



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

**Dispersión y depredación de semillas de *Spondias mombin* L.
(Anacardiaceae) por animales terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas,
México.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ASENETH UREÑA RAMÓN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DRA. LIVIA LEÓN PANIAGUA

FACULTAD DE CIENCIAS

DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2015



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ECOLOGÍA

**Dispersión y depredación de semillas de *Spondias mombin* L.
(Anacardiaceae) por animales terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas,
México.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ASENETH UREÑA RAMÓN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

COMITÉ TUTOR:

DRA. LIVIA LEÓN PANIAGUA

FACULTAD DE CIENCIAS

DRA. ELLEN ANDRESEN

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD

MÉXICO, D.F. AGOSTO, 2015

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina, en su sesión ordinaria del día 13 de enero de 2014, aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del Posgrado en Ciencias Biológicas, de la alumna **UREÑA RAMÓN ASENETH** con número de cuenta **400017736** con la tesis titulada: **"DISPERSIÓN Y DEPREDACIÓN DE SEMILLAS DE *Spondias mombin* L. (ANACARDIACEA) POR ANIMALES TERRESTRES DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS, MÉXICO"**, bajo la dirección del **Dr. RODRIGO ANTONIO MEDELLIN LEGORRETA**:

Presidente: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO
Vocal: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
Secretario: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PÁNIAGUA
Suplente: DR. GABRIEL GUTIÉRREZ GRANADOS
Suplente: DRA. ELLEN ANDRESEN

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 03 de julio de 2015.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, por el apoyo brindado a lo largo de este camino.

Al CONACyT por otorgarme la beca número 263388, para la realización de mis estudios de Maestría. Al apoyo otorgado por IdeaWild por facilitar parte del equipo utilizado para llevar a cabo el trabajo de campo. A BIOCONCIENCIA y The Rufford Small Grant, por contribuir al financiamiento para la realización del presente trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Al Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta, por aceptarme en su equipo, por su apoyo, sus consejos, su confianza y por enseñarme como se hacen las cosas. Alguien que me pude tener sentada durante horas, solo escuchándolo.

A mis compañeros de laboratorio, personas que destilan pasión por lo que hacen y te saben ponen en tu lugar. De todos aprendí.

A mi comité tutorial, la Dra. Livia León Paniagua y Dra. Ellen Andresen, por sus valiosas observaciones, paciencia y honestidad.

A los revisores de esta tesis; Dr. Gabriel Gutiérrez Granados, Dr. Rukik Hermann List Sánchez, Dra. Julieta Benítez Malvido, por sus valiosos comentarios para mejorar este documento.

A mi familia y amigos, siempre incondicionales, siempre apóyame sin importar que tan mal me ponga.

A aquellos que me dijeron “¡claro que puedes!” cuando más lo necesité, ustedes saben quiénes son.

A los que me dijeron “no es lo tuyo”, “no te va a gustar”, “no vas a aguantar”, también saben quiénes son.

ÍNDICE

1. RESUMEN	7
2. ABSTRACT	9
3. INTRODUCCIÓN y ANTECEDENTES	11
4. OBJETIVOS	15
4.1. General	15
4.2. Particulares	15
5. HIPÓTESIS	16
6. MÉTODOS	17
6.1. Área de Estudio	17
6.1.1. Sitio conservado	17
6.1.2. Sitio perturbado	18
6.2. Especie de planta focal	19
6.3. Muestreo	20
6.3.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo----	20
6.3.2. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en cautiverio-	23
6.3.3. Manipulación de frutos por invertebrados	24
6.4. Análisis de datos	24
7. RESULTADOS	25
7.1.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo----	25
7.1.2. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en cautiverio -	27
7.1.3. Manipulación de frutos por invertebrados	29
8. DISCUSIÓN	33
8.1.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo----	33
8.1.2. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en cautiverio-	34
8.1.3. Manipulación de frutos por invertebrados	36
8.1.4.	
9. CONCLUSIONES	40

Lista de figuras y cuadros

- Figura 1:** Ubicación de la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA), considerado como hábitat conservado y los sitios perturbados1 y 2 ubicados dentro del Ejido Playón de la Gloria, considerados como hábitat perturbado en el presente estudio ----- **16**
- Figura 2:** Excluidores de fauna. A la derecha de la imagen (frente) se observa el excluidor con entradas de 20 cm x 20 cm (Eg) y a la izquierda (fondo), el excluidor con entradas de 5 cm x 5 cm (Emg) ----- **19**
- Figura 3:** Frutos roídos de *S. mombin* encontrados dentro de los excluidores de fauna -----**20**
- Figura 4:** Ejemplar de *Cuniculus paca* en tránsito nocturno en la zona de excluidores de fauna, distinguibles al fondo de la imagen -----**23**
- Figura 5:** Frutos roídos (media \pm EE) por vertebrado pequeños en cada uno de los tratamientos (Eg, Emg C) y en cada sitio de estudio. **= indica diferencias significativas (prueba de contraste, $p=0.001$) ----- **24**
- Figura 6:** Endocarpios recuperados durante de cinco días, en el encierro de *Tapirus bairdii* en el ZOOMAT. De los endocarpios recuperados, ocho fueron completamente destruidos ----- **25**
- Figura 7:** Porcentaje de semillas infestadas por brúquidos (media \pm E.E; $p=0.7650$) -----**27**
- Figura 8:** Promedio de frutos enterrados por *Prolobodes* sp. por tratamiento en los tres sitios de muestreo. Se muestran los valores promedio de la proporción \pm EE. * $p=0.001$, ** $p=0.0002$; prueba *post hoc* HSD Tukey -----**28**
- Figura 9:** Correlación entre el número total de frutos roídos y el número de frutos enterrados. Coeficiente de correlación $r= -.320$, $p=0.0324$ ----- **29**
- Cuadro 1:** Número e integridad de los endocarpios recuperados en los encierros de los frugívoros en cautiverio. En ninguno de los casos se recuperó el 100% de los endocarpios, ya que algunos frutos fueron robados por individuos de *Dasyprocta punctata* y *Ortalis* sp. en libertad ----- **26**

1. RESUMEN

Spondias mombin, es una especie de árbol pionero con semillas grandes que contribuye al establecimiento de especies de bosque maduro en los bosques tropicales. En Centro y Sudamérica, *S. mombin* forma parte de la dieta de frugívoros arborícolas y terrestres, mientras que en México se ha reportado como un recurso constante en la dieta de frugívoros arborícolas. Sin embargo, la información sobre su dispersión y depredación terrestre, aún es muy limitada. En el presente trabajo se comparó la dispersión y depredación de endocarpios de *S. mombin* por frugívoros terrestres, en un sitio conservado y dos perturbados de la selva Lacandona, Chiapas. Se seleccionaron quince árboles de *S. mombin* debajo de los cuales se situaron dos excluidores de fauna y un cuadrante control; en cada uno de éstos se colocaron 40 frutos de *S. mombin*. Se obtuvo el número de frutos roídos por mamíferos, el número de frutos enterrados por chinches subterráneas, y el porcentaje de endocarpios infestados por brúquidos. Se ofrecieron frutos de *S. mombin* a frugívoros terrestres en cautiverio y se midió el número de endocarpios recuperados.

No existió de remoción de frutos de *S. mombin* por frugívoros terrestres, en campo. El número de frutos roídos fue significativamente mayor en el sitio perturbado uno, donde también se registró el porcentaje más alto de infestación por brúquidos. *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu*, *Tayassu pecari* tienen un alto potencial como depredadores de endocarpios de *S. mombin*. Se observó la acción de una probable nueva especie de chinche excavadora sobre los frutos de *S. mombin*, siendo esta la principal responsable de los frutos enterrados, misma que fue significativamente mayor en el sitio perturbado dos. Se recomienda realizar estudios más detallados sobre el papel de los frugívoros terrestres como dispersores y depredadores de semillas grandes, así como el efecto que pudieran tener sobre la germinación de éstas y la estructura de la vegetación en los bosques tropicales de México.

2. ABSTRACT

Spondias mombin, is a pioneer tree species with large seeds that contributes to the establishment of trees of mature tropical forest. In Central and South America *S. mombin*, is part of the diet of arboreal and terrestrial frugivorous, while in Mexico it has been reported as a constant resource in the diet of arboreal frugivorous. However, little information is available regarding the terrestrial dispersers and predators. In this research we compared the dispersion and destruction of endocarps by terrestrial frugivorous of *S. mombin* in a conserved-forest site and two disturbed sites at the Lacandon rain forest, Chiapas. We selected fifteen trees of *S. mombin*, under which we placed two exclosures for terrestrial frugivores and a control quadrant. In each of these were placed 40 fruits of *S. mombin*. We quantified fruit number gnawed by mammals, the number of fruits buried by bugs, and the percentage of infestation by bruchids. We offered *S. mombin* fruits to terrestrial frugivores in captivity and quantified the number of recovered endocarps. We collected, in each of the sampled trees, one hundred endocarps and obtained the percentage of endocarps infested by bruchids.

There was no removal of *S. mombin* fruits by terrestrial frugivorous, in field. The number of gnawed fruit was significantly higher in the site disturbed one, as well as the percentage of infestation by bruchids. *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu*, *Tayassu peccary* have a high potential as seed predator of *S. mombin*. We observed the of a probable new species of bug excavator on the fruit of *S. mombin*. This insect was responsible for fruit burial, which was significantly higher in the in the site disturbed two. We recommended more detailed studies to assess the role of terrestrial frugivorous as seed dispersers and predators of large seeds, and its effect on the germination of these and the structure of the vegetation in the tropical forests of Mexico.

3. INTRODUCCIÓN y ANTECEDENTES

Durante décadas las interacciones planta-animal han sido estudiadas con el fin de comprender los factores que determinan su funcionamiento. Una de las interacciones más importantes en los ecosistemas terrestres, es la dispersión de semillas por animales (Janzen, 1970; Jordano et al., 2009). La dispersión de semillas en general, es el proceso a través del cual la progenie de las plantas (semillas), coloniza nuevos espacios al ser transportada lejos del árbol parental por diversos vectores o agentes dispersores (Herrera, 2002). Este desplazamiento de semillas tiene numerosas consecuencias ecológicas, genéticas y evolutivas para las plantas, p. ej.: permite la evasión a la depresión endogámica, el escape al ataque de patógenos y depredadores y la regeneración natural de la vegetación (Nathan et al., 2009). Así mismo, el transporte de semillas hacia nuevos sitios contribuye a determinar el rango de distribución de las plantas, y moldea la estructura de las comunidades vegetales a escalas locales y regionales (Levin et al., 2003).

