobre los dispersores secundarios de semillas (Andresen 2003, Andresen y Laurance 2007) y sobre la fauna depredadora de semillas (Dirzo y Mendoza 2007, Stoner *et al.* 2007). Estos cambios en los elementos mencionados pueden alterar los patrones de reclutamiento de las plantas de diversas maneras (Wright y Duber 2001).

En el caso de perturbaciones en las que se tiene un efecto fuerte sobre los animales grandes, como es el caso de la cacería, éstos generalmente disminuyen drásticamente en abundancia, reduciéndose significativamente la dispersión de diásporas grandes, debido a que animales de tamaño grande son los que tienden a dispersarlas (Wright *et al.* 2007a). La disminución en abundancia de mamíferos productores de heces provoca, a su vez, que la abundancia de escarabajos coprófagos también disminuya, y como consecuencia también disminuye la tasa de dispersión secundaria de semillas (Klein 1989, Andresen 2003, Andresen y Laurance 2007). En algunos casos se ha registrado para fragmentos pequeños de bosque un aumento en el riesgo de extinción de los escarabajos grandes que son precisamente los que dispersan secundariamente las semillas grandes (Halffter y Arellano 2002, Vulinec 2002, Andresen 2003, Chapman *et al.* 2003). La disminución en la tasa de remoción de semillas por escarabajos coprófagos puede aumentar la probabilidad de que las semillas sean depredadas, lo cual podría modificar la comunidad de plántulas que se reclutan, y a largo plazo la composición de árboles en estos bosques, provocando posibles efectos de cascada en estos sistemas (Vulinec 2000).

La dinámica de la depredación de semillas también se puede alterar al modificarse la abundancia de depredadores. Cuando los mamíferos depredadores de semillas grandes son eliminados (e.g., agutís, pecaríes), la fauna de pequeños roedores remanentes determina los patrones de depredación, y generalmente se intensifica en las semillas pequeñas, que son las que más manipula este grupo de depredadores (Dirzo y Mendoza 2007). A su vez se ven favorecidas las especies con semillas grandes, al aumentar su supervivencia debido a la reducción en la depredación. En general, la pérdida de las comunidades de mamíferos puede tener profundos efectos sobre la diversidad de plantas en los bosques tropicales, al cambiar los patrones de supervivencia y mortalidad de especies de semillas (Wright y Duber 2001).

Al considerar la tasa de disminución de especies y la complejidad de las interacciones involucradas, muchos sistemas de dispersión están seriamente amenazados. Debido a esto es importante lograr un conocimiento profundo sobre los sistemas de dispersión y las interacciones planta-animal para conservar estas relaciones ecológicamente importantes (Vander Wall y Longland 2004).

4. MÉTODOS

4.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Selva Lacandona, la cual se localiza en el extremo nororiental del Estado de Chiapas, en el sur de México (Fig 1). Los límites de la Selva Lacandona como continuo forestal han variado en el tiempo, especialmente en los últimos 40 años como consecuencia de la deforestación (García-Gil y Lugo-Hupb 1992) (Fig. 2). Sin embargo, a pesar de los cambios en la cobertura forestal, la Selva Lacandona es el mayor reducto de bosque tropical perennifolio en Norteamérica. Constituye uno de los últimos reductos de bosque tropical lluvioso de México y, junto con El Petén guatemalteco y las selvas de Belice, Campeche y Quintana Roo, forman uno de los macizos de selva húmeda tropical más importantes de Mesoamérica, ya que mantienen una continuidad y conforman una misma y extensa masa forestal (Cuarón 2000).

Esta región posee una alta diversidad biológica, un creciente desarrollo agropecuario y una compleja problemática socioambiental, por lo que ha sido identificada como un área prioritaria para la conservación en México (Arriaga *et al.* 2000 en Muench 2006). Además tiene una posición estratégica, crítica para la conectividad de la Selva Maya (Cuarón 1997a), pues mantiene un alto grado de conectividad estructural de la vegetación nativa. Un elemento importante de la Selva Lacandona es la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA), que fue declarada en 1987 (CONANP 2007) con una extensión de 336 mil hectáreas, con la mayor parte de esta área cubierta por bosque tropical lluvioso relativamente bien conservado (Siebe *et al.* 1995).

4.1.1 Características de la Vegetación

El tipo de vegetación en la Selva Lacandona corresponde, según la clasificación de Rzedowski (1988) a Bosque Tropical Perennifolio, y según la clasificación de Holdridge (1967) a Bosque Pluvial Tropical. El clima de la región es cálido húmedo con una

temperatura media anual de 24.7 °C, y una precipitación anual promedio de 3000 mm que se distribuye estacionalmente, con un período de lluvias entre mayo y enero y uno de secas entre febrero y abril (Mora Ardilla 2007). La vegetación primaria se caracteriza por tener una altura media superior a 25 m, con árboles emergentes de hasta 50 m (García-Gil y Lugo-Hupb 1992). Algunas de las especies arbóreas más representativas del dosel (> 30 m) son *Talauma mexicana*, *Tabebuia rosea*, *Cedrela odorata*, *Swietenia macrophylla*, *Schizolobium parahybum*, *Ceiba pentandra*, *Spondias mombin*, *Terminalia amazonia*, *Licaria platypus* y *Dialium guianense*. Especies de árboles que caracterizan al estrato medio (15 - 20 m) son *Guarea glabra*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Annona scleroderma*, *Trophis mexicana*, *Inga sapindioides* y *Malmea depressa*, mientras que en el estrato inferior (5 - 12 m) son importantes *Rinorea guatemalensis*, *Psychotria chiapensis*, *Protium copal*, *Miconia ampla*, *Bactris trichophylla* y *Chamaedorea tepejilote* (Castillo-Campos y Narave-Flores 1992).

4.1.2 Unidades Geomorfológicas

Existen varios tipos de unidades geomorfológicas en la zona (Siebe *et al.* 1995): (1) planicies aluviales, con alturas de hasta 150 msnm, suelos de fertilidad alta formados por sedimentos aluviales, donde los principales tipos de vegetación primaria son la selva alta con árboles > 40 m y vegetación inundable con árboles < 30 m; (2) lomeríos bajos, con elevaciones de hasta 230 msnm, suelos arcillosos y arenosos de fertilidad media-baja, donde el principal tipo de vegetación primaria es la selva mediana de árboles < 30 m; y, (3) montañas kársticas, formadas por dos cadenas montañosas que superan los 600 msnm constituidas por rocas calizas con procesos de karstificación avanzados, donde el principal tipo de vegetación primaria es la selva mediana con árboles < 30 m.

En este estudio se utilizaron cinco sitios, uno ubicado dentro de la REBIMA (Testigo), y los otros cuatro en la región de Marqués de Comillas. Cada uno de los

sitios en Marqués de Comillas representa elementos comúnmente encontrados en el paisaje antropogénico de la zona de estudio. En todos los sitios de estudio escogidos habitan grupos de monos aulladores, *Alouatta pigra*, que están actuando como dispersores primarios de semillas (G. Ponce, obs. pers, A. di Pierro com. pers). La distancia entre sitios fluctúa entre 2 y 10 km. Los sitios se escogieron por presentar características contrastantes en cuanto al tipo y/o grado de perturbación, teniendo dos sitios fragmentados y dos sitios con otro tipo de perturbación. Finalmente, los sitios también fueron elegidos por consideraciones logísticas (acceso, seguridad).

4.1.3 Descripción de los Sitios de Estudio

I. Bosque (UTM: 15721562 m E, 1783377 m N; las coordenadas UTM (Universal Transverse Mercator, son coordenadas que usan el sistema decimal). Localizado en las proximidades de la Estación Biológica Chajul, la cual se encuentra en el extremo Sur de la REBIMA; este sitio representa el bosque maduro continuo y para este estudio se trabajó en una zona de planicie aluvial (Fig. 2).

II. Fragmento Grande. Localizado en el Ejido Playón de la Gloria (UTM: 15724412 m E, 1786957 m N). Este fragmento aislado de 17.12 ha es atravesado por un sendero de aproximadamente 2 m de ancho, el cual es usado diariamente por los habitantes de la comunidad que se ubica aproximadamente a 100 m de distancia. Durante el estudio no se registró ningún otro uso de este fragmento por parte de los pobladores, ni se observó presencia ni rastros de ganado. El fragmento está rodeado por el río Lacantún, acahuales y el poblado. A pesar de ser un fragmento atravesado por un sendero, es importante mencionar que por encima del camino el dosel sigue conectado. Este fragmento se encuentra en una formación de tipo aluvial (Fig. 2).

III. Fragmento Pequeño (UTM: 15718365 m E, 1781116 m N). Es un fragmento aislado de 2.4 ha que se encuentra en el ejido Chajul, y es conocido localmente como

“La Isla” ya que se localiza en una península. Está rodeado en sus extremos por un acahual y un potrero activo y por los ríos Chajulillo y Lacantún. Se trabajó en zonas con formaciones aluvial y kárstica. Este fragmento es un remanente de bosque que se formó como consecuencia del proceso de deforestación que se llevó a cabo para establecer campos de cultivo y potreros. Este sitio es poco visitado por los pobladores locales y no se observan rastros de actividades humanas. Durante el estudio no se observó ni se encontraron rastros de la entrada de ganado (Fig. 2).

IV. Acahual (UTM: 15724479 m E, 1781798 m N). Esta área de 55.73 ha tiene aproximadamente el 45% de su perímetro colindando con pastizales activos que mantienen ganado. El resto del perímetro del Acahual colinda con vegetación sucesional, la cual a su vez colinda con un área de 40,000 ha de vegetación madura y secundaria tardía con una estructura compleja en las cercanías del ejido Chajul. La vegetación del Acahual está constituida por bosque tropical lluvioso en la formación de lomeríos bajos, y un acahual generado por una quema realizada en 1988. Aproximadamente el 20% del área del Acahual está cubierta por vegetación secundaria (G. Ponce, obs. pers). El área de pastizales adyacentes comenzó a formarse en 1983. El bosque del Acahual ha tenido muy poco uso desde 1993, ocurriendo únicamente dos extracciones de madera de bajo impacto (16 árboles en 1997 y 8 árboles en 2006). También fue usada como área de colecta de mariposas hace algunos años. El área donde se colocaron los experimentos estuvo situada cerca del perímetro que colinda con los pastizales (aproximadamente a 100 m) con vegetación sucesional tardía, ocasionalmente el ganado de los pastizales penetra al bosque del Acahual. A pesar de que hace 18 años ocurrió un incendio en cierta parte, el muestreo y colocación de experimentos fue realizada en áreas alejadas a esta zona (R. Lombera com. pers). En resumen, este sitio presenta disturbio debido a extracción forestal de bajo impacto, la extracción de mariposas y un incendio (Fig. 2).

V. *Cacaotal*. En este sitio ha ocurrido un cambio en el uso del suelo, ya que contiene una plantación de cacao de sombra de los habitantes del ejido Playón de La Gloria. El área total plantada con cacao es de aproximadamente 130 ha que representa el 32.5 % del área del ejido Playón de la Gloria, está conectada con el área de 40,000 ha de bosque y vegetación secundaria que se mencionó arriba para el Acahual. El presente estudio se llevó a cabo en la parte correspondiente a la plantación de cacao. La plantación colinda con pastizales, sin embargo no se encontró presencia de ganado dentro de la plantación. Las plantaciones de cacao de sombra en general, y este sitio en particular, mantienen muchos elementos importantes del dosel del bosque original (Muñoz *et al.* 2005), esta plantación no tiene un uso intensivo desde hace dos años por disminución del precio del cacao (Fig. 2).



Figura 1. Mapa de ubicación de la Reserva de Biosfera Montes Azules (polígono verde) en el estado de Chiapas, México.

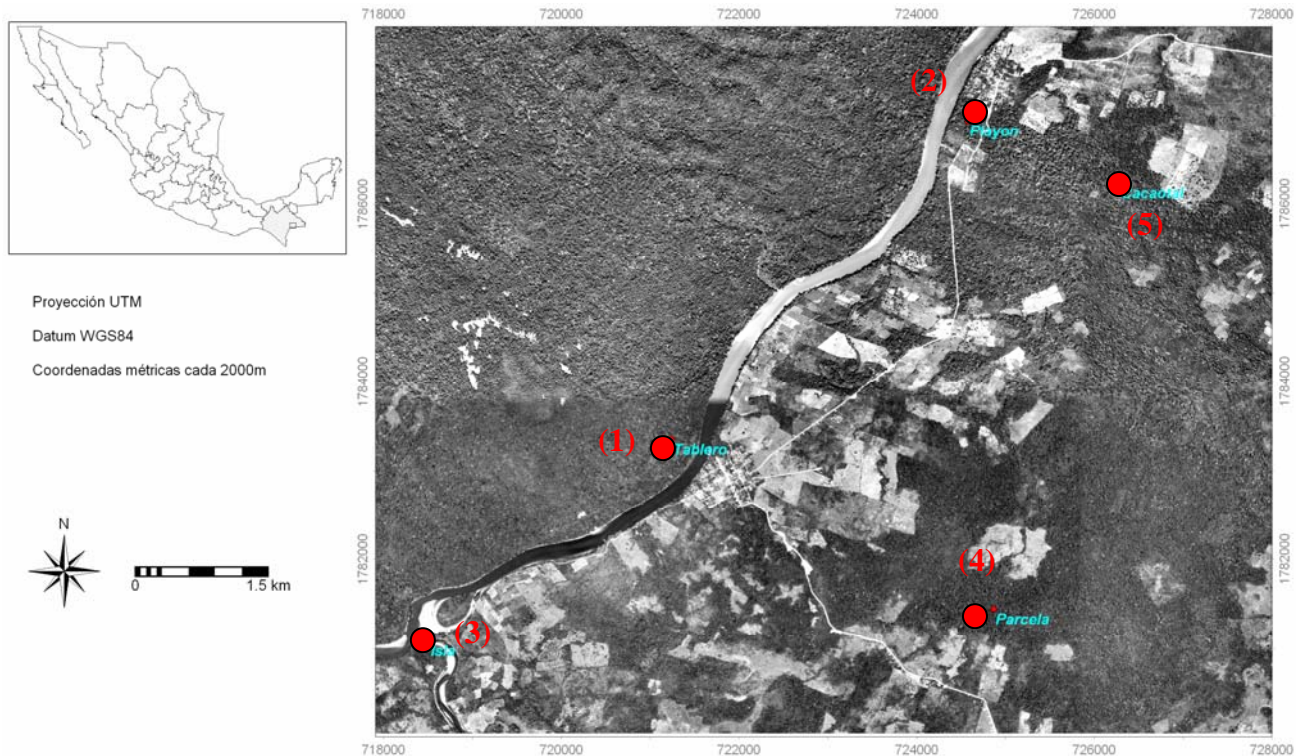


Figura 2. Mapa de ubicación de los cinco sitios de estudio, (1) Bosque (Tablero), (2) Fragmento Grande (Playón), (3) Fragmento Pequeño (Isla), (4) Acahual (Parcela) y (5) Cacaotal (INEGI Marzo 2002).

4.2. Caracterización de los sitios de estudio

Para describir cada uno de los cinco sitios se midieron las siguientes variables:

- Área, medida a partir de ortofotos con escala 1:75000 (INEGI, Marzo 2002) utilizando el programa ILWIS 3.3 en el Laboratorio de Sistema de Información Geográfica del Centro de Estudios en Ecosistemas- UNAM, Morelia.
- Grado de aislamiento (total o parcial), observado en campo y corroborado con las fotos.
- Tipo(s) de vegetación circundante, mediante observaciones en el campo.
- Altura del dosel, medida con un clinómetro.
- Cobertura del dosel, medida con un densiómetro.
- Cantidad de luz que atraviesa el dosel, medida en unidades Foot Candle con un medidor digital de luz modelo 401025 EXTECH.

- Compactación del suelo, se midió utilizando una varilla de acero de 6.5 mm de grosor y 1.4 m de longitud, la cual se dejó caer dentro de un tubo PVC apoyado en el suelo, luego se midió la profundidad de enterramiento de la varilla.
- Historia de uso, mediante entrevistas con los pobladores locales.

Las medidas de dosel, luz y suelo se tomaron en 20 puntos con una distancia mínima de 20 m entre sí, a lo largo de un transecto en cada sitio. Los datos de densidades de monos aulladores para cada sitio fueron calculados en base a observaciones *ad libitum* de grupos de monos y divididos por el área de cada sitio, por lo que para los Fragmentos se tiene una estimación más exacta que para el Acahual y el Cacaotal; y para la REBIMA se utilizaron datos obtenidos de Estrada *et al.* (2004b).

4.3. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos

Para identificar y cuantificar a los escarabajos coprófagos que pudieran estar actuando como dispersores secundarios de semillas defecadas por los monos en cada sitio se usaron trampas de caída. Las trampas de caída consistieron en recipientes plásticos de 1 L (16 cm de altura x 10 cm de diámetro) que fueron enterrados a ras del suelo y se llenaron con agua jabonosa a $\frac{3}{4}$ de su capacidad. Se colocó un pequeño techo plástico sobre el recipiente para protección contra la lluvia, y de dicho techo se colgó una bolsita de tul que contenía la carnada. En cada uno de los cinco sitios de estudio se estableció un transecto con trampas de caída. Cada transecto consistió de 10 trampas con una distancia de 20 m entre trampas. Cada trampa fue cebada con 20 g de heces frescas de mono aullador. Las heces usadas para los muestreos de escarabajos así como para realizar los experimentos descritos más abajo, se colectaron de los grupos de monos cuyos hábitos de movimiento y horario de defecación eran conocidos en los sitios de estudio. Se utilizaron las heces de un total

de cuatro grupos de monos. Las heces colectadas eran utilizadas el mismo día o eran refrigeradas por un máximo de dos días.

