



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

---

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**Consecuencias de la fragmentación del hábitat  
sobre interacciones planta-animal:  
el caso de la dispersión y el reclutamiento de árboles tropicales**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGIA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**Laura Zenteno Rodríguez**

**DIRECTOR DE TESIS: Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez**

**MÉXICO, D.F.**

**SEPTIEMBRE DE 2006**



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.

Esta tesis fue financiada con el presupuesto operativo otorgado al Dr. Rodolfo Dirzo en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la UNAM, colaboraron a través del otorgamiento de sendas becas.

En el comité tutorial que apoyó el proyecto participaron: el Dr. Rodolfo Dirzo Minjarez (Instituto de Ecología, UNAM), la Dra. Katherine Renton (Instituto de Biología, UNAM) y el Dr. Ignacio Méndez Ramírez (IIMAS, UNAM).

Nombre de archivo: A1  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 02/09/2006 11:33  
Cambio número: 30  
Guardado el: 14/09/2006 8:15  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 198 minutos  
Impreso el: 14/09/2006 8:16  
Última impresión completa  
Número de páginas: 2  
Número de palabras: 181 (aprox.)  
Número de caracteres: 1.012 (aprox.)

# CONTENIDO

## **INTRODUCCIÓN GENERAL.....1**

## **DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO.....13**

Fragmentos de selva utilizados en el estudio.....16

## **CAPITULO UNO. CONSECUENCIAS DE LA PÉRDIDA DE HÁBITAT Y AUSENCIA DE DISPERSORES EN LA DIVERSIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS Y PALMAS DE LA SELVA DE LOS TUXTLAS.....19**

### **INTRODUCCIÓN.....19**

### **OBJETIVOS.....25**

### **MÉTODOS.....26**

Censo de plantas leñosas y palmas.....26

Determinación del síndrome de dispersión.....26

Análisis estadístico.....28

### **RESULTADOS.....30**

#### **I. Cambios en especies leñosas y palmas.....30**

a) Riqueza y abundancia.....30

c) Diversidad y similitud de especies.....32

e) Especies leñosas más abundantes.....33

#### **II. Cambios en especies zoócoras vs. no zoócoras.....36**

a) Número de especies zoócoras/no zoócoras.....36

b) Diversidad de especies zoócoras y no zoócoras.....37

c) Abundancia e historia de vida.....39

### **DISCUSIÓN.....41**

## **CAPITULO DOS. EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA AUSENCIA DE DISPERSIÓN SOBRE LA DEPREDACIÓN, EL ESTABLECIMIENTO Y EL RECLUTAMIENTO NATURAL DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES DE LOS TUXTLAS.....52**

### **INTRODUCCIÓN.....52**

### **OBJETIVOS.....58**

### **MÉTODOS.....59**

Experimentos de depredación.....	59
Diseño de los experimentos.....	60
Reclutamiento natural.....	64
Análisis estadístico.....	66
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>68</b>
<b>I. Experimentos de depredación.....</b>	<b>68</b>
a) Probabilidad de encuentro de las semillas.....	68
b) Supervivencia de semillas a la depredación.....	70
c) Semillas que escaparon de la depredación.....	72
d) Establecimiento.....	73
<b>II. Reclutamiento natural.....</b>	<b>77</b>
a) Probabilidad de encuentro de un juvenil.....	77
b) Frecuencia de juveniles por árbol.....	77
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>80</b>
Depredación y establecimiento.....	80
Reclutamiento natural.....	83
<b>SÍNTESIS Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>90</b>
<b>ANEXO.....</b>	<b>94</b>

Nombre de archivo: A3  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: Esta tesis fue financiada con el presupuesto operativo otorgado al Dr  
Asunto:  
Autor: usuario  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 13/09/2006 5:06  
Cambio número: 7  
Guardado el: 14/09/2006 8:11  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 21 minutos  
Impreso el: 14/09/2006 8:18  
Última impresión completa  
Número de páginas: 2  
Número de palabras: 206 (aprox.)  
Número de caracteres: 1.510 (aprox.)

## RESUMEN

La fragmentación del hábitat produce cambios en la presencia y abundancia de las especies que afectan las interacciones bióticas, las cuales son importantes en el mantenimiento y diversidad de los ecosistemas. Por ejemplo, el reclutamiento y la diversidad de árboles tropicales se atribuyen a la dispersión y depredación de semillas que realizan los animales. La disminución y ausencia de ciertas especies de animales que se ha documentado en ecosistemas fragmentados hace posible suponer que dicha diversidad y reclutamiento pueden estar alterados, sin embargo la información al respecto es escasa. El presente estudio intenta avanzar en esta dirección, evaluando en una selva tropical fragmentada de México las siguientes cuestiones: a) si la diversidad de leñosas y palmas disminuye en relación con el tamaño del fragmento; b) si el número de especies zoócoras en relación con las no zoócoras disminuye con el tamaño del fragmento; c) en árboles típicamente zoócoros, cómo es la depredación de semillas que han sido dispersadas en comparación con semillas no dispersadas y d) cómo es el patrón de reclutamiento de estos árboles zoócoros, en fragmentos con respecto a la selva continua. Evalué la diversidad de leñosas y palmas en fragmentos de 0.3 ha, 3 ha, 19.4 ha y selva continua con censos tipo Gentry. Determiné el síndrome de dispersión mediante revisión bibliográfica y trabajo de herbario. Evalué la depredación de semillas en dos especies de árboles típicamente zoócoros, con las que realicé experimentos de campo en los que simulé presencia y ausencia de dispersión, mediante creación de parcelas con alta y baja densidad de semillas, a partir del supuesto de denso-dependencia del modelo Janzen-Connell. Determiné el reclutamiento natural de estas especies contando juveniles alrededor de árboles maduros co-específicos encontrados en fragmentos y selva continua. Los resultados indican que en fragmentos pequeños la diversidad de leñosas y palmas es menor. Sin embargo, no encontré diferencias significativas en el número de especies zoócoras en relación con las no zoócoras en función del tamaño del fragmento. No obstante, en los fragmentos pequeños son más frecuentes las especies que no son típicas de selva madura. Por otro lado, encontré que la depredación de semillas es menor en semillas dispersadas (baja densidad), aunque esta diferencia fue solo significativa en una de las especies zoócoras estudiadas. A pesar de lo anterior, observaciones y análisis adicionales indicaron que en las dos especies de árboles hubo semillas dispersadas que germinaron, lo que está acorde con la idea de que la dispersión es importante para escapar de la depredación. Por su parte, el reclutamiento de las dos especies disminuyó en los fragmentos con respecto a la selva continua. Este estudio ofrece evidencia de que la diversidad de plantas y el reclutamiento de árboles zoócoros de la selva estudiada se han visto afectados por la fragmentación y falta de dispersión. Sin embargo, son necesarios estudios de largo plazo y modelos demográficos para entender mejor el destino de la comunidad vegetal de los fragmentos. Asimismo, es importante considerar el papel que juegan los animales remanentes en su interacción con las plantas de los fragmentos.



## ABSTRACT

Forest fragmentation often leads to changes in the presence/abundance of species, which in turn, can influence the biological interactions that are important for the maintenance of ecosystems diversity and function. For example, the loss of animals species in fragmented tropical forests, is likely to have impacts on plant diversity and recruitment of tropical trees. The present investigation evaluated trees and palms diversity and recruitment in a Mexican fragmented tropical rain forest. Specifically, I evaluated: a) if plant diversity is reduced in relation to the size of fragments, b) if the impact of fragmentation is similar for zoochorous than for non-zoochorous species, c) how is seed predation in dispersed vs. non-dispersed seeds (for two animal-dispersed species, and d) how is the pattern of natural recruitment in fragments and continuous forest (in the two zoochorous species). I estimated plant diversity in fragments of 0.3 ha, 3 ha, 19.4 ha and in a continuous forest by Gentry's method. Dispersal syndrome of the species found was determined by bibliography and herbarium searches. I assessed seed predation with field experiments. Dispersal and non-dispersal were simulated by creating low and high density seed plots respectively, according with the concept of density-dependence of Janzen-Connell. Natural recruitment of the species was evaluated by the number of saplings found around the conspecifics adult trees in the fragments and continuous forest. The results indicated a loss of plant diversity in small fragments compared to the continuous forest. Although, zoochorous plants were more abundant in small fragments than in continuous forest, most species found in small fragments were non-typical of mature forest. Seed predation was greater in high-density plots (*i.e.* non-dispersed seeds) than in low-density (*i.e.* dispersed seeds). Other results showed that dispersal seeds germinated, indicating that dispersal is important to escape from predators. I also found that the recruitment was lower in fragments than in continuous forest. In conclusion, plant diversity and recruitment in this tropical rain forest have been affected, probably due to the disappearance of animals and lack of seed dispersal. Nevertheless, demographic models and long term studies are required to assess the future composition of the community. Also it is important to determine the role that remained animals play in fragmented plant community.

Nombre de archivo: A2  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: RESUMEN  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 14/09/2006 8:01  
Cambio número: 2  
Guardado el: 15/09/2006 11:19  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 3 minutos  
Impreso el: 15/09/2006 11:19  
Última impresión completa  
Número de páginas: 2  
Número de palabras: 875 (aprox.)  
Número de caracteres: 4.868 (aprox.)

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Entre las amenazas antropogénicas más agudas sobre la biodiversidad en sus diferentes facetas, están los patrones de uso de la tierra que llevan a la deforestación y fragmentación del hábitat (Vitousek *et al.* 1997, Chapin *et al.* 2000, Sala *et al.* 2000, Dirzo y Raven 2003). Las selvas tropicales húmedas son reconocidas como el ecosistema natural con mayor biodiversidad en el planeta (Laurance 1999, Dirzo y Raven 2003). No obstante, la deforestación es particularmente intensa en estas selvas (Myers 1993, Achard *et al.* 2002). Desde la última mitad del siglo XX el advenimiento de los agronegocios, la ganadería, la industria forestal y las oleadas de colonización han llevado a la deforestación de grandes áreas de vegetación tropical (Bierregaard *et al.* 1992). A la par de la deforestación se ha producido la fragmentación de la selva, es decir, su reconfiguración espacial en fragmentos rodeados por una matriz de vegetación más simple como campos de cultivo, potreros ganaderos o terrenos degradados (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, Turner 1996, Laurance 1997a).

La fragmentación tiene como consecuencias directas la separación del hábitat en unidades de menor capacidad de mantener especies, el aislamiento de los organismos remanentes y la exposición de éstos a las condiciones físicas y biológicas de la matriz (efectos de borde) (Laurence y Yensen 1991, Saunders *et al.* 1991, Terborgh 1992, Murcia 1995). Estas consecuencias tienen diferentes efectos sobre la diversidad de los fragmentos de vegetación nativa y tienen que ver fundamentalmente con la alteración en la presencia, distribución y abundancia de las especies, así como la alteración de las interacciones bióticas y procesos ecológicos (Lord y Norton 1990, Saunders *et al.* 1991, Terborgh 1992, Aizen y Feinsinger 1994a, Murcia 1995, Turner 1996). La información disponible indica que los efectos pueden ser positivos, negativos o neutros, sin embargo

tienden a ser consistentemente negativos cuando se asocian a la pérdida de hábitat (Fahrig 2003).

La pérdida de hábitat se acompaña de la pérdida de especies (Terborgh 1992), esto se debe a que inmediatamente después de la fragmentación probablemente los fragmentos tienen más especies de las que pueden mantener (Saunders *et al.* 1991, Zuidema *et al.* 1996). Las extinciones más rápidas se asocian a poblaciones de especies que dependen completamente de la vegetación nativa, que requieren grandes territorios y que existen en bajas densidades (Saunders *et al.* 1991, Zuidema *et al.* 1996). Alternativamente, las especies que no se extinguen inmediatamente subsisten generalmente con bajos tamaños poblacionales en los cuales se incrementa la pérdida de diversidad genética y se mantiene latente una alta probabilidad de extinción (Turner 1996, Turner y Corlett 1996, Tocher *et al.* 1997). En contraste, algunas especies pueden incrementar sus poblaciones (Bierregaard y Lovejoy 1989) por la creación de nuevos microhábitats, cambios en la disponibilidad de recursos en los fragmentos (Lynam 1997) o por la reducción y pérdida de depredadores o competidores (Terborgh y Winter 1980). Asimismo puede ocurrir la invasión de especies capaces de establecerse en las nuevas condiciones impuestas por la fragmentación. En el caso de las plantas la apertura de claros y la cercanía al borde facilitan la invasión de plantas demandantes de luz (Laurance 1991, Saunders *et al.* 1991, Laurance 1997b).

La pérdida de especies es considerada un efecto de primer orden (Lovejoy *et al.* 1986), el cual puede agudizarse y extenderse en el ecosistema a través de alteración de las interacciones biológicas y ocasionar eventos en cascada que afectan a otras especies (efectos de segundo orden) o que alteren procesos ecológicos fundamentales para el funcionamiento de los ecosistemas (efectos de tercer o de nivel superior) (Aizen y Feinsinger 1994a, b,

Murcia 1995, Didham *et al.* 1996, Turner 1996, Kearns y Inouye 1997, Dirzo y Mendoza 2001).

Las interacciones biológicas afectan directamente los procesos ecológicos al alterar el flujo de materia y energía y de manera indirecta, al modificar la abundancia de especies (Chapin *et al.* 2000). La alteración de las interacciones y los procesos ecológicos debido a la pérdida de hábitat es menos evidente que la pérdida de especies (Redford 1992, Phillips 1997). En este sentido, algunos autores han enfatizado la importancia de reconocer la extinción de procesos ecológicos (Dirzo 2000, Dirzo y Mendoza 2001, Bohn y Amundsen 2004), que son vitales para el funcionamiento de los ecosistemas y el mantenimiento de la diversidad

En las selvas tropicales húmedas se producen numerosas interacciones bióticas de las cuales se ha argumentado depende el funcionamiento de este ecosistema y la enorme diversidad que contienen (Leigh *et al.* 1993). En particular, la diversidad de árboles es notable; en tan solo una hectárea pueden encontrarse entre 50 y poco más de 400 especies representadas por individuos de mas de 10 cm de DAP (diámetro del tronco a la altura del pecho) (Bongers *et al.* 1988, Gentry 1990, Valencia *et al.* 1994). Esta diversidad de árboles y su reclutamiento, es decir la adición de nuevos individuos a la población (Lincoln *et al.* 1995) se ha atribuido, en parte, a las interacciones con los animales dispersores de semillas y con los animales que matan semillas y plántulas para su consumo (*i.e.* herbívoros) (Martínez-Ramos 1994, Wenny 2000, Wyatt y Silman 2004).

La interacción de las plantas con animales dispersores es una etapa crítica para lograr que las semillas alcancen nuevos sitios con las condiciones adecuadas para germinar, debido a que las plantas no pueden moverse del sitio donde están establecidas (Herrera 2000). En general las ventajas de dispersar semillas por animales son: 1)

colonizar nuevos hábitats, 2) incremento del flujo de genes y 3) escape de los enemigos naturales que influyen negativamente en su reclutamiento (Janzen 1970, Herrera 1982, Howe y Smallwood 1982, Dirzo y Domínguez 1986). El escape de los enemigos naturales es importante porque en muchas plantas, debajo de árbol madre, hay una concentración de herbívoros y patógenos que provocan una gran mortalidad en las semillas y plántulas disminuyendo en algunos casos drásticamente su probabilidad de reclutamiento (Janzen 1970, Connell 1971, Howe y Smallwood 1982). La mortalidad producida por los herbívoros altera la cantidad y distribución espacial de semillas y plántulas (Hulme y Benkman 2000), lo que puede tener efectos en la diversidad de la comunidad de plantas (Leight *et al.* 1993, Harms *et al.* 2000, Cordeiro y Howe 2001).

La importancia de la dispersión y la herbivoría en la diversidad de los árboles tropicales fue enfatizada de manera independiente por Janzen (1970) y Connell (1971), las ideas de ambos se resumen en lo que comúnmente se ha denominado el modelo Janzen-Connell. Este modelo propone que cerca del árbol progenitor o un co-específico ocurre una desproporcionada mortalidad de semillas y plántulas debido a los herbívoros, lo que disminuye su reclutamiento y previene la dominancia de las especies. De acuerdo con Janzen (1970), esto explica la diversidad en las selvas tropicales y por qué en éstas, una gran proporción de árboles no producen nuevos adultos en su vecindad inmediata y ocurren en bajas densidades. Asimismo, se propone a la dispersión como un proceso fundamental para el reclutamiento de los árboles, sobre todo a nivel local.

En las selvas tropicales los árboles son los elementos fisonómicos dominantes, los cuales requieren de grandes áreas de selva para mantener poblaciones viables, debido a sus características reproductivas y demográficas (Alvarez-Buylla *et al.* 1996). Por un lado, tienen altas tasas de exogamia y complejos sistemas de auto-incompatibilidad

(Cascante *et al.* 2002). Por otro lado, una gran proporción son polinizados por animales y requieren de la participación de estos para su dispersión (Howe y Smallwood 1982, Dirzo y Domínguez 1986, Jordano 2001).

La dinámica poblacional de los árboles tropicales está influida notablemente por la comunidad de vertebrados, ya que *ca.* del 90% de las especies son dispersadas principalmente por aves y mamíferos (Levey *et al.* 1994, Jordano 2001, Peres y Roosmalen 2002). Los vertebrados dispersores son aquellos que consumen frutos y consistentemente regurgitan, defecan o tiran semillas en condiciones viables para su germinación (Howe 1989, Forget *et al.* 1998, Herrera 2000). Estos vertebrados difieren en tamaño por casi 5 órdenes de magnitud y van desde los murciélagos o las aves de 1.0-1.2 kg hasta los elefantes de Africa con *ca.* de 5000- 7500 kg, o los tapires en América con 2500-3000 kg (Howe 1989). El efecto de estos animales en la dispersión es diferencial (Howe 1989), pero en general los grandes frugívoros ingieren mayor cantidad de semillas y las depositan más lejos, que los pequeños frugívoros (Howe 1986, Howe 1989, Fragoso *et al.* 2003). Otras ventajas incluyen el facilitar el reclutamiento vía la escarificación de las semillas y por dejarlas en sitios fertilizados, tales como las letrinas (Fragoso 1997, Galetti *et al.* 2001, LoGiudice y Ostfeld 2002). Por otra parte, en esta diversidad de vertebrados hay algunos que funcionan como depredadores de semillas y pueden ir desde pequeños roedores de < 700 g hasta los pecaríes de ~ 35 kg (DeMattia *et al.* 2004). La depredación de semillas puede ocurrir cuando aún están en la planta (pre-dispersión) y después de la dispersión (post-dispersión). Sin embargo, la evidencia disponible indica que el efecto post-dispersión puede ser más significativo en el reclutamiento (Dirzo y Domínguez 1986, Hulme 1998, Hulme y Benkman 2000, Nathan y Casagrandi 2004).

Actualmente debido a la caza excesiva y a la pérdida de hábitat hay selvas que han perdido parte de la fauna de vertebrados que las integraban (Redford 1992). Particularmente, los grandes vertebrados han desaparecido o sus poblaciones se han reducido drásticamente (Dirzo y Miranda 1990, 1991b, Dirzo 2000, Dirzo y Mendoza 2001, Marsh y Loiselle 2003). Algunos de estos animales eran importantes dispersores, depredadores de semillas y de plántulas, *e.g.* monos araña, tapires, venados, pecaríes (Terborgh 1988, Redford 1992, Phillips 1997, Dirzo 2000, Wright y Duber 2001). Otros, eran los grandes depredadores como el jaguar y el águila arpía, importantes para regular la dinámica poblacional de sus presas, que a su vez son depredadores de semillas, por ejemplo los pequeños roedores (Terborgh 1988, 1992, Redford 1992, Turner 1996, Asquith *et al.* 1997, Malcolm 1997).

La ausencia de los grandes vertebrados y de sus funciones hace posible sugerir que habrá una alteración del proceso que lleva al reclutamiento de los árboles que requieren dispersión por animales (Phillips 1997, Benitez-Malvido 1998, Wyatt y Silman 2004). El resultado a corto plazo probablemente sea una disminución en la dispersión y por lo tanto en la disponibilidad de semillas que pueden reclutarse, que a largo plazo puede impactar la diversidad de árboles (Wright y Duber 2001). Esto sobre todo, en sitios particularmente susceptibles a la pérdida de los grandes vertebrados, como es el caso de los fragmentos pequeños. La evidencia sugiere que en estos sitios, los procesos mediados por animales como la dispersión y la depredación de semillas, pueden estar afectando más a la comunidad vegetal que los procesos fisiológicos asociados al efecto de borde (Restrepo y Vargas 1999), pero este es aun un campo que requiere de ser investigado más activamente.



El presente estudio, que intenta avanzar en esa dirección, es una evaluación del efecto de la pérdida de hábitat y la ausencia de dispersión en la diversidad y el reclutamiento de árboles de la selva de Los Tuxtlas. Esta es una selva de México altamente fragmentada (Dirzo y García 1992, Mendoza *et al.* 2005) que ha perdido una gran parte de los medianos y grandes vertebrados (Dirzo y Miranda 1991b, Dirzo 2000), en la que es posible sugerir la alteración de la interacción entre plantas y dispersores.

La tesis está dividida en dos capítulos, el primer capítulo es un análisis de la riqueza y diversidad en el reclutamiento de plantas leñosas y palmas, tanto zoócoras como no zoócoras entre fragmentos pequeños y un sitio de selva continua. El reclutamiento se refiere a juveniles que son plantas no reproductivas que han superado la fase de plántula y que pueden medrar por su cuenta (*f.* Font Quer). El segundo capítulo consta de dos partes y se centra en dos especies de árboles típicamente dispersadas por animales. La primera parte es un estudio experimental del efecto simulado de la falta *vs.* ocurrencia de dispersión, sobre la depredación de semillas y el establecimiento subsiguiente de las dos especies. El establecimiento se refiere a plántulas, es decir, plantas construidas básicamente con las reservas de la semilla (*f.* Kitajima 1996). En la segunda parte examino el patrón de reclutamiento natural, con base en juveniles de las dos especies comparando fragmentos pequeños con respecto a un sitio de selva continua.

Los resultados se discuten con base en i) la importancia de la interacción planta-dispersor para el mantenimiento de la diversidad de plantas de la selva; ii) los factores que afectan el reclutamiento de árboles en hábitats fragmentados por perturbación humana y iii) en términos de la conservación de la selva de Los Tuxtlas.

## REFERENCIAS

- Achard, F., H.D. Eva, H.-J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J.-P. Malingreau. 2002. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297: 999-1002.
- Aizen, M.A. y P. Feinsinger. 1994a. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in Argentine "Chaco Serrano". *Ecology* 75: 330-351.
- Aizen, M.A. y P. Feinsinger. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine "Chaco Serrano". *Ecological Applications* 4: 378-392.
- Alvarez-Buylla, E.R., R. García-Barrios, C. Lara Moreno y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Asquith, N.M., S.J. Wright y M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests?. Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Bierregaard Jr. R.O., T.E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215-241.
- Bierregaard Jr. R.O., T.E. Lovejoy, V. Kapos, A.A. dos Santos y R.W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- Bøhn, T. y P.-A. Amundsen. 2004. Ecological interactions and evolution forgotten parts of biodiversity?. *BioScience* 54: 804-805.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Cascante, A., M. Quesada, J.J. Lobo y E.A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147.
- Chapin III, F.S., E.S. Zavaleta, V.T. Eviner, R.L. Naylor, P.T. Vitousek, H.L. Reynolds, D.U. Hooper, S. Lavorel, O.E. Sala, S.E. Hobbie, M.C. Mack y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-243.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: P.J. DeBoer y G.R. Gradwell (editores). *Dynamics of populations*. Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. Pp. 298-310.
- Cordeiro N.J. y H.F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- DeMattia, E.A., L.M. Curran y B.J. Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85: 2161-2170.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Sork y A.J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 255-260.
- Dirzo, R. 2000. Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. En: Malcom, C., N.J. Huntly y S. Levin (editores). *Ecology: achievement and challenge*. Blackwell Science. Pp. 319-335

- Dirzo, R y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (editores.). Frugivores and seed dispersal. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 237-249.
- Dirzo, R. y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R. y E. Mendoza. 2001. Extinciones de procesos ecológicos: las interacciones entre plantas y mamíferos tropicales. En: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (editores). *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 153-159.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991b. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (editores). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons. Pp. 273-287.
- Dirzo, R. y P.H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environmental Resources* 28:137–167.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Font Quer, P. 1973. *Diccionario de botánica*. Editorial Labor S.A. Barcelona, España.
- Forget, P.M., T. Milleron y F. Feer. 1998. Patterns in post-dispersal seed removal by neotropical rodents and seed fate in relation to seed size. En: Newberry, D.M., H.H.T. Prins y N.D. Brown (editores). *Dynamics of tropical communities*. Blackwell Science, Oxford. Pp. 25-49.
- Fragoso, J.M.V. 1997. Tapir-generated seed shadows: scale-dependent patchiness in the Amazon rain forest. *Journal of Ecology* 85: 519-529.
- Fragoso, J.M.V., K.M. Silvius y J.A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- Galetti, M., A. Keuroghlan, L. Hanada y M.I. Morato. 2001. Frugivory and seed dispersal by the lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in southeast Brazil. *Biotropica* 33: 723-726.
- Gentry, A.H. 1990. *Four neotropical rainforests*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. En Tomlinson, P.B. y M.H. Zimmerman (editores). *Tropical trees as living systems*. Cambridge University Press, UK. Pp. 617-638.
- Herrera, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrera, C.M. 2000. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. y O.Pellmyr (editores). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company. Pp. 185-208.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray D.L. (Ed.). *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney. Pp. 123-190.