Existen diversos medios a través de los cuales las semillas son transportadas lejos de la planta parental, siendo los principales vectores: el viento (anemocoria), el agua (hidrocoria) y los animales (zoocoria). El transporte de semillas por animales es uno de los principales medios de dispersión en los bosques tropicales, pues entre el 50% y 90% de las especies leñosas de este ecosistema, depende de la zoocoría para movilizar sus propágulos (Iluz, 2011; Beaune et.al., 2013). La zoocoría generalmente se manifiesta de tres formas: a) epizoocoria, cuando los frutos o semillas se adhieren al cuerpo de un dispersor ayudadas por sustancias pegajosas o estructuras mecánicas, b) sinzoocoria, cuando son transportadas y almacenadas intencionalmente para su posterior consumo; y c) endozoocoria (Denis et al., 2007). La Endozoocoria se refiere a la ingesta de semillas y su posterior deyección o regurgitación (Nathan, et. al., 2008). La endozoocoria generalmente está relacionada con plantas que desarrollan frutos carnosos que resultan atractivos para los frugívoros (Black, 2011).

Cuando los frutos caen directamente de la planta madre al suelo, se encuentran generalmente en altas densidades, quedando a expuestos de diversas formas de manipulación de organismos mutualistas (dispersores) o antagonistas (depredadores y patógenos) (Kissling et. al., 2009; Corlett y Primack, 2005). Ilustrando lo anterior, algunos tipos de insectos, como especies de escolítidos y brúquidos (Coleoptera) son responsables

de la depredación de un alto porcentaje de semillas que se encuentran en el suelo del bosque tropical (Dracxler et al., 2011), mientras que algunas especies de hormigas se han destacado como eficaces dispersores (Heil, 2010). Entre los vertebrados terrestres, algunas especies de roedores como los heterómidos (Rodentia. Heteromyidae) son importantes devoradores de semillas, mientras que los dasiproctidos (Rodentia: Dasyproctidae) contribuyen a la dispersión y geminación, enterrando las semillas antes de consumirlas (Forget, 1996; Sunyer et al., 2013).

Por su parte, los ungulados (Perissodactyla y Artiodactyla), juegan un papel muy significativo en la dispersión y depredación de un importante número de especies de semillas (Beck, 2005; O'Farrill et al., 2010). Algunos estudios sugieren que en los bosques tropicales, algunos ungulados podrían estar entre los principales dispersores terrestres para semillas grandes (>1cm) cuyos frutos caen al suelo (Melo et al., 2010; Altrichte et al., 2000; Corlett y Primack, 2005). Las semillas grandes generalmente pertenecen a especies leñosas tolerantes a la sombra, un elemento predominante en los bosques tropicales maduros (Corlett y Primack, 2005). Estas semillas representan un recurso de gran valor para los animales que las consumen y para las plantas que las producen, ya que poseen una mayor reserva de nutrientes útiles para los animales, y que permite a las plántulas emerger y sobrevivir bajo el dosel del bosque (Bodmer, 1991a). Para que estas especies con menores requerimientos de luz se puedan establecer de manera exitosa, es necesario que existan las condiciones ambientales de sombra, humedad y temperatura adecuadas, las cuales están generalmente ligadas a la presencia previa de plantas pioneras o pioneras tardías, como parte del proceso de regeneración natural del bosque.

Entre las especies pioneras tardías de los bosques tropicales, Griscom et. al. (2011) identificaron a *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae), como una especie capaz de enriquecer la diversidad florística de un sitio, de atraer a los dispersores de semillas y de facilitar el proceso de regeneración de los bosques tropicales. Un parte importante de las semillas de *S. mombin* son dispersadas por animales que obtienen los frutos de las copas de los árboles como murciélagos (Galindo-González, 1998 y 1999), primates (Muñoz et al., 2005) y aves (Stevenson, 2007). Sin embargo, un alto porcentaje de los frutos de esta especie se acumulan debajo de la copa o en las proximidades del árbol parental, donde hasta un 90% de las semillas puede ser depredado por roedores o insectos (Janzen, 1985) o ser removidas por vertebrados terrestres.

En Centro y Sudamérica, *S. mombin* se ha documentado como parte de la dieta estacional de vertebrados terrestres como: *Mazama americana* (Gayot et al., 2004), *Tapirus terrestris* (Hibert et al., 2013), *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu* (Beck, 2005), *Eira barbara*, (Justiniano et al., 2001) y *Ctenosaura similis* (Traveset, 1990), entre otros. En algunos de estos casos, los frutos de *S. mombin* pueden ser uno de los elementos más importantes en la dieta estacional de ciertos los frugívoros (Henry et al; 2000). En México, gran parte de lo que se conoce sobre la dispersión de *S. mombin*, se centra en su dispersión arborícola; la información disponible sobre sus dispersores y depredadores terrestres, aún es muy limitada. Los frutos de esta especie han sido reportados como una fuente de alimento utilizada por *Pecari tajacu* y *Tayassu pecari* en el bosque tropical caducifolio (Martínez-Romero y Mandujano, 1995; Pérez-Cortez y Reyna-Hurtado, 2008). Mientras tanto, otras especies del género *Spondias* (p. ej: *S. purpurea*), se han mencionado como parte de la alimentación de *Odocoileus virginianus sinaloae* (Mandujano et al., 1997), *Canis latrans vigilis* (Guerrero et al., 2002) y *Urocyon cinereoargenteus nigrirostris* (Álvarez-Castañeda y Lopez-Formet, 1995). Basado en lo anterior, se puede deducir que la dispersión de frutos de *S. mombin* que se encuentran en el suelo del bosque, depende de que éstos sean consumidos por vertebrados medianos (0.5 - 10 kg; Gallina et al., 2008) y/o grandes (≥ 10 kg; Silva & Tabarelli, 2001).

En las últimas décadas, los bosques tropicales perennifolios de México, como en otras partes del mundo, han sido blanco de la tala ilegal y de políticas de manejo inadecuadas, dando lugar a un mosaico de tierras agrícolas y ganaderas pobres en biodiversidad (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007). Esta pérdida de cobertura forestal, es una de las principales causas de la reducción poblacional de especies de animales grandes (p.ej. *Tapirus terrestris*, *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*). Lo anterior, aunado al efecto que otras actividades humanas como la cacería tienen sobre la fauna, dan origen al fenómeno conocido como “defaunación” el cual se caracteriza por la ausencia de animales, principalmente grandes, en áreas forestales donde la vegetación se percibe en buen estado (ver: Dirzo y Miranda, 1991; Redford, 1992). Este fenómeno propicia la alteración de los procesos ecológicos responsables de mantener la biodiversidad de los bosques tropicales, hecho que podría tener repercusiones a largo plazo que aún desconocemos (ver Dirzo y Mendoza, 2007; Flávia et al. 2012; Harrison et al., 2013).

En vista de lo anterior, presente trabajo contribuyó a ampliar nuestro entendimiento sobre la dispersión y depredación de *S. mombin* por animales terrestres en el bosque tropical

perennifolio de México, y cómo estos procesos pueden ser afectados por la perturbación del hábitat. Esta información podrá ser usada en futuros trabajos sobre los factores bióticos que afectan el destino final de semillas en general y en particular de las semillas grandes. De igual forma, servirá como la base para la elaboración de estrategias que fomenten la regeneración natural de los bosques tropicales.

4. OBJETIVOS

4.1. General

- Comparar la dispersión y depredación de semillas de *Spondias mombin* L. (Anarcadeacea), por animales terrestres en un hábitat conservado y un hábitat perturbado de la selva Lacandona, Chiapas, México.

4.2. Particulares

- Determinar las especies de animales frugívoros terrestres que consumen los frutos de *Spondias mombin* en hábitat conservado y perturbado, en la selva Lacandona.
- Establecer el papel como posibles dispersores y/o depredadores de semillas de *S. mombin*, de los principales vertebrados frugívoros terrestres, medianos y grandes, de la selva Lacandona, mediante pruebas en cautiverio.
- Cuantificar la infestación de *S. mombin* por brúquidos (Coleoptera: Bruchidae), debajo del árbol parental en hábitat conservado y perturbado.

5. HIPÓTESIS

Ha1. En el hábitat conservado, donde se asume que la riqueza y/o abundancia de frugívoros terrestres es mayor, la dispersión y depredación de *S. mombin* será llevada a cabo por un mayor número de especies en comparación con el hábitat perturbado.

Ha2. Debido a que *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu* son conocidos depredadores de semillas grandes con testa dura (p.ej.: *Atalea butyraceae*; Cerón, 2009), se espera que sean los principales depredadores de las semillas de *S. mombin*, mientras que *Tapirus bairdii*, *Mazama temama*, *Odocoileus virginianus* y *Dasyprocta punctata*, sean los principales dispersores.

Ha3. Dado que el índice de infestación de semillas por bruquidos (Bruchidae) tiende a ser mayor en los hábitats perturbados (Takakura, 2002), se espera que la depredación por estos insectos, sea menor en el hábitat conservado en comparación con el hábitat perturbado.

6. MÉTODOS

6.1. Zona de Estudio

La Selva Lacandona, ubicada al este del estado de Chiapas, es una de las regiones que alberga gran parte de la biodiversidad de México (Vásquez y Ramos, 1992; Medellín, 1994; INE, 2000), cobijando un gran número de especies amenazadas o en peligro de extinción, por lo que es considerada como una zona de gran importancia para la conservación en México (Dirzo y Raven, 2007). La extensión original de la Selva Lacandona era aproximadamente de 1.5 millones de has, de las cuales se ha perdido más de dos terceras partes a lo largo de la segunda mitad del siglo XX (INE, 2000), siendo la ganadería extensiva y la agricultura las principales causas de deforestación en la región (Mendoza y Dirzo, 1999). Desde los años 70's, cuando se decretó la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (RBMA; INE, 2000), la Selva Lacandona ha sido objeto de políticas administrativas discordantes que dieron como resultado prácticas de manejo insostenibles (Daltabitt et al., 1994). A pesar de lo anterior, la región aún se considera hogar de importantes poblaciones de especies en peligro de extinción como el jaguar (*Panthera onca*) y el tapir (*Tapirus bairdii*) en México (Aranda 1996; De la Torre, 2009).

El clima predominante en la mayor parte de la región es de tipo cálido-húmedo Am (W), según la clasificación de Köppen modificada por García (1973). La precipitación promedio anual varía entre 2500 mm y 3500 mm, presentándose la mayor (1500-3500) precipitación en los meses de mayo a diciembre (temporada de lluvias) y la menor precipitación de enero a abril (temporada seca). La humedad relativa anual promedio es de 80% y la temperatura promedio anual de 24.7°C (INEGI 2007; INE 2007). En el presente estudio se seleccionaron dos tipos de hábitat en base a su estado de conservación (Fig.1):

6.1.1. Hábitat conservado

Ubicado dentro de la Reserva de Montes Azules (RBMA), la cual se localiza al sureste del estado de Chiapas y al noroeste del río Lacantún. La reserva tiene una superficie total de 331,200 ha, representando el 34.6% de la superficie de la Selva Lacandona (INE, 2000). La zona incluye varios tipos de vegetación entre los cuales predomina el bosque tropical perennifolio (Mendoza y Dirzo, 1999; INE, 2000). Se han reportado un total de 112 especies de mamíferos para la RBMA, de las cuales 17 son endémicas a Mesoamérica. El 57% de los mamíferos registrados en la zona son murciélagos (64 especies); además

la RBMA alberga siete especies de marsupiales, cuatro especies del orden Xenarthra, dos de primates, la única especie de perisodáctilo en México (*Tapirus bairdii*), cuatro especies de artiodáctilos y 12 especies de carnívoros (Medellín, 1994; INE, 2000).