En cada sitio se capturaron escarabajos en tres oportunidades: dos veces en época de lluvias (junio-julio 2005 y 2006) y una vez en época seca (enero 2006). Las 10 trampas de cada transecto se abrían por la tarde (entre las 16:00 y las 17:00 horas) y los escarabajos capturados se recogían 24 horas después. En cada una de las tres capturas, los muestreos de los cinco sitios se realizaron en un período aproximado de tres semanas, para minimizar diferencias entre sitios debidas a posibles efectos temporales. En cada sitio en total se realizó un esfuerzo de muestreo de 30 trampas /día.

Los escarabajos colectados en cada trampa fueron colocados en frascos con alcohol para su posterior conteo, identificación, medición (longitud total) y pesado. Los escarabajos fueron separados por morfoespecie utilizando la clave dicotómica de Cano 1999 y posteriormente fueron identificados de manera definitiva por Fernando Vaz de Mello en el Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz. La colección de referencia está depositada en el Laboratorio de Ecología de Dispersión de Semillas (responsable Ellen Andresen, andresen@oikos.unam.mx) del Centro de Investigaciones en Ecosistemas - UNAM, Morelia, Michoacán.

4.4. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos

Para determinar el papel que juegan los ensambles de escarabajos coprófagos presentes en cada uno de los sitios de estudio, como dispersores secundarios de semillas defecadas por monos, se llevaron a cabo dos experimentos de campo, uno con cuentas plásticas (Experimento I), y uno con semillas de *Castilla elastica* (Experimento II).

4.4.1. Experimento I: Dispersión de semillas artificiales

Debido a que se conoce que existe una correlación negativa entre el tamaño de las semillas en las defecaciones, y el porcentaje de semillas que son enterradas por escarabajos coprófagos (Andresen y Feer 2005), este experimento se diseñó para cuantificar la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos de semillas de dos diferentes tamaños: 0.5 y 1 cm de largo (Fig. 3a). Se utilizaron cuentas de madera ovaladas como simuladores de semillas. Los escarabajos tienen el mismo comportamiento con respecto a semillas artificiales (cuentas) que el que tienen con respecto a las semillas verdaderas, y el uso de cuentas previene la remoción por roedores (Andresen 2002b). De esta manera se puede cuantificar claramente el efecto de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos.

En cada sitio se colocó un par de transectos paralelos separados por 4 m de largo y colocándose 50 cuentas en cada uno. A lo largo de los transectos se colocaron intercaladas cuentas grandes y pequeñas, una cada 10 m. Cada cuenta estuvo rodeada por 5 g de heces frescas, y fue marcada atándole un hilo de nylon de 30 cm de longitud, el cual tenía el otro extremo suelto (Fig. 3b). Se marcó con un palillo la posición inicial de cada cuenta. Después de dos días (48 horas) se registró para cada cuenta si ésta había sido enterrada o no. También se midieron las distancias verticales y/u horizontales de movimiento de las cuentas. Las mediciones se realizaron con reglas metálicas, utilizando para la distancia horizontal, como punto cero, el palillo con el que se marcó la posición inicial de la cuenta. Para la distancia vertical se cavó cuidadosamente, hasta encontrar la cuenta con ayuda del hilo, y se midió la distancia perpendicular entre la superficie del suelo y la semilla. Para estimar la tasa de remoción de heces se registró la presencia de heces sobre la superficie del suelo, en cada uno de los 50 puntos de cada transecto.

4.4.2. Experimento II: Dispersión de semillas de *Castilla elastica* (Moraceae)

El objetivo original de este experimento era determinar el papel que juegan los escarabajos coprófagos en el destino post-dispersión de semillas defecadas, es decir,

cómo afectan la supervivencia de las semillas y el establecimiento de plántulas. Para ello se utilizaron semillas de *Castilla elastica* (8 – 10 mm de longitud) que fueron colocadas en dos tratamientos: (1) exclusión de roedores, donde sólo los escarabajos deberían mover y enterrar semillas, sin la pérdida de semillas experimentales y (2) sin exclusión de roedores, para documentar la interacción real entre los roedores depredadores y los escarabajos dispersores.

En cada uno de los cinco sitios se establecieron en el suelo del bosque dos parcelas circulares de 3 m de radio, separadas por 20 m entre sí. En el centro de las parcelas se colocaron 10 montículos individuales de 10 g de heces frescas de monos aulladores, y cada porción de heces tuvo dentro una semilla de *Castilla elastica*, marcada con un hilo de nylon pegado con pegamento tipo epoxy. Las semillas se revisaron diariamente durante tres días. Posteriormente se monitoreó a las semillas una vez por semana hasta que se establecieron como plántulas. Se hicieron cinco repeticiones de este experimento en cuatro de los sitios, y cuatro repeticiones en un sitio (Fragmento Grande), para un total de 960 semillas. Este experimento no tuvo éxito debido a que el pegamento usado no resistió la alta humedad del suelo durante la época lluviosa (junio-septiembre 2005) y muchas semillas se despegaron del hilo que las identificaba, haciendo imposible encontrarlas y determinar su destino.

Debido a esto, únicamente se utilizaron las medidas de distancia horizontal de movimiento y profundidad de enterramiento de las semillas encontradas para complementar la información obtenida con las cuentas de madera del Experimento I. En general, el área efectiva de muestreo para los sitios fue aproximadamente de 2 ha.



Figura 3. Detalles del experimento de dispersión de cuentas de madera: (a) cuentas grandes de madera, (b) colocación de cuenta en bola de heces de 5 g, (c) cuenta con heces colocada en el suelo del bosque, (d) escarabajo coprófago procesando porción de heces.

4.5. ANÁLISIS DE DATOS

4.5.1. Caracterización de los sitios de estudio

Para determinar las diferencias entre sitios respecto a las variables ambientales: cobertura de dosel, altura de dosel, cantidad de luz y compactación del suelo, se realizaron análisis de varianza de una vía para cada variable y pruebas múltiples de Tukey para las comparaciones posteriores. Para explorar posibles relaciones entre las variables ambientales se llevaron a cabo análisis de correlación de Spearman para cada uno de los pares de variables.

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa SYSTAT 11, y se transformaron los datos según el tipo de distribución que presentaron (Krebs 1999, Zar 1999).

4.5.2. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos

Se determinó la riqueza observada de especies y la abundancia de individuos capturados para cada sitio. Para determinar diferencias en el número de individuos capturados en cada sitio, se realizó un Análisis de Varianza de Bloques, tomando cada

uno de los tres muestreos como un bloque. Se comparó la riqueza entre sitios construyendo curvas de rarefacción con límites de confianza del 95% utilizando el programa EcoSim versión 7 (Gotelli y Entsminger 2004). Se estimó la riqueza esperada en cada uno de los sitios con los estimadores no paramétricos ACE (Abundance Coverage Estimator) e ICE (Incidence Coverage Estimator) utilizando el programa EstimateS 7.5 (Colwell 2005). Se determinaron las especies únicas en cada uno de los sitios y aquellas que sólo se encontraron en los sitios perturbados. Se catalogó a una especie como rara cuando su abundancia fue < 10 individuos en el total de individuos capturados.

Para cuantificar y comparar la diversidad y equidad entre sitios se calcularon, respectivamente, el índice de Diversidad de Simpson ($1-D$, siendo $D = \sum pi^2$, donde pi es la proporción de especies i en la comunidad) y el índice de Equidad de Simpson ($1/D$), y sus límites de confianza al 95% utilizando el programa EstimateS 7.5 (Colwell 2005). La diversidad beta se calculó usando el índice de Chao-Sorensen basado en abundancia (Chao et al. 2005) y el índice de Similitud de Jaccard basado en presencia-ausencia, utilizando el programa EstimateS 7.5 (Colwell 2005). Se utilizó una U de Mann-Withney para determinar diferencias de los índices de similitud entre sitios perturbados y el Bosque. Para determinar los patrones en la composición y dominancia de especies en la comunidad de escarabajos coprófagos se utilizaron curvas de rango-abundancia para cada sitio (Feisinger 2001). Para cuantificar el grado de dominancia de las especies dominantes se realizó una prueba de G de independencia en una tabla de contingencia de 2×2 , con el factor Sitios (Bosque vs. Sitios perturbados) y el factor Especies (Dominantes vs. Otras).

De acuerdo al comportamiento de procesamiento de heces se agrupó a los escarabajos en dos grupos: (1) movedores de semillas, que incluye a los escarabajos rodadores y cavadores y (2) no movedores de semillas, que incluye a los escarabajos del género *Eurysternus* los cuales presentan un comportamiento de cavadores superficiales y por lo tanto no mueven semillas del tamaño usado en los experimentos.

Se utilizó una prueba de G de independencia para determinar diferencias en la frecuencia de escarabajos movedores y no movedores de semillas entre sitios. Las comparaciones múltiples se hicieron con pruebas de G adicionales comparando el Bosque con cada sitio, usando el método secuencial de Dunn-Sidak para corregir el nivel de significancia (Sokal y Rohlf 1995). No se incluyó a *Bdelyopsis bowditchi* en los análisis debido a que se desconoce su comportamiento.

Utilizando a cada especie como unidad muestral, se obtuvo la longitud promedio de las especies en cada sitio y se llevó a cabo un análisis de varianza de una vía. También se realizó un análisis más fino, en el cual se tomó en cuenta la abundancia de cada especie para calcular la longitud promedio de los escarabajos en cada sitio (a diferencia de la longitud promedio de las especies calculada anteriormente), y se tomó en cuenta a todas las especies. La longitud promedio de escarabajos por sitio por período de trampeo se obtuvo de la siguiente manera: $[(\sum \text{longitud sp } x * \text{abundancia sp. } x) / \text{abundancia total}]$ y se utilizó un análisis de varianza de una vía para determinar diferencias entre sitios. Se calculó la biomasa promedio de las especies por sitio, utilizando cada especie como unidad muestral, y se realizó un análisis de varianza de una vía para el análisis. Para determinar las diferencias en la biomasa promedio de los escarabajos por sitio, se obtuvo el promedio de la biomasa por escarabajo: $[(\sum (\text{biomasa sp } x * \text{abundancia sp. } x)) / \text{biomasa total}]$ y se realizó un análisis de varianza de una vía. Para estos análisis se utilizaron especies con ≥ 10 individuos, excluyendo así a las especies raras.

Se agrupó a los escarabajos en grandes (≥ 15 mm) y pequeños (< 15 mm), para detectar si existían diferencias en la proporción de especies y la proporción de individuos ≥ 15 mm y < 15 mm de longitud entre los sitios, se utilizaron pruebas de G de independencia para los análisis. Las comparaciones múltiples se hicieron con pruebas de G adicionales comparando el Bosque con cada sitio, usando el método secuencial de Dunn-Sidak para corregir el nivel de significancia.

4.5.3. Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos

Para determinar si existen diferencias en la dispersión de semillas por los escarabajos coprófagos (proporción de semillas enterradas y proporción de semillas movidas horizontalmente) entre los sitios (factor principal) y si existe un efecto del tamaño de semilla (factor anidado dentro de sitios) sobre estas variables, se utilizaron análisis de varianza anidados.

Las variables de respuesta que se analizaron fueron: (1) proporción de semillas enterradas, incluyendo aquellas que además de enterradas fueron movidas horizontalmente, (2) proporción de semillas movidas horizontalmente, incluye también aquellas que además de movidas fueron enterradas, y (3) proporción de semillas no dispersadas (aquellas que no fueron ni enterradas ni movidas horizontalmente).

Para las variables distancia de movimiento horizontal y profundidad de enterramiento se realizaron primero análisis de varianza de una vía para determinar si existían diferencias entre los tres tipos de semillas usadas (artificiales grandes, artificiales pequeñas y semillas de *C. elastica*). Al resultar estas pruebas no significativas se juntaron los datos de los tres tipos de semillas, y mediante análisis de varianza de una vía se examinó si estas dos variables mostraron diferencias entre sitios.

4.5.4. Remoción de heces

La tasa de remoción se calculó como el número de semillas sin heces presentes después de 48 horas. Para determinar si la tasa de remoción de heces es distinta entre los sitios se utilizó una prueba de G de independencia. Las comparaciones múltiples se hicieron con pruebas de G adicionales comparando el Bosque (testigo) con cada sitio, usando el método secuencial de Dunn-Sidak para corregir el nivel de significancia.

5. RESULTADOS

5.1. Caracterización de los sitios de estudio

Como era de esperarse, los cinco sitios presentaron diferentes combinaciones de características (Tabla 1, Fig. 4). No se detectaron diferencias significativas en la altura de dosel ($F_{4,34} = 1.843$, $p = 0.144$), ni en la compactación del suelo ($F_{4,95} = 2.148$, $p = 0.081$; Tabla 1) entre sitios. Pero sí se encontraron diferencias significativas entre sitios para la cobertura del dosel ($F_{4,81} = 7.151$, $p < 0.001$) y para la cantidad de luz que atraviesa el dosel ($F_{4,89} = 2.752$, $p = 0.033$). Con respecto a la cobertura del dosel, el Cacaotal fue el único sitio que difirió del resto, presentando el mayor porcentaje de cobertura de dosel (Tabla 1). Con respecto a la luz que atraviesa el dosel, en el Fragmento Grande penetra una mayor cantidad de luz a través del dosel que en el Bosque, el resto de sitios no presentaron diferencia con respecto al Bosque ni al Fragmento Grande (Tabla 1). Se encontró una relación negativa significativa entre la altura del dosel y la cantidad de luz que llega al nivel del sotobosque ($r = -0.90$, $p < 0.05$), es decir que a medida que la altura de dosel disminuye la cantidad de luz que lo atraviesa aumenta (Tabla 2).

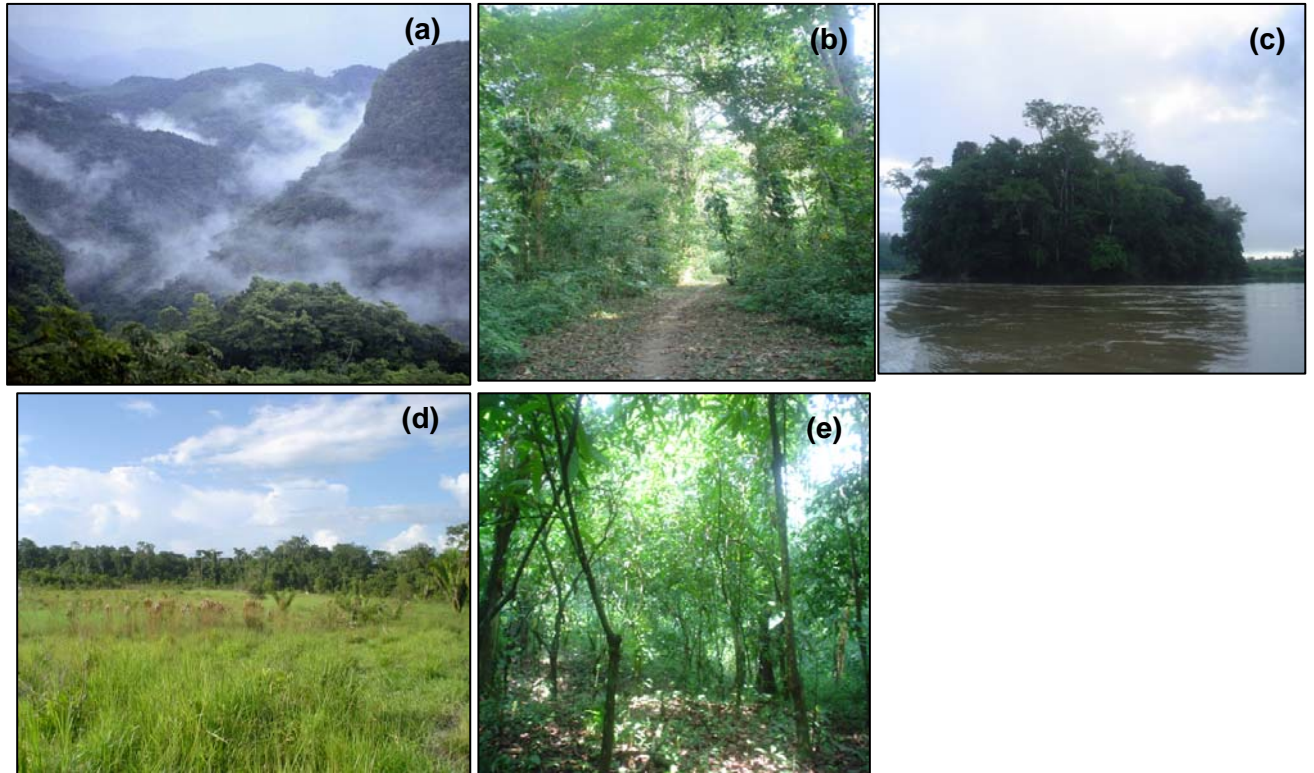


Figura 4. Sitios de estudio: (a) REBIMA, (b) Fragmento Grande (c) Fragmento Pequeño (d) Acahual visto desde la matriz de pastizales y (e) Cacaotal.

Tabla 1. Características de los cinco sitios de estudio, presentando el promedio \pm 1 desviación estándar. Las letras (a) y (b) indican igualdad o diferencia significativa entre sitios, según las comparaciones a posteriori con nivel de significancia corregidos.

