



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

Dispersión y depredación de semillas de la palma
Attalea butyraceae en un bosque tropical húmedo:
Efectos de la defaunación.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

GERARDO CERÓN MARTÍNEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA

MÉXICO, D. F.

Octubre, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

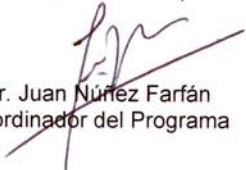
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 17 de agosto de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del alumno **CERON MARTINEZ GERARDO** con número de cuenta **400010139** con la tesis titulada **"DISPERSIÓN Y DEPRDACIÓN DE SEMILLAS DE LA PALMA ATTALEA BUTYRACEAE EN UN BOSQUE TROPICAL HÚMEDO: EFECTOS DE LA DEFAUNACIÓN"**, realizada bajo la dirección del **DR. RODRIGO A. MEDELLIN LEGORRETA**:

Presidente: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Vocal: DRA. MARIA TERESA VALVERDE VALDES
Secretario: DR. RODRIGO A. MEDELLIN LEGORRETA
Suplente: DR. RURIK HERMANN LIST SANCHEZ
Suplente: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO

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

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 30 de septiembre de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

Agradecimientos

Al Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación académica y por el apoyo institucional brindado a lo largo de mis estudios.

A mi asesor Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta, por haberme aceptado en su laboratorio, por su asesoría, y su confianza; factores que me permitieron terminar con el proyecto satisfactoriamente.

A mi Comité Tutoral, Dra. Teresa Valverde Valdes y Dra. Julieta Benítez Malvido, por el tiempo, las sugerencias y comentarios durante la maestría.

A los revisores de la tesis, Dra. Karina Boege Paré y Dr. Rurik Hermann List Sánchez, por los comentarios para mejorar el manuscrito final.

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado.

A la Biól. Karina Tavera Briseño, por compartir su Rufford Small Grants for Nature Conservation para realizar gran parte del trabajo de campo.

A la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), por las facilidades en la realización de este proyecto.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por los mapas facilitados para el presente trabajo.

Al Dr. Arturo Vega, por su ayuda en la parte estadística.

A la M. en C. Osiris Gaona Pineda, por la ayuda técnica durante el proyecto.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de seguir conociendo y aprendiendo.

Agradecimientos personales

A mis papás, Yolanda y Gerardo, por apoyarme de una manera constante, aún a estas alturas de la vida. Gran parte de este trabajo es gracias a su apoyo. Igualmente agradezco a mis hermanas Guadalupe y Sonia, y a mi nueva "hermana" Paola, por compartir y hacerme pasar buenos momentos.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología, U.N.A.M.: Alejandro Nisino, Angélica Menchaca, Antonio de la Torre, Arturo Hernández, Francois Fabianek, Gabriela López, Guillermo Lacy, Horacio Bárcenas, Karina Tavera, Karla Quiroz, Karla Toledo, Leonardo López, María Arteaga, Rafael Ávila, Sandra-Paulina Núñez y Tania González.

A Tania Anaid González –todo es un sueño-, Cristina Espinosa, Joselyn Durán, Evelyn Piña, Ana Clavijo, Cuauhtemoc Chávez, Iris Rocha, Emmanuel Rivera, Marilyn Bejarano, Haydeé Peralta, Adriana Garmendia; a todos ellos los conocí gracias al posgrado y de alguna u otra manera me ayudaron durante la realización del proyecto y de la tesis, con ideas, discusiones, estancias, comidas, diversión, etc.

A las personas que me ayudaron en las largas jornadas del trabajo de campo, buscando palmas y recolectando cocos: a Karina Tavera –por compartir la experiencia que solo estando dentro de la selva se adquiere-, a Maximiliano Cornelio López –por hacerme ver que en la sencillez radica la felicidad-, a Emil Marroquín, a Rafael Lombera –por la amistad-, y a Isidro Díaz "Don Chilo".

A Karina Tavera, por seguir compartiendo muchos momentos de la vida, sabiendo que pase lo que pase siempre seremos amigos.

A Felipe Melo, gracias por la ayuda y las discusiones que hicieron mejorar en muchos aspectos el proyecto.

A la Dra. Ellen Andresen, por el espacio brindado en su laboratorio del CIEco.

A la familia Lombera Estrada, por compartir más cosas que sólo la mesa; por dejarnos ser parte de su familia.

A Manuel y Rafael Lombera y Juan Marroquín, por permitir que nuestro estudio se realizara en sus fragmentos.

A Angélica Martínez Bauer, porque apareciste en mi vida y eso me gustó mucho. Y ya sabes, no hay plazos que no se cumplan.

A la Simona.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, del Instituto de Ecología, U.N.A.M.

Índice de contenido	Página
Resumen.....	1
Abstract.....	2
1. Introducción.....	3
1.1. Dispersión y depredación de semillas.....	5
1.2. Palmas y pecaríes.....	8
2. Objetivos.....	14
2.1. Objetivo general.....	14
2.2. Objetivos particulares.....	14
3. Hipótesis.....	15
4. Métodos.....	16
4.1. Área de estudio.....	16
4.1.1. La Selva Lacandona.....	16
4.1.2. Localización.....	16
4.1.3. Clima.....	17
4.1.4. Hidrología.....	18
4.1.5. Vegetación.....	19
4.1.6. Mastofauna.....	19
4.2. Especies de estudio.....	20
4.2.1. <i>Attalea butyraceae</i> (Mutis ex. L.f.) Wess. Boer.....	20
4.2.2. Pecarí de labios blancos.....	21
4.2.3. Pecarí de collar.....	22
4.3. Diseño experimental.....	23
4.3.1. Hábitat 1 (conservado).....	23
4.3.2. Hábitat 2 (defaunado).....	23
4.3.3. Selección de individuos de <i>A. butyraceae</i>	25
4.3.4. Muestreo de endocarpos (semillas).....	26
4.3.5. Censo de plántulas y juveniles.....	28
4.3.6. Presencia y abundancia relativa de mamíferos.....	29
4.3.7. Análisis estadísticos.....	31
5. Resultados.....	33
5.1. Muestreo de semillas.....	33
5.2. Dispersión de semillas.....	33
5.3. Depredación de semillas.....	34
5.3.1. Pecaríes.....	34
5.3.2. Brúquidos.....	33
5.3.3. Roedores.....	36
5.4. Semillas intactas.....	37
5.5. Plántulas.....	40
5.6. Juveniles.....	40

5.7. Fototrampeo.....	42
5.7.1. Temporada de secas.....	42
5.7.1.1. Hábitat defaunado.....	42
5.7.1.2. Hábitat conservado.....	45
5.7.2. Temporada de lluvias.....	45
5.7.2.1. Hábitat defaunado.....	45
5.7.2.2. Hábitat conservado.....	46
5.7.3. Abundancia relativa de pecaríes.....	46
5.7.4. Otras especies registradas en el fototrampeo.....	47
6. Discusión.....	48
6.1. Depredación de semillas.....	48
6.1.1. Interacción palma-pecaríes.....	48
6.1.2. Depredación por escarabajos.....	51
6.1.3. Depredación por roedores.....	52
6.2. Semillas que escapan a la depredación.....	54
6.3. Establecimiento de plántulas y juveniles.....	56
6.4. Problemas de conservación.....	57
7. Conclusiones.....	60
8. Bibliografía.....	61
9. Anexo.....	68

Índice de figuras y cuadros

Figura 1. Localización de la RBMA dentro del estado de Chiapas.	18
Figura 2. Localización de los hábitats de estudio en el estado de Chiapas. Se observa el hábitat conservado en el sur de la RBMA –en gris claro- y los hábitats defaunados localizados en Marqués de Comillas fuera de la reserva –en gris oscuro-.	25
Figura 3. Localización de los dos hábitats de estudio. La zona de selva continua al noroeste del río Lacantún corresponde a la RBMA, la zona fragmentada al sureste corresponde a Marqués de Comillas. Se muestra la distribución espacial de las palmas utilizadas para el estudio. Los círculos en color verde corresponden al hábitat conservado, los círculos de color lila corresponden al hábitat defaunado.	26
Figura 4. Método utilizado para evaluar la densidad de endocarpos, plántulas y juveniles alrededor de <i>A. butyraceae</i> . Los cuadros son las áreas de 50 X 50 cm en la que se realizaron las colectas de los endocarpos. Para cada palma adulta se realizó el mismo esfuerzo de colecta.	28
Figura 5. Esquema que representa la manera en la cuál se instalaron las trampas-cámara en la cercanía de las palmas de <i>A. butyraceae</i> .	31
Figura 6. Sombra de semillas en ambos hábitats para las temporadas de secas (A) y lluvias (B). El eje horizontal representa la distancia al árbol reproductivo. Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$; prueba <i>post hoc</i> de Dunn.	35
Figura 7. Porcentajes de depredación de semillas recuperadas de <i>A. butyraceae</i> para cada categoría. Se grafican ambas temporadas y ambos hábitats.	36
Figura 8. Número de semillas recolectadas de <i>A. butyraceae</i> que mostraron señales de depredación por brúquidos en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$; prueba <i>post hoc</i> de Dunn.	38
Figura 9. Número de semillas recolectadas de <i>A. butyraceae</i> que mostraron señales de depredación por roedores en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). ** = $p < 0.001$; prueba <i>post hoc</i> de Dunn.	39
Figura 10. Número de semillas intactas de <i>A. butyraceae</i> recolectadas en	41

ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn. 39

Figura 11. Se muestran las medianas de las distancias \pm los rangos intercuartiles de semillas depredadas e intactas de *A. butyraceae* en ambas temporadas. El eje X representa la distancia respecto a la palma madre (C= conservado; D= defaunado). 42

Figura 12. Densidad de plántulas de *A. butyraceae* a diferentes distancias de la planta madre en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn. 43

Figura 13. Densidad de juveniles de *A. butyraceae* observados a diferentes distancias de la planta madre en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las categorías de distancia (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn. 44

Figura 14. Se muestran las medianas de las distancias \pm los rangos intercuartiles del establecimiento de plántulas y de juveniles de *A. butyraceae* en ambas temporadas. El eje X representa la distancia respecto a la palma madre (C= conservado; D= defaunado). 44

Cuadro 1. Área en m² de cada una de las subdivisiones utilizadas en los transectos para el conteo de semillas y el censo de las plántulas y juveniles. 29

Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo y número de endocarpos recolectados y plántulas encontradas. A) temporada seca. B) temporada lluviosa. 33

Cuadro 3. Índices de abundancia relativa de las dos especies de pecaríes. No. C: indica el número de capturas. C/1000: tasa de captura estandarizada para 1000 días-trampa (índice de abundancia). 46

Cuadro 4. Cuadro 4. Especies de mamíferos registradas en los dos hábitats y para las dos temporadas de estudio. F= registro fotográfico; O= observación; R= rastro. 47

Resumen

El pecarí de labios blancos (PLB) (*Tayassu pecari*) y el pecarí de collar (PC) (*Pecari tajacu*) son considerados entre los frugívoros y depredadores de semillas más grandes en los bosques tropicales. Estos animales impactan la sobrevivencia de semillas y son responsables de una alta mortalidad de plántulas y retoños cerca de las palmas de las cuales se alimenta. Se reporta que ambas especies pueden consumir raíces, plántulas, flores, frutos o semillas de 46 especies de palmas. Los cuatro géneros de palmas más frecuentemente consumidos son *Astrocaryum*, *Attalea*, *Euterpe*, y *Syagrus*.

A lo largo de su distribución los pecaríes son cazados con fines de subsistencia y de comercio. Aunado a esto, la destrucción del hábitat y la fragmentación han llevado a un constante decline y a extinciones locales de algunas poblaciones de pecaríes en el Neotrópico.

Nosotros evaluamos si la defaunación (con énfasis en las dos especies de pecaríes) altera la dispersión y la depredación de semillas, así como el establecimiento de plántulas de la palma *Attalea butyraceae* en dos hábitats, uno conservado dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y otro defaunado fuera de la reserva. Los hábitats de estudio son parte de la selva Lacandona, ubicada en el estado de Chiapas, México. El muestreo de semillas, plántulas y juveniles se llevó a cabo en dos temporadas, de marzo-abril (secas) y de septiembre-octubre (lluvias) del 2008. La presencia y abundancia relativa de las dos especies de pecaríes se obtuvieron a partir de registros de cámaras-trampa. Se muestrearon 20 palmas en el hábitat conservado y 10 palmas en el hábitat defaunado.

Se recolectó un total de 866 semillas en ambos hábitats en las dos temporadas; sólo 195 estaban intactas (22.5 %). Las curvas de dispersión de las semillas fueron diferentes entre hábitats, pero no entre temporadas. La depredación de las semillas por pecaríes en el hábitat conservado fue prácticamente nula, representando solo el 0.04 % del total. En el hábitat defaunado los PLB están ausentes. Juntos, brúquidos y roedores depredaron más del 80 % de los endocarpos en la temporada seca y más del 70 % en la de lluvias. La distancia media de dispersión de semillas intactas en el hábitat conservado es significativamente mayor que la del hábitat defaunado. La densidad de plántulas y juveniles difieren significativamente entre hábitats: se encontró un mayor establecimiento debajo de las palmas en el hábitat defaunado. La distancia media de establecimiento fue mayor en el hábitat conservado.

La limitación en la dispersión de semillas de *A. butyraceae* está relacionada con la defaunación de mamíferos herbívoros grandes en los fragmentos estudiados. De igual manera, distancia del establecimiento de plántulas y juveniles puede estar limitada debido a los cambios que sufre el hábitat al ser fragmentado y defaunado.

Abstract

The white-lipped peccary (WLP) (*Tayassu pecari*) and the collared peccary (CP) (*Pecari tajacu*) are considered the largest among frugivores and seed predators in tropical forests. These animals impact the survival of seeds and are responsible for high mortality of seedlings and shoots near the palms from which they feed. It is reported that both species consume roots, seedlings, flowers, fruits or seeds of 46 species of palms. The four genera of palms more frequently consumed are *Astrocaryum*, *Attalea*, *Euterpe*, and *Syagrus*.

Peccaries are hunted for human subsistence and trade throughout their distribution. In addition, habitat destruction and fragmentation has led to constant decline and local extinctions of some populations of peccaries in the Neotropics.

We assessed whether defaunation (with emphasis on the two peccary species) alters dispersal, seed predation and seedling establishment of the palm *Attalea butyraceae* in two habitats, one preserved within the Montes Azules Biosphere Reserve and other defaunated outside the reserve. The habitats studied are part of the Lacandona rainforest, located in the state of Chiapas, Mexico. Sampling of seeds, seedlings and juveniles was conducted in two seasons March-April (dry) and September-October (rainy) of 2008. The presence and relative abundance of both peccary species were obtained through photographic trapping records. For this study 20 palms were sampled in the conserved habitat and 10 palms in the defaunated one.

A total of 866 seeds were collected in both habitats for both seasons; only 195 were intact (22.5%). The curves of seed dispersal were different between habitats, but not between seasons. Seed predation by peccaries in the preserved habitat was negligible, representing only 0.04% of the total. In the defaunated habitat WLP are absent. Together, rodents and bruchids preyed over 80% of the endocarps in the dry season and over 70% in the rainy season. The average distance of intact seed dispersal in the preserved habitat is significantly greater than the defaunated one. The density of seedlings and juveniles differ significantly between habitats: we found a higher establishment under the palms in habitat defaunado. The average distance of establishment was higher in the preserved habitat.

The limitation on *A. butyraceae* seed dispersal is related to the defaunation of big herbivore mammals in the studied fragments. Similarly, distance for establishment of seedlings and juveniles may be limited due to the changes to the habitat being fragmented and defaunated.

1. Introducción

Los bosques tropicales son uno de los biomas más diversos del planeta (Wilson, 1989; Heywood, 1995; Wright y Muller-Landau, 2006) y también de los más amenazados por las actividades humanas. Algunas estimaciones recientes señalan que entre 8 y 12 millones de km² (del 35 al 50 %) de la cobertura original de los bosques tropicales del mundo se han perdido por causa del creciente desarrollo humano (FAO, 2005; Wright y Muller-Landau, 2006). La porción de bosque tropical restante a nivel mundial desaparece rápidamente, ya que al año se pierde aproximadamente el 12 % de éste (Stokstad, 2008); tan solo en la década de 1990 el promedio mundial de deforestación estuvo entre 50,000 y 120,000 km² por año (Wright y Muller-Landau, 2006). En el continente Americano se presenta una alta deforestación donde se ha estimado una disminución anual de 64,000 km². Para México se calcula una tasa de deforestación equivalente al 1.5 % de la cobertura vegetal por año (Barbier y Burges, 2001). En tanto que para la Selva Lacandona (en el estado de Chiapas) se estima que el 31 % de la superficie del bosque fue transformada durante la década de los 90's debido al avance de las actividades agropecuarias (De Jong *et al.*, 2000).

La crisis global de biodiversidad está íntimamente relacionada con la destrucción y fragmentación de los bosques tropicales (Heywood, 1995; Sala *et al.*, 2000; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003; Wright y Muller-Landau, 2006; Wright *et al.*, 2007). Como resultado se generan una serie de modificaciones ambientales y biológicas que alteran fuertemente los procesos y funciones de los ecosistemas (Taberalli *et al.*, 1999). La fragmentación de los hábitats naturales es una de las principales causas de la pérdida de especies (Turner, 1996). Por un lado, sus efectos dificultan la permanencia de muchas especies animales y vegetales; por el otro, conducen a la reducción de las tasas de intercambio de individuos entre poblaciones (Saunders *et al.*, 1991). Por ejemplo, el aumento de la proporción de zonas de borde en los bosques altera las interacciones bióticas (generando el aislamiento de poblaciones, interrumpiendo los patrones de migración, promoviendo la invasión de especies exóticas, etc.) y abióticas (modificando la luminosidad, temperatura, humedad entre) (Taberalli *et al.*, 1999; Alves-Costa, 2004). Desde el punto de vista de los intereses del ser humano, la fragmentación abre nuevos espacios que son aprovechados por otros miembros de las comunidades

humanas para acceder a nuevas áreas del bosque, teniendo como consecuencia un aumento en la explotación de recursos vegetales (uso y extracción de recursos forestales maderables y no maderables) y animales (caza) (Lambin *et al.*, 2001; Alves-Costa, 2004).

La fragmentación a la que están sujetas las selvas tropicales genera un impacto negativo que pone en riesgo la permanencia de varias especies de animales, particularmente las de gran tamaño e incapaces de volar. Estos factores reducen la densidad poblacional de muchas especies, las cuales pueden llegar a números tan bajos que no pueden mantenerse a mediano o largo plazo (Primack *et al.*, 2001; Ceballos y Ehrlich, 2002; Ceballos *et al.*, 2005).

Uno de los componentes de la biodiversidad terrestre de los bosques tropicales a los cuales se le ha dado más atención en las últimas décadas ha sido precisamente a los mamíferos no voladores (Redford, 1992; Mendoza, 2005). Dentro de este grupo las especies de mamíferos grandes y medianos son de las más amenazadas (Redford, 1992; Bodmer, 1995; Wright y Duber, 2001). La fuerte presión que los humanos ejercen sobre las poblaciones de mamíferos medianos y grandes, las lleva a una disminución o a la extinción local, fenómeno conocido también como defaunación (Dirzo y Miranda, 1991; Redford, 1992). El proceso de defaunación puede verse de dos maneras, la directa y la indirecta. La defaunación directa, es causada principalmente por la cacería de subsistencia y la comercial, la cual afecta en mayor medida a los mamíferos herbívoros (Bodmer, 1995). La defaunación indirecta se debe al deterioro y/o destrucción del hábitat (deforestación-fragmentación) (Redford, 1992). En los Neotrópicos los mamíferos herbívoros grandes son las especies más cazadas, entre ellos los pecaríes, los tapires, los venados, y algunos roedores grandes -como el agutí, el tepezcuintle, el sereque, entre otros- (Redford, 1992; Wright y Duber, 2001). Esta defaunación diferencial (Mendoza, 2005) es un problema que debe tomarse en cuenta, ya que las especies de mamíferos están involucradas en un gran número de interacciones bióticas y son muy importantes para la regeneración y en el mantenimiento de la diversidad de las comunidades vegetales en los bosques tropicales (Terborgh, 1998; Cuarón, 2000; Wright y Duber, 2001). Además, los mamíferos proveen servicios ecológicos vitales en los bosques tropicales, fungiendo como frugívoros y/o folívoros, así como depredadores y/o dispersores de semillas (Terborgh, 1992).

Aunque se han realizado esfuerzos para la protección, manejo y conservación de los bosques tropicales, aún es difícil predecir cuál será el destino de muchas de estas áreas, principalmente por la constante explotación irracional de los recursos naturales y las persistentes y crecientes presiones que el desarrollo humano ejerce sobre ellas. Muchas de estas áreas sufren del llamado síndrome de bosque vacío (Redford, 1992), lo cual significa que los bosques permanecen con una vegetación aparentemente bien conservada, pero carecen de su fauna característica, en particular la de mamíferos medianos y grandes. En este tipo de bosques, los mamíferos pequeños y los invertebrados adquieren un rol dominante en las interacciones bióticas que afectan la regeneración y el reclutamiento de plantas.

1.1. Dispersión y depredación de semillas

El hecho de que las plantas produzcan frutos carnosos las hace atractivas para una serie de especies animales que consumen sus frutos y actúan como dispersores (Bodmer, 1991). La dispersión es el proceso por el cual los propágulos se alejan de las inmediaciones de sus progenitores (Herrera, 2002). La dispersión de semillas es el movimiento de las semillas de las inmediaciones de la planta madre en un intervalo de distancia que puede ir desde centímetros hasta kilómetros (Howe 1986; Fragoso, 1997). Se puede hablar de una dispersión primaria cuando las semillas se desprenden directamente de la planta madre, ya sea por sí mismas o con la mediación de algún vector biótico y abiótico. La dispersión secundaria es cualquier movimiento que se lleva a cabo después de la dispersión primaria. La dispersión de semillas es una parte esencial de la biología de las plantas, ya que vincula el final del ciclo reproductivo de la mayoría de éstas con el establecimiento de su descendencia, lo cual tiene efectos muy importantes en la dinámica de sus poblaciones y en la estructura de la vegetación (Wang y Smith, 2002).