6.1.2. Hábitat perturbado

Se ubica dentro del municipio Marqués de Comillas, en el ejido Playón de la Gloria, al sureste del río Lacantún. El ejido Playón de la Gloria, cuenta con una superficie aproximada de 204,402 ha. Entre 1976 y 1996, la proporción del área destinada a la ganadería aumentó significativamente, pasando de 1,401 a 30,693 ha, lo cual significó una reducción en la cobertura forestal de más del 40% (De Jong et al, 2000). Para el presente estudio, el hábitat perturbado se trabajó en dos sitios:

a) Sitio perturbado 1 (SP1): representa el sitio con el mayor grado aparente de perturbación. Se encuentra ubicado a un kilómetro del poblado de Playón y cuenta con una superficie aproximada de 300 ha. Este sitio es un remanente de bosque tropical perennifolio, mezclado con un antiguo cultivo de cacao rústico (*Theobroma cacao*), mismo que desde hace aproximadamente 10 años dejó de ser utilizado con fines comerciales. Sin embargo, a la fecha aún se realizan extracciones ocasionales de especies maderables, y periódicamente se hacen trabajos de limpieza removiendo muchas de las plántulas que logran establecerse entre una limpia y otra. El SP1 es colindante con una variedad de cultivos como maíz, guayaba y cítricos.

b) Sitio perturbado 2 (SP2): cuenta con una superficie aproximada de 480 ha y se encuentra ubicado a tres kilómetros del poblado de Playón. Este sitio está conformado por un fragmento de bosque aún en aparente buen estado de conservación, el cual se encuentra protegido por el programa de Pago por Servicios Ambientales (ProArbol, SEMARNAT). Así mismo, el sitio también alberga un antiguo cultivo de cacao, el cual dejó de ser utilizado con fines comerciales desde hace aproximadamente 15 años (com. pers. dueños de la tierra).



Fig. 1: Ubicación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), considerado como hábitat conservado y los sitios perturbados 1 y 2 ubicados dentro del Ejido Playón de la Gloria, considerados como hábitat perturbado en el presente estudio.

6.2. Especie de planta focal

Spondias mombin L. (Anacardiaceae)

En México existen tres especies del género *Spondias*: *Spondias mombin*, *S. radlkoferi* y *S. purpurea*. *S. mombin*, es una especie común en el neotrópico la cual puede llegar a medir de 20 a 30 m de alto y tener un diámetro a la altura del pecho (DAP) entre 90 y 120 cm. El tronco es recto, con las ramas horizontales o ascendentes y la copa redondeada. De acuerdo a la localidad se les conoce con diferentes nombres como: jobo, jobillo, ciruela colorada, ciruela, ciruela amarilla, noma, entre otros. Es una especie que ocurre en estados sucesionales tempranos y tardíos en una gran variedad de suelos. Se puede localizar en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1,200 msnm. A veces está presente en pendientes escarpadas, pero crece más a menudo en llanos y en las riberas de los arroyos (Pennington & Sarukan, 2005). El periodo de fructificación de *S. mombin* dura de 3 a 4 semanas. Los frutos son drupas carnosas de color amarillo que maduran entre junio y octubre, miden entre 2 y 2.5 cm de grosor y entre 3 y 4 cm de largo. Poseen entre 1 y 4 semillas mayores a 1.4 cm, mismas que se encuentran resguardadas dentro

de una testa dura y fibrosa similar a una nuez (endocarpio; Pennington & Sarukan, 2005). Algunos árboles de gran tamaño pueden producir más de 100 kg de fruta por año, comenzando la producción cuando el árbol tiene aproximadamente 5 años de edad (Francis, 1992).

De acuerdo con estudios previos, *S. mombin* juega un papel substancial en los procesos de regeneración natural. Griscom y Ashton, (2011), describieron un proceso por medio del cual al sembrar *S. mombin* se favorece la diversidad florística de paisajes en restauración. Los frutos de *S. mombin* pueden ser un fuerte atrayente para potenciales dispersores, y de esta forma favorecer el establecimiento de especies con mayores requerimientos de sombra y humedad (Cairns, et. al., 2003; Pennington & Sarukan, 2005). Fragoso, et. al., (2003), reportaron que en 356 excretas de *Tapirus terrestres* en la amazonia de Brasil, se encontraron 1788 semillas de *S. mombin*, siendo la segunda especie de fruta más consumida por esta especie. Por su parte Beck (2005), en una revisión bibliográfica sobre *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu*, encontró que *S. mombin* era un componente significativo de su dieta.

6.3. Muestreo

6.3.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo

En cada uno de los dos hábitats se eligieron cinco árboles de *S. mombin*: cinco en el sitio conservado y cinco en cada uno de los sitios perturbados. Los árboles se escogieron en base a las siguientes características: 1) al momento de ser seleccionados debían estar en floración o contar con la presencia de frutos en desarrollo, para aumentar las posibilidades de que fructificara y sirviera de atrayente para los animales y 2) preferentemente debía haber evidencia de la presencia de fauna terrestre en la zona cercana a los árboles (senderos, excretas, rascaderos, etc.), para asegurar que existiera fauna que pudiera ser atraída hacia los árboles focales. A cada uno de los 15 árboles se le midió el diámetro de la copa y el diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP). La distancia mínima entre los árboles fue de 80 m y la máxima de 200 m, dentro de cada sitio.

Para determinar cuáles eran las especies de dispersores terrestres de *S. mombin* en cada sitio, se estableció una parcela de 6 m x 5 m a partir de la base del tronco, bajo la copa de cada árbol focal. En ésta superficie, se removieron todos los frutos y endocarpios visibles de *S. mombin* y se marcaron tres cuadrantes de 1 m x 1 m; en dos de ellos se colocó un exclusor de fauna y el otro fue un cuadrante control (Fig.2). Los dos exclusores de fauna

se elaboraron con malla de alambre con una luz de 2 cm. Las dimensiones de los exclusores fueron de 1 m x 1 m x 0.70 m, formando un espacio cerrado para evitar que cayeran frutos dentro del cuadrante. A cada lado de los exclusores se abrió una entrada, de acuerdo al tamaño de los animales que se deseaba excluir: 1) Exclutor de mamíferos grandes (Eg) con entradas de 20 cm x 20 cm, para permitir el acceso a los vertebrados medianos y pequeños (p.ej. sereques y pequeños roedores) y evitar la entrada de la fauna grande (p. ej.: tapir), y 2) Exclutor de mamíferos medianos y grandes (Emg) con entradas de 5 cm x 5 cm para permitir el acceso exclusivo de vertebrados pequeños. El control (C) consistió en un cuadrante de 1 m x 1 m, sobre el cual se colocó una malla mosquitera a 1.5 m sobre el nivel del suelo, sostenida mediante cuerda de nylon atada a los árboles vecinos, con el fin de mantener un mayor control posible sobre el número de semillas dentro del cuadrante. Todas las estructuras se colocaron un mes antes del inicio de la fructificación de los árboles, para permitir que la fauna local se habituara a ellos.



Fig. 2. Exclutores de fauna. A la derecha de la imagen (frente) se observa el exclutor con entradas de 20 cm x 20 cm (Eg) y a la izquierda (fondo), el exclutor con entradas de 5 cm x 5 cm (Emg).

Una vez iniciado el período de fructificación de *S.mombin*, se colocaron 40 frutos dentro de cada uno de los tres cuadrantes, dando un total de 120 frutos por cada árbol o unidad experimental. Debido a la rápida descomposición de los frutos una vez en el suelo (de dos a tres días; obs. pers.), para los experimentos se colectaron frutos de la copa de los árboles experimentales, seleccionando aquellos cuyo tamaño se aproximara al de los frutos maduros (ver arriba), pero que aún no tuvieran el color amarillo característico. Debido a complicaciones logísticas en campo, los experimentos de los tres sitios de estudio no se iniciaron al mismo tiempo sino que se escalonaron con tres semanas de diferencia entre un sitio y otro. Cada dos días, por un periodo de tres semanas, se revisaron las unidades experimentales y se cuantificó: 1) el número de frutos removidos y, 2) el número de frutos roídos. Se consideró como fruto roído a todo aquel fruto que mostrara señales de pérdida parcial o total del mesocarpio o pulpa (Fig.3). Los frutos roídos se dejaron en el mismo sitio con la intención de observar si había actividad de los animales sobre ellos.

Para registrar la actividad de los frugívoros medianos y grandes, en cada sitio de muestreo (RBMA, SP1 y SP2) se colocó un total de dos cámaras-trampa marca Bushnell modelo Trophy-cam, a 45 cm del suelo. Las cámaras se cambiaron de locación a otros dos árboles de muestreo, al término de siete días. Las cámaras se programaron para tomar una fotografía cada tres minutos; cada cámara permaneció activa un total de 21 días por sitio (dos cámaras x 21 días= 42 días). Se registraron los datos sobre la especie visitante, número de individuos, la hora de la visita y la cantidad de visitas por especie.



Fig. 3: Frutos roídos de *S. mombin* encontrados dentro de los excluidores de fauna.

6.3.2. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en cautiverio

Para establecer el papel como dispersores y/o depredadores de endocarpios de *S. mombin*, de los frugívoros terrestres medianos y grandes presentes en la selva Lacandona, se llevaron a cabo pruebas con seis especies de ungulados y un roedor (*Pecari tajacu*, *Tayassu pecari*, *Tapirus bairdii*, *Mazama temama*, *Odocoileus virginianus* y *Dasyprocta punctata*) en condiciones de cautiverio, dentro del Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZOOMAT, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas; García, et. al. 2008).

Se colectaron frutos maduros de *S. mombin*, los cuales se desinfectaron antes de ser almacenados en bolsas plásticas y transportados al ZOOMAT en una hielera. A cada una de las especies de estudio, se le ofrecieron 100 frutos de *S. mombin* junto con su alimento regular, por única ocasión. Durante los cinco días posteriores se realizaron revisiones matutinas de los encierros para colectar y cuantificaron los endocarpios, mismos que se clasificaron en una de tres categorías: 1) defecados, cuando las semillas eran encontradas dentro de las excretas, 2) escupidos o regurgitados, cuando las semillas se encontraron lejos de las letrinas y sin rastro de materia fecal y 3) roídos; cuando el mesocarpio fue parcialmente consumido y con marcas evidentes de dientes.

6.3.3. Manipulación de frutos por invertebrados

- ***Bruchidae***

Para determinar el porcentaje de infestación de brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) sobre los endocarpios de *S. mombin*, se colectaron 100 endocarpios sin pulpa debajo de cada uno de los árboles seleccionados, éstos se revisaron en busca de los característicos orificios de salida hechos por los brúquidos. No se hizo diferencia en base a la antigüedad de los endocarpios colectados. Para la identificación de los orificios de salida de los brúquidos, se utilizaron las imágenes publicadas por Janzen (1985) y la identificación visual por tamaño del orificio de salida (R. Dirzo, com. pers.).

