



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
ECOLOGÍA**

IMPACTO DEL CONTEXTO REGIONAL Y PAISAJÍSTICO SOBRE LA LLUVIA DE SEMILLAS EN BOSQUES TROPICALES FRAGMENTADOS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. MIRIAM SAN JOSÉ Y ALCALDE

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO AGOSTO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

OFICIO CPCB/798/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.


M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día **13 de mayo de 2019**, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** a la alumna **SAN JOSÉ Y ALCALDE MIRIAM**, con número de cuenta **407006579** con la tesis titulada **"Impacto del contexto regional y paisajístico sobre la lluvia de semillas en bosques tropicales fragmentados"**, bajo la dirección del **DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ**:

Presidente: Dra. Ellen Andresen
Vocal: Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega
Secretario: Dr. Miguel Martínez Ramos
Suplente: Dr. Arturo González Zamora
Suplente: Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 24 de julio de 2019


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Primeramente, al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por las becas otorgadas. A Rufford Small Grants (16237-1) y PAPIIT-UNAM (IN-2042150) por el financiamiento del proyecto.

A mi comité tutorial: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez, Dr. Jorge A. Meave del Castillo y Dr. Miguel Martínez Ramos. El Dr. Felipe Pimentel Lopes de Melo participó también en las reuniones tutorales.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM.

A la Estación de Biología Tropical de “Los Tuxtlas”, UNAM

Al Herbario Mexu (UNAM) y al Herbario de Xalapa (INECOL)

A la Estación Biológica de Doñana (Sevilla, España) y el Grupo de Ecología Integrativa a cargo del Dr. Pedro Jordano.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Estos agradecimientos están naturalmente divididos, pues fueron muchas las personas que me apoyaron de una u otra manera a lo largo de este tiempo.

A Víctor Arroyo Rodríguez, asesor y amigo. Quien no dijo que no ante todas mis inquietudes académicas y lejos de eso, me apoyó para realizar ésta y otras investigaciones a lo largo de estos 8 años de conocernos.

A Rosamond Coates, jefa de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, quien me proporcionó todas las facilidades y apoyo para llevar a cabo exitosamente el trabajo de campo.

El trabajo de campo no hubiera sido posible sin la participación de mis guías de campo y amigos, Audon Jamangapé (en la región de la Lacandona) y Santos Pérez (en la región de los Tuxtlas). Audon se ha convertido en mi compadre, amigo y guía a lo largo de estos años en el posgrado. Sin su ayuda, este muestreo simultáneo en dos regiones no hubiera sido posible. Para él, toda mi gratitud. Santos, quien también se ha convertido en un buen amigo, fue indispensable en esas horas manejando por carreteras y brechas entre fragmentos escuchando la misma música una y otra vez. Los alburas y risas que acompañaban los muestreos definitivamente fueron un alivio e hicieron del trabajo de campo una empresa mucho más divertida y ligera. A él también, toda mi gratitud.

A Esteban Martínez, técnico del Herbario Nacional (MEXU, UNAM), quien fue una pieza fundamental de esta investigación al ayudarme a identificar las semillas y de quien aprendí enormemente en mis meses en el herbario. Además del maestro Esteban Martínez, Martha Olvera, Santiago Sinaca, Javier Laborde, Gilberto Jamangapé y Guillermo Ibarra también me ayudaron a identificar algunas especies. A todos ellos muchas gracias.

También quiero dar gracias a Gilberto Jamangapé y Santiago Sinaca, excelentes parataxónomos y personas. Gracias a ellos pude identificar los árboles adultos y posibles fuentes de mis semillas colectadas. Sin su profundo conocimiento sobre las especies de árboles de la selva, este estudio se hubiera dificultado aún más y demorado muchísimo en ser publicado.

A los dueños de las parcelas donde trabajamos desde hace ya algunos años en la región de Marqués de Comillas (Lacandona) y a los dueños de los sitios en Los Tuxtlas. Muchísimas gracias por permitirme a mí y a mis compañeros del laboratorio utilizar sus tierras para nuestros estudios.

Para separar, clasificar, contar y etiquetar las miles de bolsitas con semillas me ayudaron Anaí González, Marisol Pérez, Norma Pérez, José Paxtan, Magdalena (la morena), Martha Aguilar, Pilar Gómez, Daniel Ferreyra, Jocelyn Gutiérrez. A todos ellos muchísimas gracias por su tiempo y paciencia.

A Sergio Nicasio, gran amigo y colega a lo largo de todo el posgrado. Gracias a él y su ñoñez la clasificación de los paisajes y la obtención de las métricas espaciales fueron posibles. Además de que siempre me brindó parte de su tiempo para solucionar todas mis dudas existenciales en R. Para él un agradecimiento muy especial.

Un agradecimiento también muy especial es para Mayitza Ramírez Pinero, quien me recibió siempre en su casa en Xalapa, estuviera o no ella, ayudándome enormemente con la logística del proyecto. Además del apoyo logístico, también el apoyo emocional, las pláticas sobre semillas y otros traumas hicieron posible terminar esta tesis. Muchas gracias mana. ¡Venga Rubiaceae vamos a pasarla Bombacaceae!

A Sofía Monroy, por todos estos años de amistad y apoyo incondicional desde que llegamos a Morelia en 2011; por las charlas, las penas y las crisis del doctorado compartidas. Muchas gracias por sacarme a pasear.

También estoy muy agradecida con las amigas que me recibieron en sus casas en la ciudad de México y que gracias a ellas pude pasar meses en el herbario: Ángela María Mendoza Henao, Valeria Towns y Adriana Garmendia. Muchas gracias.

A Yadira Ansoar, quien me ayudó a editar las imágenes para que quedaran mil veces mejor que como yo las hubiera puesto, además de la motivación brindada en los últimos meses de escritura de la tesis.

A todos mis amigos, conocidos y gente linda que me rodea.

Finalmente, y para cerrar estos agradecimientos con broche de oro, a mi madre. Ella me sigue apoyando en mi sueño de convertirme en científica y ha conocido todos los altibajos que ha implicado esta investigación. A ella, gracias infinitas.

Dedicatoria

A Paul Xavier Weiss Ayala.
Por las risas, chismes y poesías.
Mi mejor amigo por 24 años hasta que lo arrebataron de nuestras vidas.

Aprender sin reflexionar es malgastar la energía.

Confucio (551-478 AC)

Contenido

Lista de figuras.....	3
Lista de cuadros.....	6
Resumen.....	8
Abstract.....	10
Introducción general.....	12
1.1 El cambio de uso de suelo y su efecto sobre la estructura del paisaje	13
1.2 Respuesta de la biodiversidad a los cambios en el paisaje.....	14
1.3 Precauciones en estudios a escala de paisaje: el problema de la escala	18
1.4 Lluvia de semillas en paisajes antrópicos.....	20
1.5 Lluvia de semillas de árboles tropicales: vacíos de información en paisajes antrópicos	24
1.6 Objetivos y justificación.....	26
1.7 Hipótesis generales de trabajo.....	27
<i>Literatura citada</i>	29
Los bosques tropicales perennifolios en México y las regiones de estudio	34
2.1 Introducción	35
2.2 Los Tuxtlas	37
2.3 La Selva Lacandona.....	43
<i>Literatura citada</i>	48
Estructura y composición de la lluvia de semillas en dos regiones tropicales con diferente grado de perturbación.....	52
Resumen.....	53
3.1 Introducción	54
3.2 Métodos	58
3.3 Resultados	64
3.4 Discusión.....	72
<i>Literatura citada</i>	78
The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor	97
Abstract	98
Introduction.....	98
Methods	102
Results	107
Discussion	110

<i>References</i>	113
Supplementary Materials.....	117
Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal...	130
<i>Abstract</i>	131
<i>Introduction</i>	132
<i>Methods</i>	135
<i>Results</i>	139
<i>Discussion</i>	142
Supplementary Material	150
Discusión general	169
6.1 Estructura de la lluvia de semillas en ambas regiones	171
6.2 Escala a la cual la estructura del paisaje tiene mayor efecto sobre la lluvia de semillas	175
6.3 Importancia relativa de diferentes métricas del paisaje sobre la dispersión de semillas	176
6.4 Implicaciones para la restauración ecológica en cada región	178
<i>Literatura citada</i>	181

Lista de figuras

Capítulo I

Figura 1. Modelo conceptual que denota las relaciones potenciales entre las diferentes fuerzas impulsoras de la regeneración que operan a numerosas escalas espacio-temporales en paisajes tropicales fragmentados.

Capítulo II

Figura 1. Mapa de México con la distribución potencial de los distintos tipos de vegetación, incluyendo el bosque tropical perennifolio.

Figura 2. Fotografías de dos paisajes típicos de la región noreste de Los Tuxtlas, Veracruz.

Figura 3. Características climáticas y variación temporal a lo largo del año en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Figura 4. Porción norte de la Reserva de la Biósfera de “Los Tuxtlas” y décadas de mayor deforestación en la región.

Figura 5. Fotografías de algunas especies de la fauna remanente de talla mediana dispersora de semillas en Los Tuxtlas, Veracruz.

Figura 6. Ubicación de la región de estudio en la porción norte de la región de Los Tuxtlas.

Figura 7. Fotografías de algunos paisajes en el municipio de Marqués de Comillas, región de la Selva Lacandona, Chiapas.

Figura 8. Características climáticas y variación temporal a lo largo del año en la región de la Selva Lacandona, Chiapas.

Figura 9. Deforestación en la región de Marqués de Comillas entre 1980 y 2000.

Figura 10. Algunas fotos de la fauna de talla mediana y grande, dispersora de semillas, presente en la Selva Lacandona.

Figura 11. Ubicación de la región de estudio en la porción de Marqués de Comillas en la Selva Lacandona.

Capítulo III

Figura 1. Sitios de muestreo de la lluvia de semillas en dos regiones de bosque tropical en México: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona.

Figura 2. Diseño experimental de la colocación de trampas de semillas (círculos) y de la parcela en la cual se midieron los árboles adultos (cuadrado) en el centro de cada paisaje.

Figura 3. Colecta del material capturado por las trampas para semillas.

Figura 4. Fotos de las especies más abundantes para Los Tuxtlas y la Selva Lacandona.

Figura 5. Proporción de semillas y de especies según su origen (i.e. locales, dispersadas por viento o por animales) en Los Tuxtlas y en la Selva Lacandona.

Figura 6. Comparación de la diversidad de especies comunes 1D (a), de especies dominantes 2D (b) y de la equitatividad (c) de la lluvia de semillas locales, dispersadas por animales y por viento en Los Tuxtlas y en la Selva Lacandona.

Figura 7. Perfiles de diversidad de orden 0, 1 y 2 con las semillas dispersadas en Los Tuxtlas y en la Selva Lacandona.

Figura 8. Frecuencia de especies distribuidas en los sitios de bosque tropical remanente (20 sitios por región) en dos regiones tropicales fragmentadas: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona.

Figura 9. Frecuencia de la proporción de semillas dispersadas por especie para dos regiones tropicales fragmentadas: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona.

Capítulo IV

Figure 1 Location of the study rainforest regions in southeastern Mexico: Los Tuxtlas and Lacandona.

Figure 2 The scale of landscape effect on the seed rain in two Mexican tropical regions, separately assessing for differences between regions (a) landscape metrics (b), response variables (c) and seed origin (d).

Figure S1. Classification of land cover types identified in 40 landscapes (1784-m radius) in the Los Tuxtlas (a) and Lacandona (b) rainforests.

Figure S2. Values of landscape metrics measured in 40 landscapes (20 per region) in the Los Tuxtlas (LTX) and Lacandona (LAC) rainforests, Mexico.

Figure S3. Photography of the seed traps used to collect seed rain from February 2015 to February 2016 in the Lacandona rainforest, Mexico.

Figure S4. Association between landscape size (x-axis) and the strength of the relationship (i.e. percentage of explained deviance, %DE, y-axis) between each landscape attribute and each response variable in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico.

Figure S5. Association between landscape size (x-axis) and the strength of the relationship (i.e. percentage of explained deviance, %DE, y-axis) between each landscape attribute and each response variable in the Lacandona rainforest, Mexico.

Capítulo V

Figure 1. Hypothesized effects of landscape structure on ecological patterns and processes involved in forest regeneration (A). (B) Predicted effects of each landscape metric on the abundance and species richness of wind- and animal-dispersed seeds.

Figure 2. Location of Los Tuxtlas (a) and Lacandona (b) rainforest regions in southeastern Mexico.

Figure 3. Landscape variables included in the set of models (black bars) for the proportion of wind- and animal-dispersed seeds and seed species of the assemblage in Los Tuxtlas and Lacandona rainforests, Mexico.

Figure 4. The most important univariate relationships between seed rain responses and landscape predictors in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, Mexico.

Figure S1. Seed traps used to collect the seed rain from February 2015 to February 2016 in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico.

Lista de cuadros

Capítulo III

Cuadro 1. Resultados esperados para las semillas dispersadas de acuerdo con la hipótesis de estudio.

Cuadro 2. Promedio (\pm DE) de la abundancia, diversidad (riqueza de especies, 0D ; número de especies comunes, 1D ; número de especies dominantes, 2D), y equitatividad ($EF = {}^2D/{}^0D$) de la comunidad de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm en Los Tuxtlas (Veracruz) y en la Selva Lacandona (Chiapas).

Cuadro 3. Abundancia y riqueza de especies de la lluvia de semillas dispersada por viento (anemócoras) y por animales (zoócoras) en dos regiones tropicales fragmentadas del sureste de México: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona.

Cuadro S1. Listado de especies presentes en ambas regiones cuya diferencia en abundancia es > 10 veces entre Los Tuxtlas (LTX) y Lacandona (LAC).

Apéndice 1. Listado de especies de árboles adultos registradas en Los Tuxtlas (Veracruz) y la Selva Lacandona (Chiapas).

Apéndice 2. Listado de especies de semillas de árboles con longitud ≥ 3 mm registradas en Los Tuxtlas (Veracruz) y la Selva Lacandona (Chiapas).

Capítulo IV

Table 1. General characteristics of the two studied regions from southeastern Mexico.

Table 2. Definition and ecological justification of the landscape metrics measured in the present study.

Table 3. Hypothesized effect of regional context, landscape metrics, response variables and seed origins on the scale of landscape effect (SoE) on the seed rain in two tropical regions with different intensity of land-use change.

Table 4. Abundance and species diversity (mean \pm SD) of local and dispersed tree seeds in two fragmented rainforests from southeastern Mexico: Los Tuxtlas and Lacandona.

Table S1. Correlation matrices among landscape metrics in 11 buffer sizes (ranging from 50 ha to 1000 ha) of 40 landscapes in Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions (20 per region).

Table S2. Moran's spatial autocorrelation index (and P-values) for the residuals of the best models for the abundance, species richness (0D), and species diversity (inverse Simpson concentration, 2D) of local seeds and dispersed seeds in the seed rain recorded in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, southeastern Mexico.

Table S3. Deviance explained (R^2), estimates and corresponding significance of the best models selected as the scale of the effect of each landscape predictor on the abundance, species richness

(0D), and species diversity (inverse Simpson concentration, 2D) of local seeds and dispersed seeds in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, southeastern Mexico.

Capítulo V

Table 1. Attributes of the seed rain community structure collected in two Mexican tropical rainforest regions: Los Tuxtlas and Lacandona.

Table S1. Scale of effect (i.e. buffer size) detected for landscape metrics associations with abundance, species richness and species diversity of wind and animal dispersed seeds in Los Tuxtlas and Lacandona.

Table S2. Variance Inflation Factor (VIF) obtained for each variable in the complete models assessing the effect of landscape structure on the dispersed seed rain in two fragmented tropical regions: Los Tuxtlas and Lacandona.

Table S3. Models built for each response variable in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico.

Table S4. Models built for each response variable in the Lacandona rainforest, Mexico.

Table S5. Model-averaged parameter estimates for each landscape variable included in the models for the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, Mexico.

Resumen

La deforestación y la defaunación en regiones tropicales tienen impactos severos sobre la biodiversidad. Sin embargo, su efecto sobre los procesos ecológicos clave, como la dispersión de semillas, aún no es claro. Los paisajes tropicales están sufriendo diferentes cambios de uso de suelo, por lo que pueden presentar diferente estructura espacial, incluyendo diferencias en cobertura forestal remanente, calidad de la matriz, grado de fragmentación y densidad de bordes forestales. Estos cambios espaciales pueden alterar la comunidad de animales (el principal vector de dispersión de plantas en los trópicos), modificando los patrones de dispersión de semillas por animales (zoocoria). Las diferencias climáticas (e.g. incidencia y velocidad del viento) y en la estructura del paisaje entre regiones también puede modificar la dispersión por viento (anemocoria), pero ningún estudio ha evaluado el efecto de la estructura del paisaje sobre la lluvia de semillas dispersadas en regiones florísticamente similares, pero con diferente clima y grado de perturbación antrópica. La selva costera de Los Tuxtlas (LTX), en Veracruz es notablemente más ventosa que la selva Lacandona (LAC), en Chiapas. Estas dos regiones mexicanas han tenido diferentes patrones e historias de cambio de uso del suelo y diferente grado de defaunación. En particular, LTX está más deforestada y defaunada que LAC, y por más tiempo. En esta tesis pruebo si el contexto regional determina el efecto de la estructura del paisaje sobre la composición y la estructura de la lluvia de semillas de árboles dispersadas por viento o por animales. Mi hipótesis general es que la lluvia de semillas zoócoras y anemócoras será más sensible a cambios en la estructura del paisaje en LTX que en LAC. Esto porque LTX es una región más ventosa, y presenta una mayor variación espacial en la estructura del paisaje y en el grado de defaunación, lo que puede promover mayores variaciones espaciales en las limitaciones de fuente y de dispersión. Para probar esta hipótesis registré la lluvia de semillas (> 3 mm) en 40 fragmentos de bosque durante un año y la comparé con la flora local para determinar el origen de las semillas. Con esta información clasifiqué las semillas como semillas locales (no dispersadas), dispersadas por viento y dispersadas por animales. Después estimé algunas métricas de la estructura de la lluvia de semillas, incluyendo abundancia y diversidad. Alrededor de cada fragmento caractericé la estructura del paisaje (i.e. cantidad de bosque maduro, cantidad de áreas abiertas en la matriz, densidad de borde, distancia media entre fragmentos, densidad de fragmentos) en 11 áreas circulares entre 50 y 1000 ha, para identificar la escala espacial que maximiza las respuestas a los cambios en cada métrica de paisaje (i.e., lo que se conoce como ‘escala del efecto’). Una vez determinada la escala del efecto de cada métrica de paisaje, evalué su efecto relativo sobre la lluvia de semillas en cada región. La lluvia de semillas fue casi seis veces más abundante en LTX que en LAC, posiblemente por la mayor abundancia de árboles adultos de especies dispersadas por viento y de semillas pequeñas. Sin embargo, la abundancia promedio de semillas dispersadas por animales fue 2.4 veces menor en LTX que en LAC, probablemente por el mayor grado de defaunación en LTX, el cual genera limitación en dispersión mediada por animales. La diversidad beta entre sitios fue menor en LTX, lo que sugiere un proceso de

homogenización biótica en esta región. Al evaluar la escala del efecto, encontré que el tamaño de paisaje más adecuado fue variable, dependiendo de la variable de respuesta y de la métrica del paisaje. En particular, la abundancia de semillas se relacionó con atributos espaciales de paisajes de menor tamaño en comparación a la diversidad y a la riqueza de especies, posiblemente porque esta última depende de patrones de dispersión de semillas a mayores escalas. El efecto de la cobertura forestal del paisaje sobre la dispersión de semillas fue más fuerte cuando se midió en paisajes de mayor tamaño, quizás debido a la relación que esta métrica de paisaje tiene con la conectividad del paisaje y la dispersión de semillas a larga distancia. En contraste, la calidad de la matriz se relacionó con la lluvia de semillas a menores escalas, probablemente debido a que esta métrica determina la influencia de procesos locales, como los efectos de borde y las dinámicas de suplementación del paisaje. Como se esperaba, el efecto de la estructura del paisaje sobre la dispersión de semillas difirió entre regiones y entre vectores de dispersión (semillas zoócoras y anemócoras). En LTX, las semillas anemócoras disminuyeron fuertemente al aumentar la densidad de borde y aumentaron con las áreas abiertas en la matriz, mientras que en LAC la estructura del paisaje tuvo efectos débiles sobre estas semillas. La estructura del paisaje tuvo un efecto mayor sobre la riqueza de especies dispersadas por animales que sobre su abundancia en ambas regiones. Específicamente, la riqueza fue mayor en paisajes con mayor cobertura forestal y mayor aislamiento, particularmente en LTX. Esto sugiere que en regiones más deforestadas la fauna frugívora remanente en los fragmentos muy aislados tiende a incluir en su dieta un mayor número de especies, aumentando así la riqueza de especies en la lluvia de semillas. Todos estos hallazgos indican que: (1) existe limitación en la dispersión de semillas por animales en LTX y (2) una elevada dispersión de especies anemócoras, lo cual podría causar homogenización biótica a nivel regional; (3) el efecto de la estructura del paisaje sobre la lluvia de semillas depende de la escala a la cual se miden las variables de paisaje, especialmente cuando se evalúan diferentes variables de respuesta y diferentes métricas del paisaje; (4) en regiones más deforestadas y defaunadas la estructura del paisaje tiene mayores efectos sobre la lluvia de semillas; (5) la estructura del paisaje tiene un mayor impacto sobre las semillas dispersadas por viento en regiones más deforestadas y con vientos más intensos (LTX); y (6) la riqueza de semillas dispersadas por animales es más sensible a los cambios en el paisaje que la abundancia de semillas. Este trabajo proporciona evidencia sólida de que en regiones más deforestadas y defaunadas la lluvia de semillas en el interior de los remanentes está dominada por semillas anemócoras y que éstas son fuertemente afectadas por la estructura del paisaje. Finalmente, se recomiendan estrategias de restauración ecológica a escala de paisaje en cada región, enfocadas en la conservación de la fauna frugívora y del proceso de dispersión de semillas en el paisaje.

Abstract

Forest loss and defaunation in tropical regions have severe impacts on biodiversity; yet, their effects on key ecological processes, such as seed dispersal, remains unclear. Tropical landscapes have undergone different changes in land use, so that they present different spatial structure, including differences on the remaining forest cover, the quality of the matrix, the degree of fragmentation and the density of forest edges. These changes can modify the animal community (the main dispersal vector of plants in the tropics), modifying the seed dispersal patterns by animals (zoochory). The climate (e.g., wind speed and incidence) and landscape structure differences between regions may also modify wind dispersal (anemochory), but no study has evaluated the effect of landscape structure on seed rain in floristically similar regions with different degrees of anthropogenic disturbance and climate. The Los Tuxtlas rainforest in Veracruz (LTX) is a coastal region with more wind incidence than the Lacandona rainforest in Chiapas (LAC). These two Mexican regions have suffered different patterns and histories of land use change and defaunation. LTX has suffered a greater degree of deforestation and defaunation than LAC, and for a longer time. In this thesis I test whether and to what extent the regional context determines the effect of landscape structure on the composition and structure of the wind- and animal-dispersed tree seed rain. My hypothesis was that the seed rain would be more sensitive to changes in the landscape structure in more deforested and defaunated regions (LTX > LAC), since these regions would show greater spatial variation in landscape structure (e.g. connectivity), which in turn would cause variations between landscapes in the source and dispersal limitations. To test this hypothesis, I recorded the seed rain (> 3 mm) in 40 forest patches during a year, and compared the species with the local flora to determine the seed origin. With this information I classified the seeds as local (i.e., not dispersed), or wind- and animal-dispersed. Then I estimated several metrics of seed rain structure, including abundance and diversity. Around each patch, I characterized the landscape structure (i.e., percentage of old-growth forest, percentage of matrix openness, forest edge density, mean inter-patch distance, patch density) in 11 circular areas ranging between 50 and 1000 ha, to identify the spatial scale that maximizes responses to changes in each landscape metric (i.e., the so-called 'scale of effect', SoE). Once the SoE of each landscape metric was identified, I determined its relative effect on the seed rain in each region. The seed rain was almost six times more abundant in LTX than in LAC, possibly due to the greater abundance of wind-dispersed and small seeded species adult trees. However, the mean abundance of animal-dispersed seeds was 2.4 times lower in LTX than in LAC, maybe due to the greater degree of defaunation in LTX, which produces limitation in animal seed dispersal. Beta-diversity among sites was lower in LTX, suggesting a process of biotic homogenization in this region. When assessing the SoE, the most suitable landscape size varied, depending on the response variable and the landscape metric. Particularly, the abundance of seeds was related to spatial attributes of landscapes measured at smaller scales, compared to the diversity and species richness, possibly because the latter depends on patterns of seed dispersal measured at larger scales. The effect of landscape forest cover on seed dispersal was stronger when

measured in larger landscapes, possibly due to the relationship that this landscape metric has with connectivity and long-distance seed dispersal. In contrast, matrix quality was related to seed rain at smaller spatial scales, probably because this metric determines the influence of local processes, such as edge effects and landscape supplementation dynamics. As expected, the effects of landscape structure differed between regions and between dispersal vectors (zoochorous and anemochorous seeds). In LTX, anemochorous seeds strongly decreased with edge density and increased with matrix openness, while in LAC landscape structure had weak effects on these seeds. Landscape structure had a stronger effect on species richness than on abundance of animal-dispersed seeds in both regions. Specifically, species richness was higher in landscapes with more forest cover and more isolation, particularly in LTX. This suggests that in more deforested regions the frugivorous fauna remaining in highly isolated fragments tends to include a greater number of species in their diet, thus increasing the number of species in the seed rain. All these findings combined lead to conclude that: (1) there is dispersal limitation for zoochorous species in LTX; (2) there is increased wind dispersal in LTX, which could result in the biotic homogenization at the regional level; (3) the effect of landscape structure on seed rain depends on the scale at which the landscape variables are measured, especially when assessing different response variables and different landscape metrics; (4) in more deforested and defaunated regions, landscape structure has stronger effects on seed rain; (5) landscape structure has a stronger effect on wind-dispersed seeds in more deforested and windier regions (LTX); and (6) regarding animal-dispersed seeds, species richness is more sensitive to changes in the landscape than seed abundance. This study provide evidence that in more deforested and defaunated regions, the seed rain within forest remnants is dominated by anemochorous seeds and that these seeds are strongly affected by landscape structure. Finally, for each region, I suggest some strategies for ecological restoration at the landscape scale focused on the conservation of the frugivorous wildlife and the process of seed dispersal.

Capítulo I

Introducción general



1.1 El cambio de uso de suelo y su efecto sobre la estructura del paisaje

El crecimiento acelerado de la población humana en el mundo ha alterado aproximadamente el 70% de la superficie terrestre de nuestro planeta (Ellis 2011). Las actividades productivas como la agricultura y la ganadería generan cambios de uso de suelo muy rápidos, convirtiendo los ecosistemas naturales en tierras agropecuarias (Gibbs et al. 2010). En 2015 se estimaba que el 37.2% de la superficie estaba dedicada a actividades agrícolas (WBG 2018). Sin embargo, la frontera agrícola se ubica actualmente en regiones tropicales, por lo que los bosques en estas regiones están sufriendo las mayores tasas de deforestación a nivel mundial (FAO 2011, Hansen et al. 2013). En la última década, la deforestación ha incrementado en regiones tropicales, con una pérdida de cobertura forestal equivalente a 2101 km²/año (Hansen et al. 2013). Los cultivos asociados a la deforestación a gran escala en estas regiones son soya, caña de azúcar y palma de aceite (Gibbs et al. 2010).

En América Latina, fenómenos sociales como la migración rural y las prácticas agrícolas locales causan el abandono de tierras de cultivo y el crecimiento de bosques secundarios (i.e., la llamada ‘transición forestal’; Aide et al. 2013). Sin embargo, este fenómeno no es suficiente para contrarrestar la deforestación, pues la implementación de agricultura mecanizada en grandes áreas reduce rápidamente los bosques tropicales de esta región (Gibbs et al. 2010, Aide et al. 2013). Esta situación es verdaderamente preocupante ya que la mayor parte de la biodiversidad mundial se encuentra en estos ecosistemas (Barlow et al. 2018).

Los cambios de uso del suelo descritos arriba modifican los patrones y procesos a escala de paisaje. Dependiendo de la historia de uso de la tierra en una región, se crean paisajes caracterizados por diferentes composiciones y configuraciones espaciales (Fahrig

2003). La composición del paisaje hace referencia a los tipos de coberturas del suelo que están presentes en él y la extensión que ocupa cada una de estas (e.g., el porcentaje del paisaje cubierto por bosque tropical, pastizal, o cultivo de palma). En este sentido, los paisajes pueden ser espacialmente heterogéneos, con diferentes tipos de coberturas (Melo et al. 2013), u homogéneos, con grandes extensiones de un único tipo de cobertura de uso del suelo (Tscharntke et al. 2005). La configuración del paisaje se refiere al arreglo espacial que tienen los diferentes tipos de coberturas (e.g., el grado de fragmentación del bosque, la distancia entre fragmentos de bosque; Fahrig 2005). En conjunto, la composición y la configuración espacial del paisaje componen la denominada estructura o heterogeneidad del paisaje, y estos dos componentes pueden tener efectos contrastantes sobre la biodiversidad (Fahrig et al. 2011). Por lo tanto, para lograr un mejor entendimiento del efecto de la estructura del paisaje sobre la biodiversidad y poder diseñar estrategias de conservación más efectivas, es necesario llevar a cabo estudios a escala de paisaje que permitan evaluar el efecto relativo de cada uno de estos componentes sobre diferentes patrones y procesos ecológicos (Fahrig 2005, Fahrig et al. 2011).

1.2 Respuesta de la biodiversidad a los cambios en el paisaje

La composición y la configuración del paisaje tienen efectos diferentes sobre la biodiversidad. Con respecto a la composición, la cantidad de cobertura forestal es uno de los principales factores que determinan la persistencia de las especies en el paisaje (Fahrig 1997, 2003, 2013, Trzcinsky et al. 1999, Gardiner et al. 2018). El bosque tropical es el hábitat principal de muchas especies de plantas y animales. Su pérdida no sólo afecta negativamente a las especies vegetales por medio de su remoción directa, sino también a los animales con los que interactúan con estas especies. En este contexto, la hipótesis de la

cantidad de hábitat ('hábitat amount hypothesis' en inglés; sensu Fahrig 2013) postula que en fragmentos de hábitat inmersos en una matriz de 'no hábitat', el número de especies en un determinado sitio (i.e., densidad de especies) depende en mayor medida de la cantidad de hábitat disponible en el paisaje que rodea al sitio, más que del tamaño o aislamiento del fragmento donde se encuentra el sitio. Esto se debe a que rara vez las especies animales limitan su actividad a los límites de un fragmento, sino que pueden incluir más de un fragmento dentro de su área de actividad, e incluso pueden incluir elementos de la matriz. Por tanto, para entender patrones y procesos ecológicos a escala local necesitamos considerar patrones espaciales a escala de paisaje, como la cantidad de hábitat.

Los tipos de coberturas del suelo que no son el hábitat principal de la especie de interés son generalmente denominados 'matriz' antrópica. La matriz puede estar compuesta por diferentes coberturas (e.g., pastizales, cultivos), las cuales pueden o no variar en el espacio. A menudo, dichas coberturas son usadas como hábitat temporal o permanente por las especies (ver literatura sobre biogeografía del campo, o 'countryside biogeography' en inglés; Daily et al. 2003, Mendenhall et al. 2014). Por ejemplo, en Costa Rica hasta 70% de los anfibios y 60% de los reptiles son capaces de habitar matrices antrópicas (Mendenhall et al. 2014), mientras que hasta 54% de los mamíferos del bosque pueden ser encontrados en otros tipos de coberturas (Daily et al. 2003). Algunas especies pueden habitar fragmentos de hábitat muy degradados si éstos están rodeados por una matriz que proporcione recursos complementarios (irremplazables) o suplementarios (reemplazables o sustituibles) (i.e., las denominadas dinámicas de complementación y suplementación del paisaje; sensu Dunning et al. 1992). Por ejemplo, muchas especies de primates son capaces de suplementar su dieta con recursos presentes en asentamientos humanos, campos de cultivo y pastizales ganaderos (Galán-Acedo et al. 2019). Sin embargo, algunas matrices, como los pastizales,

no sólo son pobres en recursos para muchas especies, sino que, como se discute a continuación, pueden incrementar el contraste hábitat-matriz, maximizando los llamados ‘efectos de borde’ (Pfeifer et al. 2018).

Cuando la matriz tiene una cobertura más contrastante con la vegetación original, los bordes forestales son más abruptos, lo que incrementa los cambios bióticos y abióticos en los bordes de hábitat (‘efectos de borde’; Murcia 1995, Mesquita et al. 1999). Localmente, estos cambios de las condiciones bióticas pueden ser en la abundancia y en la distribución de las especies, y de las condiciones abióticas, por ejemplo, en la temperatura y la incidencia del viento (Murcia 1995). Los efectos de borde han sido reportados en un gran número de estudios recientes como impulsores importantes de la degradación del hábitat en paisajes fragmentados (Melo et al. 2006, Santos et al. 2008, Tabarelli et al. 2008, Lopes et al. 2009, Putz et al. 2011, Pfeifer et al. 2018). En la Amazonía brasileña, por ejemplo, se ha reportado que los aumentos en la incidencia de luz, viento y temperatura pueden incrementar la mortalidad de árboles adultos en fragmentos con mayor extensión de borde (Laurance et al. 2002). Esto tiene consecuencias también para los animales frugívoros, ya que la mortalidad de árboles adultos puede reducir el alimento y refugio para ellos.

Los bordes forestales pueden incrementar la conectancia del paisaje (Baudry y Merriam 1988). Por ejemplo, una mayor cantidad de borde forestal incrementa la superficie de contacto con otras coberturas y aumenta la probabilidad de que la fauna que se dispersa a través de la matriz encuentre los fragmentos de bosque (Ewers y Didham 2006). La cantidad de borde en el paisaje está determinada por la presencia de fragmentos con formas muy irregulares. Dichas formas son creadas a menudo por la presencia de corredores de vegetación y vegetación ribereña que se conecta con los fragmentos, produciendo formas muy complejas (Benítez-Malvido y Arroyo-Rodríguez 2008). Por otra parte, estos

corredores también pueden funcionar como barreras que frenan los flujos del viento (Damschen et al. 2014).