Según Howe (1986) entre el 45 y 90 % de las especies de árboles que habitan regiones boscosas producen frutos carnosos que son consumidos principalmente por aves y mamíferos. En el Neotrópico, entre el 51 y 93 % de las especies de árboles del dosel y entre el 77 y 98 % de los árboles y arbustos del sotobosque producen frutos carnosos que son consumidos por animales (Howe y Smallwood 1982).

La presión de selección que actúa sobre las plantas es la que tiene que ver con la dispersión de sus semillas de manera efectiva, lo cuál no tiene relevancia para los animales (Howe, 1986). Los mecanismos de dispersión y las características asociadas de frutos y semillas se han clasificado como síndromes de dispersión (van der Pijl, 1982). La zoocoria es la dispersión que llevan a cabo los animales. Específicamente, la mastozoocoria es realizada por mamíferos, la ornitozoocoria es realizada por aves y la mirmecocoria por hormigas.

La capacidad de dispersión de las semillas de una especie determina su distribución; por lo tanto, una especie con una alta capacidad de alejar sus semillas de la planta madre debería de presentar una distribución amplia en el espacio. El tamaño de la semilla puede estar relacionado con la capacidad de dispersión (Silva y Tabarelli, 2000). Las especies que producen semillas pequeñas tienen una capacidad de dispersión más alta, y generalmente se producen en mayores cantidades. Gracias a su tamaño pequeño son fácilmente transportadas por agentes dispersores bióticos y abióticos (Herrera, 2002; Mendoza, 2005). En cambio, las especies que producen semillas grandes (como algunas palmas) tienden a concentrar sus semillas debajo o cerca de la planta progenitora y frecuentemente dependen de una dispersión de tipo mastozoocórica (por especies de mamíferos medianos y grandes) (Fragoso, 1997, Silva y Tabarelli, 2001; Mendoza, 2005). Varios estudios en ecología de la dispersión han identificado también a los roedores entre los principales dispersores de semillas de palmas (Silva y Tabarelli, 2000; Silva y Tabarelli, 2001). En particular se ha señalado que las especies de plantas con semillas grandes (>1 cm) son rara vez dispersadas en los bosques tropicales fragmentados, como consecuencia de la disminución en la abundancia de las especies de frugívoros que son capaces de dispersar semillas grandes en estos ambientes (Silva y Tabarelli, 2000).

Los mamíferos frugívoros emplean una cantidad significativa de tiempo en la búsqueda y manipulación de los frutos, inversión que se compensa por la alta calidad nutritiva de los frutos que consumen (Howe, 1986). La cubierta carnosa que tienen muchos los frutos asegura que las semillas sean dispersadas por un vector efectivo, y a la vez las mantiene a salvo de los vectores poco efectivos que pueden dañarlas o incluso matarlas (enemigos naturales) (Janzen, 1983). Las semillas representan un recurso atractivo para una gran cantidad de depredadores, pues comúnmente el tejido

de las semillas contiene una alta concentración de nitrógeno, fósforo, sulfato y magnesio, mayor que la de otros tejidos de la planta, además de ser una fuente importante de carbohidratos y aceites (como en el caso de las palmas). Es por eso que no es de sorprender que una gran proporción de las semillas producidas por las plantas se pierda debido a la depredación (Kitajima, 2007).

Janzen (1970) y Connell (1971) desarrollaron de manera independientemente lo que más tarde se conocería como el modelo de Janzen-Connell, el cual plantea en un argumento teórico sobre la importancia de los enemigos naturales (depredadores) de las semillas y su acción dependiente de la distancia con respecto a la fuente productora de semillas, alrededor de la cual la densidad es mayor. Este tipo de procesos son fundamentales para el mantenimiento de la diversidad en una comunidad, reduciendo el nuevo reclutamiento de conespecíficos en la cercanía de los adultos progenitores. Es común que los depredadores de semillas y plántulas concentren su actividad alrededor de la planta madre, matando una gran proporción de las semillas y plántulas en esta zona. Por otro lado, también es común que los depredadores ataquen desproporcionadamente los parches de altas densidades de semillas y plántulas. Como las altas densidades de semillas y/o plántulas tienden a concentrarse debajo y cerca de la planta progenitora, se espera que ambos tipos de enemigos (i.e., los que responden a la presencia de los adultos progenitores como los que responden a las altas densidades de semillas o plántulas) concentren su actividad en la cercanía de la planta madre. El modelo de Janzen-Connell sustenta que la mortalidad cerca de la planta progenitora es virtualmente del 100 %, limitando el reclutamiento sólo a ciertas áreas y a cierta distancia de las mismas; como resultado, los adultos están más espaciados entre sí de lo que se esperaría a partir de la sombra de semillas. Entonces, el espacio abierto en la vecindad de los adultos queda disponible para ser colonizado por otras especies, la competencia intra-específica disminuye y así un mayor número de especies pueden coexistir en la comunidad.

De acuerdo con el modelo de Janzen-Connell, la defaunación de mamíferos medianos y grandes puede tener influencias negativas en la diversidad de la comunidad vegetal y/o en la distribución espacial de las plantas de diferentes especies, debido a la reducción en los niveles de herbivoría y/o depredación y dispersión de semillas, por lo tanto, el aumento en la abundancia de unas cuantas especies dominantes.

La depredación de semillas por parte de los insectos es una de las principales causas de mortalidad de propágulos y del bajo reclutamiento en los bosques tropicales (Wilson y Janzen, 1972). Muchos primates, ungulados, roedores, felinos y aves, manipulan frutos de diferentes formas, removiendo diferentes cantidades del exocarpo (cáscara) y mesocarpo (pulpa) (Silvius y Fragoso, 2002) y dejando a las semillas propensas a ataques por organismos de otros grupos, como los escarabajos de la familia Bruchidae (Wilson y Janzen, 1972; Silva y Tabarelli, 2000; Silvius y Fragoso, 2002; Silvius, 2005).

En los bosques tropicales de América hay una serie de especies de mamíferos que son cazadas con mayor frecuencia; muchas de ellas son precisamente los frugívoros medianos y grandes, entre los que están los tapires, venados, pecaríes, agutíes, coatíes y monos, entre otros (Redford, 1992). En los fragmentos de selva defaunados las poblaciones de estas especies son poco densas o se han extinguido localmente como consecuencia de la caza y la disminución del hábitat (Redford, 1992; Alves-Costa, 2004). En estos bosques fragmentados el proceso de dispersión de semillas puede verse afectado. Sin embargo, no todos estos mamíferos grandes son estrictamente dispersores de semillas; algunos pueden fungir también como depredadores (Bodmer, 1991, Beck, 2005 y 2006) y a la vez pueden causar daño a las plántulas durante sus actividades de búsqueda de alimento (Dirzo y Miranda, 1990; Fragoso, 1997). Como resultado de la ausencia o reducción de las densidades de las poblaciones de estos mamíferos, se puede observar un incremento en el éxito de establecimiento de algunas plantas (Dirzo y Miranda, 1990). En estos casos los mamíferos pequeños, los insectos y diversos patógenos juegan un papel compensatorio importante en cuanto a sus actividades de depredación (Alves-Costa, 2004; Mendoza, 2005).

1.2. Palmas y pecaríes

En las selvas húmedas del Neotrópico las palmas son un elemento estructural dominante con aproximadamente 150 especies en Centroamérica y 350 en Sudamérica (Henderson, 1995 en Beck, 2006). Por ejemplo, en los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, México, se reportan densidades de *Astrocaryum mexicanum* de hasta 90 ind./ha (Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007) y para *Iriartea deltoidea* y *Astrocaryum*

murumuru se reportan densidades de más de 45 y 30 ind./ha respectivamente en la Amazonia Brasileña (Kiltie, 1991). Muchas de las especies de palmas han perdido sus dispersores como resultado la defaunación, por lo que sus poblaciones se han visto afectadas, particularmente las de semillas grandes, pues cuentan con pocas opciones alternativas para su dispersión (Silva y Tabarelli, 2001).

Existe evidencia de que los mamíferos grandes, como los ungulados, son especies clave por su actividad como dispersores y/o depredadores de semillas, pues intervienen directamente en los procesos de sucesión y regeneración natural de las selvas (Bodmer, 1991; Fragoso, 1997; Beck, 2006). La interacción de los ungulados con un gran número de especies de plantas (ya sea depredándolas, propiciando condiciones para que otros animales las depreden o dispersando sus semillas a corta y/o larga distancia) puede tener una profunda influencia en diversos procesos comunitarios y ecosistémicos, como la productividad primaria y la regeneración de las selvas (Fragoso, 1997; Silvius y Fragoso, 2002; Weisberg y Bugmann, 2003). Debido a la función que los ungulados desempeñan en estos niveles y a sus interacciones con otras especies, su extinción local podría afectar la distribución espacio-temporal y la demografía de plantas y animales (depredadores tope) de los bosques tropicales (Dirzo y Miranda, 1990; Terborgh, 1992; Beck, 2006).

Los ungulados consumen una gran cantidad de frutos carnosos. Por ejemplo en la Amazonia, los frutos constituyen el 81 % de la dieta del venado temazate (*Mazama americana*), 33 % del alimento del tapir sudamericano (*Tapirus terrestris*) y el 59 % y el 66 % de la dieta del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y del pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) respectivamente (Bodmer, 1991). El tapir sudamericano (*Tapirus terrestris*) puede consumir los frutos completos de varias especies de palmas como *Maximiliana maripa*, *Mauritia flexuosa*, *Scheelea* sp. (Bodmer, 1991; Fragoso, 1997). En México, el tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) consume los frutos de *Attalea butyraceae* y *Bactris baculifera* (Rivadeneira, 2007, G. Cerón, obs. pers.).

Históricamente, uno de los más grandes depredadores de semillas en los Neotrópicos ha sido el pecarí de labios blancos (PLB) (*Tayassu pecari*) (Kiltie, 1982); las semillas que consumen estos organismos tienen un gran impacto en el reclutamiento de árboles y palmas cerca de las plantas madre (Kiltie y Terborgh, 1983). Los PLB provocan una alta mortalidad de plántulas y retoños en las cercanías de las

plantas madre, ya que estas últimas son indicadoras de disponibilidad de alimento (Fragoso, 1997). Se ha documentado que, debido a su biomasa en los ecosistemas y a sus preferencias alimenticias, los PLB infectan fuertemente la dinámica poblacional de las especies de palmas con semillas grandes de las cuales se alimentan (Altrichter y Almeida, 2002; Wyatt y Silman, 2004). También existe evidencia de que los PLB son nómadas o migratorios, y que sus movimientos son guiados por los eventos de fructificación de los árboles, y en particular de las palmas (Beck, 2006).

Los pecaríes tienen una alimentación que se considera omnívora. En el Pecarí de Collar (PC) (*Pecari tajacu*) que habita diferentes biomas (desde desiertos hasta bosques tropicales), la dieta es muy variada. Sus fuertes molares le permiten triturar su alimento, que en las zonas áridas consiste principalmente en frutos de cactáceas, bulbos, bayas, rizomas, frutos de mezquites y raíces de agaves (Shively *et al.*, 1985). En los bosques tropicales estos pecaríes son principalmente frugívoros y aparentemente tienden a consumir las partes vegetativas y subterráneas de las plantas (Kiltie y Terborgh, 1983; Sowers 1997), pero no consumen semillas grandes y duras, por lo que no tienen un impacto importante en la dispersión y depredación de semillas de especies de palmas (G. Cerón, obs. pers.).

El PLB y PC se consideran elementos importantes en muchos ecosistemas del Neotrópico, ya que juntos constituyen el más grande grupo de forrajeadores del sotobosque (Beck, 2006). A lo largo de su distribución, consumen los frutos y semillas de 212 especies de plantas pertenecientes a 53 familias (Beck, 2005). Ambas especies de pecaríes prefieren consumir frutos y semillas de palmas que de las de otras familias de plantas (Wyatt y Silman, 2004; Beck, 2005). En general, los pecaríes (PLB y PC) consumen raíces, plántulas, flores, frutos y semillas de 46 especies de palmas, en su mayoría de los géneros *Astrocaryum*, *Attalea*, *Euterpe* y *Syagrus* (Beck, 2006). De éstas, el PC se alimenta de 25, mientras que el PLB de 37 (Beck, 2006).

El estudio de Wyatt y Silman (2004) en el Parque Nacional Manú, en Perú, muestra que la actividad de los pecaríes como depredadores de semillas y su impacto en el reclutamiento de plántulas es muy importante. Estos autores reportan que en ausencia del PLB hubo un incremento del 5340 % en el número de semillas de *Iriarteia deltoidea* y un 6000 % de aumento en el número de semillas de *Astrocaryum murumuru* debajo de las palmas adultas de esta especie. En otro estudio similar, Silman *et al.*,

(2003) encontraron que, durante un periodo de 12 años de ausencia del PLB, el número de plántulas de *Astrocaryum murumuru* que se reclutaron se incrementó en un 70 %. Tal nivel de reclutamiento tuvo una reducción significativa del 71 % una vez que los pecaríes fueron reintroducidos en el área de estudio.

A pesar de que ambas especies de pecaríes consumen las mismas 23 especies de palmas, el PLB tiene la capacidad de romper el duro endocarpo de las semillas de las especies de los géneros *Attalea* y *Socratea*, lo cual no puede hacer el pecarí de collar (Beck, 2006). Las mandíbulas y la dentadura del PLB están bien adaptadas para triturar semillas duras y presentan características asociadas con el consumo de alimentos de tejidos altamente resistentes: muelas con coronas bajas que les permiten resistir el daño dental que provoca morder objetos duros, y músculos abductores de fibras largas en las mandíbulas, cuyo arreglo reduce el estiramiento provocado por la apertura de las mandíbulas al morder (Kiltie, 1981). Kiltie (1982) sugirió que la diferencia en la fuerza de mordida de estas especies de pecaríes es un carácter que les permite mantener una diferenciación de nicho. Kiltie y Terborgh (1983), basándose en observaciones directas de ambas especies en el Parque Nacional Manú, en Perú, señalan que a pesar de que las especies se alimentan de partes de plantas, frutos y nueces, el PLB hace uso de semillas más duras que se dispersan directamente debajo de las plantas madre, lo cual sugiere que la diferencia en la fuerza de la mordida determina que se dé una divergencia en los hábitats de alimentación, es decir, una separación de nichos entre las dos especies de pecaríes.

A lo largo de toda su área de distribución, los pecaríes son cazados con mucha frecuencia con fines de subsistencia y comercio (Redford, 1992). Aunado a esto, la fragmentación y destrucción de su hábitat han provocado su constante decline e incluso los han llevado a extinguirse localmente, sobre todo en las poblaciones del Neotrópico (Beck, 2005). Es necesario entender a un nivel más profundo las interacciones entre las poblaciones de palmas y de pecaríes antes de que estas últimas alcancen un nivel de amenaza aún mayor y se corra el riesgo de perder información e interacciones importantes para la conservación y el manejo de los bosques tropicales.

La defaunación de mamíferos grandes y medianos puede tener efectos en la comunidad vegetal, afectando la distribución espacial de las plantas al reducir los niveles de dispersión de semillas y de depredación de semillas (Dirzo y Miranda, 1991;

Mendoza, 2005). Las consecuencias de la defaunación pueden ser evidentes en algunos bosques tropicales, donde la dispersión por mamíferos herbívoros grandes se interrumpe o es casi nula, es decir, se pueden observar cúmulos de frutos y semillas sobre el suelo del bosque, al igual que grandes cantidades de plántulas sin daños (Dirzo y Miranda, 1991; Terborgh y Wright, 1994; Wyatt y Silman, 2004).

Recientemente ha surgido un interés por determinar la función de la interacción entre plantas y animales en el mantenimiento de la diversidad vegetal en las selvas húmedas (Terborgh y Wright, 1994; Roldán y Simonetti, 2001). Particularmente en lo referente a la dispersión de semillas, se sabe que el establecimiento y la probabilidad de supervivencia de las plántulas depende en gran medida del lugar en el que son depositadas, en combinación con las características del microhábitat (Fleury y Galetti, 2004). Como resultado de este interés, se ha documentado que los mamíferos pueden definir el destino a corto plazo de una gran parte de las semillas que caen al suelo en la selva, ya sea por su consumo o debido a su traslado a otros hábitats donde pueden germinar o escapar de otros depredadores (Mendoza, 2005). Sin embargo, han sido relativamente pocos los estudios que han abordado estos temas (Mendoza, 2005). Muller-Landau y Hardesty (2005) mencionan que, después de una revisión de la literatura sobre dispersión de semillas en los bosques tropicales, notaron que el grupo de plantas leñosas está bien estudiado, aunque no necesariamente bien comprendido; lo mismo sucede para el grupo de las palmas. Bajo este escenario, no es posible generalizar el resultado de estas investigaciones a otras interacciones planta-animal, ni tampoco a otros bosques tropicales, aunque se trate de las mismas especies. Si la defaunación de mamíferos herbívoros grandes lleva a una disminución en el consumo de las plantas de las que se alimentan, entonces es posible que en hábitats defaunados la cantidad de semillas dispersadas sea baja, que el número de plántulas sea mayor y que su establecimiento sea agregado. Finalmente, en una zona defaunada la distancia a la que se encuentran establecidas las palmas de estadíos más avanzados debería de ser más cercana a la planta madre, en comparación con lo que ocurre en sitios conservados.

En este trabajo nos planteamos la pregunta, ¿qué efecto tiene la defaunación de pecaríes sobre la dispersión, depredación y establecimiento de plántulas de la palma *Attalea butyraceae*, una de las palmas estructuralmente importantes en la Selva

Lacandona? Esta tesis buscó generar información básica para entender si la baja abundancia de frugívoros en los bosques tropicales fragmentados puede reducir la dispersión de semillas, o si estas especies de plantas pueden ser dispersadas de alguna manera por la fauna menor que aún permanece en las zonas defaunadas. Por otro lado, se espera que la información generada sea útil para reforzar los planes de protección, manejo y conservación de la Selva Lacandona.

2. Objetivos

2.1. Objetivo general

Evaluar si la ausencia de dos especies de pecaríes (PLB y PC) altera la dispersión y la depredación de semillas, así como el establecimiento de plántulas de *Attalea butyraceae*. Para esto se trabajó en dos hábitats, uno conservado en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), Chiapas, y otro fragmentado fuera de la reserva.

2.2. Objetivos particulares

- Describir la sombra de semillas, así como la densidad y el área del establecimiento de plántulas de *A. butyraceae* en hábitats defaunados y conservados.
- Evaluar el efecto de la abundancia relativa de las dos especie de pecaríes sobre la dispersión y la depredación de semillas de *A. butyraceae*, en relación con la distancia respecto a la planta madre en hábitats defaunados y conservados.
- Evaluar si los cambios en la abundancia relativa de las dos especies de pecaríes se traduce en cambios en la densidad de plántulas de *A. butyraceae*, y si esta densidad cambia a diferentes distancias con respecto a la planta madre en hábitats defaunados y conservados.

3. Hipótesis

Ha1: En presencia de especies de mamíferos herbívoros grandes (hábitat conservado) el número de semillas dispersadas y depredadas de *A. butyraceae* será mayor que en su ausencia (hábitat defaunado).

Ha2: En el hábitat conservado, donde hay especies de mamíferos herbívoros grandes, la distancia media de establecimiento de plántulas con respecto a la planta madre será mayor que en el hábitat defaunado.

Ha3: En el hábitat defaunado la presencia de juveniles de *A. butyraceae* será mayor cerca de la planta madre en comparación con el hábitat conservado.

4. Métodos

4.1. Área de estudio

4.1.1. La Selva Lacandona

La región de la Selva Maya (que incluye la Selva Lacandona, Calakmul, Sian Ka'an y el Petén Guatemalteco) representa uno de los últimos grandes remanentes de bosque tropical, el cual constituye el bioma más extenso de Mesoamérica y uno de los más grandes del Neotrópico (Mendoza y Dirzo, 1999). La Selva Lacandona, ubicada al este de Chiapas, es el ecosistema con mayor riqueza específica de todo el país (Vásquez y Ramos, 1992; PMRBMA, 2000). La conservación de esta región es primordial, ya que protege un número importante de especies frágiles, amenazadas y en peligro de extinción que cualquier otra región de México. La Selva Lacandona es el área con mayor riqueza de mamíferos en todo el país; cuenta con el 27 % de la mastofauna de todo México (Medellín, 1994) y además alberga entre el 10 y el 19 % de las plantas vasculares del país (Martínez *et al.*, 1994).

La Selva Lacandona tenía una extensión de aproximadamente 1.5 millones de ha y en 40 años dos terceras partes de su superficie total arbolada han sido transformadas, restando en la actualidad solo 500,000 ha cubiertas de bosque (De Jong *et al.*, 2000; PMRBMA, 2000). En esta región se han estimado tasas promedio de deforestación por año de 2.13 % para 1974 y 1.6 % entre 1984 y 1991, siendo la ganadería extensiva la principal causa (Mendoza y Dirzo, 1999), pasando de 31,444 ha en los 70's a 60,370 ha en los 90's (De Jong *et al.*, 2000).

A pesar de la problemática, esta región aún contiene una gran diversidad de flora y fauna silvestre, manteniendo el 25 % de la biodiversidad total del país en un área menor al 1 % de la superficie del mismo (PMRBMA, 2000). Por ejemplo, la región de la Selva Lacandona contiene una de las pocas poblaciones viables en México de jaguar (*Panthera onca*), de pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) en Mesoamérica (Medellín, 1994).

4.1.2. Localización

Una parte del estudio se realizó en el sur de La Reserva de la Biosfera "Montes Azules" (RBMA) (Figura 1), localizada en el sureste de México, en el estado de Chiapas, entre

los 16° 05' y 16° 65' de latitud Norte y los 90° 42' y 91° 22' de longitud Oeste. Esta reserva abarca un total de 331,200 ha, lo cuál representa el 34.6 % de la superficie de la selva Lacandona (PMRBMA, 2000). La otra parte del estudio se llevó a cabo en la región de Marqués de Comillas, ubicada en el sureste de Chiapas, cubriendo una extensión de 204, 402 ha. Esta región es adyacente a la RBMA y hasta hace poco estaba cubierta de bosque tropical perennifolio. En la actualidad es un mosaico de diferentes tipos de vegetación con remanentes de la vegetación original, parches de bosque secundario y campos agrícolas y ganaderos. Entre 1976 y 1996, la proporción del área destinada a la ganadería aumentó significativamente en la región, pasando de 1,401 a 30,693 ha, lo cual significó una reducción en la cobertura de la selva de 95 a 56 % (De Jong et al., 2000).