- ***Cydnidae***

Durante el transcurso de la fase de campo del presente trabajo, se observó que un alto porcentaje de frutos de *S. mombin* eran enterrados por una especie, posiblemente nueva, de chinche subterránea (Hemiptera: Cydnidae), por lo cual se consideró pertinente cuantificar su efecto (a pesar de que no estaba originalmente contemplado en los objetivos e hipótesis del presente trabajo). Se consideraron como frutos enterrados aquellos que estuvieran cubiertos total o parcialmente por tierra. Cada dos días se cuantificó el número de frutos enterrados por cidnidos, en cada una de las cinco unidades experimentales por sitio. En todos los casos, para verificar que los frutos habían sido enterrados por cidnidos, se desenterraron y se verificó la presencia de las chinches debajo de los frutos. Todos los frutos enterrados se colocaron nuevamente en su lugar original.

6.4. Análisis de datos

Las variables de respuesta que se analizaron fueron: 1) el promedio de frutos roídos, 2) el promedio de frutos enterrados. Los datos obtenidos en campo se analizaron en base a dos factores: 1) el tipo de cuadrante (excluser Eg, excluser Emg, control), y 2) sitio de estudio (RBMA, SP1 y SP2). Se obtuvo el porcentaje de endocarpios infestados por bruquidos sólo se comparó entre sitios de estudio; de la misma forma se midió el porcentaje de endocarpios recuperados en las pruebas en cautiverio. Para evaluar el efecto de los factores sobre las variables respuesta, se llevó a cabo un análisis de devianza con modelos lineales generalizados (GLM), incluyendo el efecto de cada factor,

así como de todas las interacciones. Se fijó un error tipo Poisson, y una función liga tipo Log, como se sugiere para datos de tipo conteo (Crawley 2002). Se llevó a cabo un análisis de correlación de Spearman, entre las dos variables respuesta. Los análisis se realizaron utilizando el programa Statistics 19.

7. RESULTADOS

7.1.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo

Las cámaras trampa no registraron actividad de mamíferos grandes y/o medianos dentro de los excluidores de fauna, sin embargo se obtuvieron imágenes de la fauna en tránsito cerca de las unidades experimentales. En RBMA se obtuvo el registro de un individuo de *Tapirus bairdii* y uno de *Dasyprocta punctata*, de igual forma se detectaron rastros de un grupo de pecaríes y por lo menos de un individuo de venado temazate. Por su parte, en SP1 solo se obtuvo la imagen de un tepezcuintle (*Cuniculus paca*), mientras que en SP2 se fotografiaron individuos de cinco especies medianas: *C. paca*, *D. punctata*, *Nasua narica*, *Procyon lotor* y *Eira barbara*. Cabe destacar que en ninguno de los sitios perturbados se encontró evidencia de la presencia de frugívoros terrestres grandes como *Tapirus bairdii* o *Pecari tajacu* (Fig. 4).



Fig 4: Ejemplar de *Cuniculus paca* en tránsito nocturno en la zona de excluidores de fauna, distinguibles al fondo de la imagen.

Durante el trabajo de campo, ninguno de los frutos colocados en los excluidores, fue removido por la fauna. No se encontraron diferencias significativas entre el número de frutos roídos con respecto al tipo de cuadrante experimental ($X^2= 3.7879$, $gl= 2$ $p=0.1504$), sin embargo sí hubo diferencia significativa con relación al sitio de estudio ($X^2=16.287$, $gl= 2$, $p=0.0003$), siendo SP1 donde se presentó el mayor número de frutos roídos. Con referencia a la interacción entre los factores, no existió significancia ($X^2=7.3384$, $gl=4$, $p=0.11905$; Fig. 5).

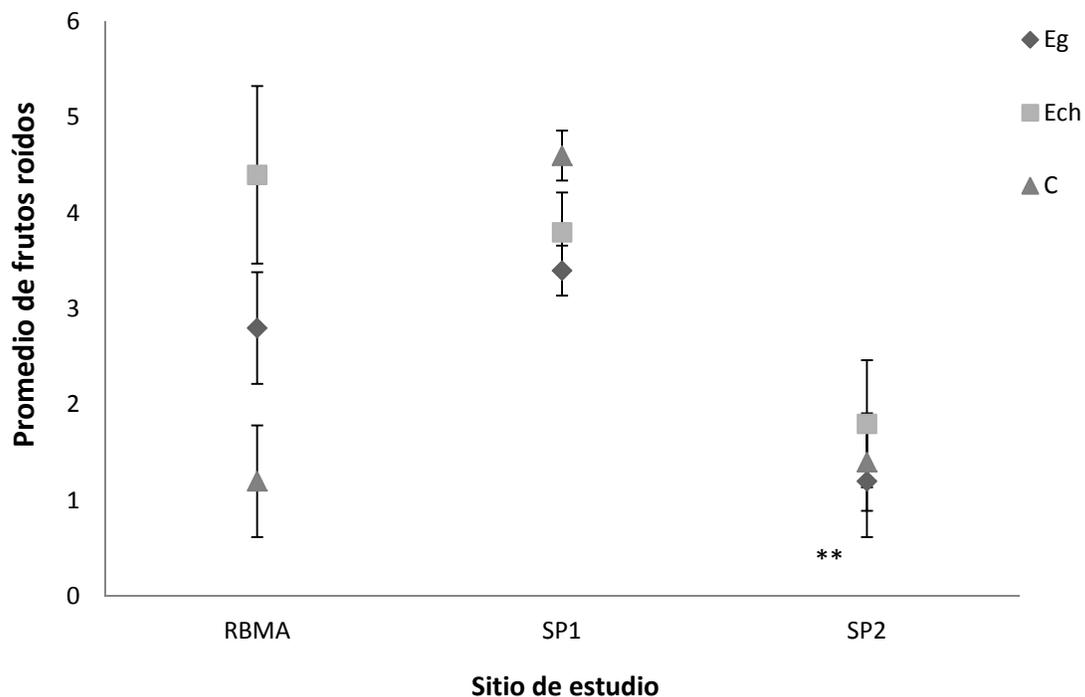


Fig. 5: Frutos roídos (media \pm EE) por vertebrados pequeños en cada uno de los tratamientos (Eg, Emg C) y en cada sitio de estudio. **= indica diferencias significativas (prueba de contraste, $p=0.001$). RBMA= Reserva de la Biósfera Montes Azules; SP1= Sitio perturbado 1; Sitio perturbado 2.

7.1.2. Manipulación de frugívoros terrestres en cautiverio

Las pruebas en cautiverio mostraron que *Tapirus bairdii* es, posiblemente, el principal depredador de endocarpios de *S. mombin* en estado libre, ya que de los 100 frutos ofrecidos, se recuperó el 9% de los endocarpios, de éstos ocho fueron destruidos (Fig. 6). Dado que estos endocarpios se encontraron en la zona de letrinas, se asume que el resto de los endocarpios fueron destruidos al pasar por el tracto digestivo. Por su parte en el encierro de *Pecari tajacu* se recuperó un total de 19 endocarpios, de los cuales dos fueron recuperados en una letrina (presuntamente defecados) y el resto alrededor de la zona de comederos, por lo que se asume que fueron escupidos o regurgitados. En las excretas revisadas de ambas especies se observó una importante cantidad de fragmentos de endocarpio. Basado en esta información, se puede asumir que mientras el tapir es un

importante depredador de semillas de *S. mombin*, es posible que el pecarí de collar realice ambas funciones (dispersor y depredador).



Fig. 6: Endocarpios recuperados durante en el encierro de *Tapirus bairdii* en el ZOOMAT.

En el encierro de *Tayassu pecari* se recuperó un total de 48 endocarpios, todos ellos completos y sin señales de daño. No se observaron fragmentos de endocarpios a simple vista, sin embargo, al no ser posible revisar las excretas por cuestiones de seguridad, se desconoce si había fragmentos en ellas. Las dos especies de cervidos (*Odocoileus virginianus* y *Mazama temama*) podrían fungir principalmente como dispersores, dado el alto porcentaje de endocarpios recuperados (72% y 65% respectivamente), todos ellos sin daño aparente y cerca de los comederos. En el caso de *Dasyprocta punctata*, todos los endocarpios recuperados fueron encontrados alrededor del comedero donde se ofrecieron, sin embargo, algunos individuos tomaban los frutos y se los llevaban a localidades desconocidas (Cuadro 1).

Cuadro 1: Número e integridad de los endocarpios recuperados en los encierros de los frugívoros en cautiverio. En ninguno de los casos se recuperó el 100% de los endocarpios, ya que algunos frutos fueron robados por individuos de *Dasyprocta punctata* y *Ortalis* sp. en libertad.

Especie	No. de frutos ofrecidos	Endocarpios recuperados en total	Endocarpios fragmentados	Endocarpios completos	Presuntamente:		
					Escupidas	Defecadas	Roídos
<i>Pecari tajacu</i>	100	19	2	17	17	2	
<i>Tayassu pecari</i>	100	48			48		
<i>Tapirus bairdii</i>	100	9	8	1		9	
<i>Mazama temama</i>	100	65			65		
<i>Odocoileus virginianus</i>	100	72			72		
<i>Dasyprocta punctata</i>	100	87					87

7.1.3. Manipulación de frutos por invertebrados

-Bruchidae

El porcentaje de infestación por brúquidos, no fue tan alto como se esperaba. El SP1, presentó el mayor número de endocarpios con orificios de salida de brúquidos (10.4%), seguido de RBMA (9.6%) y SP2 (8.6%). Al comparar los valores obtenidos, no se encontraron diferencias significativas ($p=0.7650$; Fig. 7).

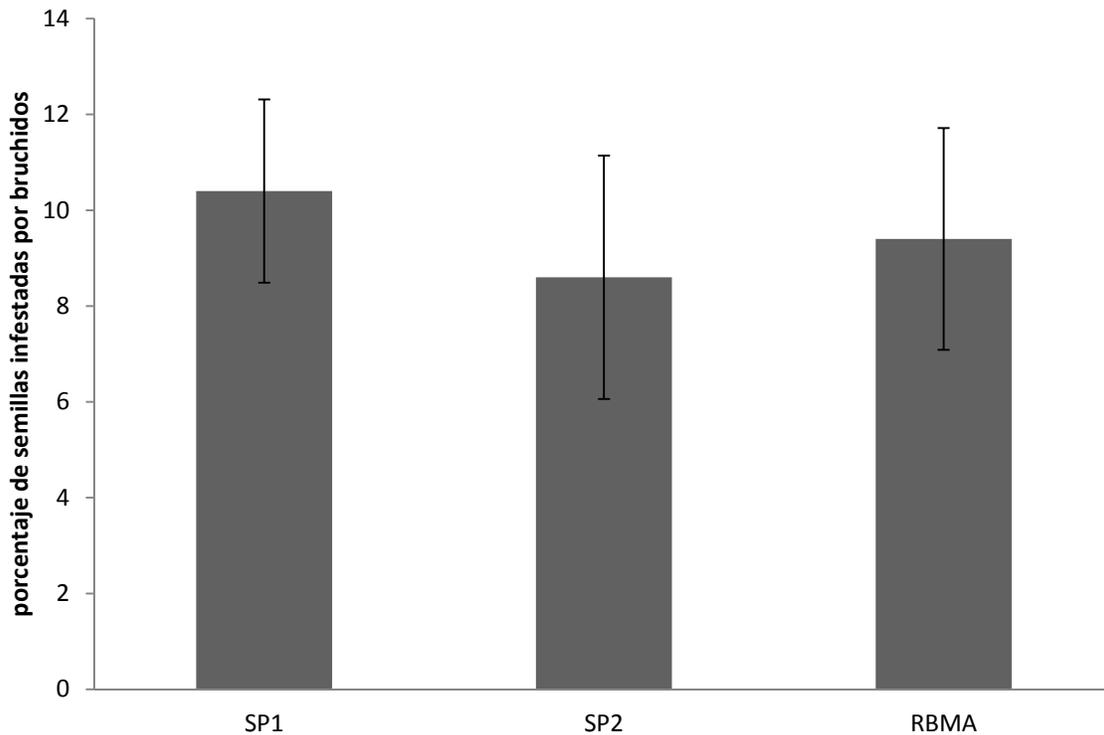


Fig. 7: Porcentaje de semillas infestadas por brúquidos (media \pm E.E; $p=0.7650$). RBMA=Reserva de la Biosfera Montes Azules, SP1=Sitio perturbado 1, SP2=Sitio perturbado 2.