Otras características de la configuración del paisaje que afectan el mantenimiento de la biodiversidad son la distancia media entre fragmentos de bosque y el número de fragmentos de bosque. El incremento de la distancia entre fragmentos limita el movimiento de algunas especies animales forestales (Pires et al. 2002), lo que puede reducir la probabilidad de colonización de los fragmentos y la persistencia de las poblaciones (i.e., reducir el efecto de rescate, Brown y Kodric-Brown 1977). El efecto de la fragmentación (i.e., el incremento en el número de fragmentos) es controversial, ya que con frecuencia se le confunde con el efecto de la pérdida de hábitat (Fahrig 2018, Fletcher et al. 2018, Fahrig et al. 2019). Sin embargo, controlando el efecto de la pérdida de hábitat, la fragmentación *per se* parece tener efectos débiles sobre la biodiversidad, aunque cuando son significativos, estos son generalmente positivos (Fahrig 2017, Fahrig et al. 2019).

La estructura del paisaje depende en gran medida del contexto regional (i.e. historia y patrón de cambio de uso de suelo), y por lo tanto sus efectos sobre las especies pueden variar entre regiones (Pardini et al. 2010, Villard y Metzger 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2017). Por ejemplo, la hipótesis del umbral de fragmentación postula que las relaciones entre la biodiversidad y la configuración del paisaje son más fuertes en regiones con un grado de deforestación intermedio (30-50% de cobertura forestal remanente; Pardini et al. 2010). Esto se debe a que este contexto regional maximiza la variación en las variables de configuración, lo que puede resultar en respuestas más fuertes a la estructura del paisaje (Villard y Metzger 2014). Por lo tanto, el efecto de la estructura del paisaje sobre las especies no debe ser generalizado a regiones tropicales con diferente proporción de cobertura forestal.

1.3 Precauciones en estudios a escala de paisaje: el problema de la escala

En los estudios de paisaje es fundamental conocer la escala espacial a la cual los atributos del paisaje tienen efecto sobre las especies. Se sabe que la escala a la cual son medidas las variables tiene profundas implicaciones sobre los patrones encontrados (Wiens 1989) y que el efecto de la estructura del paisaje sobre las especies depende de la escala espacial a la cual estos atributos son medidos (Smith et al. 2011, Fahrig 2013, Arroyo-Rodríguez y Fahrig 2014, Jackson y Fahrig 2015). Como muestran estudios recientes, el efecto de ciertas variables de la estructura del paisaje es evidente sólo a ciertas escalas espaciales (i.e., ‘escala del efecto’; Smith et al. 2011, Jackson y Fahrig 2015). Por ejemplo, la cantidad de hábitat tiene una mayor importancia para la riqueza de aves que la matriz o que la fragmentación, cuando son medidas en escalas espaciales mayores; mientras que en escalas espaciales menores, la fragmentación tiene mayor importancia (Smith et al. 2011). Por lo tanto, es necesario identificar la escala del efecto e identificar cuáles son los factores que determinan esta escala (Miguet et al. 2016, Suárez-Castro et al. 2018).

Conocer la escala del efecto no se trata únicamente de un aspecto metodológico indispensable, sino que tiene implicaciones ecológicas y de conservación muy importantes (Smith et al. 2011, Fahrig 2013, Arroyo-Rodríguez y Fahrig 2014, Jackson y Fahrig 2015, Miguet et al. 2016). Por ejemplo, desde el punto de vista ecológico, el hecho de que una métrica de paisaje particular tenga un efecto mayor a una escala determinada indica que dicha escala es la escala a la cual actúan los procesos y los mecanismos que determinan el patrón observado. Desde el punto de vista de conservación, si una métrica (e.g., cobertura forestal) tiene un efecto mayor a una escala (e.g., 1000 ha), esto implica que los proyectos de conservación enfocados en el manejo de dicha métrica deben ejecutarse a dicha escala.

Dada la importancia de la escala del efecto, recientemente Miguet et al. (2016) propusieron varias hipótesis sobre los determinantes de la escala del efecto.

Las hipótesis propuestas por Miguet et al. (2016) establecen que existen al menos cinco factores que pueden influir en la escala del efecto: (1) los rasgos de la especie, (2) la métrica del paisaje, (3) la respuesta biológica evaluada (e.g., abundancia vs. presencia), (4) factores indirectos, y (5) el contexto regional del estudio. Los rasgos de las especies con más importancia para la escala del efecto son los que están relacionados con su movilidad (e.g., distancia de dispersión, ámbito hogareño). La escala del efecto debería ser mayor para especies más móviles porque son afectadas por las condiciones ambientales presentes en extensiones espaciales mayores. Con respecto a las variables del paisaje, aquellas que afectan mayormente las interacciones entre individuos y su ambiente dentro del ámbito hogareño (e.g., la reproducción) podrían tener escalas del efecto menores que las que afectan el éxito en la dispersión. Por otra parte, las respuestas biológicas que dependen de procesos que actúan en escalas temporales mayores (e.g., riqueza de especies) deberían tener escalas del efecto mayores con respecto a las que dependen de procesos que actúan en escalas temporales menores (e.g., abundancia). Lo anterior se debe a que se espera que los procesos que operan en escalas de tiempo mayores (e.g. colonización, extinción) provengan de distancias más largas. Finalmente, diferencias en características ambientales, en la estructura del paisaje y en los rasgos de las especies entre regiones pueden también afectar la escala del efecto.

Algunas de las hipótesis con relación a la escala del efecto han sido probadas empíricamente (Smith et al. 2011, Jackson y Fahrig 2015) y/o por medio de modelación matemática (Jackson y Fahrig 2012), particularmente las relacionadas con los rasgos de las especies y con la variable de respuesta (Miguet et al. 2016). Sin embargo, no se conocen las

diferencias relativas en la escala del efecto entre diferentes métricas del paisaje y no existen estudios que evalúen las diferencias en la escala del efecto entre regiones. Además, estas hipótesis solamente han sido probadas en especies animales, por lo cual se desconoce cómo responden las plantas. Más aún, ningún trabajo hasta la fecha ha puesto a prueba dichas hipótesis para el caso de la dispersión de semillas (Suárez-Castro et al. 2018).

1.4 Lluvia de semillas en paisajes antrópicos

Los cambios bióticos y abióticos en paisajes fragmentados descritos en las secciones previas pueden afectar directa o indirectamente a los mecanismos que promueven la llegada de semillas a un sitio (i.e., lluvia de semillas) y con ello a la regeneración natural del bosque (Figura 1). La lluvia de semillas es de gran importancia para la regeneración del bosque tropical, ya que en este sistema el banco de semillas tiene una viabilidad temporal muy limitada (Garwood 1989, Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993, Alves y Metzger 2006). En general, la lluvia de semillas refleja la composición y la estructura de la comunidad local de árboles adultos y la dispersión de especies desde otros sitios (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). Entonces, la lluvia de semillas en un sitio depende de que haya fuentes de semillas (i.e., adultos en reproducción) y de que haya dispersión.

La fuente de semillas está determinada por la fecundidad y la densidad de individuos reproductivos de cada especie (Clark et al. 1998), así como por la composición de la flora local (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). La limitación en la fuente hace referencia a un número insuficiente de semillas: simplemente no hay suficientes semillas para colonizar todos los sitios aun si las semillas están distribuidas uniformemente entre los sitios (Clark et al. 1998, Muller-Landau et al. 2002). La producción de semillas puede

depender, entre otros factores, de la abundancia y la diversidad de polinizadores, pues la gran mayoría (ca. 94%) de las especies de plantas en bosques tropicales son polinizadas por animales (Ollerton et al. 2011).

La dispersión de semillas se refiere al movimiento de las semillas que las aleja del árbol parental. Las semillas pueden ser dispersadas por vectores bióticos (i.e., animales) o abióticos (e.g., viento, agua, gravedad; Howe y Smallwood 1982). Las semillas dispersadas por animales son denominadas zoócoras y las dispersadas por viento, anemócoras. La dispersión de semillas es un proceso crítico, pues tanto la estructura como las dinámicas de las poblaciones y las comunidades de plantas pueden estar afectadas fuertemente por la distribución y la abundancia de las semillas dispersadas (Nathan y Muller-Landau 2000, Muller-Landau et al. 2002). La limitación en la dispersión se define como el fracaso de una planta de llegar a un sitio disponible (Terborgh et al. 2011). Este fracaso está determinado por la falta de disponibilidad del vector de dispersión. La defaunación puede tener un gran efecto negativo en la dispersión de semillas (Dirzo et al. 2014), ya que la fauna de mayor tamaño puede dispersar más semillas y semillas más grandes (Chen y Moles 2015). Por ejemplo, el tamaño del pico en las aves determina el tamaño de la semilla que puede ser tragada y dispersada fuera de la copa del árbol parental (Wheelwright 1985). Esto es particularmente importante en los bosques tropicales húmedos, donde hasta el 90% de las plantas son dispersadas por animales (Howe y Smallwood 1982, Jordano 2000).

Muchas de las semillas que llegan a un sitio germinan dependiendo de factores tanto bióticos (e.g., depredación y dispersión secundaria de las semillas), como abióticos (e.g., condiciones del suelo y del microclima), lo que puede producir diferentes comunidades de plántulas (Nathan y Muller-Landau 2000). Algunas de estas plántulas sobreviven y crecen para formar comunidades de plantas jóvenes que eventualmente pueden convertirse en

adultos. Cada uno de estos estadios es afectado por numerosos factores (e.g., clima, suelo) y procesos bióticos (e.g., polinización, frugivoría) locales, los cuales en conjunto representan los principales agentes directos que determinan la regeneración del bosque (Wang y Smith 2002; Figura 1). Estos factores y procesos actúan a diferentes escalas espaciales (Arroyo-Rodríguez et al. 2017; Figura 1).

Los cambios en la estructura del paisaje pueden afectar la dispersión de semillas, tanto zoócoras, como anemócoras. Como ya se mencionó, los animales pueden verse fuertemente afectados por las condiciones presentes en los paisajes modificados, afectando a su vez la dispersión de semillas zoócoras (MacConkey et al. 2012). Por ejemplo, se ha observado una disminución de especies zoócoras en la lluvia de semillas en paisajes con menor cobertura forestal (Jesus et al. 2012). Estos paisajes están conformados generalmente por fragmentos pequeños y aislados (Fahrig 2003), en los que tienden a desaparecer los dispersores de semillas grandes, principalmente fauna de talla mediana y grande (e.g. primates, ungulados, crácidos) (Peres 2001, Michalsky y Peres 2007, Markl et al. 2012, Garmendía et al. 2013, Gibson et al. 2013). Estos cambios en la comunidad animal pueden tener efectos negativos sobre la regeneración del bosque y la dispersión de semillas se puede ver limitada (Mendoza y Dirzo 2007, Markl et al. 2012, McConkey y O’Farrill 2016). En contraste, la presencia de corredores de hábitat y la cercanía entre fragmentos puede facilitar el movimiento de los animales a través del paisaje (Arnold et al. 1993, Baum et al. 2004, Saura et al. 2014), y así favorecer la dispersión de semillas por animales. Finalmente, la densidad de bordes forestales en el paisaje puede alterar los patrones de dispersión de semillas a través de cambios en la conducta y la abundancia de los animales dispersores (Levey et al. 2005, Ewers y Didham 2006).

A diferencia de lo que sucede con las especies zoócoras, la pérdida de cobertura forestal puede beneficiar la dispersión de especies anemócoras. En particular, en paisajes con matrices abiertas (i.e., coberturas no arboladas), el flujo de viento hacia los remanentes de bosque se incrementa (Saunders et al. 1991), lo que a su vez puede aumentar la distancia de dispersión de las especies anemócoras (Nathan et al. 2002). Dado que los bordes pueden constituir barreras físicas para el flujo del viento, el ingreso de semillas anemócoras hacia el interior de los fragmentos de bosque puede ser menor en paisajes con mayor densidad de borde. Por otro lado, se ha observado que la lluvia de semillas en los bordes tiende a estar dominada por semillas de menor tamaño y con una mayor proporción de semillas dispersadas por viento (Melo et al. 2006). Finalmente, existen evidencias de que en sitios fuertemente defaunados y deforestados las semillas anemócoras tienden a dominar la lluvia de semillas (Wright 2005).

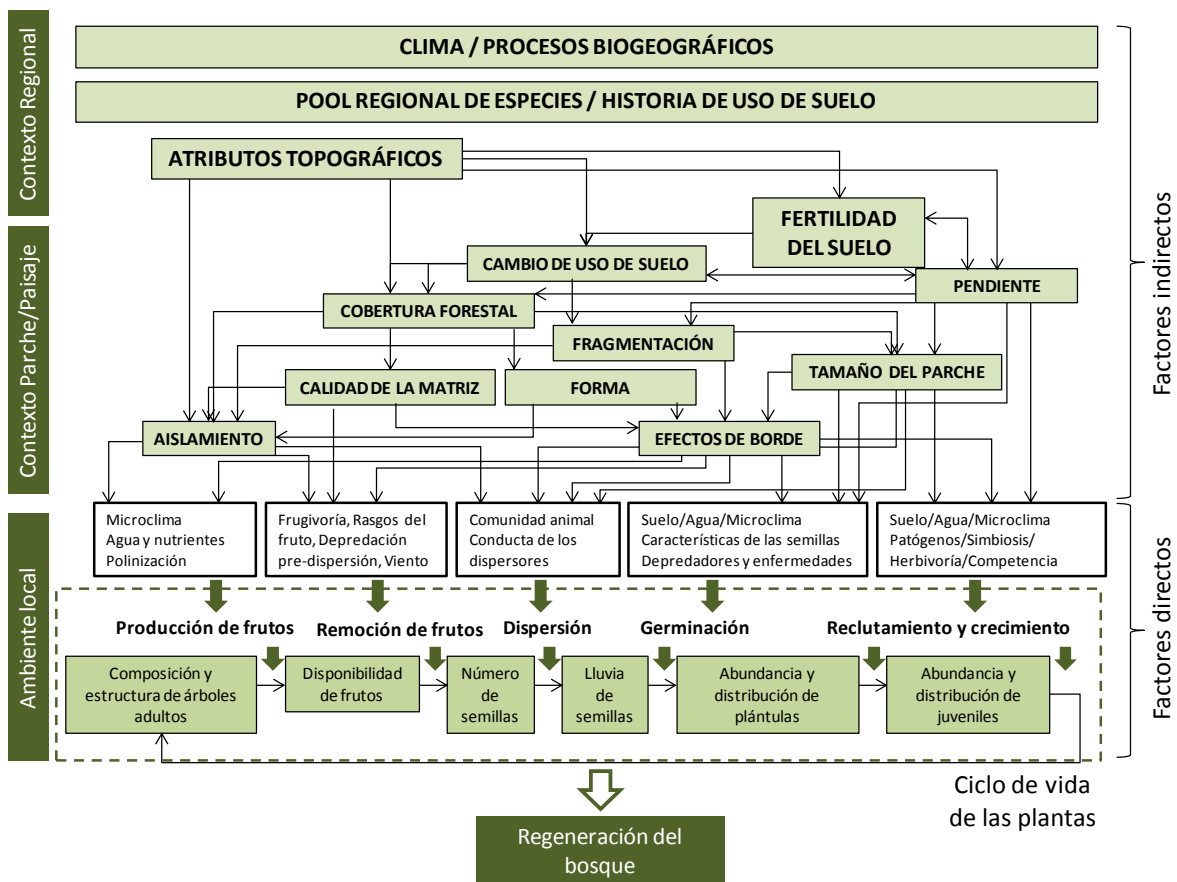


Figura 1. Modelo conceptual que muestra las relaciones potenciales entre las fuerzas directas e indirectas que impulsan la regeneración del bosque, y que operan a diferentes escalas espacio-temporales en paisajes tropicales fragmentados. Los procesos (en negritas) generan patrones (recuadros verdes) en el ciclo de vida de las plantas (recuadro punteado), el cual está influenciado por el ambiente local y sus factores directos. Los patrones y los procesos también están determinados por los atributos del fragmento (e.g., tamaño, forma y aislamiento), los cuales también dependen del contexto regional y paisajístico (modificado de Arroyo-Rodríguez et al. 2017).

1.5 Lluvia de semillas de árboles tropicales: vacíos de información en paisajes antrópicos

A pesar de los avances de conocimiento descritos arriba, los estudios sobre la lluvia de semillas han enfocado sus esfuerzos en el entendimiento del papel de predictores a escala local, por lo que los efectos de las métricas de paisaje sobre este proceso ecológico son poco conocidos. Hasta donde sé, el único trabajo que existe es el de Jesus et al. (2012), quienes evaluaron el efecto del tamaño del fragmento, el número de fragmentos, la

distancia entre fragmentos y la densidad de borde sobre la lluvia de semillas zoócoras y anemócoras en el bosque Atlántico, en Brasil. Este estudio les permitió concluir que tanto el tamaño del fragmento como la densidad de fragmentos incrementan la abundancia de especies zoócoras y disminuyen la de especies anemócoras. Sin embargo, dicha conclusión no es confiable, ya que los autores evaluaron las métricas de paisaje a una sola escala (i.e., en paisajes de 200 ha). Dado que el efecto del paisaje depende de la escala a la cual se mide cada métrica del paisaje (Jackson y Fahrig 2015), es importante llevar a cabo estudios multiescalares para conocer la escala del efecto, i.e. la escala a la cual cada métrica tiene mayor impacto sobre cada variable de respuesta (Fahrig 2013). Además, es muy importante identificar cuáles son los principales predictores de la escala del efecto sobre procesos ecológicos como la dispersión de semillas (Suárez-Castro et al. 2018).

Otro aspecto no estudiado, es cómo varía la respuesta de la lluvia de semillas a la estructura del paisaje entre regiones. Jesus et al. (2012) llevaron a cabo su estudio en una sola región, por lo que no sabemos si sus resultados pueden ser extrapolables a otras regiones con diferentes patrones e historias de uso de suelo. Con base en modelos teóricos como la hipótesis del umbral de fragmentación (sensu Villard y Metzger 2014), cabría esperar que el contexto regional determine el efecto de la estructura del paisaje sobre la dispersión de semillas, especialmente el efecto de la configuración del paisaje. Por ello, es necesario llevar a cabo estudios comparativos en regiones con diferente nivel de deforestación y defaunación para entender mejor los mecanismos subyacentes a la regeneración natural de los bosques y poder desarrollar estrategias de manejo más efectivas para cada contexto específico.

1.6 Objetivos y justificación

El objetivo general de esta tesis fue evaluar el impacto de la estructura espacial del paisaje (i.e., el porcentaje de cobertura forestal remanente, la densidad de fragmentos, la distancia media entre fragmentos, la densidad de borde y el porcentaje de áreas abiertas en la matriz) sobre la lluvia de semillas. Para entender cómo varía dicho impacto entre regiones con diferente clima y distinta historia de uso de suelo, la presente tesis compara la respuesta de la lluvia de semillas a los cambios en el paisaje en dos regiones contrastantes: la relativamente mejor conservada Selva Lacandona (LAC), en Chiapas, y la región más ventosa, y más deforestada y defaunada de Los Tuxtlas (LTX), en Veracruz. Para conocer el contexto de cada una de las dos regiones de estudio, en el Capítulo II se da la información detallada de ambas.

Los objetivos particulares que son desarrollados en diferentes capítulos son:

- (1) Identificar el origen (i.e., semillas locales o dispersadas), composición de especies y estructura de la lluvia de semillas en cada una de las dos regiones estudiadas (Capítulo III).
- (2) Conocer las diferencias en la escala del efecto del paisaje entre variables de respuesta (riqueza, diversidad y abundancia), entre variables explicativas y entre regiones (Capítulo IV).
- (3) Evaluar qué métricas del paisaje tienen mayor impacto sobre cada variable de respuesta en cada región (Capítulo V).
- (4) Discutir las implicaciones generales de los resultados obtenidos para la regeneración de bosques tropicales fragmentados (Discusión general, Capítulo VI).

Este estudio es de gran relevancia teórica y práctica, pues contribuirá a entender cómo afecta el contexto regional (e.g., la historia de uso del suelo, el grado de defaunación) y el contexto paisajístico (e.g., la cantidad de bosque remanente, el grado de fragmentación del bosque, el tipo de matriz) a la regeneración de los bosques tropicales. Esta información es fundamental para evaluar las posibles trayectorias sucesionales en paisajes fragmentados y diseñar e implementar estrategias de conservación y manejo que favorezcan la regeneración del bosque. La regeneración del bosque, y con ello el mantenimiento de la biodiversidad, es clave para asegurar el bienestar humano (Díaz et al. 2006, Newbold et al. 2016).

1.7 Hipótesis generales de trabajo

Con base en los antecedentes revisados en las secciones previas, se planteó que el impacto de los cambios en la estructura espacial del paisaje sobre la composición y la estructura de la lluvia de semillas depende del contexto regional en el que se encuentren los paisajes. Particularmente, en regiones más deforestadas y defaunadas se esperaría mayor limitación de dispersión, especialmente en especies dispersadas por animales (zoócoras), generando lluvias de semillas empobrecidas (bajo número de semillas de pocas especies), las cuales están dominadas por especies anemócoras y fuertemente dependientes de la estructura del paisaje. A partir de esta hipótesis se predijo que la lluvia de semillas sería más sensible a la estructura del paisaje en LTX que en LAC.

Si existe una mayor limitación en la dispersión en LTX que en LAC, la abundancia y diversidad de semillas sería menor en LTX, particularmente de especies dispersadas por animales. Además, si la dispersión de especies anemócoras domina, esto puede causar un

proceso de homogenización en la lluvia de semillas. Así, se esperaba que la diversidad beta en la lluvia de semillas dispersadas sería menor en LTX que en LAC.

Por medio de la comparación del origen y la estructura de la lluvia de semillas de cada una de las dos regiones de estudio, se esperaba que hubiera una mayor limitación en la dispersión en LTX que en LAC, lo que limitaría la abundancia y diversidad de semillas, particularmente de especies zoócoras. Además, debido a la menor cobertura forestal y el mayor grado de defaunación en LTX, aunado a la mayor influencia de los vientos en esta región, se esperaba que ahí existiera una menor limitación en la dispersión de semillas anemócoras. En síntesis, se esperaba que la diversidad beta en la lluvia de semillas dispersada fuera menor en LTX que en LAC.

Asimismo, se espera que la escala del efecto del paisaje sobre la lluvia de semillas dependa del contexto regional, de la métrica del paisaje, de la variable de respuesta y de la capacidad de dispersión de las especies (Miguet et al. 2016). En particular, se espera una mayor escala del efecto en LTX que en LAC; una mayor escala del efecto en la cobertura forestal que en las áreas abiertas en la matriz o en la densidad de borde; y una mayor escala del efecto en la riqueza de especies que en la abundancia (ver Tabla 1, Capítulo IV). Finalmente, se esperaba que las semillas locales estuvieran afectadas por la estructura del paisaje medida a escalas espaciales menores (i.e. factores locales) que las semillas dispersadas, especialmente las zoócoras, las cuales tienen distancias de dispersión mayores que las semillas anemócoras (Clark et al. 2005).

Por último, se esperaba que el efecto de la estructura del paisaje sobre la lluvia de semillas dependiera del contexto regional (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). En particular, siguiendo la hipótesis del umbral de fragmentación (Pardini et al. 2010, Villard y Metzger 2014), la estructura del paisaje estaría más relacionada con la lluvia de semillas en la región

con mayor deforestación y defaunación (i.e., LTX). Las semillas anemócoras se verían favorecidas en paisajes con menor cobertura forestal, menor densidad de borde, menor aislamiento, mayor cantidad de áreas abiertas en la matriz y mayor fragmentación. Por otro lado, las semillas dispersadas por animales se beneficiarían en paisajes con mayor cobertura forestal, mayor densidad de borde, mayor fragmentación, menor aislamiento y menor cantidad de áreas abiertas en la matriz.

Literatura citada

- Aide T.M., Clark M.L., Grau H.R., López-Carr D., Levy M.A., Redo D., et al. 2013. Deforestation and reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Alves L.F. y Metzger J.P. 2006. Forest regeneration in secondary forest areas at Morro Grande Forest Reserve, Cotia, SP. *Biota Neotropica* 6(2), bn00406022006.
- Arnold G.W., Steven D.E., Weeldenburg J.R. y Smith E.A. 1993. Influences of remnant size, spacing pattern and connectivity on population boundaries and demography in Euros *Macropus robustus* living in a fragmented landscape. *Biological Conservation* 64:219–230.
- Arroyo-Rodríguez V. y Fahrig L. 2014. Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* 76:901–909.
- Arroyo-Rodríguez V., Melo F.P.L., Martínez-Ramos M., Bongers F., Chazdon R., Meave J.A., Norden N., Santos B.A., Leal, I.R. y Tabarelli M. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Barlow J., França F., Gardner T.A., Hicks C.C., Lennox G.D., Berenguer E., et al. 2018. The future of hyperdiverse tropical ecosystems. *Nature* 559:517–526.
- Baudry J. y Merriam H.G. 1988. Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. En: Schreiber K.F. (ed) *Connectivity in landscape ecology. Proceedings of the 2nd international seminar of the International Association of Landscape Ecology. Münstersche Geographische Arbeiten, Münster*, pp. 23–28.
- Baum K.A., Haynes K.J., Dilleuth F.P. y Cronin J.T. 2004. The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology* 85:2671–2676.
- Benítez-Malvido J. y Arroyo-Rodríguez V. 2008. Habitat fragmentation, edge effects and biological corridors in tropical ecosystems. En: Del Claro K., Oliveira P.S., Rico-Gray V., Ramírez A., Almeida A.A., Bonet A., et al. (eds). *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. International Commission on Tropical Biology and Natural Resources. UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, Reino Unido.
- Brown J.H. y Kodric-Brown A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology* 58:445–449.
- Chazdon R.L. 2014. *Second growth. The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. The University of Chicago Press, Chicago.

- Chen S.C. y Moles A.T. 2015. A mammoth mouthful? A test of the idea that larger animals ingest larger seeds. *Global Ecology and Biogeography* 24:1269–1280.
- Clark J.S., Macklin E. y Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68:213–235.
- Clark C.J., Poulsen J.R., Bolker B.M., Connor E.F. y Parker V.T. 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86:2684–2694.
- Daily G., Ceballos G., Pacheco J., Suzán G. y Sánchez-Azofeifa A. 2003. Countryside biogeography of Neotropical mammals: conservation opportunities in agricultural landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology* 17:1814–1826.
- Damschen E.I., Baker D.V., Bohrer G., Nathan R., Orrock J.L., Turner J.R., et al. 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:3484–3489.
- Díaz S., Fargione J., Chapin III F.S. y Tilman D. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4(8), e277.
- Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B. y Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.
- Dunning J.B., Danielson B.J. y Pulliam R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175.
- Ellis E.C. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369:1010–1035.
- Ewers R.M. y Didham R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.
- Fahrig L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* 61:603–610.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487–515.
- Fahrig L. 2005. When is a landscape perspective important? En: Wiens J.A. y Moss M.R. (eds). *Issues and perspectives in landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 3–10.
- Fahrig L., Baudry J., Brotons L., Burel F.G., Crist T.O., Fuller R. J., et al. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters* 14:101–112.
- Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* 40:1649–1663.
- Fahrig L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 48:1–23.
- Fahrig L. 2018. Habitat fragmentation: A long and tangled tale. *Global Ecology and Biogeography* 28:33–41.
- Fahrig L., Arroyo-Rodríguez V., Bennett J.R., Boucher-Lalonde V., Cazetta E., Currie D.J., et al. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* 230:179–186.
- FAO. 2011. *Situación de los bosques del mundo 2011*. Food and Agriculture Organization, Roma.
- Fletcher Jr R.J., Didham R.K., Banks-Leite C., Barlow J., Ewers R.M., Rosindell J., et al. 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biological Conservation* 226:9–15.

- Galán-Acedo C., Arroyo-Rodríguez V., Andresen E., Verde-Arregoitia L.D., Vega E., Peres C.A. y Ewers R. 2019. The conservation value of human-modified landscapes for the world's primates. *Nature Communications* 10:152.
- Gardiner R., Bain G., Hamer R., Jones M.E. y Johnson C.N. 2018. Habitat amount and quality, not patch size, determine persistence of a woodland-dependent mammal in an agricultural landscape. *Landscape Ecology* 33:1837–1849.
- Garmendia A., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A., Naranjo E. y Stoner K.E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331–344.
- Garwood N.C. 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck M.A., Parker V.T. y Simpson R.L. (eds). *Ecology of Soil Seed Banks*. Academic Press, Inc., Nueva York, pp. 9–21.
- Gibbs H.K., Ruesch A.S., Achard F., Clayton M.K., Holmgren P., Ramankutty N. y Foley J.A. 2010. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 107:16732–16737.
- Gibson L., Lynam A.J., Bradshaw C.J.A., He F., Bickford D.P., et al. 2013. Near-complete extinction of native small mammal fauna 25 years after forest fragmentation. *Science* 341:1508–1510.
- Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342: 850–853.
- Howe H.F. y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228.
- Jackson H.B. y Fahrig L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* 24:52–63.
- Jesus F.M., Pivello V.R., Meirelles A.T., Franco G.A.D.C. y Metzger J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation* 23:1126–1136.
- Laurance W.F., Lovejoy T.E., Vasconcelos H.L., Bruna E.M., Didham R.K., Stouffer P., et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16:605–618.
- Levey D.J., Bolker B.M., Tewksbury J.J., Sargent S. y Haddad N.M. 2005. Effects of landscape corridors on seed dispersal by birds. *Science* 309:146–148.
- Lopes A.V., Girão L.C., Santos B.A., Peres C.A. y Tabarelli M. 2009. Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic Forest fragments. *Biological Conservation* 142:1154–1165.
- Markl J. S., Schleuning M., Forget P.M., Jordano P., Lambert J.E., Traveset A., et al. 2012. Meta-Analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26:1072–1081.
- Martinez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299–318.
- McConkey K.R., Prasad S., Corlett R.T., Campos-Arceiz A., Brodie J.F., Rogers H., Santamaria L. 2012. Seed dispersal in changing landscapes. *Biological Conservation* 146:1–13.
- McConkey K.R. y O'Farrill G. 2016. Loss of seed dispersal before the loss of seed dispersers. *Biological Conservation* 201:38–49.
- Melo F.P.L., Dirzo R. y Tabarelli M. 2006. Biased seed rain in forest edges: evidences from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132:50–60.

- Melo F.P.L., Arroyo-Rodríguez V., Fahrig L., Martínez-Ramos M. y Tabarelli M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:462–468.
- Mendenhall C.D., Karp D.S., Meyer C.F.J., Hadley E.A. y Daily G.C. 2014 Predicting biodiversity change and averting collapse in agricultural landscapes. *Nature* 509:213–217.
- Mendoza E. y Dirzo R. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116:1841–1852.
- Mesquita R.C.G., Delamônica P. y Laurance W.F. 1999. Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91:129–134.
- Michalski F. y Peres C.A. 2007. Disturbance mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21:1626–1640.
- Miguet P., Jackson H.B., Jackson N.D., Martin A.E. y Fahrig L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31:1177–1194.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58–62.
- Nathan R. y Muller-Landau H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278–285.
- Nathan R., Horn H.S., Chave J. y Levin S.A. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. En: Levey D.J., Silva W.R. y Galetti M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Great Britain, pp. 69–82.
- Newbold T., Hudson L.N., Arnell A.P., Contu S., De Palma A., Ferrier S., et al. 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353:288–291.
- Ollerton J., Winfree R. y Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326.
- Pardini R., de Arruda Bueno A., Gardner T.A., Prado P.I. y Metzger J.P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one* 5(10): e13666.
- Peres C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490–1505.
- Pfeifer M., Lefebvre V., Peres C.A., Banks-Leite C., Wearn O.R., et al. 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187–191.
- Pires A.S., Lira P.K., Fernandez F.A.S., Schittini G.M. y Oliveira L.C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* 108:229–237.
- Santos B.A., Peres C.A., Oliveira M.A., Grillo A., Alves-Costa C.P. y Tabarelli M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic Forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* 141:249–260.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. y Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Saura S., Bodin Ö. y Fortin M.J. 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51:171–182.

- Smith A.C., Fahrig L. y Francis C.M. 2011. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34:103–113.
- Suárez-Castro A.F., Simmonds J.S., Mitchell M.G.E., Maron M. y Rhodes J.R. 2018. The scale-dependent role of biological traits in landscape ecology: a review. *Current Landscape Ecology Reports* 3:12–22.
- Tabarelli M., Lopes A.V. y Peres C.A. 2008. Edge-effects drive tropical forest fragments towards an early-successional system. *Biotropica* 40:657–661.
- Terborgh J., Alvarez-Loayza P., Dexter K., Cornejo F. y Carrasco C. 2011. Decomposing dispersal limitation: limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology* 99:935–944.
- Trzcinski M.K., Fahrig L. y Merriam G. 1999. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications* 9:586–593.
- Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I. y Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters* 8:857–874.
- Vázquez-Yanes C. y Orozco-Segovia A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69–87.
- Villard M.A. y Metzger J.P. 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51:309–318.
- Wang B.C. y Smith T.B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17:379–385.
- Wiens J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3:385–397.
- World Bank Group. 2018. Agricultural land. Food and Agriculture Organization. <https://data.worldbank.org/indicator/ag.lnd.agri.zs>
- Wheelwright N.T. 1985. Fruit-size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology* 66:808–818.