4.1.3. Clima

La mayor parte de la región goza de un clima cálido-húmedo, Am(W'), según la clasificación de Köppen modificada por García (1973) (25° C de temperatura promedio anual, hasta los 800 metros de altitud) y semicálido (20° C de temperatura promedio anual, entre los 800 y 1300 metros de altitud). Las temperaturas diurnas más altas se presentan desde mediados de marzo hasta finales de junio. La precipitación promedio anual es abundante y fluctúa entre 2,500 y 3,500 mm. La temporada que presenta la mayor precipitación abarca los meses de mayo a diciembre (lluvias). Hay una temporada con una menor precipitación (temporada seca) entre los meses de enero y abril (la precipitación del mes más seco es de 0 a 60 mm). La humedad relativa media anual es de 80 % (PMRBMA, 2000).

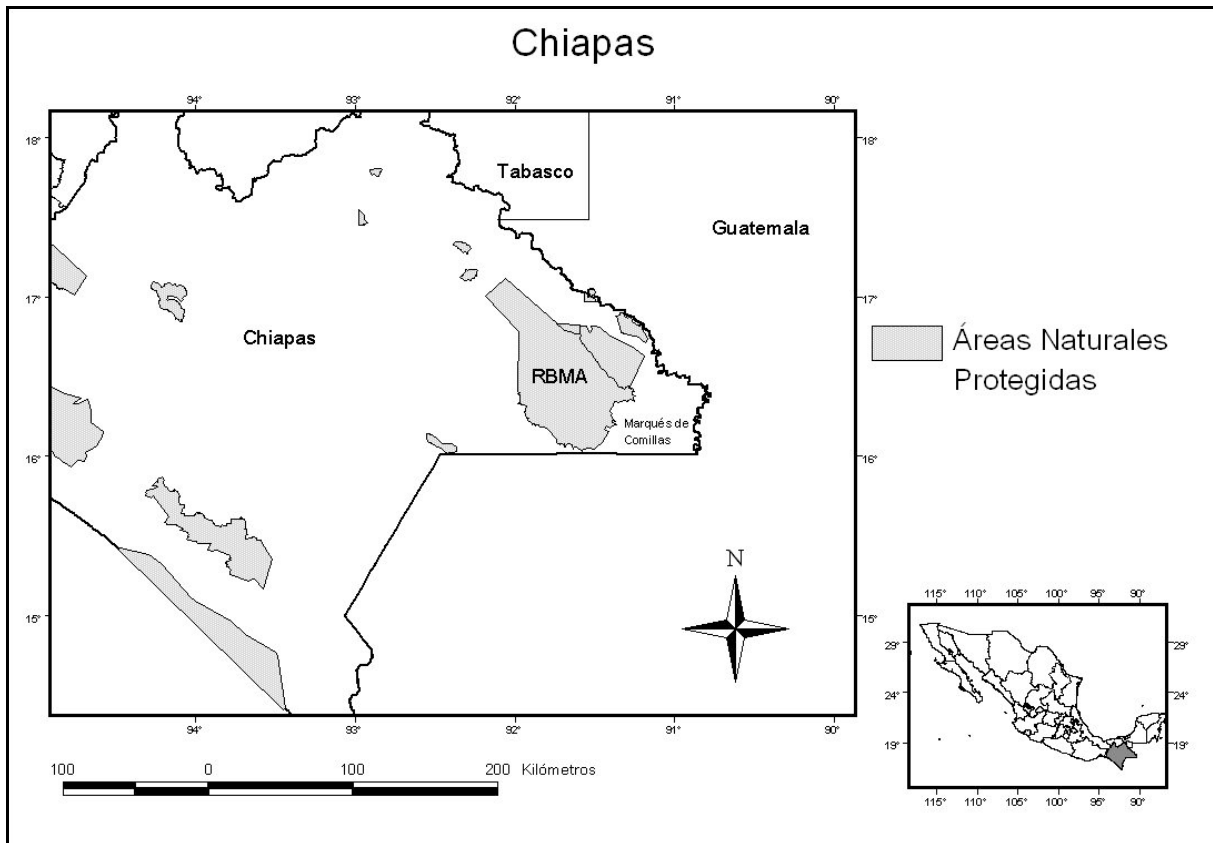


Figura 1. Localización de la RBMA en el estado de Chiapas.

4.1.4. Hidrología

La Selva Lacandona está irrigada por una gran cantidad de arroyos, ríos y lagos que juntos forman una red hidrológica grande y de suma importancia. La región hidrológica en la que se ubica la Selva Lacandona es una de las más extensas del país en términos de su proporción con respecto a la superficie total; las cuencas hidrográficas que incluye tienen aportes que pertenecen básicamente al sistema Grijalva-Usumacinta (PMRBMA, 2000). La mayor parte de la RBMA se encuentra dentro de la subcuenca hidrológica Lacantún. El sistema hidrológico Lacantún representa 53% de la cuenca del Usumacinta que, al unirse al sistema del Grijalva, da lugar a la región hidrológica de mayor extensión en México, y la séptima más grande del mundo (PMRBMA, 2000). Su escurrimiento medio anual representa el 30% de los recursos hidrológicos superficiales de México. Los cuerpos de agua más importantes en la reserva son las lagunas el Ocotál, Ojos Azules, Escobar, el Suspiro, Lacanjá, y Miramar. Dentro de la reserva hay una gran cantidad de arroyos y ríos, entre los que destacan el Lacanjá, Perlas, Jataté,

Azul, Negro, Tzendales, Miranda y San Pedro; todos ellos desembocan en el río Lacantún (PMRBMA, 2000).

4.1.5. Vegetación.

Según Rzedowski (1978), la Selva Lacandona incluye diversos tipos de vegetación, entre los cuales destacan la selva alta perennifolia, la selva mediana sub-perennifolia, el bosque de pino-encino, el bosque mesófilo de montaña, el bosque ripario, los jimbales y las sabanas (PMRBMA, 2000). En general, el tipo de vegetación predominante es la selva alta perennifolia (Mendoza y Dirzo, 1999), distribuyéndose desde los 100 hasta los 900 msnm. En este tipo de vegetación, los troncos más anchos miden entre 50 y 100 cm de diámetro y pertenecen a árboles que llegan a 40 ó más de 50 m de altura. Las palmas son un elemento abundante en la selva; entre las especies más frecuentes están *Chamaedorea* spp., *Bactris* spp., *Geonoma oxycarpa*, *Reinhardtia* spp. y *Scheelea liebmannii* (*Attalea butyraceae*) (Rzedowski, 1978).

4.1.6. Mastofauna

Se ha reportado un total de 112 especies de mamíferos que habitan en la región de la Selva Lacandona, de las cuales 17 son endémicas de Mesoamérica. El 57% de los mamíferos reportados son murciélagos (Medellín 1994); además, hay siete especies de marsupiales entre las cuales se encuentra *Philander opossum* (tlacuache de cuatro ojos), cuatro especies del orden xenarthra en las que destacan *Cyclopes didactylus* (miquito dorado) y *Tamandua mexicana* (oso hormiguero), dos especies de primates (*Alouatta pigra* –saraguato- y *Ateles geoffroyi* –mono araña-), 12 carnívoros (como *Panthera onca* –jaguar- y *Puma concolor* –puma), una especie de perisodáctilo (*Tapirus bairdii*), cuatro especies de artiodáctilos (*Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*, *Mazama americana* –venado temazate- y *Odocoileus virginianus* –venado cola blanca-), 17 especies de roedores (como *Cuniculus paca* –tepezcuintle- y ardillas del género *Sciurus*), y una especie de lagomorfo (*Sylvilagus brasiliensis*) (Medellín, 1994).

4.2. Especies de estudio

4.2.1. *Attalea butyraceae* (Mutis ex. L.f.) Wess. Boer

También conocida como 'corozo', es una palma que puede medir 30 m de alto con un d.a.p. de 60 cm. Es una especie monoica. Estas palmas producen de una a tres infrutescencias cada año. El número de frutos por infrutescencia puede variar y va desde 100 hasta 600 (Wright y Duber, 2001). Cada fruto contiene un endocarpo con una sola semilla (raras veces con dos o tres). Los endocarpos son grandes (3.7 ± 0.2 cm de largo y 2.4 ± 0.4 cm de diámetro) ($n=100$) y están cubiertos por fibras muy duras cuando alcanzan la madurez, lo que facilita su localización en el suelo del bosque y su persistencia por muchos años antes de descomponerse. La fructificación se presenta de marzo a octubre. Las primeras dos a cuatro hojas producidas por las plántulas son simples. Las plántulas más grandes (juveniles) producen hojas compuestas y se desarrollan dentro de una roseta basal; la aparición del tronco puede tardar hasta 20 años (Wright y Duber, 2001). En la región de estudio la densidad de *A. butyraceae* es de 0.3 ± 0.2 a 3 ± 1.2 ind./ha en el hábitat conservado, mientras que en el hábitat defaunado es de 1 ± 0.2 ind./ha (G. Cerón, datos no publicados). Estas palmas crecen en las tierras bajas y planas en suelos inundables de tipo aluvial y cerca de arroyos y ríos (G. Cerón, obs. pers.). De acuerdo a la revisión de Henderson (1986) sobre la polinización en palmas, el síndrome de polinización del género *Attalea* es desconocido, pero señala que en general los principales polinizadores de las palmas son los escarabajos, seguidos por las abejas y finalmente la polinización por viento. En este estudio se realizaron observaciones durante el día y se encontró que las abejas son los principales visitantes de las flores de *A. butyraceae* (G. Cerón, obs. pers.).

Entre las especies de mamíferos que consumen los frutos, dispersan y/o depredan las semillas de *A. butyraceae* se incluyen: el mono aullador (*Alouata palliata*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*), la martucha (*Potos flavus*), el coatí (*Nasua narica*), el agutí (*Dasyprocta punctata*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*), el viejo de monte (*Eira barbara*), el tapir (*Tapirus bairdii*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el venado temazate (*Mazama americana*), las ardillas (del género *Sciurus*), y varios pequeños roedores, entre otras (Kiltie, 1981; Fragoso, 1997). Además la guacamaya roja (*Ara macao*) remueve la cáscara y consumen la pulpa de

los frutos directamente de la infrutescencia y dejan caer las semillas despulpadas debajo de la planta madre (G. Cerón, obs. pers.).

En otros bosques tropicales de Sudamérica se ha visto que varias especies de brúquidos (escarabajos) atacan a las semillas de *Attalea*, siendo las dos especies más frecuentes *Speciomerus giganteus* y *Pachymerus cardo* (Wright y Duber, 2001; Silvius y Fragoso, 2002; Silvius, 2005) ; de éstas sólo *P. cardo* está reportada para México (Romero y Johnson, 2004).

4.2.2. Pecarí de labios blancos

(*Tayassu pecari*) (Artiodactyla: Tayassuidae)

Es un mamífero grande y robusto. Los individuos se caracterizan por presentar una mancha de pelo blanco en la base de la boca o en torno a los labios. Las extremidades terminan en dos pezuñas. Presenta cola vestigial y en la región posterior del dorso, una glándula de almizcle. Los animales adultos pesan entre 25 y 40 kg (Mayer y Wetzel, 1987). Es un animal gregario que forma manadas desde varias decenas hasta varias centenas de individuos. En general estas manadas requieren grandes áreas de vegetación no perturbada para sobrevivir (Sowls, 1997). Son animales diurnos. Su alimentación es más frugívora que omnívora (Bodmer, 1991; Kiltie, 1981). Según Bodmer (1989), un 66 % de la dieta de este mamífero consiste de frutos. Se ha reportado un área de actividad de hasta 13 km² para esta especie (Beck, 2006), y un ámbito hogareño que va de 21.8 a 109.6 km² (Fragoso, 1998). En México existen poblaciones fragmentadas desde el Istmo de Tehuantepec hasta la península de Yucatán (Aranda, 2000; Reyna-Hurtado, 2007).

Las mandíbulas y dentadura del PLB están bien adaptadas para triturar semillas muy duras, como las semillas de palmas y algunas nueces. (Kiltie, 1981). Así, puede aprovechar frutos, semillas y otras partes de las palmas a lo largo de su gran área de actividad. Entre las palmas que más utiliza están *Mauritia flexuosa* en Perú, *Raphia taedigera* en Costa Rica, y *Bactris* spp. y *Attalea butyraceae* en México (Bodmer 1989, Fragoso 1994, Naranjo *et al.*, 2001, en Naranjo, 2002).

En México se incluyó recientemente a ésta especie en la propuesta de modificación a la Norma Oficial Mexicana (NOM-059-SEMARNAT-2001), bajo la categoría de "en peligro de extinción". A nivel internacional, en la Convención sobre el

Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) se encuentra en el apéndice II, y según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) se encuentra en la categoría de riesgo "casi amenazada" (near threatened) y su tendencia poblacional en decremento.

4.2.3. Pecarí de collar

(*Pecari tajacu*) (Artiodactyla: Tayassuidae)

Animal de tamaño mediano, cuerpo robusto, cabeza grande y patas cortas y delgadas que terminan en pezuñas. Su color es café grisáceo con una delgada franja clara en el cuello a manera de collar. Pesan entre 13 y 30 Kg. Es un animal gregario que vive en grupos de 5 a 15 individuos aproximadamente (Bodmer y SOWLS, 1993). Al igual que el pecarí de labios blancos, su alimentación es omnívora/frugívora (Naranjo, 2002). Según Bodmer (1989) un 59 % de la dieta de este mamífero consiste de frutas. Se ha reportado que su ámbito hogareño que va de 0.6 a 6.5 km² (Beck, 2006). En México se distribuye en ambas vertientes del país hasta la península de Yucatán, estando ausente en Baja California (Aranda, 2000).

Esta especie no se encuentra bajo ninguna categoría de riesgo según la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001. Sin embargo, a nivel internacional, se encuentra en el apéndice II de CITES. En la lista roja de la UICN está en la categoría de "mínima preocupación" (least concern) y su tendencia poblacional es estable.

Beck (2005) reporta en una revisión sobre el papel que juegan las dos especies de pecaríes como dispersores y depredadores de semillas en el Neotrópico, que el PLB consume 144 especies de plantas de 38 familias, mientras que el PC consume 128 especies de plantas pertenecientes a 40 familias. Para ambas especies las tres familias más consumidas son Arecaceae, Moraceae y Sapotaceae. En otra revisión sobre la interacción entre las dos especies de pecaríes y las palmas, Beck (2006) reporta que ambas especies pueden consumir raíces, plántulas, flores, frutos o semillas de 46 especies de palmas. El PLB utiliza 37 especies de palmas, mientras que el PC utiliza 25. Los cuatro géneros de palmas más frecuentemente consumidos son *Astrocaryum*, *Attalea*, *Euterpe* y *Syagrus*. En resumen, los pecaríes dispersan semillas de palmas, consumen las flores, plántulas y raíces, además de dañar a las plántulas por el pisoteo.

Así, afectan la distribución espacio-temporal y la demografía de las palmas y otras familias de plantas. Por esta razón, la extinción de los pecaríes puede tener consecuencias importantes sobre la ecología de las poblaciones de las plantas que consumen y por lo tanto, sobre la comunidad vegetal de los bosques tropicales.

4.3. Diseño experimental

Se seleccionaron dos hábitats de estudio, con similitudes y diferencias, con base en: 1) su accesibilidad, ya que hay poco o nulo acceso a algunas zonas de la selva; 2) su nivel contrastante de protección, esto es, uno dentro de la RBMA y otro en las zonas aledañas fuera de la reserva; 3) el contraste en la presencia de mamíferos grandes, principalmente del PLB; y 4) buscando que tuvieran una composición florística similar. Además, para ambos hábitats se tomó en cuenta la presencia de palmas de *Attalea butyraceae*; en el caso del hábitat fuera de la reserva, esta especie debía estar presente en los fragmentos de selva a estudiar, buscando que los adultos reproductivos estuvieran alejados del borde por lo menos 50 m.

4.3.1. Hábitat 1 (conservado)

Se localiza en la parte sur de la RBMA, zona que está delimitada al sur por el río Lacantún y comprende un área de 80 km² aproximadamente (Figura 2). En esta zona algunos pobladores cazan periódicamente. Sin embargo, aún existen poblaciones de mamíferos grandes que persisten a pesar de las presiones humanas (Mendoza, 2005; de la Torre, 2009; G, Cerón, obs. pers.).

4.3.2. Hábitat 2 (defaunado)

Ubicado en el municipio de Marqués de Comillas, al sur de la RBMA, separado de la misma por el río Lacantún. Este hábitat comprende una franja de tres ejidos: Ejido Chajul (EC), Ejido Playón de la Gloria (PG) y Ejido Galacia (EG). Los poblados ejidales están separados entre sí aproximadamente 5 km en línea recta (Figura 2). El hábitat de EC está localizado al sureste del poblado, en una zona de reserva comunal cubierta de bosque primario y secundario, la cuál abarca aproximadamente 300 ha. El área comenzó a fragmentarse hace unos 20 años. En ella se realizan actividades de

extracción de madera, de agricultura y de ganadería. El hábitat de PG se localiza al sur y suroeste del poblado del mismo nombre, abarcando terrenos privados y un área de la reserva comunal del ejido que cuenta con aproximadamente 2000 ha (Mendoza, 2005). Esta zona fue fragmentada hace aproximadamente 25 años. La mayor parte de PG está cubierta por parches de bosque primario y de bosque secundario. En el lugar se realizan actividades extractivas de madera, leña y fauna, y en la periferia del área se realizan actividades agrícolas y ganaderas. El hábitat de EG comprende dos fragmentos, uno al noroeste y otro al sureste del respectivo poblado. Ambos se comenzaron a fragmentar hace poco más de 30 años. El fragmento del noroeste tiene alrededor de 600 ha y el del sureste 2500 ha. Ambos cuentan con bosque primario y secundario, y en la periferia de ambos se realizan actividades extractivas de fauna y madera, así como ganadería y agricultura (Figura 2).

En el Hábitat 2, la fragmentación y reducción de la selva, así como la constante actividad de los cazadores, han tenido como consecuencia un efecto negativo en la riqueza de especies de mamíferos. En los remanentes de selva están ausentes varios de los componentes característicos de la comunidad de mamíferos de las selvas de la zona, principalmente los grandes. Mendoza (2005) presenta evidencia de esta ausencia. En un estudio de la zona fragmentada este autor encontró que las cinco especies de mamíferos más comunes eran mamíferos medianos (≤ 5 kg). También reportó la presencia de sólo tres especies de mamíferos grandes (PC, venado cola blanca y venado temazate), entre los que el PLB y el tapir no están presentes.

La primera fase del trabajo de campo consistió en visitar la zona y realizar recorridos para hacer un reconocimiento general y recabar información relevante para detallar el diseño experimental. Esta fase fue necesaria para delimitar el área de estudio. La segunda fase del trabajo de campo se llevó a cabo en dos temporadas, febrero a abril (temporada seca) y septiembre y octubre (temporada de lluvias) del 2008. En la primer salida se recorrieron de manera exhaustiva los senderos tanto en la reserva como en los fragmentos para localizar las palmas en las que posteriormente se llevaron a cabo observaciones para documentar la sombra de semillas, y para evaluar las densidades de las plántulas y juveniles. Así mismo, se lograron definir los sitios en

los que posteriormente se colocaron las estaciones de fototrampeo (ver abajo para detalles).

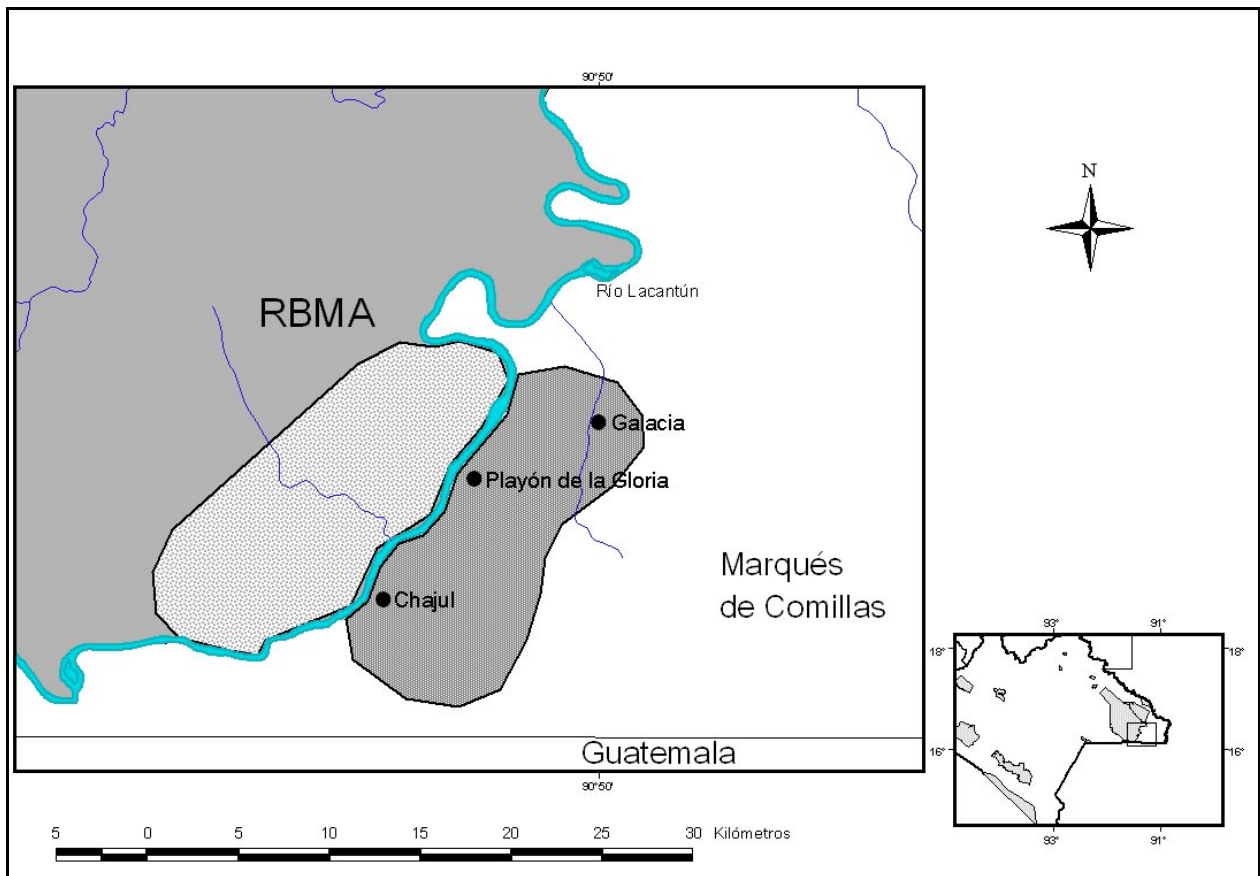


Figura 2. Localización de los hábitats de estudio en el estado de Chiapas. Se observa el hábitat conservado en el sur de la RBMA –en gris claro- y los hábitats defaunados localizados en Marqués de Comillas fuera de la reserva –en gris oscuro-.