-Cydniidae

El análisis del promedio de frutos enterrados por la chinche subterránea mostró una diferencia significativa entre sitios y entre tratamientos (Fig. 8). En SP2 se observó el mayor número de frutos enterrados, siendo significativamente diferente a RBMA y SP1 ($X^2= 175.54$, $gl=2$, $p=0.0000$). Con respecto a los tratamientos, el promedio de frutos enterrados en Emg de SP2 fue el único que mostró diferencias significativas con respecto al resto de los tratamientos ($X^2=20.281$, $gl= 2$, $p=0.0004$), así mismo se puede observar una interacción significativa entre el sitio de estudio y el tratamiento ($X^2=25.521$, $gl=4$, $p=0.0004$). Si bien, en los sitios perturbados 1 y 2 fue evidente que los frutos eran

enterrados por las chinches subterráneas, en el sitio de la RBMA, a pesar de observarse el mismo tipo de manipulación, no se registró la presencia de individuos de la chinche.

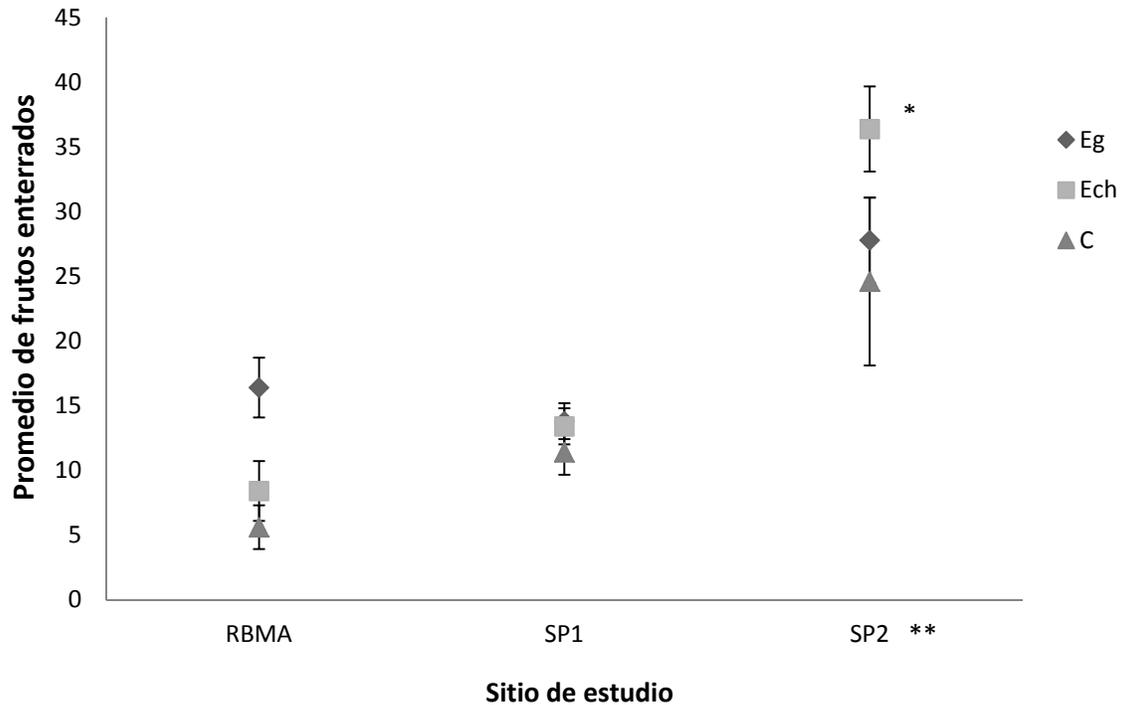


Fig. 8: Promedio de frutos enterrados por *Prolobodes* sp. por tratamiento en los tres sitios de muestreo. Se muestran los valores promedio de la proporción \pm EE. * $p=0.0000$, ** $p=0.0004$; prueba *post hoc* HSD Tukey. RBMA=Reserva de la Biósfera Montes Azules, SP1=Sitio perturbado 1, SP2=Sitio perturbado 2.

A través del análisis de correlación de Spearman de los datos de los tres sitios, se detectó una débil correlación negativa ($r= -0.3201$) entre el número de frutos roídos y el número de frutos enterrados (Fig. 9).

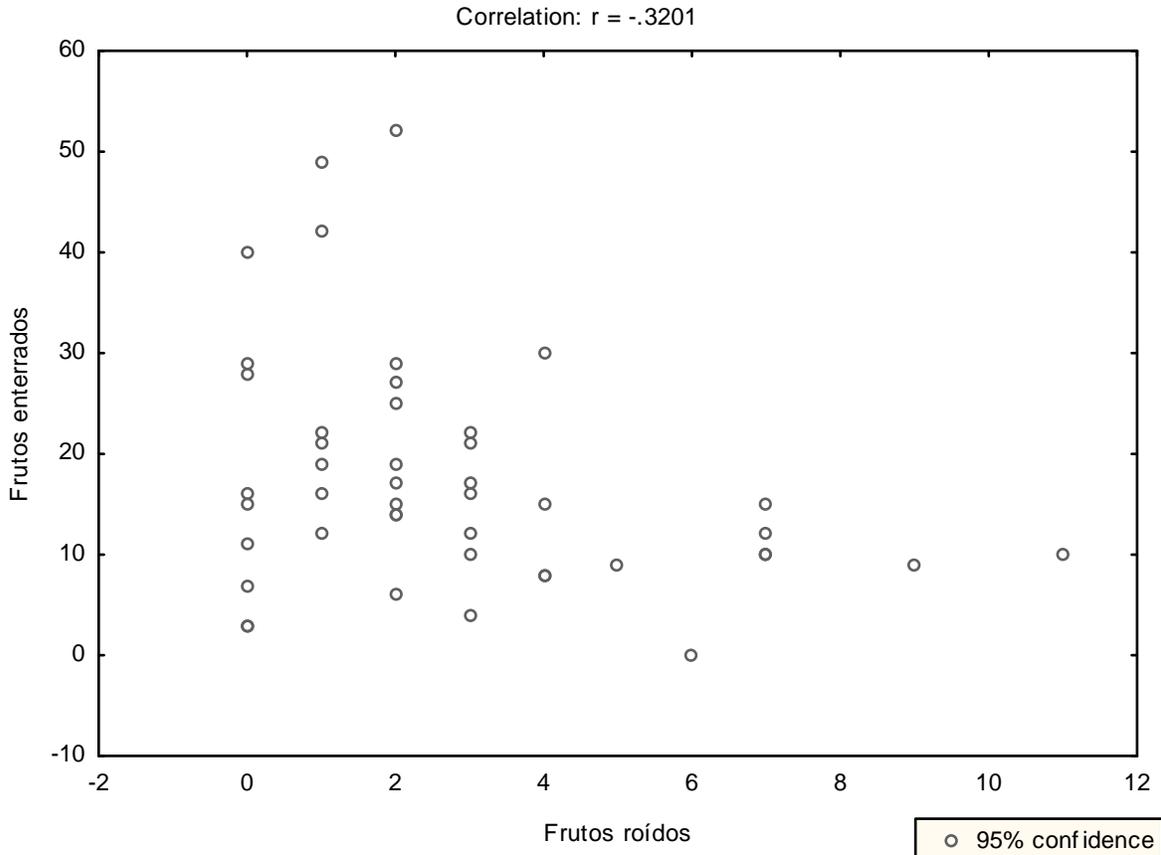


Fig. 9: Correlación entre el número total de frutos roídos y el número de frutos enterrados. Coeficiente de correlación $r = -.320$, $p = 0.0324$.

8. DISCUSIÓN

8.1.1. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en campo

En el presente trabajo no se encontró evidencia de que los frugívoros terrestres medianos y grandes de la zona de estudio removieran los frutos de *Spondias mombin*. Durante los recorridos en el sitio RBMA, se examinaron ocho excretas de tapir en las cuales tampoco se encontró evidencia del consumo de frutos y/o endocarpios de *S. mombin*, lo cual limita la posibilidad de confirmar las hipótesis planteadas. Una posible explicación para la falta de datos, pudiera ser el periodo de tiempo durante el cual se trabajó en cada sitio (21 días). Guzmán-Romero (2010) documentó la remoción terrestre de frutos y semillas de siete especies de árboles tropicales, en la selva Lacandona. De entre sus especies de estudio, *S. mombin* presentó una de las tasas promedio de remoción más bajas, con sólo un endocarpio removido después de 43 días de seguimiento. Por su parte Stevenson (2007), al comparar la tasa de remoción de las semillas de 11 especies de árboles en el Parque Nacional Natural Tinigua, Colombia, encontró que *S. mombin* tenía el tiempo de remoción más bajo, con un promedio >160 días. No obstante, la ausencia total de remoción encontrada en el presente estudio difiere notablemente de lo reportado para Centro y Sudamérica en estudios previos, donde *S. mombin* forma parte de la dieta de una amplia variedad de vertebrados terrestres (por ej., Fragoso et al., 2003; Henry et al. 2000; Beck, 2005).

Otra posible explicación para la ausencia de remoción, podría ser que el ligero grado de inmadurez de los frutos utilizados en los experimentos (ver métodos), fuera un disuasivo para los animales. Existe evidencia de que *S. mombin* es una especie rica en metabolitos secundarios, algunos de los cuales tienen propiedades antibacteriales, antivirales, astringentes, entre otros (Luna et al., 2005; Aguilar-Ortigoza et al., 2003; Adedokun et al., 2010, entre otros). La presencia y/o abundancia de algunos metabolitos, son mayor en frutos inmaduros que en los frutos maduros, dependiendo de la especie de planta (Assis et al., 2006). Por otra parte, es posible asumir que algunos de los frutos fueron roídos por animales lo suficientemente pequeños como para no ser detectados por las cámaras trampa (p.ej.: *Peromyscus spp.*, *Sigmodon spp.*; Fig. 3). La acción de estos roedores fue significativamente mayor en el SP1, lo cual podría deberse a que el sitio se encuentra circundado por diversos tipos de cultivo de autoconsumo, siendo este un ambiente con grandes cantidades de alimento para algunas especies de roedores (Cruz-Lara, et. al.,

2004; Cimé-Pool, et. al., 2007). Es necesario llevar a cabo estudios más detallados que consideren, entre otros factores, la composición y variación estacional de las especies frutales. Esta información permitiría obtener datos más concluyentes sobre la dispersión y depredación terrestre de *S. mombin*, en el bosque tropical perennifolio de México.