Capítulo II

Los bosques tropicales perennifolios en México y las regiones de estudio



2.1 Introducción

Los bosques tropicales perennifolios en México son de gran importancia biológica ya que representan la porción más norteña de este ecosistema en el continente americano (Miranda y Hernández-X. 1963, Rzedowski 1978). Este tipo de vegetación ocupaba hasta hace un siglo aproximadamente el 10% de la superficie del país; sin embargo, recientemente sólo el 0.72% del territorio presenta una vegetación boscosa primaria, pues el resto está ocupado por zonas agrícolas, pastizales artificiales y diferentes comunidades vegetales secundarias (Challenger y Soberón 2008; Figura 1). La transformación de bosques en pastizales artificiales se ha acelerado en las últimas cinco décadas. Para este fin se acostumbra desmontar y quemar la vegetación existente, sobre todo la secundaria, y sembrar gramíneas, en su mayoría exóticas. En la actualidad existe la tendencia de ampliar este tipo de aprovechamiento de la tierra en los estados de Campeche, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Quintana Roo, Chiapas y Yucatán (Global Forest Watch 2018). Por su parte, la agricultura intensiva se concentra principalmente en terrenos aluviales, siendo las principales plantas cultivadas la caña de azúcar, el maíz, la palma de aceite, los cítricos, el plátano, el mango y algunos otros frutales (Rzedowski 2006). Las zonas donde mejor se preservan los bosques tropicales perennifolios son algunas porciones de la Península de Yucatán, Calakmul, la selva Lacandona, la selva de El Ocote en Chiapas, así como la región del Uxpanapa en el límite entre Chiapas, Oaxaca y Veracruz (Sánchez-Colón et al. 2009).

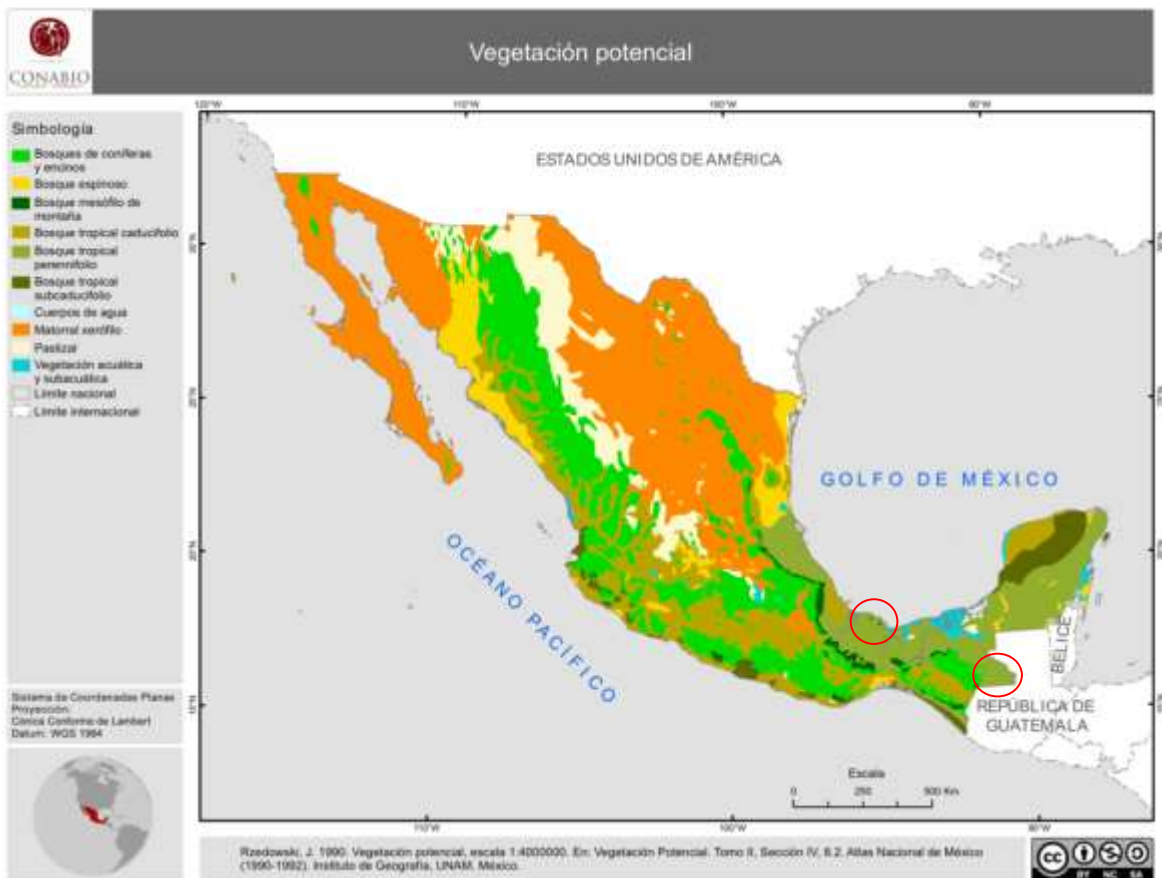


Figura 1. Distribución potencial de los distintos tipos de vegetación natural de México, incluyendo el bosque tropical perennifolio. Los círculos rojos señalan la ubicación de las dos regiones de estudio, Los Tuxtlas, en la costa del Golfo de México, y la Selva Lacandona, en la frontera con Guatemala.

Los Tuxtlas y la Selva Lacandona son dos regiones tropicales mexicanas de gran interés para la conservación (Arriaga et al. 2000). Estas regiones son consideradas *hotspots* de biodiversidad (Myers et al. 2000); ambas se encuentran bajo presiones antropogénicas constantes y muy fuertes, por lo que el entendimiento de los procesos de regeneración en ellas es muy importante. Además, estas regiones han sido estudiadas por décadas y se tiene una gran cantidad de información biológica, lo cual facilita el estudio de los mecanismos que contribuyen al mantenimiento de su biodiversidad.

2.2 *Los Tuxtlas*

La región de Los Tuxtlas se encuentra ubicada en la costa del Golfo de México en el sureste de Veracruz ($18^{\circ} 8' - 18^{\circ} 45' N$, $94^{\circ} 37' - 95^{\circ} 22' O$; 0 – 1,680 m s.n.m.) (Martindel Pozzo 1997; Figura 2). El clima es cálido húmedo, principalmente del tipo Af(m) y Am, con temperatura media anual de $25^{\circ} C$ y precipitación total anual promedio puede alcanzar valores de más de 4,000 mm en algunas partes de la región (Soto y Gama 1997). Las lluvias se registran durante todo el año pero son más frecuentes y abundantes en el verano, mientras que la época seca se presenta entre marzo y mayo, siendo este último el mes más seco (Soto 2004). Los vientos vienen predominantemente del norte y noreste, con una velocidad de entre 12 y 20 km/hr en la mayor parte del año (Figura 3). Sin embargo, durante la temporada de frentes fríos o “nortes”, entre octubre y marzo, los vientos pueden alcanzar > 61 km/h.



Figura 2. Paisajes típicos de la región noreste de Los Tuxtlas, Veracruz.

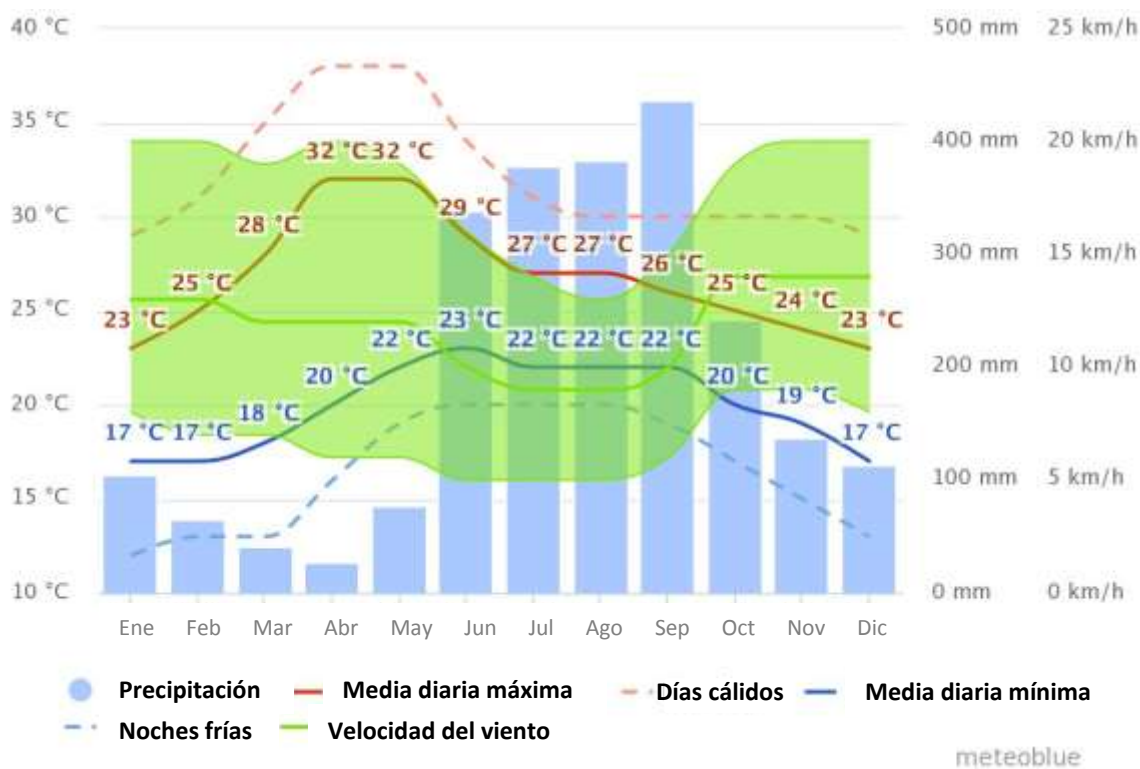


Figura 3. Características climáticas y variación temporal a lo largo del año en Catemaco, región de Los Tuxtlas, Veracruz. Se muestran las marchas anuales de la temperatura media diaria (líneas azules y rojas), velocidad del viento (líneas verdes), así como la precipitación pluvial mensual (barras azules). Modificado de www.meteoblue.com.

La elevación del terreno forma un gradiente climático que permite la presencia de especies tropicales y templadas en relación con la altitud. La vegetación que crece por debajo de la cota altitudinal de 900 m comparte alrededor de 70% de sus especies con la flora centroamericana y el resto de las especies es compartido con Sudamérica (Rzedowski 1978, González-Soriano et al. 1997). La riqueza de especies de plantas vasculares conocida para la región es de 2,548 especies (Villaseñor et al. 2018). La familia mejor representada en el sotobosque (hasta 8 m de altura) es Palmae, siendo *Astrocaryum mexicanum* la especie más abundante (Popma et al. 1988). En el subdosel (hasta 24 m) hay gran abundancia de *Pseudolmedia oxyphyllaria* y otras especies de la familia Moraceae. El dosel (con alturas de aproximadamente 30 m) cuenta con varias especies de Fabaceae, Moraceae

y Lauraceae, siendo *Nectandra ambigens* la especie más común (Bongers et al. 1988, Popma et al. 1988). Algunas especies emergentes de hasta 40 m son *Ficus yoponensis*, *F. tecolutensis* y *Ceiba pentandra* (Ibarra-Manríquez et al. 1997).

La ocupación humana en Los Tuxtlas desde tiempos prehispánicos es evidente en el intenso uso de la tierra y en la alteración de los ecosistemas naturales, con apenas algunos remanentes aislados de lo que fue un continuo de bosque tropical perennifolio (Dirzo y García 1992). En las décadas de 1940 y 1950, los programas nacionales de colonización promovieron la rápida expansión de la frontera agrícola en la región (Laborde 2004). A partir de la década de 1950 se incrementó dramáticamente la ganadería, principalmente mediante grandes ranchos privados, y se convirtió en la actividad primaria preponderante de los ejidos (Guevara et al. 1997). Andrieu (1966) estima que en la década de 1960 la región de Los Tuxtlas contaba todavía con el 50% de sus bosques. Para la década de 1970, aún quedaba una tercera parte, pero en 1986 el bosque remanente ya había disminuido al 15% (Dirzo y García 1992; Figura 4), y en 1994 se estimó que sólo permanecía entre 7% y 10% de la cobertura forestal original (Guevara et al. 2004). Los asentamientos humanos en la región constituyen una mezcla de poblaciones urbanas y rurales, cuya principal actividad económica es la ganadería (González-Soriano et al. 1997). Actualmente se estima que se ha perdido en toda la región cerca del 90-95% de la cobertura forestal original (Guevara et al. 2004) y los remanentes de bosque se encuentran principalmente en montañas, mientras que por debajo de 500 m s.n.m. queda poco bosque (Mendoza et al. 2005).

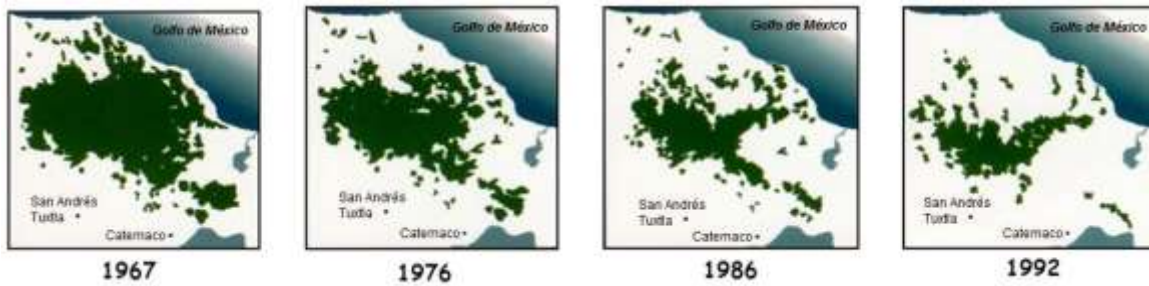


Figura 4. Porción norte de la Reserva de la Biósfera “Los Tuxtlas” y décadas de mayor deforestación en la región. El color oscuro indica áreas cubiertas por bosque tropical perennifolio y el blanco otros tipos de coberturas de uso del suelo transformadas (tomado de Dirzo y García 1992).

En 1998 se decretó la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”, la cual comprende un área de 155,122 ha divididas en 125,403 ha de zona de amortiguamiento y tres zonas núcleo en terrenos con pendientes abruptas, poco aptos para la agricultura (volcán San Martín Tuxtla, Sierra Santa Marta y volcán San Martín Pajapan). El intenso y prolongado uso de suelo en la región ha causado un proceso severo de defaunación que ha afectado a los mamíferos y aves de tallas medianas y grandes, las cuales han desaparecido o están presentes en densidades muy bajas (Dirzo y Miranda 1991, Arroyo-Rodríguez et al. 2008, Estrada 2008). Originalmente en la región se registraban 561 especies de aves y 128 de mamíferos (Schaldach y Escalante-Pliego 1997, Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1997). Sin embargo, esta gran biodiversidad está amenazada por la gran pérdida de hábitat y fauna en la región. Se sabe que las poblaciones de algunas de las especies de mamíferos y aves en la región de Los Tuxtlas, por ejemplo el jaguar (*Panthera onca*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el tapir (*Tapirus bairdii*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*), el temazate (*Mazama temama*), el águila arpía (*Harpia harpija*), la guacamaya roja (*Ara macao*) y otros Psitácidos, han desaparecido y que otras tienen poblaciones muy pequeñas (González-Soriano et al. 1997, Mendoza 2005, Shaw et al. 2013). En particular, elementos de la fauna de importancia para la dispersión y depredación de semillas, como el tapir y el

pecarí de labios blancos, fueron cazados intensamente hasta su extinción aproximadamente en la década de 1940; mientras que el tepezcuinle (*Cuniculus paca*) se encuentra en bajas densidades (Coates-Estrada y Estrada 1986). Actualmente, tucanes, oropéndolas y en menor abundancia chachalacas, tejones y monos aulladores son la fauna remanente y probablemente los de mayor talla que dispersan semillas entre los fragmentos de bosque (Figura 5).

Una parte de este estudio se llevó a cabo en la porción norte de la región de Los Tuxtlas, en los municipios de Catemaco y San Andrés Tuxtla (Figura 6). En Los Tuxtlas hay una subregionalización en la que se distingue un noroeste urbano, bien comunicado por una carretera estatal, y un sureste rural, en condiciones de marginación de alta a muy alta (Jiménez Trejo y Vásquez Vargas 2008). De toda la porción norte (83,644 ha), el 76% se encuentra a menos de 660 m s.n.m. y de esta área, sólo 34.3% tiene cobertura de bosque tropical, mientras que las áreas menores a 330 m s.n.m. (33, 458 ha) sólo conservan 2% de su superficie cubierta por bosque (Mendoza et al. 2005). Entre los remanentes de bosque existe un contraste extremo en la distribución de los tamaños de los fragmentos: la gran mayoría de ellos tienen un área muy pequeña (<10 ha) y sólo el 10% abarcan 90% del total de área forestal (Mendoza et al. 2005). Los remanentes de bosque tropical en Los Tuxtlas se encuentran en las áreas más inaccesibles o topográficamente complejas. Los paisajes estudiados en esta investigación (20 áreas circulares de 1,000 ha cada una) tienen en promedio 15% de cobertura forestal primaria, 64% de pastizales y 5% de bosques secundarios. Otras coberturas presentes en menor extensión son los cultivos de naranja, maíz, frijol, calabaza y sandía.

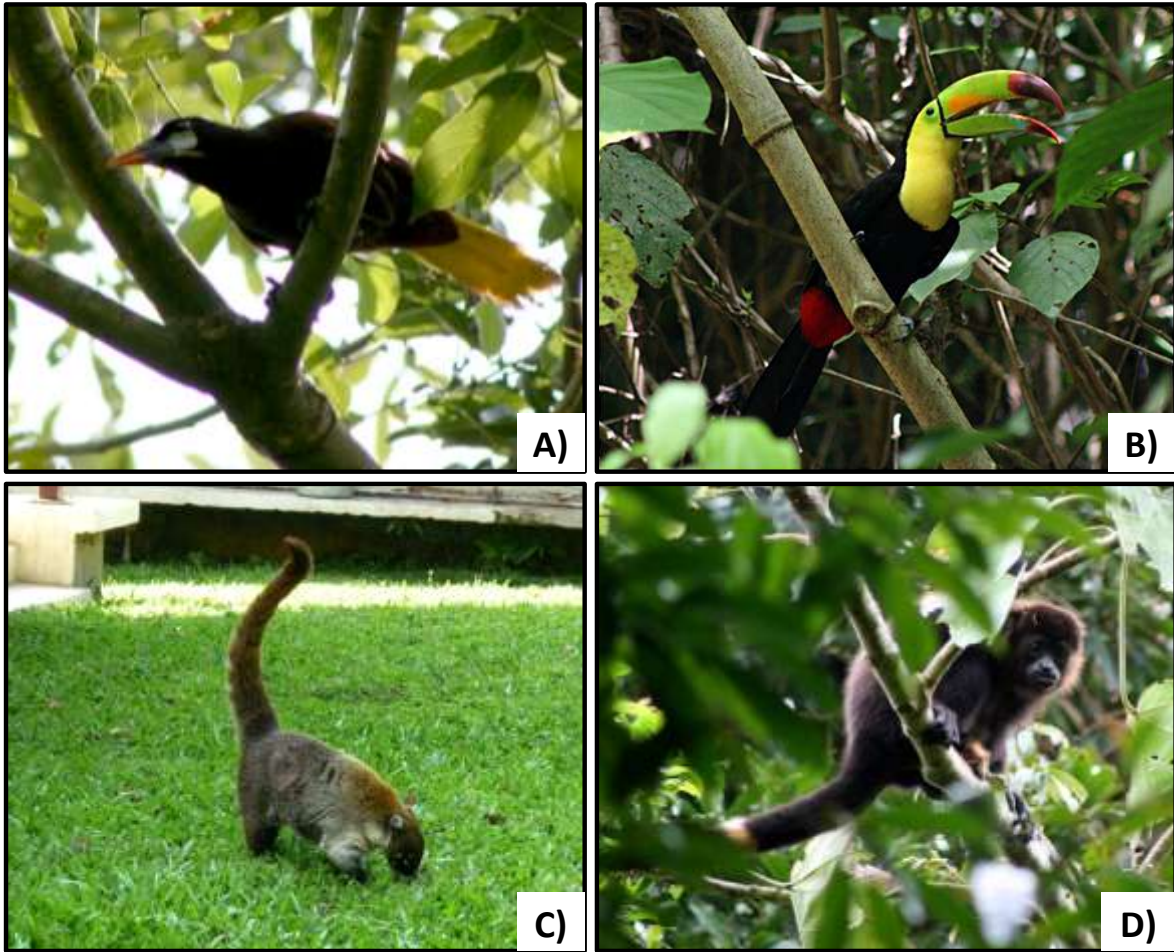


Figura 5. Especies de la fauna remanente de talla mediana dispersora de semillas en Los Tuxtlas, Veracruz. (A) Oropéndola (*Psarocolius montezuma*), (B) tucán (*Ramphastos sulfuratus*), (C) coatí (*Nasua narica*), y (D) mono aullador (*Alouatta palliata*).

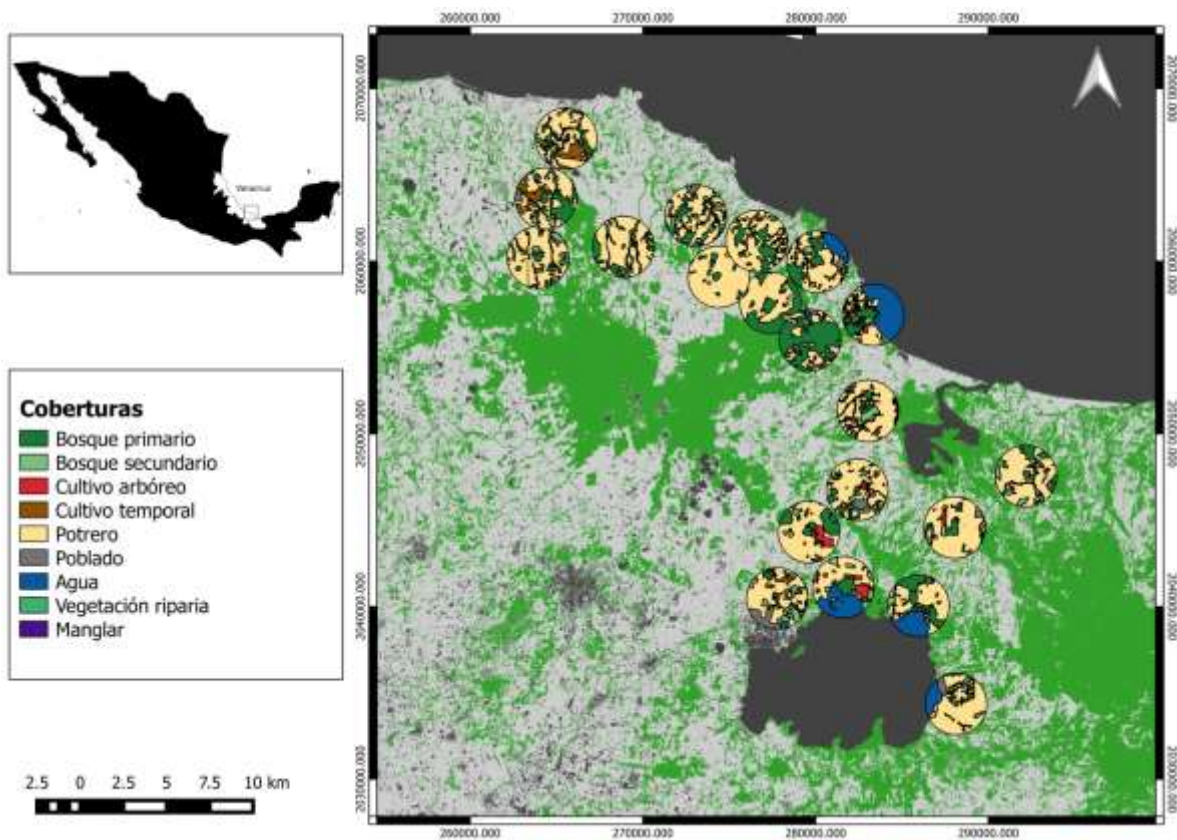


Figura 6. Ubicación de la región de estudio en la porción norte de la región de Los Tuxtlas, en los municipios de Catemaco y San Andrés Tuxtla. Las áreas verdes indican zonas con cobertura forestal y las grises claras otros tipos de coberturas antropogénicas. El color gris oscuro indica cuerpos de agua. Los círculos muestran los 20 paisajes de estudio (cada uno de 1000 ha) con las coberturas de suelo clasificadas en la leyenda.

2.3 La Selva Lacandona

La porción mexicana de la Selva Lacandona es una región ubicada el sureste de México en la porción oriental del estado de Chiapas; limita al sur y al este con Guatemala y al norte y oeste con las zonas montañosas de Chiapas ($16^{\circ} 05' - 16^{\circ} 20' N$, $90^{\circ} 34' - 90^{\circ} 58' O$; 80 – 500 m s.n.m.). Esta región es una parte importante de la Selva Maya, la mayor extensión de bosque tropical en Mesoamérica, y es considerada como uno de los principales focos de deforestación en el Neotrópico (Mora 2008; Figura 7). El clima es cálido y húmedo con

lluvias abundantes en verano. La temperatura promedio mensual varía entre 24 y 26 °C y la precipitación media anual varía según la zona, desde 1,800 a 3,500 mm, con la mayor concentración de lluvias entre junio y noviembre. Los vientos predominantemente provienen del noreste, generalmente con velocidades de 1 a 5 km/h, raramente más de 20 km/h (Figura 8).

El número de plantas vasculares en la región está estimado en 3,177 especies (revisado por Villaseñor et al. 2018). La altura del dosel es de más de 30 m, con especies como *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Manilkara zapota*, *Pouteria sapota* y *Terminalia amazonia*; hay árboles emergentes de hasta 50 m, como *Ceiba pentandra* (Meave 1990). Las especies de árboles dominantes incluyen a *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia*, *Matayba oppositifolia*, *Xylopia frutescens*, *Ampelocera hottlei*, *Guettarda combsii*, *Vochysia hondurensis*, *Quararibea funebris*, *Clarisia biflora*, *Brosimum costaricanum* y *Quararibea yunckeri* (Carabias et al. 2015).



Figura 7. Paisajes en el municipio de Marqués de Comillas, dentro de la región de la Selva Lacandona, Chiapas.

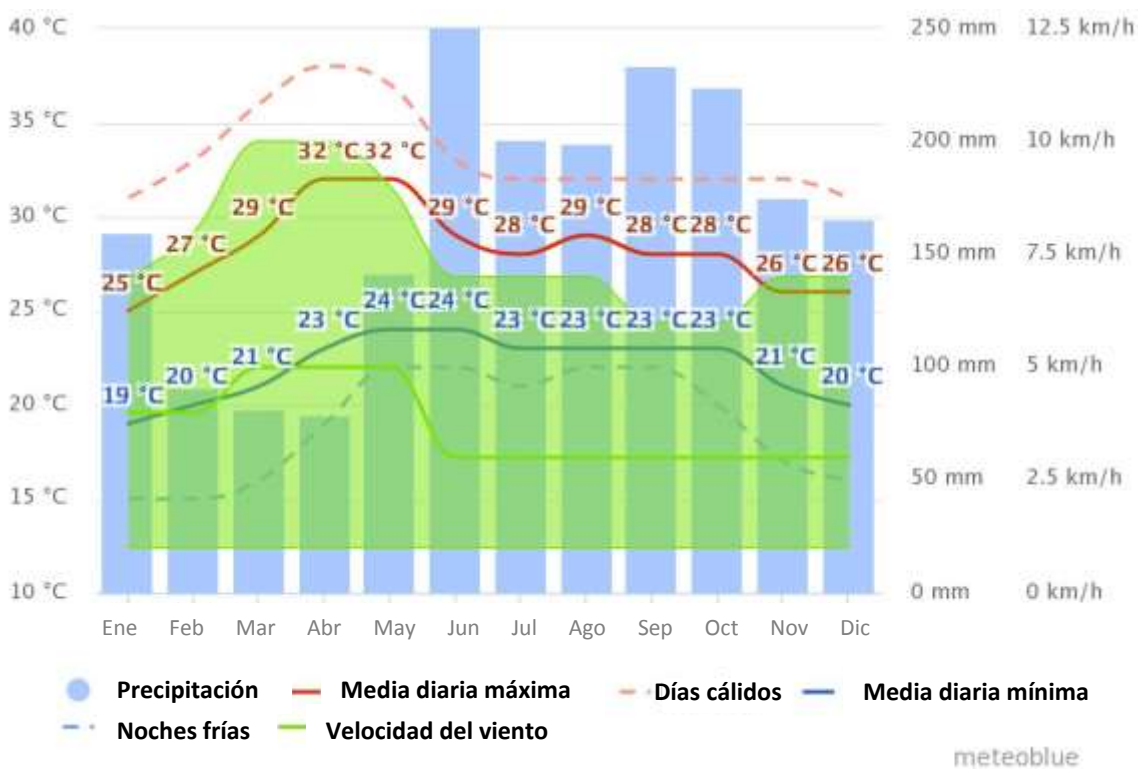


Figura 8. Características climáticas y variación temporal a lo largo del año en Boca de Chajul, región Marqués de Comillas en la Selva Lacandona, Chiapas. Se muestran las marchas anuales de la temperatura (líneas azules y rojas) y la velocidad del viento (líneas verdes), así como la precipitación pluvial mensual (barras azules). Modificado de www.meteoblue.com.

Al igual que la región de Los Tuxtlas, La Selva Lacandona tuvo asentamientos humanos desde tiempos prehispánicos. Sin embargo, la falta de vías de comunicación evitó su degradación a gran escala por mucho tiempo. A mediados del siglo XIX comenzó en la región la explotación de maderas preciosas, principalmente caoba y cedro. Posteriormente, en las décadas de 1950 y 1960, los gobiernos federal y estatal implementaron una política de colonización dirigida a través de la creación de nuevos centros de población, especialmente en la zona de Marqués de Comillas (de Vos 1992). Ante la acelerada destrucción del bosque, en 1978 se decretó La Reserva de la Biosfera Monte Azules, con la intención de proteger una superficie de 331,200 ha de la selva Lacandona. La creación de esta reserva es de gran importancia para prevenir la defaunación en la zona, ya que

funciona como fuente de individuos para las áreas adyacentes no protegidas (Naranjo y Bodmer 2007). En 1986 se construyó una carretera fronteriza y con ella se abrieron zonas agropecuarias a gran escala, iniciándose así el proceso de fragmentación del bosque. La cobertura forestal en Marqués de Comillas se redujo a la mitad en tan sólo 20 años (entre 1980 y 2000), particularmente en los últimos dos años de ese periodo (aproximadamente 55,000 ha; Martínez 2003). En la década de los 1990, el Programa Piloto Forestal de Aprovechamiento en Marqués de Comillas, la construcción de caminos principales y un incendio en 1998 redujeron severamente la selva tropical original de 70% a 36% (Martínez 2003; Figura 9).

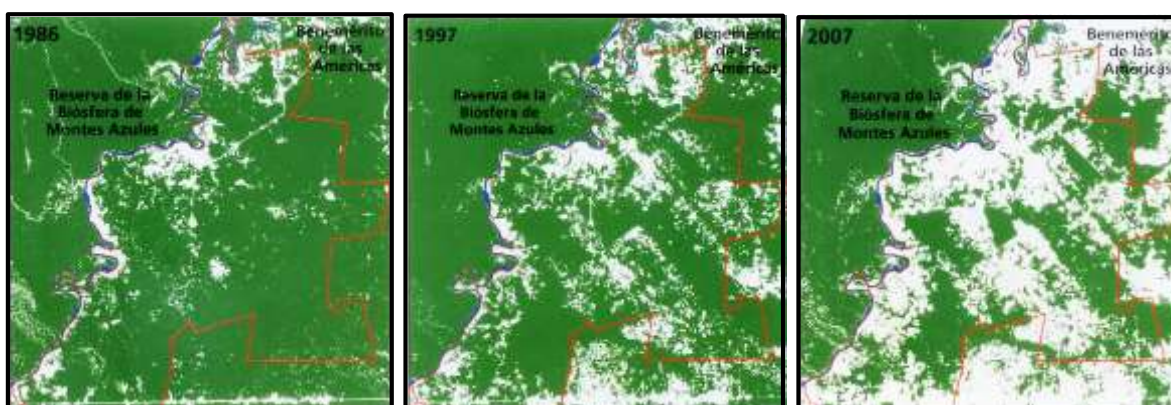


Figura 9. Deforestación en la región de Marqués de Comillas (línea roja) entre 1986 y 2007. El color blanco indica las áreas deforestadas. Tomado de Meli et al. (2015).

En contraste con la región de Los Tuxtlas, la Selva Lacandona aún mantiene cerca del 50% de porcentaje de cobertura forestal original y secundaria, lo cual es relativamente alto (Carabias et al. 2015), así como la mayoría de los mamíferos y aves que originalmente ocupaban la región (González-García 1993, Medellín 1994). La riqueza faunística de la Selva Lacandona cuenta con 344 especies de aves (González-García 1993) y 112 de mamíferos (Medellín 1994). Se sabe que aún están presentes todas las especies de

vertebrados, incluyendo fauna de talla grande como el tapir, el pecarí de labios blancos, el jaguar, el mono araña, el mono aullador negro, el ocofaisán, la pava de monte y la guacamaya; aunque su densidad y su riqueza son menores en la zona no protegida (Naranjo y Bodmer 2007, Garmendia et al. 2013, Carrara et al. 2015, Galán-Acedo et al. 2018; Figura 10).