Sitio	Altura dosel (m)	Cobertura dosel (%)	Cantidad de Luz (FC) ¹	Compactación del suelo (cm) ²
Bosque	29 \pm 12.50 (a)	87 \pm 3.10 (a)	5.60 \pm 7.20 (a)	3.18 \pm 0.87 (a)
Fragmento Grande	17 \pm 6.0 (a)	86 \pm 3.20 (a)	27 \pm 33.40 (b)	4.20 \pm 1.60 (a)
Fragmento Pequeño	21 \pm 6.80 (a)	85 \pm 6.50 (a)	13.40 \pm 22 (a/b)	3.50 \pm 1.10 (a)
Acahual	20 \pm 9.20 (a)	86 \pm 4.90 (a)	13.31 \pm 16.40 (a/b)	4.20 \pm 1.50 (a)
Cacaotal	26 \pm 12.70 (a)	92% \pm 2.70 (b)	6.80 \pm 8.60 (a/b)	3.80 \pm 1.40 (a)

¹ FC: Foot Candle es una unidad que mide la intensidad de iluminación en una superficie de 1 pie² con un flujo de luz uniforme.

² Se midió la profundidad de enterramiento de una vara de acero como medida indirecta de la compactación del suelo (a menor profundidad, mayor compactación del suelo).

Tabla 2. Resultado de las correlaciones de Spearman entre las variables ambientales. Los números en negrita representan las correlaciones significativas ($p < 0.05$).

Variables	Cobertura de dosel	Altura de dosel	Luz	Dureza del suelo
Cobertura de dose	1			
Altura de dosel	0.564	1		
Luz	-0.718	-0.9	1	
Dureza del suelo	-0.158	-0.872	0.616	1

5.2. Estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos

5.2.1. Riqueza y abundancia

Se obtuvo una riqueza total de 35 especies de escarabajos coprófagos, y una abundancia total de 3380 individuos. En el Bosque se colectaron 26 especies, seguido del Fragmento Grande con 23 especies, Cacaotal con 20 especies, Fragmento Pequeño con 17 especies y por último el Acahual con 15 especies (Tabla 3). La abundancia varió desde <150 individuos en el Acahual, hasta >1000 individuos en el Bosque (Tabla 3).

Las curvas de rarefacción muestran que no se llegó a la asíntota total para ninguno de los sitios, y se observan pendientes aun muy elevadas en el caso de Fragmento Grande y el Acahual. La pendiente de la curva, al final del muestreo, es considerablemente menor para Fragmento Pequeño, y menor aun en el Cacaotal y el Bosque (Fig. 5). Al comparar las curvas de rarefacción con base en el número mínimo de individuos colectados en un sitio (130), se observó que en todos los sitios los intervalos de confianza al 95% se traslapan, denotando que no hay diferencias significativas en riqueza observada de especies entre los sitios, para este nivel de captura (Fig. 5). Sin embargo, si se elimina el sitio del Acahual por presentar una abundancia inusualmente baja, y se realiza una rarefacción para comparar la riqueza en base al número de individuos colectados en el Fragmento Grande (431) se observan diferencias en riqueza entre los sitios. En esta comparación, el Fragmento Grande tiene una riqueza similar al Bosque, la cual es mayor a la riqueza que presentan el Fragmento Pequeño y el Cacaotal, los cuales a su vez tienen una riqueza similar entre sí (Fig. 5).

Se encontraron diferencias en la riqueza esperada estimada con ICE, indicadas por los intervalos de confianza. En este caso el Fragmento Pequeño tuvo una riqueza menor que el Bosque, y el Cacaotal tuvo una riqueza similar a la del Bosque, pero mayor a la del Acahual. En el caso de los valores de ACE, sólo hay coincidencia con lo encontrado con ICE en que el Fragmento Pequeño tiene una riqueza menor que el Bosque y que el Fragmento Grande (Fig. 6). Según ACE la riqueza estimada es mayor

en el Bosque al compararla con todos los otros sitios, seguida del Cacaotal y el Fragmento Grande con riquezas similares y finalmente el Acahual (Fig. 6).

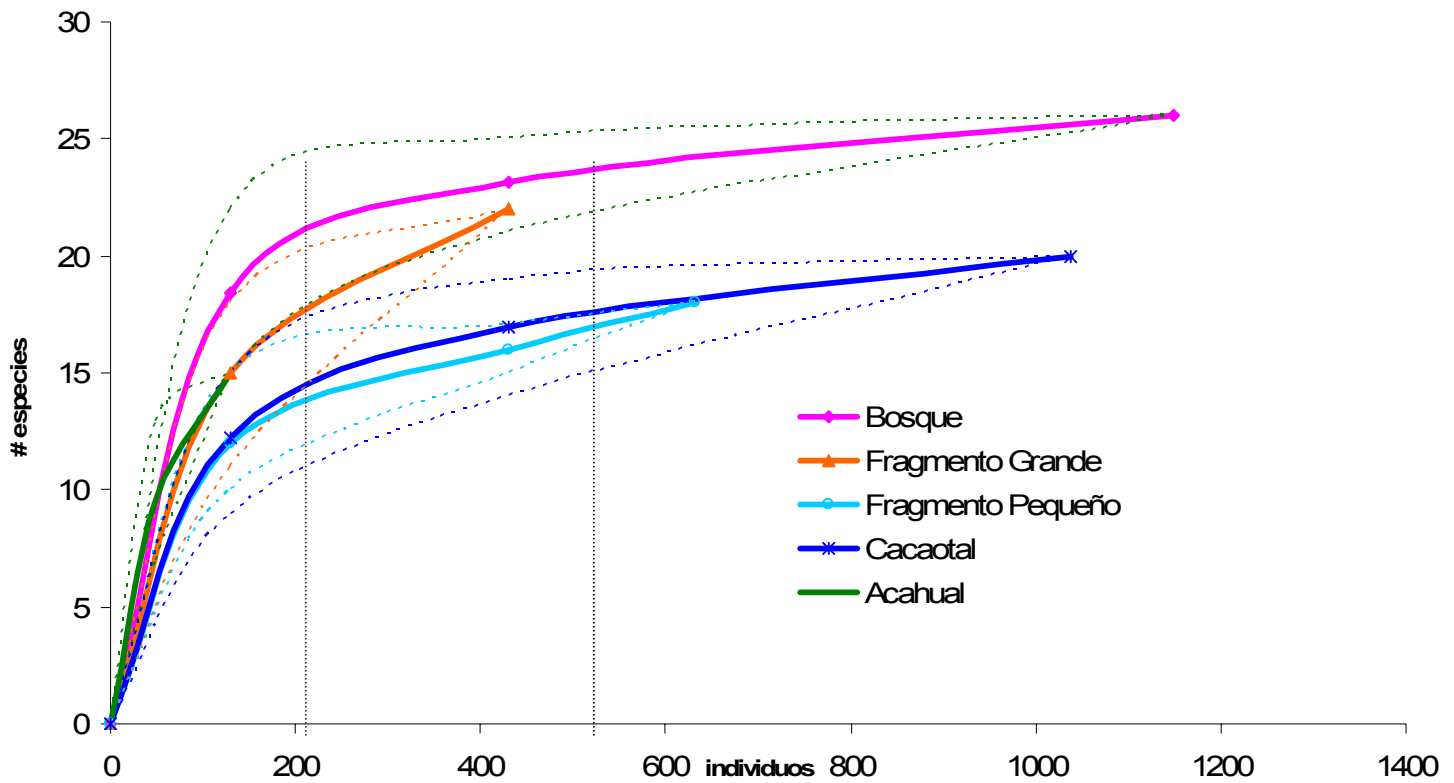


Figura 5. Curvas de rarefacción de especies para todos los sitio. La línea vertical en el valor 130 del eje X indica el nivel de la primera comparación (incluyendo todos los sitios), y la línea vertical en 431 del eje X indica el nivel de la segunda comparación (excluyendo el Acahual) del análisis de rarefacción (ver detalles en el texto).

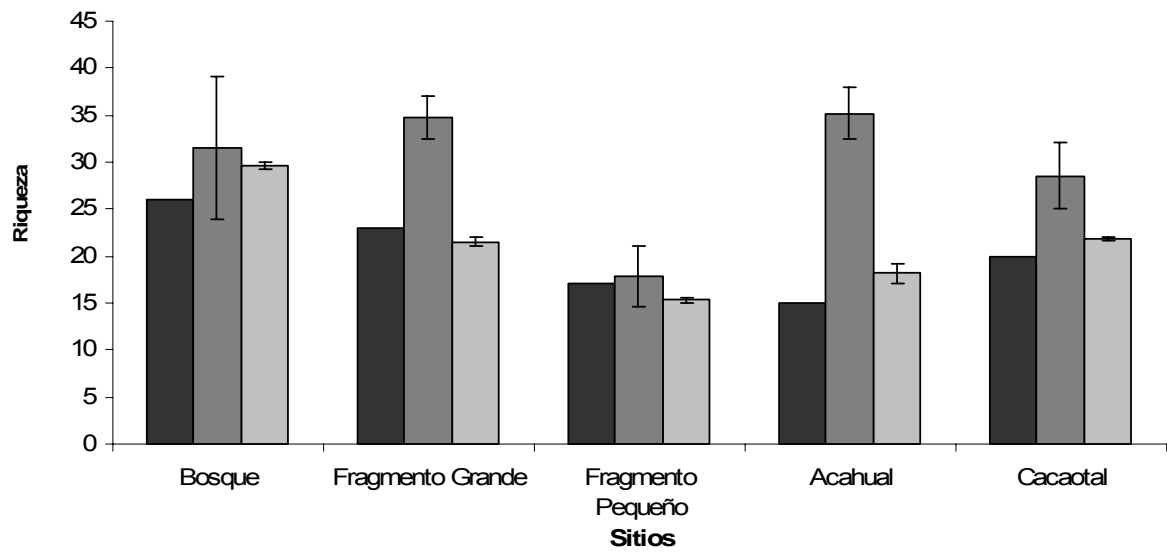


Figura 6. Riqueza observada (R_{obs} , barras color negro) y esperada según los estimadores no paramétricos ICE (barras color gris oscuro) y ACE (barras color gris claro), con sus respectivos intervalos de confianza al 95%.

Tabla 3. Listado de especies, indicando el comportamiento de procesamiento de heces (CPH), la longitud promedio, el número de individuos capturados en cada sitio y su abundancia total incluyendo todos los sitios.

ESPECIE	CPH	LONGITUD (mm)	Bosque	Fragmento grande	Fragmento pequeño	Acahual	Cacaotal	Abundancia total
<i>Copris laeviceps</i> (Harold)	C	10.8	329	189	360	49	287	1214
<i>Eurysternus aff. caribaeus</i> (Herbst)	CS*	14.73	228	124	50	49	359	810
<i>Eurysternus mexicanus</i>	CS*	11.32	6	34	6	3	181	230
<i>Canthon femoralis</i>	R	7.7	109	5	52	2	35	203
<i>Onthophagus aff. batesi</i> (Howden y Cartwright)	C	8.24	93	1	46	1	14	155
<i>Onthophagus maya</i> (Zunino)	C	8.37	84	3	18	10	7	122
<i>Onthophagus crinitus</i> (Harold)	C	8.55	35	3	43	0	4	85
<i>Bdelyroopsis bowditchi</i> (Paulian)	D	5.59	0	21	0	0	64	85
<i>Onthophagus sp. 2</i>	C	7.87	72	1	0	2	0	75
<i>Ateuchus sp.2</i>	C	6.65	12	5	19	0	14	50
<i>Ateuchus sp.1</i>	C	6.78	13	6	9	0	17	45
<i>Dichotomius amplicolis</i>	C	18.89	21	9	6	2	1	39
<i>Onthophagus aff. acuminatus</i> (Harold)	C	6.94	18	3	1	2	9	33
<i>Onthophagus yucatanus</i>	C	5.43	13	10	7	1	1	32
<i>Canthidium aff. centrale</i> (Boucomont)	C	8.17	22	1	5	0	0	28
<i>Eurysternus angustulus</i> (Harold)	CS*	9.06	1	0	0	0	26	27
<i>Scatimus ovatus</i> (Harold)	C	5.65	24	0	0	2	0	26
<i>Megathoposoma candezei</i> (Harold)	R	21.1	17	0	0	0	2	19
<i>Deltochilum gibosum sublaeve</i> (Fabricius)	R	23.42	9	0	0	1	5	15
<i>Phanaeus endymion</i> (Harold)	C	15.37	6	4	2	1	1	14
<i>Deltochillum pseudoparile</i> (Paulian)	R	11.13	12	0	0	0	0	12
<i>Onthophagus aff. belorhinus</i> (D.M. Bates)	C	8.17**	9	0	0	0	0	9
<i>Eurysternus aff. foedus</i> (Guérin_Ménéville)	CS*	17.95**	0	3	0	4	0	7
<i>Onthophagus aff. corrosus</i>	C	4.1**	6	0	0	0	0	6
<i>Phanaeus sallaei</i>	C	8.9	2	1	1	0	2	6
<i>Canthon angustatus</i> (Harold)	R	8.03**	0	3	0	0	2	5

<i>Onthophagus sp.3</i>	C	6.23**	0	1	4	0	0	5
<i>Canthon euryscelis (Bates)</i>	R	5.60**	0	0	0	0	4	4
<i>Deltochilum scabriusculum scabriusculum (Bates)</i>	R	23.1	4	0	0	0	0	4
<i>Canthon morsei (Howden)</i>	R	7.10	1	0	1	1	0	3
<i>Onthophagus aff. sharpi (Harold)</i>	C	7.22**	0	0	3	0	0	3
<i>Uroxys sp.</i>	C	6.20**	1	2	0	0	0	3
<i>Canthon sp. 1</i>	R	5.60**	0	0	0	0	2	2
<i>Coprophanaeus telamon corythus (Erichson)</i>	C	23.00**	1	1	0	0	0	2
<i>Canthon subhyalinus (Harold)</i>	R	4.90**	0	1	0	0	0	1
Total de individuos			1149	431	633	130	1037	3380
Total de Especies			26	22	17	15	20	35

* El género *Eurysternus* tiene un comportamiento de procesamiento de las heces distinto al resto de especies cavadoras o rodadoras y su comportamiento de anidación se describe como patrón VI según Halffter y Edmons (1982).

** Promedio de longitud obtenido con <10 individuos.

5.2.2 Composición de Especies

Se encontraron algunas especies únicas para cuatro de los cinco sitios (Tabla 3), y todas estas fueron especies poco abundantes (< 15 individuos): *Deltochilum scabrisuculum*, *D. pseudoparile*, *Onthophagus aff. corrosus* y *Onthophagus aff. belorhinus*, en el Bosque; *Phanaeus sallaei* y *Canthon subhyalinus* en el Fragmento Grande; *Onthophagus aff. sharpi* en el Fragmento Pequeño; y *Canthon* sp. 1 y *C. euryscelis* en el Cacaotal. Cuatro especies sólo fueron encontradas en dos de los cuatro sitios perturbados: *Eurysternus aff. foedus* (en Acahual y Fragmento Grande), *Onthophagus* sp. 3 (en Fragmento Grande y Fragmento Pequeño), *Canthon angustatus* y *Bdelyroptis bowditchi* (en Fragmento Grande y Cacaotal). De estas especies sólo *B. bowditchi* presentó una abundancia relativamente alta (Tabla 3). El 37.14 % (13 de 35 especies) se restringieron a uno o dos sitios. Ninguna especie estuvo presente en más de dos sitios perturbados y al mismo tiempo ausente del Bosque, y 10 especies estuvieron presentes en los 5 sitios.

5.2.3 Dominancia

En las curvas de rango-abundancia se observan diferencias en la equidad entre los sitios (Fig.7), lo cual coincide con los valores del índice de equidad de Simpson y sus intervalos de confianza (Fig. 8b). Los Fragmentos Grande y Pequeño tuvieron menor equidad que el Bosque, pero el Fragmento Grande tuvo mayor equidad que el Fragmento Pequeño, y se observa una comunidad intermedia en términos de equitatividad (Fig. 8b), pues aunque presentó una dominancia fuerte de dos especies (juntas representan el 73% de los individuos capturados en ese sitio), la pendiente de la curva se hace luego menos pronunciada (Fig. 7). El Fragmento Pequeño tiene la pendiente más pronunciada y es el único sitio que tiene solamente una especie dominante (57% de los individuos capturados en este sitio), además es el sitio con el valor más bajo del índice de equidad. Por otro lado, el Bosque y el Cacaotal muestran las pendientes más suavizadas y una distribución

más equitativa en la comunidad, teniendo dos y tres especies abundantes (representando juntas >49% de individuos capturados (Fig. 7). Según el índice de Simpson, el Bosque presenta una distribución significativamente más equitativa que el Cacaotal (Fig. 8b). El Acahual con dos especies dominantes (juntas representan el 75% de los individuos capturados en este sitio), tuvo una menor equidad que el Bosque y el Cacaotal.

En todos los sitios las especies más abundantes fueron *Copris laeviceps* y *Eurysternus caribaeus* representando el 75% de la abundancia total para el Acahual, el 73% para Fragmento Grande, 65% para Fragmento Pequeño, 62.3% para Cacaotal y 49% para Bosque (Fig. 7). Las dos especies dominantes, *E. caribaeus* y *C. laeviceps*, conjuntamente, se hacen más dominantes en los sitios perturbados con respecto al bosque ($G_1=92.6$, $p<0.001$), constituyendo >60% de la abundancia total en los sitios perturbados, mientras que en el Bosque constituyen <50% de la abundancia total (Fig. 9).