8.1.2. Manipulación de frutos por frugívoros terrestres en cautiverio

Para subsanar la ausencia de datos de remoción en campo, se decidió realizar pruebas en cautiverio con algunas especies de frugívoros terrestres presentes en la zona de estudio, todos ellos reportados anteriormente como dispersores y/o depredadores de *S. mombin*. La información obtenida mediante estas pruebas debe considerarse con cautela, debido a los muchos factores que pueden modificar el comportamiento natural de los animales en cautiverio (p. ej.: problemas digestivos, falta de enriquecimiento de la dieta; Clauss, et. al., 2009; Rose y Roffe, 2013). Asimismo, al discutir estos datos se deben tener presentes dos factores que pudieron haber influido: 1) la existencia de un porcentaje, no medido, de frutos de *S. mombin* que fueron robados por animales de libre tránsito dentro del ZOOMAT (p. ej.: sereques, chachalacas, pavos, etc.), y 2) que solamente se buscaron endocarpios durante cinco días.

Las pruebas en cautiverio revelaron, a diferencia de lo que se esperaba, que *Tapirus bairdii* podría ser uno de los principales depredadores de *S. mombin*, ya que sólo se recuperaron nueve endocarpios de los 100 frutos ofrecidos (Cuadro 1). Todos los endocarpios se recuperaron en las letrinas, lo que permite asumir que fueron masticados y/o tragados. Esto coincide con los estudios realizados por Janzen (1981) y Salas y Fuller (1996), en los que reportan que el tapir puede depredar el 100 % de las semillas que consume, en parte debido a periodos de retención del alimento de hasta 15 días. No obstante, el tapir tiene un papel importante, ya sea a través de la depredación de semillas o facilitando el reclutamiento de éstas a grandes distancias. Asimismo, los tapires podrían tener un papel único como dispersores de semillas grandes (>20 mm), debido a su capacidad para tragarlas y luego depositarlas en lugares favorables para su germinación (O'Farril et al., 2010).

El segundo frugívoro terrestre con mayor potencial como depredador de endocarpios de *S. mombin* fue el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), del cual se recuperó menos del 20% de los endocarpios (Cuadro 1). Sin embargo el pecarí de collar también podría ser uno de los

principales dispersores de *S. mombin*, dado que la mayoría de los endocarpios se recuperaron en la zona de comederos sin daños aparentes, lo que permite suponer que éstos fueron escupidos o regurgitados. Los pecaríes de collar tienen la capacidad de moverse distancias superiores a los 10 km por día y pueden retener el alimento en el tracto digestivo hasta por 52 hrs (Beck, 2005), lo que, asumiendo que algunas semillas son defecadas intactas, los hace un importante dispersor a largas distancias. Con respecto al pecarí de labios blancos (*Tayassu pecarí*), se recuperó el 50% de los endocarpios de los frutos ofrecidos y de éstos, ninguno presentó daños aparentes. Los endocarpios se encontraron dispersos en la zona de comederos, indicando que los animales sólo consumieron la pulpa de los frutos. *T. pecarí* posee fuertes mandíbulas capaces de triturar los duros endocarpios de muchos frutos, destruyendo gran parte de las semillas en el proceso, debido a ello es reconocido como un importante depredador de semillas (Kiltie, 1981; Fragoso, 1999; Cerón, 2009, entre otros), por lo cual se esperaba detectar un alto porcentaje de depredación de endocarpios de *S. mombin*, en el presente trabajo. Sin embargo, ya que por cuestiones de seguridad no fue posible acercarse a las letrinas de los pecarís de labios blancos, no es posible descartar la presencia de endocarpios triturados en las heces fecales. Así mismo, este resultado podría deberse a una prolongada exposición a una dieta basada en frutos blandos (i. e.: guayaba, plátano, papaya), con la que son alimentados en el ZOOMAT. *S. mombin* ha sido reportada como parte de la dieta de ambas especies de pecarí, sin embargo, aún no es clara su función como dispersores o depredadores de semillas grandes. Al ser animales gregarios, los pecarís tienen la capacidad de consumir gran cantidad de frutos, este comportamiento les podría conferir una importante función como dispersores de semillas, en términos de cantidad de dispersión (Schupp et al. 2010)

Con respecto a los cérvidos, todos los endocarpios recuperados en los encierros de *Odocoileus virginianus* y *Mazama temama* (72% y 65% respectivamente), fueron encontradas en la zona de comederos, permitiendo deducir que éstos fueron escupidos, sin daño alguno. Basado en lo anterior, se podría afirmar que los cérvidos son principalmente dispersores de semillas para esta especie de planta. Esto coincide con lo reportado por Janzen (1985), quien documentó la ingesta de frutos de *S. mombin* por *O. virginianus*, y la posterior regurgitación de los endocarpios en las zonas de descanso de estos. Desgraciadamente aún existen grandes vacíos en el conocimiento de la ecología de los venados de México, siendo las especies del género *Mazama* algunas de las menos estudiadas (Mandujano, 2004; Pérez-Solano et al., 2012), por tal motivo es

difícil establecer su importancia como dispersores y/o depredadores de semillas en el bosque tropical perennifolio. Algunas especies como *Muntiacus muntjak* y *Cervus unicolor*, son responsables de la dispersión de un gran número de especies de plantas tropicales en el sur de Asia (Prasad et al., 2006). Así mismo, Gayod et al., (2004), reportaron la presencia de semillas >3 cm de diámetro en el contenido estomacal de *Mazama americana*, especie que guarda importantes semejanzas morfológicas con *M. temama* (Geist, 1998), por lo tanto no se descarta que tanto *O. virginianus* como *M. temama*, sean dispersores de *S. mombin* en la selva Lacandona.

De entre los frugívoros/granívoros medianos presentes en el bosque tropical perennifolio, *Dasyprocta punctata* puede desempeñar un importante papel como dispersor y depredador terrestre, particularmente de semillas grandes (ver: Jansen et al., 2004). El ZOOMAT no cuenta con un confinamiento exclusivo para sereques, por lo cual los frutos de *S. mombin* se ofrecieron en un comedero utilizado por los individuos que transitan libremente en el recinto. Se recuperó el 87% de los endocarpios, todos ellos encontrados en el mismo comedero donde se colocaron inicialmente. Los sereques sólo removieron la pulpa de los frutos abandonando los endocarpios, los cuales no presentaron daños. Así mismo, se observó que algunos sereques se acercaban a los comederos de las otras especies, donde tomaban los frutos y se los llevaban fuera de los encierros. En general los dasipróctidos distribuyen y entierran los frutos y semillas, para consumirlos posteriormente (Smythe 1978, Dubost 1988, Henry 1999), esta acción involucra con un alto índice de hurto de semillas (Hirsch et al., 2012), lo que contribuye a la movilización de las mismas. Por lo anterior cabría suponer que los frutos robados de los comederos de otros animales pudieron haber sido consumidos o enterrados en otro sitio. Bajo esta perspectiva, no existe razón para no pensar que *D. punctata*, podría ser un dispersor de *S. mombin* en la selva Lacandona.

8.1.3. Manipulación de frutos por invertebrados

Las múltiples formas en la que los insectos afectan procesos como la dispersión y depredación de semillas, el establecimiento y supervivencia de plántulas, la transmisión de patógenos, etc., son tan variadas, como lo puede ser la misma comunidad de insectos en un bosque tropical. En muchos aspectos, estamos lejos de entender y predecir el impacto que los invertebrados tienen sobre las interacciones planta-animal y la

regeneración de las comunidades vegetales. Notman y Villegas (2005), en un estudio realizado en la estación Biológica La Selva, Costa Rica, encontraron que las interacciones entre mamíferos e invertebrados depredadores de semillas, pueden ser afectadas por variables abióticas como la precipitación o el tipo de suelo. Para algunas familias de insectos, como los brúchidos, la mayoría de los trabajos se centran en cómo afectan a algunos grupos específicos de plantas como las palmeras neotropicales (Delobel et al., 2005; Salm, 2006; Dracxler et al., 2011).

-Bruchidae

En el presente trabajo el porcentaje de endocarpios infestados por bruquidos, fue menor del que se esperaba (máximo de 10.4%; Fig.7), esto contrasta notablemente con lo reportado por Janzen (1985), quien documentó una depredación por brúquidos superior al 90% en endocarpios de *S. mombin* depositados debajo del árbol parental. En Sudamérica se ha documentado la importancia de algunas especies de la familia Bruchidae (p. ej.: *Speciomerus giganteus* y *Pachymerus cardo*), como depredadores silvestres de semillas de palmas y leguminosas (Szentesi y Jermy, 1995; Wrigth et al., 2000; Silvius y Fragoso, 2002). Sin embargo, la información disponible acerca de la acción de los brúquidos sobre otras especies de semillas, es menos común. Silvius y Fragoso (2002), observaron que la infestación por brúquidos, se encuentra relacionada con la manipulación de la pulpa. Frutos cuya pulpa se encontraba intacta, rara vez fueron infestados por brúquidos; por el contrario, cuando la pulpa era removida, el porcentaje de infestación se elevaba dramáticamente. Esto podría explicar porque en el presente trabajo, se observó un porcentaje de infestación tan bajo, ya que al no ser retirada la pulpa de los frutos por ningún animal, los endocarpios serían menos propensos a ser infestados por brúquidos. Esto podría explicar porque, en el presente trabajo, se observó un porcentaje de infestación tan bajo, ya que al no ser retirada la pulpa de los frutos por ningún animal, los endocarpios serían menos propensos a ser infestados por brúchidos. Lo anterior podría estar sustentado por las altas densidades de endocarpios depositados debajo de los árboles parentales en la zona de estudio (A. Ureña, obs. pers.), mismo que a su vez podría significar que realmente el índice de remoción de *S. mombin* por animales terrestres es mínimo. Nuevamente, es necesario llevar a cabo estudios más detallados al respecto, en los que se considere la producción anual de frutos por árbol, se compare el

la remoción de frutos en el suelo vs. en la copa, y se mida con mayor contundencia el porcentaje de infestación por brúquidos..

-Cydnidae

La mayoría de los trabajos sobre la acción de los cídnidos, se han realizado en el contexto del impacto que tienen sobre cultivos de importancia económica, donde son consideradas como plagas en las raíces de los cultivos de yuca, caña y maíz (Rendon-Valdez, 2001; Mayorga, 2006). En este trabajo, gran parte de la manipulación de los frutos de *S. mombin* se debió a la acción de chinches subterráneas del género *Prolobodes*, las cuales enterraban los frutos completos en los cuadrantes experimentales. El efecto de estas chinches fue significativamente mayor en SP2 (Fig. 8). Sin embargo, la información sobre la ecología de los cídnidos aún es muy escasa.