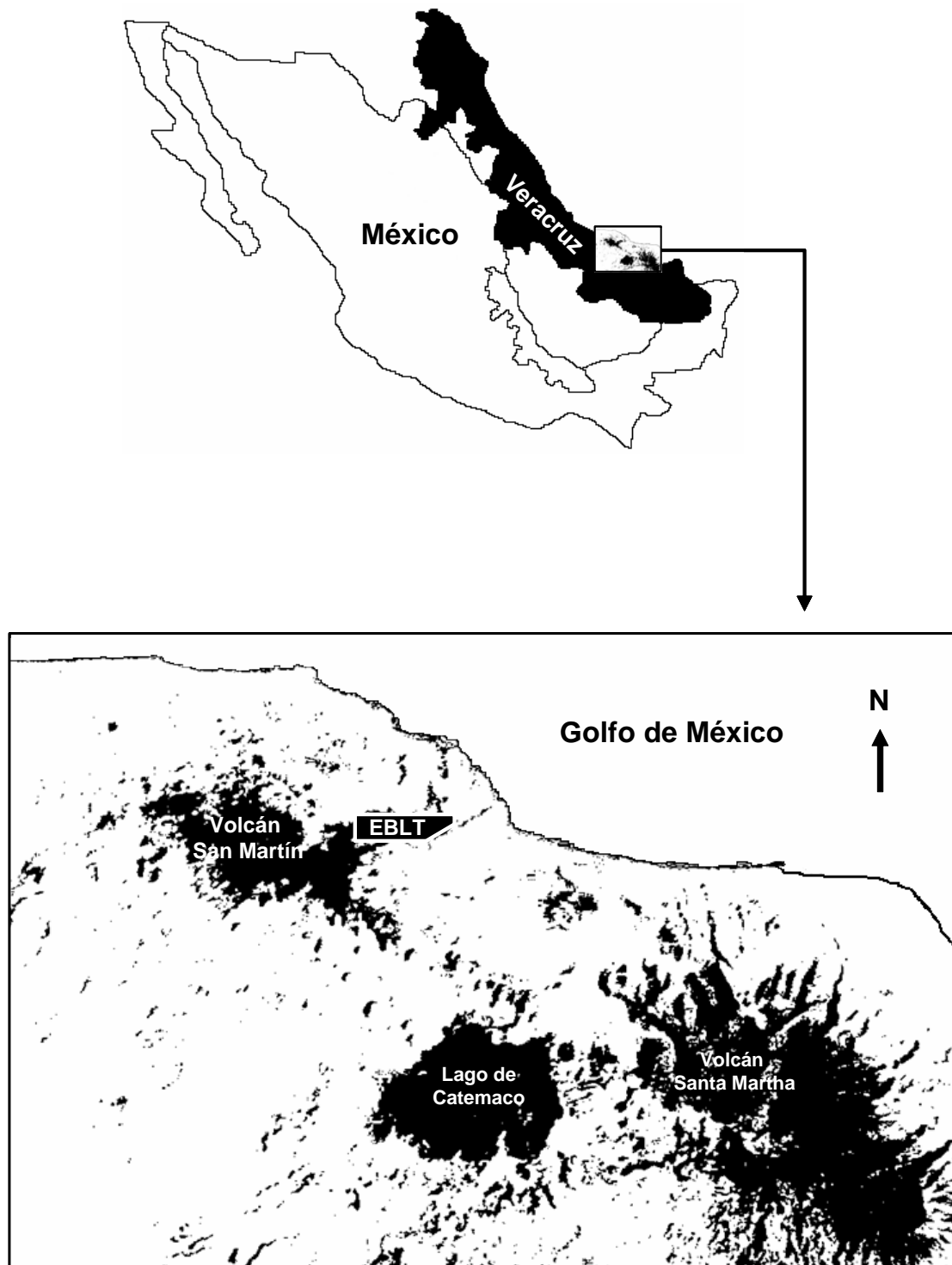
- Howe, H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia* 79: 417-426.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/1: 32-46.
- Hulme P.E. y C.W. Benkman. 2000. Granivory. En: Herrera, C.M. y O.Pellmyr (editores). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company. Pp. 132-154.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-28.
- Jordano, P. 2001 Fruits and frugivory. En Fenner, N. (editor). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Segunda edición. CAB International Wallingford, Inglaterra. Pp. 125-165.
- Kearns, C.A. y D.W. Inouye. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47: 297-307.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey, S., R. Chazdon y A. Smith (editores). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, NY. Pp. 559-596.
- Laurance, W.F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Laurance, W.F. 1997a. Physical processes and edge effects. Introduction. En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 29.
- Laurance, W.F. 1997b. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rain forest reserves in tropical Australia. En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 71-83.
- Laurance, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation* 91: 109-117.
- Laurance, W.F. y E. Yensen. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- Leigh Jr. F.G., S.J. Wright, E.A. Herre y F.E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands : a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7: 76-102.
- Levey, D.J., T.C. Moerland y J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. En: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespeneide y G.S. Hartshorn (editores). *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 282-294.
- Lincoln, R.J., G.A. Boxsball y P.F. Clark. 1995. *Diccionario de ecología, evolución y taxonomía*. Fondo de Cultura Económica, México.
- LoGiudice, K. y R.S. Ostfeld. 2002. Interactions between mammals and trees: predation on mammal-dispersed seeds and the effect of ambient food. *Oecologia* 130: 420-425.
- Lord, J.M. y D.A. Norton. 1990. Scale and the spatial concept of fragmentation. *Conservation Biology* 4: 197-202.

- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard Jr., A.B. Rylands, J.R. Malcom, C.E. Quintel, L.H. Harper, K.S. Brown Jr, A.H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. En Soulé, M.B. (editor). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. Pp. 257-285.
- Lynam, A.J. 1997. Rapid decline of small mammal diversity in monsoon evergreen forest fragments in Thailand. En: W.F. Laurance y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 222–240.
- Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. En: W.F. Laurance y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 207–221.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies leñosas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Marsh, L.K y B. A. Loiselle. 2003. Recruitment of black howler fruit trees in fragmented forests of northern Belize. *International Journal of Primatology* 24: 65-86.
- Mendoza, E., J. Fay y R. Dirzo. 2005. Un análisis cuantitativo de la fragmentación de la selva de Los Tuxtlas en el sudeste de México: patrones e implicaciones para la conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451-467.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- Myers, N. 1993. Tropical forest: the main deforestation fronts. *Environmental Conservation* 20: 9-16.
- Nathan, R. y R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92: 733-746.
- Peres C.A. y M.G.M. van Rossmalen. 2002. Patterns of primate frugivory in Amazonia and the Guianan Shield: Implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forest. En: Levey, D. M. Galetti y W. Silva (editores). *Frugivory and seed dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues*. CABI Publishing, Oxford, England. Pp. 407-421.
- Phillips, O.L. 1997. The changing ecology of tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6: 291-311.
- Redford, K.H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42: 412-423.
- Restrepo C. y A. Vargas. 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to antropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419-426.
- Sala O.E., F.S. Chapin III, J.J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L.F. Huenneke, R. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. Lodge, H.A. Mooney, M. Oesterheld, L. Poff, M.T. Sykes, B.H. Walker, M. Walker, D. Wall. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Terborgh, J. 1988. The big things that run the world – A sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology* 2: 402-403.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of diversity in tropical forest. *Biotropica* 24: 283-292.

- Terborgh, J. W. y B. Winter 1980. Some causes of extinction. En: Soulé, M.E. y B.A. Wilcox (editores). *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Pp. 119-133.
- Tocher, M.D. C.Gascon y B.L. Zimmerman 1997. Fragmentation effects on a central Amazonian frog community: A ten-year study. En: W.F. Laurance y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 124-137.
- Turner, I.M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal Applied Ecology* 33: 200–209.
- Turner, I.M. y R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Valencia R., H. Balslev, H. y C. y G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28.
- Vitousek, P.M., H.A. Mooney, J. Lubchenco y J.M. Melillo. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Wright, J.S. 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.
- 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.
- Zuidema, P.A., J.A. Sayer y W. Dijkman. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation* 23: 290-297.

## DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

La región de Los Tuxtlas es una serie de montañas de origen volcánico localizadas en la llanura costera del Golfo de México, en el estado de Veracruz, entre los 18° 10' y 18° 45' de latitud norte y los 94° 42' y 95° 27' de longitud oeste (Dirzo y García 1992). Es la extensión más oriental de la cadena montañosa del Eje Volcánico Transversal y corre en forma diagonal en dirección NE-SE (Dirzo *et al.* 1997). Entre los volcanes más conspicuos y que la delimitan están el volcán San Martín (al noreste) y el de Santa Martha (al sureste), éstos volcanes tienen aproximadamente 1650 m de altura y entre ambos se encuentra una depresión que corresponde al Lago de Catemaco (Dirzo *et al.* 1997) (Figura 1). La selva tropical perennifolia es el ecosistema principal en las zonas de baja elevación, cuya distribución alcanza aquí el límite más norteño en el continente (Dirzo y Miranda 1991a). En la partes bajas el clima es cálido-húmedo con una temperatura media anual de 25 °C y lluvia promedio anual de unos 5000 mm, siendo una de las regiones más lluviosas del país, por el contacto directo con la costa y su posición latitudinal (Dirzo 1991, Dirzo *et al.* 1997). En la región es característica la presencia de “nortes” (periodos lluviosos con descensos de temperatura y vientos que alcanzan velocidades de hasta 80 km/hr) de noviembre a febrero, así como una estación seca de marzo a mayo (Dirzo 1991). Actualmente, debido a la larga historia de ocupación humana y principalmente a la expansión de ranchos ganaderos, lo que era un continuo de selva ahora es un mosaico de fragmentos rodeados por potreros ganaderos (Dirzo y García 1992, Barrera-Bassols 1996, Guevara *et al.* 1997). Los fragmentos de selva están ubicados en sitios inaccesibles que no son aptos para las actividades agropecuarias (*e.g.* puntas de los cerros o laderas con gran pendiente) y en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT), una reserva que la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) estableció desde 1967 (Dirzo y García 1992, Dirzo *et al.* 1997).



**Figura 1.** Mapa de la región de los Tuxtlas. Se ubican los volcanes que la delimitan, el lago de Catemaco y la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBLT).

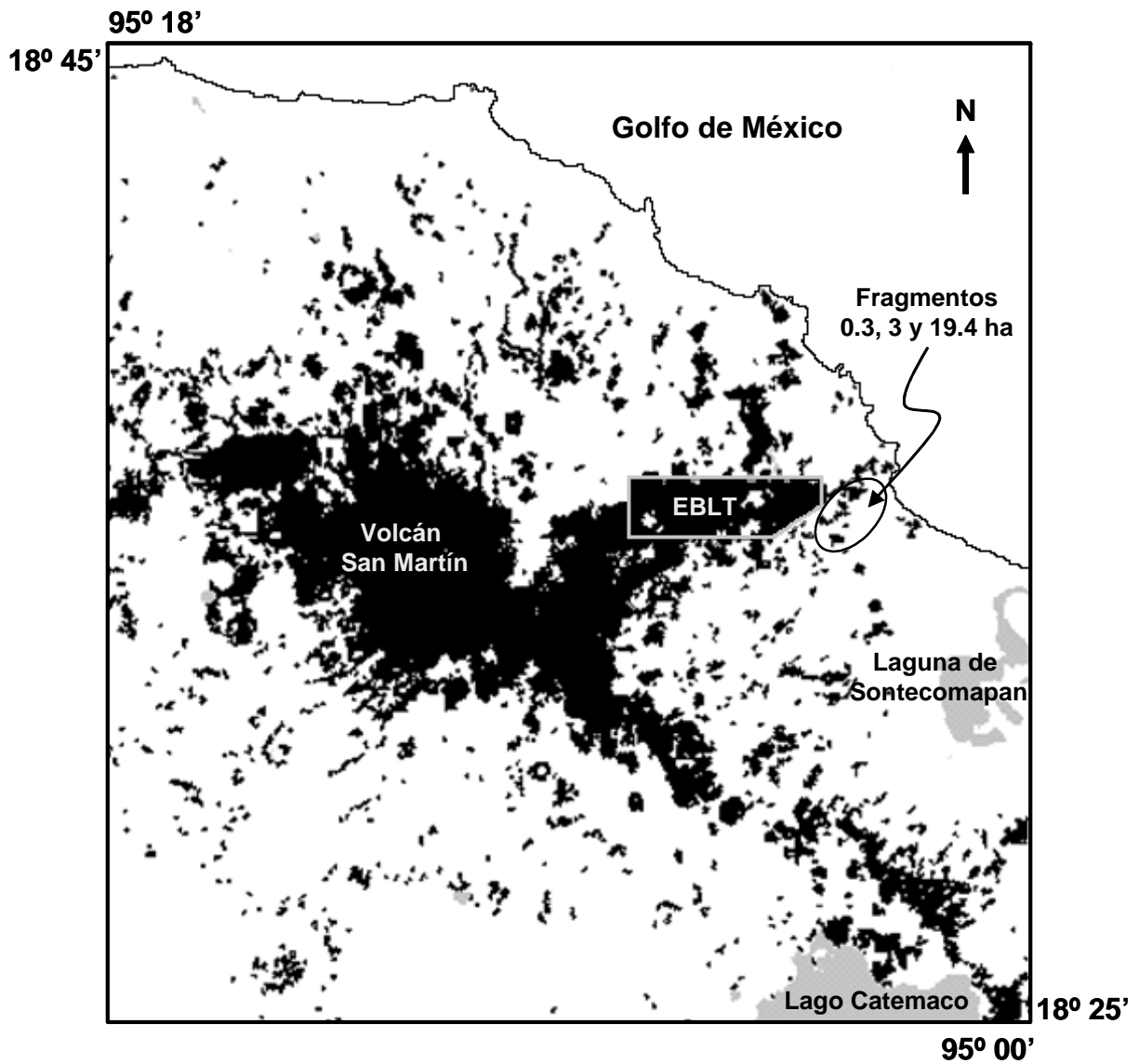


La producción científica en la región de Los Tuxtlas hace que sea uno de los sitios neotropicales mejor estudiados de Latinoamérica y de los mejor conocidos en México (Dirzo *et al.* 1997). Asimismo, es un sitio donde mejor se han documentado los procesos de deforestación y fragmentación (Dirzo y García 1992, Mendoza *et al.* 2005) que siguen amenazando su biodiversidad, por lo que son necesarios y urgentes los estudios y acciones encaminados a la conservación de la selva.

En particular, este estudio lo realicé en el noreste de la sierra en la EBLT y en fragmentos de selva que están en sus alrededores (Fig. 1). En esta parte de la sierra se han cuantificado poco más de 1000 fragmentos de selva, el 90% de estos fragmentos son de tamaño pequeño que en conjunto solo conservan el 10% de la selva, mientras que el 10% restante corresponde a fragmentos grandes, uno de los cuales conserva el 60% de la selva (Mendoza *et al.* 2005). Asimismo, en las tierras de baja elevación la selva prácticamente han desaparecido, por ejemplo las áreas por debajo de los 350 m retienen menos del 2% de cobertura de selva (Mendoza *et al.* 2005). La mediana del tamaño de los fragmentos es de 0.89 ha, la cual es insuficiente para mantener poblaciones mínimas viables de ciertos mamíferos no voladores (Mendoza 2005, Mendoza *et al.* 2005). Los estudios de la fauna indican una marcada ausencia de grandes y medianos mamíferos tales como tapir, venado mazama, pecarí de collar, pecarí de labios blancos, que por su número y biomasa se consideran importantes herbívoros y dispersores de semillas de la selva (Dirzo y Miranda 1990, 1991b). Además, el empobrecimiento de la fauna se favorece por el aislamiento y la distancia de los fragmentos a los orígenes de inmigrantes, es decir donde los animales aun habitan (Mendoza 2005, Mendoza *et al.* 2005). Por ejemplo, en los fragmentos donde los monos están presentes, la distancia entre estos es menor a 200 m, mientras que donde están ausentes es mayor de 400 m (v. Estrada *et al.* 1999).

### **Fragmentos de selva utilizados en el estudio**

Para el estudio utilicé tres fragmentos pequeños y un área de selva relativamente continua que corresponde a la EBLT, debido a la dominancia de los fragmentos de tamaño pequeño y la escasez de los grandes (Mendoza *et al.* 2005). La vegetación que cubre los fragmentos y la EBLT es principalmente de selva alta perennifolia (Dirzo *et al.* 1997) o selva tropical lluviosa (como se referirá a partir de aquí). Los alrededores son potreros o acahuales, excepto hacia el lado oeste de la EBLT que es de selva (Dirzo *et al.* 1997). Los fragmentos tienen 0.3, 3 y 19.4 ha y comparten las siguientes características: 1) se separaron del continuo de selva hace aproximadamente 20 años y 2) el ámbito de elevación es de 15 a 150 m snm. Por su parte, la EBLT tiene una superficie de 640 ha y se une por su parte oeste con la selva que se extiende hacia el Volcán San Martín, que en conjunto suman aproximadamente 9356 ha (Mendoza *et al.* 2005) (Fig. 2). La EBLT tiene un terreno inclinado, donde la altitud varía entre los 150 m snm en el este, hasta aproximadamente 650 m snm en el oeste. No obstante, los sitios utilizados para el estudio estuvieron aproximadamente en el ámbito de los 150 m snm. La distancia (calculada en línea recta a partir del centro de cada fragmento y la EBLT) entre los fragmentos es de 300 a 500 m, mientras que la distancia de éstos con la EBLT es de 2000 a 2500 m (B. Ruíz com. pers).



**Figura 2.** Ubicación de los sitios de estudio de estudio (fragmentos y selva continua que es la EBLT) en la parte noreste de la región de Los Tuxtlas (modificado de Mendoza *et al.* 2005).

## REFERENCIAS

- Barrera-Bassols, N. 1996. Los orígenes de la ganadería en México. *Revista Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México)* 44: 14-27.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo XVII*: 33-45.
- Dirzo, R. y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Dirzo, R., E. González-Soriano y R.C. Vogt. 1997. Introducción General. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México. Pp. 3-6.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991a. El límite boreal de la selva tropical húmeda en el continente americano. Contracción de la vegetación y solución de una controversia. *Interciencia* 16: 240-247.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991b. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (editores). *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons. Pp. 273-287.
- Estrada, A., A. Anzures y R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rainforest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas Mexico. *American Journal of Primatology* 48: 253-262.
- Guevara, S. J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potrereros y Gandería. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México. Pp. 43-58.
- Mendoza, R.E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Mendoza, E., J. Fay y R. Dirzo. 2005. Un análisis cuantitativo de la fragmentación de la selva de Los Tuxtlas en el sudeste de México: patrones e implicaciones para la conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451-467.

Nombre de archivo: A4  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de  
programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: RESUMEN  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 14/09/2006 6:30  
Cambio número: 4  
Guardado el: 14/09/2006 8:19  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 13 minutos  
Impreso el: 14/09/2006 8:19  
Última impresión completa  
Número de páginas: 18  
Número de palabras: 5.546 (aprox.)  
Número de caracteres: 30.559 (aprox.)

## **CAPITULO UNO**

### **CONSECUENCIAS DE LA PÉRDIDA DE HÁBITAT Y AUSENCIA DE DISPERSORES EN LA DIVERSIDAD DE PLANTAS LEÑOSAS Y PALMAS DE LA SELVA DE LOS TUXTLAS**

#### **INTRODUCCIÓN**

La fragmentación del hábitat tiene efectos tanto a nivel físico como biológico. Los efectos físicos tienen que ver con cambios en las condiciones microclimáticas de los fragmentos, mientras que los efectos biológicos tienen que ver con la pérdida e invasión de especies, así como con la alteración de interacciones bióticas (Lovejoy *et al.* 1986, Saunders *et al.* 1991, Murcia 1995, Laurance 1997a, Perrings *et al.* 2000). Estos efectos en conjunto, alteran la biodiversidad de los ecosistemas fragmentados.

Las condiciones físicas dentro de los fragmentos cambian debido a las diferencias en estructura y biomasa vegetal con la matriz de vegetación más simple, las cuales generan un gradiente microclimático que corre perpendicular al borde (Saunders *et al.* 1991). En las selvas tropicales húmedas fragmentadas, los cambios físicos que afectan sobre todo al borde de los fragmentos incluyen: mayor exposición al viento, reducción de la humedad, incremento en la variabilidad de la temperatura, variación en el régimen de nutrientes, así como mayor penetración de luz lateral (Lovejoy *et al.* 1986, Laurance 1997a). Estos cambios físicos tienden a decrecer hacia el interior de los fragmentos (Lovejoy *et al.* 1986, Murcia 1995) sin embargo, los fragmentos muy pequeños pueden llegar a ser virtualmente hábitat de borde (Laurance 1991, Tabarelli *et al.* 1999). La radiación solar, la temperatura y la humedad modulan procesos tales como la fotosíntesis, desarrollo y regeneración de la vegetación, así

como la descomposición y ciclo de nutrientes (Chen 1993). Los cambios en estos factores provocan, a su vez, cambios en el crecimiento y en el reclutamiento de las plantas (Saunders *et al.* 1991), que pueden llevar a la pérdida de especies.

La pérdida de especies incluye desde la pérdida de poblaciones locales hasta la extinción global de especies (Lovejoy *et al.* 1986). Los modelos de extinción indican una disminución exponencial de la riqueza de especies, con tasas mayores inmediatamente después de la fragmentación y luego una pérdida gradual (Laurance 2002). Sin embargo, es importante resaltar que el tiempo que un fragmento esté perdiendo especies dependerá de las características de las especies presentes en los fragmentos (Saunders *et al.* 1991, Zuidema *et al.* 1996). Por ejemplo, los árboles muy longevos requieren siglos para desaparecer (Janzen 1986, Saunders *et al.* 1991). En este caso, si la población es menor que la mínima viable, los individuos existentes probablemente ya no son importantes para que la población se mantenga en el fragmento a largo plazo.

La estimación del número de especies que un fragmento puede contener se ha extrapolado a partir de las predicciones para islas oceánicas de la Teoría de Biogeografía de Islas de McArthur y Wilson (1963, 1967). La aplicación de dicha teoría indica cuántas especies puede contener un fragmento en función de su área y distancia al origen de inmigrantes. Sin embargo esto ha sido motivo de debate (Klein 1989, Saunders *et al.* 1991, Zuidema *et al.* 1996), debido a que esta teoría considera a las especies por igual (Bierregaard *et al.* 1992) y no toma en cuenta los efectos de borde, que en algunos casos son considerados la causa principal del decline de algunas especies (Murcia 1995, Zuidema *et al.* 1996). Asimismo, en el caso de las selvas tropicales, una parte de la pérdida de especies tienen que ver con el hecho de que la distribución de la mayoría de especies no es homogénea, por lo que algunas especies estarán ausentes de ciertos fragmentos simplemente

porque no estaban en ciertos parches locales antes de la fragmentación (Diamond 1980, Bierregaard *et al.* 1992, Fonseca y Brown 1994, Zuidema *et al.* 1996). Lo anterior hace difícil estimar el número e identidad de especies que tendrá un fragmento, sin embargo es posible sugerir la desaparición de especies.

Por otro lado, el proceso de extinción en un fragmento puede ser amortiguado por la inmigración de especies nativas con grandes habilidades de dispersión. Así como por la invasión de especies exóticas que provienen principalmente de la matriz y la vegetación secundaria (Saunders *et al.* 1991, Dirzo y Sussman 2001). Sin embargo, la colonización de un fragmento será exitosa solamente si el área colonizada cuenta con las condiciones y recursos necesarios para las especies inmigrantes e invasoras, como con la disponibilidad de sitios seguros para el reclutamiento de las plantas (Saunders *et al.* 1991, Laurance 1997b, Viana *et al.* 1997). Por lo que la inmigración no necesariamente es exitosa, además puede llevar a desplazar a las especies nativas, cambiando la diversidad de los fragmentos.

Por su parte, la alteración de las interacciones, tales como las que ocurren entre plantas y los animales dispersores de semillas (Dirzo y Mendoza 2001, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003) puede ser otro origen de cambios en la diversidad de plantas de las selvas tropicales. Esto se debe a que en dichas selvas, la mayor parte de las especies exhiben características para la dispersión por animales (entre el 50 y más del 90%), mientras que las que utilizan otro agente de dispersión (viento, agua, gravedad etc.) son escasas (*e.g.* 3-5%) (Dirzo y Domínguez 1986, Howe 1986, Bollen *et al.* 2004 y referencias). En particular los frutos carnosos o con algún atributo llamativo como la presencia de arilo (excrecencia carnosa) son preferidos por vertebrados como mamíferos y aves (Howe y Smallwood 1982). Estos vertebrados son los principales dispersores de semillas en las selvas tropicales



húmedas (Levey *et al.* 1994, Jordano 2001, Peres y Roosmalen 2002), lo que afecta su reclutamiento.

La dispersión que los vertebrados realizan es ampliamente reconocida por su impacto en la demografía, adecuación y estructura de la comunidad de plantas (Clark *et al.* 2004). Existe evidencia de un gran número de especies de plantas en las que la dispersión lejos del árbol madre parece esencial para reclutarse exitosamente, escapando de la mortalidad dependiente de la densidad (Harms *et al.* 2000, Wright 2002, Hyatt *et al.* 2003). Por otro lado, a nivel comunidad hay evidencia de que las semillas de origen externo (dispersadas) determinan casi el 50 % de la riqueza de especies de semillas en un parche de regeneración (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). En este caso lo que hace importante que el proceso de dispersión ocurra, es que las semillas dispersadas hacia el parche de regeneración son menos abundantes que las producidas por los árboles que están dentro de dicho parche (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). La ausencia o disminución de animales dispersores en un sitio puede verse reflejada en cambios en la abundancia y/o riqueza de plantas que dependen de animales para transportar sus semillas (Brokaw 1998, Chapman y Onderdonk 1998, Cordeiro y Howe 2001, Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003).

La información actual de selvas tropicales fragmentadas sugiere que el número de especies que los fragmentos individuales conservan puede ser alto por algún tiempo, sin embargo la tendencia a largo plazo es que la comunidad de plantas se empobrezca y se produzca la dominancia de algunas especies, sobre todo en fragmentos con menos de 1 ha (Leigh *et al.* 1993, Turner *et al.* 1994, Turner y Corlett 1996, Asquith *et al.* 1997). La evidencia indica el aumento de especies demandantes de luz, enredaderas y lianas exóticas sobre todo a lo largo de los bordes de los fragmentos (Viana *et al.* 1997, Laurance *et al.* 2001).

No obstante, las selvas tropicales lluviosas son relativamente resistentes a la invasión de plantas (Laurance 1997b, Viana *et al.* 1997). Asimismo, hay incremento de la mortalidad y daño de árboles (Lovejoy *et al.* 1986; Ferreira y Laurance 1997, Laurance *et al.* 2000), mientras que en el estrato bajo de la selva (sotobosque) se ha encontrado la disminución de la riqueza y la abundancia de plántulas, sobre todo de árboles (Benitez-Malvido y Martínez-Ramos 2003).