5.2.4 Diversidad

El Bosque es el sitio con la mayor diversidad, seguido del Cacaotal y por último el Acahual. Por otro lado, el Bosque tuvo mayor diversidad que los fragmentos, el Fragmento Grande mostró una diversidad intermedia, siendo el Fragmento Pequeño el sitio con la menor diversidad (Fig. 8a).

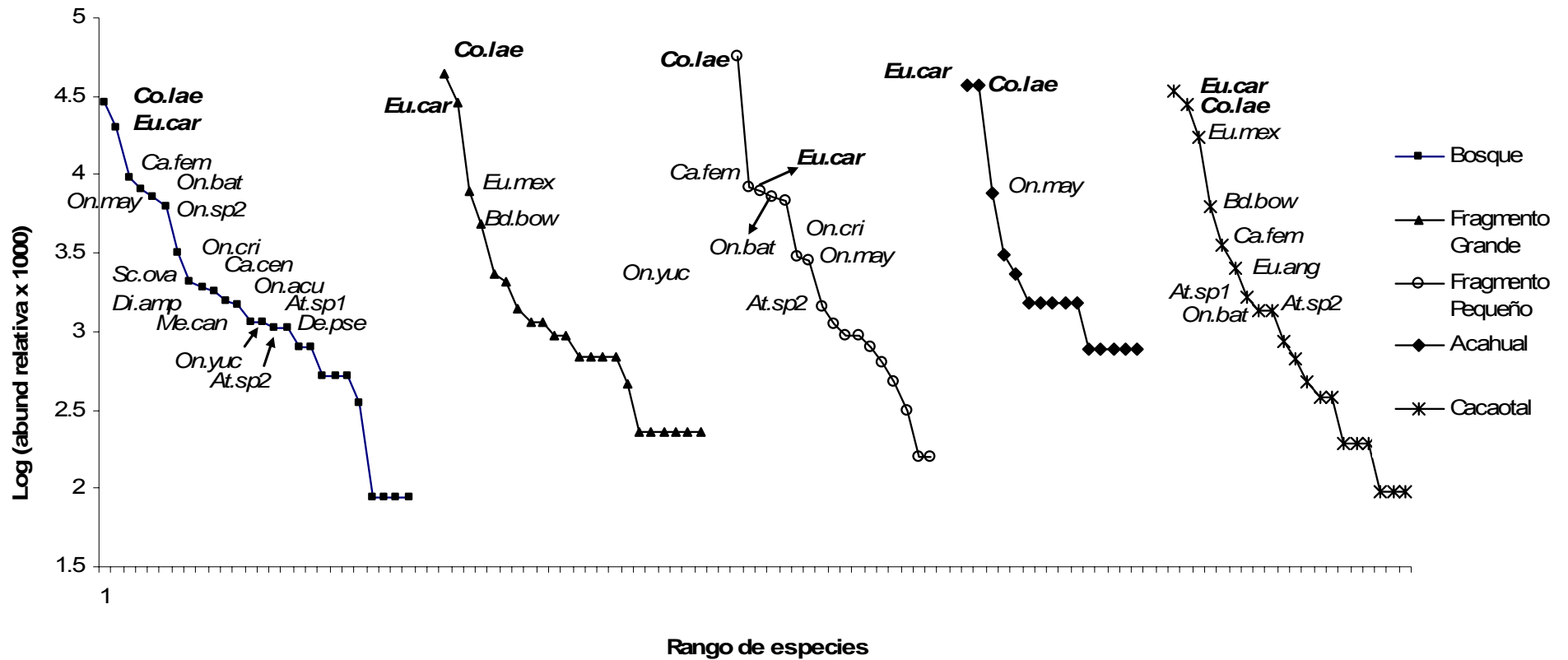


Figura 7. Curvas de rango-abundancia para cada uno de los sitios. Se muestra la identidad de las especies con abundancia ≥ 10 individuos. La identidad de las especies es: Co.lae: *Copris laeviceps*, Eu. Car: *Eurysternus caribaeus*, Ca.fem: *Canthon femoralis*, On.bat: *Onthophagus batesi*, On.may: *Onthophagus maya*, On.sp2: *Onthophagus sp.2*, On.cri: *Onthophagus crinitus*, Ca.cen: *Canthidium centrale*, Sc.ova: *Scatimus ovatus*, On.acu: *Onthophagus acuminatus*, At.sp1: *Ateuchus sp. 1*, Di.amp: *Dichotomius amplicollis*, Me.can: *Megatoposoma cadezei*, De.pse: *Deltotichium pseudoparile*, On.yuc: *Onthophagus yucatanus*, At.sp2: *Ateuchus sp.2*, Bd. Bow: *Bdelyopsis bowditchi* y Eu.mex: *Eurysternus mexicanus*. Por claridad, las curvas se presentan de manera adyacente continua sobre el eje X, en lugar de superpuestas.

5.2.5 Recambio de Especies

El mayor recambio de especies, según los dos índices utilizados, ocurre entre el Bosque y el Fragmento Pequeño (Tabla 4). El Fragmento Grande y el Bosque tienen un alto recambio también, y el recambio es mucho menor entre los fragmentos entre sí. Por otra parte, existe un mayor recambio entre el Bosque y el Cacaotal según Chao-Sorensen que entre el Bosque y el Acahual, pero según Jaccard el recambio es mayor entre el Bosque y el Acahual que entre el Bosque y el Cacaotal. Los sitios más similares entre sí son el Acahual y el Cacaotal según el índice de Chao-Sorensen (basado en abundancia). En general, se encontró mayor similitud entre los sitios perturbados (todos los valores ≥ 0.5), que entre éstos y el Bosque (todos los valores < 0.2 ; Tabla 4; $U = 0, p < 0.05$).

Tabla 4. Valores de dos índices de similitud: Chao-Sorensen/Jaccard, basados en abundancia e incidencia, respectivamente. Se resalta en negritas los valores más altos y más bajos.

	Acahual	Fragmento Pequeño	Fragmento Grande	Cacaotal
Bosque	0.150/0.107	0.029/0.053	0.105/0.158	0.068/0.182
Acahual		0.954/0.519	0.932/0.536	0.993/0.567
Fragmento pequeño			0.940/0.524	0.973/0.500
Fragmento grande				0.987/ 0.652

5.2.6. Grupos funcionales

De acuerdo al comportamiento de procesamiento de heces (Tabla 3) se agrupó a los escarabajos en dos categorías: (1) movedores de semillas, que incluye a los escarabajos rodadores y cavadores, y (2) no movedores de semillas, que incluye a los escarabajos *Eurysternus* que tienen el comportamiento de cavadores superficiales. Se detectaron diferencias significativas en la proporción de individuos de escarabajos movedores y no movedores de semillas entre sitios ($G_{4,1} = 567.55, p < 0.001$; Fig. 10). En las pruebas múltiples para comparar el Bosque con el resto de los sitios, se encontró que el Bosque tiene una mayor proporción de individuos de escarabajos movedores de semillas que tres

de los sitios perturbados (Acahual, $p < 0.05$; Fragmento Grande, $p < 0.01695$ y Cacaotal $p < 0.0127$). Sin embargo, el Fragmento Pequeño, tiene una mayor proporción de individuos de escarabajos movedores de semillas que el Bosque ($p < 0.0253$).

Utilizando cada especie como una unidad muestral, no se encontraron diferencias significativas en el largo promedio de las especies entre los sitios ($F_{4, 35} = 0.265$, $p = 0.898$), y tampoco se encontraron diferencias significativas en la biomasa promedio de las especies entre los sitios ($F_{4, 35} = 0.339$, $p = 0.850$)

Se realizaron también análisis tomando en cuenta la abundancia de cada especie para calcular la longitud y la biomasa promedio de los escarabajos (a nivel de individuos, no de especies) en cada sitio. El análisis de varianza de una vía no detectó diferencias significativas en la longitud de los escarabajos entre sitios ($F_{4, 34} = 0.112$, $p = 0.977$), ni en la biomasa promedio de los escarabajos entre los sitios ($F_{4, 34} = 0.108$, $p = 0.979$).

Sin embargo, sí se encontraron diferencias significativas entre sitios en la proporción de escarabajos (individuos) grandes (≥ 15 mm) y pequeños (< 15 mm) ($G_4 = 46.85$, $p < 0.0001$; Fig. 11a). En las pruebas múltiples para comparar el Bosque con los otros sitios se encontró que el Bosque tiene una mayor proporción de escarabajos grandes que el Cacaotal ($p < 0.0127$) y que el Fragmento Pequeño ($p < 0.01695$; Fig. 11a). No se encontraron diferencias significativas en la proporción de escarabajos grandes y pequeños entre el Bosque y el Acahual ($p = 0.59$), y el Bosque y el Fragmento Grande ($p = 0.45$). También se analizaron las proporciones de especies grandes y pequeñas, y no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($G_{4, 1} = 2.87$, $p > 0.05$; Fig. 11b).

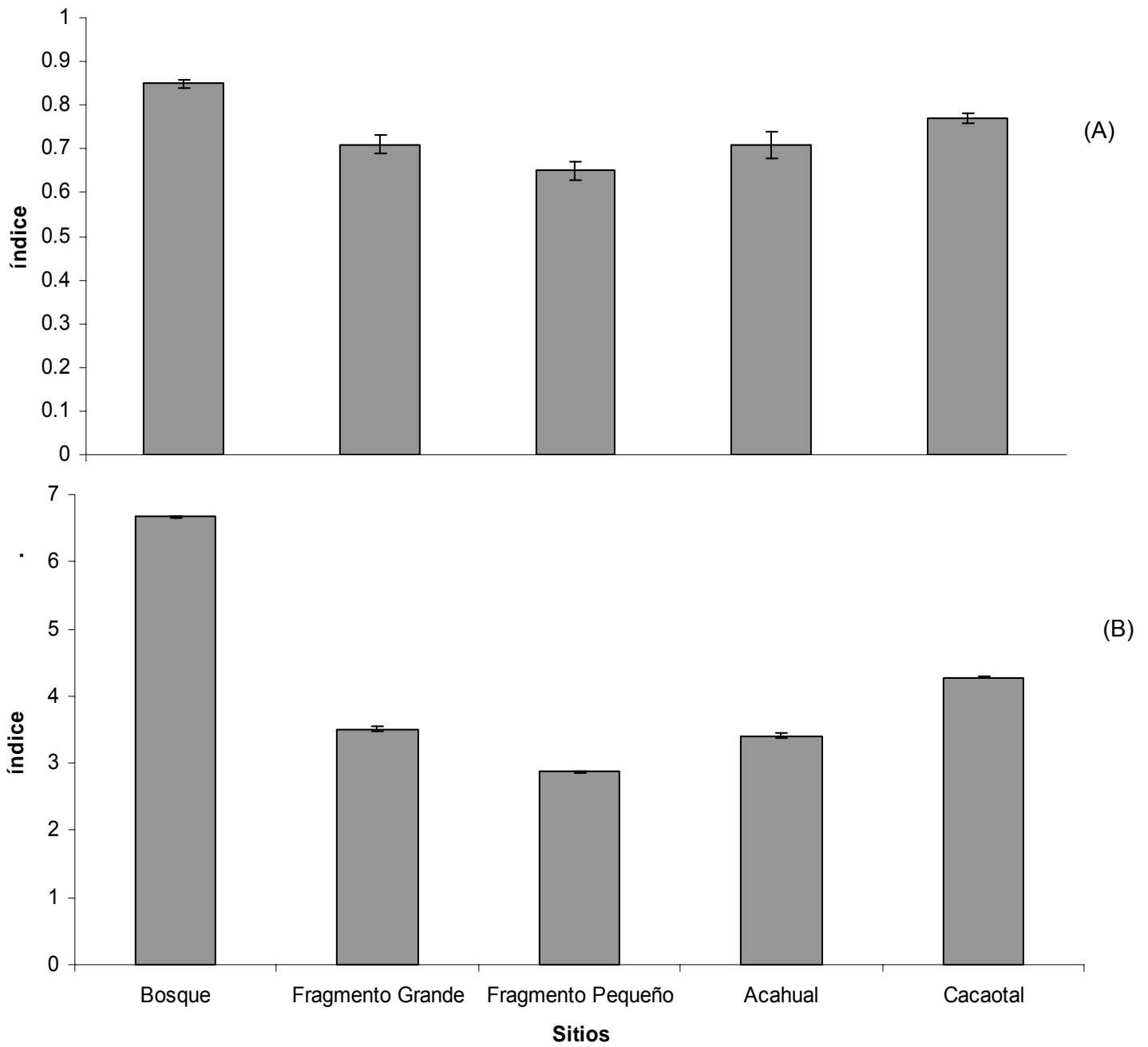


Figura 8. Valores para los índices de diversidad (A) y equidad (B) de Simpson para cada sitio, con sus intervalos de confianza al 95%.

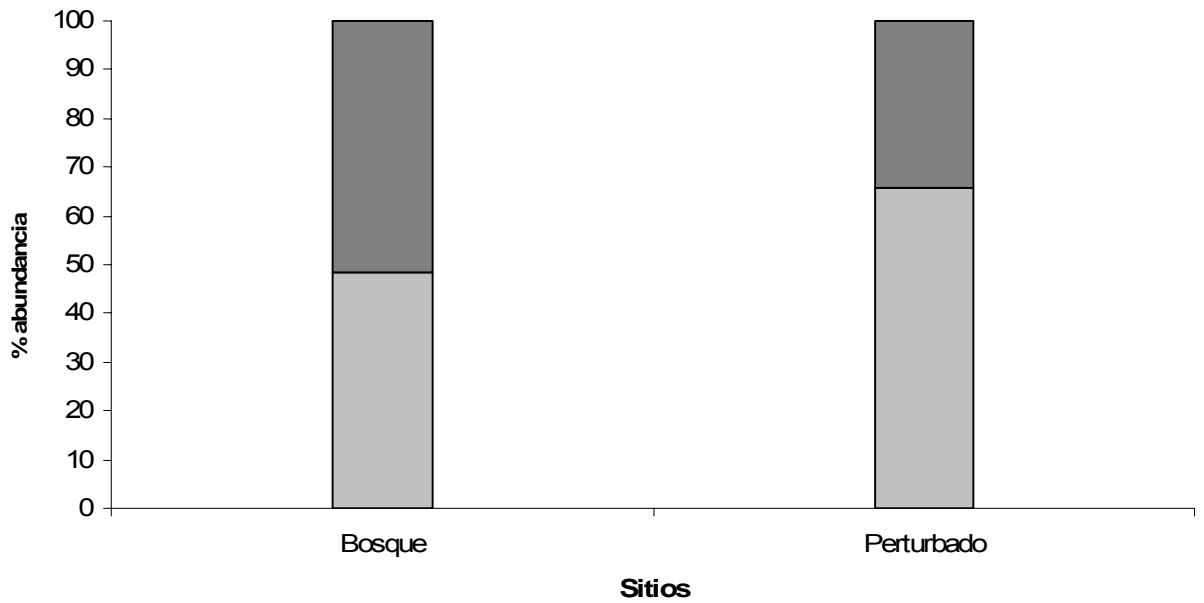


Figura 9. Proporción de la abundancia de las dos especies dominantes (*Coprís laeviceps* y *Eurysternus caribaeus*; porción gris claro) y el resto de especies (porción gris oscuro) en el Bosque y sitios perturbados.

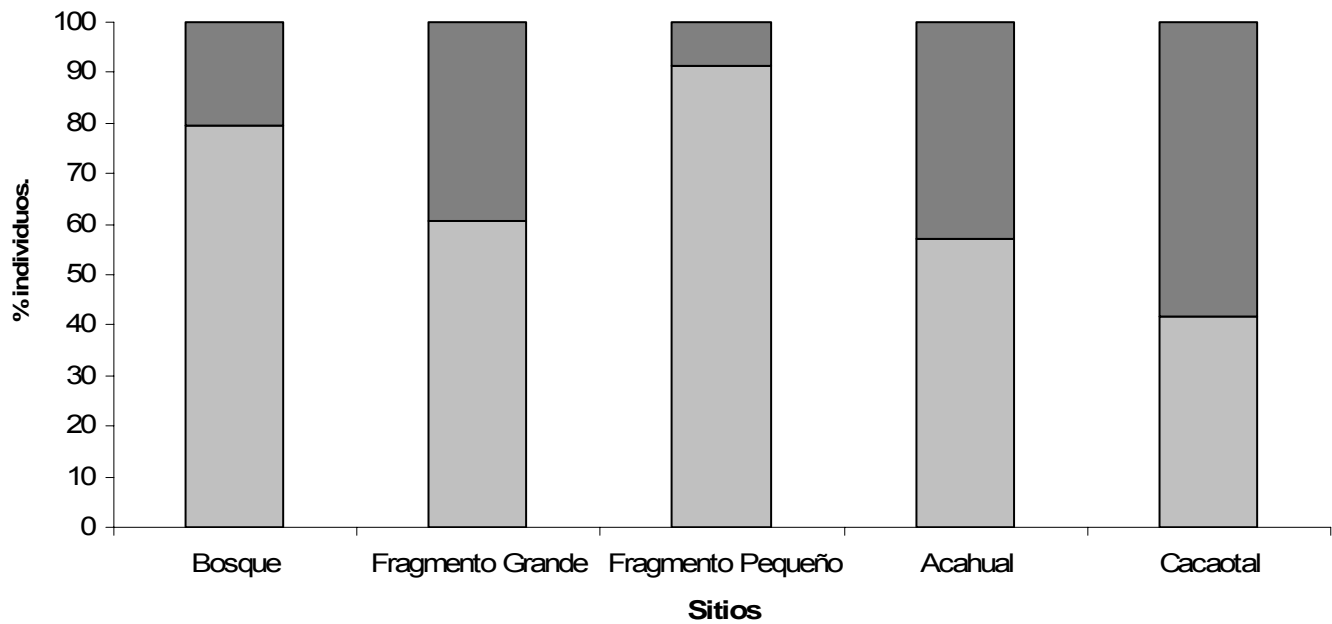


Figura 10. Porcentaje de escarabajos no movedores (barras color gris oscuro) y movedores de semillas (barras color gris claro) en cada uno de los cinco sitios de estudio.