4.3.3. Selección de individuos de *A. butyraceae*

Para la selección de las palmas a utilizar en este estudio se consideraron los siguientes puntos:

- Sólo se tomaron en cuenta las palmas adultas que presentaran evidencia de por lo menos cinco eventos de fructificación previos.
- Se tomaron en cuenta los individuos adultos que estuvieran aislados y alejados unos de otros en un radio de aproximadamente 1 km. Las palmas que formaban parte de un grupo denso de individuos no fueron tomadas en cuenta, pues sus sombras de semillas y plántulas se encontrarían traslapadas.

- Para los fragmentos (hábitats defaunados) se consideraron sólo a los adultos reproductivos que estuvieran alejados del borde por lo menos 50 m.

En el hábitat conservado se encontraron 20 palmas que cumplieron con los requisitos arriba mencionados, mientras que en el hábitat defaunado se encontraron sólo 10 de estos individuos (Figura 3).

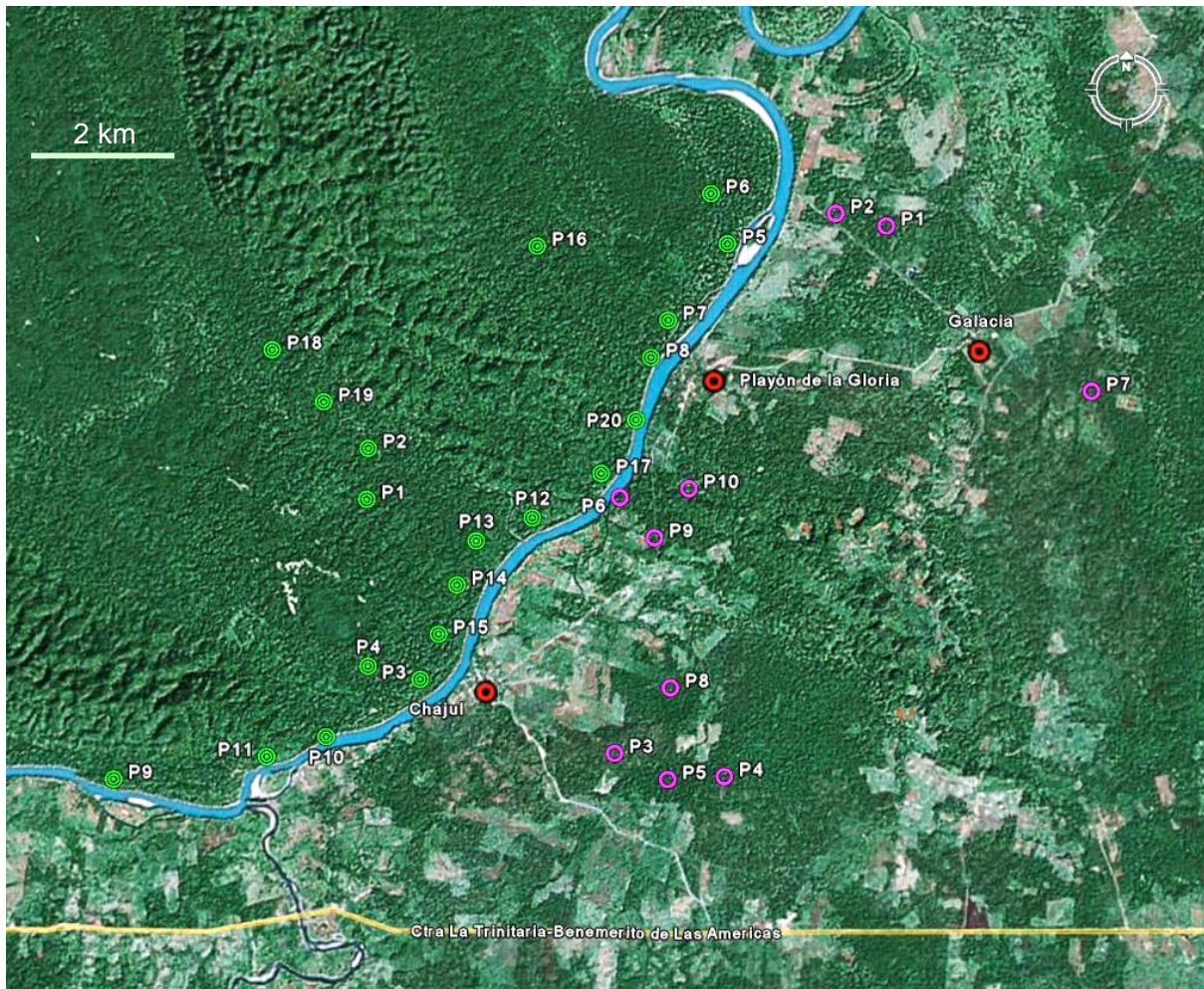


Figura 3. Localización de los dos hábitats de estudio. La zona de selva continua al noroeste del río Lacantún corresponde a la RBMA, la zona fragmentada al sureste corresponde a Marqués de Comillas. Se muestra la distribución espacial de las palmas utilizadas para el estudio. Los círculos en color verde corresponden al hábitat conservado, los círculos de color lila corresponden al hábitat defaunado.

4.3.4. Muestreo de endocarpos (semillas)

El muestreo de endocarpos se llevó a cabo en dos temporadas: de marzo a abril (secas) y de septiembre a octubre (lluvias) del 2008. Para cada uno de los individuos de *A. butyraceae* se trazó un transecto en forma de “V” con un ángulo de 30° y con una

longitud de 30 m de largo por cada lado, con el vértice localizado en la base del árbol (Figura 4) (Wright y Duber, 2001). El transecto se recolocó si en el mismo y/o a 5 m del borde se encontraba otro individuo reproductivo de *A. butyraceae* (Wyatt y Silman 2004). Se muestreó un transecto por cada palma en cada una de las temporadas. Los endocarpos que se encontraron en la superficie del transecto se colectaron de entre la hojarasca y hasta 3 cm por debajo del suelo, en pequeñas áreas de 0.25 m² (50 X 50 cm). Estos cuadros que se emplearon para el conteo y el muestreo de endocarpos, se colocaron a lo largo del transecto en las siguientes distancias a partir del árbol censado: 2, 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26 y 29 m. El acomodo de los cuadros a cada una de las distancias fue aleatorio. El número de cuadros utilizados a cada distancia fue el siguiente: 3, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 10 respectivamente –el aumento en el número de cuadros es una manera de compensar el aumento del área del transecto a la medida en que se aleja de la base de la palma-. Se calculó el número total de semillas por cuadro y se expresó en semillas/m² para cada una de las distancias a partir de la media del número de endocarpos para cada una de las distancias. Para conocer si las proporciones de semillas depredadas eran diferentes entre ambos hábitats, los endocarpos encontrados se clasificaron en las siguientes categorías de depredación: abiertos por brúquidos, abiertos por roedores, abiertos por PLB e intactos. Los endocarpos que tenían marcas de la acción de diferentes depredadores se asignaron al último depredador, esto es, si se encontraba depredación por brúquido-roedor, se asumía que el depredador final era el roedor y que la depredación por PLB ocurre después de la depredación por brúquidos y roedores (Silvius, 2002). Como el número de endocarpos disminuyó con la distancia del árbol focal, se agruparon los resultados de las siguientes distancias 2 y 5; 8 y 11; 14 y 17; 20 y 23; y 26 y 29 m, para mantener un tamaño de muestra –número de semillas- comparable en las distintas categorías de depredación.

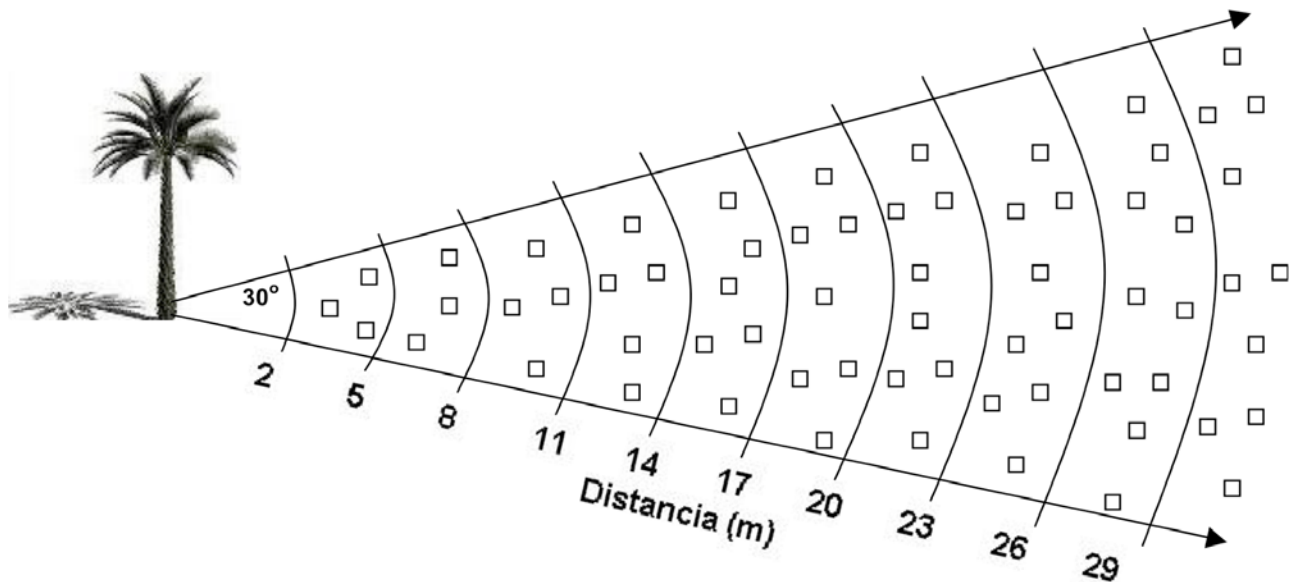


Figura 4. Método utilizado para evaluar la densidad de endocarpos, plántulas y juveniles alrededor de *A. butyraceae*. Los cuadros son las áreas de 50 X 50 cm en la que se realizaron las colectas de los endocarpos. Para cada palma adulta se realizó el mismo esfuerzo de colecta.

4.3.5. Censo de plántulas y juveniles

Los censos de plántulas se llevaron a cabo en los mismos transectos y a las mismas distancias que el conteo de endocarpos (Figura 4), pero sin incluir los cuadros de muestreo, es decir, se censó el área total del transecto, subdividiéndola en cada una de las 10 distancias (Cuadro 1). Se contaron las plántulas de *A. butyraceae* en cada subdivisión del transecto, separándolas según si presentaban folíolos u hojas desarrolladas, considerando a éstas últimas como juveniles. Se contabilizaron sólo los juveniles de más de un metro de altura. Los juveniles se contaron solo en la temporada de lluvias. Con el fin de simplificar el manejo de los datos, los números de plántulas y juveniles se expresaron en individuos/m² para cada una de las subdivisiones del transecto.

No se tomaron en cuenta los dos primeros metros del transecto, debido a la influencia que ejerce la planta madre sobre las plántulas que se establecen justo debajo de su follaje, ya que como se encuentran dentro del área de la caída natural de hojas secas, éstas pueden cubrir y matar a las nuevas plántulas. De acuerdo con la hipótesis planteada por Pimentel y Tabarelli (2004) hay una probabilidad baja de que las nuevas

plántulas se establezcan en un radio de 5 m alrededor de la planta madre debido a este efecto.

Cuadro 1. Área en m² de cada una de las subdivisiones utilizadas en los transectos para el conteo de semillas y el censo de las plántulas y juveniles.

Distancia (m)	2-5	5-8	8-11	11-14	14-17	17-20	20-23	23-26	26-29	29-32
Área (m ²)	5.49	10.21	14.92	19.63	24.34	29.05	33.77	38.48	43.19	47.90

4.3.6. Presencia y abundancia relativa de mamíferos

El uso de trampas-cámara para el estudio de mamíferos terrestres es una herramienta relativamente nueva y ha ido en aumento en los últimos años, pues la tecnología ha ido mejorando y los costos de los equipos han ido disminuyendo (Tobler *et al.*, 2008). Las aplicaciones que se le han dado a estos equipos van desde los inventarios de especies y estudios de patrones de actividad, hasta estimaciones de densidad (Karanth, 1995; Azuara, 2005; Estrada, 2005).

La presencia y abundancia relativa de las dos especies de pecaríes en el sitio de estudio se evaluaron por medio de registros de fototrampeo. En cada temporada se emplearon 12 cámaras automáticas de 35 mm con sistemas pasivos de detección de movimiento. Las marcas de estos equipos eran Camtrakker® (Camtrakker TM: Camtrack South Inc. Georgia, E.U.A.), Stealth-Cam® (modelo MC1-DV: Stealth-Cam LLC, Bedford. Texas, E.U.A.) y Deer-Cam® (modelo DC-200: Non Typical Inc., Park Lane, Park Falls, E.U.A.), todas con sensor pasivo infrarrojo capaz de detectar movimiento y calor. Se utilizaron ocho cámaras en el área de la RBMA (hábitat conservado) y cuatro en los diferentes fragmentos (hábitat defaunado). Se colocó una estación de fototrampeo en la periferia de cada uno de los árboles seleccionados, a una distancia de 3 m del árbol y una altura aproximada de 50 cm, sujeta a un árbol o a estacas de madera (Figura 5). Las distintas estaciones de fototrampeo estaban separadas entre sí aproximadamente por 1 km para disminuir la probabilidad, en lo posible, de que dos animales visitaran más de una estación por día. Las cámaras-trampa fueron programadas para que estuvieran activas las 24 horas del día y tomaran fotografías en cuanto detectaran un animal, con un retraso de un minuto de entre cada disparo. Para evitar un mal funcionamiento de las cámaras debido a la humedad, se

colocaron bolsitas de tela sintética con desecante (sílica gel) dentro de cada cámara. Durante la temporada de secas las cámaras se revisaron cada 20 días y en la temporada de lluvias cada 10 días para cambiar el rollo, las baterías y las bolsitas de sílica gel. Al llegar a revisar la cámara se tomaba una foto con la misma para verificar que el equipo estaba en funcionamiento. Una vez realizados los cambios, se tomaba otra fotografía simulando movimientos de animales grandes para verificar que la cámara quedara funcionando correctamente. Si se detectaba que algún equipo no estaba funcionando adecuadamente, se reemplazaba por otro.

Para hacer una comparación entre las abundancias relativas de las especies, los resultados de las tasas de captura se expresaron en número de capturas por 1000 días-trampa –ver abajo-. Mediante un muestreo sistemático, las tasas de captura obtenidas se pueden relacionar en una cierta proporción con la abundancia real de los individuos de las especies capturadas. Así, en los estudios de fototrampeo, las tasas de captura expresadas en capturas/1000 días-trampa funcionan como un índice de abundancia relativa (Azuara, 2005).

Para este trabajo definí un evento de captura como cada día que estuvieron activas las estaciones de foto-trampeo (24 horas). Debido a la dificultad para identificar individuos de ambas especies de pecaríes, cuando en las fotos se registraba más de un individuo o se obtenían varias fotografías del grupo, sólo se tomaba como un evento de captura. Es decir, los grupos de pecaríes se tomaron como un solo individuo.

Como complemento al método de fototrampeo, para verificar la presencia de los mamíferos en ambos hábitats, se tomaron los registros indirectos (huellas, excretas, etc.), y se llevó a cabo la observación directa de los animales en los recorridos por los senderos.

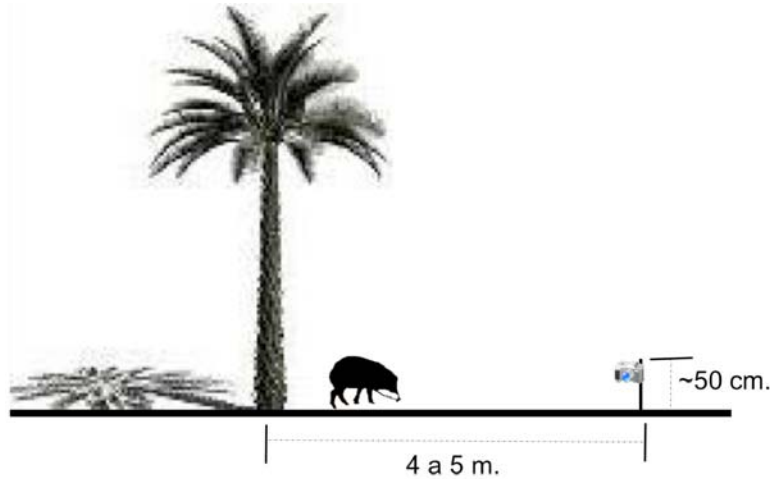


Figura 5. Esquema que representa la manera en la cuál se instalaron las trampas-cámara en la cercanía de las palmas de *A. butyraceae*.

4.3.7. Análisis estadísticos

Para hacer una comparación entre las variables de cada temporada (densidad de semillas, plántulas y juveniles) y cada tipo de hábitat (defaunado y conservado), se calculó el área debajo de cada una de las curvas de dispersión de semillas, de establecimiento de plántulas y de juveniles. Se obtuvieron 20 áreas (una por palma) para el hábitat conservado y 10 para el defaunado. Los datos no tuvieron una distribución normal. Para cada temporada se realizó una prueba de Mann-Whitney (M-W) para muestras independientes (Sokal y Rohlf, 1973), donde se contrastaron las variables de densidad de semillas, de densidad de plántulas y de densidad de juveniles del hábitat conservado contra el defaunado. Para detectar diferencias entre las variables para cada tipo de hábitat entre temporadas se realizó una prueba de Wilcoxon (W) para muestras pareadas. Se utilizó una prueba de Kruskal-Wallis (K-W) con una prueba *post hoc* de Dunn para detectar diferencias en las distintas subdistancias por hábitat.

Tanto para las sombras de semillas como para las plántulas y juveniles, se obtuvieron las frecuencias en cada intervalo de distancia –en cada una de las subdivisiones de los transectos-, calculando la mediana y los rangos intercuartiles. Se compararon los grupos de datos por distancia del hábitat defaunado contra el conservado para cada temporada mediante una prueba de Mann-Whitney (Sokal y

Rohlf, 1973), para conocer si había un efecto del tipo de hábitat en la distancia media de dispersión de las semillas y en el establecimiento de plántulas y de juveniles.

Utilizamos una prueba de χ^2 (Sokal y Rohlf, 1973) para conocer si había diferencias en las proporciones de depredación de semillas en cada temporada y entre las distintas categorías de depredación en los dos tipos de hábitats y las dos temporadas. Todos los análisis se realizaron en los programas estadísticos JMP® 7.0, XLSTAT 2009® y Prism® 5.0.

5. Resultados

5.1. Muestreo de semillas

Se recolectó un total de 866 semillas en ambos hábitats para las dos temporadas, de las cuales sólo 195 estaban intactas (22.5 %). En el hábitat conservado colectamos un total de 232 semillas en la temporada de secas y 247 en la temporada de lluvias. En el hábitat defaunado colectamos 226 y 161 semillas respectivamente (Cuadro 2).

Cuadro 2. Esfuerzo de muestreo y número de endocarpos recolectados y plántulas encontradas. A) temporada seca. B) temporada lluviosa.

A)

Hábitat	No. de Palmas	Cuadros de semillas	No. total de semillas	Promedio de semillas por transecto	Transectos de plántulas	No. total de plántulas	Promedio de plántulas por transecto
Conservado	20	1300	232	11.6	20	735	36.7
Defaunado	10	650	226	22.6	10	435	43.5
Total	30	1950	458	--	30	1170	--

B)

Conservado	20	1300	247	10.1	20	696	34.8
Defaunado	10	650	161	16.2	10	376	29.4
Total	30	1950	408	--	30	1072	--

5.2. Dispersión de semillas

Se registraron cúmulos de semillas debajo de las plantas madre en ambos hábitats. El número de semillas disminuyó rápidamente al aumentar la distancia con respecto a la planta madre, independientemente del hábitat. Sin embargo, en el hábitat defaunado se observó una marcada reducción en el número de endocarpos al incrementarse la distancia, llegando a cero a los 32 m en ambas temporadas. En el hábitat conservado la reducción fue menos marcada, sin llegar a cero incluso a los 32 m del transecto (Figura 6). Las áreas bajo las curvas de dispersión de semillas fueron diferentes en ambos hábitats para la temporada de secas, pues se observó una mayor densidad de semillas en el hábitat defaunado (M-W: $U=54.4$, $p=0.035$) (Figura 6-A). Para la temporada de lluvias también hubo diferencias entre hábitats: la densidad de semillas de *A. butyraceae* de nuevo fue mayor para el hábitat defaunado que en el hábitat conservado (M-W: $U=54.5$, $p=0.034$) (Figura 6-B). Las áreas bajo las curvas de dispersión de semillas no fueron significativamente diferentes entre temporadas (conservado: W: $V=121.5$, $p=0.512$; defaunado: W: $V=44$, $p=0.092$).