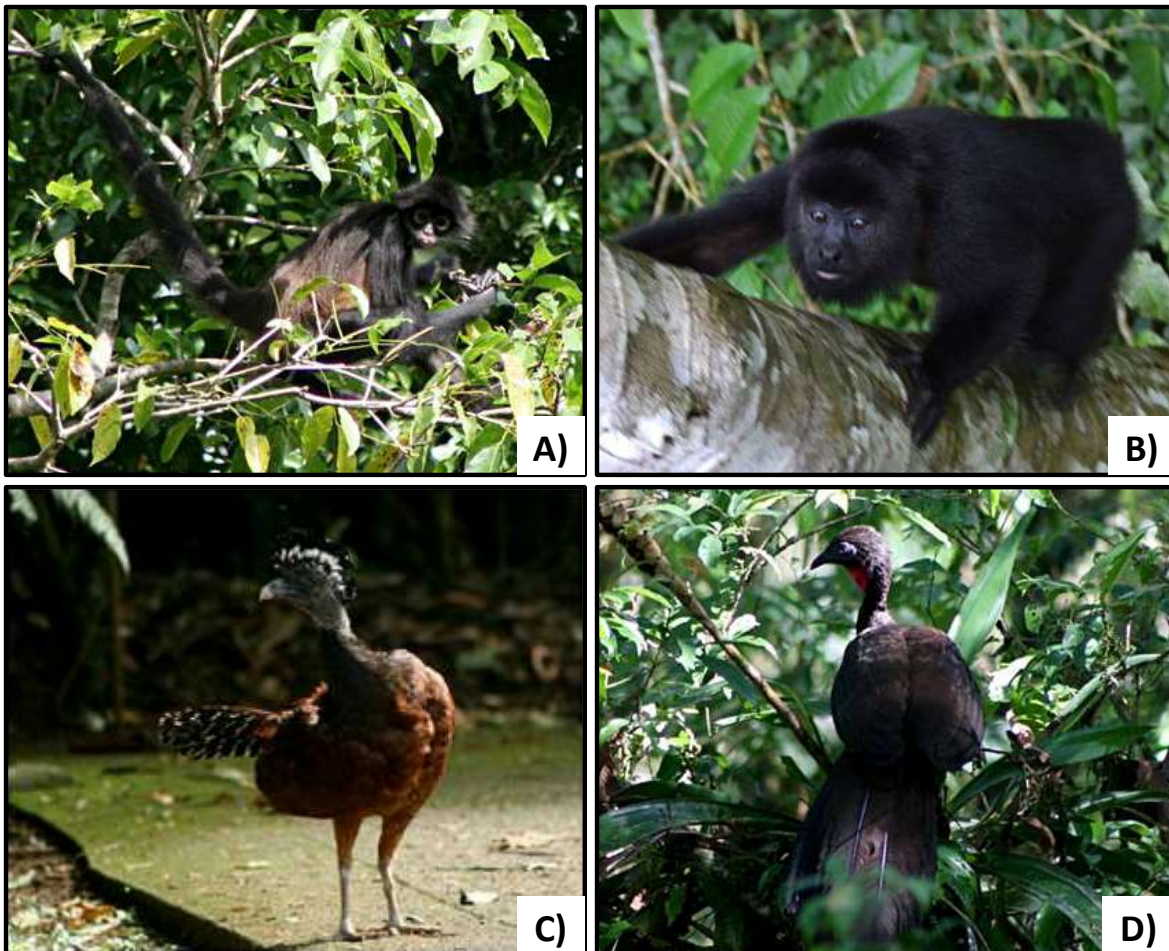


Figura 10. Fauna de talla mediana y grande, dispersora de semillas, presente en la Selva Lacandona. (A) Mono araña (*Ateles geoffroyi*), (B) mono aullador (*Allouata pigra*), (C) ocofaisán (*Crax rubra*), y (D) pava de monte (*Penelope obscura*).

A nivel de subregión, el estudio se desarrolló en los municipios de Maravilla Tenejapa, Ocosingo, Marqués de Comillas y Benemérito de las Américas (Figura 11). En esa zona quedan remanentes de bosque de diferentes tamaños, algunos de > 1,000 ha. Los paisajes estudiados en esta investigación (20 áreas circulares de 1,000 ha cada una) tienen en promedio 37% de cobertura forestal primaria, 41% de pastizales y 6% de bosques secundarios. Otras coberturas presentes de menor extensión son los cultivos de maíz, frijol, chile, así como plantaciones de palma de aceite y hule.

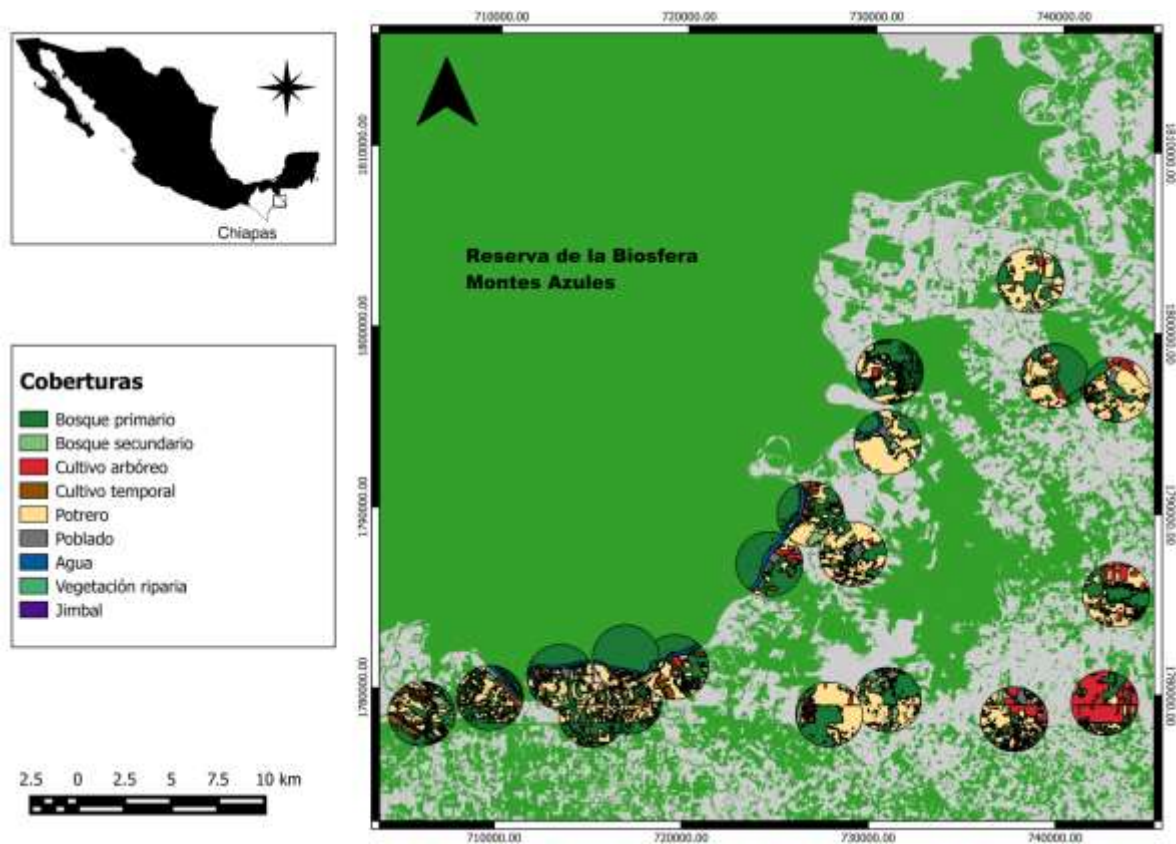


Figura 11. Ubicación de la región de estudio en la porción de Marqués de Comillas en la Selva Lacandona. Las áreas verdes indican zonas con cobertura forestal y las grises claras otros tipos de coberturas antropogénicas. Los círculos muestran los 20 paisajes de estudio (cada uno de 1000 ha) con las coberturas de suelo clasificadas en la leyenda.

Literatura citada

Andrle R.F. 1966. North American migrants in the Sierra de Tuxtla of southern Veracruz, Mexico. *The Condor* 68:177–184.

- Arriaga L., Espinoza J.M., Aguilar C., Martínez E., Gómez L. y Loa E. 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F.
- Arroyo-Rodríguez V., Mandujano S. y Benítez-Malvido J. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in fragmented landscapes at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 70: 69–77.
- Bongers F., Popma J., Meave del Castillo J.A. y Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55–80.
- Carabias J., De la Maza J. y Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C. Ciudad de México.
- Carrara E., Arroyo-Rodríguez V., Vega-Rivera J.H., Schondube J.E., Freitas S.M. y Fahrig L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117–126.
- Challenger A. y Soberón J. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México, D.F. pp. 87–108.
- Coates-Estrada R. y Estrada A. 1986. Manual de identificación de campo de los mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas". Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- De Vos J. 1992. Una selva herida de muerte: historia reciente de la Selva Lacandona, *en*: Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, investigación para su conservación. Vásquez-Sánchez M.A. y Ramos M.A. (Compiladores). *Publicación Especial Ecosfera* 1:267–286.
- Dirzo R. y Miranda A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price P.W., Lewinsohn T.M., Fernandes G.W. y Benson W.W. (eds). *Plant–Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. John Wiley y Sons, Nueva York. pp. 273–287.
- Dirzo R. y García M. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a Neotropical area in southeast México. *Conservation Biology* 6:84–90.
- Estrada A. 2008. Fragmentación de la selva y agroecosistemas como reservorios de conservación de la fauna silvestre en Los Tuxtlas, México. En: *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. pp. 327–350.
- Galán-Acedo C., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A. y Ramos-Fernández G. 2018. Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography* 41:2027–2037.
- Garmendia A., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A., Naranjo E. y Stoner K.E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331–344.
- Global Forest Watch. 2018. Location of tree cover loss in Mexico. Consultado en 19 de Junio, 2019 www.globalforestwatch.org.
- González-García F. 1993. Avifuna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana* 55:1–86.
- González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología. UNAM.

- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. 2004. Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología.
- Guevara S., Laborde J., Liesenfeld D. y Barrera O. 1997. Potrereros y ganadería. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). Historia natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 43–58.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y Núñez-Farfán J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). Historia natural de Los Tuxtlas. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 61–85.
- Jiménez-Trejo L.A. y Vásquez-Vargas S.L. 2008. Reserva de la biosfera “Los Tuxtlas”, patrimonio ecológico amenazado. Observatorio de la Economía Latinoamericana 99 <http://www.eumed.net/cursecon/ecolat/mx/2008/jtvv.htm>
- Laborde J. 2004. La reserva de la biósfera. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. (eds). Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología. pp. 271–279.
- Martin-Del Pozzo A.L. 1997. Geología. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). Historia natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 25–53.
- Martínez E., Ramos C.H. y Chiang F. 1994. Lista florística de la selva Lacandona, Chiapas. Boletín de la sociedad Botánica Mexicana 54:99–177.
- Martínez E. 2003. Marqués de Comillas. En: La deforestación en 24 regiones PRODESA. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F. pp. 124–131.
- Martínez-Gallardo R. y Sánchez-Cordero V. 1997. Lista de mamíferos terrestres. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM, México, D.F. pp. 625–628.
- Meave J. 1990. Estructura y Composición de la Selva Alta Perennifolia de los Alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia y Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México, D.F.
- Medellín R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8:780–799.
- Meli P., Hernández-Cárdenas G., Carabias J., Ruiz L., Aguilar-Fernández R. y Toledo-Guzmán A. 2015. La deforestación de los ecosistemas naturales en Marqués de Comillas. En: Carabias J., De la Maza J. y Cadena R. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C. Ciudad de México.
- Mendoza E. 2005. Efectos de la defaunación contemporánea tropical: consecuencias sobre los procesos ecológicos y la biodiversidad. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM, México D. F.
- Mendoza E., Fay J. y Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:451–467.
- Miranda F. y Hernández X E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29–179.
- Mora F. 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. En: Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal. CONABIO-CBBMx. pp. 55–84.

- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. y Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Naranjo E. y Bodmer R. 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412–420.
- Popma J., Bongers F. y Meave del Castillo J.A. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:81–91.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México D.F.
- Rzedowski J. 2006. Bosque tropical perennifolio. En: *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. pp. 169–189
- Sánchez Colón, S., A. Flores Martínez, I.A. Cruz-Leyva y A. Velázquez. 2009. Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. En: *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO, México, D.F. pp. 75–129.
- Schaldach W.J. y Escalante-Pliego P. 1997. Lista de aves. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt C. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. pp. 571–578.
- Shaw D.W., Escalante P., Rappole J.H., Ramos M.A., Oehlenschläger R.J., Warner D.W. y Winker K. 2013. Decadal changes and delayed avian species losses due to deforestation in the northern Neotropics. *PeerJ* 1:e179; DOI 10.7717/peerj.179
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt C. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. pp. 7–23.
- Soto M. 2004. El clima. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. (eds). *Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología. pp. 195–198.
- Villaseñor J.L., Ortiz E. y Campos-Villanueva A. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1–12.

Capítulo III

Estructura y composición de la lluvia de semillas en dos regiones tropicales con diferente grado de perturbación



Resumen

La lluvia de semillas (i.e. las semillas que llegan a un sitio por gravedad y por dispersión) es esencial para la regeneración natural. Particularmente, la dispersión de semillas por animales es un proceso fundamental para mantener la diversidad en los bosques tropicales. En estos bosques, la defaunación y la deforestación pueden tener efectos negativos importantes sobre la dispersión de semillas. Sin embargo, no existen estudios que comparen la lluvia de semillas en regiones con flora y fauna similares, pero con diferente grado de perturbación. En este trabajo evaluamos la abundancia y diversidad de la lluvia de semillas local (procedentes de árboles locales) y dispersada por animales y por viento en 40 fragmentos de bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas (LTX, región más perturbada) y en la Selva Lacandona (LAC, relativamente más conservada). Tras un año de colecta, en LTX registramos en total 56,892 semillas de 108 especies y en LAC 10,429 semillas de 111 especies. En LTX, el 23% de las semillas fueron dispersadas, 86.5% por viento y 13.5% por animales. De forma similar, en LAC el 29% llegaron por dispersión, pero en contraste con LTX, aquí 10% son dispersadas por viento y 90% por animales. La mayor abundancia de semillas en LTX parece estar explicada por la mayor abundancia de árboles adultos de especies dispersadas por viento y de semillas pequeñas. Como esperábamos, en LTX la dispersión de semillas por animales parece estar limitada por la falta de fauna, lo que redujo la abundancia de estas semillas. Además, en esa región la lluvia de semillas estuvo dominada por semillas anemócoras, particularmente por *Heliocarpus* spp. Sin embargo, en contra de lo esperado, la diversidad beta fue menor en LTX que en LAC para ambos tipos de dispersión. Esto sugiere que en LTX existe mayor dispersión de algunas especies, lo cual podría causar una homogenización biótica si continúa la deforestación y la defaunación en el futuro.

Palabras clave: anemocoria, disturbio, diversidad beta, frugivoría, selva alta perennifolia, zoocoria.

3.1 Introducción

Las semillas que llegan a un determinado sitio (i.e., la lluvia de semillas) son esenciales para la regeneración natural del bosque (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). La lluvia de semillas incluye tanto a las semillas provenientes de los árboles que se encuentran alrededor del sitio (i.e., semillas locales), como de aquellas dispersadas (i.e., semillas inmigrantes) por vectores bióticos y abióticos (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993, Melo et al. 2010). En bosques tropicales húmedos, hasta el 90% de las especies de plantas son dispersadas por animales (zoocoria activa *sensu* Andresen 2012), mientras que la dispersión por viento (anemocoria) es menos frecuente (Howe y Smallwood 1982, Jordano 2000). Esta peculiaridad hace que estos bosques sean particularmente sensibles a la deforestación y la consecuente defaunación, ya que estos procesos pueden limitar la dispersión de semillas (Peres y Palacios 2007, Wright 2007, Markl et al. 2012, McConkey y O’Farrill 2016). En contraste, la dispersión de especies anemócoras puede verse favorecida en paisajes más deforestados, especialmente cuando los bosques son convertidos a áreas abiertas (e.g., cultivos anuales, pastizales para el ganado), ya que esta conversión facilita el flujo del viento (Saunders et al. 1991). Además de la deforestación, características regionales como el clima, la historia de cambio de uso del suelo y el nivel de defaunación pueden determinar los patrones de dispersión de semillas (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). A pesar de la importancia de este proceso, ningún estudio ha comparado la lluvia de semillas entre regiones con florística similar pero con historia de uso del suelo y niveles de defaunación contrastantes, lo que limita el entendimiento del efecto que estos factores tienen sobre el

potencial de regeneración natural de bosques tropicales modificados por actividades humanas.

La lluvia de semillas depende, en primera instancia, de la disponibilidad de fuentes de semillas (i.e., que no exista ‘limitación de fuente’), la cual depende de la abundancia y el tamaño de los árboles y de su fecundidad (Clark et al. 1998, Schupp et al. 2002) – patrones fuertemente influenciados por características regionales como el clima y el grado de deforestación y defaunación (Arroyo-Rodríguez et al. 2017). La limitación en la dispersión, i.e., el fracaso de una planta de que sus semillas lleguen a un sitio disponible alejado del árbol parental (Terborgh et al. 2011) no es trivial. Por ejemplo, la cacería puede disminuir tanto la densidad como la diversidad de animales frugívoros medianos y grandes (Peres 2001), lo que puede limitar la dispersión de especies zoócoras (Peres y Palacios 2007). Esta limitación causa la acumulación excesiva de semillas y/o plántulas cerca de los árboles parentales, lo que atrae un mayor número de enemigos naturales (e.g., depredadores de semillas, herbívoros, patógenos), reduciendo consecuentemente la supervivencia *per capita* de semillas y plántulas (Janzen 1970). Por lo tanto, la dispersión de semillas juega un papel crucial en la distribución espacial, la estructura y la dinámica de poblaciones y comunidades de plantas (Nathan y Muller-Landau 2000).

La dispersión de semillas también puede incrementar o disminuir la diversidad beta entre sitios, es decir provocar la diferenciación u homogenización florística, respectivamente (Arroyo-Rodríguez et al. 2013a). En particular, la limitación en la dispersión puede causar patrones de distribución espacial más agregados, lo que a su vez puede incrementar la diferenciación de las comunidades de plantas (Sfair et al. 2016). Sin embargo, la proliferación de especies de plantas pioneras, con semillas típicamente más pequeñas, puede causar la homogenización florística en paisajes muy degradados (Tabarelli

et al. 2012). Así, el estudio del recambio de especies entre sitios dentro de estos paisajes emergentes puede informarnos acerca de cómo está siendo afectada la dispersión de semillas.

En este estudio comparo la lluvia de semillas entre dos regiones que pertenecen al mismo bioma (i.e. bosque tropical perennifolio; Rzedowski 1978), que comparten ~60% de su flora (Villaseñor et al. 2018), que tienen una fauna original similar (Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1997, Schaldach y Escalante-Pliego 1997, González-García 1993, Medellín 1994), pero con clima diferente y sobre todo patrones contrastantes de cambio de uso del suelo: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona. La región de Los Tuxtlas se ubica en la costa de Veracruz y tiene una fuerte influencia de los vientos alisios (Soto y Gama 1997). La deforestación en la porción norte de esta región inició en la década de 1960 y desde entonces, la vegetación correspondiente a bosque tropical perennifolio ha perdido alrededor del 70% de su cobertura forestal original (Mendoza et al. 2005). Los pocos remanentes de bosque están embebidos en una matriz antropogénica compuesta principalmente por potreros (Guevara et al. 2004, Laborde 2004.). Esta región también ha sufrido un proceso severo de defaunación, lo que puede causar limitación en la dispersión de especies zoócoras (Dirzo y Miranda 1990, Mendoza y Dirzo 2007). En contraste, la región de la Selva Lacandona, en el sureste del estado de Chiapas, tiene una menor incidencia de vientos y una historia de deforestación más reciente (a partir de la década de 1980) y menos extensa (~50% de cobertura forestal remanente; Carabias et al. 2015). La matriz antrópica es muy heterogénea en la Selva Lacandona, ya que incluye cultivos anuales y arbóreos (e.g., palma de aceite), potreros para el ganado y asentamientos humanos, y la defaunación todavía no es tan severa (Naranjo y Bodmer 2007, Garmendia et al. 2013).

Este trabajo evalúa las diferencias en abundancia, diversidad y origen (i.e., semillas locales vs. dispersadas) de la lluvia de semillas en fragmentos de bosque remanente en las regiones de Los Tuxtlas y la Selva Lacandona. Adicionalmente, únicamente para poder poner en contexto la lluvia de semillas, se evalúan también la abundancia, la diversidad y el área basal de la comunidad de árboles adultos en los sitios. La hipótesis es que en regiones más deforestadas y defaunadas se intensifica la limitación en la dispersión para la mayoría de las especies de árboles (dado que la mayoría son zoócoras), produciendo lluvias de semillas poco abundantes y diversas, dominadas por especies anemócoras. Dada la historia de perturbación en las regiones, se espera que la limitación en la dispersión sea mayor en la región de Los Tuxtlas (LTX) que en Lacandona (LAC), lo cual se verá reflejado en la abundancia y la diversidad de la lluvia de semillas, particularmente de las semillas dispersadas por animales. Si lo anterior es correcto, los resultados esperados son los contenidos en el Cuadro 1. Finalmente, se espera que la lluvia de semillas local esté más relacionada con factores locales, incrementándose con la abundancia y el área basal de los árboles adultos.

Cuadro 1. Resultados esperados para las semillas dispersadas de acuerdo con la hipótesis de que en Los Tuxtlas (LTX) existe una mayor limitación en la dispersión de especies por animales y mayor dominancia de dispersión por viento comparado con la Lacandona (LAC).

Variable de respuesta	Dispersadas por animales	Dispersadas por viento
Proporción de semillas	LTX < LAC	LTX > LAC
Proporción de especies	LTX < LAC	LTX > LAC
Número de especies comunes (¹ D)	LTX < LAC	LTX > LAC
Número de especies dominantes (² D)	LTX > LAC	LTX > LAC
Equitatividad (² D/ ⁰ D)	LTX < LAC	LTX < LAC
Diversidad gamma (⁰ D)	LTX < LAC	LTX > LAC
Diversidad alfa promedio	LTX < LAC	LTX > LAC
Diversidad beta promedio entre sitios	LTX > LAC	LTX < LAC
Número de sitios ocupados por especie	LTX < LAC	LTX > LAC
Proporción de semillas dispersadas por especie	LTX < LAC	LTX > LAC

3.2 Métodos

Las dos regiones de estudio, así como su contexto histórico, se describen con detalle en el Capítulo II de esta tesis, por lo cual aquí únicamente se proporcionan detalles de los métodos usados para la obtención de datos de la lluvia de semillas. En cada región se seleccionaron 20 sitios con separación de > 2 km entre ellos: 19 fragmentos de bosque viejo < 100 ha y un sitio dentro de áreas naturales protegidas. Los sitios fueron seleccionados tomando en cuenta que tuvieran presencia de especies de estadios sucesionales avanzados, de gran tamaño, estratificación vertical de la vegetación bien

delimitada, sin presencia de actividades humanas y con un dosel continuo, evitando zonas de claros. Se probó la independencia entre sitios a través de la I de Moran y se encontró que en la mayoría de los casos no existe autocorrelación espacial (San-José et al. 2019). En cada uno de los 40 sitios se realizaron simultáneamente muestreos de la lluvia de semillas y de los árboles adultos circundantes (Figura 1). En el centro de cada sitio se colocaron nueve trampas de semillas (0.5 m^2 , malla de nylon de 1 mm) suspendidas a 90 cm sobre el suelo, sumando un total de 180 trampas por región y 360 trampas para todo el estudio. Las trampas se ubicaron formando una retícula de $8 \times 8 \text{ m}$, con una separación de 4 m entre trampas (Figura 2). El contenido de las trampas se colectó cada 15 días y las trampas estuvieron activas durante un año (enero 2015 a enero 2016 en la Selva Lacandona, y febrero 2015 a febrero 2016 en Los Tuxtlas). Todas las estructuras posdispersión (de aquí en adelante “semillas”) $> 3 \text{ mm}$ de longitud se secaron, etiquetaron y guardaron en bolsas de celofán (Figura 3). Estas semillas se identificaron con ayuda de una guía de identificación (Ibarra-Manríquez et al. 2015) y con ayuda de tres especialistas botánicos (Biól. Esteban Manuel Martínez Salas, Santiago Sinaca Colín y M. en C. Martha Virginia Olvera García). Todas las especies fueron corroboradas consultando las colecciones de referencia de La Estación de Biología Tropical de “Los Tuxtlas” (UNAM), el Herbario Nacional (MEXU, UNAM) y el Herbario de Xalapa (XAL). La nomenclatura corresponde con la base de datos de la Flora Mesoamericana del Missouri Botanical Garden consultada a través de www.tropicos.org. Con base en la morfología de las especies (e.g. arilo, tricomas, alas, corolas persistentes), se clasificaron las semillas de acuerdo con su modo de dispersión en zoócoras y anemócoras, siguiendo a Ibarra-Manríquez et al. (1991), Rodríguez-Velázquez et al. (2009) e Ibarra-Manríquez et al. (2015).

Para identificar el origen de las semillas (i.e. dispersadas o locales) se registró la composición de especies de los árboles adultos (diámetro a la altura del pecho, DAP \geq 10 cm) cuyos troncos estuvieran dentro de una parcela de 40 \times 40 m alrededor de la rejilla de trampas (Figura 2; Apéndice 1). Este tamaño de parcela fue elegido debido a que la gran mayoría de las especies tienen un radio máximo registrado de la copa de poco más de 10 m (Terborgh y Nuñez-Iturri 2006), por lo cual, la copa de un árbol creciendo afuera de la parcela no cubría las trampas. Debido a que algunos árboles maduran cuando el diámetro es $<$ 10 cm, sólo se consideraron las especies de árboles con una altura registrada en la literatura \geq 15 m. Se consideraron como dispersadas (i.e., inmigrantes) aquellas semillas pertenecientes a especies ausentes en la comunidad de árboles adultos en la parcela respectiva. Ya que las trampas fueron colgadas de los árboles, cualquier semilla sin estructuras para dispersión por viento que cayera en la trampa fue considerada como dispersada por animales. Los árboles se identificaron en campo con ayuda de dos parataxónomos especialistas en plantas de cada región: Santiago Sinaca Colin en LTX y Gilberto Jamangapé en LAC. Los que no se identificaron en campo fueron colectados para su posterior identificación con ayuda de dos especialistas botánicos: Dr. Guillermo Ibarra Manríquez (IIES-UNAM) y Biól. Esteban Martínez Salas (Herbario Nacional MEXU, UNAM). Para conocer el efecto del tamaño de los árboles sobre la lluvia de semillas, se midió el DAP de todos los árboles y se obtuvo el área basal promedio en cada sitio ($AB = \pi \times r^2$). Posteriormente se evaluó la relación de la abundancia de árboles y de su área basal promedio en el sitio con la abundancia total de semillas por medio de una correlación de Pearson.

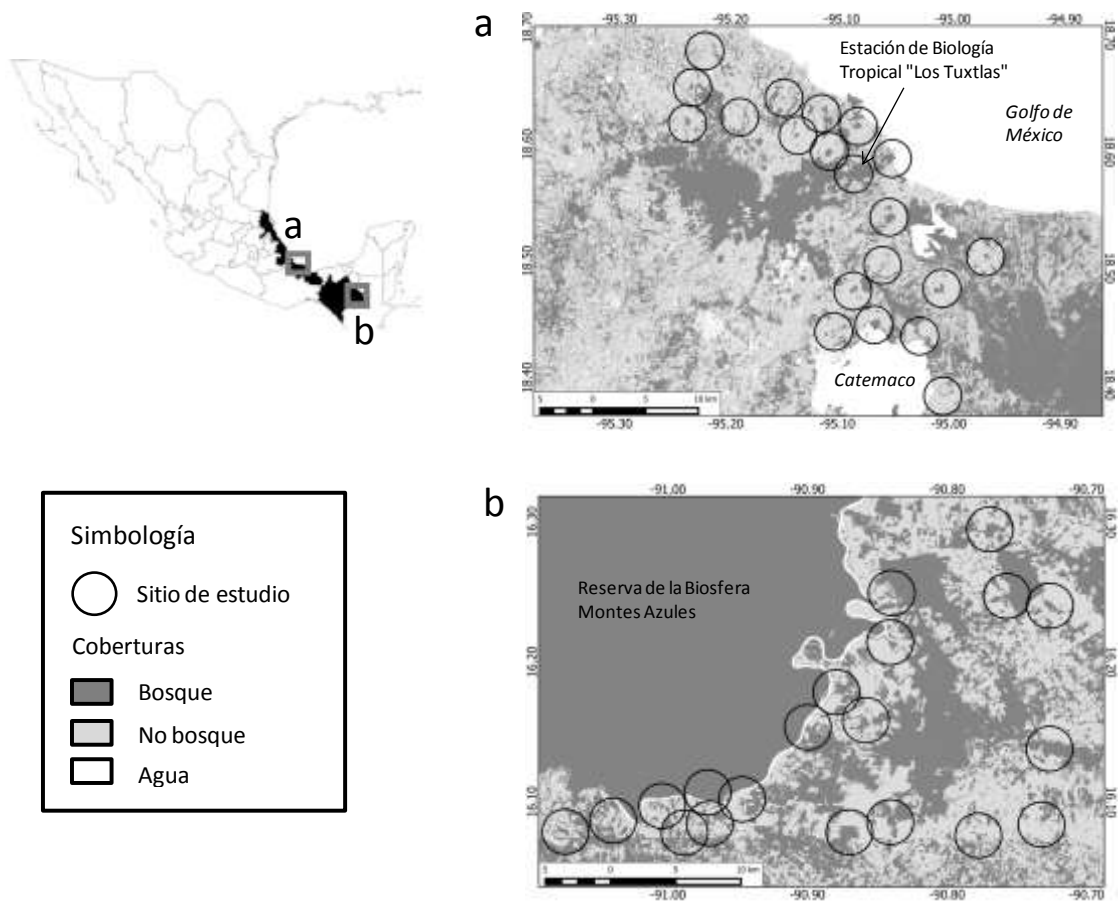


Figura 1. Sitios de muestreo de la lluvia de semillas en dos regiones de bosque tropical en México: Los Tuxtlas y Selva Lacandona. Los círculos indican los lugares en cuyo centro se colectaron los datos.



Figura 2. Diseño de la colocación de trampas de semillas (círculos) y de la parcela en la cual se midieron los árboles adultos (cuadrado) en el centro de cada paisaje.

En cada sitio se estimó la abundancia de semillas locales y dispersadas, tanto por viento como por animales. Los datos de las nueve trampas de cada sitio fueron combinados (sumados) para evitar problemas de pseudoreplicación. Posteriormente se evaluó la completitud de cada muestra usando el estimador propuesto por Chao y Shen (2010) para medir el grado de cobertura de la muestra:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Donde \hat{C}_n es la completitud de la muestra, f_1 es el número de especies con únicamente un individuo registrado (i.e., singletons), f_2 es el número de especies con solo dos individuos registrados (i.e., doubletons) y n es el número total de especies en la muestra. Este estimador indica la proporción del total de individuos en una comunidad que pertenece a las especies muestreadas. La cobertura de muestreo (en porcentaje) fue muy alta en todos los sitios (media \pm SD por sitio; LTX = $98 \pm 2\%$, LAC = $95 \pm 5\%$), lo que sugiere que el esfuerzo de muestreo fue adecuado y que nuestros estimadores de la diversidad de especies no están sesgados por diferencias en completitud de muestreo entre sitios (Chao y Jost 2012).

Para evitar sesgos debido a las diferencias de la composición florística entre ambas regiones, además de las diferencias en la magnitud de las abundancias de semillas, se obtuvo la proporción de semillas y de especies locales, así como las proporciones de semillas y de especies dispersadas por viento y por animales. Para los análisis de diversidad de las semillas y de los árboles adultos utilicé los valores de diversidad verdadera basado en los números de Hill (Jost 2006) usando el paquete “entropart” (Marcon Hérault 2014) en R software 3.3.0 (R Development Core Team 2013). Los valores de diversidad verdadera (qD) que consideré fueron de orden $q = 0$ (0D , riqueza de especies), $q = 1$ (1D , exponencial de

Shannon) y $q = 2$ (2D , inverso del índice de Simpson). 0D no es sensible a la abundancia de las especies y por lo tanto da mayor peso a las especies raras (Jost 2006). 1D da un peso justo a la abundancia de las especies y refleja el número de especies comúnmente encontradas en la comunidad. Por otro lado, 2D favorece a las especies dominantes y puede ser interpretado como el número de especies “muy abundantes” o “dominantes” en la comunidad (Jost 2006). Adicionalmente, se calculó la equitatividad de las comunidades con el factor de equitatividad propuesto por Jost (2010), $EF = {}^2D/{}^0D$. Este cociente tiende a 0 cuando las comunidades son muy inequitativas (i.e., pocas especies dominantes y muchas especies raras), y toma el valor de 1 cuando son totalmente equitativas (i.e., cuando todas las especies son igualmente dominantes). Las diferencias en abundancia, diversidad y equitatividad entre regiones se evaluaron por medio del uso de modelos lineales generalizados (GLM), especificando un error de tipo Poisson para variables de conteo (i.e., abundancia y riqueza de especies), tipo gaussiano para variables continuas (i.e., 1D , 2D y EF) y de tipo binomial para proporciones (i.e., proporción de semillas y de especies).

Posteriormente, para ambas regiones y únicamente para las semillas dispersadas, se compararon la diversidad total (gamma), la diversidad alfa promedio por sitio y la diversidad beta entre pares de sitios, usando una partición multiplicativa de la diversidad (Jost 2006): ${}^qD_\gamma = {}^qD_\alpha \times {}^qD_\beta$. La diversidad beta (${}^qD_\beta$) es interpretada como el “número efectivo de comunidades completamente distintas”, y en el caso de comparaciones pareadas puede variar entre 1 (cuando ambas comunidades son idénticas) y 2 si ambas son totalmente diferentes (Jost 2007). Para evaluar las diferencias entre regiones en su diversidad alfa y beta calculé los intervalos de confianza del 95%.

Finalmente, para evaluar las diferencias entre regiones en la distribución de las especies dispersadas por animales o por viento en los sitios, construí histogramas con la

información del número de sitios donde se encontró cada especie. Asimismo, para comparar la proporción de semillas dispersadas por especie entre regiones construí el histograma de frecuencias con el número de especies cuyos porcentajes de individuos dispersados fueron: 0-24%, 25%-49%, 50%-74% y 75%-100%. Las distribuciones de frecuencias de ambas regiones por cada tipo de dispersión fueron comparadas utilizando la prueba de Kolmogorov-Smirnov.



Figura 3. Recuperación del material capturado por las trampas para semillas para su posterior separación, clasificación e identificación en el herbario.