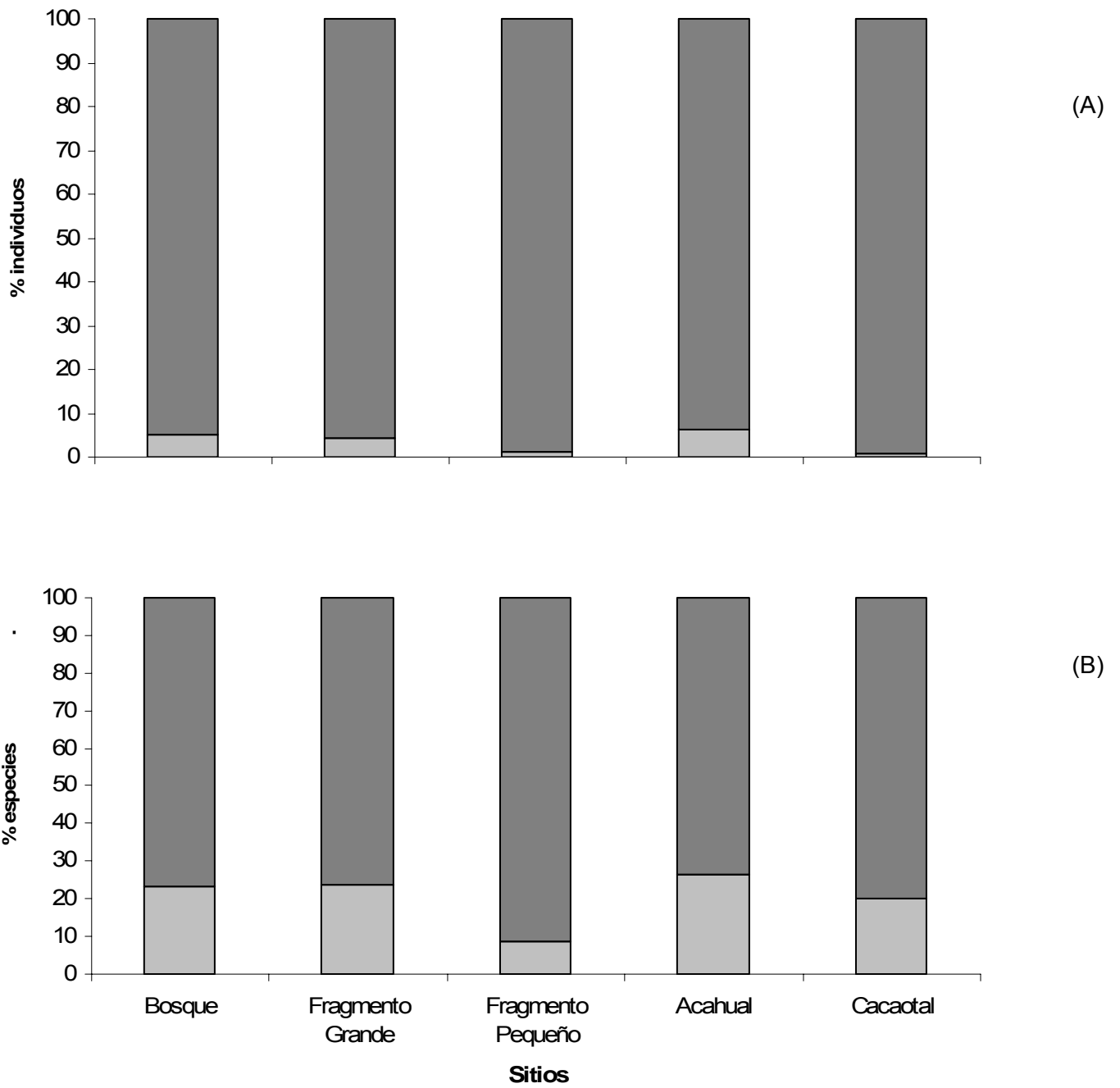


Figura 11. Porcentaje de individuos (A) y especies (B) de escarabajos pequeños (<math><15\text{mm}</math>, barras color gris oscuro) y grandes ($\geq 15\text{mm}$, barras color gris claro) en cada sitio.

5.3 Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos

5.3.1. Experimento I: Dispersión de semillas artificiales

La tasa de enterramiento de semillas por escarabajos coprófagos se registró en un rango de 13- 31% para las semillas grandes (1 cm), y de 18- 41% para las semillas pequeñas (0.5 cm). Para la tasa de movimiento horizontal de semillas por los escarabajos, se registró un rango de 49- 81% para las semillas grandes, y de 49-82% para las semillas pequeñas. Tomando en cuenta tanto el movimiento vertical de semillas como el horizontal, la tasa de dispersión de semillas se encontró en un rango de 69- 96% para semillas grandes, y de 63- 88% para las semillas pequeñas.

No se encontró un efecto de sitio ($F=0.568$, $p=0.692$) ni de tamaño de semillas ($F = 0.742$, $p = 0.610$) para la proporción de semillas enterradas, ni un efecto de sitio ($F = 0.841$, $p = 0.830$) o tamaño de semilla ($F = 0.440$, $p = 0.811$) para la proporción de semillas movidas horizontalmente (Fig. 12). Finalmente, tampoco se detectó un efecto de sitio ($F = 0.220$, $p = 0.935$) ni de tamaño de semilla ($F = 0.320$, $p = 0.890$) para la proporción de semillas dispersadas. Según los resultados obtenidos, la dispersión de semillas por escarabajos coprófagos es similar en los cinco sitios para semillas de ambos tamaños.

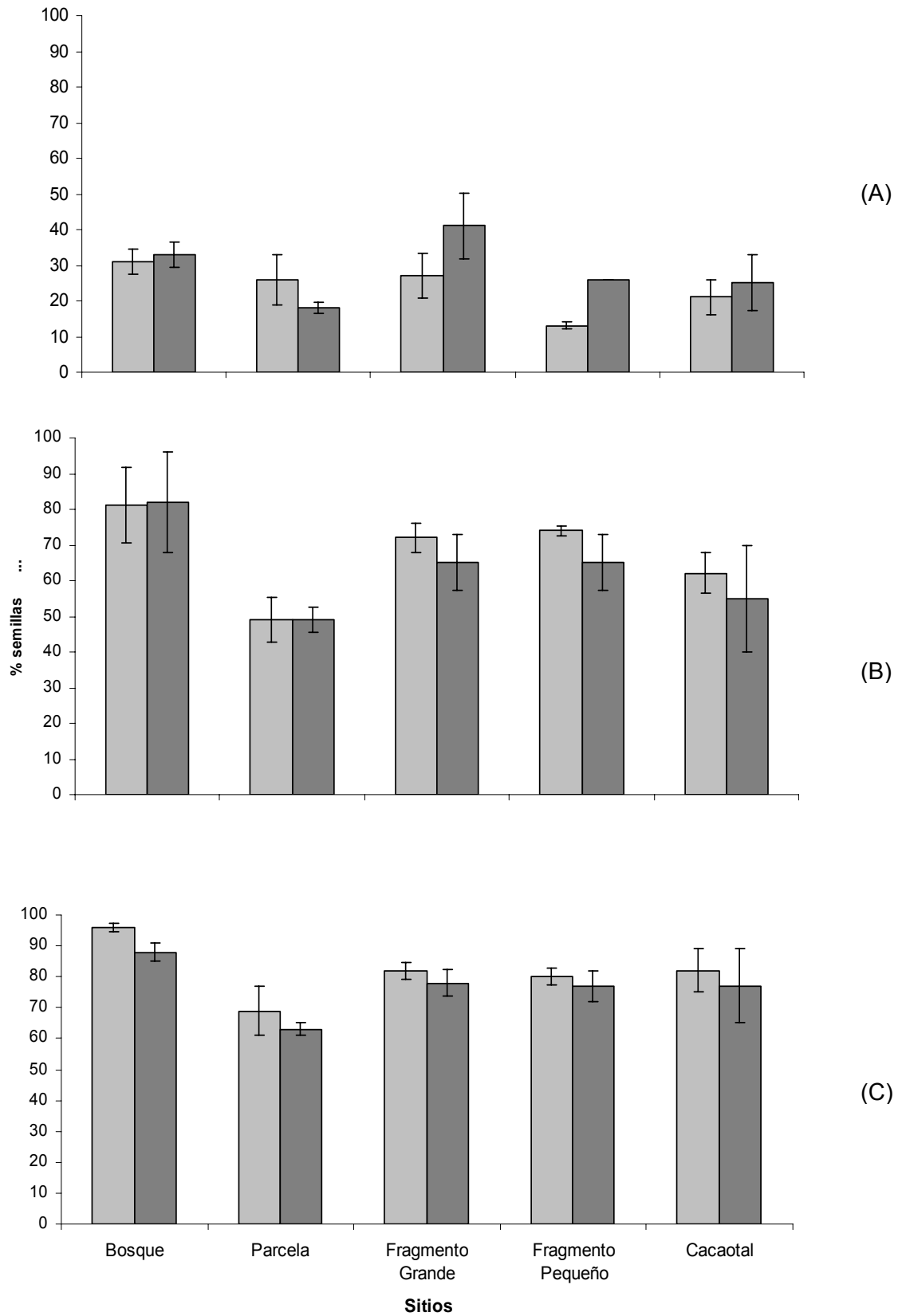


Figura 12. Proporción de semillas grandes (barras color gris claro) y pequeñas (barras color gris oscuro) (A) enterradas, (B) movidas horizontalmente y (C) dispersadas para cada sitio. Las barras de error corresponden a ± 1 DE.

5.3.2. Experimento II: Dispersión de semillas de *Castilla elastica*

Debido a problemas logísticos (ver Métodos), únicamente se utilizaron los datos de distancias horizontales y verticales registrados, y el resto de información fue descartada. Los datos de distancias para semillas de *C. elastica* fueron comparados con las distancias registradas en el experimento de dispersión de cuentas de madera.

No se detectaron diferencias significativas en la distancia de movimiento horizontal entre los tres tipos de semillas (grandes: 1 cm, pequeñas: 0.5 cm y *Castilla elastica*) ($F_{2,870} = 0.048$, $p = 0.953$). Por lo tanto se agrupó los datos para los tres tipos de semillas y se realizó un análisis de varianza de una vía para determinar diferencias en la distancia horizontal de movimiento de semillas entre los sitios. El rango de distancias horizontales encontrado para las semillas que fueron movidas horizontalmente fue de 1 – 60 cm en el Bosque, 1 – 45 cm en la Parcela, 1 – 32 cm en el Fragmento Grande, 1 – 50 cm en el Fragmento Pequeño y de 2 – 36 cm en el Cacaotal. Se encontraron diferencias significativas en la distancia de movimiento horizontal de las semillas entre los sitios ($F_{4,950} = 3.601$, $p < 0.006$) (Fig. 13A). Por un lado el Fragmento Grande tuvo una menor distancia horizontal de movimiento de semillas que el Bosque y el Fragmento Pequeño, y éstos no tuvieron diferencias entre sí. Por otro lado, el Bosque, el Acahual y el Cacaotal no presentaron diferencia en la distancia horizontal.

En cuanto a la profundidad de enterramiento, se hizo un análisis de varianza de una vía con los tres tipos de semillas como en el caso de la distancia de movimiento horizontal, y no se detectaron diferencias en la profundidad de enterramiento entre los diferentes tipos de semillas ($F_{2,295} = 0.383$, $p = 0.682$). El rango de profundidades encontrado para las semillas enterradas fue de 0.5 – 32 cm en el Bosque, 2 – 19 cm en el Acahual, 2 – 15 cm en el Fragmento Grande, 0.5 – 17.5 cm en Fragmento Pequeño y 1 – 15 cm en el Cacaotal. Al agrupar todas las semillas y realizar un análisis de varianza de una vía, no se detectaron diferencias significativas en la

profundidad de enterramiento de semillas entre sitios ($F_{4,293} = 1.509, p = 0.199$) (Fig. 13B).

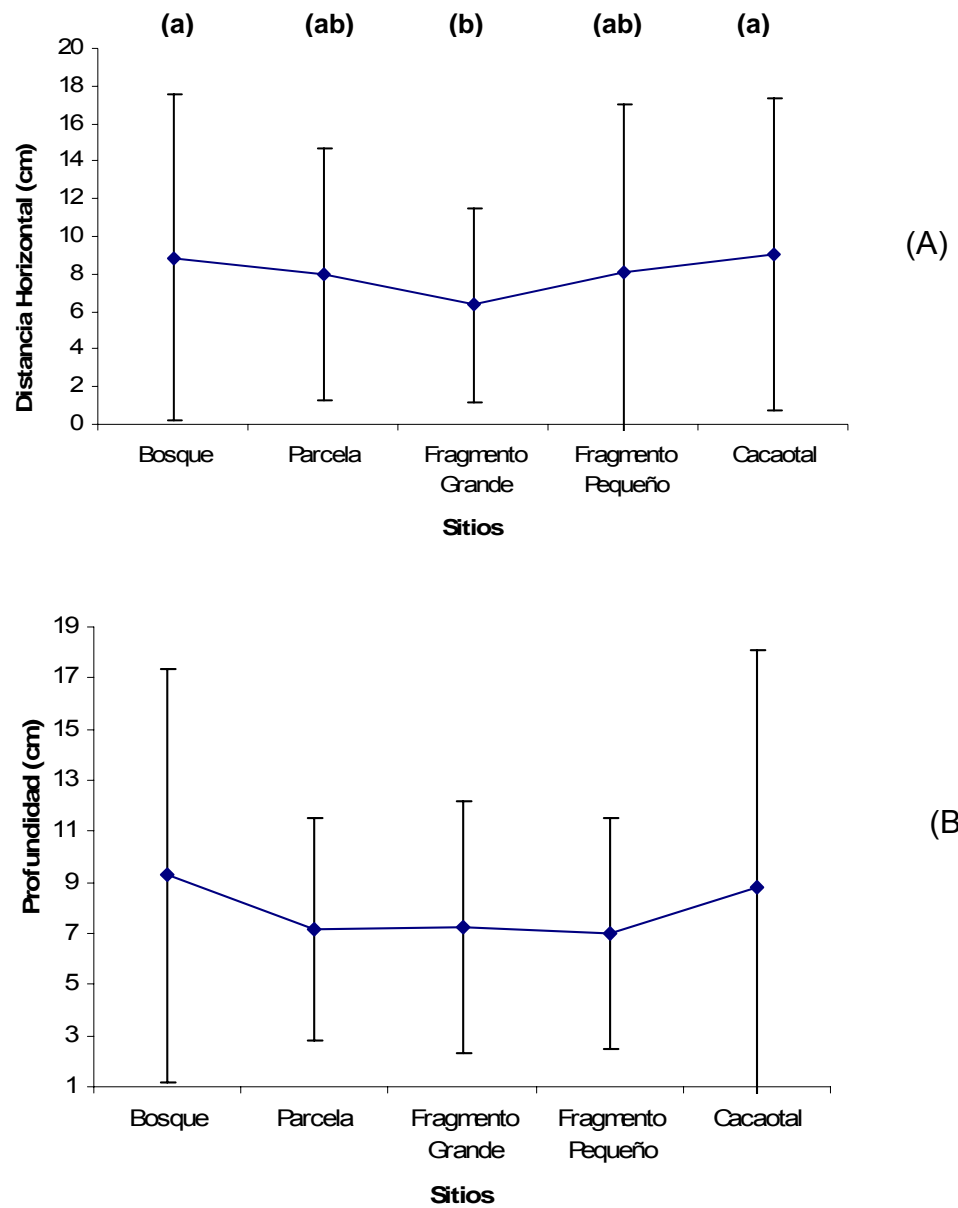


Figura 13. Promedio \pm 1DE de (A) distancia horizontal y (B) profundidad de enterramiento para los sitios. Las letras indican las diferencias entre sitios

5.3.3. Remoción de Heces

Utilizando los datos de los dos experimentos (semillas de *C. elastica* y cuentas de madera) se calculó la tasa de remoción de heces medida por la presencia/ausencia de

heces en cada uno de los montículos de 5 g que rodeaban las semillas experimentales después de 48 horas. En todos los sitios más del 80% de las heces colocadas en los experimentos fueron removidas después de 24 horas (Fig. 14). Se encontraron diferencias significativas en la proporción de heces removidas en los sitios ($G_{4,1} = 49.60$, $p < 0.0001$). En las comparaciones múltiples entre el Bosque y cada uno de los otros sitios, se encontró que en el Bosque la tasa de remoción de heces es mayor que en el Fragmento Grande ($p < 0.0127$), el Fragmento Pequeño ($p < 0.05$), el Acahual ($p < 0.01695$), y el Cacaotal ($p < 0.0253$).