En ambos sitios perturbados, cada vez que se encontraba un fruto enterrado, se registró la presencia de individuos de chinches. Sin embargo, en RBMA, si bien hubo enterramiento de frutos, este fue menos frecuente y nunca se encontró la presencia de chinches subterráneas. No se descarta que estos frutos hayan sido enterrados también por insectos, tal como documentaron Notman y Villegas (2002), en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, donde tanto grillos como hormigas enterraban las semillas para alimentarse de ellas. No obstante, este es el primer trabajo donde se reporta la interacción subterránea de esta familia con una especie silvestre de fruto grande. Estudios previos como el de Nakamura y Hayashida, (2007) reportaron que *Macroscytus japonensis* (Cydnidae) es un importante depredador de semillas de *Prunus verecunde*. Por su parte, Mayorga y Cervantes (2001) describieron una nueva especie de cídnido perteneciente al género *Amnestus*, el cual se alimenta de frutos de varias especies de *Ficus*. Basado en lo anteriormente expuesto, es factible pensar que las chinches encontradas en el presente trabajo son depredadoras de semillas, y dado que fueron las principales interactuantes con éstas, podrían ser unos de los depredadores terrestres más importantes de *S. mombin*.

En este trabajo se encontró una débil relación negativa entre el número de frutos enterrados por las chinches subterráneas y el número de frutos roídos por roedores, lo cual puede ser debido a un efecto del sitio, su grado de perturbación, la disponibilidad de

alimento y/o la vegetación circundante. El mayor número de frutos enterrados se registró en SP2, el cual está rodeado de vegetación de bosque maduro en relativo buen estado de conservación (ver métodos; zona de estudio), mientras que el mayor número de frutos roídos se reportó en SP1, el cual está circundado por cultivos de autoconsumo y comerciales. Un punto importante es que las poblaciones de pequeños mamíferos pueden ser indicadores de la calidad del hábitat, ya que la dinámica poblacional cambia en respuesta a los disturbios (Ceballos y Galindo, 1984). La presencia de cultivos en muchos casos magnifican las fluctuaciones poblacionales de algunas especies de roedores, alterando tanto la amplitud de los periodos reproductivos como la elevación de la densidad poblacional (Nájera-Torres, 2008). Este es un punto que podría valer la pena explorar en futuros proyectos.

9. CONCLUSIONES

- No se encontró evidencia de que, en condiciones de campo, los frutos de *Spondias mombin* fueran removidos por frugívoros terrestres tanto en el sitio conservado como en el sitio perturbado.
- Se confirmó, mediante trampas cámara, la presencia de frugívoros terrestres medianos en los sitios perturbados, y frugívoros medianos y grandes en el sitio conservado.
- En ningún caso existieron diferencias significativas con respecto al tratamiento (BRMA, SP1 y SP2).
- Las pruebas en cautiverio establecieron que *Tapirus bairdii* tiene un alto potencial para ser el principal depredador de *S. mombin*, en la zona de estudio.
- *Pecari tajacu* podría ser un importante depredador de *S. mombin*.
- Las pruebas en cautiverio mostraron que *Tayassu pecari* podría ser un potencial dispersor de semillas de *S. mombin*.
- De acuerdo con lo observado en las pruebas en cautiverio, *Mazama temama*, *Odocoileus virginianus* y *Dasyprocta punctata* son principalmente dispersores de *S. mombin*.
- El máximo porcentaje de infestación de frutos de *S. mombin* por brúquidos fue bajo (8.6% – 10.4%), notablemente inferior a lo reportado por anteriores estudios.
- El tipo de manipulación más evidente en campo sobre los frutos de *S. mombin*, se debió a que éstos eran enterrados por una chinche subterránea de la familia Cydnidae, no reportada previamente para la zona.
- El número promedio de frutos enterrados fue significativamente mayor en el SP2, sitio en el cual también se observó un mayor número de frutos enterrados en el cuadrante control, siendo significativamente diferente con respecto a Eg y Emg.
- Se observó una débil correlación negativa entre el número de frutos enterrados por chinches y el número de frutos con pulpa roída por roedores, la cual podría valer la pena explorar en futuros trabajos.

- Es necesario llevar a cabo estudios más detallados que consideren, entre otros factores, la composición y variación estacional de la disponibilidad de las especies frutales.
- Se recomienda realizar otros estudios sobre la importancia de los frugívoros grandes y medianos como dispersores y depredadores de semillas grandes y el efecto que pudieran tener sobre la germinación de éstas, así como en la estructura de la vegetación en los bosques tropicales perennifolios de México.
- Es necesario determinar el efecto de la manipulación de las semillas de *S. mombin*, a través de pruebas de germinación en condiciones de laboratorio e *in situ*.

10. BIBLIOGRAFIA

- Adedokun MO, AO. Oladoye, SA. Oluwalana y II. Mendie. 2010. Socio-economic importance and utilization of *Spondias mombin* in Nigeria. *Asian Pacific Journal of Tropical Medicine* 3: 232-234.
- Aguilar-Ortigoza, CJ, V. Sosa y M. Aguilar-Ortigoza. 2003. Toxic phenols in various anacardiaceae species. *Economic botany* 57(3): 354-364.
- Altrichter, M., J.C. Saézn, E. Carrillo, & T.K. Fuller. 2000. Dieta estacional del *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*. 48: 2-3.
- Álvarez-Castañeda S. T. y W. López-Forment Conradt. 1995. Datos sobre los mamíferos del área aledaña a Palpan, Morelos, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 66(1): 123-133.
- Andresen, E., y F. Feer. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. en Forget, P. M., J.E. Lambert, P.E. Hulme, S. B. Vander Wall (eds). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing. pp: 331-349.
- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 68:45-52.
- Assis, M.M.M., S. C. da Silva- Lannes, C. C. Tadini, V. R. Nicoletti-Telis, J. T.elis-Romero. 2006. Influence of temperature and concentration on thermophysical properties of yellow mombin (*Spondias mombin*, L.). *European Food Research and Technology*. 223, (5): 585-593.
- Azuara, S.D. 2005. Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 136 p.
- Barreto, G.R., O. E. Hernandez y J. Ojasti. 1997. Diet of peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*) in a dry forest of Venezuela. *Journal of Zoology*. 241, 79–284.
- Black, M. 2011. Seeds. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. Pp 8
- Beaune, D., Bretagnolle, F., Bollache, L., Hohmann, G., Surbeck, M. & Fruth, B. 2013. Seed dispersal strategies and the threat of defaunation in a Congo forest. *Biodivers. Conserv.* 22, 225–238.
- Beck, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. Pages 77-115 en P.-M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall, (eds). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CAB International, Wallingford.
- Bodmer, R.E. 1991a. Strategies of seed dispersal and sees predation in Amazonian ungulates. *Biotropica*. 23:255-261.

- Bodmer, R. E. 1991b. Influence of digestive morphology on resource partitioning in amazonian angulates. *Oecologia*. 85(3):361-365
- Cairns, M. A., I. Olmsted, J. Granados, y J. Argaez. 2003. Composition and aboveground tree biomass of a dry semi-evergreen forest on Mexico's Yucatan Peninsula. *For. Ecol. Manage.* 186: 125–132
- Ceballos, G., 2007. Conservation priorities for mammals in magadiverse Mexico: the efficiency of reserve networks. *Ecological Application*, 17: 569–578.
- Cerón-Martínez, G. 2009. Dispersión y depredación de semillas de la palma *Attalea butyraceae* en un bosque tropical húmedo: efectos de la defaunación. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 69 pp.
- Cimé-Pool, A., Hernández-Betancourt, S. F. y Chablé-Santos, J. B. 2007. Comunidad de pequeños roedores en dos agroecosistemas del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 10:57-68.
- Clauss, M., C. L. Nunn, J. Fritz, J. Hummel. 2009. Evidence for a tradeoff between retention time and chewing efficiency in large mammalian herbivores. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 154(3): 376-382.
- Corlett, R. T., and R. B. Primack. 2005. *Tropical rain forest: An ecological and biogeographical comparison*. Second edition. Wiley-Blackwell Science. Pp:326
- Crawley, M. J. 2002. *Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Cruz, L. 2002. Diversidad de mamíferos en cafetales y selvas medianas de las cañadas de la selva lacandona, Chiapas, México. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, México.
- Daltabitt, M., L.M. Vargas, E. Santillán y H. Cisneros. 1994. *Mujer rural y medio ambiente en la Selva Lacandona*. CRIM. Cuernavaca México, 163 pp.
- De la Torre, A. 2009. Estimación poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y abundancia relativa de sus presas en la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México 132 pp.
- De Jong, B. H.J., S. Ochoa-Gaona, M. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial y A. Carnis. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, México. *Ambio*. 29 (8):504-511.
- Dennis, A.J. 2007. Frugivores and Frugivory. Pp. 1-3. En Dennis, A.J., E. W. Schupp, R.J. Green y D.A. Westcott. (eds) *Seed dispersal: theory and its applications in a changing world*. CAB International, Wallingford. 665pp.

Dirzo, R., y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity- A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology*. 4(4):444-447.

Dirzo, R. y A. Miranda. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. en (Price, P.P., T.M. Lewinshon, G.W. Fernandes, y W.W. Benson eds.) *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, Inc. New York, USA. . pp. 273-87

Dirzo, R., y P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review Environment Resources* 28: 137–167.

Dirzo, R; E. Mendoza, P. Ortiz, 2007. Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*, 39(3):355-362

Dracxler, C. M., Pires, A. S. and Fernandez, F. A. S. (2011), Invertebrate Seed Predators are not all the Same: Seed Predation by Bruchine and Scolytine Beetles Affects Palm Recruitment in Different Ways. *Biotropica*, 43: 8–11.

Flávia, M. J., R. P. Vania, S. T. Meirelles, G. A. D. C. Franco y J. P. Metzger. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of vegetation science*. 23:1127-1136.

Fragoso, J.M.V. 1994. Large mammals and the community dynamics of an Amazonian rain forest. A dissertation presented to the graduate school of the University of Florida in partial fulfillment of the requeriments for the degree of Doctor of Philosophy., University of Florida, Gainsville. Pp:

Fragoso, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology*. 85:519-529.

Fragoso, J.M.V., K.M. Silvius y J.A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapir increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology*. 84: 1998-2006.

Francis, John K. 1992. *Spondias mombin* L. Hogplum.. New Orleans, LA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southern Forest Experiment Station. 4 p.

Forget, P. 1990. Seed-dispersal of *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) by caviomorph rodents in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 6(4):459-468.

Forget, P. 1991. Scatter hoarding of *Astrocaryum paramaca* by proechimys in French Guiana: comparison with *Myoprocta exilis*. *Tropical Ecology* 32: 155-167.

Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.

Forget, P.M. y S.B, Vander Wall. 2001. Scatter-hoarding rodents and marsupials: convergent evolution on diverging continents. *Trends in Ecology and Evolution* 16, 65–67.