En la región de Los Tuxtlas donde la selva está altamente fragmentada (Dirzo y García 1992, Mendoza *et al.* 2005), algunas evaluaciones han permitido saber que ciertas especies de árboles monopolizan el sotobosque al presentar altas densidades de sus plántulas (Dirzo y Miranda 1990, 1991b, Dirzo 2000). A pesar de que la evidencia es correlativa, lo anterior se ha relacionado con la ausencia de los vertebrados herbívoros (consumidores de follaje y de semillas) no voladores de talla mediana a mayor que potencialmente regulaban las poblaciones de plantas (Dirzo y Miranda 1990, 1991b, Dirzo 2000). Sin embargo, otro factor que podría influir es la función de dispersión de semillas que dichos vertebrados ejercían y que probablemente contribuía a mantener la diversidad de plantas de la selva. El empobrecimiento de los vertebrados hace posible suponer que para muchas especies de plantas la dispersión de sus semillas disminuye. Por ejemplo, los monos aulladores (*Aloatta palliata*) que aún habitan en la zona y que son importantes dispersores, requieren un hábitat con un tamaño 40 veces mayor que la mediana del tamaño de los fragmentos en esta selva que es de 0.89 ha (Mendoza *et al.* 2005). Esto significa que los monos aulladores estarían ausentes en la mayoría de los fragmentos. Asimismo, los vertebrados no voladores generalmente no pueden hacer uso de potreros para cruzar entre fragmentos (Estrada *et al.* 1993, 1994).

Por lo tanto, en adición a los cambios en el reclutamiento de las plantas por la pérdida de hábitat, la alteración de las condiciones ambientales o invasión de otras especies, es factible que la dispersión de semillas en fragmentos pequeños y aislados también esté afectada. La predicción es que probablemente el reclutamiento de especies de plantas disminuirá, particularmente de las especies dispersadas por animales (zoócoras), en comparación con las especies que requieren dispersión por otros medios como viento, dispersión mecánica etc. (no zoócoras).

En Los Tuxtlas las leñosas (árboles y lianas) y palmas son los elementos fisonómicos más importantes (Ibarra-Manríquez 1988, Bongers *et al.* 1988, Alvarez Buylla *et al.* 1996) y la mayor parte requieren dispersión por animales (Levey *et al.* 1994, Jordano 2001, Peres y Roosmalen 2002). La longevidad de leñosas y palmas hace difícil observar cambios en las plantas adultas, sobre todo en lugares con una historia de fragmentación relativamente reciente (20 años aproximadamente). Por lo tanto, en este estudio hice la evaluación del reclutamiento de plantas a partir de juveniles, es decir, plantas que han superado la fase de plántula y que pueden medrar por su cuenta (*f.* Font Quer 1973). Los juveniles seguramente se reclutaron después de la fragmentación de la selva. En particular, evalué si en fragmentos pequeños con respecto a un sitio de selva continua se producen cambios en los juveniles de leñosas y palmas, a través de: 1) su riqueza, abundancia, diversidad, similitud y las especies leñosas más abundantes; 2) especies zoócoras vs. no zoócoras, su diversidad respectiva, abundancia e historia de vida. La historia de vida en cuanto a la estrategia de regeneración: especies tolerantes a la sombra [crecen en la sombra, de crecimiento lento] y especies demandantes de luz [crecen en claros, de rápido crecimiento] (*f.* Hartshorn 1978, Martínez-Ramos 1994).

## **OBJETIVOS**

### **I. Cambios en las especies leñosas y palmas:**

- Evaluar la riqueza y abundancia de juveniles de especies leñosas y palmas en los fragmentos y la selva continua
- Determinar la diversidad y similitud de juveniles de especies leñosas y palmas entre los fragmentos y la selva continua
- Identificar las especies leñosas más abundantes en los fragmentos y la selva continua

### **II. Cambios en las especies zoócoras vs. no zoócoras:**

- Determinar si el número de especies zoócoras/no zoócoras y su diversidad respectiva, disminuyen en fragmentos pequeños con respecto a selva continua
- Determinar si la abundancia e historia de vida (especies tolerantes y especies demandantes de luz) varía entre los fragmentos y la selva continua

## MÉTODOS

### **Censo de plantas leñosas y palmas**

El censo de juveniles de leñosas y palmas lo llevé a cabo en los tres fragmentos (0.3, 3 y 19.4 ha) y un sitio de selva continua (EBLT), descritos anteriormente en esta tesis. En el caso de los juveniles de leñosas los datos provienen de otro estudio realizado en el Laboratorio de Interacción Planta-Animal (LIPA) del Instituto de Ecología de la UNAM. En dicho estudio los censos se realizaron en el centro de cada fragmento con base en el método de Gentry (1988), por cada fragmento se realizaron 10 transectos de 2 x 50 m (sumando 0.1 ha) y se registraron juveniles con menos de 1 cm de DAP y en un ámbito de altura de entre 50 y 130 cm (B. Ruíz datos no publicados). En particular, para este estudio utilicé la base de datos que contiene información de la abundancia (número de juveniles) e historia de vida en cuanto a su estrategia de regeneración (tolerantes a la sombra o demandantes de luz) de las especies presentes en cada fragmento. Los datos están aglutinados por fragmento y no están diferenciados por transecto.

Para obtener los datos de los juveniles de palmas realicé censos que consistieron en trazar en el centro de cada fragmento, 5 transectos de 2 x 50 m (sumando 0.05 ha), registrando todas las palmas juveniles de entre 50 y 130 cm. Posteriormente hice una revisión bibliográfica para determinar la historia de vida en cuanto a la estrategia de regeneración de las especies que registré en el censo (*f. Ibarra-Manríquez 1988, Ibarra-Manríquez et al. 1997*).

### **Determinación del síndrome de dispersión**

Los síndromes de dispersión se refieren a aquellas combinaciones de características de frutos y semillas que son más frecuentes en la naturaleza y de acuerdo con Van der Pijl

(1972), son atributos de los frutos asociados con una categoría particular de agentes dispersores (Howe y Smallwood 1982, Howe 1986). Un fruto dispersado por viento puede identificarse por poseer estructuras aladas o plumosas; uno diseminado por agua es flotante; otros frutos tienen estructuras mecánicas que permiten disparar las semillas lejos del progenitor. Por su parte, los frutos dispersados por animales son carnosos o con algún atributo llamativo como la presencia de arilo (excrecencia carnosa) y son preferidos por mamíferos y aves, respectivamente; mientras que aquellos que presentan una estructura rica en aceites llamada elaisoma son preferidos por hormigas. El color del fruto cuando está maduro también está relacionado con su dispersor principal, por ejemplo, los frutos verdes con mucho aroma son dispersados por murciélagos. Por otro lado, hay frutos sin atributos obvios que permitan predecir el medio de dispersión. Por ejemplo, las nueces no tienen una adaptación obvia para el consumo por animales, sin embargo son acumuladas y dispersadas por roedores y aves (Howe y Smallwood 1982).

En el caso de este estudio, las características que tomé en cuenta para determinar el síndrome fueron: clase o tipo de fruto, color y presencia de arilo. Esta determinación la hice mediante una revisión bibliográfica (González-Soriano *et al.* 1997, Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1995, 1996a, 1996b, Pennington y Sarukhán 1998) y de herbario (Herbario Nacional de México, UNAM) clasificando el síndrome de dispersión en dos categorías: zócoro y no zócoro. Asimismo, Álvaro Campos y Rodolfo Dirzo me facilitaron información de las plantas e identificaron el tipo de fruto de las especies de las que no encontré este dato.

## **Análisis estadístico**

- **Riqueza y abundancia.** En este caso solo describo gráficamente el número total de especies y la abundancia total de juveniles de leñosas y palmas por fragmento.
- **Diversidad total y diversidad de especies zoócoras y no zoócoras.** En este caso realicé pruebas de aleatoriedad (randomization test) para determinar si en función del fragmento existen cambios en:
  - 1) la diversidad de leñosas y palmas
  - 2) la diversidad de especies zoócoras y no zoócoras

Las pruebas de aleatoriedad utilizan índices de diversidad u otro atributo de la comunidad obtenido a partir de una muestra, luego por medio de iteraciones, detectan si hay cambios significativos en dicho atributo. En el caso de este estudio utilicé el programa Species Diversity and Richness versión 3.02 (Pisces Conservation 2002). El procedimiento para realizar la prueba de aleatoriedad consiste en combinar los datos de todos los fragmentos (en cuanto al número de especies y abundancia respectiva) en un solo grupo de datos. Estos datos se dividen al azar en el número de grupos que se van a comparar y se obtiene el índice de diversidad de cada uno, en este caso use el índice de Shannon-Wiener, el cual es más sensible a la riqueza de especies. Después se registra la diferencia entre los índices obtenidos de los diferentes grupos y el procedimiento se repite 10 000 veces para estimar medidas de variación y un valor de significancia ( $P < 0.05$ ). Sin embargo, debido a que con este método las comparaciones se hacen entre pares de sitios con un solo grupo de datos, para determinar las diferencias estadísticas hice el ajuste de Bonferroni para evitar error de tipo 1. La hipótesis nula que puse a prueba es que la diversidad es indistinguible entre los sitios (más detalles del método en Solow 1993).

- **Similitud de especies.** La similitud de especies entre los fragmentos la determiné mediante el índice de similitud de Sorensen (IS) que calculé de la siguiente manera:

$$IS = [(2 \times C) / (A + B)] \times 100$$

donde C es el número de especies compartidas entre el par de fragmentos que se comparan; A es el número de especies del primer fragmento y B es el número de especies del segundo fragmento.

- **Especies leñosas más abundantes.** Las determiné dividiendo el número de juveniles de cada especie leñosa entre el total de juveniles de todas las especies leñosas del fragmento.

- **Proporción, abundancia e historias de vida de especies zoócoras y no zoócoras.** En este caso hice análisis de tablas de contingencia aplicando  $\chi^2$  para relacionar los fragmentos con:

- 1) el número de especies zoócoras vs. no zoócoras

- 2) la abundancia de juveniles zoócoros vs. no zoócoros

- 3) la abundancia e historia de vida de juveniles zoócoros vs. no zoócoros.

El nivel de significancia en las pruebas estadísticas fue  $< 0.05$  y el programa estadístico utilizado (excepto en las pruebas de aleatoriedad) fue JMP versión 4 (SAS Institute 2001).



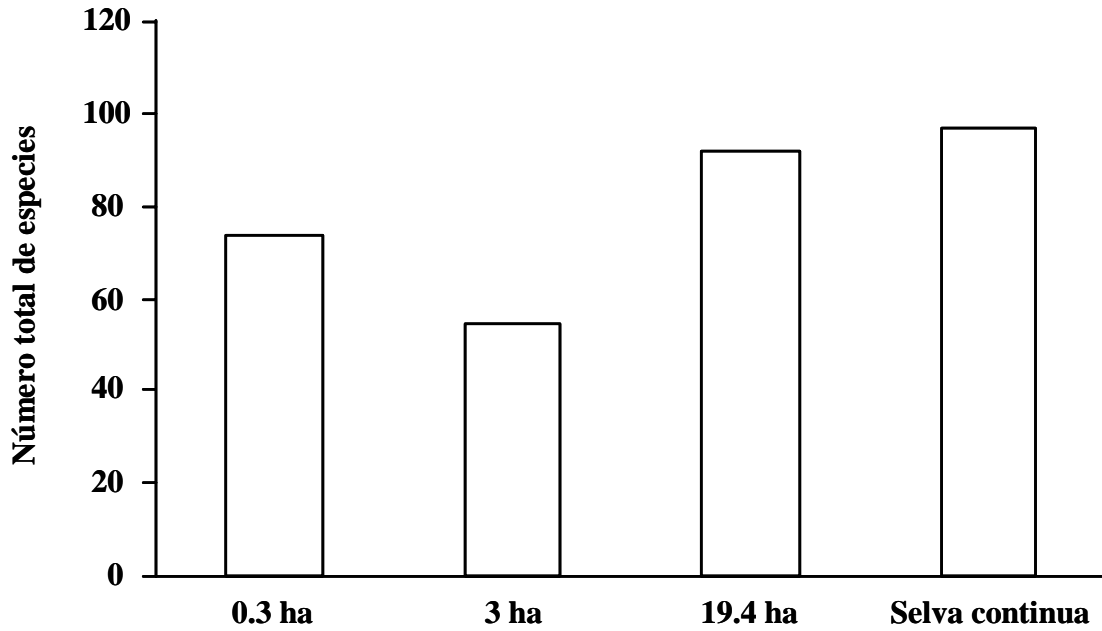
## RESULTADOS

### I. Cambios en especies leñosas y palmas

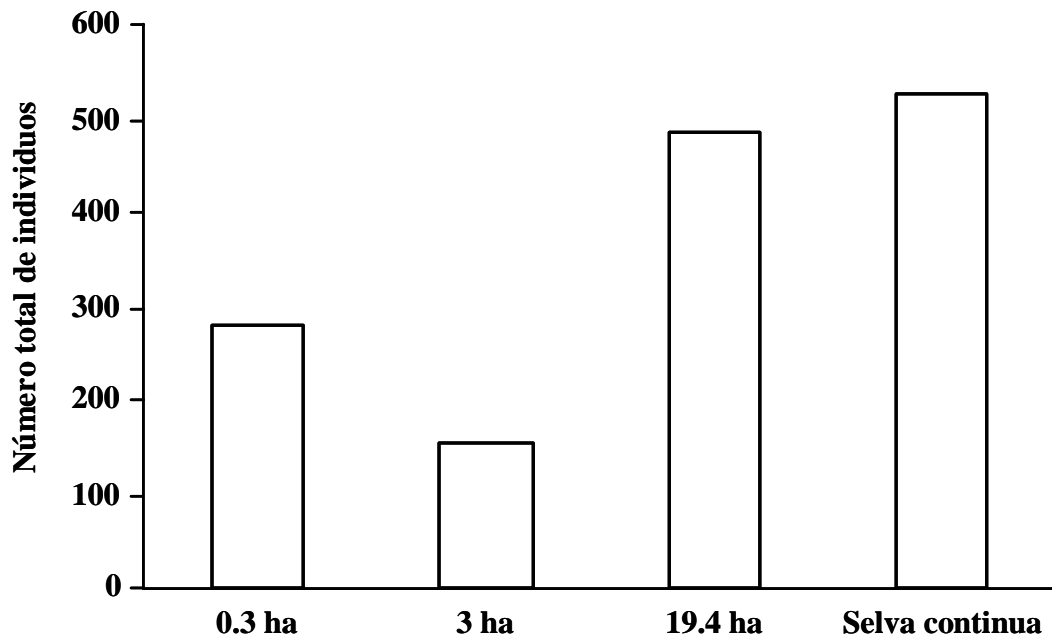
#### 1) Riqueza y abundancia

El número especies de leñosas y palmas encontradas en los tres fragmentos y la selva continua (EBLT) fue de 152. Estas representan aproximadamente 18% de las especies descritas para Los Tuxtlas, sin contar las pteridofitas (Ibarra-Manríquez y Sinaca-Colín 1997). Sin embargo, estas especies se distribuyen en 53 de las 119 familias reportadas para la zona (46.5%). El número de especies por sitio varió entre 54 y 97 y el valor máximo correspondió a la selva continua, seguida del fragmento de 19.4 ha, mientras que el menor número de especies se encontró en el fragmento de 3 ha y no como se esperaba en el fragmento más pequeño de 0.3 ha (Fig. 1.1).

Por su parte, el número de juveniles registrado mostró una tendencia a disminuir con el área del fragmento. En la selva continua registré el número máximo de juveniles que fue de 524 individuos, seguido del fragmento de 19.4 ha con 488 individuos, mientras que este disminuye notoriamente en los dos fragmentos más pequeños (0.3 y 3 ha). La abundancia de juveniles en los fragmentos más pequeños es casi de la mitad o menos de la encontrada en la selva continua y similar al resultado de riqueza, el fragmento de 3 ha tuvo la menor abundancia de juveniles de leñosas y palmas y no el fragmento de 0.3 ha (Fig. 1.2).



**Figura 1.1.** Riqueza total de juveniles por fragmento, se incluyen todas las especies de leñosas y palmas.



**Figura 1.2.** Abundancia total de juveniles por fragmento, se incluyen todos los individuos de leñosas y palmas.

## 2) Diversidad y similitud de especies

El índice de diversidad de Shannon-Wiener indica que la selva continua es el sitio con más diversidad de juveniles de leñosas y palmas (Tabla 1.1a). No obstante, la prueba de aleatoriedad indica que la diversidad de la selva continua es estadísticamente similar a la del fragmento de 19.4 ha, que a su vez, es estadísticamente parecido al fragmento de 3 ha (Tabla 1.1b). Asimismo, los fragmentos de 3 ha y 0.3 ha son estadísticamente diferentes.

Por su parte, el índice de similitud de Sorensen indicó que los fragmentos más parecidos son el fragmento de 19.4 ha y la selva continua, los cuales tienen 56 especies en común, mientras que los menos parecidos son los fragmentos más pequeños: 0.3 ha y 3 ha (Tabla 1.2).

**Tabla 1.1.** a) Índices de diversidad, varianza y límites de confianza por sitio; b) valores de significancia de la prueba de aleatoriedad.

<b>Diversidad total</b>					<b>a)</b>
<b>Fragmento</b>	<b>I. de Shannon</b>	<b>Varianza H'</b>	<b>Intervalos de confianza (bootstrap)</b>		
			<b>Inferior 95%</b>	<b>Superior 95%</b>	
<b>0.3 ha</b>	3.989	0.002307	3.748	3.93	
<b>3 ha</b>	3.608	0.006249	3.249	3.551	
<b>19.4 ha</b>	3.962	0.002192	3.761	3.946	
<b>Selva continua</b>	4.222	0.001606	4.005	4.17	

<b>Fragmento</b>	<b>0.3 ha</b>	<b>3 ha</b>	<b>19 ha</b>	<b>640 ha</b>
<b>0.3 ha</b>	—			
<b>3 ha</b>	0.0014	—		
<b>19.4 ha</b>	0.037	NS	—	
<b>Selva continua</b>	0.005	<0.001	NS	—

Valor de significancia:  $P < 0.05$

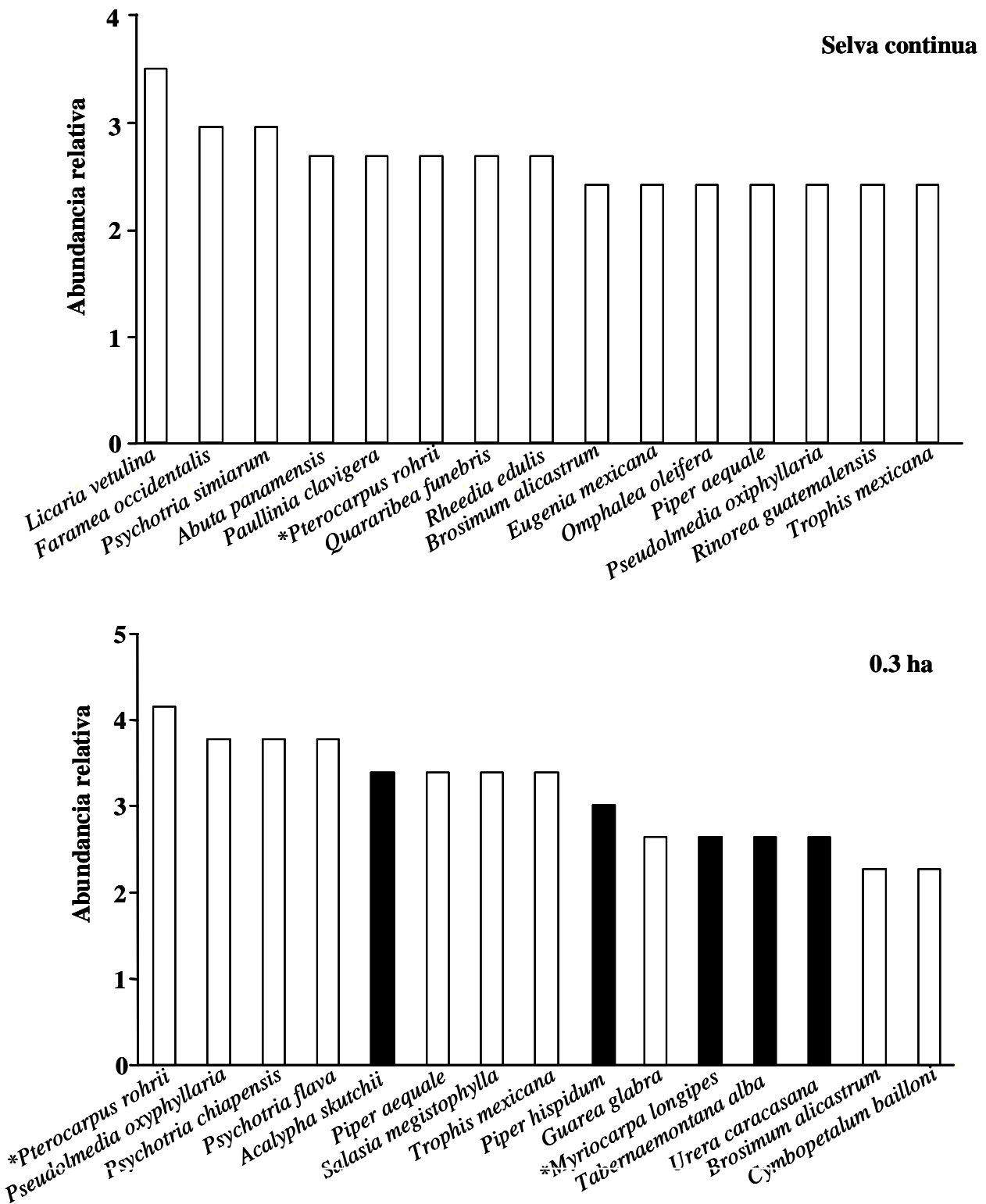
Significancia con ajuste de Bonferroni:  $P < 0.0083$

**Tabla 1.2.** Especies compartidas entre fragmentos (bajo la diagonal principal) e índice de similitud de Sorensen (arriba de la diagonal).

Fragmento	0.3 ha	3 ha	19.4 ha	Selva continua
0.3 ha		0.549	0.933	0.983
3 ha	34		0.934	0.984
19.4 ha	49	38		0.982
Selva continua	47	38	56	

### 3) Especies leñosas más abundantes

Al analizar por sitio la abundancia relativa de las especies leñosas, su historia de vida y modo de dispersión, encontré que entre las 15 especies más abundantes la mayoría son de tipo zoócoro (excepto por *Pterocarpus rohrii*: Fabaceae, *Myriocarpa longipes*: Urticaceae, *Tetrapteryx grabifolia*: Malpighiaceae y *Odontonema cuspidatum*: Acanthaceae). En el caso del fragmento de 0.3 ha y el sitio de selva continua, la abundancia relativa de las especies es aproximadamente similar (Fig. 1.3). Sin embargo, la selva continua no presenta entre las especies más importantes aquellas que son demandantes de luz, mientras que el fragmento de 0.3 ha reúne a cinco especies con esta historia de vida (*Acalypha skutchii*: Euphorbiaceae, *Piper hispidum*: Piperaceae, *M. longipes*, *Tabernaemontana alba*: Apocynaceae y *Urera caracasana*: Urticaceae). Por su parte, los fragmentos intermedios (3 ha y 19.4 ha) presentan dos y una especie demandantes de luz, éstas especies son *Siparuna andina*: Monimiaceae, *P. hispidum* y *O. cuspidatum*, respectivamente. Además, en ambos fragmentos se observa dominancia de ciertas especies debido a que su abundancia relativa es mayor, por ejemplo, *Trophis mexicana* (Moraceae), una especie tolerante a la sombra de tipo zoócoro es la más abundante en los fragmentos de 3 ha y 19.4 ha (Figura 1.3).



**Figura 1.3.** Las 15 especies arbóreas más abundantes por fragmento, de acuerdo con el número de individuos reclutados por especie. La mayor parte son especies zoócoras (excepto las que tienen asterisco). Las barras blancas indican especies tolerantes a la sombra y las barras negras denotan especies demandantes de luz.