3.3 Resultados

Estructura de la comunidad de árboles adultos

En total, identifiqué 3,154 árboles de 275 especies con el siguiente desglose por región; 1,496 individuos de 184 especies en LTX y 1,658 individuos de 150 especies en LAC. Las especies más abundantes en LTX fueron *Pseudolmedia glabrata* (5.4% de los individuos), *Trophis mexicana* (4.5%) y *Guarea glabra* (3.9%); en LAC fueron *Dialium guianense*

(7.7%), *Guarea glabra* (3.6%) y *Licania hypoleuca* (2.7%) (ver listado completo en Apéndice 1). La abundancia, la diversidad y la equitatividad de especies de árboles fueron muy similares entre regiones, sin embargo, el área basal fue mayor en LTX que en LAC (Cuadro 2).

Cuadro 2. Promedio (\pm DE) de la abundancia (i.e., número total de individuos), diversidad (riqueza de especies, 0D ; número de especies comunes, 1D ; número de especies dominantes, 2D), y equitatividad ($EF = {}^2D/{}^0D$) de la comunidad de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm en 20 sitios de bosque tropical húmedo en Los Tuxtlas (Veracruz) y 20 sitios en la Selva Lacandona (Chiapas). En cada sitio los árboles fueron muestreados en una parcela de 40 x 40 m. La comparación entre regiones se realizó utilizando modelos lineales generalizados. En negritas se muestran los valores estadísticamente significativos ($gl = 1$ en todos los casos).

Atributo de la comunidad	Los Tuxtlas	Lacandona	Diferencia entre regiones
Abundancia de individuos	73.4 \pm 17.9	82.8 \pm 18.9	$\chi^2 = 1.83, p = 0.18$
Número total de especies (0D)	30.7 \pm 5.5	31.9 \pm 6.9	$\chi^2 = 0.37, p = 0.54$
Número de especies comunes (1D)	21.3 \pm 4.5	22.1 \pm 5.1	$\chi^2 = 0.28, p = 0.60$
Número de especies dominantes (2D)	15.2 \pm 4.0	16.0 \pm 4.5	$\chi^2 = 0.38, p = 0.54$
Equitatividad (EF)	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	$\chi^2 = 0.21, p = 0.65$
Área basal promedio (cm ²)	328.4 \pm 53.2	261.5 \pm 41.3	$\chi^2 = 5.96, p = 0.02$

Lluvia de semillas

En total se registraron 67,321 semillas de 179 especies de árboles, de las cuales 56,892 semillas de 108 especies correspondieron a LTX y 10,429 semillas de 111 especies a LAC. Las especies más abundantes en LTX fueron *Heliocarpus* spp. (31.8%), *Dendropanax arboreus* (20.7%) y *Robinsonella mirandae* (15%), en tanto que en LAC fueron *Terminalia amazonia* (37.7%), *Dendropanax arboreus* (10.8%) y *Trichospermum mexicanum* (10.6%;

Figura 4; ver listado completo en Apéndice 2). En LTX, 13,182 semillas (23%) fueron dispersadas (86.5% por viento y 13.5% por animales), mientras que en LAC llegaron 3,030 semillas (29%) por dispersión (10% por viento y 90% por animales).

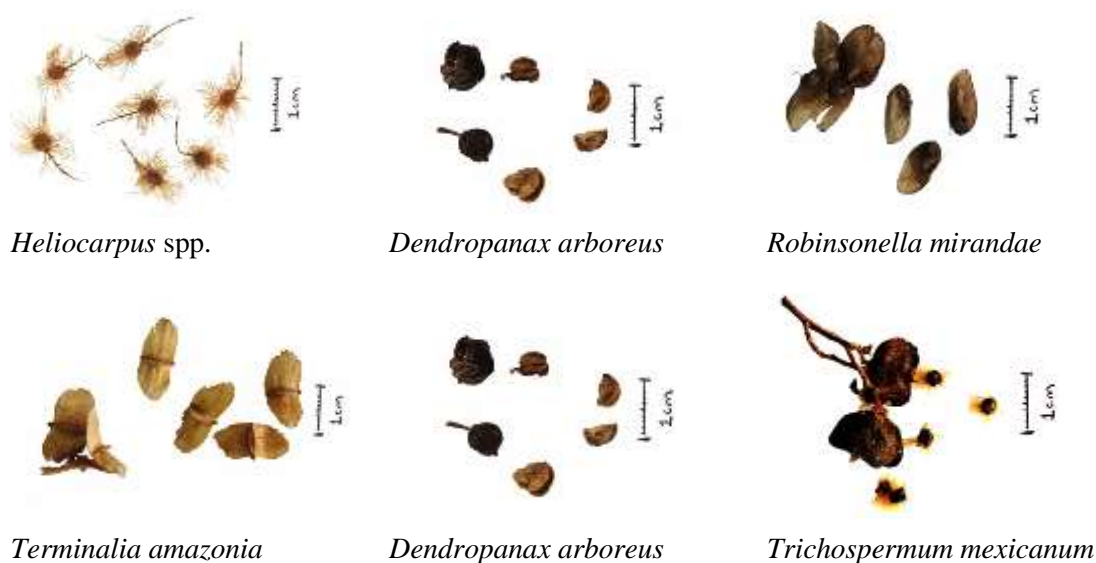


Figura 4. Especies de semillas más abundantes para Los Tuxtlas (hilera superior) y la Selva Lacandona (hilera inferior).

Las regiones también difirieron en algunas características de la lluvia de semillas (Cuadro 3). En particular, los promedios de la abundancia y de la riqueza total de especies fueron mayores en LTX que en LAC (Cuadro 3). La abundancia de semillas tendió a relacionarse positivamente con el área basal de los árboles en los sitios ($r = 0.31$, $p = 0.052$), mas no con su abundancia ($r = 0.08$, $p = 0.6$). La diversidad de especies comunes y de especies dominantes fue similar en ambas regiones (Cuadro 3). En general, la lluvia de semillas fue más equitativa en LAC que en LTX (Cuadro 3).

Con respecto al origen de las semillas, las proporciones de semillas y de especies locales y dispersadas por viento y por animales fueron similares en ambas regiones ($p > 0.13$, en todos los casos; Figura 5a, b). Por otra parte, las semillas locales tuvieron una diversidad de orden 1 y 2 similares en ambas regiones ($p > 0.90$; Figuras 6a, b), pero la

equitatividad fue mayor en LAC que en LTX ($\chi^2 = 4.75$, $gl = 1$, $p = 0.03$; Figura 6c). Las diversidades de orden 1 y 2, y la equitatividad de las semillas dispersadas por viento y por animales fueron similares en ambas regiones ($p > 0.1$ en los seis casos).

Cuadro 3. Características de la lluvia de semillas registrada en dos regiones tropicales fragmentadas del sureste de México: Los Tuxtlas (Veracruz) y la Selva Lacandona (Chiapas). La lluvia de semillas fue colectada quincenalmente durante un año (2015) en 9 trampas de semillas (área de 0.5 m²/trampa) colocadas en 8 x 8 m en el centro de cada sitio (N = 20 sitios en cada región). Se muestra el promedio (\pm DE) de la abundancia (i.e. número de semillas), diversidad (número total de especies, ⁰D, número efectivo de especies comunes, ¹D, y número de especies dominantes, ²D) y equitatividad ($EF = {}^2D/{}^0D$) del total de semillas capturadas en las trampas. En negritas se marcan los valores que difirieron entre regiones ($p < 0.05$).

Atributo de la comunidad	LTX	LAC	Diferencia entre regiones
Abundancia	2844.8 \pm 3635.5	521.5 \pm 800.9	$\chi^2 = 12.01, p < 0.001$
⁰ D	25.4 \pm 6.0	18.1 \pm 4.4	$\chi^2 = 19.50, p < 0.001$
¹ D	5.2 \pm 3.7	6.0 \pm 4.2	$\chi^2 = 0.44, p = 0.51$
² D	3.4 \pm 2.6	3.9 \pm 2.9	$\chi^2 = 0.36, p = 0.55$
EF	0.13 \pm 0.08	0.21 \pm 0.14	$\chi^2 = 5.12, p = 0.02$

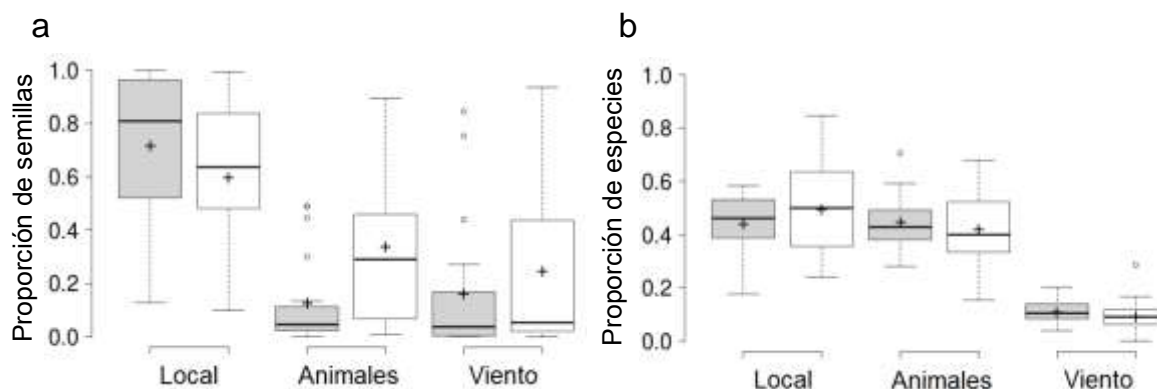


Figura 5. Proporción de semillas (a) y de especies (b) según su origen (i.e., locales o no dispersadas, y dispersadas por viento o por animales) en Los Tuxtlas (cajas grises) y en la Selva Lacandona (cajas blancas). Las líneas horizontales indican la mediana, las cajas el primer y tercer cuartil, el signo (+) indica la media.

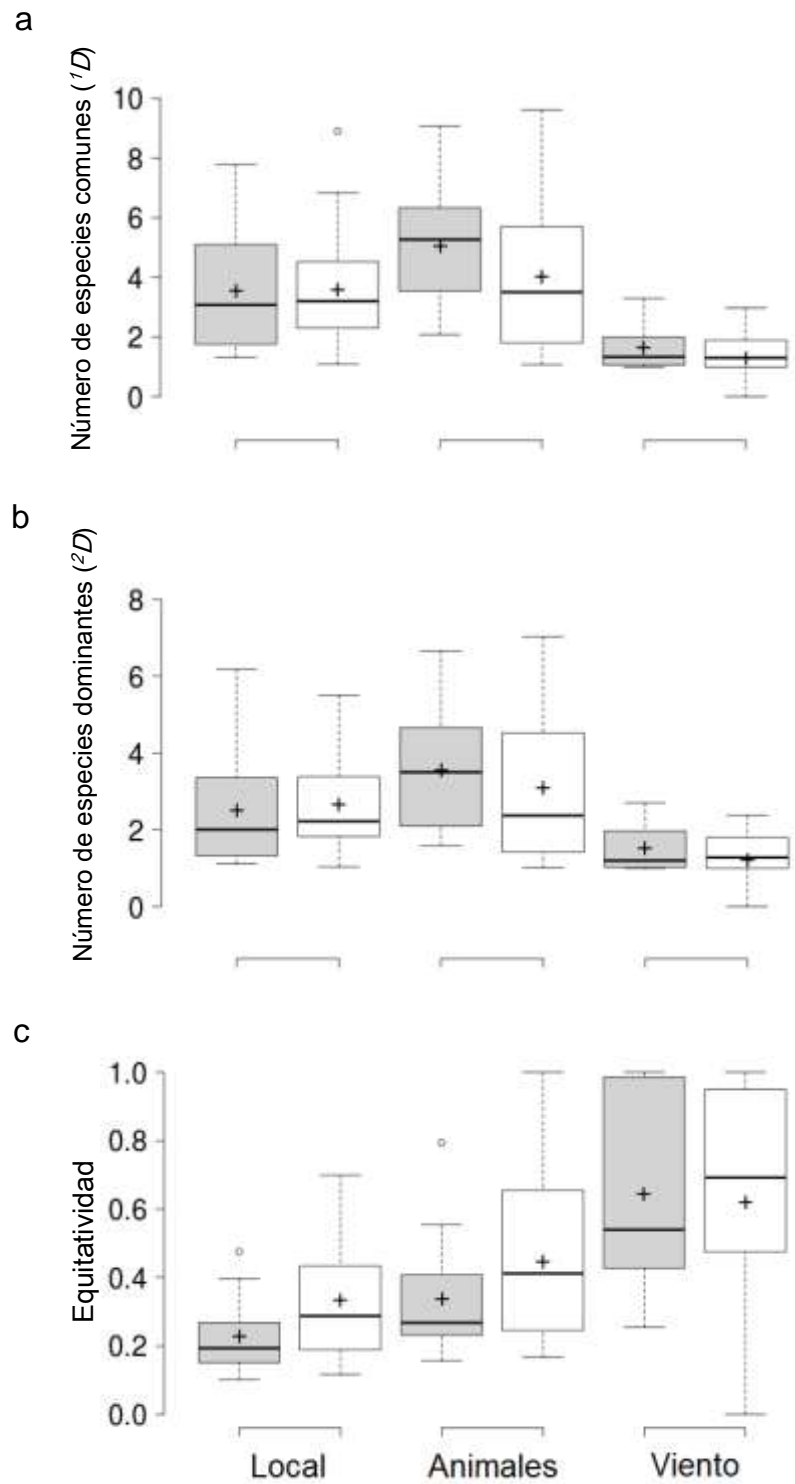


Figura 6. Comparación de la diversidad de especies comunes 1D (a), de especies dominantes 2D (b) y de la equitatividad (c) de la lluvia de semillas locales, dispersadas por animales y dispersadas por viento en Los Tuxtlas (cajas grises) y en la Selva Lacandona (cajas blancas). Las líneas horizontales indican la mediana, las cajas el primer y tercer cuartil, el signo (+) indica la media.

La diversidad gamma de las semillas dispersadas tanto por animales como por viento fue mayor en LAC que en LTX (Figura 7a), mientras que la diversidad alfa promedio para ambos tipos de dispersión (0D_a) fue mayor en LTX que en LAC (Figura 7b). La diversidad alfa promedio de orden 1 (1D_a) y 2 (2D_a) fue similar en ambas regiones. Por otra parte, la diversidad beta promedio entre sitios fue menor en LTX que en LAC para todos los órdenes de diversidad, particularmente para las especies dispersadas por animales comunes y dominantes (Figura 7c).

La distribución de frecuencias del número de sitios donde se encuentran presentes las especies no difirió entre regiones para ninguno de los tipos de dispersión (Figura 8). En ambas regiones la mayor cantidad de especies únicamente estuvieron en uno o dos sitios y muy pocas especies estuvieron en más de 10 sitios. La especie zoócora más conspicua en ambas regiones fue *Bursera simaruba* (Figura 8a).

En las semillas dispersadas por animales, la proporción de semillas dispersadas por especie presentó un patrón diferente entre regiones (Figura 9a), pero similar para las dispersadas por viento (Figura 9b). Las pruebas de Kolmogorov-Smirnov indicaron que las distribuciones de frecuencias de las regiones son diferentes para las especies dispersadas por animales ($D = 0.223$, $p = 0.02$) pero no para las especies dispersadas por viento ($D = 0.358$, $p = 0.27$). En LTX, la mayoría de las especies zoócoras (48%) no tuvieron semillas dispersadas, i.e. todas las semillas colectadas fueron locales; en LAC la mayoría de las especies zoócoras (51%) no tuvieron semillas locales, i.e., todas las semillas colectadas fueron inmigrantes.

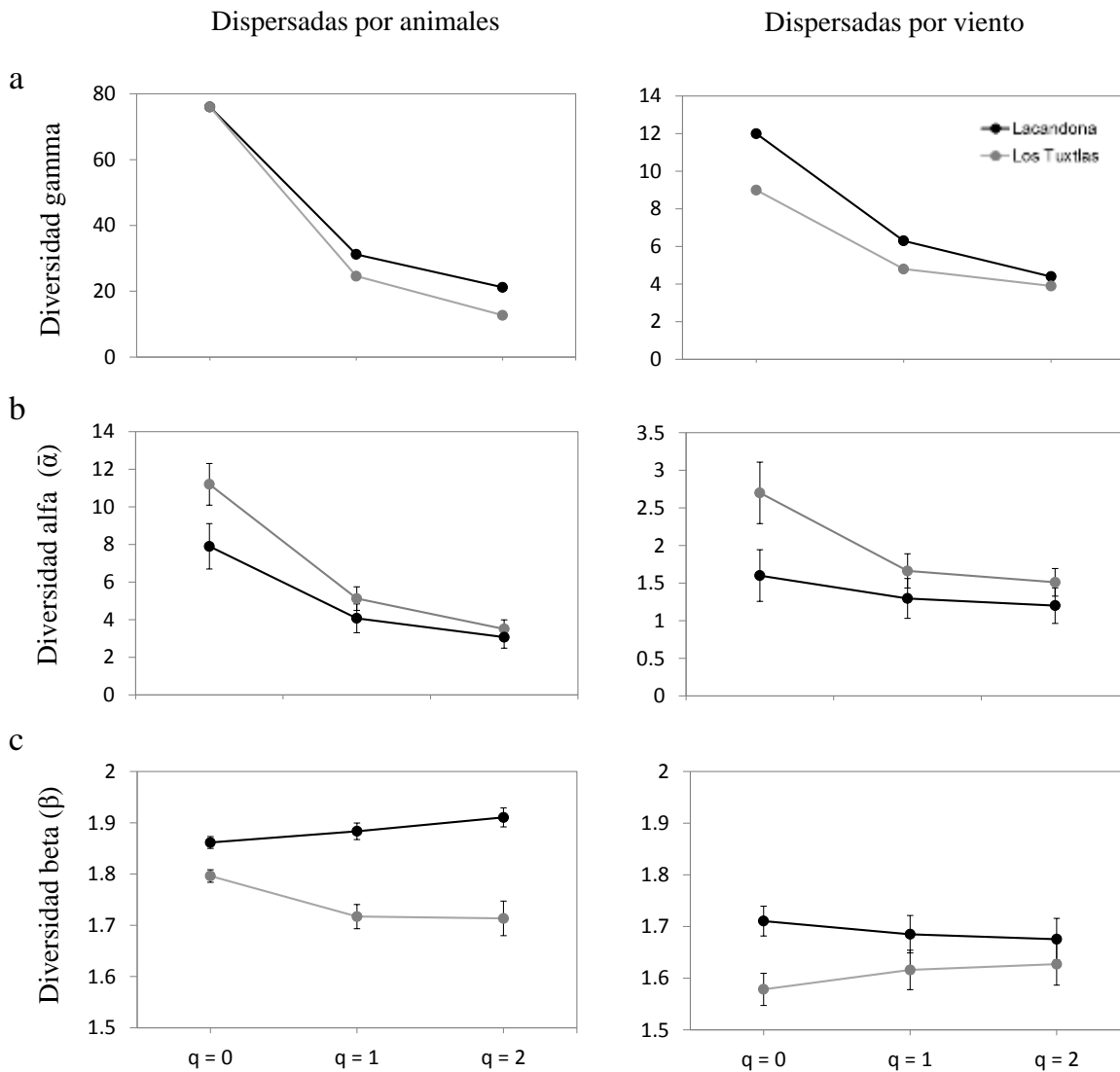


Figura 7. Perfiles de diversidad de las semillas dispersadas por animales y por viento en las regiones de Los Tuxtlas y de la Selva Lacandona, México. Se muestra la diversidad total o gamma regional (a), la diversidad alfa promedio (IC95%) por sitio (b), y la diversidad beta promedio entre pares de sitios (IC95%) (c). En todos los casos, se indican los valores para tres órdenes de diversidad (0, 1 y 2), los cuales establecen la sensibilidad de cada índice a la abundancia de individuos. Cuando $q = 0$, los valores de diversidad no son sensibles a la abundancia (i.e. basados en la presencia de las especies). En contraste, los órdenes $q = 1$ y $q = 2$ representan la diversidad de especies comunes y dominantes en la comunidad, respectivamente.

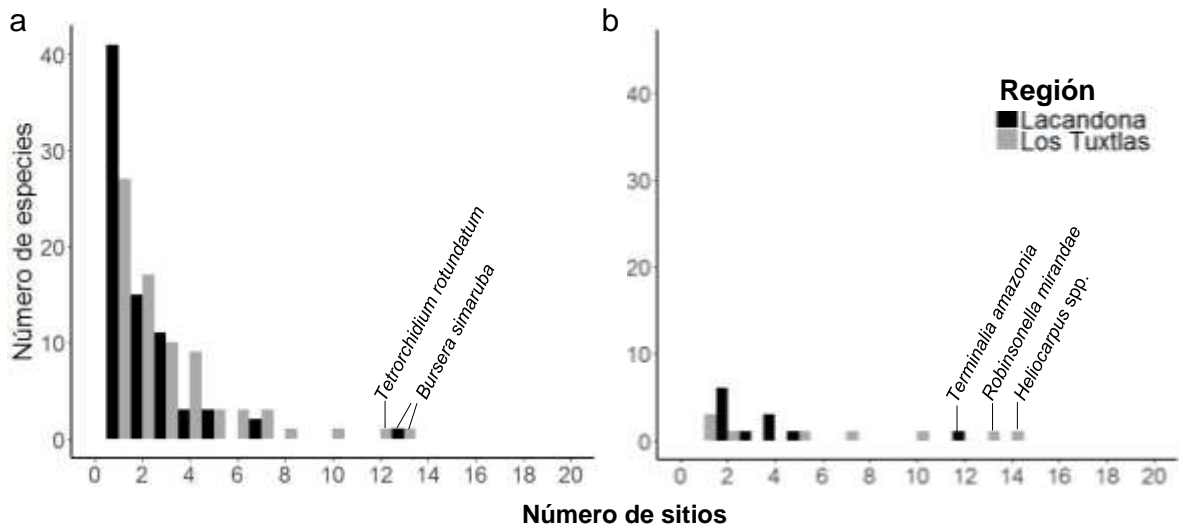


Figura 8. Frecuencia de especies distribuidas en los sitios de bosque tropical remanente (20 sitios por región) en dos regiones tropicales fragmentadas: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona. (a) Especies dispersadas por animales ($N_{LTX} = 92$ especies, $N_{LAC} = 96$ especies). (b) las especies dispersadas por viento ($N_{LTX} = 16$ especies, $N_{LAC} = 15$ especies).

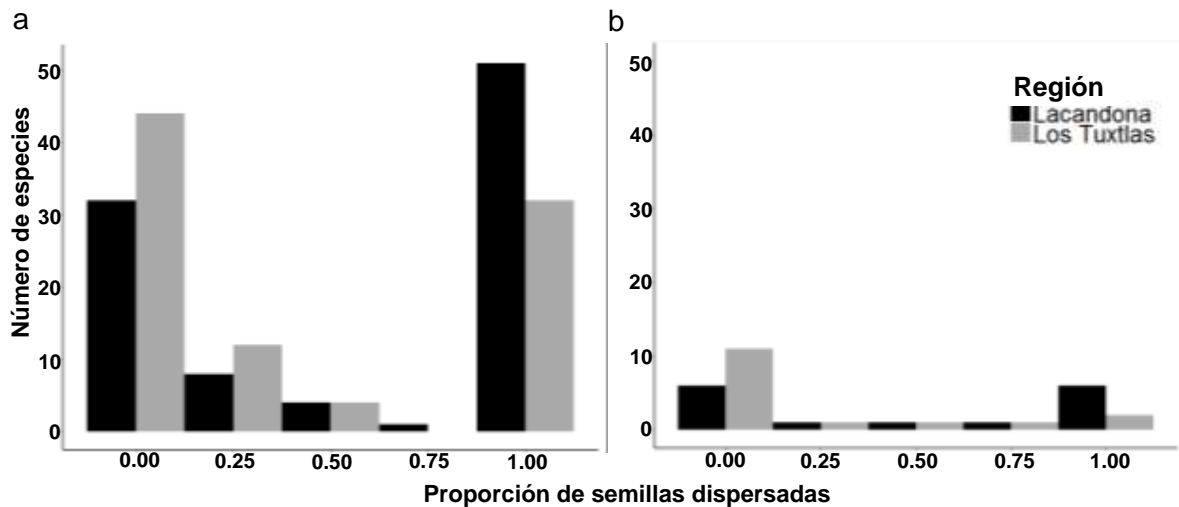


Figura 9. Frecuencia de la proporción de semillas dispersadas por especie para dos regiones tropicales fragmentadas: Los Tuxtlas y la Selva Lacandona. (a) Especies dispersadas por animales ($N_{LTX} = 92$ especies, $N_{LAC} = 96$ especies), (b) especies dispersadas por viento, ($N_{LTX} = 16$ especies, $N_{LAC} = 15$ especies).

3.4 Discusión

Este estudio comparó la lluvia de semillas entre regiones con una flora similar pero con historias de uso del suelo y niveles de defaunación contrastantes, con el fin de entender el efecto que estos factores tienen sobre el potencial de regeneración natural de bosques tropicales modificados por actividades humanas. Los Tuxtlas (LTX) es una región costera con mayor influencia del viento y un mayor grado de defaunación y deforestación, mientras que Lacandona (LAC) tiene menos influencia de los vientos y la deforestación y defaunación son menores. Tal y como se esperaba, en LTX detecté patrones que sugieren que la dispersión de semillas por animales podría estar limitada, particularmente en abundancia. Además, la lluvia de semillas en LTX estuvo dominada por semillas anemócoras. Sin embargo, en contra con lo esperado, la diversidad beta fue menor en LTX que en LAC. A continuación se discuten los principales resultados y se indican las implicaciones ecológicas y de conservación más relevantes de éstos.

La gran diferencia en la abundancia total de semillas entre regiones puede estar causada por diferencias en las abundancias de las especies de árboles, particularmente de especies de semillas pequeñas y de estadios sucesionales secundarios, y en menor medida también por el área basal de los árboles. Si bien hay muchas especies compartidas, las abundancias de éstas no son iguales entre regiones (e.g., *Heliocarpus* spp. o *Dendropanax arboreus*; Anexo 2). Si se comparan para las mismas especies las abundancias tanto de semillas como de árboles adultos entre regiones, el resultado es que de las especies que se encuentran en ambas regiones, varias de ellas son más de 10 veces (incluso hasta 18,000 veces en el caso de *Heliocarpus* spp.) más abundantes en LTX (Apéndice 2, Cuadro S1). En el 54% de los casos la abundancia de árboles adultos de esas especies es mayor en LTX que en LAC. También de éstas todas tienen semillas con tamaños < 15 mm (Ibarra-

Manríquez et al. 2015) y el 62% son consideradas características de bosques secundarios o cosmopolitas (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Adicionalmente, de acuerdo con Chapman et al. (1992), la abundancia de las semillas locales parece depender del área basal de los árboles adultos. Esto se debe a que árboles más grandes pueden producir más flores y frutos (Chapman et al. 1992). Mis resultados también indicaron que la abundancia de semillas locales tendió a correlacionarse positivamente con el área basal de los árboles en ambas regiones.

En LTX, la defaunación podría haber causado localmente una disminución en la remoción de frutos en el dosel. Por ejemplo, la menor equitatividad en las semillas locales en LTX podría ser evidencia de falta de actividad en el dosel por frugívoros, ya que se ha visto que en sitios defaunados disminuye la remoción de frutos de los árboles parentales (Wright et al. 2000, Wang et al. 2007, Holbrook y Loiselle 2009). Sin embargo, la remoción de frutos en la copa de los árboles no ha sido evaluada para muchas especies zoócoras en la región. Solamente existen estudios de remoción para *Dendropanax arboreus*, *Bursera simaruba* (Graham et al. 2002) y *Ficus* aff. *cotinifolia* (Coates-Estrada y Estrada 1986). Particularmente, Graham et al. (2002) encontraron que las especies de aves que visitan a *D. arboreus* son diferentes en el bosque continuo y en riparios remanentes, mientras que *B. simaruba* es visitada por las mismas especies de aves en ambos ambientes. Además demuestran que los hábitats perturbados pueden influenciar los patrones de visitas de las aves, con lo cual se pueden alterar los patrones de dispersión de algunas especies de árboles. Por otro lado, se ha visto que en LTX crecen tapetes densos de plántulas bajo las copas de los árboles parentales, particularmente en los fragmentos (Zambrano et al. 2014), lo cual también puede deberse a la falta de dispersión y de herbivoría por vertebrados (Dirzo y Miranda 1990). Si bien la remoción de frutos en el dosel aún necesita ser

explorada, la alta concentración de semillas bajo el árbol parental parece ser una consecuencia de la defaunación en regiones tropicales fragmentadas.

La falta de fauna puede afectar importantemente la llegada de semillas dispersadas a un sitio. La defaunación en LTX parece estar limitando la abundancia de semillas zoócoras dispersadas. En esta región, registré muy pocas semillas dispersadas por animales (1,780 semillas, 3.1% del total colectado), mientras que en LAC éstas semillas conformaron una tercera parte del total de semillas (2,727 semillas, 26.1% del total). Más aún, al considerar el porcentaje de semillas dispersadas por especie, en LTX la mayor parte de las semillas fueron de origen local, mientras que en LAC la mayoría fue resultado de la dispersión. Este resultado es un indicador de que en LAC tal vez existe una mayor abundancia y diversidad de animales capaces de promover la dispersión de semillas zoócoras. Por ejemplo, en LAC, especies de talla mediana como los monos *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* aún persisten en fragmentos de bosque relativamente pequeños (< 15 ha; González-Zamora et al. 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2013b). Estos animales dispersan una mayor cantidad de semillas de todos los tamaños comparados con fauna de talla pequeña (Chen y Moles 2015). González-Zamora et al. (2014) registraron durante un año 45,919 semillas ≥ 5 mm de largo en letrinas de mono araña en cinco sitios de bosque remanente en la Selva Lacandona. Llama la atención que esta cifra es 4.5 veces más grande que la registrada en este estudio, en el que las trampas no fueron localizadas en letrinas. Esto resalta la importancia de estos frugívoros de talla mediana para la dispersión de semillas y las consecuencias que puede tener su extinción para este proceso ecológico.

Apoyando nuestra hipótesis, la dispersión de semillas anemócoras parece ser favorecida en LTX. En esta región, las semillas dispersadas fueron mayormente anemócoras (86.5%), siendo *Heliocarpus* spp. la más abundante (76.5% de las semillas

dispersadas) y ampliamente distribuida (presente en 70% de los sitios). Este patrón puede deberse a la mayor influencia del viento en esta región costera, donde los vientos alcanzan velocidades hasta 10 veces mayores que en LAC durante todo el año. Además, la matriz en LTX está dominada por áreas abiertas, lo que puede facilitar el flujo de viento (Saunders et al. 1991, Nathan et al. 2002). Otros estudios han reportado que las plantas con dispersión abiótica son más frecuentemente dispersadas que las bióticas en sitios defaunados (Harrison et al. 2013).

Hay que resaltar que las especies anemócoras no fueron dominantes en la comunidad de árboles adultos. Esto sugiere que, si bien la dispersión de especies anemócoras actualmente no está limitada, su establecimiento sí lo está debido a las condiciones umbrías en el interior del bosque (Denslow 1987, Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). Sin embargo, dado que algunas de estas semillas pueden permanecer en el banco de semillas por mucho tiempo hasta que se abra un claro, les dé la luz y germinen (Denslow 1987) estas especies podrían aumentar su reclutamiento en el futuro ante un mayor grado de perturbación en los bosques (e.g., incremento en la dinámica de claros debido a la cercanía a los bordes del fragmento; Vaughn et al. 2015). Se ha visto que los bosques defaunados exhiben cambios graduales en la composición de especies, ya que los árboles dispersados por animales comienzan a ser reemplazados por especies dispersadas por el viento o por la gravedad (Wright 2007, Brodie et al. 2009).

Los hallazgos de este estudio sugieren que LTX podría enfrentarse en un futuro a un proceso de homogenización florística. En LTX, las especies anemócoras y algunas especies zoócoras, como *Bursera simaruba*, fueron muy abundantes y estuvieron en la lluvia de semillas de todos los sitios en la región. Además, la diversidad beta entre pares de sitios fue significativamente menor en LTX que en LAC, particularmente para las especies comunes

y dominantes (Fig. 7c). Esto significa que estas especies parecen ser más similares entre fragmentos, lo cual es un indicador de homogenización. Esto se ha reportado para otras regiones tropicales en el mundo (e.g. Cordeiro y Howe 2001, Terborgh et al. 2008, Lôbo et al. 2011, Tabarelli et al. 2012), donde especies con semillas pequeñas y anemócoras incrementan sus abundancias. En este sentido, las semillas anemócoras y algunas pocas zoócoras podrían ser consideradas como “ganadoras” (Tabarelli et al. 2012). Entre las especies zoócoras que podrían considerarse como ganadoras, *Bursera simaruba* fue la especie dispersada por animales más conspicua en ambas regiones. Esta especie es utilizada en cercas vivas en ambas regiones y, al ser heliófila, es típica en claros y bosques secundarios (Ibarra-Manríquez et al. 1997, Dirzo y Sinaca-Colín 1997, Castillo-Campos y Laborde 2004). Asimismo, las especies anemócoras registradas más abundantes (i.e. *Heliocarpus* spp., *Robinsonella mirandae* y *Trichospermum mexicanum*) también son características de claros y bosques secundarios (Ibarra-Manríquez et al. 1997, Castillo-Campos y Laborde 2004). Por lo tanto, si dentro de los fragmentos de bosque aumenta temporal y espacialmente la formación de claros debido al tamaño de los fragmentos y los efectos de borde (Laurance et al. 2006, Vaughn et al. 2015), estas especies podrían encontrar las condiciones para establecerse exitosamente y llegar a dominar homogeneizando la composición de la comunidad.

En conclusión, la lluvia de semillas puede ser muy variable entre regiones, principalmente en cuanto a su abundancia y origen. Estas diferencias pueden estar determinadas por la abundancia de ciertas especies en la flora local con semillas pequeñas y anemócoras, y en menor medida por el área basal de los árboles adultos y la falta de frugívoros, que puede causar limitación en la dispersión de especies dispersadas por animales (Wright 2007). Por otra parte, las especies de tamaño pequeño y dispersadas por

fauna generalista o por el viento, parecen dominar la comunidad de semillas dispersadas (e.g., *Bursera simaruba*, *Heliocarpus* spp., *Robinsonella mirandae*). Esto puede causar la disminución de la diversidad beta entre fragmentos (posible homogenización biótica) y propiciar el cambio de la comunidad de árboles hacia especies comunes en bosques secundarios (Tabarelli et al. 2012).