Forget P.M., A.J. Dennis, S.J. Mazer, P.A. Jansen, S. Kitamura, J.E. Lambert, D.A. Westcott. (2007) Seed allometry and disperser assemblages in tropical rainforests: a comparison of four floras on different continents. Pp 104–123 En Dennis, A.J., E. W. Schupp, R.J. Green y D.A. Westcott. (eds) Seed dispersal: theory and its applications in a changing world. CAB International, Wallingford. 665pp.

Galindo-Gonzalez, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta zoológica mexicana*.57-74

Galindo-González, J. 1999. Los murciélagos frugívoros en la regeneración de la vegetación del paisaje pastizal-selva de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México.

Galindo-González, J., S. Guevara. y V. J. Sosa. 2000. Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, 14: 1693–1703.

Gallina, S., A. González–Romero & R. Manson. 2008. Mamíferos pequeños y medianos. Pp. 161–180. In: R. Manson, V. Hernández–Ortíz, S. Gallina & K. Mehlreter (Eds). *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. INECOL, INE–SEMARNAT

García, D.E., M.G. Medina, T. Clavero, J. Humbría, A. Baldizán y C. Domínguez. 2008. Preferencias de árboles forrajeros por cabras en la zona de los andes venezolanos. *Universidad de Zulia, Venezuela*. 5:549-555.

Gayot, M., O. Henry, G. Dubost & D. Sabatier. 2004. Comparative diet of the two forest cervids of the genus *Mazama* in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*. 20: 31-43.

Griscom, H. y M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*. 261 (2011) 1564–1579.

Gutiérrez-Granados, G. 1999. Un análisis experimental de la depredación de semillas por vertebrados terrestres en la Selva Lacandona, Chiapas. Tesis para obtener el título de Biólogo. Universidad Nacional Autónoma de México. México 54 pp.

Guzmán-Romero, B. 2010. Depredación y remoción de semillas dispersadas por *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas. Tesis para obtener el título de Biólogo. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Facultad de Biología. Morelia, Michoacán. México. 85pp.

Harrison, R. D. S.Tan, J.B. Plotkin, F. Slik, M. Detto, T. Brenes, A. Itoh y S. J. Davies. 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology Letters*. 16: 687–694

Heil, Martin. 2010. Ant-Plant Mutualisms. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.

Henry, O. 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the orange rumped agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 291- 300.

Henry, O., F. Feer & D. Sabatier. 2000. Diet of the lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica*. 32 (2): 364-368.

Herrera C.J., A.M. Caicedo y A.C. Bellotti. 2001. Avances en el Manejo Integrado de *Cyrtomenus bergi* Froeschner (Hemiptera: Cydnidae), Chinche de la Viruela, en el Cultivo de Yuca (*Manihot esculenta* Crantz.). Ministerio de agricultura y desarrollo rural. Cali, Colombia.

Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. Pp. 185-208. En Herrera, C. M. y O. Pellmyr (Edit.). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd. Malden, Massachusetts, USA.

Hibert F, Taberlet P, Chave J, Scotti-Saintagne C, Sabatier D, Richard-Hansen C. 2013. Unveiling the Diet of Elusive Rainforest Herbivores in Next Generation Sequencing Era? The Tapir as a Case Study. *PLoS ONE* 8(4): e60799.

Howe, H.F y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:201:228.

Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. In: Murray, D.R. (Editor) *Seed Dispersal*. Academic Press Australia, Sydney. 123-189 p.

Howe, H. F. and M. Miriti. 2000. No question: Seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* 15:434-436.

Iluz, D. 2011. Zoochory: The Dispersal of Plants by Animals. *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology* 16,:199–214

INE (Instituto Nacional de Ecología). 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules (PMRBMA). SEMARNAT. México. 257pp.

INE (Instituto Nacional de Ecología). 2007. Atlas de Reservas de la Biosferas y otras áreas naturales protegidas. <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/libros/2/cons.html>. México.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía) 2007. Información por entidad. <http://cuentame.inegi.org.mx/monografias/informacion/chis/territorio/default.aspx?tema=me&e=07>

Jansen, P. A., M. Bartholomeus, F. Bongers, J.A. Elzinga, J. den Ouden y S.E. Van Wieren. 2002. The role of seed size in dispersal by a scatter-hoarding rodent. en Levey, D. J., W. R. Silva y M. Galetti.(eds) *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Wallingford, UK: CAB

Jansen P.A., B. T. Hirsch, W. Emsens, V. Zamora-Gutierrez, M. Wikelski, R.W. Kays. 2012. Data from: Thieving rodents as substitute dispersers of megafaunal seeds. *PNAS* 109(31) 12610-12615.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*. 104(940): 501-528.

- Janzen, D. H. 1981. Digestive seed predation by a Costa Rican Baird's tapir. *Biotropica* 13: 59-63.
- Janzen, D. H., y P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19—27.
- Janzen, D. H. 1985. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. *Journal of Tropical Ecology* (1985) 1:131-155.
- Jordano, P., D., Vázquez y J., Bascompte. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En R. Medel, M. A. Aizen y R. Zamora (Edit.) *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Editorial Universitaria. Chile. 399 pp.
- Karanth, K. Ullas, J. D. Nichols, N. S. Kumar, W. A. Link y J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101(14):4854-4858.
- Kissling, W.D., Böhning-Gaese, K. y Jetz, W. (2009). The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecol. Biogeogr.*, 18, 150–162.
- Kiltie, R. A. 1982. Bite Force as a Basis for Niche Differentiation Between Rain Forest Peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*. 14 (3):188-195.
- Kiltie, R. A., y J. Terborgh. 1983. Observations on the behavior of rain-forest peccaries in Peru - why do white-lipped peccaries form herds. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology*. 62: 241-255.
- Luna, J. de S., A.F. dos Santos, M.R.F. de Lima, M.C. de Omena, F.A.C. de Mendonc, L.W. Bieber, A.E.G. Sant'Ana. 2005. A study of the larvicidal and molluscicidal activities of some medicinal plants from northeast Brazil. *Journal of Ethnopharmacology* 97:199–206
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Sánchez-Rojas, G. Arceo, G. Silva-Villalobos y L. A. Pérez-Jiménez. 1997. Habitat use by white-tailed deer in a tropical forest. Pp.s 71-77 in J. C. de Vos, Jr. (ed.), *Deer & Elk Workshop*, Fish & Wildlife Department, Rio Rico, Arizona
- Mandujano, S. 2004. Análisis bibliográfico de los estudios de venado en México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20 (1): 211-251.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecología y restauración de las selvas húmedas. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 80:69-84.
- Martínez-Romero L.P., S. Mandujano.1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 64:1-20
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Cons. Biol.* 83:780-799.

Melo, F. P. L., Rodríguez-Herrera, B., Chazdon, R. L., Medellín, R.A. and Ceballos, G. G. 2009. Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest. *Biotropica*, 41: 737–743

Melo, P. L., E. Martínez-Salas, J. Benítez-Malvido y G. Ceballos. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 26:35-43.

Muñoz D., A. Estrada, E. Naranjo. 2005. Monos aulladores (*Alouatta palliata*) en una plantación de cacao (*Theobroma cacao*) en Tabasco, México: Aspectos de la ecología alimentaria. *Univerdiad y Ciencia*. II:35-44.

Nakagawa, M., Y. Takeuchi, T. Kenta y T. Nakashizuka. 2005. Predispersal Seed Predation by Insects vs. Vertebrates in Six Dipterocarp Species in Sarawak, Malaysia. *BIOTROPICA* 37(3): 389–396.

Nathan, I, R. J. M. Bullock, O. Ronce, F.M. Schurr. 2009. Seeds Dispersal. *Encyclopedia of Life Sciences*. John Wiley & Sons. Pp 9.

Nathan, R, F. M. Schurr, O. Spiegel, O. Steinitz, A. Trakhtenbrot y A. Tsoar. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*. 23 (11): 638 – 647.

Notman, E. M. y A. C. Villegas. 2005. Patterns of Seed Predation by Vertebrate versus Invertebrate Seed Predators among Different Plant Species, Seasons and Spatial Distributions. En Forget, P., J. Lambert, P. Hulme, S. Vander Wall, University of Nevada, USA. 427pp.

O’Farrill, G. 2010. The ecological causes and consequences of the movement of the Baird’s tapir (*Tapirus bairdii*). A thesis submitted to McGill University in partial fulfillment of the requirements of the degree of Doctor of Philosophy. McGill University. Montreal, Quebec, Canada. Pp:243

Pennington, T.D & J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. 523 pp.

Pérez-Cortéz, S. y R. Reyna-Hurtado. 2008. La dieta de los pecaríes (Pecari tajacu y *Tayassu pecari*) en la región de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12:17-42

Prasad, S., Krishnaswamy, J., Chellam, R. and Goyal, S. P. (2006), Ruminant-mediated Seed Dispersal of an Economically Valuable Tree in Indian Dry Forests. *Biotropica*, 38: 679–682

Ramírez, N. y A. Traveset. 2010. Predispersal seed-predation by insects in the Venezuelan Central Plain: Overall patterns and traits that influence its biology and taxonomic groups. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 193–209

Ramos-Elorduy, J. y J. M. Pino-Moreno. 2001. El consumo de insectos entre los lacandones de la comunidad Bethel y su valor nutritivo. *Etnobiología*. 1: 24-43.

- Redford, K. 1992. The Empty Forests. *Bioscience*. 42: 412-422.
- Rose, P., y S. Roffe .2013. A case study of Malayan tapir (*Tapirus indicus*) husbandry practice across ten zoological collections., *Zoo Biology*, 32 (3), 347-356
- Salas, L. S. y T. K. Fuller.1 996. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. *Can. J. Zool.* 74: 1444-1451.
- Salati, E y C.A. Nobre. 1992. Possible climatic impacts of tropical deforestation. *Climate Change*. 19:117-196.
- Schupp EW, Jordano P, Gómez JM. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist* 188:333-353
- Silva, J.M.C y Tabarelli, M. 2001. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature*. 404:72-74.
- Stevenson P.R. 2000. Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothericha*) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity. *American Journal of Primatology*. 50:275–289
- Stevenson P.R. 2007. A test of the escape and colonization hypotheses for zoochorous tree species in a Western Amazonian forest. *Plant Ecology*. 190:245–258
- Sunyer, P., A. Muñoz, R. Bonal, J.M. Espelta. 2013. The ecology of seed dispersal by small rodents: a role for predator and conspecific scents. *Functional Ecology*, 27: 1313–1321.
- Traveset, A. 1990. Postdispersal predation of *Acacia farnesiana* seeds by *Stator vachelliae* (Bruchidae) in Central America. *Oecologia* 84, 506–512.
- Vásquez, M. y M. Ramos. 1992. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Publicaciones especiales ECOSFERA No.1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A.C. México. 436 p.
- Wright, S. J. y Duber, H. C. 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. y H.C. Muller-Landau. 2006. The uncertain future of tropical species. *Biotropica* 38(4):443-446.
- Wright, S. J., K. E. Stoner, N. Beckman. 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica*. 39, 289–91.