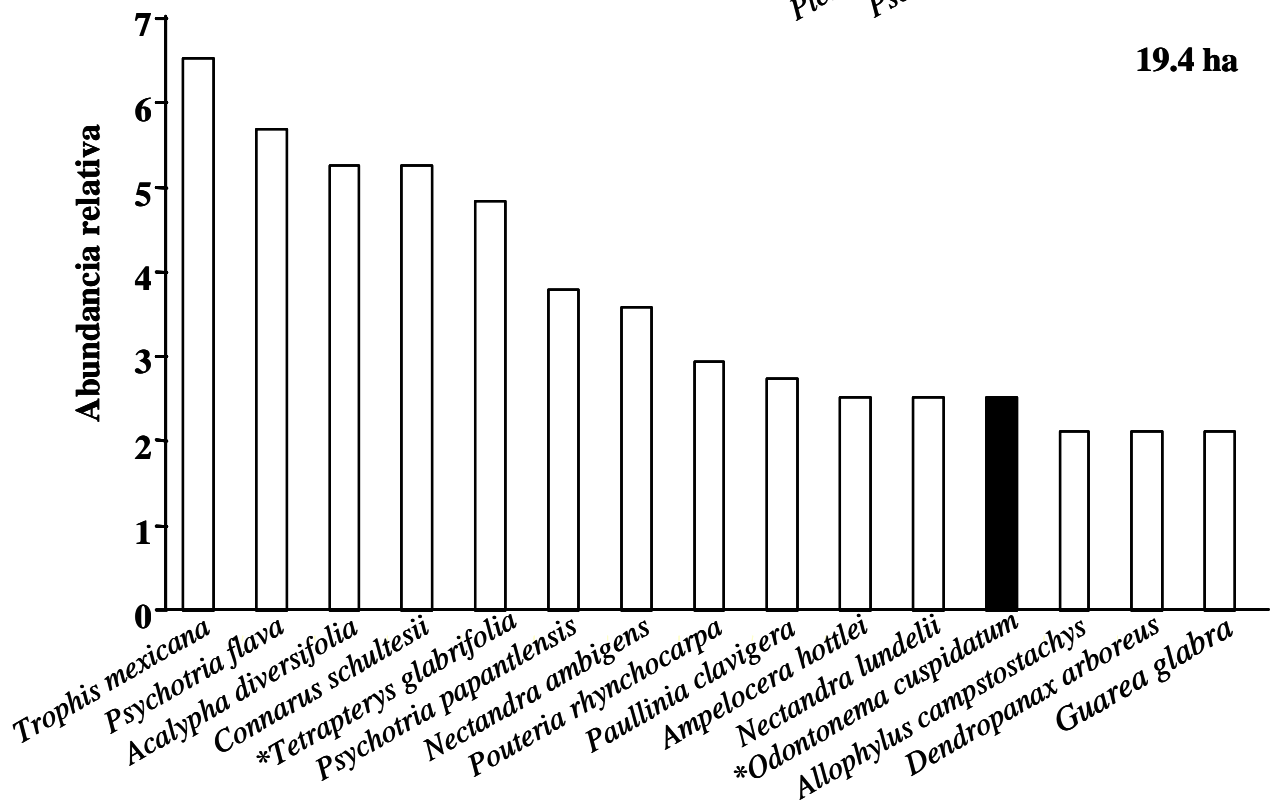
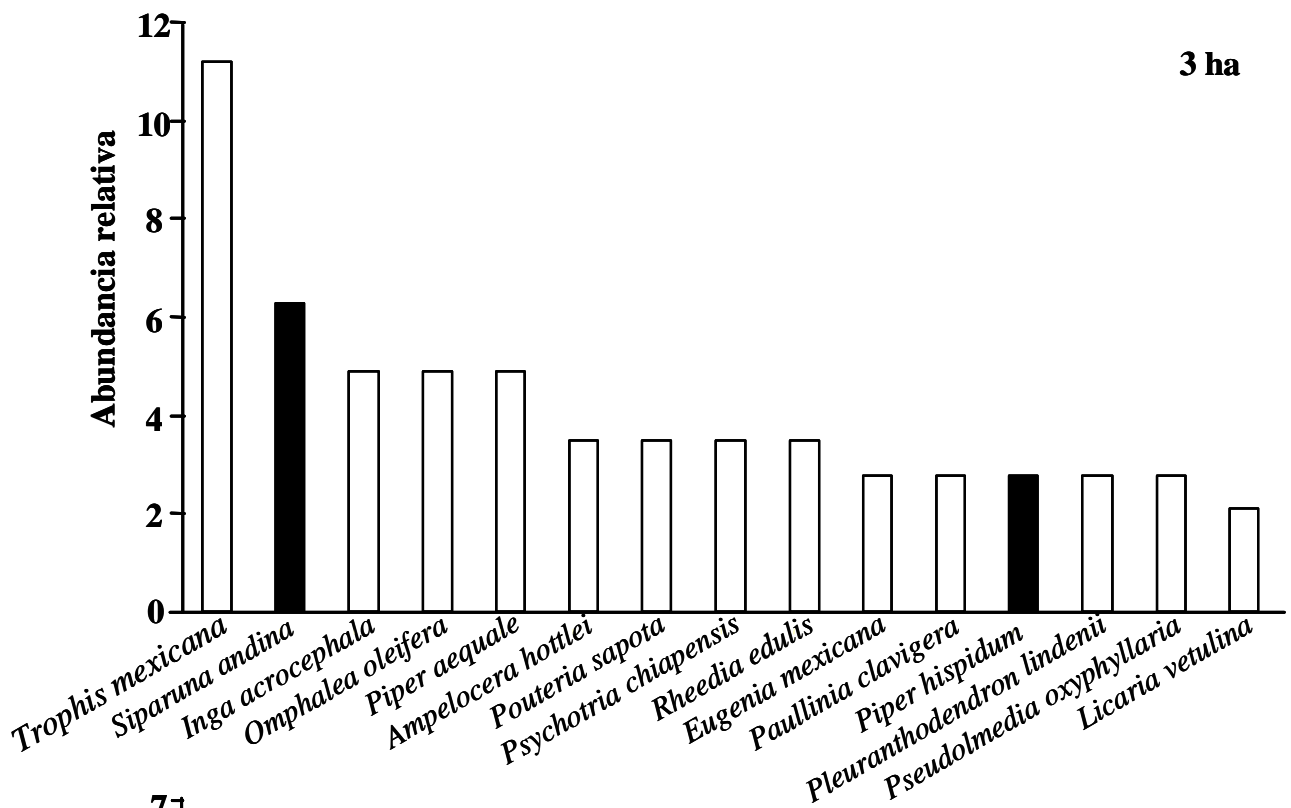


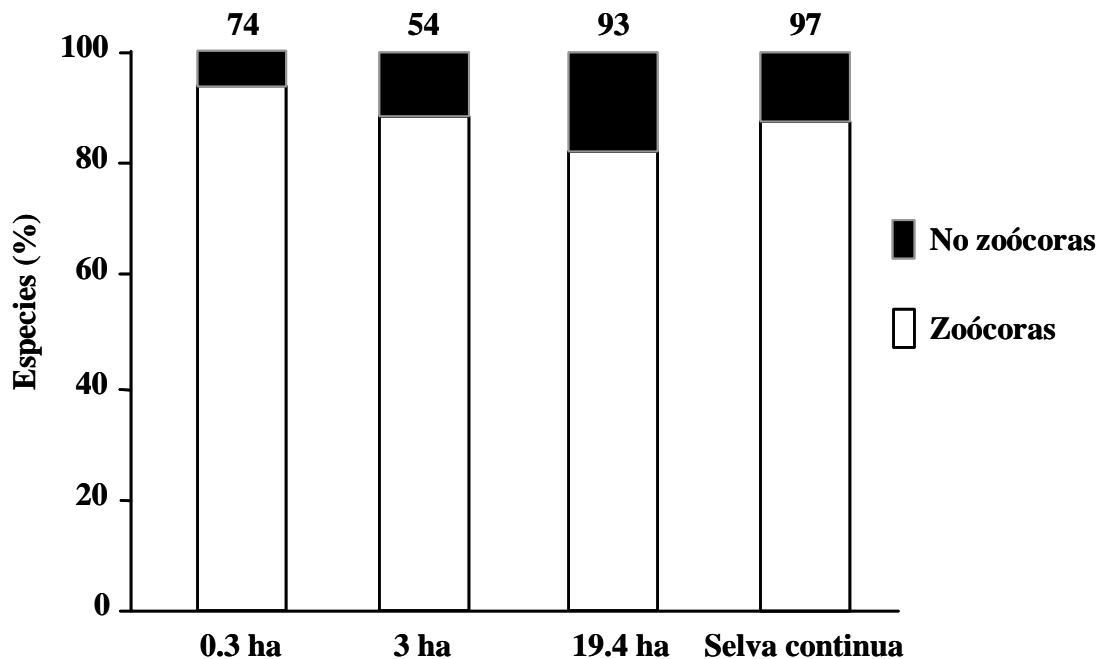
Figura 1.3. (Continuación)

## II. Cambios en especies zoócoras vs. no zoócoras

### 1) Número de especies zoócoras/no zoócoras

De las 152 especies reclutadas en los fragmentos estudiados 124 son zoócoras (81.5%).

Entre los fragmentos las especies zoócoras variaron entre el 82% y el 93%, el porcentaje máximo correspondió al fragmento más pequeño (0.3 ha), mientras que el porcentaje mínimo lo tiene el fragmento de 19.4 ha, en el cual encontré la mayor cantidad de especies no zoócoras (Figura 1.5). En este caso, el análisis con tablas de contingencia indica que el número de especies zoócoras con respecto a las no zoócoras es estadísticamente similar entre los fragmentos y la selva continua ( $\chi^2 = 5.25$ , g.l.= 3,  $P = 0.15$ ).



**Figura 1.5.** Porcentaje de especies zoócoras respecto de las no zoócoras en los fragmentos y la selva continua. Los valores arriba de las barras indican el número total de especies por fragmento.

## 2) Diversidad de especies zoócoras y no zoócoras

Los índices de diversidad de Shannon de especies zoócoras calculados para cada fragmento indican que la selva continua es la más diversa en especies dispersadas por animales (Tabla 1.3a). No obstante, las pruebas de aleatoriedad muestran que dicha diversidad es estadísticamente similar entre la selva continua y el fragmento más pequeño (0.3 ha), mientras que los fragmentos de 3 ha y 19.4 ha son muy parecidos entre sí en cuanto a la diversidad de este tipo de especies (Tabla 1.3b).

**Tabla 1.3.** a) Índice de diversidad, varianza y límites de confianza de las especies zoócoras por fragmento; b) valores de significancia de la prueba de aleatoriedad.

<b>Especies zoócoras</b>					<b>a)</b>
<b>Fragmento</b>	<b>I. de Shannon</b>	<b>Varianza H'</b>	<b>Intervalos de confianza (bootstrap)</b>		
			<b>Inferior 95%</b>	<b>Superior 95%</b>	
<b>0.3 ha</b>	3.929	0.00245	3.679	3.882	
<b>3 ha</b>	3.49	0.006324	3.129	3.448	
<b>19.4 ha</b>	3.793	0.002374	3.599	3.789	
<b>Selva continua</b>	4.085	0.001812	3.875	4.034	

<b>Fragmento</b>					<b>b)</b>
	<b>0.3 ha</b>	<b>3 ha</b>	<b>19 ha</b>	<b>640 ha</b>	
<b>0.3 ha</b>	—				
<b>3 ha</b>	0.0016	—			
<b>19.4 ha</b>	0.0015	NS	—		
<b>Selva continua</b>	N.S	<0.000001	<0.000001	—	

Valor de significancia:  $P < 0.05$

Significancia con ajuste de Bonferroni:  $P < 0.0083$



En el caso de las especies no zoócoras, los índices de diversidad indican que la selva continua también es la más diversa en este tipo de especies, mientras que el fragmento menos diverso en especies no dispersadas por animales es el fragmento de 0.3 ha (Tabla 1.4a). En este caso la prueba de aleatoriedad indica que la diversidad de especies no zoócoras de la selva continua no varía significativamente con la de los fragmentos de 19.4 ha y 3 ha (Tabla 1.4b). El único fragmento que es estadísticamente distinto en especies no zoócoras es el de 0.3 ha (Tabla 1.4b).

**Tabla 1.4.** ) Índice de diversidad, varianza y límites de confianza de las especies no zoócoras por fragmento; b) valores de significancia de la prueba de aleatoriedad.

<b>Especies no zoócoras</b>					<b>a)</b>
<b>Fragmento</b>	<b>I. de Shannon</b>	<b>Varianza H'</b>	<b>Intervalos de confianza (bootstrap)</b>		
			<b>Inferior 95%</b>	<b>Superior 95%</b>	
<b>0.3 ha</b>	1.21	0.03072	0.689	1.401	
<b>3 ha</b>	1.733	0.05408	0.9003	1.733	
<b>19.4 ha</b>	2.121	0.02246	1.684	2.272	
<b>Selva continua</b>	2.165	0.01375	1.806	2.238	

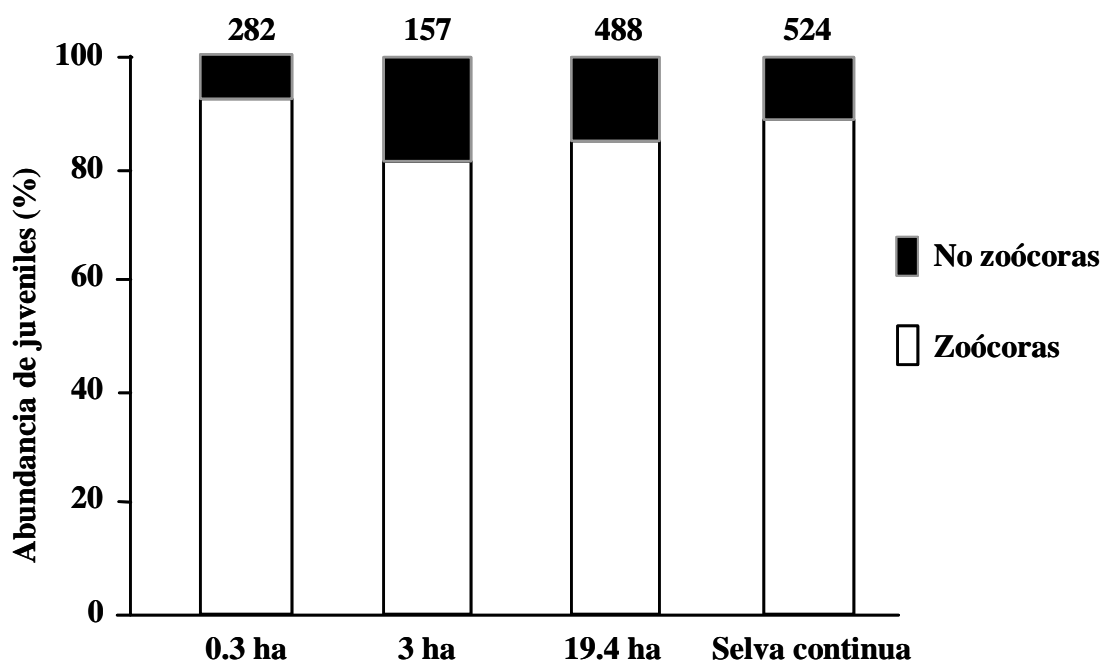
					<b>b)</b>
<b>Fragmento</b>	<b>0.3 ha</b>	<b>3 ha</b>	<b>19 ha</b>	<b>640 ha</b>	
<b>0.3 ha</b>	—	—	—	—	
<b>3 ha</b>	0.0136	—	—	—	
<b>19.4 ha</b>	0.0035	NS	—	—	
<b>Selva continua</b>	0.0015	NS	NS	—	

Valor de significancia:  $P < 0.05$

Significancia con ajuste de Bonferroni:  $P < 0.0083$

### 3) Abundancia e historia de vida

Los análisis de tablas de contingencia de la abundancia de juveniles por síndrome de dispersión (zoócoros y no zoócoros) y el tamaño del fragmento indican diferencias significativas entre los fragmentos ( $\chi^2 = 18.77$ , g.l. = 3,  $P = 0.0003$ ) (Figura 1.6). Si se incluye la historia de vida, la diferencia persiste ( $\chi^2 = 71.81$ , g.l. = 9,  $P < 0.0001$ ). Los principales contrastes se producen entre el fragmento más pequeño (0.3 ha) y la selva continua. De acuerdo con el análisis de tablas de contingencia, en el fragmento más pequeño (0.3 ha) existe mayor abundancia de los juveniles zoócoros demandantes de luz de lo esperado, los cuales presentan el valor de  $\chi^2$  más alto ( $\chi^2 = 36.65$ , Tabla 1.5). Asimismo, hay una deficiencia de juveniles no zoócoros tanto tolerantes como demandantes de luz (Tabla 1.5). Por el contrario, en la selva continua los juveniles zoócoros tolerantes son más abundantes de lo esperado, mientras que la abundancia de los juveniles zoócoros y no zoócoros demandantes de luz están por debajo de lo esperado (Tabla 1.5). Por otra parte, el fragmento de 19.4 ha es el que presenta un exceso de juveniles no zoócoros, sobre todo de los demandantes de luz. Finalmente el fragmento de 3 ha, en las dos historias de vida tiene más juveniles zoócoros y menos no zoócoros de lo esperado (Tabla 1.5).



**Figura 1.6.** Proporción de individuos por síndrome de dispersión entre fragmentos. Los valores arriba de las barras indican el número total de individuos de todas las especies por fragmento.

**Tabla 1.5.** Tabla de contingencia que presenta la frecuencia observada (en *itálicas*), la frecuencia esperada (en *paréntesis*) y la contribución de cada celda al valor de  $\chi^2$  de la abundancia de especies (*subrayados*). Los datos se presentan por fragmento y con base en su síndrome de dispersión e historia de vida.

	Zoócoros tolerantes	Zoócoros demandantes de luz	No zoócoros tolerantes	No zoócoros demandantes de luz	
<b>0.3 ha</b>	<i>183</i> (214) <u>4.48</u>	<i>77</i> (39) <u>36.65</u>	<i>7</i> (9) <u>0.32</u>	<i>15</i> (20) <u>1</u>	$\Sigma$ 282
<b>3 ha</b>	<i>123</i> (119) <u>0.13</u>	<i>26</i> (22) <u>0.81</u>	<i>3</i> (5) <u>0.09</u>	<i>5</i> (11) <u>3.49</u>	157
<b>19.4 ha</b>	<i>370</i> (379) <u>0.23</u>	<i>56</i> (69) <u>2.58</u>	<i>19</i> (15) <u>0.85</u>	<i>55</i> (36) <u>10.18</u>	500
<b>Selva continua</b>	<i>434</i> (397) <u>3.34</u>	<i>44</i> (73) <u>11.33</u>	<i>16</i> (16) <u>0.0009</u>	<i>30</i> (38) <u>1.54</u>	524
$\Sigma$	1110	203	45	105	1463

## DISCUSION

La diversidad de plantas leñosas y palmas reclutadas resultó ser mayor en la selva continua. Sin embargo en los fragmentos más pequeños dicha diversidad no es despreciable e indica que la regeneración aún es rica en especies en estos fragmentos. Esto a pesar de que la abundancia de juveniles se reduce a la mitad o menos con respecto al sitio de selva continua. Una primera explicación a este resultado es que simplemente por efecto de área, en los fragmentos pequeños existen menos individuos adultos, lo que disminuye en general el número de juveniles. Asimismo, en una área más pequeña existen menos sitios adecuados para germinar y el cambio en las condiciones microclimáticas puede afectar el reclutamiento. Además, los fragmentos pequeños son más propensos a la perturbación humana (Benitez-Malvido 1998, Bruna 2002). Una explicación alternativa tiene que ver con la evidencia de estudios en bosques templados y otros sitios tropicales que sugiere un aumento de roedores en fragmentos pequeños, lo cual puede aumentar la depredación de semillas (Santos y Tellería 1997, Malcolm 1997, Donoso *et al.* 2003, Laurance 1994, Jules y Rathcke 1999, DeMattia *et al.* 2004). Si los dispersores potenciales son escasos o inexistentes, es probable que la depredación de semillas sea más importante. En tal caso habrá menos semillas disponibles para germinar que puede llevar a reclutar menos progenie (v. Benitez Malvido 1998, Cordeiro y Howe 2001).

Por otro lado, de la riqueza específica analizada más del 80% de las especies reclutadas son dispersadas por animales, esto es consistente con lo reportado para otras selvas tropicales húmedas (Howe y Smallwood 1982, Jordano 2001). Este número de especies zoócoras no es contrastante entre fragmentos y la selva continua, inclusive en los fragmentos pequeños existe un porcentaje mayor de este tipo de especies, el cual llega a ser del 90% o más. El alto número de especies zoócoras en Los Tuxtlas hace difícil pensar que

aún con la pérdida de los dispersores de talla mayor, se produzcan cambios notables en la proporción de los síndromes de dispersión (*i.e.* especies zoócoras/ no zoócoras) en los fragmentos. La explicación al resultado anterior puede encontrarse en la actividad de los vertebrados aún existentes. En este caso cierta evidencia sugiere que algunos vertebrados como aves y murciélagos pueden funcionar como dispersores entre fragmentos (Estrada *et al.* 1993, Martínez-Garza y González-Montagut 1999, Graham *et al.* 2002). En Los Tuxtlas y otros sitios tropicales de México, así como en otras partes del mundo, se ha encontrado que las aves se mueven en un mosaico de hábitats depositando semillas de diferente origen (Estrada *et al.* 1993, Ortíz-Pulido *et al.* 2000). Por ejemplo, se ha documentado que algunas de las especies de aves omnívoras de Los Tuxtlas, que incluyen en su dieta una gran número de frutos y semillas como el picho o tordo (*Quiscalus m. mexicanus*), el pepe (*Psilorhinus m. morio*) y la sanjuanera (*Psaracolius montezuma*) han aumentado su densidad y han extendido su rango de distribución (Schaldach 1997). Esto se ha atribuido a que dichas especies prefieren hábitats perturbados como sitios semiabiertos y la orilla del bosque, así como a la escasez de sus depredadores (Schaldach 1997). Lo anterior también ha sucedido en el caso del tucán pico de canoa (*Ramphastos sulfuratus*), una de la principales aves dispersoras de semillas en la zona, la cual ha ampliado su ámbito de vuelo para buscar alimento en zonas perturbadas (Díaz-Islas 1997). Otro ejemplo es la cotorra (*Amazona autumnalis*) que se mueve entre la selva y árboles aislados en los potreros (de la Vega 2005). Asimismo, para algunas especies de árboles se ha encontrado que la diversidad y tasa de visita de aves no es significativamente diferente entre individuos encontrados en la selva continua y fragmentos de selva (Graham *et al.* 2002).

Por otra parte, aunque los mamíferos de talla mediana y grande han desaparecido de la zona incluyendo el tapir (*Tapirus bairdii*), el venado real (*Odocoileus virginianus*

*thomasi*), el mazama (*Mazama americana temama*) y el mono araña (*Ateles geoffroyi*), mientras otros han disminuido sus poblaciones, como el mono aullador, aún quedan animales de talla mediana y pequeña que a pesar de que son considerados depredadores, también podrían estar funcionando como dispersores debido a su comportamiento de alimentación. Tal es el caso del tepezcuintle (*Agouti paca nelsoni*) o del ratón de campo (*Heteromys desmarestianus lepturus*) (v. Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1997). En este caso, quizá en los fragmentos las densidades de estos animales (si es que habitan en ellos) no sean suficientes para acabar con la cosecha de semillas y muchas escapan de ser depredadas. O bien, si esta fauna es capaz de cruzar a través de hábitats agrícolas y llegar a otros fragmentos (v. Estrada *et al.* 1993), pueden dejar algunas semillas sin consumir y por tanto dispersarlas en estos sitios. Esto podría sumarse a la actividad de otros mamíferos pequeños que prefieren hábitats alterados y que también consumen frutos y semillas, como las ratas de campo *Oryzomys couesi couesi* y *Sigmodon hispidus hispidus*.

En el caso de que la actividad de dispersión por aves, murciélagos y roedores esté operando entre fragmentos, es factible que esto se vea reflejado en la composición de la comunidad a largo plazo. Es muy probable que las especies beneficiadas por dicha dispersión sean aquellas con semillas de tamaño pequeño y de fácil manipulación por los vectores ya mencionados. En este caso es significativo el hecho de que en los fragmentos estudiados algunas de las especies zoócoras más abundantes, son demandantes de luz. Las especies demandantes de luz o pioneras por lo general presentan semillas pequeñas y son comunes a los claros dentro de la selva, los bordes o la vegetación secundaria (Hulme 1998, Dalling 2002). Asimismo, una especie que puede vivir en la selva madura y con semillas pequeñas consumidas principalmente por aves, tal como *Trophis mexicana* (Martínez-Ramos 1985), resultó ser una de las más abundantes en los fragmentos de 3 ha y 19.4 ha.

No obstante, debe considerarse que si las especies con semillas grandes no son consumidas por los animales aún presentes, también podrían mantenerse en los fragmentos y resultar más exitosas en los microhábitats de sombra (Martínez-Ramos 1994, Dalling 2002, Mendoza 2005). En este sentido, estudios de árboles aislados en potreros de Los Tuxtlas indican dispersión de semillas grandes de la selva a estos lugares y que estas son más exitosas conforme crece la vegetación alrededor de la copa del árbol aislado (Guevara *et al.* 2004). A pesar de lo anterior y de que una gran diversidad de especies continúen siendo dispersadas entre fragmentos, el efecto en el reclutamiento subsiguiente puede ser diferente en cada uno (Ortíz-Pulido *et al.* 2000). Este dependerá básicamente de las condiciones particulares de cada fragmento, tales como la calidad y cantidad de sitios adecuados para germinar, las condiciones microclimáticas, las interacciones con la fauna (*e.g.* patógenos, herbívoros) que habita o transita en dichos fragmentos, así como de la susceptibilidad de cada fragmento a la perturbación.

El tamaño del fruto y la forma, son buenos indicadores del tipo de agente dispersor (Jordano 1995, Pizo 2002). Con ambas características se pueden hacer inferencias acerca de la interacción planta-dispersor y sus posibles consecuencias en la composición de una determinada comunidad (Janson 1983, Lord *et al.* 2002, Link y Stevenson 2004). La idea más aceptada en la evolución de los sistemas planta-dispersor es que las características generales del gremio dominante de frugívoros influyen sobre las características de los frutos (Link y Stevenson 2004). La mayor parte de la evidencia disponible apunta en este sentido, varios estudios ecológicos han encontrado patrones o síndromes a nivel comunidad entre el tipo de frutos y la comunidad de frugívoros que los consumen (Janson 1983, Lord *et al.* 2002, Pizo 2002, Bollen *et al.* 2004, Link y Stevenson 2004). Dichos patrones están mediados principalmente por el tamaño y forma de los frutos y semillas que el gremio de

frugívoros pueden ingerir y digerir (Lord *et al.* 2002). Con la información anterior y aún con las reservas de que el presente estudio no es de largo plazo, es posible suponer que la comunidad en los fragmentos pequeños, si es que persiste, será más simplificada con tendencia al dominio por unas cuantas especies de plantas. No obstante, se hace necesario investigar a los dispersores remanentes y su efecto en el reclutamiento de las plantas aún presentes. Con este estudio se puede concluir que aunque la comunidad de plantas de los fragmentos estudiados aún es rica en especies zoócoras, las especies demandantes de luz comienzan a cobrar mayor importancia. Asimismo, los posibles cambios en la comunidad de plantas solo se verán a largo plazo.



## REFERENCIAS

- Alvarez-Buylla, E.R., R. García-Barrios, C. Lara Moreno y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Asquith, N.M., S.J. Wright y M.J. Clauss. 1997. Does mammal community composition control recruitment in Neotropical forests?. Evidence from Panama. *Ecology* 78: 941-946.
- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Benitez-Malvido, J. y Martínez-Ramos, M. 2003. Impact of fragmentation on understory plant richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bierregaard Jr. R.O., T.E. Lovejoy, V. Kapos, A.A. dos Santos y R.W. Hutchings. 1992. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *BioScience* 42: 859-866.
- Bollen, A., L. Van Elsacker y J.U. Ganzhorn. 2004. Tree dispersal strategies in the littoral forest of Sainte Luce (SE-Madagascar). *Oecologia* 139: 604-616.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Brokaw, N. 1998. Fragments past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 382-383.
- Bruna, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243.
- Chapman, C.A. y D.A. Onderdonk. 1998. Forests without primates: primate/plant codependency. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- Chen, J. 1993. An empirical model for predicting diurnal air-temperature gradients from edge into old-growth Douglas-fir forest. *Ecological Modelling* 67: 179-198.
- Clark, C.J., J.R. Poulsen, E.F. Connor y V.T. Parker. 2004. Fruiting trees as dispersal foci in a semi-deciduous tropical forest. *Oecologia* 139: 66-75.
- Cordeiro N.J. y H.F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- Dalling, J.W. 2002. Ecología de semillas. En: Guariguata, M.R., G.H. Kattan (compiladores). *Ecología y conservación de bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Costa Rica. Pp. 345-375.
- DeMattia, E.A., L.M. Curran y B.J. Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85: 2161-2170.
- de la Vega-Rivera, A. 2005 El papel de árboles de cítricos sobre la dispersión de semillas en potreros tropicales: implicaciones para la restauración ecológica de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Diamond, J.M. 1980. Patchy distributions of tropical birds. En Soulé, M.E. y B.A. Wilcox (editores). *Conservation Biology: An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. Pp. 57-74.