Ante las posibles condiciones de limitación en la dispersión de especies zoócoras de bosque maduro en LTX, es fundamental conocer a detalle el estado de la fauna frugívora en los remanentes de bosque de la región. Así, las estrategias de conservación pueden enfocarse en asistir la dispersión de especies zoócoras más eficazmente, particularmente en aumentar su abundancia. Una opción que implica grandes esfuerzos a nivel social y biológico, pero que parece recomendable para LTX sería la reintroducción de fauna clave para la dispersión de semillas, como el mono araña, el cual dispersa una gran cantidad de semillas y especies en estos bosques (González-Zamora et al. 2014, Andresen et al. 2018). Además, promover la protección no sólo de psitácidos, sino también de crácidos y tucanes, grupos importantes para la dispersión de semillas (Donatti et al. 2011, Baños-Villalba et al. 2017), particularmente de aquellos que sean generalistas y dispersen una gran variedad de especies (Aslan et al. 2016). También sería deseable que las acciones de reforestación se lleven a cabo con especies de árboles que sean consumidas por una gran variedad de animales y utilizar una diversidad mayor de especies zoócoras en las cercas vivas. Estas acciones tendrían la finalidad de aumentar la cobertura forestal, reducir la distancia entre fragmentos, incrementar la conectividad en el paisaje para la fauna y con esto la dispersión de semillas zoócoras (Jesus et al. 2012, Saura et al. 2014); además de garantizar alimento para la fauna y así ayudar a su mantenimiento (Brodie y Aslan 2012). Finalmente, es necesario realizar más estudios en regiones con un gradiente de perturbación para

identificar los determinantes de la lluvia de semillas en los bosques tropicales perennifolios. Conocer la estructura de la lluvia de semillas en paisajes tropicales fragmentados es fundamental para comprender el estado de los bosques y desarrollar estrategias que favorezcan el mantenimiento de la gran diversidad que albergan.

Literatura citada

- Andresen E. 2012. Dispersión de semillas por animales frugívoros y granívoros. En: del Val E. y Boege K. (eds). *Ecología y evolución de las interacciones bióticas*. Mexico City: Fondo de Cultura Económica. pp. 101–139.
- Andresen E., Arroyo-Rodríguez V. y Ramos-Robles M. 2018. Primate seed dispersal: old and new challenges. *International Journal of Primatology* 39:443–465.
- Arroyo-Rodríguez V. y Mandujano S. 2006. The importance of tropical rainforest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez V., Rös M., Escobar F., Melo F.P., Santos B.A., Tabarelli M., Chazdon R. 2013a. Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. *Journal of Ecology* 101:1449–1458.
- Arroyo-Rodríguez V., González-Perez I.M., Garmendía A., Solà M. y Estrada A. 2013b. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape ecology* 28:1717–1727.
- Arroyo-Rodríguez V., Melo F.P.L., Martínez-Ramos M., Bongers F., Chazdon R., Meave J.A., Norden N., Santos B.A., Leal I.R. y Tabarelli M. 2017. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* 92:326–340.
- Aslan C.E., Bronstein J.L., Rogers H.S., Gedan K.B., Brodie J., Palmer T.M. y Young T.P. 2016. Leveraging nature's backup plans to incorporate interspecific interactions and resilience into restoration. *Restoration Ecology* 24:434–440.
- Baños-Villalba A., Blanco G., Díaz-Luque J.A., Dénes F.V., Hiraldo F., Tella J.L. 2017. Seed dispersal by macaws shapes the landscape of an Amazonian ecosystem. *Scientific Reports* 7:7373.

- Brodie J.F., Helmy O.E., Brockelman W.Y. y Maron J.L. 2009. Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications* 19:854–863.
- Brodie J.F. y Aslan C.E. 2012. Halting regime shifts in floristically intact tropical forests deprived of their frugivores. *Restoration Ecology* 20:153–157.
- Carabias J., De la Maza J. y Cadena R. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C. Ciudad de México.
- Castillo-Campos, G. y Laborde, J. 2004. La Vegetación. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. (eds). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. pp. 231–265
- Chao A. y Jost L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547.
- Chao A. y Shen T.J. 2010. Program SPADE: species prediction and diversity estimation. Program and user's guide. CARE, Hsin-Chu, Taiwan.
- Chapman C. A., Chapman L. J., Waghman R., Hunt K., Gebo D. y Gardner L. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24:527–531.
- Chen S.C. y Moles A.T. 2015. A mammoth mouthful? A test of the idea that larger animals ingest larger seeds. *Global Ecology and Biogeography* 24:1269–1280.
- Clark J.S., Macklin E. y Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68:213–235.
- Coates-Estrada R. y Estrada A. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 2:349–357.
- Cordeiro N.J. y Howe H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15:1733–1741.
- Dennis A.J., Lipsett-Moore G., Harrington G., Collins E. y Westcott D.A. 2005. Seed predation, seed dispersal and habitat fragmentation: does context make a difference in tropical Australia? En: Forget P.M., Lambert J.E., Hulme P.E. y Vander Wall S.B. (eds). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CAB International, Wallingford, UK. pp 117–135.
- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and trees diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431–451.
- Dirzo R. y Miranda A. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4:444–447.

- Dirzo R. y Sinaca-Colín S. 1997. *Bursera simaruba*. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 101–102.
- Dirzo R., Young H.S., Galetti M., Ceballos G., Isaac N.J.B. y Collen B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345:401–406.
- Donatti C.I., Guimaraes P.R., Galetti M., Pizo M.A., Marquitti F.M.D. y Dirzo R. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters* 14:773–781.
- Galetti M. y Dirzo R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* 163:1–6.
- Garmendia A., Arroyo-Rodríguez V., Estrada A., Naranjo E. y Stoner K.E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331–344.
- González-García F. 1993. Avifuna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana* 55:1–86.
- González-Zamora A., Arroyo-Rodríguez V., Escobar F., Rös M., Oyama K., Ibarra-Manríquez G., Stoner K.E. y Chapman C.A. 2014. Contagious deposition of seeds in spider monkeys' sleeping trees limits effective seed dispersal in fragmented landscapes. *PLoS One* 9(2), e89346.
- Graham C., Martínez-Leyva J.E. y Cruz-Paredes L. 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., Laborde J. y Sánchez-Rios G. 2004. Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Harrison R.D., Tan S., Plotkin J.B., Slik F., Detto M., Brenes T., Itoh A. y Davies S.J. 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology letters* 16:687–94.
- Holbrook K.M. y Loiselle B.A. 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90:1449–1455.
- Howe H. F. y Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201–228.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y Núñez-Farfán J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 61–85.

- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Morales M. y Cornejo-Tenorio G. 2015. Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio. Región de Los Tuxtlas, Veracruz. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Ciudad de México.
- Janzen D. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501–528.
- Jesus F.M., Pivello V.R., Meirelles A.T., Franco G.A.D.C. y Metzger J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation* 23:1126–1136.
- Jordano P. 2000. Fruits and frugivory. En: Fenner M. (Ed). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Wallingford. pp. 125–165.
- Jost L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
- Jost L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.
- Jost L. 2010. The relation between evenness and diversity. *Diversity* 2:207–232
- Laborde J. 2004. La reserva de la biósfera. En: Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Ríos G. (eds). *Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología. pp. 271–279.
- Laurance W.F., Nascimento H.E., Laurance S.G., Andrade A., Ribeiro J.E., Giraldo J.P., et al. 2006. Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:19010–19014.
- Lôbo D., Leao T., Melo F.P.L., Santos A.M.M. y Tabarelli M. 2011. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization. *Diversity and Distributions* 17:287–296.
- Marcon E. y Hérault B. 2014. Entropart, an R package to partition diversity (<http://cran.r-project.org/package=entropart>)
- Markl J. S., Schleuning M., Forget P.M., Jordano P., Lambert J.E., Traveset A., et al. 2012. Meta-Analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* 26:1072–1081.
- Martínez-Gallardo R. y Sánchez-Cordero V. 1997. Lista de mamíferos terrestres, en: *Historia Natural de Los Tuxtlas*. González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (Eds). UNAM, México, D.F. pp. 625–628.
- Martínez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299–318.
- Medellín R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8:780–799.

- Melo F.P.L., Martínez-Salas E., Benitez-Malvido J. y Ceballos G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:35–43.
- Mendoza E., Fay J. y Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:451–467.
- Mendoza E. y Dirzo R. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116:1841–1852.
- Naranjo E. y Bodmer R. 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412–420.
- Nathan R. y Muller-Landau H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15:278–285.
- Nathan R., Horn H.S., Chave J. y Levin S.A. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. En: Levey D.J., Silva W.R. y Galetti M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 69–82.
- Peres C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian Forest Vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490–1505.
- Peres, C. A. y Palacios E. 2007. Basin- wide effects of game harvest on vertebrate population densities in Amazonian forests: implications for animal- mediated seed dispersal. *Biotropica* 39:304–315.
- Rodríguez-Velázquez J., Sinaca-Colín P. y Jamangapé-García G. 2009. Frutos y semillas de árboles tropicales de México. INE, México, D.F.
- Rzedowski J. 2006. Bosque tropical perennifolio, en *Vegetación de México*, pp. 169-189. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Saunders D. A., Hobbs R.J. y Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Saura S., Bodin Ö. y Fortin M.J. 2014. Stepping stones are crucial for species' long-distance dispersal and range expansion through habitat networks. *Journal of Applied Ecology* 51:171–182.
- Schaldach W.J. y Escalante-Pliego P. 1997. Lista de aves. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt C. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México. pp. 571–578.

- Sfair J.C., Arroyo-Rodríguez V., Santos B.A., Tabarelli M. 2016. Taxonomic and functional divergence of tree assemblages in a fragmented tropical forest. *Ecological Applications* 26:1816–1826.
- Soto, M. y Gama L. 1997. Climas. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt C. (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 7–23.
- Tabarelli M., Peres C.A. y Melo F.P.L. 2012. The ‘few winners and many losers’ paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155:136–140.
- Terborgh J., Alvarez-Loayza P., Dexter K., Cornejo F. y Carrasco C. 2011. Decomposing dispersal limitation: limits on fecundity or seed distribution? *Journal of Ecology* 99:935–944.
- Terborgh J. y Nunez-Iturri G. 2006. Disperser-free tropical forests await an unhappy fate. En: Laurance W. F. y Peres C. A. (eds). *Emerging threats to tropical forests*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 241–252.
- Terborgh J., Nunez-Iturri G., Pitman N.C.A., Valverde F.H.C., Alvarez P., Swamy V., Pringle E.G., y Paine C.E.T. 2008. Tree recruitment in an empty forest. *Ecology* 89:1757–1768.
- Vaughn N.R., Asner G.P. y Giardina C.P. 2015. Long-term fragmentation effects on the distribution and dynamics of canopy gaps in a tropical montane forest. *Ecosphere* 6(12):271
- Villaseñor J.L., Ortiz E. y Campos-Villanueva A. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1–12.
- Wang B.C., Sork V.L., Leong M.T., Smith T.B. 2007. Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the Afrotropical tree *Antrocaryon klaineum* (Anacardiaceae). *Biotropica* 39:340–347.
- Wright S.J., Zeballos H., Dominguez I., Gallardo M.M., Moreno C.M., Ibanez R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14:227–239.
- Wright S.J. 2003. The myriad consequences of hunting for vertebrates and plants in tropical forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6:73–86.
- Wright S.J. 2007. Seed dispersal in anthropogenic landscapes. En: Dennis A.J. (ed). *Seed dispersal: Theory and its application in a changing world*. CAB International, Wellington, UK. pp. 599–614.
- Zambrano J., Coates R. y Howe H.F. 2014. Effects of forest fragmentation on the recruitment success of the tropical tree *Poulsenia armata* at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 30:209–218.

Cuadro S1. Listado de especies presentes en ambas regiones cuya diferencia en abundancia es > 10 veces entre Los Tuxtlas (LTX) y Lacandona (LAC). Se indica la abundancia total de semillas, el tipo de dispersión, el número de árboles adultos registrados y el tipo de ambiente donde se encuentran típicamente: 1 = bosque primario, 2 = bosque secundario, c = cosmopolitas.

Especie	<u>semillas</u>			Dispersión	Ambiente ^a	<u>árboles</u>	
	LAC	LTX	Diferencia			LAC	LTX
<i>Rollinia mucosa</i>	1	294	× 290	Zoócora	1	2	24
<i>Tabernaemontana</i> spp.	17	173	× 10	Zoócora	2	3	58
<i>Dendropanax arboreus</i>	1130	11795	× 10	Zoócora	c	0	35
<i>Cordia alliodora</i>	2	1955	× 977	Anemócora	c	1	3
<i>Bursera simaruba</i>	55	1320	× 24	Zoócora	c	11	32
<i>Wimmeria bartlettii</i>	15	374	× 25	Anemócora	1	23	4
<i>Alchornea latifolia</i>	43	735	× 17	Zoócora	c	11	7
<i>Croton schiedianus</i>	13	537	× 41	Balística	2	15	85
<i>Sapium nitidum</i>	6	558	× 93	Zoócora	1	14	8
<i>Nectandra salicifolia</i>	13	362	× 28	Zoócora	1	10	25
<i>Heliocarpus</i> spp.	1	18142	× 18,000	Anemócora	2	0	12
<i>Mortonioidendron guatemalensis</i>	14	358	× 25	Zoócora	1	3	3
<i>Castilla elastica</i>	59	4	× 14	Zoócora	1	44	2
<i>Trophis</i> spp.	3	636	× 212	Zoócora	c	5	59
<i>Faramea occidentalis</i>	39	1	× 39	Zoócora	1	2	6

^a Información obtenida de Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006

Apéndice 1. Listado de especies de árboles con diámetro a la altura del pecho ≥ 10 cm registradas en parcelas de 40 m \times 40 m en el centro de 40 fragmentos de bosque tropical húmedo en Los Tuxtlas (Veracruz) y la Selva Lacandona (Chiapas; 20 fragmentos y parcelas por región). Se muestra el número de individuos registrados y entre paréntesis el número de sitios donde se registró la especie. $N_{LAC} = 1,699$ individuos; $N_{LTX} = 1,496$ individuos.

Familia	Especie	Lacandona	Los Tuxtlas
Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	15 (2)	-
Actinidiaceae	<i>Saurauia laevigata</i> Triana & Planch.	16 (7)	-
	<i>Saurauia yasicae</i> Loes.	2 (2)	11 (7)
Amaranthaceae	<i>Iresine arbuscula</i> Uline & W.L. Bray	-	5 (1)
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	7 (5)	-
	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	1 (1)	-
	<i>Spondias mombin</i> L.	19 (4)	-
	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	32 (12)	37 (11)
	<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	2 (2)	-
	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	-	16 (6)
Annonaceae	<i>Annona scleroderma</i> Saff.	1 (1)	-
	Annonaceae sp. 1	-	3 (2)
	Annonaceae sp. 2	-	1 (1)
	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	-	31 (11)
	<i>Cymbopetalum mayanum</i> Lundell	17 (7)	-
	<i>Guatteria amplifolia</i> Triana & Planch.	2 (1)	-
	<i>Guatteria grandiflora</i> Donn. Sm.	1 (1)	-
	<i>Mosannonna depressa</i> (Baill.) Chatrou	2 (2)	2 (2)
	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	2 (2)	24 (9)
	<i>Tridimeris hahniana</i> Baill.	-	1 (1)
Apocynaceae	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	24 (7)	-
	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	-	1 (1)
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	1 (1)	17 (5)
	<i>Tabernaemontana arborea</i> Rose	-	8 (3)
	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose	2 (1)	30 (8)
Aquifoliaceae	<i>Tabernaemontana litoralis</i> Kunth	-	3 (1)
	<i>Ilex quercetorum</i> I.M. Johnst.	-	4 (4)
Araliaceae	<i>Ilex costaricensis</i> Donn. Sm.	-	10 (6)
	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	-	35 (15)
Arecaceae	<i>Oreopanax guatemalensis</i> (Lem. ex Bosse) Decne. & Planch.	-	2 (2)
	<i>Oreopanax liebmannii</i> Marchal	-	1 (1)
	<i>Oreopanax peltatus</i> Linden ex Regel	24 (2)	-
Asparagaceae	<i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L. f.) Wess. Boer	3 (1)	4 (1)
	<i>Sabal mauritiiformis</i> (H. Karst.) Griseb. & H. Wendl.	4 (3)	-
Asparagaceae	<i>Dracaena americana</i> Donn. Sm.	6 (2)	-

Asteraceae	<i>Koanophyllon galeottii</i> (B.L. Rob.) R.M. King & H. Rob.	-	5 (3)
	<i>Koanophyllon pittieri</i> (Klatt) R.M. King & H. Rob.	-	2 (1)
Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	1 (1)	-
	<i>Amphitecna tuxtensis</i> A.H. Gentry	-	2 (2)
	<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O. Grose	1 (1)	-
	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	2 (1)	-
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	1 (1)	3 (2)
	<i>Cordia bicolor</i> A. DC.	19 (7)	-
	<i>Cordia diversifolia</i> Pav. ex A. DC.	1 (1)	-
	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	-	4 (4)
	<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	-	11 (7)
	<i>Rochefortia lundellii</i> Camp	-	2 (2)
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	11 (6)	32 (7)
	<i>Protium confusum</i> (Rose) Pittier	34 (12)	-
	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	4 (1)	-
	<i>Protium schippii</i> Lundell	12 (4)	-
Calophyllaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	17 (7)	1 (1)
Cannabaceae	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leroy	-	5 (3)
Capparaceae	<i>Capparidastrum mollicellum</i> (Standl.) Cornejo & Iltis	-	3 (1)
	<i>Capparidastrum tuxtense</i> Cornejo & Iltis	-	2 (2)
	<i>Capparidastrum quiriguense</i> (Standl.) Cornejo & Iltis	2 (2)	-
Caricaceae	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson	14 (8)	6 (5)
	<i>Vasconcellea cauliflora</i> (Jacq.) A. DC.	14 (8)	6 (5)
Cecropiaceae	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	6 (3)	-
Celastraceae	<i>Crossopetalum parviflorum</i> (Hemsl.) Lundell	-	1 (1)
	<i>Maytenus schippii</i> Lundell	-	2 (2)
	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	23 (10)	4 (4)
Chrysobalanaceae	<i>Couepia polyandra</i> (Kunth) Rose	-	4 (3)
	<i>Hirtella americana</i> L.	13 (5)	-
	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	1 (1)	-
	<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	48 (10)	-
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	17 (5)	-
Clethraceae	<i>Clethra occidentalis</i> (L.) Kuntze	10 (2)	-
Clusiaceae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	1 (1)	10 (4)
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	19 (8)	-
Ebenaceae	<i>Diospyros nigra</i> (J.F. Gmel.) Perr.	-	7 (5)
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea medusula</i> K. Schum. & Pittier	-	1 (1)
	<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	3 (2)	-
Euphorbiaceae	<i>Adelia barbinervis</i> Schltdl. & Cham.	-	3 (2)
	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	11 (3)	7 (5)
	<i>Bernardia dodecandra</i> (Sessé ex Cav.) McVaugh	-	15 (15)
	<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	-	1 (1)
	<i>Croton billbergianus</i> Müll. Arg.	-	2 (1)
	<i>Croton niveus</i> Jacq.	-	3 (1)

	<i>Croton schiedeanus</i> Schltld.	15 (8)	85 (13)
	<i>Garcia parviflora</i> Lundell	-	1 (1)
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	-	45 (8)
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	1 (1)	3 (2)
	<i>Sapium nitidum</i> Alain	14 (4)	8 (3)
	<i>Sebastiania longicuspis</i> Standl.	7 (3)	-
	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	-	6 (5)
Fabaceae	<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl.	-	2 (1)
	<i>Albizia leucocalyx</i> (Britton & Rose) L. Rico	11 (4)	-
	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose	8 (5)	1 (1)
	<i>Cynometra oaxacana</i> Brandegee	2 (1)	-
	<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.	13 (10)	-
	<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.	11 (6)	3 (2)
	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	138 (20)	5 (3)
	<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms	-	8 (7)
	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	2 (2)	1 (1)
	<i>Indigofera suffruticosa</i> Mill.	2 (2)	-
	<i>Inga mexicana</i> (T.D. Penn.) M. Sousa	-	1 (1)
	<i>Inga paterno</i> Harms	-	2 (2)
	<i>Inga pavoniana</i> G. Don	13 (5)	-
	<i>Inga punctata</i> Willd.	12 (2)	-
	<i>Inga thibaudiana</i> DC.	12 (5)	-
	<i>Inga nobilis</i> Willd.	-	1 (1)
	<i>Lonchocarpus belizensis</i> Lundell	1 (1)	-
	<i>Lonchocarpus cruentus</i> Lundell	9 (4)	6 (3)
	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	7 (5)	4 (2)
	<i>Lonchocarpus maculatus</i> (Kunth) DC.	-	1 (1)
	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	4 (2)	-
	<i>Lonchocarpus santarosanus</i> Donn. Sm.	-	1 (1)
	<i>Mariosousa usumacintensis</i> (Lundell) Seigler & Ebinger	4 (4)	-
	<i>Ormosia isthmensis</i> Standl.	10 (9)	-
	<i>Ormosia carinata</i> N. Zamora	1 (1)	1 (1)
	<i>Pithecellobium longifolium</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Standl.	-	-
	<i>Pithecellobium macrandrium</i> Donn. Sm.	31 (13)	-
	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	14 (5)	-
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	13 (7)	24 (11)
	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	40 (9)	-
	<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	-	1 (1)
	<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn. Sm.) Pittier	-	6 (3)
	<i>Vachellia cornigera</i> (L.) Seigler & Ebinger	16 (4)	2 (2)
	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	19 (10)	3 (2)
	<i>Zygia peckii</i> (B.L. Rob.) Britton & Rose	4 (3)	-
Icacinaceae	<i>Mappia racemosa</i> Jacq.	-	1 (1)
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	26 (10)	1 (1)

Lamiaceae	<i>Aegiphila costaricensis</i> Moldenke	-	1 (1)
Lauraceae	<i>Licaria excelsa</i> Kosterm.	7 (6)	-
	<i>Licaria velutina</i> van der Werff	-	3 (1)
	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	3 (2)	13 (9)
	<i>Nectandra belizensis</i> (Lundell) C.K. Allen	8 (4)	-
	<i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	2 (2)	-
	<i>Nectandra loeseneri</i> Mez	1 (1)	-
	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	-	4 (2)
	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	22 (7)	-
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	10 (8)	25 (5)
	<i>Nectandra coriacea</i> (Sw.) Griseb.	-	1 (1)
	<i>Ocotea uxpanapana</i> T. Wendt & van der Werff	-	3 (3)
	<i>Ocotea verticillata</i> Rohwer	-	1 (1)
	<i>Ocotea rubriflora</i> Mez	-	4 (4)
	<i>Ocotea</i> sp.	-	3 (1)
	<i>Ocotea</i> sp.	1 (1)	-
	Lauraceae sp.	-	1 (1)
Magnoliaceae	<i>Talauma mexicana</i> (DC.) G. Don	3 (2)	-
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	-	2 (2)
Malvaceae	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	-	3 (2)
	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	1 (1)	-
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	3 (1)	-
	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	-	11 (5)
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	-	12 (3)
	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	7 (3)	-
	<i>Mortoniendron sulcatum</i> Lundell	3 (3)	-
	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerm.	-	3 (3)
	<i>Pachira aquatica</i> Aubl.	13 (8)	-
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	7 (2)	2 (2)
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	1 (1)	8 (5)
	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	-	22 (4)
	<i>Sterculia mexicana</i> R. Br.	-	12 (4)
	<i>Theobroma cacao</i> L.	1 (1)	-
	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	43 (3)	3 (3)
Melastomataceae	<i>Bellucia pentamera</i> Naudin	3 (2)	-
	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	5 (5)	-
	<i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin	16 (6)	-
	<i>Miconia hondurensis</i> Donn. Sm.	-	1 (1)
	<i>Miconia ibarrae</i> Almeda	-	2 (1)
	<i>Miconia trinervia</i> (Sw.) D. Don ex Loudon	2 (2)	-
Meliaceae	<i>Mouriri myrtilloides</i> (Sw.) Poir.	1 (1)	-
	<i>Cedrela odorata</i> L.	-	1 (1)
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	62 (12)	62 (13)
	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	17 (7)	13 (8)

	<i>Swietenia macrophylla</i> King	6 (4)	-
	<i>Trichilia breviflora</i> S.F. Blake & Standl.	-	9 (5)
	<i>Trichilia martiana</i> C. DC.	-	1 (1)
	<i>Trichilia moschata</i> Sw.	-	2 (2)
Menispermaceae	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers	-	1 (1)
Metteniusaceae	<i>Oecopetalum greenmanii</i> Standl. & Steyerm.	12 (6)	-
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	75 (18)	18 (8)
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	25 (10)	-
	<i>Castilla elastica</i> Sessé	44 (13)	2 (1)
	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	16 (5)	28 (8)
	<i>Ficus americana</i> Aubl.	-	1 (1)
	<i>Ficus apollinaris</i> Dugand	-	1 (1)
	<i>Ficus aurea</i> Nutt.	-	4 (4)
	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	-	2 (2)
	<i>Ficus maxima</i> Mill.	5 (2)	-
	<i>Ficus obtusifolia</i> Kunth	-	1 (1)
	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	-	7 (6)
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	-	25 (12)
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	7 (6)	71 (14)
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	-	58 (13)
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	5 (3)	1 (1)
Myristicaceae	<i>Viola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	-	13 (7)
	<i>Viola koschnyi</i> Warb.	9 (4)	-
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	-	7 (5)
	<i>Eugenia americana</i> Makoy ex E. Morren	1 (1)	-
	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	3 (3)	-
	<i>Eugenia inirebensis</i> P.E. Sánchez	-	4 (4)
	<i>Eugenia mexicana</i> Steud.	7 (4)	1 (1)
	<i>Eugenia oerstediana</i> O. Berg	-	1 (1)
	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	-	3 (3)
	<i>Psidium friedrichsthalianum</i> (O. Berg) Nied.	1 (1)	1 (1)
Nyctaginaceae	<i>Neea psychotrioides</i> Donn. Sm.	-	8 (5)
	<i>Neea stenophylla</i> Standl.	2 (2)	-
Oleaceae	<i>Chionanthus ligustrinus</i> (Sw.) Pers.	-	1 (1)
	<i>Chionanthus</i> sp.	22 (2)	-
Passifloraceae	<i>Erblichia odorata</i> Seem.	3 (2)	-
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.	-	20 (7)
	<i>Piper sanctum</i> (Miq.) Schltdl. ex C. DC.	-	27 (7)
Polygonaceae	<i>Coccoloba hondurensis</i> Lundell	-	3 (3)
	<i>Coccoloba matudae</i> Lundell	-	3 (1)
	<i>Coccoloba montana</i> Standl.	-	2 (2)
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	33 (9)	-
Rubiaceae	<i>Amaioua corymbosa</i> Kunth	1 (1)	-
	<i>Arachnothyx buddleioides</i> (Benth.) Planch.	-	26 (4)

	<i>Arachnothryx</i> sp.	-	1 (1)
	<i>Blepharidium guatemalense</i> Standl.	8 (5)	-
	<i>Chione venosa</i> (Sw.) Urb.	-	1 (1)
	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	-	6 (2)
	<i>Genipa americana</i> L.	1 (1)	-
	<i>Guettarda macrosperma</i> Donn. Sm.	1 (1)	-
	<i>Guettarda tikalana</i> Lundell	1 (1)	-
	<i>Hamelia longipes</i> Standl.	-	1 (1)
	<i>Palicourea tetragona</i> (Donn. Sm.) C. M. Taylor & Lorence	23 (11)	41 (12)
	<i>Palicourea gardenioides</i> (Scheidw.) Hemsl.	-	6 (4)
	<i>Palicourea faxlucens</i> (Lorence & Dwyer) Lorence	-	14 (2)
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	37 (14)	5 (4)
	<i>Psychotria suffruticosa</i> Müll. Arg.	-	1 (1)
	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	4 (2)	-
	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	1 (1)	-
Rutaceae	<i>Amyris monofoliaris</i> P.E. Sánchez	-	1 (1)
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	3 (2)	-
	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P. Wilson	4 (3)	-
	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn. Sm.	1 (1)	-
	<i>Zanthoxylum acuminatum</i> (Sw.) Sw.	-	3 (3)
Sabiaceae	<i>Meliosma occidentalis</i> Cuatrec.	-	1 (1)
Salicaceae	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	3 (3)	-
	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	2 (2)	2 (2)
	<i>Casearia tacanensis</i> Lundell	-	4 (4)
	<i>Lunania mexicana</i> Brandegee	-	9 (3)
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	7 (4)	37 (11)
	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	13 (6)	-
Sapindaceae	<i>Allophylus camptostachys</i> Radlk.	-	3 (3)
	<i>Cupania dentata</i> DC.	15 (7)	-
	<i>Cupania glabra</i> Sw.	4 (3)	5 (3)
	<i>Cupania macrophylla</i> Mart.	-	1 (1)
	<i>Cupania scrobiculata</i> Rich.	1 (1)	-
	<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton	1 (1)	-
	<i>Melicoccus oliviformis</i> Kunth	11 (6)	-
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	2 (2)	-
	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i> (Pierre) T.D. Penn.	-	1 (1)
	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	-	5 (1)
	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	-	7 (3)
	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	45 (14)	18 (7)
	<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	-	8 (1)
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	-	5 (3)
	<i>Pouteria rhynchocarpa</i> T.D. Penn.	-	5 (4)
	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	2 (2)	1 (1)
	<i>Sideroxylon nigricans</i> Dum. Cours.	16 (9)	-

	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb.	-	10 (8)
Siparunaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A. DC.	-	4 (3)
Solanaceae	<i>Cestrum luteovirescens</i> Francey	-	1 (1)
	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	-	1 (1)
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	-	12 (7)
Styracaceae	<i>Styrax glabrescens</i> Benth.	10 (6)	-
Symplocaceae	<i>Symplocos excelsa</i> L.O. Williams	-	2 (1)
	<i>Symplocos</i> sp.	-	1 (1)
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	34 (11)	-
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	29 (7)	23 (11)
	<i>Coussapoa purpusii</i> Standl.	-	1 (1)
	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	-	25 (9)
	<i>Urera glabriuscula</i> V.W. Steinm.	-	18 (5)
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i> D. Don	-	2 (2)
	<i>Citharexylum mocinoi</i> D. Don	-	2 (1)
Violaceae	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell	-	19 (3)
	<i>Orthion subsessile</i> (Standl.) Steyerl. & Standl.	7 (3)	-
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	17 (6)	7 (3)

Apéndice 2. Listado de especies de semillas de árboles con longitud ≥ 3 mm registradas en el centro de 40 fragmentos de bosque tropical húmedo en Los Tuxtlas (Veracruz) y la Selva Lacandona (Chiapas; 20 fragmentos y parcelas por región). La lluvia de semillas fue colectada quincenalmente durante un año (2015) con 180 trampas de 0.5 m² cada una en cada región (360 trampas, 180 m² en total). Se muestra el modo de dispersión (A = Animales, V = Viento), el número de semillas y entre paréntesis el número de sitios donde se registró la especie. $N_{LAC} = 10,429$ individuos; $N_{LTX} = 56,892$ individuos.