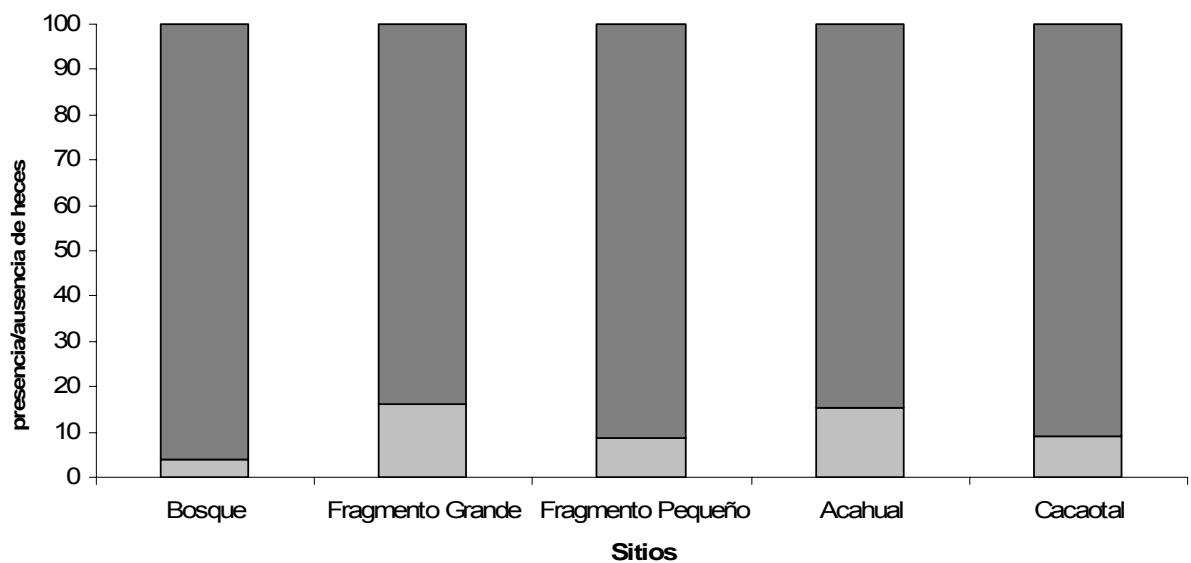


Figura 14. Remoción de heces colocadas con las semillas ($n=400$ /sitio) después de 48 horas, medida por la ausencia (barras de color gris oscuro) o presencia (barras de color gris claro) de heces sobre el suelo del bosque.

6. DISCUSIÓN

6.1. Comunidad de escarabajos coprófagos

6.1.1. Abundancia, riqueza y diversidad

La riqueza de escarabajos coprófagos en este estudio es muy similar a la reportada para otros bosques húmedos tropicales en México y Guatemala. En Los Tuxtlas, Veracruz, México, 36 especies fueron encontradas en un paisaje de fragmentos de bosque y hábitats agrícolas (cafetales y cacaotales con sombra, cítricos, especias y cercas vivas) (Estrada *et al.* 1998), mientras que 33 especies fueron reportadas para el bosque alto del Parque Nacional Tikal al norte de Guatemala (Ponce-Santizo *et al.* 2006) y 33 especies para la región de Lachúa al noroeste de Guatemala (Avendaño *et al.* 2005). A pesar de que en comparación con el estudio en Los Tuxtlas y Lachúa el esfuerzo de muestreo en este estudio fue menor (pero mayor al del estudio en Tikal), la cantidad de especies registradas sugieren que el muestreo realizado obtuvo la mayoría de especies, tomando en cuenta que según los estimadores de riqueza no paramétricos y las curvas de rarefacción aún hay especies que no han sido colectadas. Por lo tanto, el paisaje estudiado alberga una riqueza importante de escarabajos coprófagos a pesar de las perturbaciones a las que está sometido. Sin embargo, la riqueza encontrada en la zona de estudio es mucho menor que aquella reportada para bosques húmedos tropicales de Sudamérica. Por ejemplo, 50 especies fueron encontradas en Guyana Francesa (Feer y Hingrat 2005) y 58 especies en Manaus Brasil, en fragmentos de 1 ha, 10 ha y bosque continuo (Andresen 2003). En parte, estas diferencias en riqueza pueden deberse a los patrones de riqueza globales los cuales muestran para muchos grupos de organismos picos de riqueza en las cercanías del ecuador geográfico (Gaston 2000).

Fragmentos de bosque: efectos de área y aislamiento

En términos de abundancia, los fragmentos de bosque (Fragmento Grande y Fragmento Pequeño) presentaron entre 2 y 3 veces menos abundancia de escarabajos que en el Bosque, pero sin observarse una disminución progresiva a medida que disminuyó el área. Sin embargo, para el número de especies observadas y esperadas (ACE) si se observó una disminución progresiva a medida que disminuyó el área. Otros trabajos también han documentado un efecto del tamaño del parche de vegetación sobre las comunidades animales, según el cual superficies de bosque pequeños sostienen poblaciones más pequeñas y menos especies que superficies más grandes (Klein 1989, Bierregaard 1992, Estrada *et al.* 1998, Larsen *et al.* 2005). Sin embargo, en estos estudios se trabajó con un amplio rango de tamaño de fragmentos (1, 10 y hasta 400 ha) y con varias réplicas (de 12 a 79 sitios), lo que permitió determinar patrones claros del tamaño del parche sobre la riqueza y diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos. En este caso la carencia de réplicas de los sitios de estudio limita las conclusiones.

El número de especies registradas en el Fragmento Grande (23) llama la atención debido al que es un área de tan sólo 17 ha, con aislamiento total. Además, debido a su gran cercanía con respecto al poblado, sufre un nivel de constante perturbación causada por el paso de personas y animales domésticos. Finalmente, este sitio presentó una altura del dosel bastante menor en comparación al bosque, y un ambiente con mayor cantidad de luz en el sotobosque, siendo sólo la segunda diferencia estadísticamente significativa (Tabla 1). La riqueza observada en este sitio fue estadísticamente similar a la observada en Bosque, según las curvas de rarefacción, y la riqueza esperada (ACE) fue sólo ligeramente menor que la del Bosque. La alta riqueza de escarabajos coprófagos encontrada en este sitio podría estar relacionada con otras características estructurales de la vegetación y a las heces de monos aulladores y heces de animales domésticos y humanos. Aunque no se midió, tanto el tamaño (DAP) y la densidad de los árboles en el Fragmento Grande, fueron similares en este sitio y en el Bosque (G. Ponce, obs pers), lo cual puede

favorecer la supervivencia de las especies típicas de bosque y evitar la invasión de especies de áreas abiertas (Escobar 2000, Halffter y Arellano 2002). Al mismo tiempo, probablemente existe un incremento en la cantidad de recursos alimenticios para los escarabajos (heces) debido al paso de personas y animales domésticos por el camino, y por la alta densidad de monos aulladores (0.35 ind/ha). En este sitio una tropa de monos de 6 individuos está restringida a 17 ha, cuando en general el área de vida de una tropa es de 30 a 60 ha (Aranda 2000).

Se ha propuesto que en muchos bosques tropicales las comunidades de escarabajos coprófagos son mantenidas mayormente por heces de monos aulladores, y en especial en fragmentos en donde los monos son la principal fuente de heces al estar ausentes otros herbívoros grandes (Estrada *et al.* 1999, Vulinec 2000, Vulinec *et al.* 2006), como en este caso. De hecho, en varios estudios se ha encontrado que la densidad de monos aulladores tiene un mayor efecto sobre la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos que el área del fragmento, pues determina el nivel de recursos alimenticios disponibles para éstos (Anzures *et al.* 1998, Feer y Hingrat 2005). Al comparar bosque continuo con fragmentos de 10 ha y 1 ha en Amazonía, Andresen (2003) encontró un mayor número de individuos de escarabajos coprófagos en fragmentos de 10 ha que en bosque continuo, debido a una alta densidad de monos aulladores (una tropa de 6 individuos) y por ende el aumento en la disponibilidad de alimento por unidad de área.

De manera similar, en el Fragmento Pequeño la alta densidad de monos aulladores (2.91 ind/ha) está manteniendo la cantidad de recursos necesaria para sostener la comunidad de escarabajos coprófagos a pesar del pequeño tamaño y aislamiento del sitio. Por lo tanto, la presencia de monos aulladores puede ser crucial para el mantenimiento de la comunidad de escarabajos coprófagos en fragmentos pequeños de bosque que existen en este tipo de paisaje antropogénico en donde ocurre una combinación de factores que afectan negativamente a los escarabajos coprófagos.

Generalmente los fragmentos pequeños de bosque, sostienen menos riqueza y diversidad que fragmentos más grandes (Klein 1989, Bierregaard 1992, Andresen 2003, Feer y Hingrat 2005, Larsen *et al.* 2005), como se encontró al comparar la riqueza y diversidad de los fragmentos Grande y Pequeño, entre otras cosas debido a que los escarabajos coprófagos requieren extensiones de bosque grandes para mantener sus poblaciones (Escobar 1997), ya que su recurso alimenticio se distribuye de manera agregada e impredecible en el tiempo y en el espacio (Hanski y Cambefort 1991). Además, fragmentos de tamaño pequeño también sufren con mayor severidad los efectos de borde, incluyendo cambios microclimáticos (Kapos *et al.* 1997). Algunos de estos cambios microclimáticos, tales como aumento en la temperatura y disminución de la humedad del suelo, afectan negativamente la supervivencia de los escarabajos coprófagos (Spector y Ayzama 2003).

La distancia a la que se encuentran otras áreas de bosque también es muy importante para la migración de individuos y la re-colonización de fragmentos pequeños que sufren extinciones locales constantemente (Estrada *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999). La porción de bosque continuo más cercano al Fragmento Pequeño es la REBIMA a 93 m cruzando el río Lacantún, y el fragmento más cercano (4 ha) se encuentra a 72 m atravesando áreas abiertas. La presencia de áreas abiertas como potreros, cultivos y el río constituyen barreras para el movimiento de especies típicas del interior del bosque, las cuales generalmente no cruzan áreas abiertas (Klein 1989, Malcolm 1997, Escobar y Chacón de Ulloa 2000). Se ha sugerido que extensiones de tan sólo 80 - 100 m de áreas abiertas pueden ser una barrera para el movimiento de algunos escarabajos coprófagos (Klein 1989, Bierregaard *et al.* 1992, Laurance *et al.* 2002), por lo que la tasa de inmigración de escarabajos hacia el Fragmento Pequeño debe ser muy baja. Si las áreas de pastizal que forman la matriz en la que se encuentra este fragmento comenzara a regenerarse dando origen a un bosque secundario, es posible que se detuviera la pérdida de especies y ocurriera la llegada de especies que toleran las condiciones de la vegetación secundaria (Vulinec *et al.*

2006), como ha ocurrido en los fragmentos de 1 ha y 10 ha en Amazonía (Quintero y Roslin 2005). Sin embargo, este no parece ser el caso del Fragmento Pequeño, y bajo el actual escenario las extinciones estocásticas seguirán causando la pérdida de especies en este fragmento (Klein 1989). El Fragmento Grande tiene un escenario distinto al Fragmento Pequeño en cuanto a distancia a porciones de bosque. Si bien se encuentra aproximadamente a 2500 m de la porción de bosque conformado por las plantaciones de cacao del ejido, este sitio se encuentra inmerso en una matriz de vegetación secundaria conformada por los patios de las casas del poblado, lo cual probablemente representa una barrera menor para el movimiento de algunas especies de escarabajos.

Acahual

El Acahual sufrió en el pasado cercano las siguientes perturbaciones: extracción de flora (tala de árboles), extracción de fauna (mariposas), e incendios. A pesar de que se esperaba que el Acahual tuviera una comunidad rica y diversa, por ser un sitio que todavía tiene partes de bosque primario y conectividad con una matriz grande de bosque, presentó la menor riqueza observada. El Acahual también fue el sitio con la abundancia más baja de escarabajos, casi un orden de magnitud menor a la abundancia en Bosque, de tal modo que la baja riqueza de escarabajos coprófagos en el sitio puede ser la consecuencia de la baja abundancia. Es importante mencionar que la abundancia fue igualmente baja en los tres muestreos que se realizaron por lo que los datos de abundancia no son un artificio de un solo muestreo; y también se puede descartar que este patrón sea causado por una fluctuación temporal de abundancia en uno de los muestreos. En ningún muestreo se registró un evento de fuertes lluvias o condiciones extremas del clima. De este modo, la vegetación y las condiciones del suelo pueden ser los factores que explican el comportamiento de esta comunidad.

Aunque en los análisis no se hayan detectado diferencias en cobertura y altura de dosel en el Acahual, con respecto al Bosque, en este sitio se observaron características de la vegetación, que no fueron cuantificadas, pero que podrían estar provocando cambios en la comunidad de Scarabaeinae. Por ejemplo, en este sitio se observó una alta densidad de árboles de tallas diamétricas pequeñas ($\approx 5\text{--}10\text{cm DAP}$) y de lianas (G. Ponce, obs. pers) de tal manera que estructuralmente este bosque era más parecido a vegetación secundaria que a un bosque maduro. Esto puede ser un factor determinante debido a que los escarabajos coprófagos responden a diferencias estructurales del hábitat (Davis 2000, Andresen 2007). En un estudio comparando los ensamblajes de escarabajos coprófagos entre bosques deciduo y semideciduo primarios y perturbados, se encontró que los escarabajos coprófagos responden a diferencias estructurales de hábitat y no a diferencias florísticas (Andresen 2007). El incendio que ocurrió en el Acahual hace 18 años, y probablemente también la extracción de madera, causaron la presencia de vegetación secundaria en partes del Acahual, y esta condición puede estar determinando que la diversidad de la comunidad de escarabajos en el Acahual sea tan distinta al Bosque y Cacaotal (Brown y Hutchings 1991 en Bierregaard *et al.* 1992). Sin embargo, algunos estudios han encontrado un alto número de especies y abundancias en bosques perturbados, en general han encontrado que los ensamblajes de escarabajos coprófagos entre bosques no perturbados y perturbados son muy similares (Vulinec 2002, Scheffler 2005, Andresen 2007).

También existen otros factores ambientales que hacen que el Acahual tenga condiciones poco favorables para los escarabajos coprófagos, como la baja densidad de monos aulladores, y las condiciones del suelo debido a la tendencia a la inundación. En estimaciones de la densidad de monos aulladores en la región de Marqués de Comillas y la REBIMA se encontró una mayor densidad de monos aulladores en fragmentos de bosque (1, 8 y 20 ha), la cual disminuyó a medida que el tamaño del fragmento aumentó (6 ind/ha, 0.88 ind/ha y 0.55 ind/ha respectivamente;

Estrada *et al.* 2004b). A pesar que el Acahual tiene una densidad mayor que la reportada para otros bosques protegidos de la selva Maya tales como la REBIMA (0.14 ind/ha; Estrada *et al.* 2004b), Yaxhilán en Chipas (0.128 ind/ha), Calakmul en Campeche (0.152 ind/ha) y Tikal en Guatemala (0.178 ind/ha; Estrada *et al.* 2004a), el Acahual presenta una densidad de monos más baja (0.18 ind/ha) que los Fragmentos Grande (0.35 ind/ha) y Pequeño (2.91 ind/ha). Por lo tanto, no existe en este sitio la alta densidad de alimento (heces) para los escarabajos, como ocurre en los fragmentos. No obstante, en estos bosques protegidos puede haber otros mamíferos grandes que estarían proporcionando las heces para los escarabajos, mientras que en los Fragmentos y el Acahual, los monos aulladores son probablemente la principal fuente de heces. Se ha encontrado que en los bosques perturbados de la región de Marqués de Comillas, los monos aulladores (*Alouatta pigra*) son frecuentemente los únicos mamíferos grandes que permanecen a largo plazo y de manera constante (Estrada *et al.* 2004b).

Con respecto a las características del suelo, el Acahual es atravesado por un arroyo que, en época de lluvias, se desborda inundando ciertas áreas (G. Ponce, obs pers). Las trampas fueron colocadas a una distancia aproximada de 100 metros del arroyo y su zona de influencia, es posible que la tendencia a la inundación de los suelos del Acahual dificulte el establecimiento de los nidos subterráneos de los escarabajos coprófagos en donde los escarabajos pasan gran parte de su ciclo de vida (Cambefort y Hanski 1991), y que debido a esto este sitio presente una baja riqueza y abundancia de escarabajos. En dos estudios realizados en la amazonía colombiana se encontró que bosques inundables presentan menor diversidad de escarabajos coprófagos debido a que la inundación temporal de los suelos probablemente provoca una alta mortalidad de adultos y larvas por la inundación (Howden y Nealis 1975, Escobar 2000). Por lo tanto, la baja riqueza en este sitio no sería una causa directa de la perturbación, sino una combinación de la variación natural acentuada por la perturbación antropogénica. Debido a la complejidad de factores que están

interactuando y que pueden estar determinando la comunidad de escarabajos coprófagos en este sitio, es recomendable realizar una caracterización más detallada de la vegetación, un muestreo más amplio en el espacio para registrar áreas que no sufran inundación temporal y una estimación más detallada de la densidad de monos en el área y la presencia de otros mamíferos.