- Díaz-Islas, E. 1997. *Ramphastos sulfuratus* (tucán pico de canoa). En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM, CONABIO, México. Pp. 566-567
- Dirzo, R. 2000. Plant-mammal interactions: lessons for our understanding of nature, and implications for biodiversity conservation. En: Malcom, C., N.J. Huntly y S. Levin (editores). Ecology: achievement and challenge. Blackwell Science. Pp. 319-335.
- Dirzo, R y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (editores.). Frugivores and seed dispersal. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 237-249.
- Dirzo, R. y M.C. García. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in Southeast Mexico. Conservation Biology 6: 84-90.
- Dirzo, R. y E. Mendoza. 2001. Extinciones de procesos ecológicos: las interacciones entre plantas y mamíferos tropicales. En: Primack, R., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (editores). Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 153-159.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity-a sequel to John Terborgh. Conservation Biology 4: 444-447.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1991b. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: A case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price, P.W., T.M. Lewinsohn, G.W. Fernandes y W.W. Benson (editores). Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions. John Wiley & Sons. Pp. 273-287.
- Dirzo, R. y R.W. Sussman. 2001. Human impact and species extinction. En: Chazdon, R.L., T.C. Whitmore (editores). Foundations of Tropical Biology. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 703-711.
- Donoso, D.S., A.A. Grez y J.A. Simonetti. 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. Biological Conservation 115: 63-70.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y D. Meritt. 1994. Non flying mammals and landscape changes in the tropical rain forest region of Los Tuxtlas, Mexico. Ecography 217: 229-241.
- Estrada A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas. Vegetatio 107/108: 245-257.
- Ferreira, L.V. y W.F. Laurance 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. Conservation Biology 11: 797-801.
- Fonseca, F. y V.K. Brown. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. Journal of Tropical Ecology 10: 197-206.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. Annals of the Missouri Botanical Garden 75: 1-34.
- González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM, CONABIO, México. Pp. 87-161.
- Graham, C., J.E. Martínez-Leyva y L. Cruz-Paredes. 2002. Use of Fruiting Trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Biotropica 34: 589-597.
- Guevara, S. J. Laborde, D. y G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. Biotropica 36: 99-108.

- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray D.L. (Ed.). *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney. Pp. 123-190.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/1: 32-46.
- Hyatt, L.A., M.S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J.P. Kurdziel y J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602.
- Ibarra-Manríquez, G. 1988. The palms of a tropical rain forest in Veracruz, México. *Principes* 32: 147-155.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos y R. Dirzo. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México. Pp. 61-85.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43: 75-115.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1996a. Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, México: lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 41-61.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1996b. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz, (Violaceae a Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 427-447.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca-Colín. 1997. Fanerógamas. En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México. Pp. 162-174.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a Neotropical Forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D. 1986. The future of tropical biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 305-324.
- Jordano, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *American Naturalist* 145: 163-191.
- Jordano, P. 2001 Fruits and frugivory. En Fenner, N. (editor). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. Segunda edición. CAB International Wallingford, Inglaterra. Pp. 125-165.
- Jules y Rathcke. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old growth forest fragments. *Conservation Biology* 13: 784-793.
- Klein, D.R. 1989. The effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle (Scarabinae) communities in Central Amazonia. *Ecology* 70: 1715-1725.
- Laurance, W.F. 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- Laurance, W.F. 1994. Rainforest fragmentation and the structure of small mammal communities in tropical Queensland. *Biological Conservation* 69: 23-32.

- Laurance, W.F. 1997a. Physical processes and edge effects. Introduction. En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 29.
- Laurance, W.F. 1997b. Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rain forest reserves in tropical Australia. En: Laurance, W.F. y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 71-83.
- Laurance, W.F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- Laurance, W.F., P. Delamónica, S.G. Laurance, H.L. Vasconcelos y T.E. Lovejoy. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 386.
- Laurance, W.F., D. Pérez-Salicrup, P. Delamónica, P.M. Fearnside, S. D'angelo, A. Jerozolinski, L. Pohl y T. E. Lovejoy. 2001. Rainforest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82: 105-116.
- Leigh Jr. F.G., S.J. Wright, E.A. Herre y F.E. Putz. 1993. The decline of tree diversity on newly isolated tropical islands : a test of a null hypothesis and some implications. *Evolutionary Ecology* 7: 76-102.
- Levey, D.J., T.C. Moermand y J.S. Denslow. 1994. Frugivory: An overview. En: McDade, L.A., K.S. Bawa, H.A. Hespheide y G.S. Hartshorn (editores). *La Selva: Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. Pp. 282-294.
- Link, A. y P.R. Stevenson. 2004. Fruit dispersal syndromes in animal disseminated plants at Tinigua National Park, Colombia. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 319-334.
- Lord, J.M., A.S. Markey y J. Marshall. 2002. Have frugivores influenced the evolution of fruit traits in New Zealand. En: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (editores). *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution, and conservation*. CAB International. Pp. 55-68.
- Lovejoy, T.E., R.O. Bierregaard Jr., A.B. Rylands, J.R. Malcom, C.E. Quintel, L.H. Harper, K.S. Brown Jr, A.H. Powell, G.V.N. Powell, H.O.R. Schubart y M.B. Hays. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. En Soulé, M.B. (editor). *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. Pp. 257-285.
- Malcolm, J.R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. En: W.F. Laurance y R.O. Bierregaard (editores). *Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 207-221.
- Martínez-Gallardo, R. y V. Sánchez-Cordero. 1997. Historia natural de algunas especies de mamíferos terrestres. En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México. Pp. 591-609.
- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (editores). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies leñosas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. y A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 108: 299-318.

McArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution* 17: 373-387.

McArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.

Mendoza, R.E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM, México.

Mendoza, E., J. Fay y R. Dirzo. 2005. Un análisis cuantitativo de la fragmentación de la selva de Los Tuxtlas en el sudeste de México: patrones e implicaciones para la conservación. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451-467.

Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.

Ortíz-Pulido, R., J. Laborde y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32: 473-488.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. *Arboles Tropicales de México*. Universidad Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México.

Peres C.A. y M.G.M. van Rossmalen. 2002. Patterns of primate frugivory in Amazonia and the Guianan Shield: Implications to the demography of large-seeded plants in overhunted forest. En: Levey, D. M. Galetti y W. Silva (editores). *Frugivory and seed dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues*. CABI Publishing, Oxford, England. Pp. 407-421.

Perrings, C., M. Williamson y S. Dalmazzone. 2000. Introduction. En: *The economics of biological invasions*. Perrings, C., M. Williamson y S. Dalmazzone (editores). Edward Elgar Publishing, Inc. Massachusetts, USA. Pp. 1-13.

Pizo, M.A. 2002. The seed-dispersers and fruit syndromes of Myrtaceae in the Brazilian Atlantic Forest. En: Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti (editores). *Seed dispersal and frugivory: Ecology, Evolution, and conservation*. CAB International. Pp. 129-143.

Santos, T. y Telleria, J.L. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.

Saunders, D.A., R.J. Hobbs y C.R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.

Schaldach, Jr. W.J. 1997. *Psarocolius montezuma*, *Psilorhinus m. morio*, *Quiscalus m. mexicanus*. En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, CONABIO, México. Pp. 564-566.

Solow, A.R. 1993. A simple test for change in community structure. *Journal of Animal Ecology* 62: 191-193.  
Tabarelli, M., W. Mantovani y C.A. Peres. 1999. Effects of habitat fragmentation plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.

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

Turner, I.M., H.T.W. Tan, Y.C. Wee Ali bin Ibrahim, P.T. Chew y R.T. Corlett. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8: 705-712.

Van der Pijl, L. 1972. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, USA.

Viana, V.M., A.A. Tabanez y J. Batista. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. En: W.F. Laurance y R.O. Bierregaard (editores). Tropical forest remnants: Ecology, management and conservation of fragmented communities. University of Chicago Press, Chicago. Pp. 351–365.

Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Zuidema, P.A., J.A. Sayer y W. Dijkman. 1996. Forest fragmentation and biodiversity: the case for intermediate-sized conservation areas. *Environmental Conservation* 23: 290-297.

Nombre de archivo: CAPITULO UNO  
Directorio: C:\Documents and Settings\Administrador\Escritorio  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de  
programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: CAPITULO UNO  
Asunto:  
Autor: unam  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 15/09/2006 11:03  
Cambio número: 1  
Guardado el: 15/09/2006 11:07  
Guardado por: unam  
Tiempo de edición: 9 minutos  
Impreso el: 15/09/2006 11:12  
Última impresión completa  
Número de páginas: 33  
Número de palabras: 8.233 (aprox.)  
Número de caracteres: 44.793 (aprox.)

## **CAPITULO DOS**

### **EVALUACIÓN DEL EFECTO DE LA AUSENCIA DE DISPERSIÓN SOBRE LA DEPREDACIÓN, EL ESTABLECIMIENTO Y EL RECLUTAMIENTO NATURAL DE DOS ESPECIES DE ÁRBOLES DE LOS TUXTLAS**

#### **INTRODUCCIÓN**

El reclutamiento de las plantas que se reproducen sexualmente, es resultado de una serie de procesos que se suceden a partir de la producción de semillas (Wang y Smith 2002).

Después de la producción y maduración de las semillas, el proceso siguiente es su dispersión, en el que la progenie se mueve del ambiente inmediato del progenitor para arribar a un área más o menos distante donde puede reclutarse (Herrera 2000). En el caso de las plantas zoócoras, los animales las habilitan para mover sus semillas a otros sitios (Herrera 2000). Sin embargo, antes de germinar y reclutarse como plantas adultas existen otros procesos mediados por animales que afectan los patrones de sobrevivencia y distribución de semillas (Wang y Smith 2002). Entre estos procesos están la dispersión secundaria y la depredación de semillas post-dispersión, los cuales ocurren después de que las semillas han sido dispersadas directamente desde la planta y han caído al suelo (*i.e.* después de la dispersión primaria) (Dirzo y Domínguez 1986, Hulme 1997, Nathan y Muller-Landau 2000, Wang y Smith 2002, Nathan y Casagrandi 2004). La variedad de animales involucrados en los procesos post-dispersión es muy amplia: entre estos hay insectos (hormigas y escarabajos), moluscos, cangrejos, peces, reptiles así como aves y mamíferos fundamentalmente terrestres (*e.g.* roedores) (Hulme 1998, Hulme y Benkman



2000, Wang y Smith 2002, DeMattia *et al.* 2004). Estos animales pueden alterar el patrón de dispersión primaria de las semillas y por tanto, el patrón de reclutamiento de las plantas.

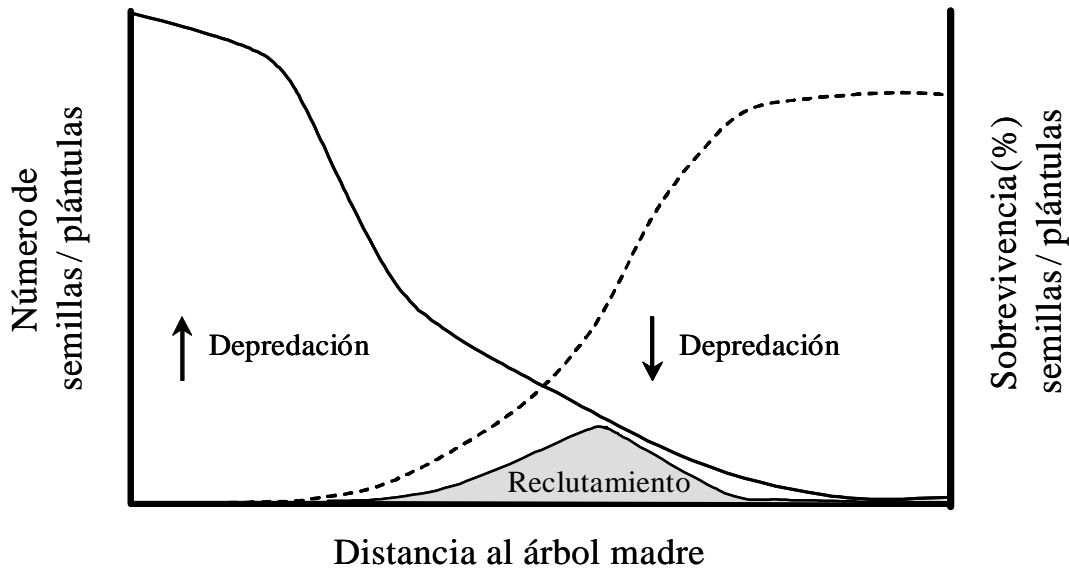
En la dispersión secundaria los animales colectan las semillas del suelo (e.g. roedores) y las mueven a otros sitios donde las acumulan para comerlas más tarde; algunas de éstas semillas no son consumidas y pueden germinar (Hulme y Benkman 2000). Un ejemplo de este tipo de dispersión es el que ocurre en *Carapa procera* (Meliaceae) de la Guyana Francesa. En esta especie el 75% al 100% de las semillas removidas se asocian con la acumulación de semillas en madrigueras, lo que resulta en una distribución acumulada de plántulas y probablemente también de los adultos (Forget 1996).

Por su parte, la depredación de semillas post-dispersión es una causa importante de mortalidad de semillas en varios tipos de ecosistemas (Dirzo y Domínguez 1986, Hulme 1998, Feer y Forget 2002, Nathan y Casagrandi 2004), por lo que es considerado un proceso clave en el reclutamiento de las plantas (Myster y Pickett 1993, Holl y Lulow 1997, Blate *et al.* 1998, Wenny 2000). En las selvas tropicales la depredación post-dispersión es el principal origen de mortalidad de semillas, y en algunas especies puede alcanzar más del 75% y hasta el 100% (Blate *et al.* 1998). Por ejemplo en *Ocotea endresiana* de Costa Rica, al menos el 50 % de las semillas dispersadas primariamente por aves, son removidas después por roedores sin evidencia de acumulación en madrigueras o dispersión secundaria, por lo que probablemente la mayoría de las semillas son consumidas (Wenny 2000). La dispersión secundaria y la depredación post-dispersión pueden afectar la distribución de las plantas dependiendo del comportamiento de alimentación de los animales consumidores.

En un gran número de plantas, la mayor mortalidad de semillas por depredación post-dispersión ocurre cuando están densamente agregadas, por ejemplo, debajo de la copa

de un árbol reproductivo (Harms *et. al* 2000, Wright 2002). No obstante, hay una cantidad importante de semillas que germina y logra reclutarse, éstas semillas son aquellas que han sido dispersadas escapando de la mortalidad dependiente de la densidad, las cuales tienen mayores probabilidades de escapar de la depredación y sobrevivir (Howe y Smallwood 1982, Venable y Brown 1993, Bate *et al.* 1998). Las semillas que son dispersadas pueden ser esparcidas en bajas densidades, en las que es menor la probabilidad de que sean encontradas por los depredadores, o bien pueden llegar a sitios donde los depredadores son escasos (Howe 1986, Willson 1992, Hulme 1997).

Uno de los modelos teóricos de reclutamiento más reconocido y basado en la depredación es el modelo de Janzen-Connell (1970, 1971, respectivamente), a partir de aquí referido como el modelo J-C. El modelo se aplica sobre todo a escala local (Dirzo y Domínguez 1986, Howe y Miriti 2000), de unos metros a cientos de metros (Fragoso *et al.* 2003) y enfatiza la ventaja de la dispersión para escapar de la mortalidad por parte de los enemigos naturales. De acuerdo con este modelo los enemigos naturales atacan en función de la densidad de semillas y plántulas, y de la distancia de éstas al árbol madre. La propuesta del modelo J-C es que debajo o cerca de un árbol madre los herbívoros (depredadores de semillas, de follaje, etc.) y los patógenos producen una alta mortalidad de semillas y plántulas. Esto porque se encuentran en grandes densidades y porque el árbol madre representa un foco de atención para los enemigos naturales (sobre todo especialistas). A medida que las semillas son dispersadas lejos del árbol madre disminuye su densidad y aumenta su probabilidad de sobrevivir (Figura 2.1). Por lo tanto, el efecto de los enemigos naturales da la oportunidad de que las semillas de otras especies colonicen el espacio vacío que está alrededor del árbol madre, y de ese modo, potencialmente, previenen la dominancia de una especie y favorecen la diversidad de los árboles.



**Figura 2.1.** Esquema del modelo J-C, indica como la densidad de la progenie y la distancia al árbol madre puede afectar su supervivencia y reclutamiento (Adaptado de Janzen 1970).

Las especies de plantas que requieren animales para dispersarse son particularmente susceptibles a mortalidad dependiente de la densidad y/o distancia a un co-específico, tal como lo plantea el modelo J-C (Harms *et al.* 2000, Cordeiro y Howe 2001). El reclutamiento de este tipo de plantas puede afectarse por cambios en la diversidad, abundancia, dieta o comportamiento de los animales dispersores, debido a que su reclutamiento no depende solamente de factores que tienen que ver con la planta (Bruna 2002), sino de su interacción con los dispersores. Es probable que en un sitio que ha perdido sus dispersores, las plantas que dispersan se vean afectadas.

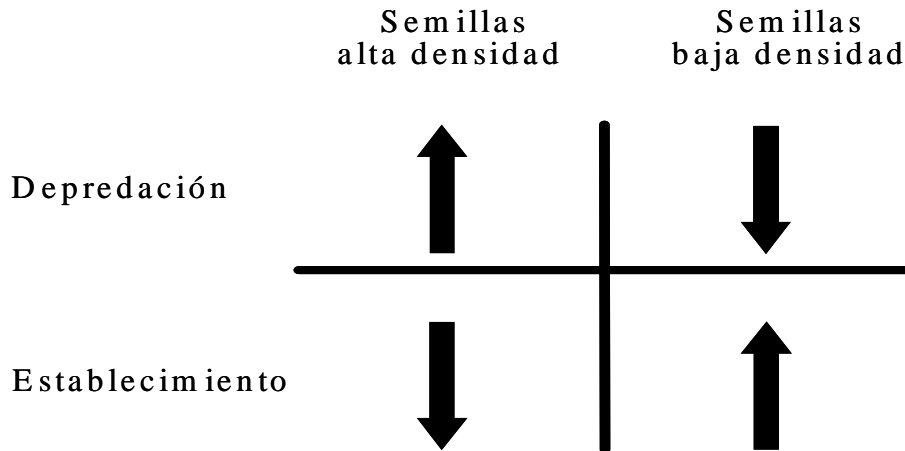
En hábitats fragmentados, la extinción local de plantas comúnmente se ha atribuido a la disminución en su reproducción y en su reclutamiento (Bruna 2002). La disminución del reclutamiento de las plantas se ha asociado frecuentemente con la alteración de procesos mediados por animales como la dispersión y la depredación de semillas, incluso más que con factores relacionados con la germinación y el crecimiento (Santos y Tellería

1997, Benitez-Malvido 1998, Restrepo y Vargas 1999, Cordeiro y Howe 2001, Cascante *et al.* 2002). Por ejemplo, algunos estudios han encontrado que la disminución del reclutamiento se debe a que hay menor dispersión (Cordeiro y Howe 2001, 2003) o por el contrario, por el incremento en la depredación de semillas (Santos y Tellería 1997, Jules y Rathcke 1999, Donoso *et al.* 2003).

Una manera de evaluar cómo los cambios en la dispersión o depredación de semillas reducen el reclutamiento de plantas de hábitats fragmentados, es realizar evaluaciones experimentales de tales procesos y compararlas con los patrones naturales de reclutamiento (Bruna 2002). Por lo que en este estudio hice una evaluación experimental del efecto de la falta y ocurrencia de dispersión en la depredación de semillas y el establecimiento subsiguiente, de dos especies de árboles típicamente dispersados por animales. El experimento lo diseñe con base en el modelo J-C, e hice una evaluación del patrón natural de reclutamiento de las dos especies en tres fragmentos pequeños y un sitio de selva continua. Para los propósitos de este estudio, el establecimiento se refiere exclusivamente a plántulas, es decir plantas cuya biomasa ha sido construida básicamente con recursos de la semilla (*f.* Kitajima 1996) y con una altura aproximada de 10 cm. Por su parte, el reclutamiento se refiere a juveniles de entre  $\geq 50$  y  $\leq 130$  cm de altura con menos de 1 cm DAP, los cuales consideré que son plantas que han superado la etapa establecimiento y tienen mayores probabilidades de llegar a ser adultos (*f.* Font Quer 1973).

La predicción para las dos especies estudiadas, es que si los dispersores están ausentes, es esperable que las semillas estén densamente agregadas en el suelo y cerca del árbol progenitor. Por lo tanto, teóricamente serán más susceptibles a los depredadores. Asimismo es previsible que haya mayor mortalidad de plántulas, tal como lo predice el

modelo J-C (Figura 2.2). Esto puede verse reflejado en la disminución del reclutamiento sobre todo en los fragmentos pequeños, que son más susceptibles a la alteración en la comunidad de animales dispersores y depredadores.



**Figura 2.2.** Representación esquemática de los resultados esperados en la depredación de semillas y el establecimiento de plántulas en dos tratamientos de densidad (*i.e.* ocurrencia y falta de dispersión).

## **OBJETIVOS**

### **I. Experimentos de depredación**

Los experimentos los realicé bajo el escenario de ausencia de dispersión (resultante de la pérdida de hábitat y de dispersores) y su impacto en el riesgo de las semillas a la depredación. En este caso comparé semillas en alta y baja densidad, que simularon la falta y la ocurrencia de dispersión, respectivamente. Así, los objetivos específicos fueron:

- Determinar el número de días que tardan los depredadores en encontrar semillas en alta densidad, con respecto a semillas en baja densidad. A esto lo denominé probabilidad de encuentro de las semillas.
- Comparar la tasa de sobrevivencia a la depredación de semillas en alta y baja densidad
- Determinar a partir de semillas marcadas cuántas escapan de la depredación en alta y baja densidad
- Evaluar el establecimiento de plántulas surgidas de semillas en alta y baja excluidas de la depredación

### **II. Reclutamiento natural**

El patrón natural reclutamiento lo comparé entre los fragmentos aglutinados vs. la selva continua. Los objetivos fueron:

- Determinar la probabilidad de encuentro de un juvenil en los fragmentos con respecto a la selva continua
- Evaluar si la frecuencia de juveniles por árbol disminuye en los fragmentos con respecto a la selva continua

## MÉTODOS

### Experimentos de depredación

Los experimentos de depredación los llevé a cabo solo en la selva continua (EBLT). La ausencia o escasez de dispersores de semillas que ocurre en Los Tuxtlas, hizo factible suponer que en la zona de estudio muchas semillas permanecen concentradas en el suelo, cerca del árbol progenitor (Dirzo y Miranda 1990). De acuerdo con Janzen y Connell (1970, 1971) las semillas no dispersadas están densamente agregadas y sufren altos niveles de depredación, mientras las semillas dispersadas lejos del progenitor están en baja densidad por lo que tienen mayores probabilidades de sobrevivir. De esto modo en un mismo lugar coloqué combinaciones de semillas en alta y baja densidad, para simular la falta y la ocurrencia de dispersión, respectivamente. Asimismo, este diseño me permitió reducir la posibilidad de tener cerca árboles co-específicos. Además, al realizar los experimentos sólo en la selva continua evité la variación que pudiera existir entre los fragmentos como: diferencias edáficas, cercanía al mar, exposición al viento, grado de perturbación, así como en las poblaciones de depredadores de semillas.

Las especies que utilicé en los experimentos son árboles típicamente dispersados por animales y cuyas semillas contrastan en tamaño y forma: *Poulsenia armata* que tiene semillas ovoides aplanadas de ca. 1 cm dispersadas por monos, murciélagos y prociónidos; *Pseudolmedia oxyphyllaria* con semillas elipsoides de ca. 1.5 cm y generalmente dispersadas por aves como tucanes y monos (v. Anexo para consultar la descripción y ver fotos de las especies). Ambas especies pertenecen a la familia Moraceae, lo que permite un cierto nivel de control filogenético. Asimismo, ambas especies están presentes en todos los fragmentos y son típicas de la selva madura de Los Tuxtlas.

Los experimentos los llevé a cabo de mayo a junio de 2004, durante el pico de fructificación de las dos especies, el cual está desfasado por un mes aproximadamente, aunque pueden coincidir. Las semillas que utilicé en los experimentos las obtuve de frutos que colecté bajo la copa de árboles maduros encontrados en la selva continua. Para evitar utilizar semillas vanas, las semillas recolectadas las sometí a pruebas de flotación. Estas pruebas consisten en sumergir un grupo de semillas en un recipiente con suficiente agua para que floten libremente. Las semillas que permanecen en el fondo se consideran sanas y las flotantes generalmente son semillas que no alcanzaron a llenarse o bien que están parasitadas o podridas y éstas fueron desechadas. Las semillas sanas las mantuve extendidas sobre una mesa hasta que las utilicé en los experimentos, esto con el fin de que perdieran el exceso de agua y evitar el desarrollo de hongos. El tiempo que las mantuve en estas condiciones fue de 3 días aproximadamente.