Familia	Especie	Dispersión	Lacandona	Los Tuxtlas
Acanthaceae	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.	A	451 (2)	-
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	A	15 (4)	-
	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.	A	69 (9)	83 (11)
	<i>Spondias</i> sp.	A	43 (2)	-
	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	A	-	128 (4)
Annonaceae	<i>Annona scleroderma</i> Saff.	A	2 (1)	-
	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E. Fr.	A	-	27 (9)
	<i>Cymbopetalum mayanum</i> Lundell	A	5 (4)	-
	<i>Desmopsis trunciflora</i> (Schltdl. & Cham.) G.E. Schatz	A	-	9 (2)
	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	A	1 (1)	294 (13)
	<i>Xylopia frutescens</i> Aubl.	A	464 (11)	-
Apocynaceae	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	V	-	56 (1)
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	A	1 (1)	-
	<i>Tabernaemontana donnell-smithii</i> Rose	A	14 (3)	-
	<i>Tabernaemontana</i> spp	A	2 (2)	173 (15)
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.	A	-	1313 (9)
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	A	1130 (2)	11795 (14)
	<i>Oreopanax guatemalensis</i> (Lem. ex Bosse) Decne. & Planch.	A	-	1304 (1)
	<i>Oreopanax liebmannii</i> Marchal	A	-	715 (2)
Bignoniaceae	<i>Amphitecna apiculata</i> A.H. Gentry	A	7 (1)	-
	<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	V	58 (4)	-
	<i>Handroanthus guayacan</i> (Seem.) S.O. Grose	V	3 (2)	-
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	V	2 (2)	1955 (9)
	<i>Cordia diversifolia</i> Pav. ex A. DC.	A	5 (3)	1 (1)
	<i>Cordia megalantha</i> S.F. Blake	V	-	1 (1)
	<i>Cordia</i> sp.	A	-	2 (2)
	<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	A	53 (2)	60 (9)
	<i>Varronia spinescens</i> (L.) Borhidi	A	1 (1)	22 (4)
Bursaraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	A	55 (17)	1320 (20)
	<i>Protium</i> sp.	A	24 (7)	-
Cannabaceae	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-F. Leroy	A	-	244 (8)
Capparaceae	<i>Capparidastrum</i> sp.	A	-	9 (4)
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	A	1 (1)	16 (6)
	<i>Vasconcellea cauliflora</i> (Jacq.) A. DC.	A	2 (2)	-

Celastraceae	<i>Gymnosporia haberiana</i> Hammel	A	8 (4)	2 (2)
	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	V	15 (4)	374 (1)
Chrysobalanaceae	<i>Couepia polyandra</i> (Kunth) Rose	A	2 (1)	11 (1)
	<i>Hirtella americana</i> L.	A	2 (1)	-
	<i>Hirtella triandra</i> Sw.	A	7 (2)	-
	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch	A	15 (2)	-
Clusiaceae	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	A	21 (8)	-
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell	V	3927 (17)	-
Ebenaceae	<i>Diospyros nigra</i> (J.F. Gmel.) Perr.	A	-	16 (4)
Elaeocarpaceae	<i>Sloanea tuerckheimii</i> Donn. Sm.	A	1 (1)	-
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	A	43 (8)	735 (14)
	<i>Bernardia dodecandra</i> (Sessé ex Cav.) McVaugh	A	-	99 (1)
	<i>Croton schiedeanus</i> Schltld.	A	13 (4)	537 (12)
	<i>Garcia parviflora</i> Lundell	A	8 (1)	3 (1)
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	A	-	2 (2)
	<i>Sapium lateriflorum</i> Hemsl.	A	-	26 (1)
	<i>Sapium nitidum</i> Alain	A	6 (5)	558 (10)
	<i>Sebastiania longicuspis</i> Standl.	A	65 (5)	-
	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	A	-	219 (17)
	Fabaceae	<i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakovlev	V	38 (3)
<i>Albizia tomentosa</i> (Micheli) Standl.		A	-	477 (5)
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.		A	13 (1)	-
<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton & Rose		A	1 (1)	-
<i>Dalbergia glomerata</i> Hemsl.		V	8 (4)	23 (7)
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith		A	131 (12)	-
<i>Dussia mexicana</i> (Standl.) Harms		A	-	1 (1)
<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke		A	1 (1)	-
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.		A	1 (1)	-
<i>Inga acrocephala</i> Steud.		A	23 (3)	-
<i>Inga paterno</i> Harms		A	2 (1)	-
<i>Inga pavoniana</i> G. Don		A	5 (1)	-
<i>Inga punctata</i> Willd.		A	107 (2)	-
<i>Inga</i> spp.		A	19 (11)	5 (3)
<i>Inga nobilis</i> Willd.		A	-	1 (1)
<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.		V	-	31 (1)
<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.		V	1 (1)	-
<i>Lonchocarpus santarosanus</i> Donn. Sm.		V	-	50 (1)
<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.		V	7 (1)	-
<i>Mariosousa usumacintensis</i> (Lundell) Seigler & Ebinger		A	196 (3)	-
<i>Ormosia panamensis</i> Benth. ex Seem.	A	-	1 (1)	
<i>Platymiscium dimorphandrum</i> Donn. Sm.	V	-	4 (1)	
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	V	-	3 (1)	
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	V	17 (6)	-	
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S. Irwin & Barneby	V	-	430 (3)	

	<i>Vachellia cornigera</i> (L.) Seigler & Ebinger	A	7(3)	7 (5)
	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	V	-	29 (1)
Lacistemataceae	<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J. Bergius) Rusby	A	28 (7)	1 (1)
Lamiaceae	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	A	25 (2)	-
Lauraceae	<i>Beilschmiedia hondurensis</i> Kosterm.	A	-	2 (2)
	<i>Licaria capitata</i> (Schltdl. & Cham.) Kosterm.	A	1 (1)	-
	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F. Blake) C.K. Allen	A	-	178 (7)
	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	A	-	1 (1)
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	A	13 (7)	362 (9)
	<i>Nectandra</i> sp. 1	A	-	2 (2)
	<i>Nectandra</i> sp. 2	A	2 (1)	-
	<i>Nectandra loeseneri</i> Mez	A	6 (1)	-
	<i>Ocotea heydeana</i> (Mez & Donn. Sm.) Bernardi	A	-	2 (2)
	<i>Ocotea rubriflora</i> Mez	A	-	1 (1)
	<i>Ocotea uxpanapana</i> T. Wendt & van der Werff	A	-	39 (4)
Magnoliaceae	<i>Talauma mexicana</i> (DC.) G. Don	A	1 (1)	-
Malpighiaceae	<i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss.	A	-	12(3)
	<i>Bunchosia</i> sp.	A	-	1 (1)
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	A	-	35 (6)
	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	V	1 (1)	-
	<i>Heliocarpus</i> spp.	V	-	18142 (17)
	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	V	6 (3)	-
	<i>Mortoniendron guatemalense</i> Standl. & Steyerf.	A	14 (1)	358 (5)
	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	A	-	13 (3)
	<i>Quararibea yunckeri</i> Standl.	A	2 (2)	-
	<i>Robinsonella mirandae</i> Gómez Pompa	V	-	8518 (17)
	<i>Sterculia mexicana</i> R. Br.	A	-	12 (1)
	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	V	1101 (5)	546 (13)
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	V	-	13 (1)
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	A	32 (3)	17 (3)
	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	A	-	2 (2)
	<i>Swietenia macrophylla</i> King	V	47 (1)	-
	<i>Trichilia</i> sp.	A	9 (3)	17 (4)
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	A	373 (15)	433 (10)
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	A	161 (6)	-
	<i>Castilla elastica</i> Sessé	A	59 (11)	4 (4)
	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	A	-	12 (2)
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	A	-	2076 (10)
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C. Berg	A	3 (2)	84 (13)
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	A	1 (1)	636 (15)
	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	A	1 (1)	-
	<i>Trophis</i> sp.	A	1 (1)	-
Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	A	-	9 (6)
	<i>Virola koschnyi</i> Warb.	A	18 (5)	-

Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	A	2 (2)	119 (4)
	<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	A	2 (1)	1 (1)
	<i>Eugenia oerstediana</i> O. Berg	A	-	1 (1)
	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	A	88 (2)	-
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. & Cham.	A	44 (4)	-
Polygonaceae	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	A	6 (1)	-
	<i>Coccoloba hondurensis</i>	A	-	123 (10)
	<i>Coccoloba tuerckheimii</i> Donn. Sm.	A	1 (1)	-
	<i>Coccoloba montana</i> Standl.	A	-	230 (3)
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea guianensis</i> Aubl.	A	190 (4)	-
Rosaceae	<i>Prunus</i> sp.	A	1 (1)	2 (1)
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	A	39 (1)	1 (1)
	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	A	3 (2)	-
	<i>Palicourea tetragona</i> (Donn. Sm.) C. M. Taylor & Lorence	A	40 (7)	45 (8)
	<i>Morinda panamensis</i> Seem.	A	469 (5)	-
	<i>Palicourea faxlucens</i> (Lorence & Dwyer) Lorence	A	-	2 (2)
	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	A	28 (8)	5 (4)
	<i>Simira</i> sp.	A	1 (1)	-
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	A	-	1 (1)
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	A	4 (2)	5 (2)
	<i>Zanthoxylum procerum</i> Donn. Sm.	A	-	5 (1)
	<i>Zanthoxylum quassiifolium</i> (Donn. Sm.) Standl. & Steyerf.	A	1 (1)	-
	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	A	172 (8)	-
	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	A	5 (1)	1 (1)
	<i>Zanthoxylum</i> sp. 1	A	-	7 (4)
	<i>Zanthoxylum</i> sp. 2	A	1 (1)	-
Salicaceae	<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	A	1 (1)	3 (1)
	<i>Casearia</i> sp.	A	1 (1)	-
	<i>Casearia tacanensis</i> Lundell	A	-	3 (1)
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	A	-	930 (11)
Sapindaceae	<i>Allophylus camptostachys</i> Radlk.	A	-	2 (2)
	<i>Cupania belizensis</i> Standl.	A	-	1 (1)
	<i>Cupania dentata</i> DC.	A	8 (4)	-
	<i>Cupania glabra</i> Sw.	A	-	246 (11)
	<i>Exothea paniculata</i> (Juss.) Radlk.	A	5 (1)	-
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	A	1 (1)	-
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	A	-	10 (1)
	<i>Pouteria belizensis</i> (Standl.) Cronquist	A	1 (1)	-
	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	A	-	1 (1)
	<i>Pouteria durlandii</i> (Standl.) Baehni	A	6 (2)	26 (1)
	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	A	7 (3)	3 (2)
	<i>Pouteria rhynchocarpa</i> T.D. Penn.	A	-	1 (1)
	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore & Stearn	A	1 (1)	1 (1)
	<i>Pouteria</i> sp.	A	1 (1)	-

	<i>Sideroxylon portoricense</i> Urb.	A	5 (2)	46 (8)
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don	A	-	13 (3)
Symplocaceae	<i>Symplocos johnsonii</i> Standl.	A	1 (1)	-
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	A	50 (3)	27 (2)
Urticaceae	<i>Pourouma bicolor</i> Mart.	A	200 (2)	-
Verbenaceae	<i>Citharexylum affine</i> D. Don	A	-	3 (1)
	<i>Cornutia pyramidata</i> L.	A	-	8 (3)
Violaceae	<i>Orthion subsessile</i> (Standl.) Steyerl. & Standl.	A	19 (1)	-
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	V	3 (2)	326 (2)

Capítulo IV

The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor

Miriam San-José · Víctor Arroyo-Rodríguez · Pedro Jordano · Jorge A. Meave · Miguel
Martínez-Ramos



Aceptado en Landscape Ecology (2019)

Abstract

Context Landscape structure can affect seed dispersal, but the spatial scale at which such effect is maximized (scale of effect, SoE) is unknown.

Objectives We assessed patterns and predictors of SoE on the seed rain in two Mexican regions: the relatively well-preserved Lacandona rainforest, and the more deforested Los Tuxtlas rainforest. We hypothesized that source limitation at Los Tuxtlas makes seed dispersal more reliant on landscape patterns measured across larger spatial scales, especially when considering connectedness-related landscape metrics and dispersal-dependent responses.

Methods We recorded the abundance and diversity of tree seeds in 20 forest sites per region, separately assessing local (dropping from neighboring trees) and dispersed (immigrant) seeds. We measured forest cover, fragmentation, and matrix openness in 11 concentric landscapes surrounding each site and tested for differences in SoE among regions, landscape metrics, response variables, and seed origins.

Results Contrary to expectations, SoE did not differ between regions and seed origins. Yet, as expected, forest cover tended to have larger SoE than matrix openness, with fragmentation showing intermediate values. Response variables also followed the predicted SoE pattern (abundance < diversity < species richness).

Conclusions Forest cover has larger SoE than matrix openness, possibly because forest cover is related to large-scale processes (e.g. long-distance dispersal) and matrix openness may drive small-scale processes (e.g. edge effects). Species richness may have larger SoE because of its dependence on long-distance dispersal. Therefore, to accurately assess the effect of landscape structure on seed dispersal, the optimal scale of analysis depends on predictor and response variables.

Keywords: Landscape size · Multiscale analysis · Regional effect · Scale of effect · Seed dispersal · Source limitation

Introduction

Deforestation, forest fragmentation, and creation of forest edges shape biodiversity patterns worldwide (Fahrig 2013, 2017; Pfeifer et al. 2017). Land use change modifies landscape structure, including the types and amounts of different land covers (landscape composition), and the spatial physiognomy of such land covers (landscape configuration). Yet, the effects of these two components of landscape structure on ecological patterns and processes remain poorly understood, especially because such effects depend on the spatial scale at which landscape variables are measured (Smith et al. 2011; Jackson and Fahrig 2015; Suárez-Castro et al. 2018). Therefore, landscape effects need to be assessed across

several spatial scales to identify the one relevant to a given ecological pattern or process (“scale of effect”, SoE; sensu Jackson and Fahrig 2015). Identifying the patterns and predictors of SoE is highly valuable for understanding the way species and ecological processes respond to landscape changes, and thus improve conservation strategies (Jackson and Fahrig 2015; Miguet et al. 2016; Martin 2018). Unfortunately, most landscape studies quantify landscape variables at one single spatial scale, and when measured across different spatial scales (i.e. multiscale approach), landscape studies are usually conducted at suboptimal scales (i.e. larger or smaller than the spatial scale relevant for the response variable; Jackson and Fahrig 2015). Furthermore, the available studies on SoE are focused on few taxa, and up-to now no study has assessed the scale of landscape effects on key ecological processes, such as seed dispersal (Miguet et al. 2016; Suárez-Castro et al. 2018).

The seed rain is essential for forest regeneration, and depends on seeds dropping from neighboring trees (local seeds, hereafter) and immigrant seeds dispersed by biotic and abiotic vectors (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993; Melo et al. 2010). These vectors, and thus the seed rain, can be affected by changes in landscape composition and configuration (Arroyo-Rodríguez et al. 2017a). Animal-dispersed seeds can be particularly vulnerable to landscape changes, especially to those changes that limit landscape connectedness (e.g. forest loss, inter-patch matrix openness; Boesing et al. 2018; Ruffel et al. 2016) and animal movements (Taylor et al. 1993). To our knowledge, however, there is only one study about the response of the seed rain to landscape structure (Jesus et al. 2012), but it measures landscape variables at one single spatial scale (800-m radius). This calls for cautious interpretations, as important response-landscape relationships may go undetected if assessed at incorrect scales (Jackson and Fahrig 2015; Martin 2018). Also, Jesus et al. (2012) do not differentiate between local and immigrant seeds, thus limiting our knowledge on seed dispersal patterns in human-modified landscapes (but see Melo et al. 2010).

In Mexico, contrasting land-use change patterns have resulted in regions with different spatial structure (Sánchez-Colón et al. 2009). For example, in the Los Tuxtlas rainforest (LTX), rapid deforestation since the early 1960’s has resulted in the loss of about 70% of forest cover, and the remaining forest patches are embedded in a relatively homogeneous matrix dominated by cattle pastures (Laborde 2004; Guevara et al. 2004; Table 1; Supplementary material Fig. S1). Along with deforestation, this region has also suffered a defaunation process (sensu Dirzo and Miranda 1990), altering important animal-plant interactions, such as seed dispersal and seed predation (Dirzo and Miranda 1990; Mendoza and Dirzo 2007). In contrast, other Mexican regions, such as the Lacandona rainforest (LAC), have been deforested more recently (1980’s onwards) so that defaunation there is incipient (Naranjo and Bodmer 2007; Garmendia et al. 2013). In Lacandona, ~50% of forest cover remains in different-sized forest patches surrounded by a heterogeneous matrix of agricultural lands, cattle pastures, and human settlements (Table 1; Fig. S1). As both regions share similar climate, fauna and flora, comparing the patterns and predictors of the SoE on the seed rain between these two regions can provide important clues on the role of landscape structure in shaping seed dispersal services in fragmented rainforests.

Table 1. General characteristics of the two studied regions from southeastern Mexico. The differences between regions in each landscape metric are also indicated.

Variable	Los Tuxtlas	Lacandona	Student <i>t</i> test
Location	18°36'N - 94°6'W	16°7'N - 90°53'W	
Altitude (m a.s.l.) ^a	0 – 1680	80 – 500	
Precipitation (mm/year)	3800	3000	
Matrix composition	Dominated by cattle pastures	Heterogeneous	
Land-use history (years)	60	35	
Percentage of forest cover ^b	14.9 ± 14.1 (3.2 – 62.8)	37.4 ± 16.8 (11.7 – 68.6)	t = 4.56, p < 0.0001
Percentage of open areas in the matrix ^b	87.7 ± 5.6 (77 – 98.7)	78.5 ± 16.7 (18.7 – 97.3)	t = -2.34, p = 0.03
Density of forest patches (n/ha) ^b	0.007 ± 0.004 (0.003 – 0.017)	0.022 ± 0.018 (0.003 – 0.074)	t = 3.61, p = 0.002

^aTo control the effect of altitude on the seed rain, all focal forest sites in both regions were located in lowland areas (< 600 m asl).

^bThese landscape metrics were measured in 1,000-ha circular landscapes surrounding 40 focal patches (i.e. 20 landscapes per region). We indicate mean (± SD) values and range (in parenthesis) within each region.

Here, we assessed the SoE of three landscape metrics of ecological significance (Table 2) on the abundance, species richness and diversity of tree seeds, separately assessing local seeds (dropping from neighboring trees) and wind- and animal-dispersed (immigrant) seeds. Landscape metrics were mostly independent between each other (Table S1), and included two metrics of landscape composition (i.e. forest cover and matrix openness) and one metric of landscape configuration (i.e. forest patch density). All landscape metrics were measured in 11 concentric landscapes (buffers of 399 to 1784-m

radius) surrounding each forest site, to test for differences in SoE among regions (i.e. LTX vs. LAC), landscape metrics, response variables, and seed origins.

Table 2. Definition and ecological justification of the landscape metrics measured in the present study.

Landscape metrics	Metric description	Ecological interpretation	Refs*
Forest cover	Percentage of landscape area covered by old-growth forest cover	A proxy of landscape-scale habitat amount positively related to the availability of propagules and dispersal success (landscape connectivity)	1,2,3,4
Matrix openness	Percentage of matrix area covered by annual crops, human settlements, grasslands, roads, exposed soil, and water	Open-area matrices increase both negative edge effects (e.g. altered climatic conditions and increased mortality of adult trees) and seed dispersal limitation in the tropics	4,5,6,7
Density of forest patches	Number of forest patches divided by landscape area (n/ha)	A classical fragmentation metric, inversely related to mean patch size. Thus, for a given forest cover, fragmentation increases the edge-to-core ratio at the landscape scale, potentially increasing edge effects (i.e. small-scale process). Yet, as it is also positively related to landscape connectedness and to the number of (sub)populations (seed sources) in the landscape, it can also have stronger effects on seed dispersal over larger spatial scales	1,8

* References: 1. Fahrig (2003); 2. Jesus et al. (2012); 3. Taylor et al. (1993); 4. Arroyo-Rodríguez et al. (2017a); 5. Pires et al. (2002); 6. Fahrig (2007); 7. Boesing et al. (2018); 8. Fahrig (2017).

Based on previous models (Arroyo-Rodríguez et al. 2017a), we hypothesized that the lack of adult trees in more deforested regions limits the availability of fruits and seeds (source limitation), potentially making the seed rain more reliant on long-distance seed dispersal, and thus, on landscape patterns measured across larger spatial scales (Table 3). Thus, we predicted larger SoE in LTX than in LAC. Following a similar rationale, we hypothesized that landscape metrics driving dispersal success across larger spatial extents (i.e. long-distance seed dispersal) have larger SoE than metrics associated with local seed dispersal. Long-distance dispersal largely depends on landscape connectedness (Nathan et al. 2008), which typically increases with increasing forest cover (Fahrig 2003, 2013; Table 2). Local seed dispersal is expected to be more strongly influenced by matrix openness, especially in the tropics, where open-area matrices (e.g. cattle pastures, annual crops) usually promote negative edge effects (Tuff et al. 2016; Arroyo-Rodríguez et al. 2017b).

For example, the mortality rate of adult trees can increase at forest edges, especially in those surrounded by open-area matrices (Laurance et al. 1998; Mesquita et al. 1999). Thus, matrix openness can drive local edge effects, determining the availability of trees and seeds in the local landscape. Forest edges can also act as a barrier to animal movements (Tuff et al. 2016; Boesing et al. 2018) potentially limiting the influence of long-distance dispersal on the seed rain (i.e. dispersal limitation). Thus, it is reasonable to expect that matrix openness have smaller SoE than forest cover (Table 3). Forest fragmentation (i.e. density of forest patches) may have intermediate values of SoE (Table 3), as it can be related to both edge effects (i.e. small-scale process) and long-distance seed dispersal (Table 2).

Regarding the effect of biological responses on SoE, theory proposes that variables influenced by forces acting at larger spatial and temporal scales (e.g. species colonization and extinction dynamics) should have larger SoE than responses shaped by local drivers (Martin 2018). Thus, we predicted that responses based on combined occurrence information (e.g. species richness) show larger SoE than multi-species responses based on combined abundance information (Miguet et al. 2016; Martin 2018). A similar rationale can be applied to the effect of seed origins on SoE, i.e. both wind- and animal-dispersed seeds are expected to have a larger SoE than local seeds (Jackson and Fahrig 2012; Miguet et al. 2016; Suárez-Castro et al. 2018). Also, as animal-dispersed seeds have longer dispersal distances than wind-dispersed species (Clark et al. 2005), we expect larger SoE for animal-dispersed seeds than for wind-dispersed seeds (Table 3).

Methods

Study regions

The two study regions have a humid and hot climate and the same vegetation type (tropical rainforest), but show contrasting land-use change patterns and history (Table 1). The Los Tuxtlas Biosphere Reserve (LTX, hereafter) is located in Veracruz State, southeastern Mexico (Fig. 1). Although LTX was decreed a Biosphere Reserve in 1998, it has been subjected to heavy deforestation since the 1960's, mainly for cattle pasture expansion. It still maintains in their lowlands a relatively large forest reserve – the “Los Tuxtlas Tropical Biological Station” (700 ha) – that is functionally connected with few large private forest patches (200-300 ha). Yet, most of the lowlands in the region are nowadays composed of a large number of very small (i.e. ca. 85% of forest patches are < 8 ha, and only 10 patches are >1,600 ha; Guevara et al. 2004, Arroyo-Rodríguez et al. 2008) and defaunated forest patches (Dirzo and Miranda 1990). Although accurate information on population abundances in the remaining forest patches is lacking, most large-sized mammals (e.g. *Panthera onca*, *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu*), primates (*Ateles geoffroyi*), and birds (e.g. *Ara macao*, *Crax rubra*) show depauperated populations or are regionally extinct, even within the reserve.

Table 3. Hypothesized effect of regional context, landscape metrics, response variables and seed origins on the scale of landscape effect (SoE) on the seed rain in two tropical regions with different intensity of land-use change.

Predictor	Hypothesis	Prediction*
Regional context	Source limitation in more disturbed regions makes the seed-dispersal process more reliant on landscape patterns measured across larger spatial scales	LTX > LAC
Landscape metrics	Landscape metrics more strongly related to long-distance seed dispersal (i.e. connectedness-related landscape metrics) affect the seed rain over larger spatial extents than landscape metrics related to local seed dispersal (e.g. metrics related to edge effects)	FC > DF > MO
Response variables	Variables influenced by forces acting at larger spatial and temporal scales (e.g. species occurrence, species richness) are affected by landscape patterns measured across larger spatial scales than variables related to local drivers	${}^0D > {}^2D > Ab$
Seed origins	Seeds dropping from neighboring trees (local seeds) are affected by landscape variables measured across smaller scales than dispersed (immigrant) seeds, especially when considering animal-dispersed seeds, which have longer dispersal distances than wind-dispersed species	AD > WD > LO

*Regions: the relatively well-preserved Lacandona rainforest (LAC), and the more deforested Los Tuxtlas rainforest (LTX). Landscape metrics: FC = forest cover, MO = matrix openness, DF = density of forest patches. Response variables: Ab = abundance of seeds, 0D = species richness, 2D = inverse Simpson concentration. Seed origins: LO = local seeds (dropping from neighboring trees), AD = animal-dispersed seeds, and WD = wind-dispersed seeds.

The Mexican portion of the Lacandona rainforest (LAC, hereafter) is located in southeastern Chiapas State (Table 1; Fig. 1). This important biodiversity hotspot is part of the Mesoamerican Biological Corridor (Mora 2008). Here, the Montes Azules Biosphere Reserve protects 330,000 ha of continuous old-growth forest, however, outside the reserve, in the Marqués de Comillas county, recent deforestation (since 1980's) has resulted in the loss of approximately 50% of forest cover (Carabias et al. 2015). Different-sized forest patches remain, including very large (> 1,000 ha) forest patches that are embedded in a heterogeneous matrix composed of secondary forests, annual crops (e.g. maize, chili), tree plantations (e.g oil palm, rubber), cattle pastures, and human settlements. Large mammals (Garmendia et al. 2013; Muench and Martínez-Ramos 2016) and birds (Carrara et al. 2015) are still present in LAC, even in very small forest patches, although some mammal populations are less abundant outside the reserve (Naranjo and Bodmer 2007).

Study sites

In each region, we selected 20 forest sites, 19 old-growth forest patches (3 to 90 ha) and a well-preserved forest site within their respective reserves, i.e. the Los Tuxtlas Biology Station in LTX, and the Montes Azules Biosphere Reserve in LAC (Fig. 1). We defined “old-growth forests” as those without distinguishable signals of disturbance, with a continuous canopy of up to 30–40 m tall and with some emergent trees reaching up to 45 m tall. All sites were separated from each other by at least 2 km, and covered a wide range of variation in all landscape variables (Table 1; Supplementary material Fig. S2). Considering landscape sizes of 1,000 ha, percent forest cover and patch density were lower in LTX than in LAC region (Table 1). In contrast, percentage of open areas in the matrix was higher in LTX than in LAC (Table 1).

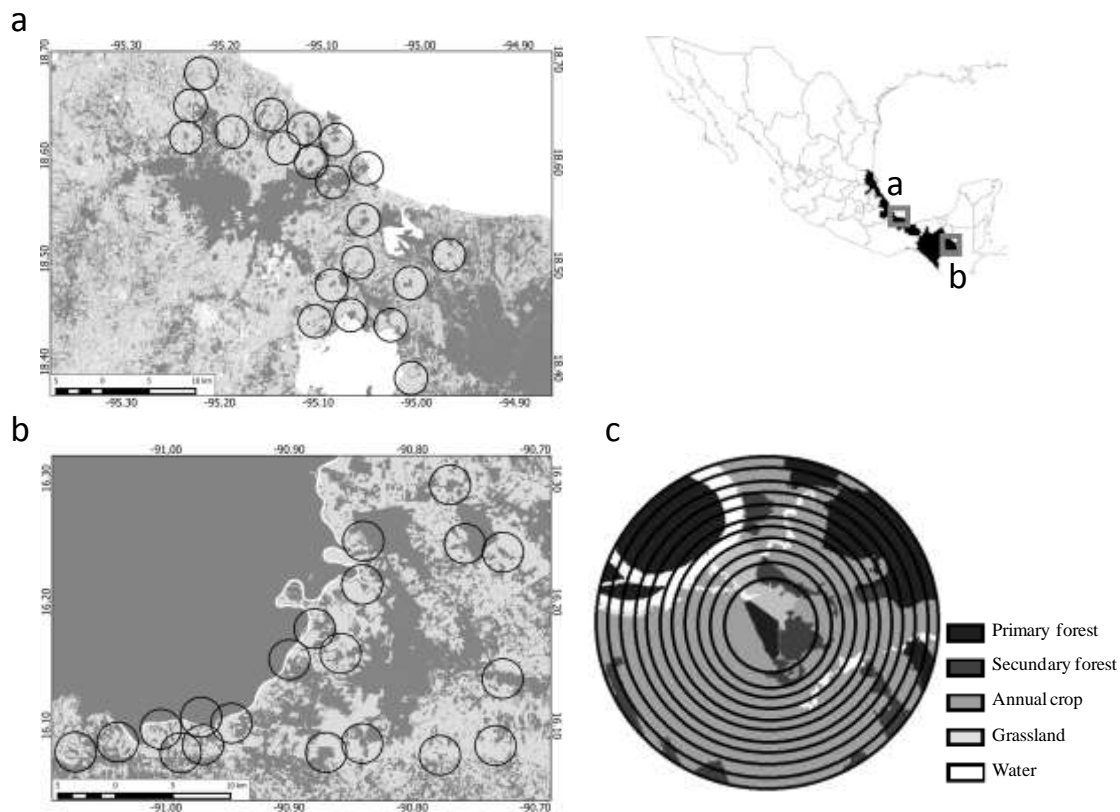


Figure 1 Location of the study rainforest regions in southeastern Mexico: Los Tuxtlas (a) and Lacandona (b). Dark gray indicates forested areas, light gray non-forested areas, and white water. The circles represent the 20 landscapes (1,000 ha; 1,784 m radius) selected in each region (40 in total). There is also a landscape sample (c) with the 11 buffers (50-1,000 ha) where landscape metrics were measured.

Seed rain survey

We placed nine seed traps (trap area = 0.5 m², 1 mm nylon mesh) at the center of each site in a grid of 8 × 8 m, with a separation of 4 m between traps (total sampling effort = 20 × 9 = 180 traps per region). Distance between traps and the nearest forest edge averaged 138 ± 83.2 m (mean ± SD) in LTX (range = 47 – 377 m) and 180.7 ± 156 m in LAC (range = 54 – 612 m). The traps were hanging at approximately 90 cm above the ground (Fig. S3) and the contents of the traps were recovered every 15 days during one year (February 2015–February 2016). The material collected in the traps was dried and all intact seeds ≥ 3 mm in length were counted and identified to the lowest possible taxonomic level using field guides (Ibarra-Manríquez et al. 2015) and the opinion of specialists from the MEXU Herbarium (Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City), the XAL Herbarium (Instituto de Ecología, A.C., Xalapa), and the seed collection at Los Tuxtlas Biological Station (UNAM). We classified seeds as wind- or animal-dispersed based on their morphology and scientific literature (Ibarra-Manríquez and Oyama 1992; Ibarra-Manríquez et al. 2015). Barochorous-dispersed species were taken as zoochorous, since our traps were hanging above ground and the only way in which this kind of seeds could arrive to the traps was through animal dispersal. Also, we identified and counted all trees with diameter at breast height (dbh) > 10 cm, in a 40 m × 40 m plot around the seed traps. Then, following previous studies (Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993; Melo et al. 2010), we compared the composition of the seed rain with the composition of local tree assemblage covered in the plot to classify the seeds from each site as local (i.e. those of same species present in the local tree assemblage, and thus, probably dropping from neighboring trees) or immigrant (i.e. those belonging to species that were not present in the local tree assemblage, and that would have been actively dispersed from external seed sources). Plant names followed the Missouri Botanical Garden database available at <http://www.tropicos.org>

Response variables

We estimated the abundance (i.e. number of seeds) of local, wind- and animal-dispersed seeds for each study site in each region. We combined the data (i.e. sum) of the 9 seed traps from each site to avoid pseudoreplication problems. We then evaluated the sampling completeness within each site using the estimator of sample coverage proposed by Chao and Shen (2010). This estimator indicates the proportion of the total number of individuals in an assemblage that belongs to the species represented in the sample. Sample coverage (in percentage) was very high in all sites (mean ± SD per site; LTX = 98 ± 2%, LAC = 95 ± 5%), thus suggesting that our sampling effort was adequate, and that our estimates of species diversity were not biased by differences in completeness among sites (Chao and Jost 2012). In particular, we measured species diversity with Hill numbers (Jost 2006) using the entropart package (Marcon and Hérault 2014) for R software 3.3.0 (R Development Core Team 2013). We considered Hill numbers of order 0 (⁰D, species

richness) and $2(^2D)$, inverse Simpson index). 0D is not sensitive to species abundances, and thus it allocates a disproportionate weight to rare species (Jost 2006). In turn, 2D favors dominant species, being interpreted as the number of ‘very abundant’ or ‘dominant’ species in the community (Jost 2006). The formulas for the Hill numbers are detailed elsewhere (Jost 2006).

Landscape metrics

With high resolution (2.5 m × 2.5 m) satellite images SPOT 5 (2012 for LTX and 2013 for LAC), we classified the land-covers using Quantum GIS 2.4.0 (QGIS Development Team 2014) through hand mapping assessed by field surveys and image interpretation. We differentiated ten land cover types, including old-growth and secondary forests, cattle pastures, arboreal (e.g. rubber, oil palm, orange) and annual crops (e.g. maize, chilli, pumpkin, watermelon), urban areas, water, riparian forest, and mangrove (only in LTX) and bamboo forest (only in LAC) (Fig. S1). With the SDMTools package (R v. 3.3.0) and FRAGSTATS (v. 4.2), we estimated three metrics of landscape structure in 11 circular buffers (399, 564, 798, 978, 1128, 1262, 1382, 1493, 1596, 1693, and 1784 m radius; i.e. landscapes of 50 to 1,000 ha) from the center of each site (i.e. the place where seed traps were located). This range of buffer sizes comprises the home ranges and dispersal distances of seed dispersers, including birds (Holbrook 2011) and primates (Chaves et al. 2011). The largest buffer was selected to minimize spatial overlap between landscapes, and hence, avoid dependence (i.e. pseudo-replication) problems in our analyses (Eigenbrod et al. 2011). We calculated two metrics of landscape composition (i.e. percentage of forest cover, and matrix openness), and one metric of landscape configuration (i.e. density of forest patches) that were mostly independent (Table 2; Table S1).

Statistical analyses

We calculated the Moran’s I index with the *ape* package (Paradis et al. 2015) for R (v.3.3.0) to test for spatial independence of our samples. The few models (6 of 54, 11%) in which we found significant spatial autocorrelation, showed very small Moran’s I values (< 0.11, in all cases; Table S2), thus suggesting that they can be related to spurious correlations (Fortin et al. 2002). We therefore considered all study sites as independent samples in the following analyses. To identify SoE in each region we followed the protocol proposed by Jackson and Fahrig (2015). In brief, we used generalized linear models to assess the effect of each landscape metric on each response, separately assessing local, wind- and animal-dispersed seeds within each region (e.g. effect of forest cover on the abundance of local seeds in LAC). Count response variables (abundance and 0D) were assessed with Poisson distribution error, whilst the continuous variable (2D) was tested by assuming a Gaussian distribution in the generalized linear models (Crawley 2007). We did this for each landscape size, and then calculated the percentage of explained deviance as a measure of goodness-of-fit of each model (pseudo- R^2 ; Crawley 2007). We plotted the value

of pseudo- R^2 of each model at each scale (dependent variable) against landscape size (predictor) to identify the spatial scale (landscape size) that makes response-landscape relationships the strongest (i.e. SoE) (Jackson and Fahrig 2012; Miguet et al. 2016). In particular, we estimated 54 values of SoE (i.e. 2 regions \times 3 landscape predictors \times 3 response variables \times 3 origins), so we had 27 values per region, 18 values per landscape metric, 18 values per response variable, and 18 values per seed origin (Supplementary Figs. S4 and S5; Table S3). Then, to assess if SoE differed among regions, landscape metrics, response variables, and seed origins, we carried out a four-way ANOVA, after verifying that the residuals followed a normal distribution (Shapiro-Wilk test). In 25 cases, SoE was equal to the smallest or largest landscape size evaluated (Fig. S4 and S5), suggesting that SoE was outside the studied range of landscape sizes (Jackson and Fahrig 2015). Yet, given the purposes of our study (i.e. to compare SoE among regions, landscape metrics, response variables, and seed origins) this suggests that our assessment is conservative, as the actual SoE must be lower than the minimum SoE or higher than the maximum SoE observed in this study. Therefore, the differences in SoE may actually be higher than those observed in this study. Finally, it is important to note that the variation of landscape metrics differed between regions and among scales (Fig. S2). As such variation can have major impacts on landscape-scale inference (Eigenbrod et al. 2011), we calculated the number of cases in which SoE coincided with the scale at which landscape metrics showed the highest coefficient of variation. We found a very weak association between SoE and coefficient of variation, with only 18.5% (10 of 54 cases) of coincidence. This suggests that differences in variation of landscape metrics between regions and among scales have a weak effect on our results, and that SoE has biological significance in most cases (i.e. it is not a statistical artifact).