5.3. Depredación de semillas

En general, la mayor parte de las semillas de *A. butyraceae* en ambos hábitats fueron depredadas, y los porcentajes de depredación fueron similares: hábitat defaunado = 81 % y hábitat conservado = 73 % (promedios para ambas temporadas). Sin embargo, comparando por tipo de hábitat, los porcentajes así como el tipo de depredador son diferentes en cada una de las dos temporadas (secas: $\chi^2=58.78$; g.l.=3; $p<0.0001$; lluvias: $\chi^2=60.51$; g.l.=3; $p<0.0001$) (Figura 7).

5.3.1. Pecaríes

Los registros de depredación por PLB fueron prácticamente nulos en ambos hábitats. En el hábitat conservado sólo se observó una semilla depredada por este ungulado en la temporada seca, equivalente al 0.04 % (Figura 7). Con respecto al PC, se obtuvieron registros fotográficos de individuos consumiendo frutos de *A. butyraceae* debajo de las plantas madre, pero se sabe que los individuos de esta especie no tienen la fuerza mandibular necesaria para romper el duro endocarpo y tener acceso a la semilla. Esto se confirmó en el campo al examinar las semillas despulpadas de *A. butyraceae* debajo de las palmas de las que se obtuvieron los registros fotográficos.

5.3.2. Brúquidos

En ambos hábitats la depredación por brúquidos fue muy alta cerca y debajo de las plantas madre, decreciendo al aumentar la distancia (Figura 8). En la temporada de secas la mayor depredación se presentó en el hábitat defaunado (53 %), siendo diferente a la del hábitat conservado (29 %) ($\chi^2=6.03$; g.l.=1; $p=0.014$) (Figura 7). Para la temporada de lluvias se presentó el mismo patrón: en el hábitat defaunado los brúquidos fueron los principales depredadores (59 % de las semillas), mientras que en el hábitat conservado sólo atacaron al 10 % de las semillas ($\chi^2=9.21$; g.l.=1; $p=0.0024$) (Figura 7). Entre temporadas, en el hábitat defaunado no hubo diferencias ($\chi^2=0.012$; g.l.=1; $p=0.909$), pero sí las hubo en el hábitat conservado ($\chi^2=7.38$; g.l.=1; $p=0.0066$) siendo mayor el ataque por brúquidos en secas que en lluvias.

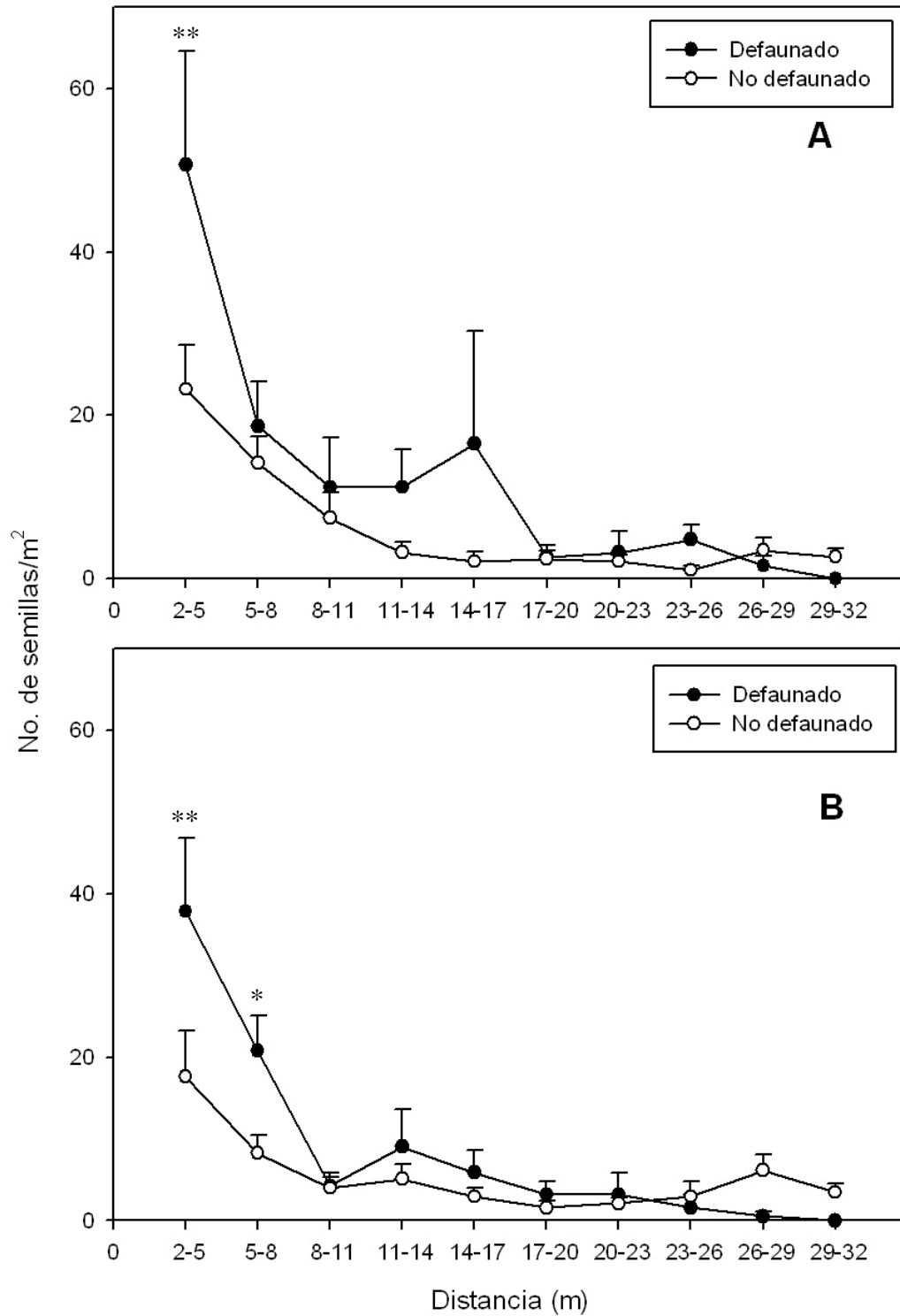


Figura 6. Sombra de semillas en ambos hábitats para las temporadas de secas (A) y lluvias (B). El eje horizontal representa la distancia al árbol reproductivo. Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn.

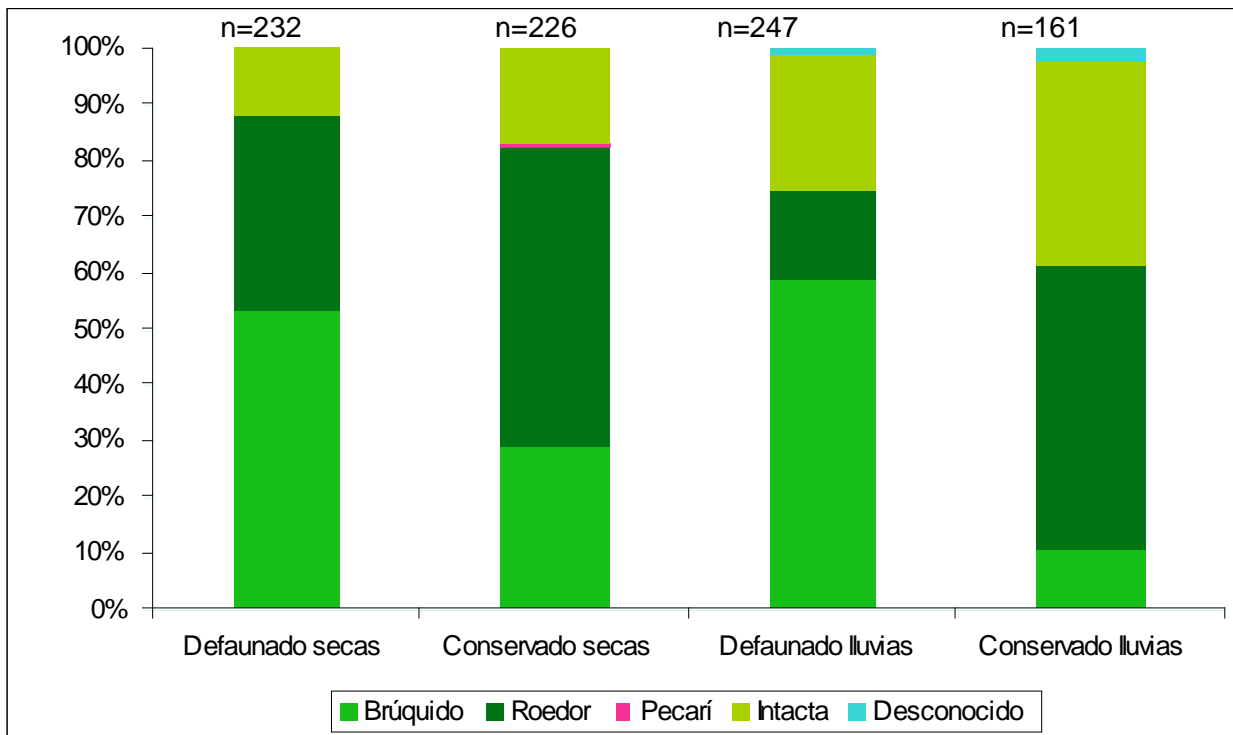


Figura 7. Porcentajes de depredación de semillas recuperadas de *A. butyraceae* para cada categoría. Se grafican ambas temporadas y ambos hábitats.

5.3.3. Roedores

En general, los roedores depredaron más semillas debajo de la planta madre que lejos de ella; la mayor parte de esta depredación se observó dentro de los primeros 10 m en ambos hábitats (Figura 9). En el hábitat conservado se registró una depredación por roedores hasta los 30 m en ambas temporadas. En la temporada seca hubo una menor depredación (35 %) en el hábitat defaunado en comparación con el hábitat conservado (54 %), pero esta diferencia no fue significativa ($\chi^2=0.196$; g.l.=1; $p=0.657$) (Figura 7). El porcentaje de depredación por roedores en la temporada de lluvias fue del 15 % en el hábitat defaunado y del 51 % en el conservado (Figura 7), la diferencia no fue significativa ($\chi^2=1.18$; g.l.=1; $p=0.176$). En la temporada de secas en el hábitat defaunado los roedores depredaron más semillas dentro de los primeros 10 m del transecto en comparación con el hábitat conservado (Figura 9-A). Esta depredación no fue constante a lo largo del año, ya que en la temporada de lluvias, en ese mismo hábitat, hubo una menor depredación por roedores en los primeros 10 m (Figura 9-B). No se encontraron diferencias significativas en la depredación por roedores entre

temporadas, ni en el hábitat defaunado ($\chi^2=1.99$; g.l.=1; $p=0.158$), ni en el hábitat conservado ($\chi^2=0.022$; g.l.=1; $p=0.88$).

5.4. Semillas intactas

La distancia a la que se encontraron semillas intactas en el hábitat defaunado en la temporada de secas no superó los 20 m, mientras que en el hábitat conservado se registraron semillas intactas hasta los 32 m y más allá (Figura 10-A). Lo mismo se observó en la temporada de lluvias (Figura 10-B). En el hábitat defaunado el porcentaje de semillas intactas fue del 12 %, mientras que en el hábitat conservado fue del 16 % (Figura 7). No se encontraron diferencias significativas en la temporada seca entre ambos hábitats ($\chi^2=0.0081$; g.l.=1; $p=0.928$). En la temporada de lluvias se registró un aumento en ambos hábitats en el porcentaje de semillas intactas en relación a la temporada de secas, siendo de 25 % para el hábitat defaunado y de 36 % para el hábitat conservado (Figura 7). En la temporada de lluvias tampoco hubo diferencias significativas entre hábitats ($\chi^2=0.0005$; g.l.=1; $p=0.982$). Entre temporadas, no se observaron diferencias en el hábitat defaunado ($\chi^2=1.595$; g.l.=1; $p=0.206$), pero sí en el hábitat conservado ($\chi^2=4.688$; g.l.=1; $p=0.0304$), siendo mayor el porcentaje de semillas intactas en la temporada de lluvias.

La distancia media de la sombra de semillas depredadas para el hábitat conservado fue de 5 m, la misma que en el hábitat defaunado en la temporada seca. Esta distancia no difirió entre hábitats (M-W: $U=1181$, $p=0.970$). En la temporada de lluvias la distancia media de la sombra de semillas depredadas tampoco difirió entre hábitats (M-W: $U=576$, $p=0.727$). En ninguno de los dos hábitats hubo diferencias significativas entre temporadas (Figura 15).

En la temporada de secas, las semillas intactas alcanzaron una distancia de dispersión mayor en el hábitat conservado que en el hábitat defaunado (M-W: $U=262$, $p<0.0001$). El mismo patrón se encontró para la temporada de lluvias (M-W: $U=969.5$, $p<0.0001$) (Figura 11).

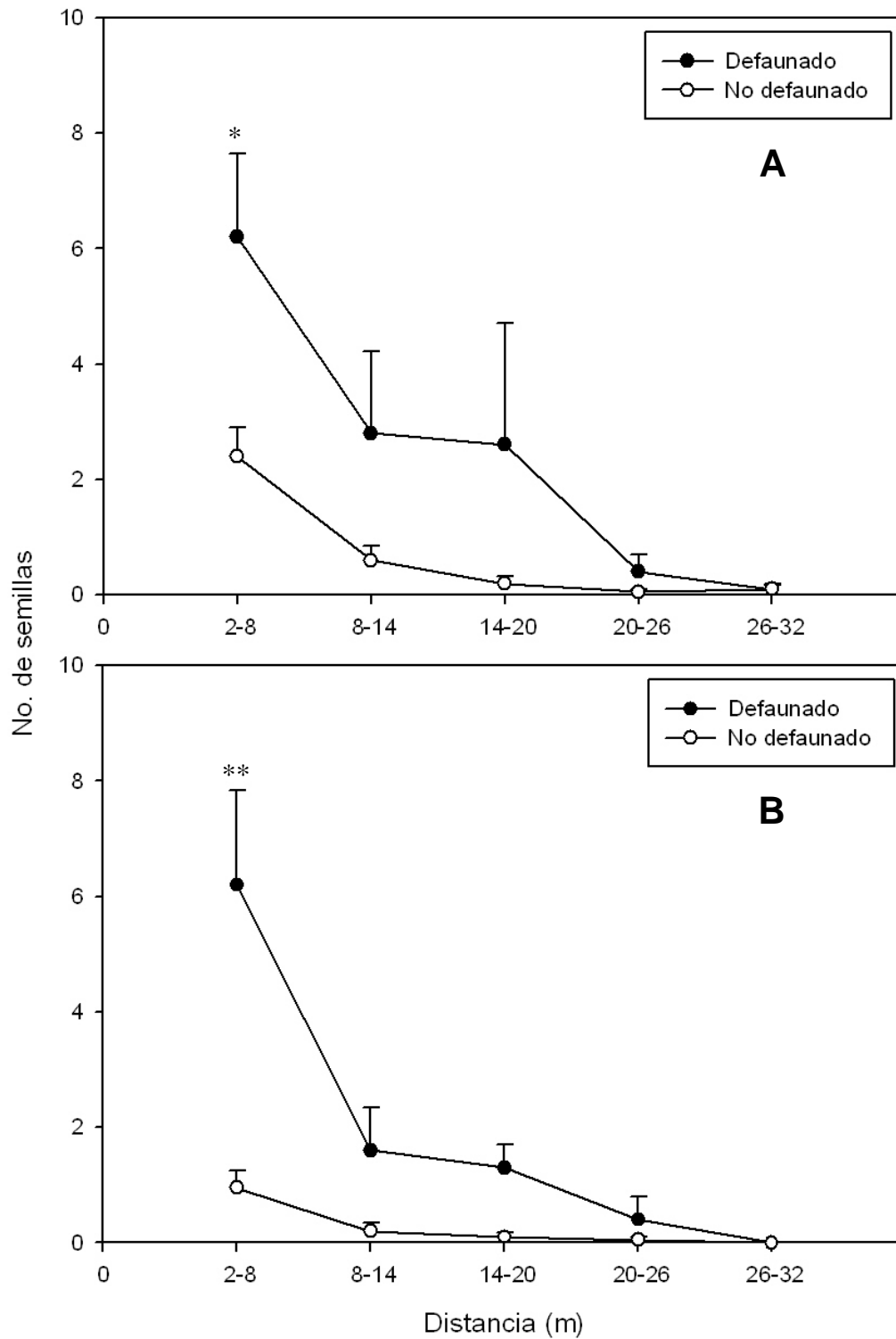


Figura 8. Número de semillas recolectadas de *A. butyraceae* que mostraron señales de depredación por brúquidos en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn.

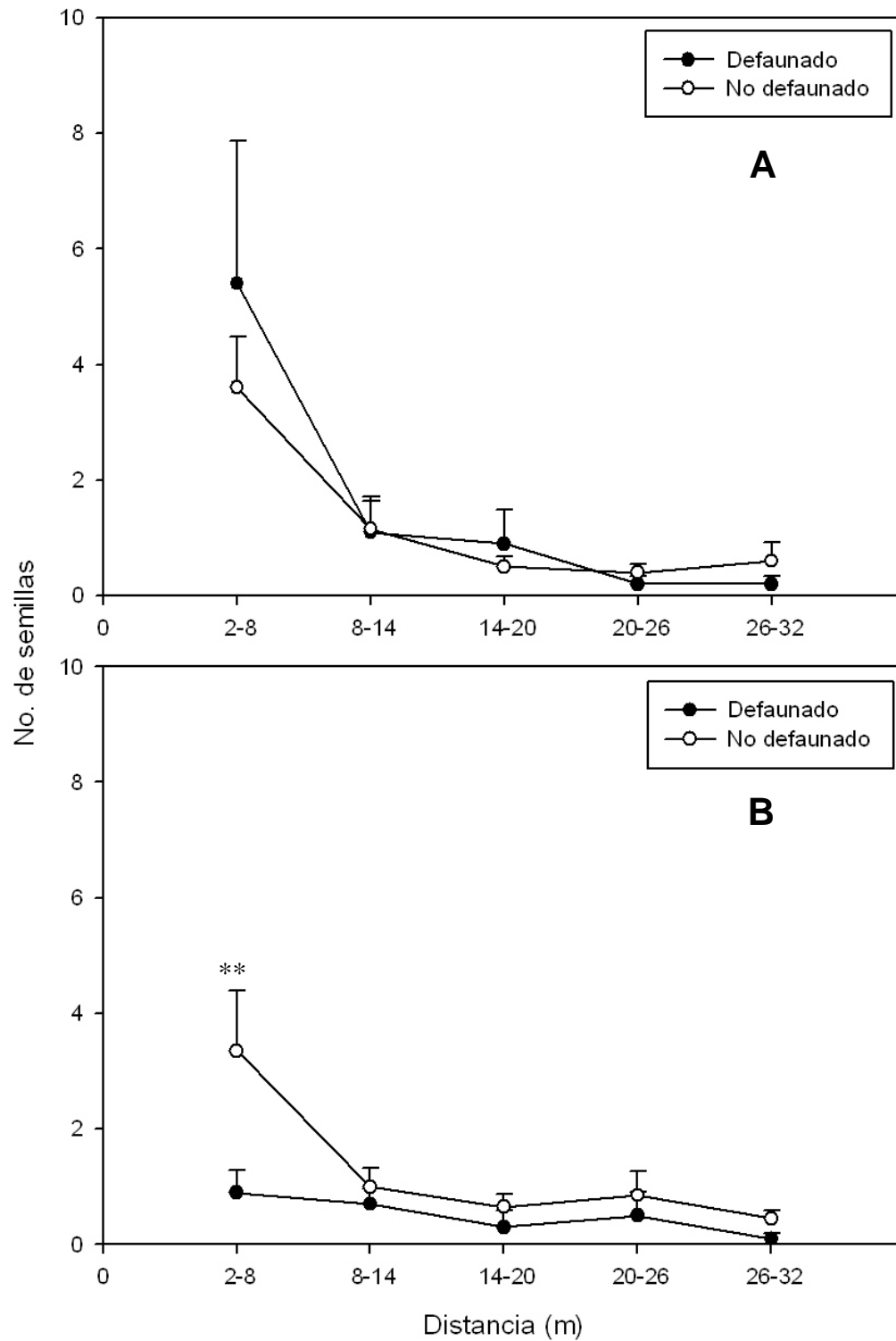


Figura 9. Número de semillas recolectadas de *A. butyraceae* que mostraron señales de depredación por roedores en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn.

5.5. Plántulas

Se registró un total de 2242 plántulas en ambas temporadas (Cuadros 2). En general, la densidad de plántulas disminuyó al aumentar la distancia con respecto la planta madre. En los primeros 10 m hubo una mayor densidad de plántulas en el hábitat defaunado en comparación con el hábitat conservado para ambas temporadas (Figura 12). En el hábitat conservado las curvas de establecimiento de plántulas fueron más uniformes a partir de los 8 m –y hasta los 32 m- en ambas temporadas (Figura 12 A y B). En la temporada seca hubo diferencias significativas en la densidad de plántulas entre los hábitats (M-W: $U=52$, $p=0.035$), al igual que en la temporada lluviosa (M-W: $U=4$, $p<0.0001$). Sin embargo, solo en el hábitat conservado hubo diferencias significativas entre temporadas (W: $V=209$, $p<0.0001$). En el hábitat conservado la densidad de plántulas no disminuyó al aumentar la distancia con respecto a la planta madre. Esto nos indica que en hábitats conservados la dispersión de semillas es más efectiva, distribuyéndose las semillas de manera más homogénea y menos agregada en el espacio.

La distancia media de establecimiento de plántulas de *A. butyraceae* en la temporada seca fue de 15 m en el hábitat conservado, significativamente mayor a la del hábitat defaunado 8 m (M-W: $U=456.5$, $p=0.003$). En la temporada de lluvias se mostró el mismo patrón, la distancia media del establecimiento de las plántulas difirió significativamente, siendo de 17 m en el hábitat conservado y de 5 m en hábitat defaunado (M-W: $U=218$, $p<0.0001$) (Figura 14).