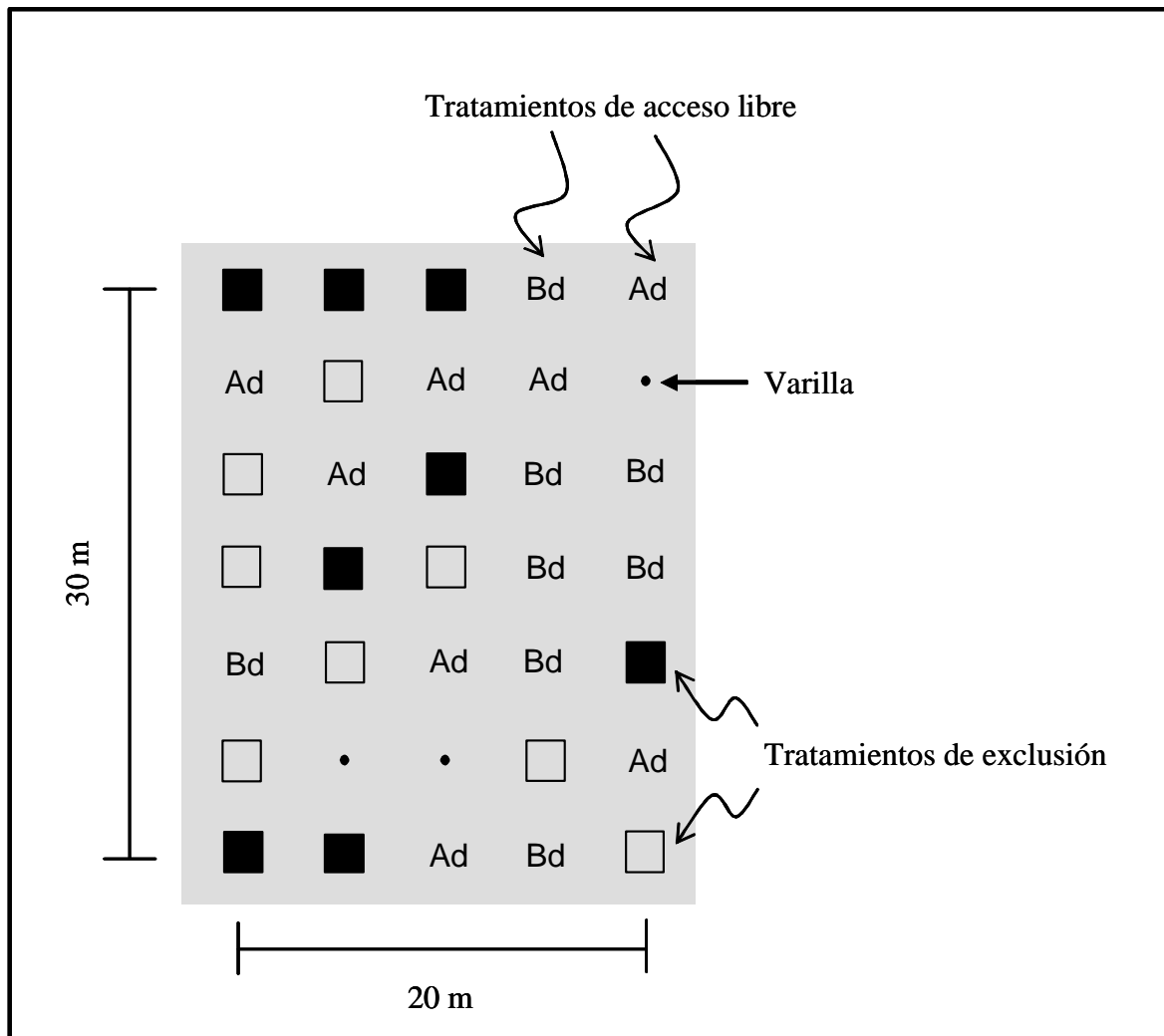
### **Diseño de los experimentos**

Los experimentos los realicé en parcelas experimentales de 600 m<sup>2</sup> (20 x 30 m). En total tuve ocho parcelas experimentales independientes, cuatro por cada especie de árbol, las cuales estuvieron separadas entre sí al menos 500 m. Por cada parcela coloqué semillas bajo los dos tratamientos de densidad: alta densidad (con 25 semillas) y baja densidad (con 2 semillas) con acceso libre a los depredadores y exclusiones para hacer el seguimiento del establecimiento. Las exclusiones fueron cajas cerradas de malla criba (1.5 cm de abertura) con una altura aproximada de 50 cm.

Para colocar en cada parcela los diferentes tratamientos subdividí la parcela en una cuadrícula, colocando varillas metálicas cada cinco metros. De este modo coloqué por cada parcela 35 varillas en cuyas áreas puse al azar los dos tratamientos de densidad tanto de



acceso libre como los de exclusión. En cada parcela coloque 16 tratamientos de alta densidad (*i.e.* semillas no dispersadas) y 16 tratamientos de baja densidad (*i.e.* semillas dispersadas). La mitad de los tratamientos de cada densidad eran exclusiones (*i.e.* 8 por tratamiento). (Figura 2.3). En total por cada especie utilicé 1728 semillas. En todos los casos las semillas las coloqué en jiffy pots (macetas de material biodegradable que permite enraizar). Estas macetas las enterré y llené con suelo, dejando que sobresaliera la parte superior para procurar que las semillas se mantuvieran en su lugar y no se perdieran con eventos de lluvia.



**Figura 2.3.** Diseño de una parcela utilizada para los experimentos de depredación y establecimiento. Los cuadrados vacíos y las iniciales Bd, denotan tratamientos de baja densidad; los cuadrados negros y las iniciales Ad, indican tratamientos de alta densidad.

**Seguimiento del destino de las semillas.** Debido a que es difícil determinar con exactitud si una semilla es depredada o dispersada, hice el seguimiento del destino de algunas de las semillas solo en la condición de acceso libre a la depredación. En este caso marqué una muestra de semillas en cada tratamiento de densidad. El marcaje de semillas consistió en pegarles un hilo de pescar de 60 cm de largo que tenía una cinta de color llamativo en el extremo opuesto. En el tratamiento de alta densidad le puse hilo a 5 semillas por cada repetición (40 semillas por parcela) y en el tratamiento de baja densidad le puse hilo a una semilla por cada repetición (8 semillas por parcela). Las semillas marcadas las intercalé con la(s) no marcada(s) y la cinta la cubrí con hojarasca.

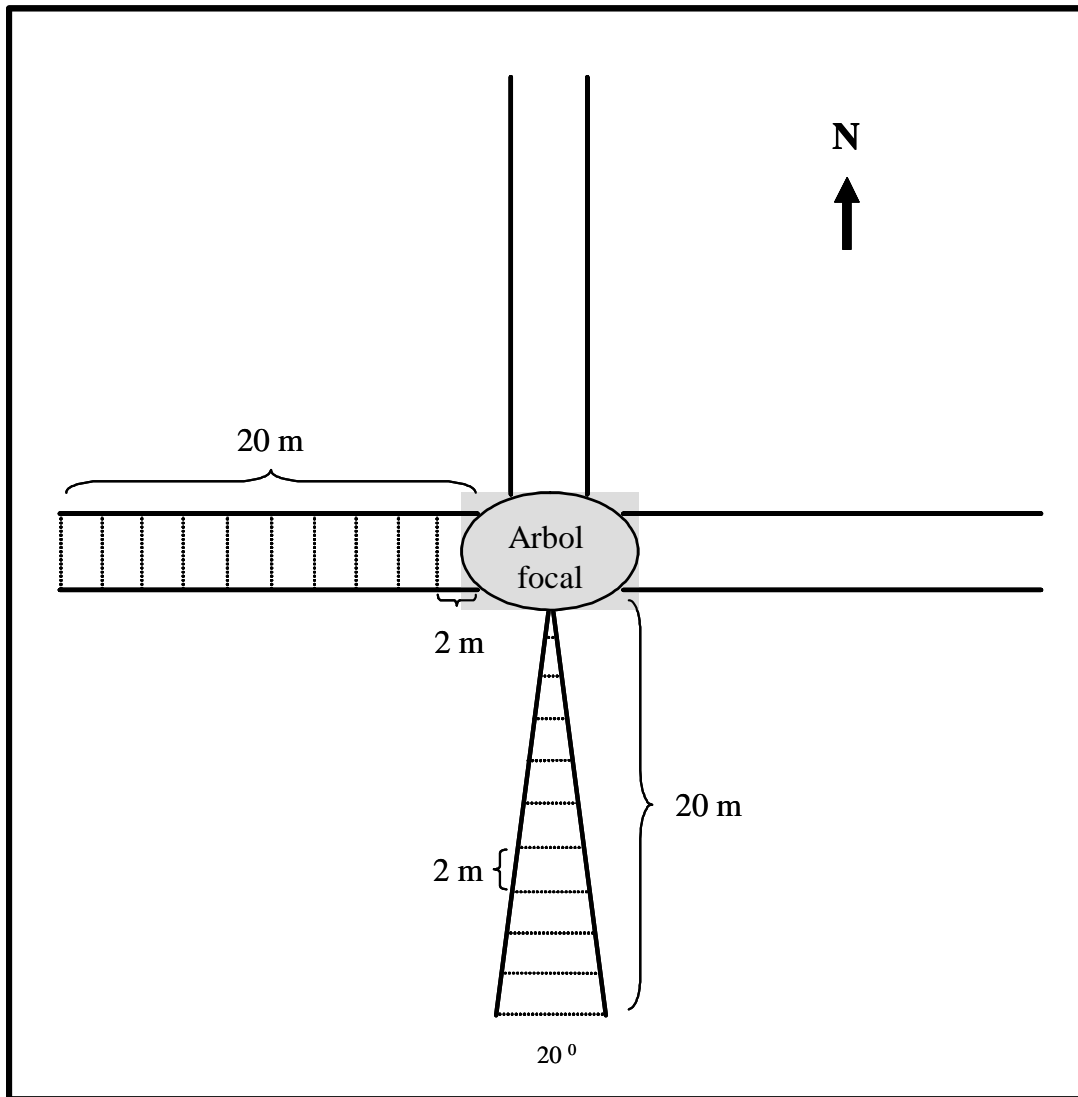
**Seguimiento de la depredación.** El seguimiento de la depredación de semillas fue de 77 días para *P. armata* y de 160 días para *P. oxyphyllaria*. Durante la primera semana el censo fue diario, después cada tercer día y posteriormente cada semana hasta que la última semilla fue removida, la detecté muerta o germinó. Esto me permitió determinar el tiempo que los depredadores tardaron en encontrar las semillas (probabilidad de encuentro), es decir el tiempo que transcurrió desde que las coloqué (día cero) y el día en el que las primeras semillas fueron detectadas y removidas, así como su sobrevivencia (tasa de remoción). Además, con las semillas marcadas con hilos puede contar las semillas que fueron dispersadas, su distancia y las semillas que germinaron escapando de la depredación.

**Seguimiento del establecimiento.** Las primeras plántulas surgidas de las semillas colocadas en las exclusiones surgieron 15 días después en el caso de *P. armata* y 41 días en el caso de *P. oxyphyllaria*. En términos prácticos las plántulas tenían una altura de ca. 10 cm. En ambas especies el seguimiento lo hice cada 7 días a partir de que surgieron las

primeras plántulas, luego cada 15 días y posteriormente cada mes hasta que ya no hubo semillas por germinar.

### **Reclutamiento natural**

El análisis del reclutamiento natural de *P. armata* y *P. oxyphyllaria*, lo basé en la premisa de que en los fragmentos pequeños existe menor reclutamiento comparado con la selva continua. Debido a que no encontré suficientes árboles en los fragmentos pequeños comparé los juveniles reclutados por especie sumando los datos de los árboles de los tres fragmentos pequeños (0.3, 3 y 19.4 ha) que comparé vs. los árboles de la selva continua. Los juveniles los conté en transectos de 20 m de largo por 2 m de ancho que tracé desde la base del tronco de árboles focales. Por cada árbol focal tracé cuatro transectos (uno por cada punto cardinal) y para considerar la distancia al árbol madre, el registro de juveniles lo hice cada dos metros. Previo a los censos uno de los puntos cardinales era seleccionado al azar para que un transecto se trazara de forma triangular. Este transecto tenía un ángulo de 20° y lo utilicé para compensar una posible mayor cantidad de juveniles cerca del árbol focal, la cual disminuye con la distancia (según la metodología empleada por Cordeiro y Howe 2003) (Figura 2.4). El área muestreada por árbol focal fue de 170 m<sup>2</sup> (suma de los cuatro transectos). En total por cada especie localicé 9 árboles focales distribuidos en los tres fragmentos pequeños y 9 en la selva continua.



**Figura 2.4.** Diseño para el muestreo de juveniles (altura  $\geq 50$  cm y  $\leq 1$  cm de DAP) por árbol maduro focal de *P. oxyphyllaria* y *P. armata*.

## **Análisis estadísticos**

Los resultados obtenidos de los experimentos fueron analizados por separado para cada una de las dos especies de árboles. En el caso de los experimentos de depredación aglutiné los datos de las cuatro parcelas por especie, mientras que en el caso del reclutamiento natural aglutiné los datos de los tres fragmentos y los comparé con los de la selva continua. En todos los casos primero analicé si los datos cumplían con los principios de normalidad y homogeneidad de varianzas para realizar pruebas estadísticas paramétricas, en caso contrario hice pruebas no paramétricas. En los dos tipos de pruebas el nivel de significancia fue  $< 0.05$ . Los análisis estadísticos los realicé con el programa estadístico JMP versión 4 (SAS Institute 2001).

### **1. Experimentos de depredación**

- ***Probabilidad de encuentro de las semillas.*** Para esto contrasté mediante ANOVA el número de días que los depredadores tardaron en detectar y remover las primeras semillas entre los dos tratamientos de densidad de acceso libre.
- ***Sobrevivencia de semillas a la depredación.*** Para este objetivo comparé mediante una prueba de Log-Rank, la tasa de remoción de las semillas entre los dos tratamientos de densidad de acceso libre.
- ***Semillas que escaparon a la depredación.*** Las semillas que escaparon de ser depredadas fueron aquellas marcadas con hilos colocadas en los tratamientos de acceso libre, las cuales fueron dispersadas y germinaron. En este caso hice análisis de tablas de contingencia en los que apliqué  $\chi^2$  para comparar entre tratamientos de densidad:  
1) el número de semillas marcadas dispersadas vs. marcadas no dispersadas,

2) número de semillas marcadas que germinaron vs. las semillas marcadas depredadas.

- **Establecimiento.** Se refiere exclusivamente a las plántulas que surgieron de semillas excluidas de la depredación y que germinaron. El número de plántulas establecidas lo comparé entre los tratamientos de densidad por medio de una prueba de Kruskal-Wallis. Además, las semillas excluidas de la depredación tuvieron otros dos posibles destinos: 1) semillas muertas y 2) semillas desaparecidas. Para relacionar en conjunto los tres destinos: semillas germinadas (*i.e.* plántulas), semillas muertas y semillas desaparecidas, en función del tratamiento de densidad realicé análisis de tablas de contingencia aplicando  $\chi^2$ . Además, comparé de manera independiente las semillas muertas y desaparecidas entre los tratamientos de densidad con pruebas de Kruskal-Wallis.

## II. Reclutamiento natural

- **Probabilidad de encuentro de un juvenil.** Para esto relacioné la presencia/ausencia de un juvenil (presencia = 1; ausencia = 0) de los fragmentos con respecto a la selva continua, por medio de regresiones de tipo logística nominal.
- **Frecuencia de juveniles por árbol.** La frecuencia de juveniles por árbol la determiné dividiendo el número de transectos en los que registré juveniles entre 4 (número de transectos por árbol). La frecuencia la contrasté entre los fragmentos y la selva continua por medio de una prueba de Kruskal-Wallis en el caso de *P. armata* y ANOVA en el caso de *P. oxyphyllaria*.

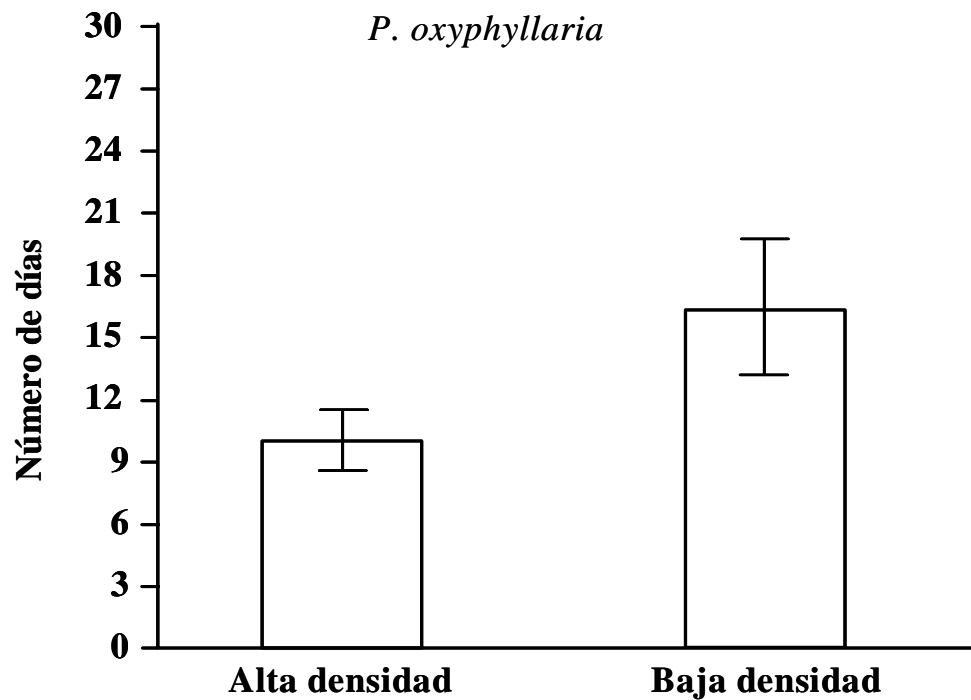
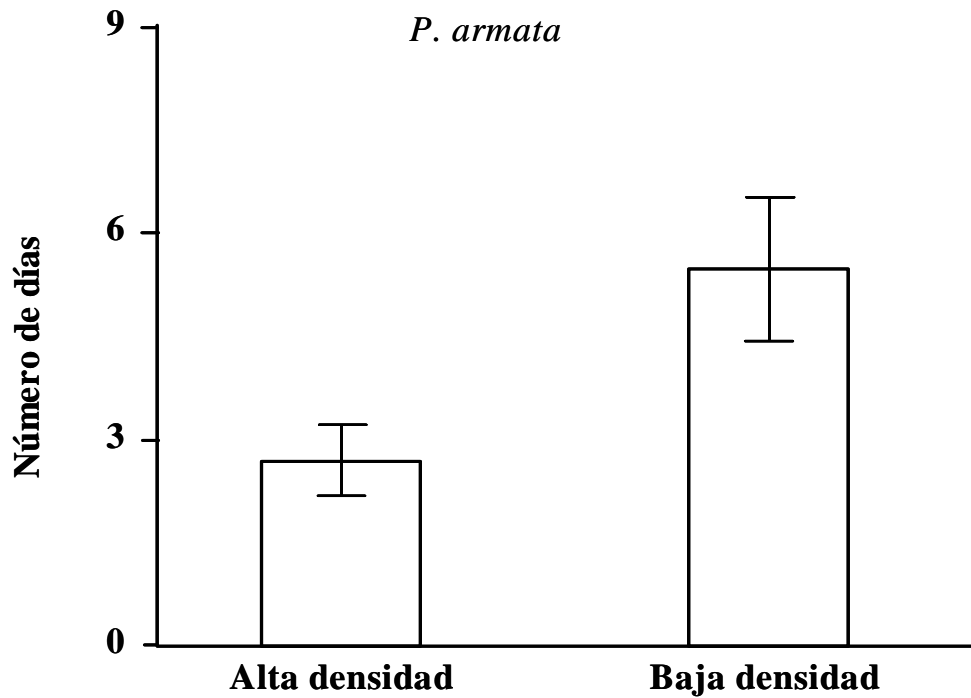
## RESULTADOS

### I. Experimentos de depredación

#### 1) Probabilidad de encuentro de las semillas

En las dos especies analizadas la probabilidad de encuentro, es decir, el número de días en los que las semillas sujetas a ser depredadas permanecieron sin ser detectadas y removidas por los depredadores en general fue menor en alta densidad en comparación con aquellas en baja densidad (Fig. 2.5). En *P. armata* la media de alta densidad =  $2.7 \pm 0.51$  vs. la media de baja densidad =  $5.4 \pm 1.04$  días., mientras en *P. oxyphyllaria* la media de alta densidad =  $10.1 \pm 1.52$  días vs. la media de baja densidad =  $16.4 \pm 3.26$  días. Asimismo, es notorio que en *P. armata* las semillas fueron detectadas relativamente más pronto en ambos tratamientos de densidad con respecto a *P. oxyphyllaria*. En *P. armata* el rango (*i.e.* la diferencia entre el valor máximo y el mínimo) en alta densidad fue de 2 días y en baja densidad de 5 días, mientras que en *P. oxyphyllaria* el rango en alta densidad fue de 7 días y en baja densidad de 14 días. No obstante, en *P. armata* el análisis de varianza mostró diferencias marginalmente significativas (ANOVA:  $F = 5.6$ , g.l. = 1,  $P = 0.05$ ) en la probabilidad de encuentro entre los tratamientos de densidad (Fig. 2.5). Por su parte en *P. oxyphyllaria* no hubo diferencias significativas (ANOVA:  $F = 3.1$ , g.l. = 1,  $P = 0.12$ ) en la probabilidad de encuentro en función de la densidad (Fig. 2.5).

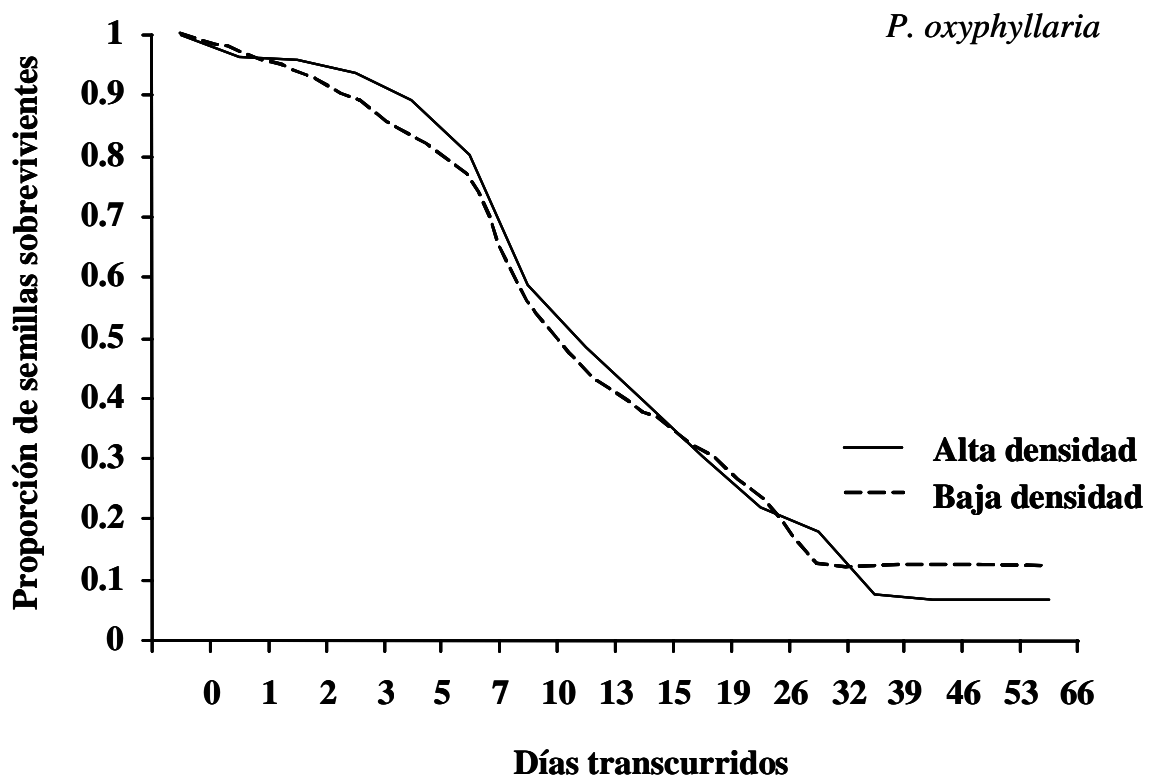
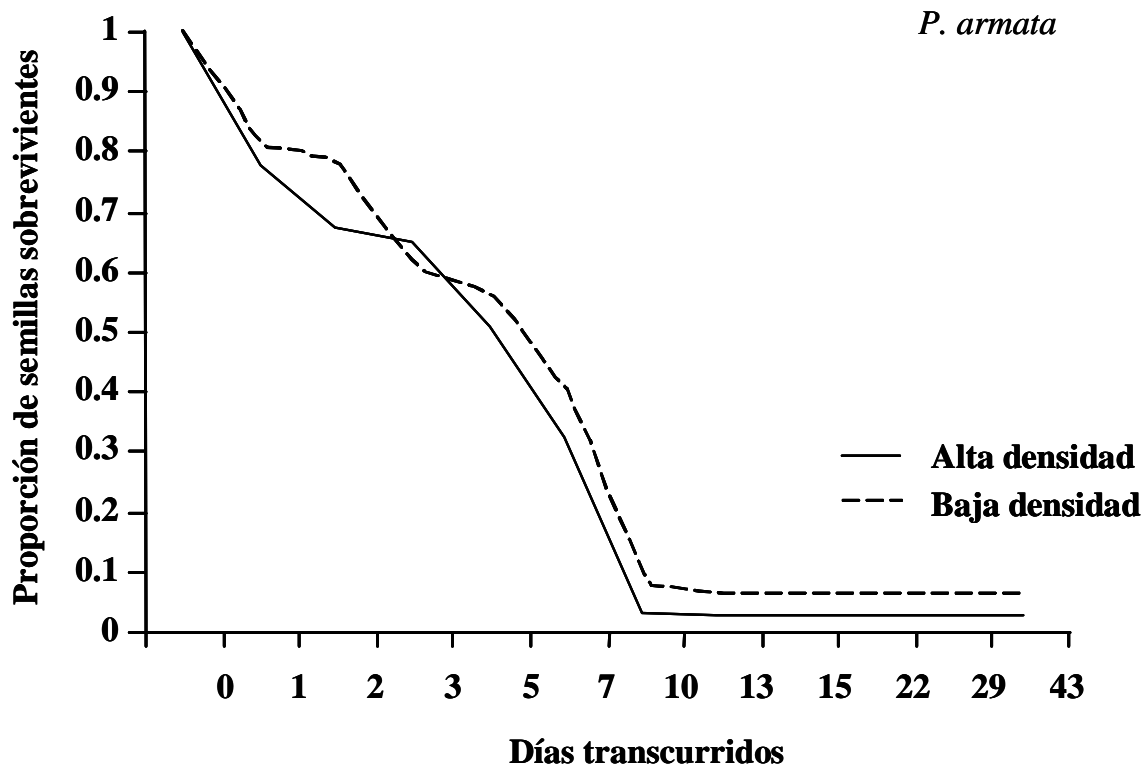




**Figura 2.5.** Probabilidad de encuentro de las semillas en función de la densidad en dos especies de árboles tropicales. Se presenta la media  $\pm$  error estándar del número de días transcurridos entre la colocación de las semillas y el día en que las primeras fueron detectadas y removidas.