Cacaotal: efectos del cambio en el uso del suelo

En el caso del Cacaotal, se registró una mayor abundancia y riqueza de escarabajos coprófagos que la que se hubiera esperado, considerando que se trata de un agro-ecosistema, y que por lo tanto probablemente se vea sometido a un mayor grado de perturbación y modificación del ambiente. Sin embargo, tuvo los valores más altos, después del Bosque, para los índices de diversidad y de equitatividad, y presentó una riqueza esperada (ACE) sólo ligeramente menor a la del Bosque. La estructura de la vegetación y la disponibilidad de recursos alimenticios son factores que probablemente están determinando esta diversidad.

Las plantaciones de cacao mantienen algunos elementos de la vegetación de un bosque primario (Estrada *et al.* 1998), y en cierta medida conservan la complejidad del hábitat (componentes espaciales, de arquitectura y funcionales), que probablemente están permitiendo la existencia de una alta diversidad de escarabajos coprófagos (Estrada *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999, Davis 2000, Rice y Greenberg 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Pineda *et al.* 2005). El mantenimiento de la cobertura arbórea es la característica de la vegetación más importante para la estructuración de las comunidades de escarabajos coprófagos, ya que mantiene las condiciones de temperatura y humedad que permiten la supervivencia de las especies de bosque (Estrada *et al.* 1998, Halffter y Arellano 2002). Una disminución en la cobertura arbórea reduce la abundancia y diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos. En este estudio no se encontraron diferencias significativas en altura de dosel y cantidad de luz en el Cacaotal con el resto de sitios. Sin embargo,

es importante mencionar que para ambas variables los valores más cercanos a aquellos registrados en el Bosque, fueron los valores obtenidos en el Cacaotal (Tabla 1).

La distribución de especies en la comunidad de escarabajos de El Cacaotal fue muy parecida a la del Bosque, y más equitativa que el Acahual. En general, la comunidad del Cacaotal presenta características que confirman la funcionalidad de este agro-ecosistema para el mantenimiento de una alta diversidad de escarabajos coprófagos (Estrada *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999, Davis 2000, Rice y Greenberg 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002, Pineda *et al.* 2005).

El mantenimiento del dosel del bosque original como sombra para el Cacaotal, y la incorporación de árboles de cacao en el dosel medio aumenta la proporción de cobertura de dosel y esta condición puede favorecer la permanencia de animales arborícolas que proporcionan heces para los escarabajos (Estrada *et al.* 1998). En comparación con los Fragmentos y con el Acahual, el Cacaotal todavía mantiene poblaciones de algunos herbívoros grandes como *Alouatta pigra* en una alta densidad (4.40 ind/ha), *Ateles geoffroyi* y *Tapirus bairdii* (G. Ponce, obs. pers), lo cual permite una alta disponibilidad de recursos para la comunidad de escarabajos coprófagos, que a su vez se refleja en una alta abundancia de escarabajos (en el Cacaotal se colectó el 90% de la abundancia colectada en el Bosque). En este caso, la presencia de un poblado humano en la matriz podría ser beneficiosa para la comunidad de escarabajos coprófagos, ya que la presencia de campesinos y animales domésticos en la zona del cultivo puede proveer recursos adicionales a los escarabajos.

Además, la conectividad que el Cacaotal mantiene con un área grande de bosque (40,000 ha) favorece la presencia tanto de los monos aulladores, como de especies de escarabajos coprófagos de bosque, como se ha encontrado también en otros estudios (Avendaño *et al.* 2005, Quintero y Roslin 2005). Sin esta conexión con el bosque es probable que el Cacaotal no sostuviera a largo plazo a la comunidad actual de escarabajos coprófagos (Halffter y Arellano 2002). Sin embargo, es claro

que el Cacaotal en sí mismo presenta características que permiten el establecimiento de poblaciones de monos y escarabajos, y no es tan sólo un sumidero de individuos que migran desde el bosque adyacente. Esto queda claro al comparar, al menos para los escarabajos, los datos obtenidos para el Cacaotal y el Acahual. Ambos sitios están conectados a la misma matriz de 40,000 ha de bosque. Sin embargo, como ya hemos visto, la abundancia y riqueza de la comunidad de escarabajos es mucho menor en el Acahual que en el Cacaotal.

Manejando adecuadamente el Cacaotal, para mantener los tres estratos, sotobosque, dosel medio (árboles de cacao) y dosel superior (árboles del bosque original), y manteniendo en la medida de lo posible la conectividad con el bosque, se puede conservar un hábitat adecuado para las comunidades de escarabajos coprófagos a través del mantenimiento de los animales que son su fuente de recurso.

En general, la región de Marqués de Comillas presenta un alto grado de conectividad estructural entre los parches de vegetación perturbada y áreas grandes de bosque maduro (Cuarón 1997 en Muench 2006). Las condiciones son algo diferentes a las que se dan en el paisaje antropogénico del estado de Veracruz, en donde los remanentes de bosque se presentan en forma de constelaciones de fragmentos que varían en tamaño, en tiempo y distancia de aislamiento, y donde la conectividad está dada por cultivos que mantienen un dosel arbóreo (Estrada *et al.* 1999), la cual probablemente se deba a la falta de conectividad con áreas grandes de bosque maduro. En Veracruz los fragmentos de bosque mantienen todavía una alta riqueza de especies de escarabajos de bosque (30 especies), pero con menor abundancia (Estrada *et al.* 1998, 1999) que la encontrada en este estudio, lo cual probablemente se deba a la falta de conectividad con áreas extensas de bosque maduro en Veracruz. Sin embargo, la alta riqueza reportada en Veracruz incluye especies invasoras y de áreas abiertas como *Digitonthophagus gazella* y *Copris lugubris* (Estrada *et al.* 1999).

6.1.2. Composición de especies

En ninguno de los sitios se encontraron especies introducidas invasoras (tales como *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*) o especies nativas típicas de áreas abiertas (tales como *Copris lugubris*), a diferencia de lo reportado por Estrada *et al.* (1999) con la presencia de *D. gazella* y *C. lugubris* en fragmentos de bosque y plantaciones (p.ej. naranjales, cacaotal-cafetal) en Veracruz. Las condiciones ambientales y estructurales del hábitat del Fragmento Grande y Fragmento Pequeño, así como del Acahual y el Cacaotal no son similares a las de áreas abiertas y debido a eso no se han establecido aún estas especies de áreas abiertas nativas o invasoras en los sitios. Sin embargo, dado que los fragmentos de bosque y plantaciones del estudio de Estrada *et al.* 1999 tampoco tenían las condiciones de zonas abiertas y aún así se encontraron *D. gazella* y *C. lugubris*, probablemente factores como la antigüedad de la deforestación, más antigua en Veracruz y más reciente en Marqués de Comillas, y la cantidad total de pastizales en la matriz, más en Veracruz y menos en Marqués de Comillas (Cuarón 1997 en Muench 2006, Estrada *et al.* 1999) determinan que las especies de áreas abiertas ya estén invadiendo los fragmentos y las plantaciones de sombra en Veracruz, mientras que en Marqués de Comillas todavía no ocurre.

Las especies *Deltochillum scabrisuculum scabriusculum*, *D. pseudoparile*, *Onthophagus aff. corrosus* y *O. aff. belorhinus* que sólo se colectaron en el Bosque pueden ser muy vulnerables a la modificación del hábitat pues se ha encontrado que *D. s. scabriusculum* y *D. pseudoparile* son especies fuertemente asociadas a bosque maduro (Estrada *et al.* 1998, Halffter y Arellano 2002, Avendaño *et al.* 2005). Por otro lado, en todos los sitios se encontró a *Canthon femoralis*, que es reportada como especie típica de bosque (Estrada *et al.* 1998) y que se ha encontrado asociada a heces de monos aulladores (Ponce *et al.* 2006). Sin embargo, su abundancia

disminuye en los sitios perturbados, indicando su potencial vulnerabilidad ante la perturbación.

Todos los sitios compartieron las mismas especies dominantes: *Copris laeviceps* y *Eurysternus caribaeus*. Estas especies también han sido registradas entre las especies más abundantes en las comunidades de escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque en Veracruz y bosque continuo en Tikal (Estrada *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999, Ponce-Santizo *et al.* 2006). En este estudio estas especies se hacen más dominantes en los sitios perturbados, provocando una disminución en la equitatividad con respecto al Bosque. Una disminución en la equitatividad es una característica muy frecuente de las comunidades bióticas de hábitats perturbados (Feisinger 2001). Otros estudios han encontrado resultados similares al comparar las comunidades de bosques no perturbados con bosques perturbados (bosque secundario, bosque con extracción de madera) (Davis 2000, Vulinec 2002).

Las dos especies dominantes reportadas aquí no son especies exclusivas del interior del bosque, sino que también han sido encontradas en bosque secundario (Avendaño *et al.* 2005), y por lo tanto pueden considerarse especies generalistas (Estrada *et al.* 1998). Esta característica les permite a estas especies adaptarse a las condiciones de perturbación y aumentar su abundancia relativa en los sitios perturbados.

Como se esperaba, en general los sitios perturbados son más similares entre sí en la composición de especies que con el Bosque. A pesar de los bajos valores de los índices de similitud obtenidos entre sitios perturbados y el Bosque, las comunidades de escarabajos de los sitios perturbados son un subconjunto de la comunidad del Bosque, ya que la mayoría de las especies presentes en los sitios perturbados también fueron encontradas en el Bosque. Sólo el 37.14% de las especies estuvo restringida a 1 o 2 sitios y generalmente con muy baja abundancia, las diferencias en similitud entre sitios perturbados y el Bosque se deben, en parte, a la presencia de algunas especies, como *Eurysternus aff. foedus*, *Onthophagus* sp.3,

Canthon angustatus y *Bdelyroopsis bowditchi* que se encontraron solamente en sitios perturbados. Avendaño *et al.* (2005) también registraron a *C. angustatus* en fragmentos de bosque, aunque en baja abundancia. Sin embargo, Ponce-Santizo *et al.* (2006) reportaron a *B. bowditchi* en bosque primario asociado a heces de mono aullador. La alta tasa de recambio de especies que se observa entre el Bosque y el Fragmento Pequeño puede ser debido a la pérdida de especies que ha ocurrido en el Fragmento Pequeño a través de su historia de perturbación.

Con respecto a los grupos funcionales, el Cacaotal fue el sitio donde se registró una menor proporción de escarabajos movedores de semillas respecto al Bosque. Estas diferencias en la proporción de escarabajos movedores y no movedores de semillas podrían tener consecuencias en la dispersión secundaria de semillas en el Cacaotal a largo plazo, aunque por el momento no se hayan registrado cambios en el proceso de dispersión de semillas. Sin embargo, no se registraron cambios en el tamaño promedio ni biomasa promedio entre todos los sitios, a diferencia de otros estudios que comparan bosque primario y fragmentos de bosque secundario en los que el tamaño de los escarabajos disminuye a medida que el área disminuye (Klein 1989, Vulinec 2000, Andresen 2003).

Se ha encontrado que la biomasa promedio está fuertemente relacionada positivamente con la riqueza de especies (Larsen *et al.* 2005), por lo que se esperaba encontrar diferencias en biomasa entre los sitios. En este caso, la dominancia de las mismas especies pequeñas (< 15 mm) *C. laeviceps* (10.8 mm) y *E. caribaeus* (14.73 mm) en todos los sitios y la distribución similar de especies con >10 individuos (Fig. 5) en los sitios hizo que la biomasa y el tamaño promedio (tanto de especies como de individuos) fueran similares entre los sitios. Otros estudios también han encontrado un comportamiento semejante de la comunidad de escarabajos coprófagos respecto a la biomasa (Vulinec *et al.* 2006) y al tamaño promedio (Quintero y Roslin 2005), en el que no hay diferencias entre los escarabajos de sitios bosques perturbados con bosque continuo, aunque en el caso del estudio de Quintero y Roslin (2005) es debido a que

los bosques perturbados están en un proceso de recuperación debido a que la restauración de la matriz de los fragmentos está restaurando la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos y se espera que también las funciones de éstos.

Sin embargo, sí se encontraron diferencias en la frecuencia relativa de escarabajos grandes ≥ 15 mm. En el Cacaotal y el Fragmento Pequeño hubo una menor frecuencia relativa de individuos grandes, no obstante no se encontró una disminución en la frecuencia relativa de especies grandes. La pérdida o disminución en abundancia de especies grandes se ha reportado para fragmentos de bosque aislados en otros estudios (Hanski 1989 en Vulinec 2002). La pérdida de las especies grandes puede tener consecuencias funcionales importantes para el ecosistema. Se ha encontrado, por ejemplo, que las especies grandes entierran más semillas que las pequeñas (Andresen 2003), y si son de las primeras especies que se pierden en un ecosistema a causa de una perturbación, la disminución en las funciones ecosistémicas será más intensa (Larsen *et al.* 2005). La pérdida de los escarabajos grandes puede provocar que las especies de semillas grandes (>1 cm) dejen de ser movilizadas (Vulinec 2000) y que disminuya la tasa de enterramiento de éstas (Chapman *et al.* 2003, Andresen 2003, Larsen *et al.* 2005), pudiendo alterar la regeneración de algunas especies de plantas.

6.2. Dispersión secundaria de semillas y remoción de heces

En general, a pesar de las diferencias en la composición de especies de escarabajos coprófagos entre el Bosque y los sitios perturbados, la funcionalidad de la comunidad de escarabajos coprófagos como dispersores de semillas todavía se mantiene en los sitios perturbados, al menos para semillas con tamaños ≤ 1 cm de largo. Sin embargo, sí se registró una disminución en la tasa de remoción de heces en los sitios perturbados. Casi todos los trabajos que reportan cambios importantes en las comunidades de escarabajos coprófagos como consecuencia de la perturbación de los

bosques tropicales llegan a la conclusión que dichos cambios probablemente estén afectando las funciones ecológicas que realizan estos insectos, incluyendo dispersión de semillas (e.g. Chapman *et al.* 2007).

Para la dispersión de semillas y/o remoción de heces por escarabajos sólo existen tres estudios adicionales en los que se ha medido directamente el efecto de la perturbación del hábitat sobre la función ecológica. En uno se obtuvieron resultados similares a los obtenidos aquí (Hingrat y Feer 2002, Feer y Hingrat 2005), sin embargo, otro estudio sí reportó una disminución en el proceso de dispersión de semillas y de remoción de heces en fragmentos de bosque en comparación al bosque continuo (Andresen 2003). Finalmente Klein (1989) también reportó una disminución en la tasa de remoción de heces en fragmentos vs. bosque continuo, aunque en este trabajo no se midió la dispersión de semillas.

En este caso, el proceso de dispersión de semillas es similar entre sitios probablemente debido a que la mayor parte de la biomasa en todos los sitios la conforman las mismas dos especies abundantes, *C. laeviceps* y *E. caribaeus*. Debido al comportamiento peculiar de procesamiento de heces del género *Eurysternus*, en el que las bolas de heces no son enterradas (Halffter y Edmonds 1982), es probable que *E. caribaeus* no juegue un papel importante en la dispersión de semillas. Por lo tanto, para el tamaño de semillas utilizado en este estudio escarabajos de la especie *C. laeviceps* están realizando la mayor parte de la movilización de semillas. Como ya se mencionó antes, cuando las especies más eficientes funcionalmente son las primeras en perderse a causa de una perturbación, su pérdida causa grandes efectos en las funciones que realizan (Larsen *et al.* 2005). En el sitio de estudio, asumiendo que *C. laeviceps* es en efecto la especie más eficiente funcionalmente, debido a su tamaño mediano y a su abundancia, y dado que esta especie es abundante en todos los sitios, esto podría explicar el hecho de que a pesar de las perturbaciones el proceso de dispersión de semillas sigue siendo similar entre sitios.

La semejanza en el proceso de dispersión secundaria de semillas entre los sitios no excluye la posibilidad de encontrar diferencias en este proceso para semillas de tamaños mayores. En dos de los sitios, el Cacaotal y el Fragmento Pequeño la frecuencia de escarabajos grandes ha disminuido, lo cual podría implicar una disminución en el procesamiento de semillas movilizadas por éstos, pues se ha encontrado que los escarabajos grandes > 10 mm entierran más semillas que escarabajos pequeños (Andresen 2002b, 2003, Vulinec 2000, Vulinec 2002), y las semillas grandes son principalmente movidas por los escarabajos de mayor tamaño (Andresen 2002 b). Sería muy interesante repetir experimentos similares de dispersión utilizando tamaños de semillas más grandes. Las especies más grandes (≥ 15 mm) de escarabajos movedores de semillas fueron, en general, poco abundantes en todo el estudio, sin embargo su mayor abundancia se registró claramente para el Bosque (Tabla 3).

El único aspecto del proceso de dispersión de semillas que varió entre sitios fue la distancia horizontal de movimiento, registrándose una disminución en la distancia de movimiento horizontal en los fragmentos. Este movimiento puede contribuir a aumentar la probabilidad de supervivencia de las semillas y a disminuir la competencia entre semillas y/o plántulas. Se sabe que el nivel de competencia en los ensambles de escarabajos coprófagos es muy alto, y que muchos mecanismos de comportamiento y de uso del recurso han surgido en estos insectos para facilitar su coexistencia (Hanski y Cambefort 1991b). Una mayor dispersión horizontal de las heces puede ayudar a minimizar la competencia por el recurso y por espacio subterráneo para oviposición y/o alimentación (Ponce *et al.* 2006).

No se registraron diferencias en la profundidad de enterramiento de semillas, a pesar de que en otros estudios se ha encontrado una tendencia a la disminución de la profundidad de enterramiento en fragmentos de bosque (Andresen 2003). Existe mucha variación en las profundidades registradas para los sitios, por lo que un aumento en el tamaño de muestra sería conveniente para explorar más este aspecto.