5.6. Juveniles

En la figura 13 se muestra la densidad de juveniles con relación a la distancia con respecto a la planta focal. Se puede observar que en el hábitat defaunado hubo un mayor número de juveniles cerca de la planta madre en comparación con el hábitat conservado. Las curvas de establecimiento de juveniles fueron significativamente diferentes entre hábitats (M-W: $U=4$, $p<0.0001$). En el hábitat conservado el número de juveniles es mayor entre los 8 y 14 m. La distancia media de establecimiento de juveniles en el hábitat conservado fue de 17 m, significativamente mayor a la del hábitat defaunado 14 m (M-W: $U=1625.5$, $p<0.0001$) (Figura 14).

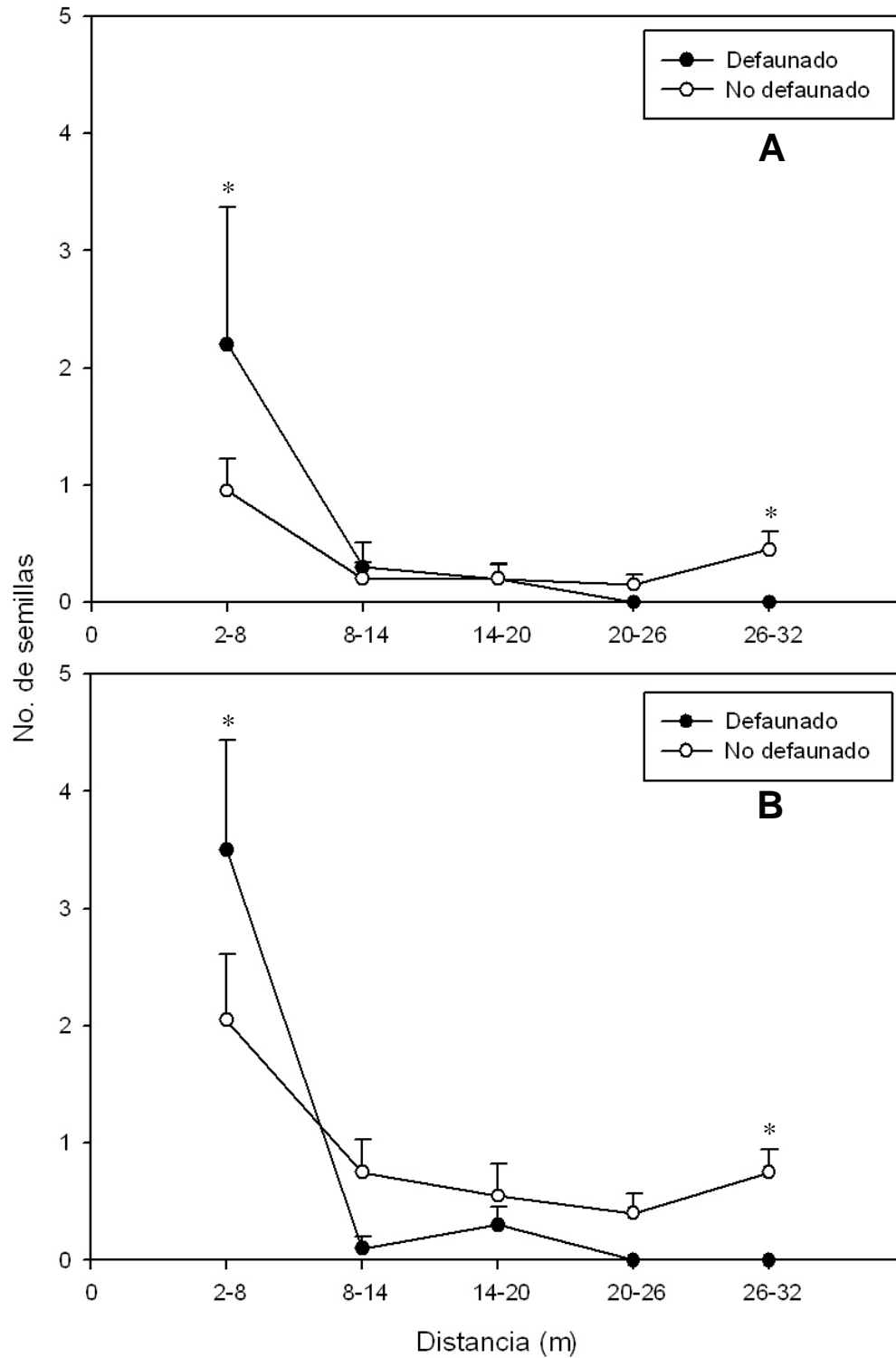


Figura 10. Número de semillas intactas de *A. butyraceae* recolectadas en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn.

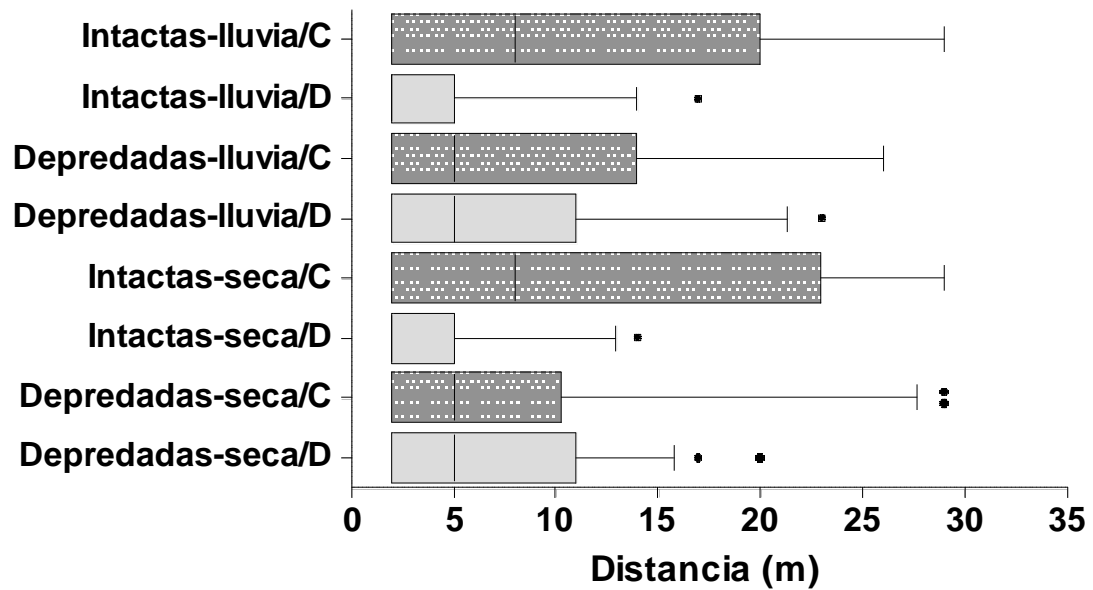


Figura 11. Se muestran las medianas de las distancias \pm los rangos intercuartiles de semillas depredadas e intactas de *A. butyraceae* en ambas temporadas. El eje X representa la distancia respecto a la palma madre (C= conservado; D= defaunado).

5.7. Fototrampeo

En la temporada de secas el esfuerzo de fototrampeo para el hábitat conservado fue de 320 días-trampa (8 cámaras por 40 días) y para el hábitat defaunado fue de 160 días-trampa (4 cámaras por 40 días). Debido a problemas no esperados, el número de cámaras se redujo en la temporada de lluvias. Dos de las trampas-cámara colocadas en uno de los fragmentos sufrieron daños causados por la crecida de un arroyo cercano y dos cámaras en el hábitat conservado sufrieron daños por el mismo motivo. Los datos de estas cámaras se perdieron. En la temporada de lluvias se obtuvieron 270 días-trampa (6 cámaras por 45 días) y 90 días-trampa (2 cámaras por 45 días) respectivamente.

5.7.1. Temporada de secas

5.7.1.1. Hábitat defaunado

En el fragmento de EC se registró la presencia de un venado temazate por medio de las fotografías. Además, durante los recorridos en el fragmento se observaron huellas de

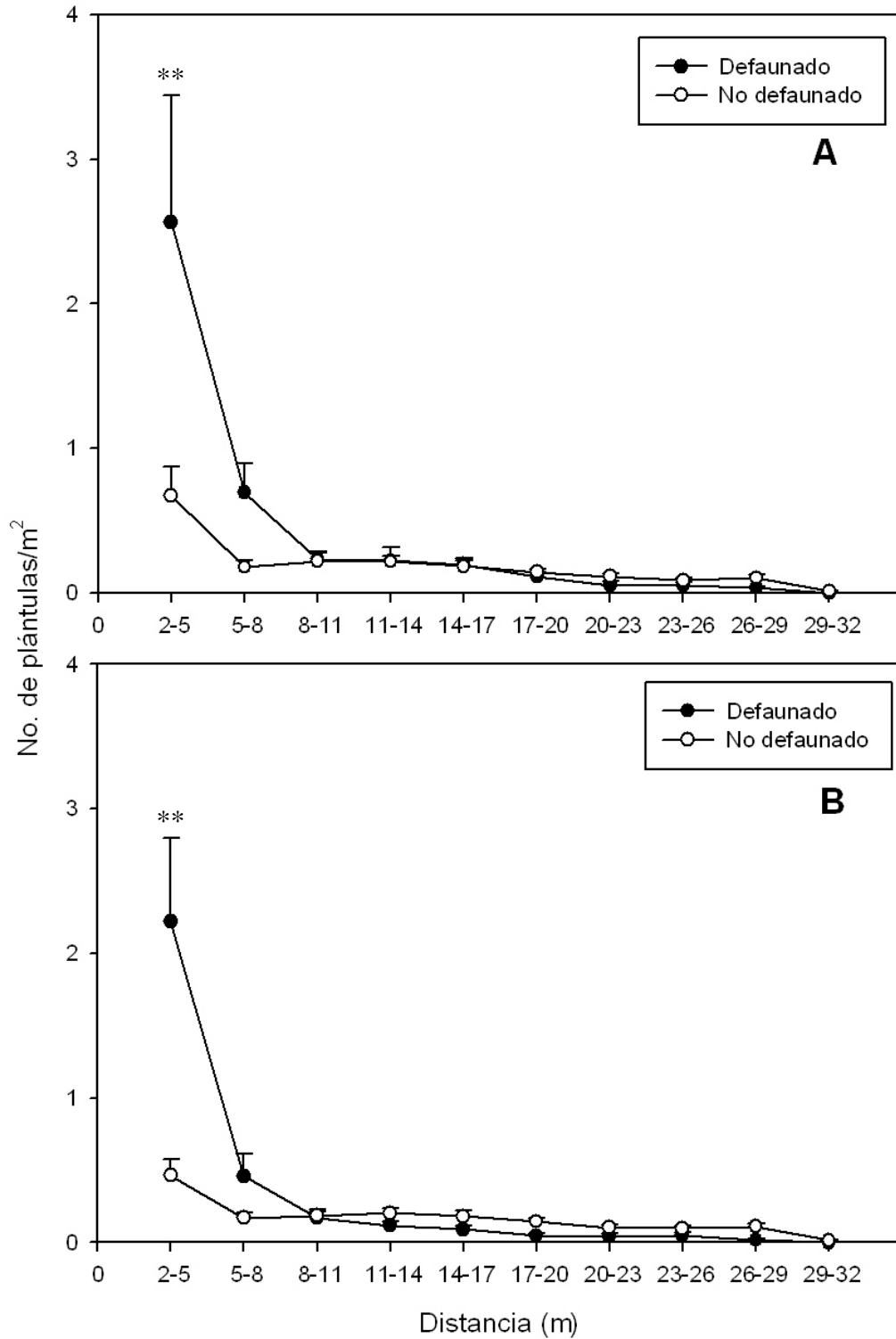


Figura 12. Densidad de plántulas de *A. butyraceae* a diferentes distancias de la planta madre en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las distancias (defaunado: n=10; conservado: n=20). ** = $p < 0.001$; prueba *post hoc* de Dunn.

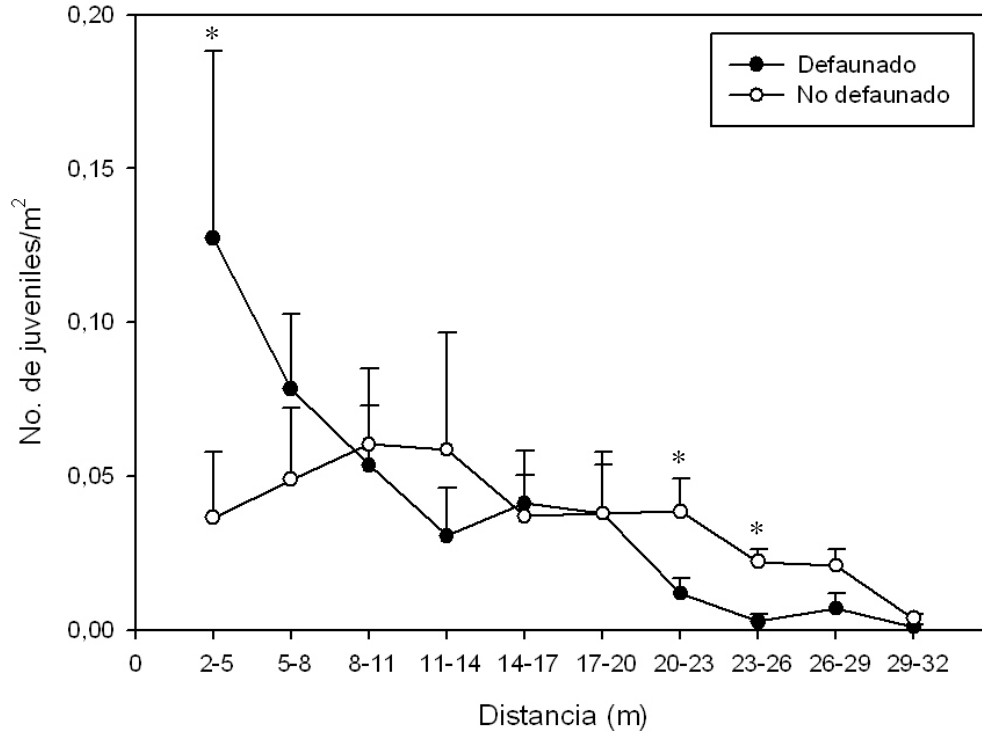


Figura 13. Densidad de juveniles de *A. butyraceae* observados a diferentes distancias de la planta madre en ambas temporadas: seca (A) y lluvia (B). Se muestran las medias + EE para cada una de las categorías de distancia (defaunado: n=10; conservado: n=20). * = $p < 0.01$; prueba *post hoc* de Dunn.

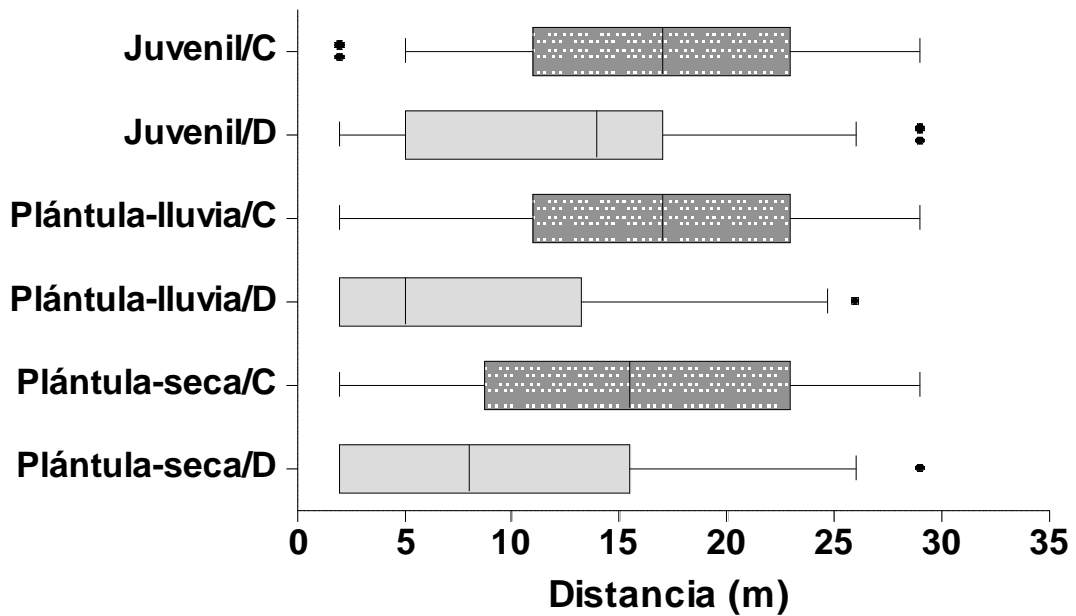


Figura 14. Se muestran las medianas de las distancias \pm los rangos intercuartiles del establecimiento de plántulas y de juveniles de *A. butyraceae* en ambas temporadas. El eje X representa la distancia respecto a la palma madre (C= conservado; D= defaunado).

venado temazate y de venado cola blanca, y observamos directamente un venado cola blanca macho adulto en el fragmento. Así, se pudo corroborar que, a pesar de que sólo hubo un registro fotográfico de venado temazate para la época de secas, otros mamíferos están presentes en el hábitat.

En el fragmento de PG no se obtuvo ninguna fotografía, ya que la cámara falló a pesar de que en las revisiones programadas la cámara estaba funcionando bien. Sin embargo, por medio de huellas se pudo confirmar que en el área estaban presentes el PC y tepezcuintle. En este hábitat observamos guacamayas rojas comiendo frutos de *A. butyraceae* directamente de la infrutescencia, dejando caer las semillas despulpadas debajo de la palma.

Para el fragmento de EG se obtuvieron fotografías de PC, venado cola blanca, tapir y tepezcuintle. Además, por medio de huellas se confirmó la presencia de venado temazate. Se observó evidencia de actividad de estas especies durante los recorridos previos y durante las revisiones de las cámaras.

5.7.1.2. Hábitat conservado

Los PLB forman grupos grandes. En la zona del estudio se han registrado manadas que van desde 30 hasta 50 individuos (Azura, 2005). De esta especie sólo se obtuvieron cuatro eventos de captura. De los PC se obtuvieron cinco eventos de captura –estos animales suelen andar solos o formar grupos de dos a cinco individuos-.

5.7.2. Temporada de lluvias

5.7.2.1. Hábitat defaunado

En el fragmento de EC no se obtuvieron registros fotográficos en la primera mitad del muestreo, debido a que el equipo falló. A pesar de que realizamos el debido cambio de cámara, al final no se pudieron obtener las fotografías, ya que en una creiente del arroyo cercano la cámara resulto dañada y, la película fotosensible se arruinó. Al hacer la revisión del rollo fotográfico, pudimos notar que la cámara había tomado algunas fotografías, ya que la película se había recorrido. Por medio de rastros (huellas) confirmamos la presencia de venado temazate, venado cola blanca y tepezcuintle.

En PG se confirmó la presencia de PC por medio de rastros y por observación directa, ya que pobladores del ejido mataron un individuo en el fragmento en septiembre de 2008.

Para el fragmento de EG no se obtuvieron registros fotográficos en ninguna de las dos cámaras, a pesar de que las cámaras estuvieron funcionando bien. Sin embargo, la presencia de PC, tapir, venado cola blanca y tepezcuintle se pudo corroborar por medio de huellas observadas en el fragmento.

5.7.2.2. Hábitat conservado

No se obtuvieron registros de PLB ni de PC en las cámaras colocadas cerca de las palmas. Sin embargo, se obtuvo una fotografía de PLB y tres de PC en estaciones de fototrampeo colocadas en otros hábitats dentro del área –como parte de otro estudio que se llevó a cabo en la misma temporada (Tavera-Briseño, 2008 -datos no publicados-).

5.7.3. Abundancia relativa de pecaríes

El Cuadro 3 muestra los índices de abundancia relativa de ambas especies de pecaríes en los dos hábitats y las dos temporadas de estudio. Una de las posibles causas de la falta de capturas en la temporada de lluvias pudo estar relacionada con que algunas cámaras sufrieron daños y con el hecho de que las cámaras activas debajo de las palmas no fotografiaron a los pecaríes. Cabe señalar que los registros obtenidos de las dos especies de pecaríes, nos están indicando que el área de estudio fragmentada realmente corresponde a un hábitat defaunado.

Cuadro 3. Índices de abundancia relativa de las dos especies de pecaríes.

No. C: indica el número de capturas.

C/1000: tasa de captura estandarizada para 1000 días-trampa (índice de abundancia).

Especie	Hábitat defaunado				Hábitat conservado			
	Secas		Lluvias		Secas		Lluvias	
	No. C	C/1000	No. C	C/1000	No. C	C/1000	No. C	C/1000
PLB	---	---	---	---	4	14.8	---	---
PC	2	7.4	---	---	5	18.5	---	---

5.7.4. Otras especies registradas en el fototrampeo

En las estaciones de fototrampeo se registraron otras especies de mamíferos, además de las dos especies de pecaríes, que comen la pulpa y realizan dispersión y/o depredación de las semillas de *A. butyraceae* (Cuadro 4). El número de especies registradas difirió significativamente dependiendo del hábitat, siendo el hábitat conservado el que presentó un mayor número de especies de mamíferos que el defaunado ($\chi^2=6.178$; g.l.=1; $p<0.05$)

Cuadro 4. Especies de mamíferos registradas en los dos hábitats y para las dos temporadas de estudio. F= registro fotográfico; O= observación; R= rastro.