## 2) Supervivencia de semillas a la depredación

Debido a que con las semillas no marcadas y expuestas a ser depredadas no pude saber exactamente su destino, es decir si fueron realmente depredadas o llevadas a otro lugar, las curvas de supervivencia tienen esa limitante y simplemente las considero como semillas removidas. En *P. armata* la supervivencia o permanencia de semillas fue significativamente mayor en baja densidad con respecto a alta densidad (Log-Rank:  $\chi^2 = 4.22$ , g.l. = 1,  $P = 0.039$ ). Además, en esta especie es notorio que en los dos tratamientos de densidad, la mayor parte de las semillas fueron removidas durante los 10 primeros días, por su parte, las semillas restantes permanecieron alrededor de 30 días (Fig. 2.6). En el caso de *P. oxyphyllaria* la supervivencia fue estadísticamente similar entre semillas en baja y alta densidad (Log-Rank:  $\chi^2 = 0.34$ , g.l. = 1,  $P = 0.55$ ), es decir, una vez que las semillas eran encontradas por los depredadores, fueron removidas por igual independientemente de que estuvieran densamente agregadas o dispersas. En este caso la detección y remoción de semillas fue gradual y se extendió por más de 50 días (Fig. 2.6).



**Figura 2.6.** Curvas de sobrevivencia de semillas en alta y baja densidad de *P. armata* y *P. oxyphyllaria*. Las líneas se prolongan sin llegar a cero debido a que indican la proporción de semillas que escaparon a la depredación y germinaron.

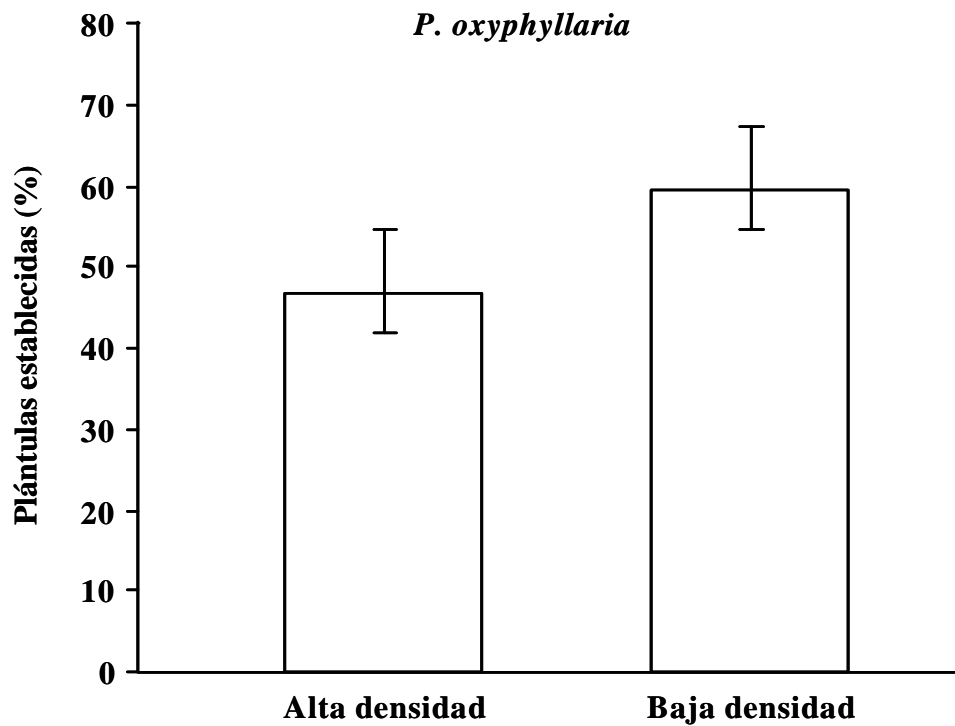
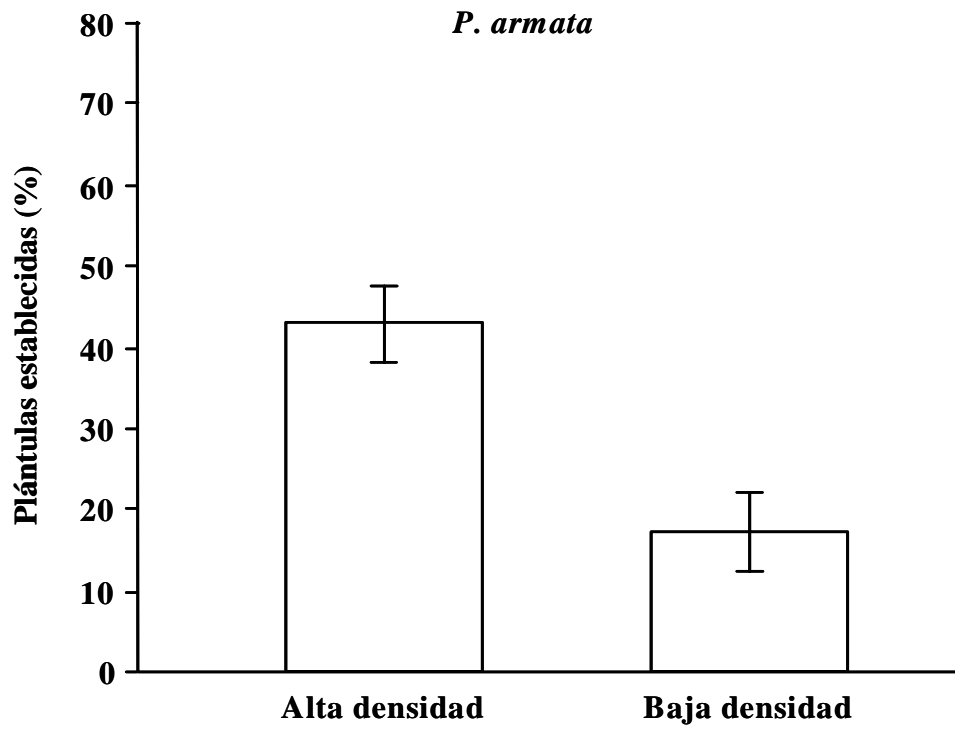
### 3) Semillas que escaparon de la depredación

Las semillas que escaparon de la depredación se refiere a las semillas marcadas que fueron dispersadas y germinaron. En *P. armata* como en *P. oxyphyllaria*, los resultados obtenidos con las semillas marcadas y las observaciones de campo indican que la mayoría de las semillas son depredadas. Sin embargo, pude detectar aquellas semillas que fueron dispersadas, la distancia y cuántas de estas pudieron germinar y escapar de la depredación. Las semillas dispersadas fueron llevadas a sitios cercanos a su posición original y el ámbito en la distancia de dispersión en *P. armata* fue de 0.5-3 m (media de alta densidad =  $1.37 \pm 1.31$  m; media de baja densidad =  $1.4 \pm 2.06$ ), mientras que en el caso de *P. oxyphyllaria* fue de 0.5-8 m (media de alta densidad =  $0.57 \pm 0.36$  m; media de baja densidad =  $0.6 \pm 0.37$ ). Los análisis de contingencia indican que en ninguna de las especies hubo diferencias significativas entre los tratamientos de densidad en el número de semillas marcadas dispersadas. Por su parte, el número de semillas marcadas dispersadas que escaparon de la depredación fue mínimo, sin embargo, en términos porcentuales en las dos especies de árboles hubo más semillas germinadas en el tratamiento de baja densidad. En *P. armata* el porcentaje de semillas germinadas en alta densidad fue del 3.7 % (4 semillas), mientras que en baja densidad fue del 13% (3 semillas). Sin embargo, el análisis con tablas de contingencia indica diferencias no significativas entre tratamientos de densidad ( $\chi^2 = 3.21$ , g.l.= 1,  $P = 0.07$ ). Por su parte, en *P. oxyphyllaria* el porcentaje de semillas germinadas en alta densidad fue del el 10.6% (10 semillas), contra el 30.7% (4 semillas) en baja densidad. En este caso hubo diferencias significativas en las semillas germinadas en función de la densidad ( $\chi^2 = 4.07$ , g.l.= 1,  $P = 0.043$ ). A pesar de que en una de las especies no encontré

diferencias contrastantes, es consistente el hecho de que una mayor proporción de semillas en baja densidad escaparon de ser depredadas.

#### **4) Establecimiento**

El establecimiento se refiere exclusivamente a las plántulas que surgieron de las semillas excluidas de la depredación. En *P. armata* dicho establecimiento fue estadísticamente diferente entre tratamientos de densidad, pero contrario a la predicción, la mayor proporción de plántulas surgió a partir de las semillas en alta densidad (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 8.92$ , g.l.= 1,  $P = 0.003$ ). En esta especie del total de semillas colocadas en las cuatro parcelas, el 43% de semillas germinaron en alta densidad y solo el 23% en baja densidad (Fig. 2.7). Por su parte, en *P. oxyphyllaria* aún cuando hubo una mayor cantidad de plántulas emergidas de las semillas en baja densidad éste fue estadísticamente indistinguible de las semillas en alta densidad (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 1.76$ , g.l.= 1,  $P = 0.18$ ). En este caso el porcentaje de germinación fue del 45% en alta densidad y del 60% en baja densidad (Fig. 2.7).



**Figura 2.7.** Porcentaje de establecimiento de semillas excluidas de *P. armata* y *P. oxyphyllaria* (media  $\pm$  error estándar), bajo dos tratamientos de densidad.

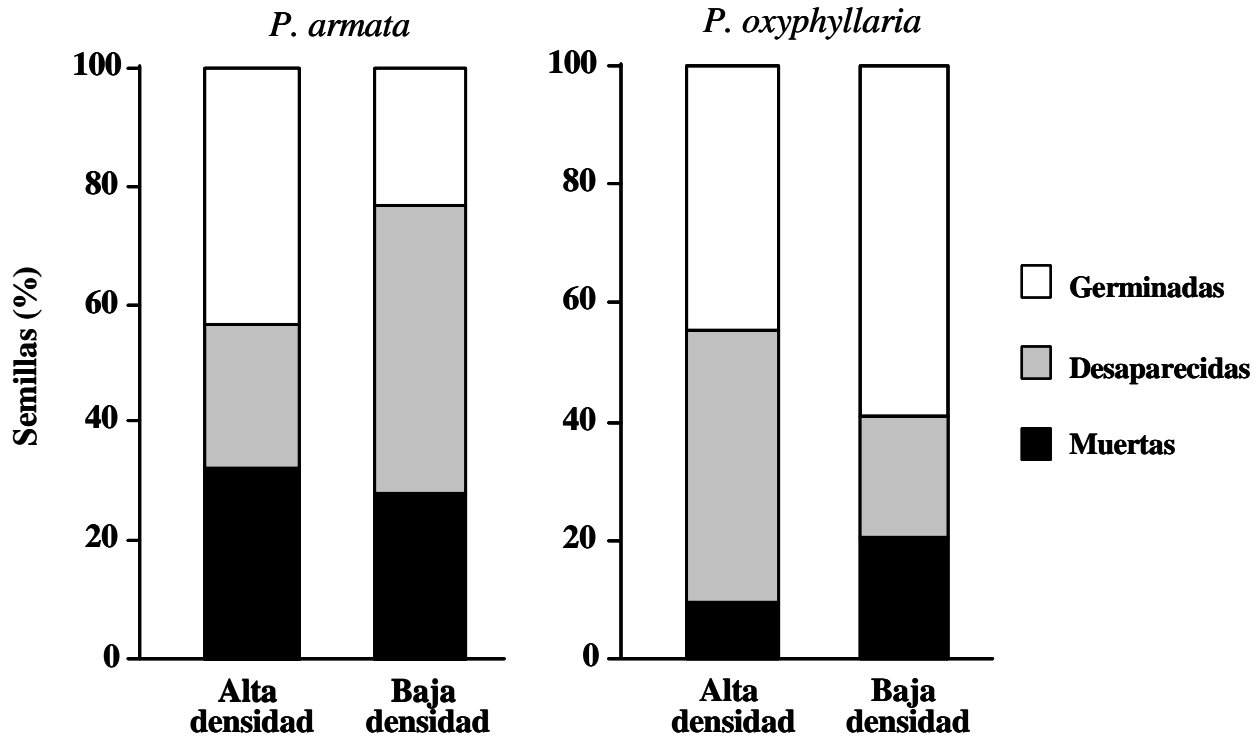
Los análisis con tablas de contingencia tomando en cuenta los tres posibles destinos de las semillas excluidas de la depredación (muertas, desaparecidas y germinadas *i.e.* plántulas) en función de la densidad, explican la influencia de las semillas desaparecidas y muertas en los resultados de establecimiento obtenidos en cada especie. En el caso de *P. armata* detecté que en baja densidad hubo más semillas desaparecidas de lo esperado (Tabla 2.1). Además, la prueba de Kruskal-Wallis mostró diferencias significativas en dichas semillas desaparecidas en función de la densidad ( $\chi^2 = 4.91$ , g.l. = 1,  $P = 0.03$ ), mientras que en las semillas muertas no hubo diferencias contrastantes entre los tratamientos de densidad (Fig. 2.8). Por su parte, en *P. oxyphyllaria* encontré que en el tratamiento de baja densidad hubo más semillas muertas y menos semillas desaparecidas de lo esperado (Tabla 2.1). Las pruebas de Kruskal-Wallis independientes para estos destinos, indicaron diferencias significativas entre los tratamientos de densidad: semillas desaparecidas:  $\chi^2 = 13.8$ , g.l. = 1,  $P = 0.0002$ ; semillas muertas:  $\chi^2 = 6.98$ , g.l. = 1,  $P = 0.008$  (Fig. 2.8).

**Tabla 2.1.** Valores observados (O), esperados (E) y la contribución de cada celda al valor de  $\chi^2$  del destino de semillas de dos especies de árboles tropicales, bajo dos tratamientos de densidad y protegidas de la depredación con exclusiones.

<i>P. armata</i>		Muertas	Desaparecidas	Germinadas
Alta densidad	O	257	198	345
	E	255	212	333
	$\chi^2$	0.02	0.9	0.4
Baja densidad	O	18	31	15
	E	20	17	27
	$\chi^2$	0.3	12	5

<i>P. oxyphyllaria</i>		Muertas	Desaparecidas	Germinadas
Alta densidad	O	73	370	357
	E	80	355	366
	$\chi^2$	0.55	0.67	0.21
Baja densidad	O	13	13	38
	E	6.37	28.37	29
	$\chi^2$	6.9	8.33	2.61



**Figura 2.8.** Porcentaje de semillas de *P. armata* y *P. oxyphyllaria* en tres diferentes destinos, bajo dos tratamientos de densidad y excluidas de los depredadores.



## II. Reclutamiento natural

### 1) Probabilidad de encuentro de un juvenil

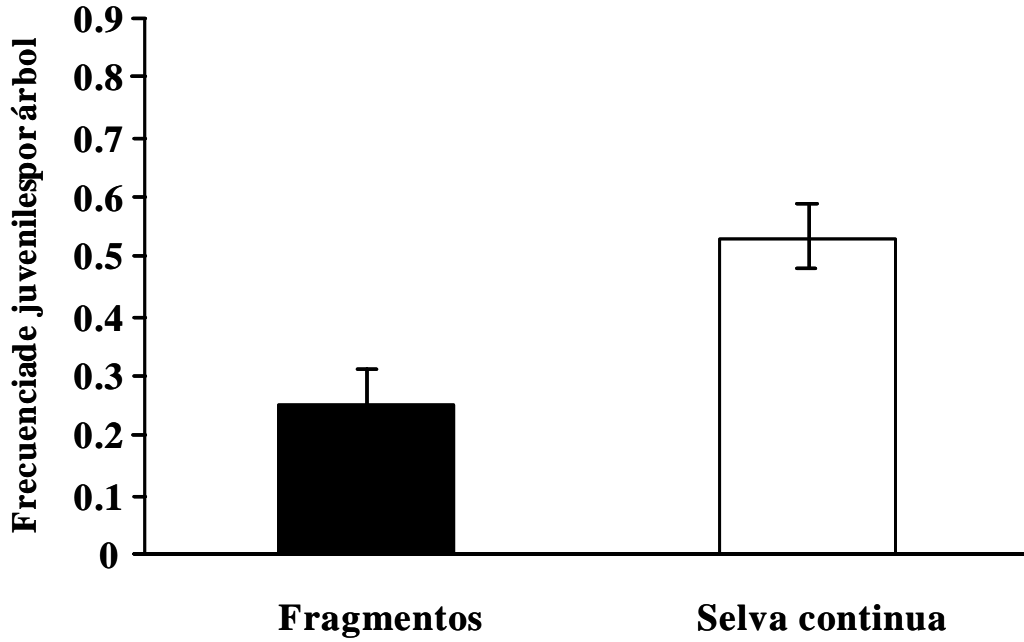
La regresión logística (presencia/ausencia de un juvenil en función del fragmento) indica que la probabilidad de encontrar al menos un juvenil, es significativamente menor en los fragmentos con respecto a la selva continua. En el caso de *P. armata* la probabilidad de encontrar dicho juvenil en los fragmentos es de 0.11, mientras que en la selva continua es tres veces mayor, es decir, 0.33 (Likelihood-ratio:  $\chi^2 = 13.9$ , g.l. = 1,  $P = 0.0002$ ). Por su parte, en *P. oxyphyllaria* esta probabilidad es menos contrastante pero aún significativa, 0.31 para los fragmentos, mientras que en la selva continua es de 0.47 (Likelihood-ratio:  $\chi^2 = 5.3$ , g.l. = 1,  $P = 0.02$ ).

### 2) Frecuencia de juveniles por árbol

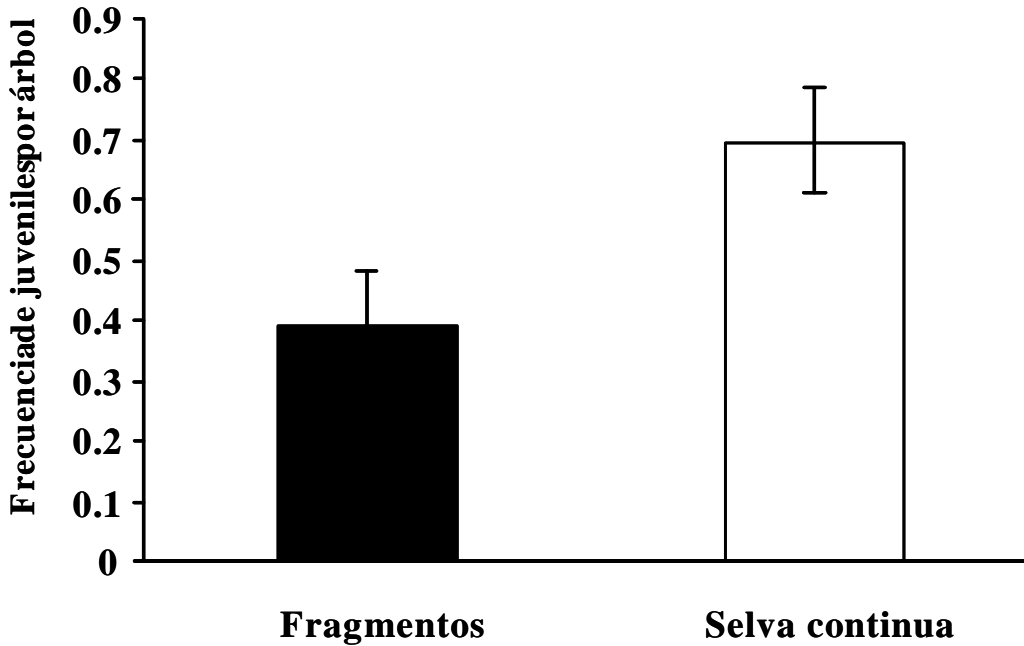
De acuerdo con el modelo de J-C, el reclutamiento aumenta con la distancia al árbol madre. No obstante, en los análisis utilizados para buscar su efecto en el reclutamiento (en un ámbito de 20 m con respecto al árbol madre), este fue errático y no significativo para ambas especies. Por lo tanto, no consideré la distancia y simplemente evalué la frecuencia de juveniles por árbol. De acuerdo con la predicción de que el reclutamiento disminuye con la pérdida de hábitat, encontré que en ambas especies la frecuencia de juveniles por árbol disminuye en los fragmentos con respecto a la selva continua (Fig. 2.9). Para *P. armata*, el número máximo de juveniles reclutados por árbol fue de 3 en los fragmentos, mientras que en la selva continua fue de 13. En el caso de *P. oxyphyllaria* el número máximo de juveniles en los fragmentos fue de 10 contra los 20 juveniles de la selva continua. El análisis de la frecuencia de juveniles por árbol (número de transectos en los que registré

juveniles/4) indica diferencias significativas en función del sitio (fragmentos vs. selva continua) en las dos especies: *P. armata* (Kruskal-Wallis:  $\chi^2 = 8.01$ , g.l. = 1,  $P = 0.004$ ); *P. oxyphyllaria* (ANOVA:  $F = 6.05$ , g.l. = 1,  $P = 0.025$ ). En *P. armata* la frecuencia de juveniles por árbol varió entre 0 y 0.5 en los fragmentos, mientras que en la selva continua esta variación fue de entre 0.25 y 0.75 (Fig. 2.9). Por su parte, en *P. oxyphyllaria* la frecuencia de juveniles estuvo entre 0 y 1 en los fragmentos, mientras que en la selva continua estuvo entre 0.25 y 1 (Fig. 2.9).

*P. armata*



*P. oxyphyllaria*



**Figura 2.9.** Frecuencia de juveniles por árbol ( $\pm$  error estándar) de *P. armata* y *P. oxyphyllaria* en sitios contrastantes en tamaño.

## DISCUSION

### Depredación y establecimiento

A pesar de que en los experimentos de depredación no determiné con seguridad el destino de todas las semillas, los resultados y observaciones indicaron que la mayor parte de las semillas fueron depredadas. En la mayoría de los casos en los que encontré la marca de la semilla, aún en madrigueras (hoyos en el piso de la selva, en la base de troncos, etc.), ésta solía tener marcas de haber sido cortada o con residuos de la testa. Por otro lado, no detecté un comportamiento de acumulación de semillas (scatterhoarding o larderhoarding, v. Smith y Reichman 1984, Hulme 1998); sin embargo, no descarto la posibilidad de que esto ocurra. En el caso de semillas no marcadas, un hecho recurrente fue que eran comidas *in situ* (sobre todo en el caso de *P. armata*) y hubo escasa evidencia de daño por patógenos e invertebrados. Asimismo, asumí que los roedores fueron los principales depredadores, dado el estado de defaunación en Los Tuxtlas y la evidencia de otras selvas tropicales de que dichos animales son importantes depredadores de semillas en estos sitios (Hulme 1997, 1998, Martínez-Gallardo 1995, DeMattia *et al.* 2004).

El efecto de la densidad de semillas en la depredación, apuntó en el sentido del modelo J-C: tanto el número de días que tardaron en encontrar las semillas (probabilidad de encuentro) como su tasa de sobrevivencia fueron mayores en el tratamiento de baja densidad, es decir, en semillas dispersadas. Sin embargo, esto solo fue marginalmente significativo (probabilidad de encuentro) y significativo (sobrevivencia) para la especie con semillas más pequeñas (*P. armata*).

Los argumentos teóricos y estudios empíricos, incluso llevados a cabo en Los Tuxtlas sugieren que las semillas grandes son más susceptibles a la depredación (Harper 1977, Martínez-Ramos 1994, Blate *et al.* 1998 y referencias). No obstante, existe evidencia

de que las semillas pequeñas pueden ser más susceptibles a efectos dependientes de la densidad y que los roedores responden mejor a esto (Blate *et al.* 1998, Hulme, 1994, 1998, Romo *et al.* 2004 y referencias). El tamaño y la forma de las semillas (< 1 cm y ovoide aplanada) de *P. armata*, sugieren que pudieron ser fácilmente manipuladas por mamíferos pequeños (*i.e.* roedores). Esto pudo favorecer mayor depredación o remoción por esta fauna, sobre todo porque los mamíferos de talla mediana a mayor están ausentes. En cuanto a la desaparición gradual de semillas y no significativa entre tratamientos de densidad de *P. oxyphyllaria*, por el tamaño de sus semillas si eso dificultó la manipulación por parte de los depredadores pequeños. Otra opción es que los depredadores se saciaron (Hammond y Brown 1998, Romo *et al.* 2004), esto debido a que el estudio lo realicé durante el pico de fructificación de las especies.

Explicaciones alternativas se encuentran en el comportamiento de los roedores, por ejemplo se sabe que pueden memorizar la localización de sitios con alimento y una vez que localizan un grupo de semillas pueden llevárselas poco a poco. Además, pueden atraer a otros que detectan las actividades de alimentación de los de su mismo gremio (Romo *et al.* 2004). Asimismo, el comportamiento de alimentación de los mamíferos por lo general no es especializado (Hammond y Brown 1998) y tienden a forrajear en grandes áreas consumiendo los recursos a su paso (Hammond y Brown 1998, Wright 2003). En este caso se sabe que en general no responden a un gradiente de densidad de recursos, sino a factores que tienen que ver con su ámbito hogareño, territorialidad, preferencia de hábitat o microhábitat, abundancia de depredadores, competidores así como a la disponibilidad de otros recursos (Hammond y Brown 1998, Romo *et al.* 2004). En el caso del presente estudio, es de notar que esto se reflejó en *P. oxyphyllaria*, ya que en las dos densidades de

semillas hubo repeticiones que permanecieron por mucho tiempo sin ser detectadas y cuando las encontraron desaparecieron de acuerdo con el patrón ya descrito. Por su parte, otros estudios con semillas colocadas experimentalmente han encontrado que la depredación por roedores depende más de su distribución espacial que de su abundancia (Hulme 1994). A la fecha los estudios enfocados a evaluar en particular si la densidad de semillas afecta la depredación por roedores, son frecuentemente contradictorios de modo que esto es todavía una cuestión abierta (Romo *et al.* 2004).