La profundidad de enterramiento es un factor importante en determinar el destino de las semillas (Andresen y Feer 2005), ya que al aumentar la profundidad disminuye el riesgo de detección por roedores (Estrada y Coates-Estrada 1991, Andresen 1999) pero al mismo tiempo disminuye la probabilidad de emergencia de las semillas germinadas (Andresen 2001, Andresen y Levey 2004).

Los cambios abióticos que ocurren en cada sitio pueden tener efectos diferentes en diferentes especies, pudiendo tener un impacto importante en el funcionamiento de los ecosistemas (Didham *et al.* 1996). Los datos para la Amazonía Central sugieren que la disminución en la tasa de remoción de heces está correlacionada con la disminución en la riqueza de especies de escarabajos en los sitios fragmentados (Klein 1989, Didham *et al.* 1996, Andresen 2003). En este estudio la tasa de remoción de heces después de 48 horas fue mayor en el Bosque que en los sitios perturbados, pero a pesar de éstas diferencias, para todos los sitios se registró una alta proporción de heces removidas después de 48 horas (> 80%), indicando una alta actividad de los escarabajos coprófagos.

7. CONCLUSIONES GENERALES

A pesar de las diferencias encontradas en las comunidades de escarabajos coprófagos, no se detectaron cambios en el proceso de dispersión secundaria de semillas, por lo que los efectos de cascada funcionales que se sugieren cuando las comunidades de escarabajos coprófagos cambian debido a las perturbaciones no son fácilmente predecibles. Se espera que mientras las especies más importantes funcionalmente para el proceso de dispersión se conserven en los hábitats perturbados, y los grupos de monos aulladores estén presentes en los sitios como fuente de recursos, la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos se mantenga (Quintero y Roslin 2005, Larsen *et al.* 2005, Chapman y Russo 2006, Vulinec *et al.* 2006).

En este estudio no se detectó un efecto de las perturbaciones sobre el proceso de dispersión secundaria por escarabajos coprófagos. Sin embargo, es natural asumir que el ensamble de especies en los sitios esté determinando en gran medida los cambios en el proceso de dispersión secundaria de semillas. Los patrones que se sugieren en el caso de la comunidad de escarabajos son la disminución en la riqueza, diversidad y equitatividad a medida que disminuye el tamaño del fragmento. Es posible que en sitios con disturbios que mantienen la estructura compleja de la vegetación como en el caso del Cacaotal, las comunidades de escarabajos coprófagos experimenten muy pocos cambios en su estructura y composición, y que disturbios que alteran la estructura de la vegetación disminuyendo su complejidad como el Acahual, simplifiquen la estructura y composición de las comunidades de escarabajos coprófagos. Mientras la comunidad de escarabajos coprófagos mantenga a las especies funcionalmente más importantes y en abundancias suficientes para mantener su función, el proceso de dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos podrá mantenerse. Sin embargo, para determinar los efectos sobre la regeneración de estas semillas dispersadas por los monos bajo las condiciones de perturbación de los sitios utilizados en este estudio, será necesario determinar el

efecto de la depredación de estas semillas dadas las condiciones de perturbación, ya que esto puede alterar la sobrevivencia de las semillas (Dirzo y Mendoza 2007).

8. LIMITACIONES DEL ESTUDIO

Una de las limitaciones de este estudio es la carencia de réplicas de las condiciones físicas y ambientales de los sitios de estudio. El hecho de tener solamente dos tamaños de fragmento y no tener réplicas de cada uno dificulta la determinación de patrones claros y consistentes sobre el efecto del tamaño del fragmento y de los dos diferentes disturbios sobre la comunidad de escarabajos y la dispersión de semillas. Por lo tanto, para poder ampliar las conclusiones en este tipo de estudios se recomienda utilizar al menos 1 sitio más similar en tamaño, grado de aislamiento y tipo de perturbación sería una alternativa para replicar los fragmentos. En el caso del Cacaotal y el Acahual, la opción para obtener réplicas es utilizar otras áreas de acahual y cacaotal dentro de la misma matriz de 40,000 ha a la que están conectados estos sitios. Frecuentemente esto es determinado por las facilidades logísticas.

Por otro lado, una medición más fina de cada variable ambiental, en este caso la medición en cada punto del Experimento II (cada pila de heces con semilla) permitiría realizar análisis más finos para establecer la relación entre las variables ambientales y la estructura y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos; algunas de las cuales solamente se sugieren en este estudio.

Una de las limitaciones respecto a la densidad de monos aulladores es la estimación en los sitios de mayor tamaño, el Acahual y el Cacaotal, en donde ésta se basó en observaciones *ad libitum*, por lo que se puede estar subestimando la densidad de monos. Un muestreo sistemático en estos sitios proveería una mejor estimación de la densidad de los monos y el recurso que éstos proporcionan a la comunidad de escarabajos coprófagos.

9. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

En este estudio se resalta la importancia del Cacaotal como un agro-ecosistema en donde a pesar del manejo humano aún se mantiene una comunidad de escarabajos coprófagos eficiente funcionalmente (Muñoz *et al.* 2006). Es necesario promover el

mantenimiento de este tipo de agro-ecosistemas como una alternativa para la conservación de biodiversidad (Estrada *et al.* 1998, Estrada y Coates-Estrada 2002, Pineda *et al.* 2005) y promover el manejo de tal forma que se mantenga la complejidad estructural de la vegetación. Por otro lado, los resultados del Cacaotal también resaltan la importancia de la conectividad de los parches de bosque para mantener a las poblaciones de monos y otros mamíferos productores de heces.

Los fragmentos de bosque también fueron sitios en donde, a pesar de los cambios que han tenido las comunidades de escarabajos coprófagos, las funciones ecológicas de dispersión de semillas están ocurriendo. Los monos aulladores son muy importantes para el mantenimiento de estas comunidades, especialmente bajo estas condiciones de fragmentación y aislamiento (Anzures *et al.* 1998, Estrada *et al.* 1999, Vulinec *et al.* 2006) y a largo plazo pueden determinar la permanencia de las comunidades de coprófagos y las funciones ecológicas que realizan en ausencia de otros mamíferos.

El mensaje más importante de este estudio es el valor que tienen sitios perturbados como componentes importantes para mantener la biodiversidad y los procesos ecológicos en un paisaje cada vez más heterogéneo y sujeto a modificaciones antropogénicas.

10. LITERATURA CITADA

- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rainforest. *Biotropica* 31: 145-158.
- Andresen, E. 2001. Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 17: 61-78.
- Andresen, E. 2002a . Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 34: 261-272.
- Andresen, E. 2002b. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27: 257-270.
- Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26: 87-97.
- Andresen, E. y D. J. Levey. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139: 145-154.
- Andresen, E. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecología* 139: 45-54.
- Andresen, E. 2005. Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: Un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia Número Especial II*: 73-84.
- Andresen, E. y F. Feer. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En: P. M. Forget, J. Lambert, P. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds). *Seed fate:*

Predation, dispersal and seedling establishment, pp. 331-349. CABI International. Oxon, UK.

Andresen, E. y S.G. Laurance. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica* 39: 141-146.

Andresen, E. 2007. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal of Insect Conservation*. Online first: DOI 10.1007/s10841-007-9100-y.

Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad . Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 212 pp.

Avendaño- Mendoza, C., A. Morón-Ríos, E. Cano y J. León-Cortés. 2005. Dung beetle Community (Coleoptera:Scarabaeidae:Scarabaeinae) in a tropical Landscape at the Lachua region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation* 14: 801-822.

Bierregaard Jr, R., T. Lovejoy, V. Kapos, A. Augusto dos Santos y R. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *Bioscience* 42(11): 859- 867.

Cambefort, Y., y I. Hanski. 1991. Dung beetle population biology. Cap.2. En: Hanski, y Y. Cambefort (Eds), *Dung Beetle Ecology*. Pinceton Press, Princeton. NJ.

Castillo-Campos, G. y H. Narave-Flores. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En M.A. Vásquez Ramos y M.A. Ramos (Eds). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*, pp. 39-49. Editado por Publicaciones Especiales Ecosfera 1:39-49. México.

Chapman, C. 1995. *Primate seed dispersal: coevolution and conservation*

Implications. *Evolutionary Anthropology* 4: 74-82.

Chapman, C. A., L. J. Chapman, K. Vulinec, A. Zanne y M. J. Lawes. 2003.

Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: an initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica* 35: 382-393.

Chapman, C.A. y S.E. Russo. 2006. Primate seed dispersal. Linking behavioral

ecology with forest community structure. En: Campbell, C.J., A.F.

Fuentes, K.C. MacKinnon, M. Panger y S. Bearder (Eds). *Primates in Perspective*, pp.510-525. Oxford University Press, Oxford.

Clark, C.J., J.R. Poulsen y V.T. Parker. 2001. The role of arboreal seed dispersal

groups on the seed rain of a lowland tropical forest. *Biotropica* 33: 606-620.

Cuarón, A. 2000. Effects of land- cover changes on mammals in a Neotropical region:

a modeling approach. *Conservation Biology* 14: 1676-1692.

Davis, A. 2000. Does reduced-impact logging help preserve biodiversity in tropical

rainforest? A case study from Borneo using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) as indicators. *Environmental Entomology* 29: 467-474.

Didham, R.K., J. Ghazoul, N. Stork y A. Davis. 1996. Insects in fragmented forests: a

functional approach. *Tree* 11: 255-260.

Dirzo, R. y E. Mendoza. 2007. Sized-related differential seed predation in a heavily

defaunated neotropical rain forest. *Biotropica* 39: 355-362.

Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae)

en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19: 419- 430.

Escobar, F. y P. Chacón de Ulloa. 2000. Distribución espacial y temporal en un

gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48: 961 -975.

- Escobar, F. 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la Reserva Natural de Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 79: 103-121.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 6: 77-91.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 7: 459-474.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, A. Anzures Dadda y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 14: 577-593.
- Estrada, A., A. Anzures, y R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rainforest fragmentation, Howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, México. *American Journal of primatology* 48: 253-262.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 1903-1918.
- Estrada, A. Y S. Mandujano. 2003. Investigaciones con *Alouatta* y *Ateles* en México. *Neotropical Primates* 11(3): 147 – 156.
- Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, E. Barrueta y M. Rosales. 2004a. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider monkey (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the mayan sites of Calakmul and Yaxchilán, México and Tikal, Guatemala. *Primates* 45: 33-39.
- Estrada, A., S. Van Belle y Y. García del Valle. 2004b. A survey of populations of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys by the Lacantún river, Chiapas, Mexico. *Neotropical Primates* 12(2): 70-75.

- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeinae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of tropical ecology* 15: 129-142.
- Feer, F. y Y. Hingrat. 2005. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conservation Biology* 19:1103-1112.
- García-Gil, J. G. y J. Lugo-Hupb. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. En: M.A. Vásquez Ramos y M.A. Ramos (Eds). *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*, pp: 39 – 49. Publicaciones Especiales Exosfera. México.
- Gaston, K. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-227.
- Halfpter, G. y W. Edmons. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabainae): An Ecological and Evolutive Approach*. Instituto de Ecología, México D.F. 172pp.
- Halfpter, G. y L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changed in a tropical landscape. *Biotropica* 34: 144.154.
- Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. Dung beetle population biology. En: Hansky, I. y Cambefort, Y (Eds). *Dung Beetles Ecology*, pp: 36 – 50. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Howden, H. F. y V. G. Nealis. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 777-783.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- Howe, H. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79:417-426.

- Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. En: M. Fenner (Ed.). Seeds: the ecology of regeneration in plant communities, pp. 125-165. CAB International, UK.
- Julliot, C. 1997. Impact of seed dispersal by red howler monkeys *Alouatta seniculus* on the seedling population in the understory of tropical rainforest. *Journal of Ecology* 85:431-440.
- Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo y G. Ganade 1997. Edge-related changes in environment and plant responses due to forest fragmentation in Central Amazonia. En: W. F. Laurance and R. O. Bierregaard, Jr. (Eds.). *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*, pp. 33-44. The University of Chicago Press, Chicago.
- Kirk, A. 1992. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz Province, Bolivia, during spring. *Folia Entomológica Mexicana* 84 : 45- 54.
- Klein, B. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Lambert, J.E. 1999. Seed handling in chimpanzees (*Pan troglodytes*) and redtail monkeys (*Cercopithecus ascanius*): implications for understanding hominoid and cercopithecine fruit-processing strategies and seed dispersal. *American Journal of Physical Anthropology* 109: 365-386.
- Lambert, J. E. y C. A. Chapman. 2005. The fate of primate-dispersed seeds: deposition pattern, dispersal distance and implications for conservation. En: P.-M. Forget, J. Lambert, P. Hulme and S. B. Vander Wall (Eds.). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*, pp: 137-150. CABI, Oxon, UK.
- Larsen, T.N., M. Williams y C. Kremen. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8:538-547.

- Malcolm, J.R. 1997. Insect biomasa in Amazonian forest fragments. En Stork, N.E., J. Adis y R.K. Didham. Canopy Arthropods. Chapman & Hall. Londres.
- McCann, C., K. Williams-Guillen, F. Koontz, AA. Roque Espinoza, JC. Martinez Sanchez y C. Koontz. 2003. Shade coffee plantations as wildlife refuge for mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Nicaragua. En: Marsh, L. Primates in Fragments, pp: 321 – 342. Kluwer Press, New York.
- McConkey, K.R. 2000. Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forest of Barito Ulu, Central Borneo. American Journal of Primatology 52:13-29.
- Monro, A.K., y D.T. Jones y M.E. Araujo. 2006. Taxonomic capacity can improve environmental and economic sustainability in biodiversity-rich shade coffee farms in El Salvador. Systematics and Biodiversity 4:1-8.
- Mora- Ardilla, F. 2007. Papel de los vertebrados herbívoros en la dinámica de la comunidad de plántulas en bosques secundarios de la región de Marqués de Comillas, Chiapas, México. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas. Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Muench, C. 2006. Corredores de vegetación y conectividad de hábitat para el tapir (*Tapirus bairdii*) en la selva lacandona, Chiapas. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Norconk, M. A., Grafton, B.W. y Conklin-Brittain, N.L. 1998. Seed dispersal by neotropical seed predators. American Journal of Primatology 45:103-126.
- Onderdonk, D. y C.A. Chapman. 2000. Coping with forest fragmentation: The primates of Kibale National Park, Uganda. International Journal of Primatology 21:587-611.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. UNAM- de cultura económica. México. 521pp.
- Philpott, S.M. y I. Ambrecht. 2006. Biodiversity in tropical agroforests and the

ecological role of ants and ant diversity in predatory function. *Ecological Entomology* 31:369-377.

Pineda, E. G., Halffter, C. Moreno y F. Escobar. 2005. Transformación del bosque de niebla en agroecosistemas cafetaleros: cambios en la diversidad alfa y beta de tres grupos faunísticos. En Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. *Sobre diversidad biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*, pp: 177- 190. España.

Ponce-Santizo, G., E. Andresen, E. Cano y A. Cuarón. 2006. Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38: 390-397.

Quintero, I. y T. Roslin. 2005. Rapid recovery of duna beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86:3303-3311.

Reid, F. 1997. *A Field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press, New York. 334pp.

Rice, R., y R. Greenberg. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio* 29:167-173.

Rzedowski, J. 1988. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México. 432pp.

Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez- Velásquez, y S. Sánchez- Beltran. 1995. Soil and vegetation patterns in the Tropical forest at Chajul southeast Mexico. En Simorangkir, E. (Ed). *Proceeding of the Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3^a ed Conference on Forests Soils (ISSS-AISS-IBG). Volume 8*. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.

Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15-29.

Sokal, R. y J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3a ed. W.H. Freeman & Co. New York. 887pp.

Spector, S., y S. Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetles

- assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica* 35: 394-404.
- Stevenson, P., M.C. Castellanos, J. C. Pizarro y M. Garavito. 2002. Effects of seed dispersal by three Atelinae monkey species on seed germination at Tinigua National Park, Colombia. *International Journal of Primatology* 23: 1187-1204.
- Stoner, K., K. Vulinec, S. J. Wright y C. Peres. 2007. Hunting and plant community dynamics in tropical forests: a synthesis and future directions. *Biotropica* 39: 385-392.
- Vander Wall, S. y W. Longland. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one?. *Trends in Ecology and Evolution* 19:155- 161.
- Vulinec, K. 2000. Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), Monkeys, and Conservation in Amazonia. *Florida Entomologist* 83: 229-240.
- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34: 297-309.
- Vulinec, K., J. Lambert y D. Mellow. 2006. Primate and dung beetle communities in secondary growth rain forests: implications for conservation of seed dispersal systems. *International Journal of Primatology* 27: 855-879.
- Wehncke, E., C. Numa Valdez y C. Domínguez. 2004. Seed dispersal and defecation Patterns of *Cebus capucinus* and *Alouatta palliata*: consequences for seed dispersal effectiveness. *Journal of Tropical Ecology* 20: 535-543.
- Wright, S.J., y H. Duber. 2001. Poachers and forest fragmentation alter seed dispersal, seed survival, and seedling recruitment in the palm *Attalea butyraceae*, with implications for tropical tree diversity. *Biotropica* 33: 583 – 595.
- Wright, S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73-86.

Wright, S.J., K. Stoner, N. Beckman, R. T. Corlett, R. Dirzo, H.C. Muller-Landau, G.

Núñez-Iturri, C.A. Peres y B.C. Wang. 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences of plant regeneration. *Biotropica* 39: 289-291.