Familia	Especie	Nombre común	Secas		Lluvias	
			Defaunado	Conservado	Defaunado	Conservado
TAYASSUIDAE	<i>Pecari tajacu</i>	Pecarí de collar	F, R	F, O, R	O, R	F, O, R
	<i>Tayassu pecari</i>	Pecarí de labios blancos	-	F, R	-	F, R
CERVIDAE	<i>Mazama americana</i>	Venado temazate	F, R	F, R	R	R
	<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola blanca	F, O, R	F	O, R	R
TAPIRIDAE	<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir	F, R	F, R	R	F, R
CUNICULIDAE	<i>Cuniculus paca</i>	Agutí, Tepezcuintle	F	F	-	F
DASYPROCTIDAE	<i>Dasyprocta punctata</i>	Guaqueque, Sereque	-	F	-	-
MUSTELIDAE	<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte	-	F, O	-	-
DIDELPHIDAE	<i>Didelphis virginiana</i>	Tlacuache	O	F, O	-	O
PROCYONIDAE	<i>Potos flavus</i>	Martucha	O	F, O	-	-
	<i>Nasua narica</i>	Tejón, Coatí	O	F, O	-	F, O
SCIURIDAE	<i>Sciurus</i> spp.	Ardillas	O	F, O	O	O
TOTAL	--	--	9	12	5	9

6. Discusión

La perturbación del hábitat tiene un efecto en la dispersión y depredación de semillas, al igual que en el establecimiento de las plántulas de *A. butyraceae*. La hipótesis inicial se vio confirmada, pues el número de semillas dispersadas de *A. butyraceae*, fue mayor en áreas conservadas, es decir, donde la comunidad de mamíferos herbívoros es más diversa, contrario a las áreas defaunadas o fragmentadas, donde la dispersión se vio limitada y un alto porcentaje de semillas se concentró debajo de las plantas madre. La cacería selectiva y la fragmentación alteran las comunidades naturales. De esta manera, las zonas defaunadas albergarán una menor diversidad de mamíferos. Dentro de la RBMA se encontraron más especies de mamíferos que pueden consumir los frutos y/o semillas de *A. butyraceae* que fuera de la reserva (Cuadro 4). Entre estas especies se destaca la presencia del PLB.

6.1. Depredación de semillas

La distancia media de la sombra de semillas depredadas no se vio influenciada por el tipo de hábitat ni por la temporada. Para ambos hábitats y en ambas temporadas la distancia media de la sombra de semillas depredadas no superó los 10 m. De manera general, estos resultados concuerdan con las predicciones del modelo Janzen-Connell, en relación a que la mayor depredación de las semillas se concentra debajo o cerca de la planta madre, como producto de la acción de los depredadores dependientes de la densidad o de la distancia.

6.1.1. Interacción palma-pecaríes

En general, existen dos grandes grupos de consumidores de semillas: los que atacan durante la pre-dispersión (larvas sedentarias altamente especializadas de escarabajos, moscas, palomillas o avispas que crecen y maduran junto con las semillas); y los que actúan después de la dispersión (vertebrados que son altamente móviles y menos especializados). Algunos insectos también atacan a las semillas en la post-dispersión (Kitajima, 2007).

El PLB se considera un herbívoro depredador, ya que consume y frecuentemente destruye las semillas de más de 26 especies de palmas del género *Attalea* (Beck,

2006). También se le considera como un omnívoro que consume semillas del género *Attalea* (Fragoso, 1999; Beck, 2005 y 2006), alimentándose del endospermo y de las larvas de brúquidos que se encuentran dentro de los endocarpos (Fragoso, 1999). Las poblaciones de esta especie de pecarí pueden variar en tamaño a lo largo del año. Cuando se presentan en bajas densidades, los PLB abren pocos endocarpos de *Attalea* y por lo general sólo consumen los que encuentran en las letrinas de los tapires, cuando forrajean en busca de otros recursos (Kiltie, 1981; Fragoso, 2005). Si la población de PLB se incrementa, éstos comienzan a forrajear en busca de los endocarpos cerca y alrededor de las plantas madre y eventualmente en toda el área de alta densidad de palmas (K. Silvius en Fragoso, 2005). Hacen falta estudios más detallados para determinar el tamaño de las poblaciones del PLB en la zona de estudio y así poder explicar la casi nula depredación de semillas por parte de estos animales.

Comparando nuestras tasas de captura estandarizadas a capturas por 1000 días-trampa (14.8) en la misma zona con las de Azuara (2005), que van de 10.7 a 17.2 y las de la Torre (2009), que van de 4.3 a 4.7, podemos inferir que nuestros valores son confiables y que las poblaciones del PLB persisten a pesar de las presiones humanas de las cuales son objeto.

De todos los endocarpos recolectados en el hábitat conservado, sólo se encontró uno abierto por los PLB. Una posible explicación a esta baja frecuencia de endocarpos con señales de depredación por los PLB es que el tamaño de los endocarpos de *A. butyraceae* no es un impedimento para que los PLB los consuman por completo, transportándolos a otros hábitats de la selva y llevando a acabo una dispersión efectiva de las semillas. Otra posible explicación es que quizá los PLB rompan los endocarpos de la palma, dejando sólo trozos muy pequeños y poco visibles en el piso de la selva. Wyatt y Silman (2004) reportan evidencias de que los PLB consumen semillas enteras de otras especies de palmas de tamaño similar a las de *A. butyraceae* (3.7±0.2 cm de largo y 2.4±0.4 cm de diámetro). Por ejemplo, Ellos documentaron que esta especie de pecarí consume las semillas de *Iriartea deltoidea* (de 2 a 2.8 cm de diámetro) en Panamá y no deja evidencia alguna de ellas, mientras que el PC no puede ser capaz de consumir semillas de esa palma. Los mismos autores compararon los datos recavados por Losos (1995) en 1988, después de 10 años de la desaparición y la posterior reintroducción del PLB de la Estación Biológica Cocha Cachu, en el Parque Nacional

Manú, en el Perú. Encontraron que para el 2001 hubo un aumento de más del 5,000 % en la depredación de semillas de *Astrocaryum murumuru* y del 6000 % de la depredación para semillas de *Iriartea deltoidea*. Ellos atribuyen la gran diferencia en los niveles de depredación a la alta abundancia del PLB. Por otra parte, Beck (2006) menciona que en ocho de nueve estudios revisados sobre la alimentación del PLB, se encontraron fragmentos de semillas de palmas en sus contenidos estomacales o en las heces. Así, los PLB siguen siendo considerados como depredadores y malos dispersores de semillas de palmas, lo cual se relaciona con el tamaño de las semillas de estas especies (Beck, 2006) y con la capacidad del PLB de romper el duro su endocarpo (Kiltie, 1982). Kiltie (1981a) estimó la fuerza de mordida de las dos especies de pecaríes, concluyendo que el PLB tiene una fuerza de mordida 1.3 veces mayor a la del PC.

En este estudio se obtuvieron registros fotográficos de individuos de PC consumiendo la pulpa de los frutos de *A. butyraceae* debajo de las plantas madre, pero se sabe que esta especie no tiene la fuerza mandibular necesaria para romper el duro endocarpo y consumir a la semilla. Esto se confirmó en el campo al examinar las semillas despulpadas debajo de las palmas donde se obtuvieron los registros fotográficos. La manipulación que hacen los PC, así como una dispersión secundaria muy deficiente, explican que la depredación por brúquidos sea tan alta, ya que las hembras de estos escarabajos suelen ovipositar con mayor frecuencia en frutos cuya cáscara y pulpa han sido removidas; sobre todo si las semillas se encuentran debajo de la planta madre (Fragoso, 1997; Silviu, 2005).

La falta de registros fotográficos del PLB en la temporada de lluvias, y su reducido número en la temporada seca, pueden explicarse por el acomodo de las trampas-cámara. Las cámaras se colocaron cerca de palmas adultas aisladas, en donde se reporta que la actividad de los PLB es baja, ya que ellos prefieren explotar parches de alta densidad de palmas, en dónde hay una mayor cantidad de recursos acumulados. Esto también se ve determinado por el tamaño de sus manadas, que es mucho mayor que las del PC, por lo tanto requieren de más alimento. En otros estudios realizados en la misma zona se observó un patrón similar al que nosotros observamos: los PLB fueron menos abundantes en la temporada de lluvias y en la de transición lluvias-secas (Azuara, 2005; de la Torre, 2009). Sin embargo, no olvidemos que según

los métodos utilizados, un solo registro fotográfico de PLB indica que se trata de grupos de entre 20 y 50 individuos, por lo menos para la zona de Chajul (Azuara, 2005).

6.1.2. Depredación por escarabajos

Los escarabajos de la familia Bruchidae son de los principales depredadores de semillas de una gran variedad de plantas (Wilson y Janzen, 1972). En México se distribuyen 334 especies de 23 géneros de esta familia (Romero y Johnson, 2004). Independientemente de la temporada, el porcentaje de depredación de semillas de *A. butyraceae* por brúquidos fue significativamente más alto en el hábitat defaunado que en el conservado; en ambos se observó una mayor proporción de semillas depredadas por estos escarabajos que por otros depredadores. Por otro lado, la depredación por brúquidos en el hábitat conservado fue menor que la depredación por roedores en ambas temporadas (Figura 7). Varias especies de brúquidos atacan semillas de *Attalea*, pero las dos especies más comunes son *Pachymerus cardo* y *Speciomeus giganteus* (Fragoso, 1997; Silvius, 2005), de las cuales sólo *P. cardo* está reportada para el estado de Chiapas (Romero y Johnson, 2004). Sin embargo, ninguna de estas dos especies de brúquidos están confinadas exclusivamente a este género, pues consumen también semillas de otras especies (Fragoso, 1997).

Los brúquidos son los responsables de la mortalidad de una alta proporción de las semillas de *Attalea* (Wilson y Janzen, 1972, Bradford y Smith, 1977; Pierre-Michel *et al.*, 1994; Fragoso, 1997; Wright y Duber, 2001; Silvius y Fragoso, 2002; Wyatt y Silman, 2004; Silvius, 2005). En Maracá, entre el 70 y 90 % de las semillas de *Attalea maripa* que permanecen en un radio de 30 m al rededor de la planta madre, son infestadas por *P. cardo* (Fragoso, 1997; Silvius y Fragoso, 2002; K. Silvius en Fragoso, 2005). Silvius (2005) encontró, en la Isla de Barro Colorado, Panamá, que la distribución de las dos principales especies de brúquidos depredadores de semillas *A. butyraceae* es diferente dependiendo del tipo de manipulación previa de los frutos. En frutos cuya cáscara estaba totalmente intacta, se encontró a *P. cardo*, y en frutos cuya cáscara fue removida totalmente, pero la pulpa estaba intacta sólo se encontró *S. giganteus*. Las hembras pueden ovipositar de uno a 30 huevos en el endocarpo, aún si la pulpa no ha sido consumida en su totalidad por los frugívoros. Este es precisamente el caso de los endocarpos que los PC despulpan parcialmente y luego los depositan

debajo de las plantas madre. Sin embargo, los escarabajos eventualmente también ovipositan en los frutos sin daño aparente que se encuentran directamente debajo de las palmas (Fragoso, 1997), compensando así la falta de frugívoros en los hábitats defaunados. Por ejemplo, el mono araña (*Ateles geoffroy*) está ausente en el hábitat defaunado, pero está presente en el conservado, y sabemos por observaciones directas, que consume la pulpa de los frutos de la palma de corozo y deja caer las semillas debajo de la planta madre.

La sombra de depredación por brúquidos fue muy similar en ambos hábitats. Estos invertebrados tuvieron un efecto hasta los 20 m a partir de la planta madre (Figura 8 A y B). Wright (1983), encontró que la depredación de semillas de *Scheelea* fue constante hasta los 16 m, sin embargo, a distancias mayores (100 m) observó un decline significativo en la frecuencia de la depredación.

La menor depredación por brúquidos en el hábitat conservado pudo estar relacionada con la depredación por roedores, ya que se reporta que éstos, además de buscar el recurso que la semilla representa, también consumen las larvas de brúquidos que encuentran dentro de las semillas de las palmas (Bradford y Smith, 1977, Fragoso, 2005). En este estudio se clasificó y determinó la depredación final por roedores, sin embargo, por el método que se utilizó, pudimos haber pasado por alto la verdadera proporción de semillas que estaba inicialmente infestadas por larvas de brúquidos. Otra consideración es que probablemente los brúquidos concentren su mayor actividad en los parches de mayor densidad de palmas, en donde tienen acceso a una mayor cantidad de recursos que en palmas aisladas.

6.1.3. Depredación por roedores

Los roedores grandes, medianos y pequeños son los depredadores de semillas por excelencia (Fragoso, 2005). La alta depredación de semillas de *A. butyraceae* por roedores en el hábitat conservado, sugiere que hay una mayor biomasa de estos animales en estos sitios, en comparación con los hábitats defaunados. En Brasil, Alves-Costa (2004) encontró un mayor número de semillas depredadas de la palma *Syagrus romanzoffiana* por ardillas del género *Sciurus* en fragmentos defaunados, sugiriendo que tal vez la alta depredación esté relacionada con una mayor biomasa de estos roedores en los fragmentos estudiados. Igualmente, Wright y Duber (2001) encontraron

que la mayor depredación de semillas de *A. butyraceae* en Panamá ocurre en los fragmentos de selvas, y no en hábitats conservados, y es causada por roedores. Los dos estudios señalan que la depredación por roedores depende mucho del grado de defaunación en que se encuentren los fragmentos. Contrario a estos resultados, en nuestro trabajo la mayor proporción de semillas de *A. butyraceae* depredadas por roedores se presentó en el hábitat conservado (selva continua), lo que sugiere que las densidades de roedores son mayores en estos sitios que en los fragmentos. Esto concuerda con lo reportado por Zarza (2001) para la misma zona de estudio, donde en promedio, la biomasa de mamíferos terrestres pequeños resultó ser mayor en la selva continua que en lugares perturbados. Pierre-Michel *et al.*, (1994) encontraron en la isla de Barro Colorado, Panamá, que la proporción de semillas de *Scheelea* infestadas por brúquidos es baja debajo de las plantas madre, mientras la proporción de semillas abiertas por roedores es alta, siendo los principales consumidores *Sciurus granatensis* y *Dasyprocta punctata*. Se ha reportado que las ardillas son de los vertebrados que posiblemente se han especializado más claramente hacia el consumo de semillas de *Attalea* y otras palmas, ya que son capaces roer el duro endocarpo y consumir el endospermo, y también a las larvas de brúquidos que se encuentran dentro de las semillas (Silvius, 2002). Mendoza (2005) realizó experimentos en la RBMA en los que midió el consumo y la remoción de semillas que realizan roedores pequeños, específicamente *Heteromys desmarestianus*, utilizando dos especies de palmas con semillas de tamaños contrastantes, *Attalea cohune* (semillas grandes) y *Reinhardtia simplex* (semillas pequeñas). Sus resultados de laboratorio mostraron que *H. desmarestianus* consume la mayor parte de semillas de *R. simplex*, y sólo consume la cubierta fibrosa de *A. cohune*. En parcelas experimentales a las que toda la fauna tenía acceso y donde estaban presentes las semillas grandes de *A. cohune*, el 63 % de los registros de mamíferos que las visitaron fueron ardillas, mientras que sólo un bajo porcentaje de los visitantes correspondió a *Mazama americana*, *Pecari tajacu* y diferentes especies de ratones. Por otro lado, Adler (1996) indica que la rata *Proechimys semispinosus* tiene una preferencia por el consumo de semillas grandes, incluidas las semillas de *A. butyraceae*. Sus estudios muestran que la masa corporal del roedor se relaciona con la preferencia del alimento, ya que esta rata puede alcanzar los 500 g de peso.

Debido a que los roedores causan una alta mortalidad de semillas en las inmediaciones de la planta madre en el hábitat conservado, la presencia de otros mamíferos herbívoros medianos y grandes es esencial para asegurar la dispersión exitosa y así aumentar la probabilidad de sobrevivencia de las semillas de *A. butyraceae*. Por otro lado, la mayoría de los roedores dispersan las semillas a una distancia muy corta, en este escenario podemos asumir que los roedores no compensarían la función de una comunidad conservada de dispersores.

El papel que cumplen otros roedores como el tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y el sereque (*Dasyprocta punctata*) en la dispersión de semillas de *A. butyraceae* debe ser evaluado, ya que la evidencia en otros bosques tropicales donde estos roedores están presentes, muestra que estos animales tienen un efecto en la dispersión, germinación y regeneración de las especies de plantas de las cuales se alimentan. Al enterrar las semillas en distintos lugares para comerlas después (probablemente en una época de escasez de alimento), lleva a que algunas semillas sean olvidadas, lo cuál permite la germinación y el establecimiento de nuevas plántulas. Es bien conocido que la dispersión y el enterramiento de las semillas que estos roedores realizan, evita la desecación y el ataque por depredadores (Pierre-Michel en Asquith, 2002).

Juntos, brúquidos y roedores depredan más del 80 % de los endocarpos en la temporada de secas y más del 70 % en la de lluvias. El uso que le dan a los frutos y a las semillas los diferentes herbívoros (depredadores y dispersores) produce un conjunto de interacciones que abre una ventana de oportunidades –positivas y negativas- para las semillas, pero, al mismo tiempo el destino de las semillas en los bosques tropicales es poco predecible.

6.2. Semillas que escapan a la depredación

La probabilidad de que una semilla escape a la depredación aumenta en relación a la distancia con el adulto conespecífico (Janzen, 1970; Connell, 1971). La distancia media de la sombra de semillas intactas se vio influenciada por el tipo de hábitat. En el hábitat conservado hay una mayor dispersión de semillas intactas y estas tienden a encontrarse más alejadas de la planta madre que en el hábitat defaunado; en este último, la sombra de semillas intactas se reduce significativamente. Un patrón similar fue observado por Wyatt y Silman (2004) en dos especies de palmas, donde la distancia

media de la sombra de semillas intactas fue significativamente mayor en un bosque tropical conservado y menor en uno fragmentado.

El número de semillas producidas por cada palma en los fragmentos (hábitat defaunado) y la selva continua (hábitat conservado) puede ser afectado por el nivel de aislamiento entre individuos de la población. En otras especies de palmas, la producción de frutos puede ser predecible y sincrónica año con año, es decir, el esfuerzo reproductivo de las palmas es relativamente constante (Henderson, 1995). Sin embargo, la fragmentación tiene un efecto negativo en estos procesos, ya que genera cambios en las abundancias de las especies y en la composición de las comunidades, afectando las interacciones entre las mismas (Howe, 1984; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos, 2003; Arroyo-Rodríguez, *et al.* 2007). Es bien sabido que la fragmentación del hábitat causa una reducción en las poblaciones de polinizadores afectando la interacción planta-polinizador, así, fragmentos pequeños no pueden mantener la misma abundancia y densidad de especies de polinizadores como un hábitat continuo (Ghazoul, 2005). Otro efecto negativo es que el entrecruzamiento de plantas que son polinizadas por insectos puede limitarse a individuos del mismo parche, con esto se pierde la variación genética de las poblaciones de plantas (Honnay y Jacquemyn, 2007). Desafortunadamente no contamos con datos de la productividad de *A. butyraceae* para la región de la Selva Lacandona y de esta forma hacer una comparación en la producción de frutos y de semillas entre los dos hábitats estudiados. En general, podemos descartar la limitación de recursos como un mecanismo que influya en la producción primaria, debido a que la producción de frutos de palmas en los bosques tropicales es alta y constante en el tiempo (Henderson 1995). Sin embargo hay que tomar en cuenta que dependiendo de la biología de la especie y de las condiciones del sitio (como la precipitación), la floración y producción de frutos a lo largo del año puede ser muy irregular (ejemplo, *Attalea humilis*, en Genini *et al.*, 2009).

Las semillas que permanecen intactas, en teoría, tienen una mayor probabilidad de establecerse como plántulas. La dispersión de semillas es un factor importante para evitar la competencia con la planta madre, escapar de los depredadores, arribar a un sitio seguro, aumentar el éxito de establecimiento y subsecuentemente también aumentar el éxito de colonización dentro de una comunidad u otra; y finalmente contribuir con la diversidad de plantas a nivel local y regional (Wenny y Levey, 1998;

Muller-Landau y Hardesty, 2005). Algunos agentes dispersores no sólo ayudan a las semillas a escapar de la denso-dependencia negativa en la vecindad de la planta madre, sino también, ayudan a transportarlas a lugares seguros -teoría de la dispersión dirigida- (Wenny y Levey, 1998). Tres aspectos que determinan el éxito del establecimiento de una nueva planta son la distancia a la que es dispersada la semilla, el sitio en dónde es depositada y si su deposición es agregada o no (Schupp, 1993). La dispersión agregada incrementa la sobrevivencia de las semillas -hipótesis de escape- (Howe y Smallwood, 1982). La distancia es el aspecto más frecuentemente estudiado en la dispersión de semillas. La efectividad de dispersión es fácil de medir, así como los patrones de deposición de semillas y los impactos –negativos y positivos-. La sobrevivencia de semillas, la probabilidad de establecimiento como plántula y el subsecuente reclutamiento puede ser inferido de acuerdo al sitio donde las semillas son depositadas, ya que en teoría esos sitios deben tener las condiciones ambientales favorables, así como un número bajo de depredadores. Adicionalmente, los hábitats más alejados de la copa de la planta madre cuentan con condiciones abióticas más favorables para su establecimiento como plántula. La deposición de semillas puede variar con la distancia, pero también con el tipo de hábitat, por ejemplo entre acahuales y sitios del sotobosque o entre fragmentos (Wenny y Levey, 1998). La dispersión dirigida es una estrategia que aumenta en teoría el éxito de establecimiento de cada semilla (Howe y Smallwood, 1982). La limitación en la dispersión de semillas de *A. butyraceae* está relacionada con la defaunación de mamíferos herbívoros grandes en los fragmentos estudiados.

El aumento de semillas intactas en la temporada de lluvias, respecto a la temporada seca, fue consecuencia de que el muestreo se llevó a cabo cuando la fructificación y la caída de los frutos habían terminado.

6.3. Establecimiento de plántulas y juveniles

La distancia media de la sombra de establecimiento de plántulas en nuestro estudio fue influenciada por el tipo de hábitat. En el hábitat conservado la distancia media de establecimiento de plántulas es significativamente mayor que en el hábitat defaunado. Un patrón similar fue observado por Wyatt y Silman (2004), donde la distancia de establecimiento de plántulas de *Astrocaryum murumuru* e *Iriartea deltoidea* fue

significativamente mayor en hábitats no perturbados, superando los 20 m, en comparación con un hábitat perturbado, donde los 15 m no fueron superados.