Por su parte, el número de semillas que escaparon de la depredación y germinaron, fue escaso y solo significativo entre tratamientos de densidad en *P. oxyphyllaria*. Sin embargo, fue consistente que en las dos especies la proporción de semillas germinadas que llegaron a ser plántulas fue mayor en baja densidad. Esto indica que las semillas dispersadas tienen mayor probabilidad de escapar de los depredadores.

Por otro lado, contrario a lo esperado, no encontré un efecto de la densidad en el establecimiento de las semillas excluidas de los depredadores. En *P. armata* la proporción de plántulas fue mayor a partir de semillas en alta densidad y en *P. oxyphyllaria* no hubo diferencias contrastantes entre los tratamientos de densidad. La importancia de los otros destinos posibles de las semillas excluidas (desaparecidas o muertas) fue contrastante entre los tratamientos y entre las especies. En el caso de *P. armata* hubo un gran número de semillas desaparecidas en el tratamiento de baja densidad, el cual superó al número de semillas muertas. Es posible que su tamaño favoreciera que se perdieran con facilidad, incluso desde los primeros días del experimento. La causa de esto no se determinó con exactitud, pero es posible que la lluvia o la actividad de invertebrados tales como hormigas contribuyeran a su desaparición. Por otra parte, resulta importante destacar que la germinación en esta especie comenzó relativamente pronto (15 días). Esto es relevante por

el tiempo que las semillas permanecen accesibles a los depredadores (Blate *et al.* 1998, Curran y Webb 2000). Entre más pronto germinen y pasen a formar parte de un banco de plántulas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993), es más probable que escapen de los depredadores o de otros factores de mortalidad. Estos resultados sugieren que al menos para el establecimiento de *P. armata*, además de que sus semillas deben ser dispersadas deben germinar rápidamente. Ambas características las puede hacer menos conspicuas y favorecer el escape de los depredadores.

### **Reclutamiento natural**

En cuanto a la evaluación del reclutamiento natural, encontré que el número de juveniles no varía significativamente con la distancia. La primera explicación es que el censo de la distancia de reclutamiento, lo controlé por árbol focal hasta una distancia relativamente corta (20 m), debido al patrón de agregación de los árboles adultos (R. Dirzo com. pers.). Sin embargo, una explicación alternativa tiene que ver con la propuesta de Connell (1971) de que los efectos de la distancia a un adulto co-específico, son más fuertes en las plántulas y disminuyen con la altura de la planta. Connell argumentó que las plántulas cuentan con menos recursos para superar la presión de los herbívoros y conforme la planta crece mejora su capacidad para compensar el daño. Además Connell sugirió que la mortalidad de semillas es frecuentemente muy alta, esto independientemente de su densidad o de su ubicación con respecto a adultos co-específicos (Connell 1971). Asimismo, la mayoría de estudios que validan el modelo de J-C, lo han hecho a nivel de plántula (v. Hyatt *et al.* 2003 para una revisión). En adición, hay evidencia empírica que indica que en la mayoría de los casos, la mortalidad de plántulas es dependiente de la densidad tanto en especies tropicales

(Wills *et al.* 1997, Webb y Peart 1999, Harms *et al.* 2000, Robert *et al.* 2002) como en especies de zonas templadas (Lambers *et al.* 2002).

Dadas las diferencias en las respuestas de las dos especies examinadas, es claro que los supuestos examinados del modelo J-C no se cumplen en su totalidad para las dos especies. Sin embargo, encontré evidencia que los efectos de la densidad y la dispersión local son factores de suma importancia en la dinámica de las especies, tal como ocurre con una gran parte de especies de las selvas tropicales (Webb y Peart 1999, 2001, Harms *et al.* 2000, Howe y Miriti 2000). Esto hace evidente que nuestra capacidad de extrapolación en estudios ecológicos de campo, continua siendo limitada por la variación interespecífica, entre otros factores.

Finalmente, de acuerdo con la expectativa inicial, la evaluación global (por sitio y por árbol) indicó que el reclutamiento se reduce significativamente en los fragmentos pequeños. Esto concuerda con la evidencia de otros estudios enfocados a determinar la regeneración de plantas en ecosistemas fragmentados (Benitez-Malvido 1998, Jules y Rathcke 1999, Cordeiro y Howe 2001, 2003, Bruna 2002, Tomimatsu y Ohara 2002). La sugerencia de estos estudios es que con la reducción del hábitat se afecta el potencial regenerativo de las especies de selva madura, en particular de aquellas que requieren vectores animales para su dispersión. Esto ocurre, en primera instancia, porque la fragmentación reduce el tamaño de las poblaciones de árboles y en el caso de especies zoócoras, la sombra de semillas disminuye por la ausencia o escasez de dispersores (Benitez-Malvido 1998, Bruna 2002).

No obstante lo anterior, existen otros factores menos evidentes que pueden disminuir el reclutamiento. Entre ellos están que el vigor de la progenie puede ser menor, si la polinización también es afectada por la fragmentación y si la variación genética



disminuye (Bruna 1999, 2002). Estos factores pueden ser más complejos si pensamos que puede haber efectos maternos, por ejemplo cuando la calidad del hábitat donde crece el árbol es menor y efectos paternos, cuando disminuye el número de donadores, así como la cantidad y calidad de polen (Jules y Rathcke 1999, Tomimatsu y Ohara 2001, Cascante *et al.* 2002). Esto puede exacerbarse en el caso de las especies auto-incompatibles, como el caso de muchos árboles tropicales (Cascante *et al.* 2002), los cuales requieren de la participación de animales para el intercambio genético y producir progenie exitosa.

Por otro lado, aunque se ha sugerido que probablemente los efectos fisiológicos son menos importantes en el reclutamiento de hábitat fragmentados (Restrepo y Vargas 1999), si las condiciones abióticas a las que están adaptadas las semillas se ven alteradas, esto pueden disminuir su capacidad de germinación sobre todo si su vigor es menor (Cascante *et al.* 2002). En este caso es importante considerar los efectos de borde, debido a que son los que generan la alteración del medio abiótico de ecosistemas fragmentados. A esto se puede sumar el desarrollo de vegetación secundaria (Benitez-Malvido 1998) y las actividades humanas dentro de los fragmentos, que pueden generar mayor mortalidad en la fase de plántula (v. Guevara *et al.* 1997). Todos estos factores en conjunto pueden reducir el número de juveniles que finalmente sustituirán a los árboles adultos de los fragmentos.

## REFERENCIAS

- Benitez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- Blate, G.M., D.R. Peart y M. Leighton. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos* 82: 522-538.
- Bruna, E. M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- Bruna, E. M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243.
- Cascante, A., M. Quesada, J.J. Lobo y E.A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology* 16: 137-147.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: P.J.DeBoer y G.R. Gradwell (editores). *Dynamics of populations*. Center of Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. Pp. 298-310.
- Cordeiro N.J. y H.F. Howe. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- Cordeiro, N.J.y H. Howe. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and endemic African tree. *Proceedings National Academic Science of USA* 100: 14052-56.
- Curran, L.M. y C.O. Webb. 2000. Experimental tests of the spatiotemporal scale of seed predation in mast-fruiting Dipterocarpaceae. *Ecological Monographs* 70: 129-148.
- DeMattia, E.A., L.M. Curran y B.J. Rathcke. 2004. Effects of small rodents and large mammals on Neotropical seeds. *Ecology* 85: 2161-2170.
- Dirzo, R y C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (editores.). *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 237-249.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity-a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Donoso, D.S., A.A. Grez y J.A. Simonetti. 2003. Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.
- Feer, F. y P.M. Forget. 2002. Spatio-temporal variations in post-dispersal seed fate. *Biotropica* 34: 555-566.
- Font Quer, P. 1973. *Diccionario de botánica*. Editorial Labor S.A. Barcelona, España.
- Forget, P.M. 1996. Removal of seeds of *Carapa procera* (Meliaceae) by rodents and their fate in rainforest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 12: 751-761.
- Fragoso, J.M.V., K.M. Silvius y J.A. Correa. 2003. Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees. *Ecology* 84: 1998-2006.
- Guevara, S. J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potrereros y Gandería. En: González-Soriano, E, R. Dirzo y R.C. Vogt (editores). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM, México. Pp. 43-58.

- Hammond, D.S. y V.K. Brown. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. En: Newberry, D.M., H.H.T. Prins y N.D. Brown (editores). *Dynamics of tropical communities*. Brackwell Science, Oxford. Pp. 51-78.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- Herrera, C.M. 2000. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C.M. y O.Pellmyr (editores). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company. Pp. 185-208.
- Holl, K.D. y M.E. Lulow. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray D.L. (Ed.). *Seed dispersal*. Academic Press, Sydney. Pp. 123-190.
- Howe, H.F. y M.N. Miriti. 2000. No questions seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 434-36.
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hulme, P.E. 1994. Post-dispersal seed predation in grassland: its magnitude and sources of variation. *Journal of Ecology* 82: 645-652.
- Hulme, P.E. 1997. Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia* 111: 91-98.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1/1: 32-46.
- Hulme P.E. y C.W. Benkman. 2000. Granivory. En: Herrera, C.M. y O.Pellmyr (editores). *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing Company. Pp. 132-154.
- Hyatt, L.A., M.S. Rosenberg, T.G. Howard, G. Bole, W. Fang, J. Anastasia, K. Brown, R. Grella, K. Hinman, J.P. Kurdziel y J. Gurevitch. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos* 103: 590-602.
- Janzen, D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist* 104: 501-28.
- Jules y Rathcke. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old growth forest fragments. *Conservation Biology* 13: 784-793.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey, S., R. Chazdon y A. Smith (editores). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman & Hall, New York, NY. Pp. 559-596.
- Lambers, J.H.R., J.S. Clark y B. Beckage. 2002. Density-dependent mortality and the latitudinal gradient in species diversity. *Nature* 417: 732-735.
- Martínez-Gallardo, R. 1995. Remoción postdispersión de semillas y frutos por mamíferos en diferentes grados de perturbación antropogénica de la selva alta perennifolia en la región de Los Tuxtlas, Ver. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies leñosas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Myster, R.W. y S.T.A. Pickett. 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66: 381-388.
- Nathan, R. y R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92: 733-746.
- Nathan, R. y H.C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Restrepo C. y A. Vargas. 1999. Seeds and seedlings of two neotropical montane understory shrubs respond differently to antropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia* 119: 419-426.
- Robert, J., H.S. Dattaraja, H.S. Suresh y R. Sukumar. 2002. Density-dependence in common tree species in a tropical dry forest in Mudumalai, southern India. *Journal of Vegetatio Science* 13: 45-56.
- Romo, M., H. Tuomisto y B.A. Loiselle. 2004. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain forest tree. *Oecologia* 140: 76-85.
- Santos, T. y Telleria, J.L. 1997. Vertebrate predation on Holm Oak, *Quercus ilex*, acorns in a fragmented habitat: effects on seedling recruitment. *Forest Ecology and Management* 98: 181-187.
- Smith, C.C y O.J. Reichman 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 329-351.
- Tomimatsu, H. y M. Ohara 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16: 1277-1285.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- Venable, D.L. y J.S. Brown. 1993. The population dynamic functions of seed dispersal. *Vegetatio* 107/108: 31-55.
- Wang, B.C. y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-85.
- Webb, C.O., D.R. Peart. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology* 80: 2006-2017.
- Webb, C.O., D.R. Peart. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservation implications. *Ecology Letters* 4: 491-499.
- Wenny, D.G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a Neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- Wills, C., R. Condit, R.B. Foster y S.P. Hubbell. 1997. Strong density- and diversity effects help to maintain tree species diversity in a Neotropical forest. *Proceedings National Academic Science of USA* 94: 1252-1257.
- Willson, M.F. 1992. The Ecology of dispersal. En: Fenner, M. (editor). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford. Pp. 61-85.

Wright, J.S. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130: 1-14.

Wright, S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 73-86.

Nombre de archivo: A6  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: CAPITULO DOS  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 14/09/2006 6:56  
Cambio número: 3  
Guardado el: 14/09/2006 8:44  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 1 minuto  
Impreso el: 14/09/2006 8:44  
Última impresión completa  
Número de páginas: 38  
Número de palabras: 8.336 (aprox.)  
Número de caracteres: 44.268 (aprox.)

## SINTESIS Y CONCLUSIONES

En este estudio encontré que entre el 80% y poco más del 90% de las especies reclutadas de árboles y palmas de Los Tuxtlas son de tipo zoócoro. A pesar de la ausencia de los dispersores de semillas de talla mediana a mayor, en los fragmentos pequeños la diversidad de especies zoócoras reclutadas es importante. Si se producirán cambios notables en la diversidad de plantas, probablemente solo se verán a largo plazo, la tendencia es que los fragmentos probablemente serán biológicamente más simples. En este sentido es importante resaltar que la abundancia de plantas reclutadas (zoócoras y no zoócoras) por unidad de área, se reduce de manera importante en los fragmentos más pequeños. Asimismo en estos sitios, al parecer las especies demandantes de luz zoócoras comienzan a tener mayor importancia.

Por otra parte, de las dos especies de árboles zoócoros estudiadas solo una (*P. armata*) respondió a la expectativa de mortalidad dependiente de la densidad del modelo J-C. Esto indica que aunque no todas las especies se ajustan a este modelo, la dispersión local es un evento importante para el reclutamiento de ciertas especies de plantas. Esto se ajusta al debate de los últimos 30 años del modelo J-C, sobre la existencia de la ventaja del escape de los depredadores. Sin embargo, actualmente se reconoce la confirmación empírica del modelo J-C y su demostración matemática (v. Harms *et al.* 2000, Nathan y Casagrandi 2004). Asimismo se ha reconocido su utilidad práctica (Howe y Miriti 2000). En este sentido, una tarea pendiente en Los Tuxtlas es investigar cuál es el efecto de los animales aún presentes. Estos animales pueden estar jugando un papel importante en la dispersión de semillas entre los fragmentos y con la selva continua. Entre estos animales hay aves, murciélagos y probablemente mamíferos no voladores con un comportamiento de dispersión secundaria. No obstante, el papel como depredadores de semillas de los

mamíferos no voladores puede ser más importante y también habría que evaluarlo. La mortalidad de semillas y en particular por roedores, debería evaluarse a la luz de la falta de los vertebrados que regulan sus poblaciones. Así como considerar el papel que juegan los insectos y patógenos en dicha mortalidad. (v. Wriqth 2003, Mendoza 2005)

Por otra parte, este estudio apoya otros hallazgos de que el reclutamiento de árboles tropicales disminuye drásticamente con la pérdida de su hábitat. En este caso se ha sugerido hacer el seguimiento de los diferentes procesos que ocurren entre la dispersión y el reclutamiento, cómo se influyen entre sí y valorar la importancia de cada uno de estos en la regeneración de las poblaciones de plantas (Howe y Miriti 2000, Nathan y Muller-Landau 2000, Wang y Smith 2002). Los estudios de largo plazo ayudarían a entender mejor la conexión entre la dispersión y el reclutamiento de las plantas adultas. No obstante, la persistente actividad humana que está llevando a la pérdida de hábitat, así como la longevidad de algunas especies, en algunos casos pueden hacer poco viables estos estudios. Si este fuera el caso, una herramienta alternativa son los modelos demográficos que además involucren factores genéticos, estocásticos, ecológicos o de metapoblaciones (v. Alvarez-Buylla *et al.* 1996, Howe y Miriti 2000, Nathan y Casagrandi 2004)).

Por último, en términos de conservación de la selva de Los Tuxtlas, la tendencia de los fragmentos pequeños a ser biológicamente más simples aporta pocos argumentos para preservarlos. Sin embargo, la presión actual en los ecosistemas naturales hace difícil mantener grandes áreas de hábitat. Turner y Corlett (1996) sugirieron varios argumentos para no descuidar los pequeños remanentes porque: 1) la distribución de las especies en las selvas tropicales es heterogénea y tener varios fragmentos pequeños puede dar oportunidad a conservar más especies; 2) la presencia de fragmentos puede aumentar significativamente la diversidad del paisaje y la probabilidad de sobrevivencia de la biota nativa que es



intolerante a las condiciones fuera de la selva, aunque se ha encontrado que algunas especies de plantas de selva madura pueden sobrevivir fuera de la selva (Martínez-Garza y Howe 2003); 3) pueden servir de alimento y refugio de la fauna migratoria, o de las especies que son capaces de cruzar la matriz y utilizarlos como “puentes de migración” (v. Estrada *et al.* 1993); 4) pueden ser origen de colonización y zonas de restauración. Este último punto es importante de considerar debido a que la completa deforestación extermina virtualmente toda la biota nativa. La restauración puede ser más rápida si se parte desde los fragmentos, los cuales tienen el potencial de regenerar más pronto que un potrero o un pastizal (Gómez-Pompa *et al.* 1972). Por ejemplo, en Los Tuxtlas la riqueza de especies de semillas entre la selva, el bosque ripario (frecuentemente conservado en un fragmento) y los potreros suele ser similar. En este caso se ha sugerido que algunos dispersores como las aves y el viento contribuyen al movimiento de semillas entre estos sitios (Martínez-Garza y González-Montagut 1999). Esto también se ha observado entre los remanentes de selva y árboles aislados en los potreros (Guevara *et al.* 2004, de la Vega-Rivera 2005). Esto indica que en Los Tuxtlas existe el potencial para la regeneración de la selva. No obstante, para obtener éxito en cualquier plan de conservación y recuperación, es imprescindible tomar en cuenta el componente humano de los ecosistemas (Mehta y Kellert 1998, Brechin *et al.* 2002). El uso de recursos y servicios ambientales de los ecosistemas por las comunidades locales es inevitable. Por lo que es imprescindible hacer planes de conservación vinculados a planes de manejo, tomando en cuenta las necesidades de dichas comunidades e involucrarlas en la protección ambiental.

## REFERENCIAS

- Alvarez-Buylla, E.R., R. García-Barrios, C. Lara Moreno y M. Martínez-Ramos. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and perspectives for tropical forest tree species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- Brechin, S.R.; P.R. Wilshusen; C.L. Fortwangler y P.C. West. 2002. Beyond the square wheel: toward a more comprehensive understanding of biodiversity conservation as social and political process. *Society and Natural Resources* 15: 41-64.
- de la Vega-Rivera, A. 2005. El papel de árboles de cítricos sobre la dispersión de semillas en potreros tropicales: implicaciones para la restauración ecológica de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Estrada A., R. Coates-Estrada, D. Meritt, S. Montiel y D. Curiel. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas. *Vegetatio* 107/108: 245-257.
- Gómez-Pompa, A., C. Vásquez-Yanes y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: A nonrenewable resource. *Science* 117: 762-765.
- Guevara, S. J. Laborde, D. y G. Sánchez-Ríos. 2004. Rain forest regeneration beneath the canopy of fig trees isolated in pastures of Los Tuxtlas, Mexico. *Biotropica* 36: 99-108.
- Harms, K.E., S.J. Wright, O. Calderon, A. Hernandez y E.A. Herre. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Nature* 404: 493-495.
- Howe, H.F. y M.N. Miriti. 2000. No questions seed dispersal matters. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 434-36.
- Martínez-Garza, C. y R. González-Montagut. 1999. Seed rain from forest fragments into tropical pastures in Los Tuxtlas, Mexico. *Plant Ecology* 145: 255-265.
- Martínez-Garza, C. y H.F. Howe. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429.
- Mehta, J.N. y S.R. Kellert. 1998. Local attitudes toward community-based conservation policy and programmes in Nepal: a case study in the Makalu-Barum Conservation Area. *Environmental Conservation* 25: 320-333.
- Mendoza, R.E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Nathan, R. y H.C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nathan, R. y R. Casagrandi. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology* 92: 733-746.
- Turner, I.M. y R.T. Corlett. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Wang, B.C. y T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *TREE* 17: 379-85.
- Wright, S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 73-86.

Nombre de archivo: A7  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: SINTESIS Y CONCLUSIONES  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 14/09/2006 6:37  
Cambio número: 2  
Guardado el: 14/09/2006 8:09  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 1 minuto  
Impreso el: 14/09/2006 8:40  
Última impresión completa  
Número de páginas: 4  
Número de palabras: 1.373 (aprox.)  
Número de caracteres: 7.556 (aprox.)

## ANEXO

*Poulsenia armata* (Moraceae). Es un árbol perennifolio de hasta 25 m de altura y de hasta 60 cm de diámetro, tronco generalmente derecho ocasionalmente acanalado. La corteza externa es de color verde oscuro, el desprendimiento de cualquier parte de la planta produce el flujo de un exudado lechoso, el cual se torna cremoso-amarillento momentos después. Las hojas son simples, alternas, en plantas juveniles las hojas son de mayor tamaño en comparación con los adultos, usualmente presentan espinas en la nervadura media inferior, el pecíolo es corto, robusto y con espinas. Es una especie monoica con inflorescencias masculinas y femeninas frecuentemente en la misma axila; cabezuelas masculinas de 1 a 2 cm de largo, ovoides; cabezuelas femeninas de 1 a 2 cm de diámetro, globosas, rodeadas en la base por numerosas brácteas ovoides, pequeñas. Las flores son verdes o amarillas, visitadas por insectos. Florece y fructifica durante todo el año, principalmente de abril a julio. Los frutos son drupas pequeñas con el extremo apical en forma de estrella, agrupadas en pequeñas cabezuelas verdes o verde oscuras de hasta 4 cm de diámetro, brácteas y perianto persistentes y acrescentes, carnosas; estigmas persistentes; cada drupa contiene una semilla de *ca.* 1 cm de diámetro, ovoide aplanada. Los frutos constituyen parte de la dieta de varias especies de monos, murciélagos y prociónidos, los cuales dispersan las semillas (descripción detallada en Pennington y Sarukhán 1998\*).

\* Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Árboles Tropicales de México. Universidad Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México.

*Pseudolmedia oxyphyllaria* (Moraceae). Los árboles adultos de esta especie alcanzan alturas máximas de 25 m y presentan un fuste sin contrafuertes que no rebasa los 70 cm de DAP. Es una de las especies más abundantes en Los Tuxtlas, mostrando abundancias por hectárea de más de 400 individuos (> de 5 cm de altura) y más de 50 individuos (> de 10 de DAP). En un estudio a nivel comunidad *P. oxyphyllaria* ocupó el tercer lugar de plántulas de árboles y lianas y el catorceavo lugar considerando todas las especies del sotobosque (< 1 m de altura). Los meristemos de las ramas terminales inician el crecimiento durante la época de secas, dando lugar a no más de cuatro hojas. Es una especie dioica, no hay caracteres sexuales secundarios para distinguir los sexos y presenta eventos reproductivos estacionales: florece de febrero a abril y fructifica de marzo a mayo. La probabilidad de florecer aumenta con la altura (6% en individuos de 5-10 m y casi del 100% en individuos de 20-25 m). Las flores no presentan néctar o fragancias para atraer polinizadores lo que sugiere polinización por viento. Los frutos son bayas carnosas anaranjadas o rojas, elipsoides de 1.2-1.8 cm de largo y 1.6 cm de ancho, las cuales contienen una semilla café pálido con un peso fresco promedio de 0.86 g. Existe evidencia de que los frutos presentan depredación pre-dispersión: es la segunda especie en importancia para la dieta de la ardilla *Sciurus deppei* y también existe interacción con avispas, aún no determinadas. Los dispersores son tucanes y monos, algunas semillas pueden ser dispersadas más de 50 m, sin embargo casi el 40% de la cosecha de semillas se queda debajo de la copa. Las semillas presentan densidades de 157 semillas/m<sup>2</sup> y sufren de altos niveles de depredación en el suelo (>90%) por ratones (*Heteromys* y *Peromyscus*). Las semillas dan lugar a plántulas durante un periodo de 12 meses, con un pico en la temporada de invierno (diciembre a febrero). Las plántulas miden hasta 7 cm y presentan una mortalidad anual del 30-40% en áreas cerradas de la selva. Los daños son producidos

por patógenos el cual es visible en las hojas (áreas necrozadas, cloróticas o con pudrición) y también por insectos herbívoros y en menor proporción por vertebrados (descripción detallada en Martínez-Ramos *et al.* 1997\*\*).

\*\* Martínez-Ramos, M., G. Ibarra-Manríquez y J. Meave. 1997. *Pseudolmedia oxyphyllaria* (tomatillo). En: González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (editores). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM, CONABIO, México. Pp. 138-143.



a) Fruto maduro y semilla de *P. oxyphyllaria*



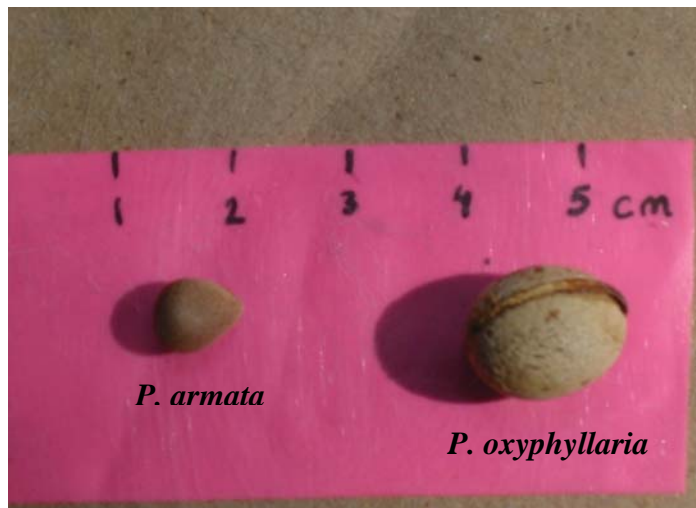
b) Rama con fruto de *P. oxyphyllaria*



c) Fruto maduro y semilla de *P. armata*



d) Rama con fruto joven de *P. armata*



e) Semillas

Nombre de archivo: A8  
Directorio: F:\titulación maestría\Tesis\Doc  
Plantilla: C:\Documents and Settings\Administrador\Datos de programa\Microsoft\Plantillas\Normal.dot  
Título: a)  
Asunto:  
Autor: Laura  
Palabras clave:  
Comentarios:  
Fecha de creación: 02/09/2006 11:04  
Cambio número: 9  
Guardado el: 14/09/2006 8:35  
Guardado por: Laura  
Tiempo de edición: 26 minutos  
Impreso el: 14/09/2006 8:36  
Última impresión completa  
Número de páginas: 4  
Número de palabras: 710 (aprox.)  
Número de caracteres: 3.673 (aprox.)