El número de plántulas establecidas en el hábitat defaunado es significativamente mayor al número de plántulas del hábitat conservado. Al igual que Wyatt y Silman (2004), encontraron que el número de plántulas de *Astrocaryum murumuru* e *Iriartea deltoidea* es mayor en un hábitat perturbado, y que el número decrece con la distancia respecto a la planta madre. Es claro que en el caso de la Selva Lacandona en los hábitats perturbados por la fragmentación y/o por la cacería de mamíferos herbívoros grandes (dispersores y/o depredadores de semillas de *A. butyraceae*), se abre una oportunidad para el aumento en el reclutamiento de plántulas cerca de las plantas madre (Wright y Duber, 2001) y alcanzar una situación de empobrecimiento de la diversidad vegetal (Dirzo y Miranda, 1991).

Con los censos de juveniles de *A. butyraceae*, se pudo observar que hay un aumento significativo en número de juveniles en los hábitats defaunados, en donde la distancia media de establecimiento en relación a la planta madre también es significativamente menor, en comparación con la distancia del hábitat conservado. La distancia de dispersión de semillas aumenta la probabilidad de que se establezca como plántula y pase a otro estadio de desarrollo en donde es menos susceptible a ataques y tiene una mayor oportunidad de desarrollarse hasta ser adulta. Podemos suponer que la ausencia del PLB tiene un efecto en la disminución de la mortalidad de plántulas en los fragmentos, ya que este animal se reporta como un herbívoro que saca y mata cientos de plántulas de palmas en busca de sus raíces (Fragoso, 2005).

6.4. Problemas de conservación

Es importante mencionar que a pesar de que el hábitat conservado de estudio está dentro la RBMA –zona de protección- los pobladores de los ejidos circundantes realizan actividades de cacería ocasional dentro del área. Durante el periodo del estudio se observaron a algunos cazadores con perros, los cuales utilizan para seguir el rastro de animales o a los animales mismos; y aunque poco frecuentes, fueron escuchados sonidos de disparos. También se obtuvieron fotografías de cazadores. Las principales especies de mamíferos preferidas por los cazadores en la zona son: el PLB, seguido del tepezcuintle y del PC.

La pérdida del hábitat por la fragmentación y el cambio de uso de suelo debido a las actividades humanas, son una de las principales amenazas que presentan las poblaciones de PLB en nuestro país (Naranjo, 2002, Reyna-Hurtado, 2007). En el hábitat conservado, en la RBMA, la fragmentación y el cambio de uso de suelo no son factores que estén afectando a los PLB. Sin embargo, la cacería ilegal que se lleva a cabo ahí, es el principal problema que amenaza a las poblaciones de PLB en México y en toda su área de distribución. En un nivel local, la presión ejercida por la cacería puede influenciar el comportamiento de los PLB, reduciendo sus áreas de actividad y confinando a estos animales a áreas en el interior de la reserva, alejadas del río Lacantún. La declaración del área como Reserva de la Biosfera, el acceso restringido y la presencia ocasional de autoridades de protección ambiental, son medidas que no han sido suficientes para detener la extracción ilegal de fauna y flora. El nivel de protección actual no garantiza la persistencia de las poblaciones de mamíferos grandes en la región. Sería deseable que las leyes referentes a la protección de la flora y fauna se aplicaran de la forma en que están estipuladas, ya que de no ser así, la Selva Lacandona podría llegar a sufrir el síndrome del bosque vacío (Redford, 1992).

Los frutos y las semillas de *A. butyraceae* sirven como recurso a una gran variedad de frugívoros (como mamíferos, aves e invertebrados) así, esta palma se puede considerar como una especie de gran valor alimenticio, sobre todo en los hábitats fragmentados –como el de nuestro estudio-. Por lo general, los pobladores al talar la selva para crear potreros dejan las palmas de corozo como un recurso de consumo personal o para el ganado. La gran mayoría de estas palmas quedan como árboles aislados o como parches dentro de la matriz degradada de bosque. El papel que tienen estos árboles aislados en los ambientes fragmentados es reconocido, por el impacto que tienen en la conservación de la biodiversidad local, y en el funcionamiento del ecosistema y en la conectividad del paisaje (Herrera y García, 2009). Las palmas aisladas de *A. butyraceae* son utilizadas por los vertebrados frugívoros para moverse entre fragmentos, ya que éstas les ofrecen alimento, protección contra la depredación, y en el caso de algunas aves, funcionan como lugares de descanso o anidación (Guevara y Laborde 1993).

Las guacamayas rojas (*Ara macao*), encuentran alimento y un sitio para descansar en las palmas de *A. butyraceae* que permanecen en el hábitat defaunado

que estudiamos. La guacamaya roja es una especie en peligro de extinción en México (NOM-059-SEMARNAT-2001). Las dos especies de palmas de corozo (*A. butyraceae* y *A. cohune*) que sirven como alimento y refugio para las guacamayas dentro de la zona fragmentada de Chajul, se han reportado como uno de los principales recursos que esta ave utiliza en vida libre (Martínez, 2004; G. Cerón, obs. pers.). Moegenburg y Levey (2002), muestran que un alto aprovechamiento de frutos de palmas por humanos en el Amazonas Brasileño tiene como consecuencia una disminución en la diversidad de aves frugívoras; por otro lado, una baja intensidad en el aprovechamiento de las palmas no tiene esos efectos. Actualmente, en la zona de Chajul no se hace ningún tipo de aprovechamiento intensivo de alguna parte las palmas de corozo, lo cuál es benéfico para la población de la guacamaya roja. De existir un aprovechamiento intensivo de los frutos u otras partes de la palma, se podría llegar a afectar la abundancia de las guacamayas rojas. Como lo reportado Galetti y Aleixo (1998), donde reportan que el uso dado por humanos a la palma *Euterpe edulis* en el Bosque Atlántico Brasileño, afecta de manera negativa la abundancia de dos de las 15 especies de aves frugívoras grandes que se alimentan de esa palma.

Debemos entender que la dispersión y la depredación de semillas son procesos importantes en la estructuración de los bosques tropicales. Si las especies dispersoras están ausentes en un sitio, las semillas pueden no ser removidas de las inmediaciones de la planta madre y no arribar a un sitio adecuado. Así, se vería afectada la diversidad vegetal, la cuál está sustentada en el reemplazamiento de individuos por sus conespecíficos.

La Selva Lacandona tiene una enorme importancia ecológica, económica y social. Su alto grado de deterioro y el escaso conocimiento que se tiene aún de este ecosistema tropical, nos indican que es urgente la realización de estudios para entender más a fondo su funcionamiento, y de esta manera, poder realizar las acciones necesarias que garanticen su conservación y permanencia futura.

7. Conclusiones

- La dispersión de semillas *A. butyraceae* abarcó un área significativamente mayor en el hábitat conservado que en el defaunado.
- La distancia de establecimiento de plántulas y juveniles con respecto a la planta madre fue significativamente mayor en el hábitat conservado que en el defaunado.
- La distancia de dispersión de semillas intactas fue mucho mayor en el hábitat conservado en comparación con el hábitat defaunado.
- La depredación de endocarpos de *A. butyraceae* por PLB en el hábitat conservado fue casi nula en las dos temporadas (secas y lluvias).
- La depredación de endocarpos de *A. butyraceae* por PC no ocurre y la dispersión secundaria que realizan estos animales es poco efectiva.
- Independientemente de la temporada, los brúquidos depredan entre el 53 y el 59 % de los endocarpos de *A. butyraceae* del hábitat defaunado y entre el 10 y 29 % en el hábitat conservado.
- Independientemente de la temporada, los roedores depredan entre el 15 y el 35 % de los endocarpos de *A. butyraceae* del hábitat defaunado y entre el 52 y 54 % en el hábitat conservado.
- La defaunación es un problema real que está afectando tanto los hábitats fragmentados como los bordes de la RBMA.

8. Bibliografía

- Adler, G. H. 1996. The island syndrome in isolated populations of a tropical forest rodent. *Oecologia*. 108:694-700.
- Altrichter, M., Sáenz, J. C., Carrillo, E. y 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):689-701.
- Alves-Costa, C. P. 2004. Efeitos da defaunação de mamíferos herbívoros na comunidade vegetal. Tesis Doctoral. Universidad Estatal de Campinas. Brasil. 107 p.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, México. 212 p.
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido J. y S. Mandujano. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*. 138:198-206.
- Asquith, M. N. 2002. La dinámica del bosque y la diversidad arbórea. pp 377-406 en: Guariguata, M. R. y Kattan, G. 2002. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica. 692 p.
- 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.
- Barbier, E. B. y J. C. Burgess. 2001. The economics of tropical deforestation. *Journal of Economic Surveys*. 15(3):413-432.
- Beck, H. 2005. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. pp 77-115. En: Pierre-Michel, F., Lambert, J. E., Hulme, P. E. y S. B. Vander Wall. 2005. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CAB International, UK. 410 p.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. *Journal of Mammalogy*. 87(3):519-530.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology*. 17:389-400.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. *Biotropica* 23:255-261.
- Bodmer, R. E. 1995. Managing Amazonian wildlife: biological correlates of game choice by detribalized hunters. *Ecological Applications* 5:872-877.
- Bodmer, R. E. y L. K. SOWLS. 1993. The Collared Peccary (*Tayassu tajacu*). En: Status survey and Conservation Action Plan. Pigs, Peccaries, and Hippos. Oliver, W. L. R. (editor). IUCN, The World Conservation Union.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Soberón, J., Salazar, I. y J. P. Fay. 2005. Global mammal conservation: what must we manage? *Science*. 309:603-607.
- Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica. 986 p.
- Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296:904-907.

- Cuarón, A. D. 2000. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology*. 14(6):1574-1579.
- de la Torre, L. J. 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 de Maestría. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. 120 p.
- De Jong, B. H. J., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M., Ramirez-Marcial, N. y A. Carins. 2000. Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio*. 29(8):504-511.
- De Steven, D. y Putz, F. E. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, *Dipteryx panamensis*, in Panama. *Oikos*. 43:207-216.
- 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. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W. y W. W. Benson. (editores). *Plant-animal interaction: evolutionary ecology in tropical and temperate region*. John Wiley and Sons, Inc. New York. 639 p.
- Estrada, A. N. 2005. Selección de hábitat y actividad diaria del chanco cariblanco (*Tayassu pecari*) en el Parque Nacional Corcovado: uso de trampas-cámara. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica. Costa Rica. 52 p.
- FAO, 2005. Extent of forest resources. Global Forest Resources Assessment. Progress towards sustainable forest management. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. FAO Forestry Paper 147. Rome. Disponible en: <http://www.fao.org/DOCREP/008/a0400e/a0400e00.htm>
- Fleury, M. y M. Galetty. 2004. Effects of microhabitat on palm seed predation in two forest fragments in southeast Brazil. *Acta Oecologica*. 26:179-184.
- 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. 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. *Biotropica*. 30:458-469.
- Fragoso, J. M. V. 1999. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy*. 80(3):993-1003.
- Fragoso, J. M. V. 2005. The role of trophic interactions in community initiation, maintenance and degradation. pp. 310-327, en: Burslem, D., Pinard, M. y S. Hartley, (editores). *Biotic Interactions in the Tropics*. 2005. Cambridge: Cambridge University Press.
- Galetty, M. y A. Aleixo. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rainforest of Brazil. *Journal of Applied Ecology*. 35:286-293.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 2da ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. 246 p.
- García, J. G., y J. Lugo. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. pp. 39-49. En Vásquez M. y M. Ramos (editores), Reserva de la Biósfera 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.
- Genini, J., Galetti, M., Patricia, C. L. y Morellato, C. 2009. Fruiting phenology of palms and trees in an Atlantic rainforest land-bridge island. *Flora*. 204:131-145.
- Ghazoul, J. 2005. Implications of plant spatial distribution for pollination and seed production. pp 241-266. En: Burslem, D., Pinard, M. y S. Hartley (editores). *Biotic Interactions in the Tropics*. 2005. Cambridge, Cambridge University Press.
- Guevara, S. y J. Laborde. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio*. 107/108:319-338.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review*. 52:221-259.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. pp. 185-208. En: Herrera, C. M. y O. Pellmyr (editores). *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science Ltd. Malden, Massachusetts, USA.
- Herrera, J. M. y D. García. 2009. The role of remnant trees in seed dispersal through the matrix: being alone is not so bad. *Biological Conservation*. 142:149-158.
- Heywood, V. H. (editor). 1995. *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom.
- Honnay, O. y H. Jacquemyn. 2007. Susceptibility of common and rare plant species to the genetic consequences of habitat fragmentation. *Conservation Biology*. 21:823-831.
- Howe, H. F. 1984. Implications of seed dispersal by animals for management of tropical reserves. *Biological Conservation*. 30:261-281.
- 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. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:201-228.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist*. 104:501-528.
- Janzen, D. H. 1983. No park is an Island: Increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos*. 41:402-410.
- Karanth, K. 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*. 71:333-336.
- Kiltie, R.A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: Why White-lipped peccaries forage near objects. *Biotropica*. 13(2):141-145.

- Kiltie, R. A. 1981a. The function of interlocking canines in rain forest peccaries (Tayassuidae). *Journal of Mammalogy*. 62:459-469.
- Kiltie, R. A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica*. 14:188-195.
- Kiltie, R. A., y J. Terborgh. 1983. Observations on the behavior of rain forest peccaries in Peru. Why do peccaries form herds? *Zeitschrift fur Tierpsychologie*. 62:214-55.
- Kitajima, K. 2007. Seed and seedling ecology. En: Valladares, F y F. Pugnaire (editores). *Functional Plant Ecology*. 744 p.
- Kremen, C., Niles, J. O., Dalton, M. G., Dailey, G. C., Ehrlich, P. R., Fay, J. P., Grewal, D. y R. P. Guillery. 2000. Economic incentives for rain forest conservation across scales. *Science*. 288:1828-1832.
- Lambin, E. F., Turner, B. L., Geist, H. J., Agbola, S. B., Angelsen, A., Bruce, J. W., Coomes, O. T., Dirzo, R., Fischer, G., Folke, C., George, P. S., Homewood, K., Imbernon, J., Leemans, R., Li, X., Moran, E. F., Mortimore, M., Ramakrishnan, P. S., Richards, J. F., Skanes, H., Steffen, W., Stone, G. D., Svedin, U., Veldkamp, T. A., Vogel, C. y J. Xu. 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environmental Change*. 11:261-269.
- Lira, T. I., Naranjo, P. E. J., Güiris A. D. M. y E. A. Cruz. 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (Perisodactyla: Tapiridae) en la reserva de la biosfera El Triunfo (Polígono I), Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(1):1-21.
- Litvaitis, J., K. Titus y E. Anderson. 1996. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats, p. 254-274. En: T. Bookhout (editor). *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society. Maryland.
- Mandujano, S., Gallina, S., Arceo, G. y I. A. Pérez-Jiménez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana*. 20(2):45-67.
- Magurran, A. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princenton University, New Jersey. 179 p.
- Martínez, G. M. F. 2004. Proyecto de reproducción en cautiverio de la guacamaya roja (*Ara macao*) en el centro de rescate de "ARCAS" en Petén. *Asociación de Rescate y Conservación de Vida Silvestre "ARCAS"*.
- Martínez, E., Ramos C. H. y F. Chiang. 1994. Listado florístico de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:99-177.
- Mayer, J. J. y R. M. Wetzel. 1987. *Tayassu pecari*. *Mammalian Species*. 293:1-7.
- Medellín R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*. 8:780-799.
- Mendoza, R. E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis doctoral, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 200 p.

- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the decline of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation*. 8:1621-1641.
- Moegenburg, S. M. y D. J. Levey. 2002. Prospects for conserving biodiversity in Amazonian extractive reserves. *Ecology Letters*. 5:320-324.
- Muller-Landau, H. C., y B. D. Hardesty, 2005. Seed dispersal of woody plants in tropical forests: concepts, examples, and future directions. pp. 267-309. En: Burslem, D., Pinard, M. y S. Hartley (editores). *Biotic Interactions in the Tropics*. 2005. Cambridge: Cambridge University Press.
- Naranjo, E. J. 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico. Tesis Doctoral, Florida University, USA. 150 p.
- Noss, A. J., Cuéllar, R. L., Barrientos, J., Maffei, L., Cuéllar, E., Arispe, R., Rómiz, D. y K. Rivero. 2003. A Camera Trapping and Radio Telemetry Study of Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Bolivian Dry Forests. *Tapir Conservation, Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group*. 12(1):24-32.
- Pierre-Michel, F., Munoz, E. y E. G. Leigh Jr. 1994. Predation by rodents and bruchid beetles on seeds of *Scheelea* palms on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 26:420-426.
- Pimentel, D. S. y M. Tabarelli. 2004. Seed dispersal of the palm *Attalea oleifera* in a remnant of the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica*. 36:74-84.
- Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 797 pp.
- PMRBMA (Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules). 2000. Instituto Nacional de Ecología. SEMARNAT. México. 257 pp.
- Reford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42(6):412-422.
- Reyna, H. R. A. 2007. Social ecology of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in Calakmul Forest, Campeche, Mexico. Tesis de doctorado. Universidad de Florida.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 p.
- Rivadeneira, E. 2007. Hábitos alimentarios de *Tapirus bairdii* en el sector sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán.
- Roldan, A. I. y J. A. Simonetti. 2001. Plant-mammal interactions in tropical Bolivian forest with different hunting pressures. *Conservation Biology* 15(3):617-623.
- Romero, J. y C. D. Johnson. 2004. Checklist of the Bruchidae (Insecta: Coleoptera) of Mexico. *The Coleopterists Bulletin*. 58(4):613-635.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber S. E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., y D. H. Wall,. 2000. Biodiversity: global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. 287:1770-1774.

- Saunders, D., Hobbs, R. y C., Margules. 1991. Biological consequences of ecosystems fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5:18-32.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*. 107/108:15-29.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2001. Norma Oficial Mexicana, NOM-ECOL-059-2001. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Publicada el 6 de marzo del 2002 en el Diario Oficial de la Federación.
- Shively, C. L., Whitting, F. M., Swingle, R. S., Brown, W. H. y L. K. SOWLS. 1985. Some aspects of the nutritional biology of the Collared Peccary. *Journal of Wildlife Management*. 49(3):729-732.
- Silman, M. R., Terborgh, J. W. y R. A. Kiltie. 2003. Population regulation of a dominant rain forest tree by a major seed predator. *Ecology*. 84:431-438.
- Silva, J. M. C. y Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Nature*. 404:72-74.
- Silva, G. S. y M. Tabarelli. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic Forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*. 22:259-268.
- Silvius, K. M. 2002. Spatio-temporal patterns of palm endocarp use by three Amazonian forest mammals: granivory or 'grubivory'? *Journal of Tropical Ecology*. 90:1024-1032.
- Silvius, K. M. y J. M. V. Fragoso. 2002. Pulp handling by vertebrate seed dispersers increases palm seed predation by bruchid beetles in the northern Amazon. *Journal of Ecology*. 90:1024-1032.
- Silvius, K. M. 2005. Frugivore-mediated interactions among bruchid beetles and palm fruits at Barro Colorado Island, Panama: implications for seed fate. 45-54 p. en: Pierre-Michel, F., Lambert, J. E., Hulme, P. E. y S. B. Vander Wall. 2005. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CAB International, UK. 410 p.
- SOWLS, L. K. 1997. *Javelinas and other Peccaries: Their Biology, Management and Use*. Texas A. and M. University Press.
- Stokstad, E. 2008. A second chance for rainforest biodiversity. *Science*. 320:1436-1438.
- Taberalli, M., Mantovani, W. y C. A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation*. 91:119-127.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of biodiversity in tropical forest. *Biotropica* 24:283-292.
- Terborgh, J. y S. J. Wright. 1994. Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology*. 75(6):1829-1833.
- Terborgh, J. 1998. The big thigs that run the world-a sequel to E.O. Willson. *Conservation Biology*. 2:402-403.
- Terborgh, J., Lopez, L., Nuñez, P., Rao, M., Shahabuddin, G., Orihuela, G., Riveros, M., Ascanio, R., Adler, G. H., Lambert, T. D. y L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science*. 294:1923-1926.

- Tobler, M. W., Carrillo-Percegué, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R. y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*. 11:169-178.
- Turner, I. M. 1996. Loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *The Journal of Applied Ecology*. 33:200-209.
- van der Pijl, L. 1982. Principles of dispersal in higher plants, 3ra ed. Springer-Verlag, Berlin.
- 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.
- Wang, B. C. y T. B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*. 17:379-385.
- Weisberg, P. J. y H. Bugmann. 2003. Forest dynamics and ungulate herbivory: from leaf to landscape. *Forest Ecology and Management*. 181:1-12.
- Wenny, D. G. y D. J. Levey. 1998. Directed seed dispersal by bellbirds in a tropical cloud forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 95:6204-6207.
- Wilson, E. O. 1989 Threats to biodiversity. *Scientific American*. 261:108-116.
- Wilson, D. E. y D. H. Janzen, 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology*. 53:954-959.
- Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds, and the effect of distance to the parent palm. *Ecology*. 65:1016-1021.
- Wright, S. J. y H. C. 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. y H. C. Muller-Landau. 2006. The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica* 38(4):443-446.
- Wright, S. J., Stoner, K. E., Beckman, N., Corlett, R. T., Dirzo, R., Muller-Landau, H. C., Nunez-Iturri, G., Peres, C. A. y B. C. Wang. 2007. The plight of large animals in tropical forests and the consequences for plant regeneration. *Biotropica*. 39(3):289-291.
- Wyatt, J. L. y M. R. Silman. 2004. Distance-dependence in two Amazonian palms: effects of spatial and temporal variation in seed predator communities. *Oecologia*. 140:26-35.
- Zarza, V. H. 2001. Estructura de la comunidad de pequeños mamíferos en diversos hábitats en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala-Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 200 p.

Anexo. Fotografías de los mamíferos encontrados.



Pecarí de collar



Pecarí de labios blancos



Venado temazate



Venado cola blanca



Tapir



Agutí, Tepezcuintle



Guaqueque, Sereque



Viejo de monte



Tlacuache



Martucha



Tejón, Coatí