Results

We collected a total of 67,321 tree seeds, 56,892 seeds from 108 species at LTX, and 10,429 seeds from 111 species at LAC (Table 4). *Heliocarpus* spp. (31.8% of seeds), *Dendropanax arboreus* (20.7%) and *Robinsonella mirandae* (15%) were the most abundant tree seeds in LTX. In turn, the species with the highest number of seeds in LAC were *Terminalia amazonia* (37.7%), *Dendropanax arboreus* (10.8%) and *Trichospermum mexicanum* (10.6%). Regarding seed origin, we recorded 43,710 local seeds (77%) and 13,182 dispersed seeds (23%) in LTX. From dispersed seeds, 91% were dispersed by wind and only 9% by animals. In LAC, we recorded 7,399 local seeds (71%) and 3,030 dispersed seeds (29%). Yet, in contrast to LTX, animal-dispersed seeds in LAC were more abundant (90% of seeds) than wind-dispersed seeds (10%). Additional differences in seed origins and response variables between regions are indicated in Table 4.

Scale of landscape effects on the seed rain

SoE was highly variable among regions, landscape metrics, response variables, and seed origins (Figs. S4 and S5; Table S3). Mean SoE did not differ between LTX and LAC ($F = 0.17$, $p = 0.68$; Fig. 2a). Yet, matrix openness (863 ± 116 m, mean \pm SE) tended to have a smaller SoE than forest cover ($1,244 \pm 142$ m), with patch density showing intermediate values ($1,055 \pm 121$ m) ($F = 2.93$, $p = 0.06$; Fig. 2b). Regarding the differences among response variables, seed abundance (800 ± 128 m) had significantly smaller SoE than species richness ($1,302 \pm 121$ m), with Simpson diversity (2D) showing intermediate values ($1,061 \pm 118$ m) ($F = 3.64$, $p = 0.03$; Fig. 2c). Finally, local and dispersed seeds showed a similar SoE ($F = 0.06$, $p = 0.95$; Fig. 2d).

Table 4. Abundance and species diversity (mean \pm SD) of local and dispersed tree seeds in two fragmented rainforests from southeastern Mexico: Los Tuxtlas and Lacandona.

Seed origin	Response variable	Los Tuxtlas	Lacandona
Local seeds	Abundance	2186 \pm 3103	370 \pm 748
	Species richness (0D)	11.4 \pm 3.7	8.8 \pm 3.7
	Simpson diversity (2D)	2.5 \pm 1.5	2.6 \pm 1.3
Animal-dispersed seeds	Abundance	89 \pm 73	137 \pm 256
	Species richness (0D)	11.2 \pm 3.5	8 \pm 3.8
	Simpson diversity (2D)	3.5 \pm 1.6	3.1 \pm 1.9
Wind-dispersed seeds	Abundance	570 \pm 1910	15 \pm 29
	Species richness (0D)	2.7 \pm 1.3	1.6 \pm 1.1
	Simpson diversity (2D)	1.5 \pm 0.6	1.2 \pm 0.8

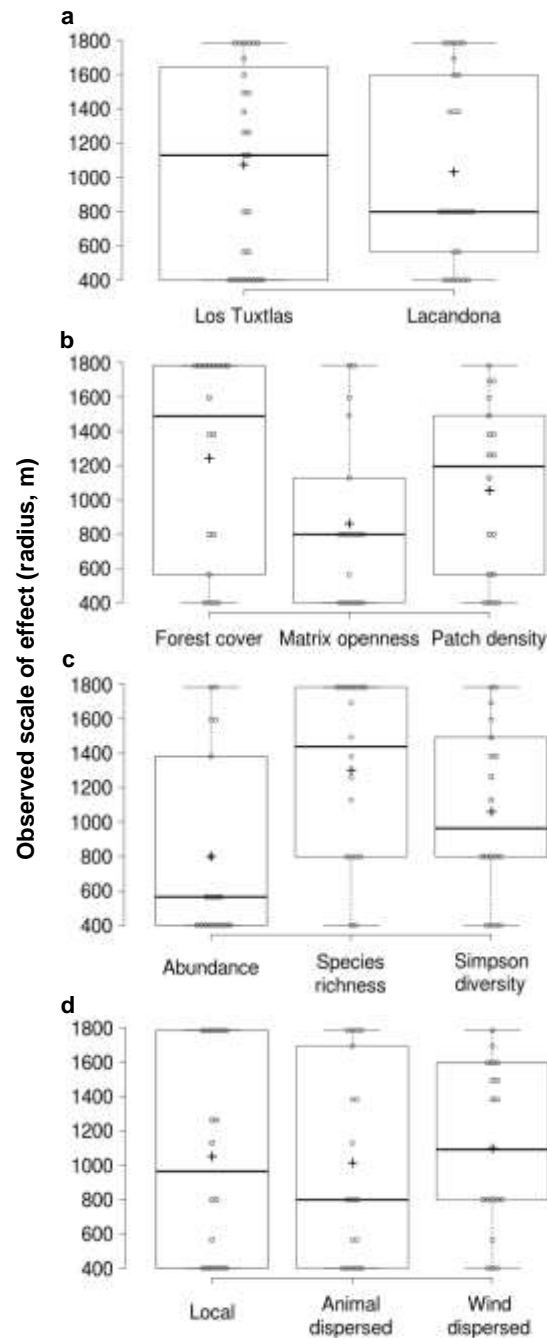


Figure 2 The scale of landscape effect on the seed rain in two Mexican tropical regions, separately assessing for differences between regions (a), landscape metrics (b), response variables (c), and seed origin (d). In total, we estimated 54 values of scale of effect (i.e. 2 regions \times 3 landscape predictors \times 3 response variables \times 3 origins): 27 values per region, 18 values per landscape metric, 18 values per response variable, and 18 values per seed origin. The boxplots indicate the median (thick lines), the first and third quartiles (boxes) and the range (whiskers). The plus symbol (+) indicates the mean. Dots are the data points.

Discussion

This study assesses, for the first time, the patterns and potential drivers of the scale of effect (SoE) of landscape structure on the seed rain in two fragmented tropical regions with contrasting disturbance level: the Los Tuxtlas (LTX) and Lacandona (LAC) rainforests. Contrary to our expectations, SoE did not differ significantly between regions or among seed origins. However, as predicted, matrix openness tended to have smaller SoE than forest cover. SoE also differed among response variables following the predicted pattern (i.e. seed abundance < species diversity < species richness). As argued below, these findings suggest that to accurately assess the effect of landscape structure on seed dispersal, the optimal scale of analysis mainly depends on landscape predictors and response variables.

The fact that forest cover shows the largest SoE, followed by forest fragmentation and matrix openness is not surprising, as it supports our hypothesis (Table 3). In particular, forest cover is probably related to large-scale dispersal success, and thus, its influence on the seed rain is stronger when measured across larger spatial scales (Miguet et al. 2016). The fact that forest fragmentation (i.e. density of forest patches) has intermediate values of SoE suggests that this metric is probably related to both dispersal success across relatively large spatial scales (i.e. long-distance dispersal), and to local processes, such as edge effects (Table 3). In contrast, the seed rain can be more strongly related to matrix openness measured across smaller scales because this metric may shape local seed dispersal through small-scale mechanisms. For example, animal movements can be limited with increasing open-area matrices (Ricketts 2001; Boesing et al. 2018), potentially decreasing the effect of long-distance dispersal on the seed rain (i.e. dispersal limitation). Also, the likelihood that the seed rain is supplemented with tree seeds dispersed from the matrix through landscape supplementation dynamics (sensu Dunning et al. 1992) also decreases with increasing open-area matrices in the local landscape (also see Ricketts 2001; Vandermeer and Carvajal 2001). Finally, matrix openness can also promote negative edge effects (e.g. increased mortality of old-growth trees at forest edges than interior; Laurance et al. 1998; Mesquita et al. 1999; Laurance et al. 2002), thus limiting the availability of trees (and seeds) within the forest. In summary, the seed rain seems to be influenced by both long-distance dispersal mainly driven by forest cover across larger spatial scales, and by local seed dispersal mainly driven by matrix openness across smaller scales.

Regarding the response variables, our findings are also consistent with our expectations. In particular, SoE increases in the order: seed abundance < species diversity < species richness. This pattern is in agreement with the suggestion by Miguet et al. (2016) that multi-species responses based on combined abundance information (i.e. seed abundance and species diversity) should have smaller SoE than responses based on combined occurrence information (i.e. species richness). This is because the occurrence of one or several species in a given site is expected to be influenced by forces acting at larger spatio-temporal scales (e.g. colonization and extinction events, long-distance seed

dispersal), than species diversity and abundance, which are strongly associated with small-scale drivers, such as tree abundance in the near vicinity of the site (Miguet et al. 2016; Martin 2018). Therefore, care should be taken when assessing the impact of landscape structure on several response variables, as each response can have different SoE.

The lack of differences in SoE between regions can be related to the fact that factors generating differences in one direction may be counteracted by factors pushing differences in the opposite direction. For example, a higher deforestation degree in LTX may increase source limitation, potentially making the seed rain more reliant on landscape patterns measured across larger spatial scales (i.e. predicted difference in SoE: LTX > LAC). This is particularly plausible because seed dispersers in LTX may need to move more and across longer distances to acquire sufficient resources (Lehouck et al. 2009; Herrera and García 2010; Herrera et al. 2011), which can increase the influence of long-distance seed dispersal on the seed rain (Nathan et al. 2008). Nevertheless, only 9% of dispersed seeds in LTX were dispersed by animals, and we found almost 6 times more local seeds (i.e. dropping from neighboring trees) in LTX than in LAC. This suggests that dispersal limitation is higher in LTX, probably because of its higher degree of deforestation – a landscape attribute that can limit dispersal success in fragmented landscapes (Fahrig 2003, 2013; Jesus et al. 2012; Arroyo-Rodríguez et al. 2017a). Dispersal limitation can actually push the differences in SoE between regions in the opposite direction (i.e. predicted difference in SoE: LTX < LAC). Yet, it seems that dispersal limitation in LTX was not strong enough to decrease significantly SoE at the regional scale. We propose at least two potential reasons: (i) this region still maintain a certain degree of landscape connectivity (e.g. it preserves ~30% of its original forest cover, and mean inter-patch distance in the northern portion of the reserve is about 100 m; Laborde 2004; Arroyo-Rodríguez et al. 2008); and (ii) defaunation in this region has mainly impacted large-sized forest-specialist birds and mammals (e.g. macaws, spider monkeys), but generalist frugivores (including birds, bats and howler monkeys) are still relatively abundant, and can actively disperse seeds across the landscape (Guevara and Laborde 1993; Galindo-González and Sosa 2003; Arroyo-Rodríguez et al. 2008). Additional studies including a greater number of regions are needed to accurately test the importance of all these factors in shaping the SoE at the regional scale.

Surprisingly, SoE does not differ among seed origins. We predicted that dispersed (i.e. immigrant) seeds should have larger SoE than local seeds because, by definition, the former group interacts with its environment across larger spatio-temporal scales than the latter. The lack of such differences may be associated with our methodological approach. In particular, we classified seeds as ‘local’ if they belonged to the tree species present in the local tree assemblage (see Methods). Although this procedure has been used in previous studies (e.g. Martínez-Ramos and Soto-Castro 1993; Melo et al. 2010), it can underestimate seed dispersal, as some of the seeds classified as ‘local’ could have actually been dispersed from external seed sources. Godoy and Jordano (2001) actually demonstrate that some of the seeds falling under a given tree can come from other parental trees, helping to explain

the large variation in SoE recorded for local seeds. Therefore, additional studies using molecular techniques are needed to accurately identify parent-offspring relationships (e.g. Godoy and Jordano 2001; Arroyo-Rodríguez et al. 2017c), and thus, draw stronger conclusions about the SoE of local vs. dispersed seeds.

We can therefore conclude that forest cover is related to the seed rain, especially to seed species richness, when measured at larger spatial scales. This suggests that this landscape metric has a stronger influence on long-distance seed dispersal. The seed rain can also depend on matrix openness at smaller spatial scales, probably because this variable drives local seed dispersal through small-scale mechanisms (e.g. edge effects, dispersal limitation, landscape complementation dynamics). Therefore, to accurately assess the effect of landscape structure on seed dispersal, the optimal scale of analysis depends on the landscape predictors and response variables. However, additional studies including a greater number of regions, and molecular techniques to accurately classify local and dispersed seeds are needed to better understand the role of regional context and seed origins in shaping the scale of landscape effect.

Acknowledgments

We are grateful to Felix Eigenbrod and two meticulous reviewers for providing substantial and constructive feedback, which significantly improved the previous versions of this manuscript. We are also grateful to the owners of the study forest patches in the Lacandona and Los Tuxtlas regions for allowing us to work in their properties. PAPIIT-DGAPA, UNAM (project IN-204215), and Rufford Small Grants (16237-1) provided financial support. This paper constitutes a partial fulfillment of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas of the Universidad Nacional Autónoma de México. M.S.J. obtained a scholarship from CONACyT, Mexico. V.A.-R. thanks PASPA-DGAPA-UNAM for funding his sabbatical stay at the Geomatics and Landscape Ecology Laboratory, Carleton University. Part of this manuscript was written while M.S.J. was on a research stay at the Integrative Ecology Group from Estación Biológica de Doñana. A. Jamangapé and S. Pérez provided field assistance. E. Martínez (MEXU national herbarium), S. Sinaca and G. Jamangapé helped with species identification. Sergio Nicasio-Arzeta digitized the maps. We also thank the support (infrastructure, logistics and administration team) provided by the Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. H. Ferreira, A. Valencia and A. López provided technical support.

References

- Arroyo-Rodríguez V, Águilar-Barajas E, González-Zamora A, Rocha-Ramírez V, González-Rodríguez A, Oyama K (2017c) Parent-parent and parent-offspring distances in *Spondias radlkoferi* seeds suggest long-distance pollen and seed dispersal: evidence from latrines of the spider monkey. *J Trop Ecol* 33:95–106.
- Arroyo-Rodríguez V, Mandujano S, Benítez-Malvido J (2008) Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *Am J Primatol* 70:69–77.
- Arroyo-Rodríguez V, Melo F, Martínez-Ramos M, et al. (2017a) Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biol Rev* 92:326–340.
- Arroyo-Rodríguez V, Saldaña-Vázquez RA, Fahrig L, Santos BA (2017b) Does forest fragmentation cause an increase in forest temperature? *Ecol Res* 32:81–88.
- Boesing AL, Nichols E, Metzger JP (2018) Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* 41:1520–1533.
- Carabias J, De la Maza J, Cadena R (2015) Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C., Mexico City.*
- Carrara E, Arroyo-Rodríguez V, Vega-Rivera JH, Schondube JE, Freitas SM, Fahrig L (2015) Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biol Conserv* 184:117–126.
- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547.
- Chao A, Shen TJ (2010) Program SPADE: species prediction and diversity estimation. Program and user's guide. CARE, Hsin-Chu, Taiwan.
- Chaves OM, Stoner KE, Arroyo-Rodríguez V (2011) Seasonal differences in activity patterns of Geoffroy's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in continuous and fragmented forests in southern Mexico. *Int J Primatol* 32:960–973.
- Clark CJ, Poulsen JR, Bolker BM, Connor EF, Parker VT (2005) Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology* 86:2684–2694.
- Crawley MJ (2007) *Statistical modelling in the R book*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK.
- Dirzo R, Miranda A (1990) Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity - a sequel to John Terborgh. *Conserv Biol* 4:444–447.
- Dunning J, Danielson B, Pulliam H (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175.

- Eigenbrod F, Hecnar SJ, Fahrig L (2011) Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biol Conserv* 144:298–305.
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:487–515.
- Fahrig (2007) Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Func Ecol* 21:1003–1015.
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663.
- Fahrig L (2017) Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 48:1–23.
- Fortin, M-J, Dale MRT, ver Hoef J (2002) Spatial analysis in ecology. In: El-Shaarawi A, Piegorisch WW (eds). *Encyclopedia of Environmetrics*. Wiley, Chichester, pp. 2051–2058.
- Galindo-González J, Sosa VJ (2003) Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pasture in a fragmented tropical landscape. *Southwest Nat* 48:579–589.
- Garmendía A, Arroyo-Rodríguez V, Estrada A, Naranjo EJ, Stoner KE (2013) Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *J Trop Ecol* 29:331–344.
- Godoy JA, Jordano P (2001) Seed dispersal by animals: exact identification of source trees with endocarp DNA microsatellites. *Mol Ecol* 10:2275–2283.
- Guevara S, Laborde J (1993) Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319–338.
- Guevara S, Laborde J, Sánchez-Rios G (2004) Los Tuxtlas. *El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Herrera JM, Morales JM, García D (2011) Differential effects of fruit availability and habitat cover for frugivore-mediated seed dispersal in a heterogeneous landscape. *J Ecol* 99:1100–1107.
- Herrera JM, García D (2010) Effects of forest fragmentation on seed dispersal and seedling establishment in ornithochorous trees. *Conserv Biol* 24:1089–1098.
- Holbroock KM (2011) Home range and movement patterns of toucans: implications for seed dispersal. *Biotropica* 43:357–364.
- Ibarra-Manríquez G, Oyama K (1992) Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am J Bot* 79:383–394.
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Morales M, Cornejo-Tenorio G (2015) *Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio. Región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City.
- Jackson HB, Fahrig L (2012) What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecol* 27:929–941.
- Jackson HB, Fahrig L (2015) Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Glob Ecol Biogeogr*

- Jesus FM, Pivello VR, Meirelles AT, Franco GADC, Metzger JP (2012) The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *J Veg Sci* 23:1126–1136.
- Jost L (2006) Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.
- Laborde J (2004) La Reserva de la Biósfera. In: Guevara S, Laborde J Sánchez G (eds) Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, pp 271–281.
- Laurance WF, Ferreira LV, Rankin-de Merona JM, Laurance SG (1998) Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79:2032–2040.
- Laurance WF, Lovejoy T, Vasconcelos HL, Bruna EM, Didham RK, Stouffer PC, Gascon C, Bierregaard RO, Laurance SG, Sampaio E (2002) Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22 year investigation. *Conserv Biol* 16:605–618.
- Lehouck V, Spanhove T, Vangestel C, Cordeiro NJ, Lens L (2009) Does landscape structure affect resource tracking by avian frugivores in a fragmented Afrotropical forest? *Ecography* 32:789–799.
- Marcon E, Hérault B (2014) Entropart, an R package to partition diversity (<http://cran.r-project.org/package=entropart>)
- Martin AE (2018) The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Curr Landscape Ecol Rep* 3:23–33.
- Martínez-Ramos M, Soto-Castro A (1993) Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299–318.
- Melo FPL, Martínez E, Benítez-Malvido J, Ceballos G (2010) Forest fragmentation reduces recruitment of large seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *J Trop Ecol* 26:35–43.
- Mendoza E, Dirzo R (2007) Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116:1841–1852.
- Mesquita RCG, Delamônica P, Laurance WF (1999) Effect of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biol Conserv* 91:129–134.
- Miguet P, Jackson HB, Jackson ND, Martin AE, Fahrig L (2016) What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecol* 31:1177–1194.
- Mora F (2008) Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. In: Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City, pp 55–84.

- Muench C, Martínez-Ramos M (2016) Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Trop Conserv Sci* 9:178–202.
- Naranjo E, Bodmer R (2007) Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon rainforest, Mexico. *Biol Conserv* 138:412–420.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends Ecol Evol* 23:638–647.
- Paradis E, Blomberg S, Boljer B, Claude J, Cuong HS, et al. (2010). Analyses of phylogenetics and evolution: package “ape”. Available at: <ape-package.ird.fr>. Accessed 2 August 2018.
- Pfeifer M, Lefebvre V, Peres CA, et al (2017) Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature* 551:187–191.
- Pires AS, Lira, PK, Fernandez FAS, Schittini GM, Oliveira LC (2002) Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal forest fragments in Brazil. *Biol Conserv* 108:229–237.
- Ricketts T (2001). The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *Amer Naturalist* 158:87–99.
- Ruffel J, Clout MN, Didham RK (2016) The matrix matters, but how should we manage it? Estimating the amount of high-quality matrix required to maintain biodiversity in fragmented landscapes. *Ecography* 40:171–178.
- Sánchez-Colón S, Flores Martínez A, Cruz-Leyva IA, Velázquez A (2009) Estado y transformación de los ecosistemas terrestres por causas humanas. In: *Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico City, pp 75–129.
- Suárez-Castro AF, Simmonds JS, Mitchell MGE, Maron M, Rhodes JR (2018) The scale-dependent role of biological traits in landscape ecology: a review. *Curr Landscape Ecol Rep* 3:12–22.
- Smith AC, Fahrig L, Francis CM (2011) Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography* 34:103–113.
- Taylor PD, Fahrig L, Henein K, Merriam G (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571–573.
- Tuff KT, Tuff T, Davies KF (2016) A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecol Lett* 19:361–374.
- Vandermeer J, Carvajal R (2001) Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *Amer Naturalist* 158:211–220.

Supplementary Materials

San-José M, Arroyo-Rodríguez V, Jordano P, Meave JA, Martínez-Ramos M. **The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor.** *Landscape Ecology*

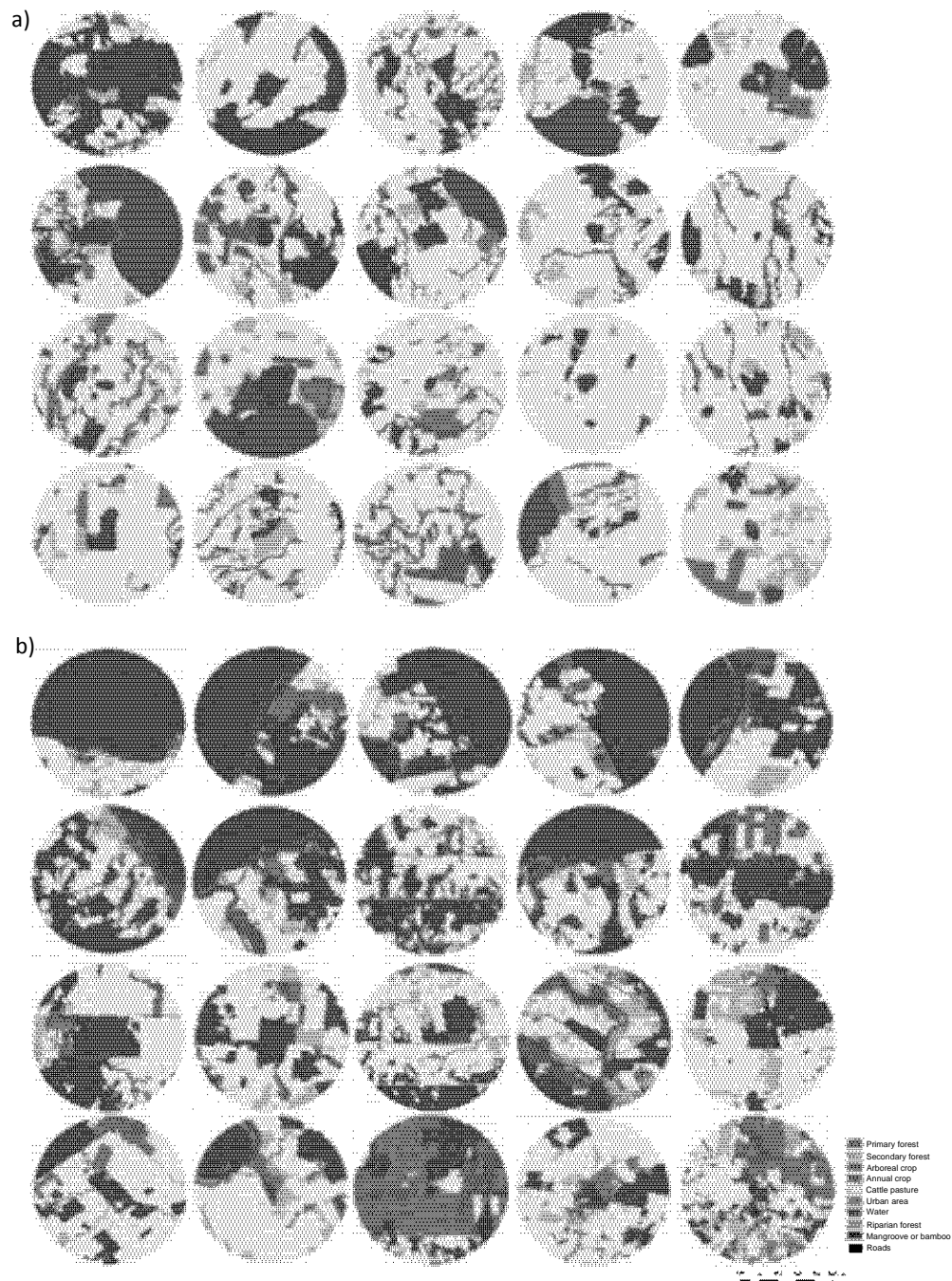


Figure S1. Classification of land cover types identified in 40 landscapes (1784-m radius) in the Los Tuxtlas (a) and Lacandona (b) rainforests (n = 20 landscapes per region).

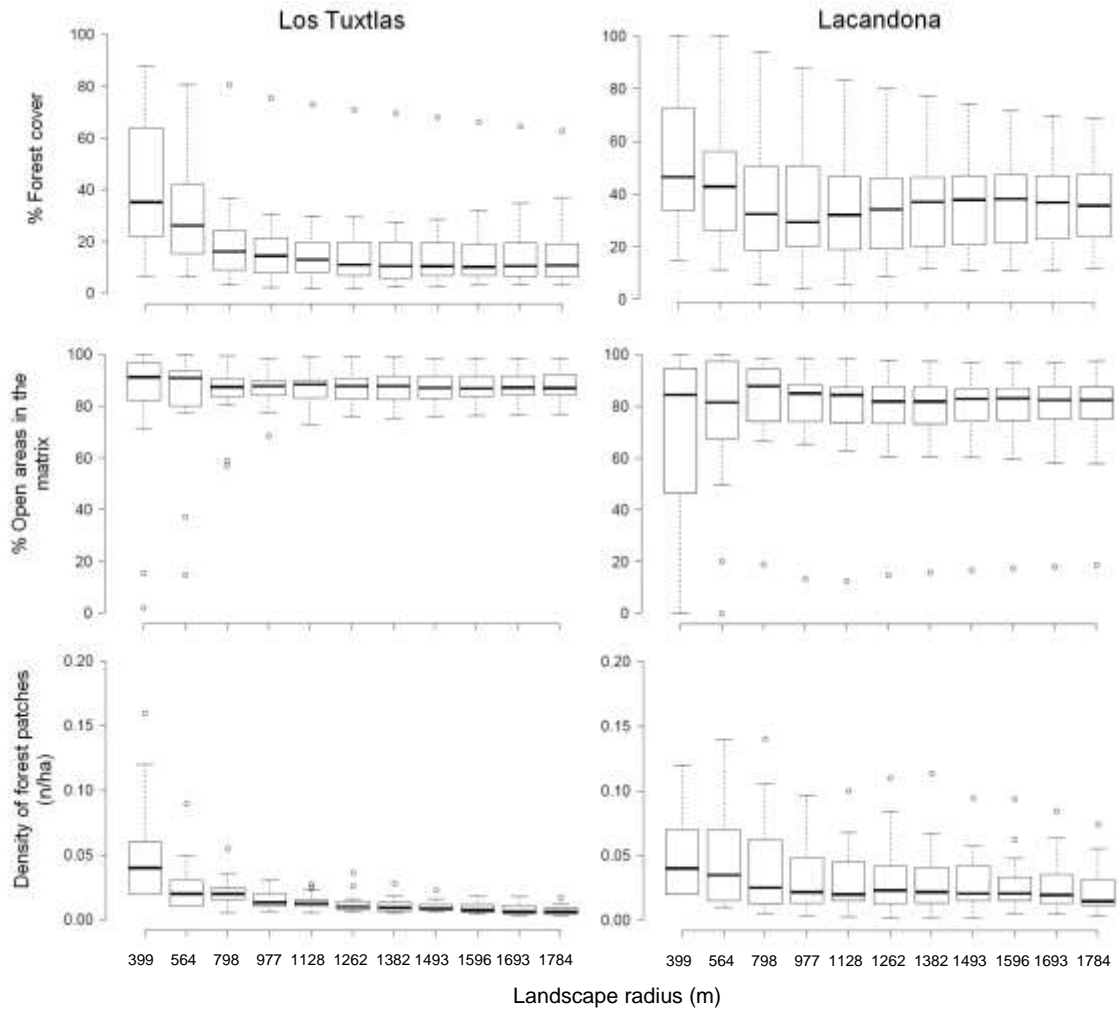


Figure S2. Values of landscape metrics measured in 40 landscapes (20 per region) in the Los Tuxtlas (LTX) and Lacandona (LAC) rainforests, Mexico. The median and first and third quartiles are showed in boxes, as well as the data range (whiskers). Considering all spatial scales, forest cover averaged 19.7% in LTX (range = 1.7–87.9%) and 38.6% in LAC (range = 3.7–100%). The mean values per site remained almost constant among scales, however, in both regions, these tended to be higher for the smaller scales. The percentage of open areas in the matrix averaged 86.3% in LTX (range = 2–100%) and 77.6% in LAC (range = 0–100%). The mean values among scales were almost constant in both regions, but in LAC, the values for the smallest scale were highly variable. Finally, the mean density of forest patches in LTX was 0.02 patches/ha (range = 0.003-0.16 patches/ha) and 0.03 patches/ha in LAC (range = 0.001–0.14 patches/ha), and decreased gradually with increasing scale.



Figure S3. Photography of the seed traps used to collect seed rain from February 2015 to February 2016 in the Lacandona rainforest, Mexico.

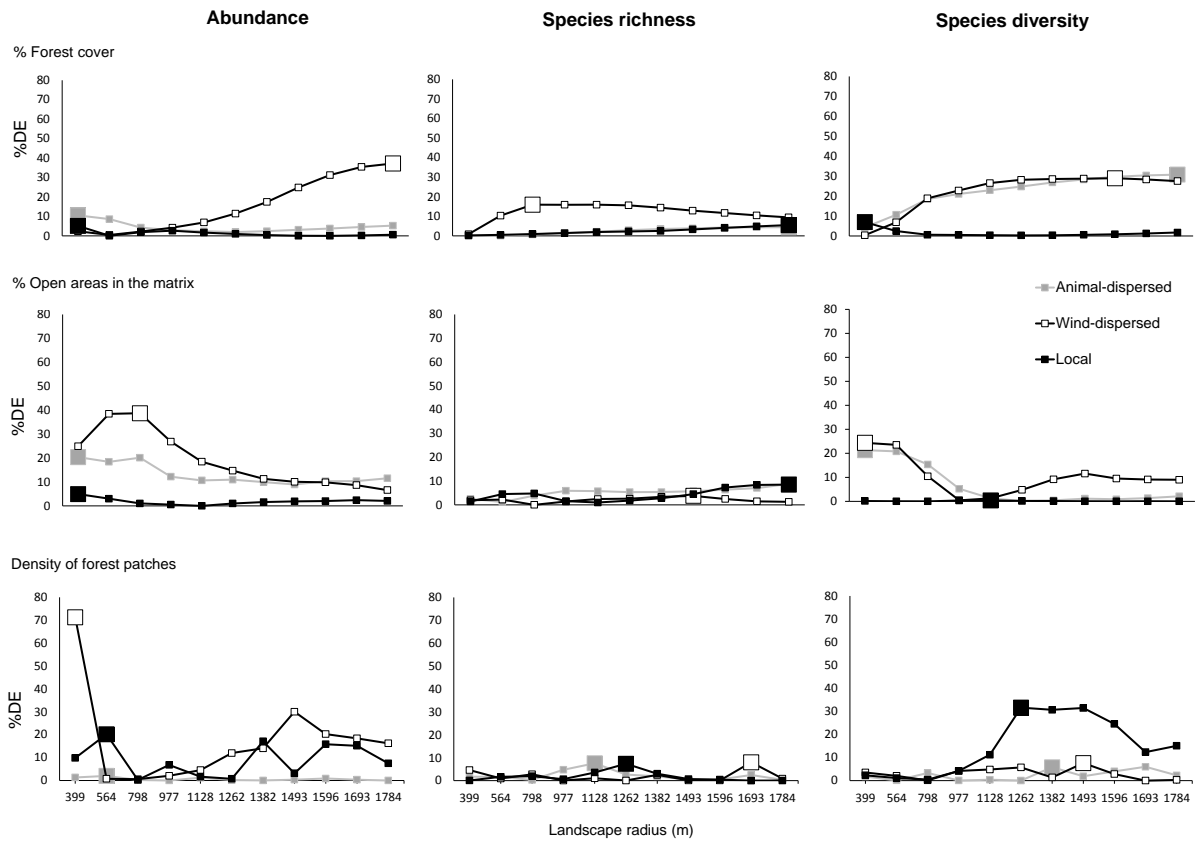


Figure S4. Association between landscape size (x-axis) and the strength of the relationship (i.e. percentage of explained deviance, %DE, y-axis) between each landscape attribute and each response variable in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico. Response variables include the abundance, species richness, and species diversity (i.e. inverse Simpson concentration) of local seeds (i.e. dropping from neighboring trees) and dispersed seeds (i.e. animal- and wind-dispersed seeds) in the seed rain recorded in 20 forest sites. The biggest dot in each case indicates the scale of effect, i.e. the spatial extent that yields the strongest response-landscape relationship.

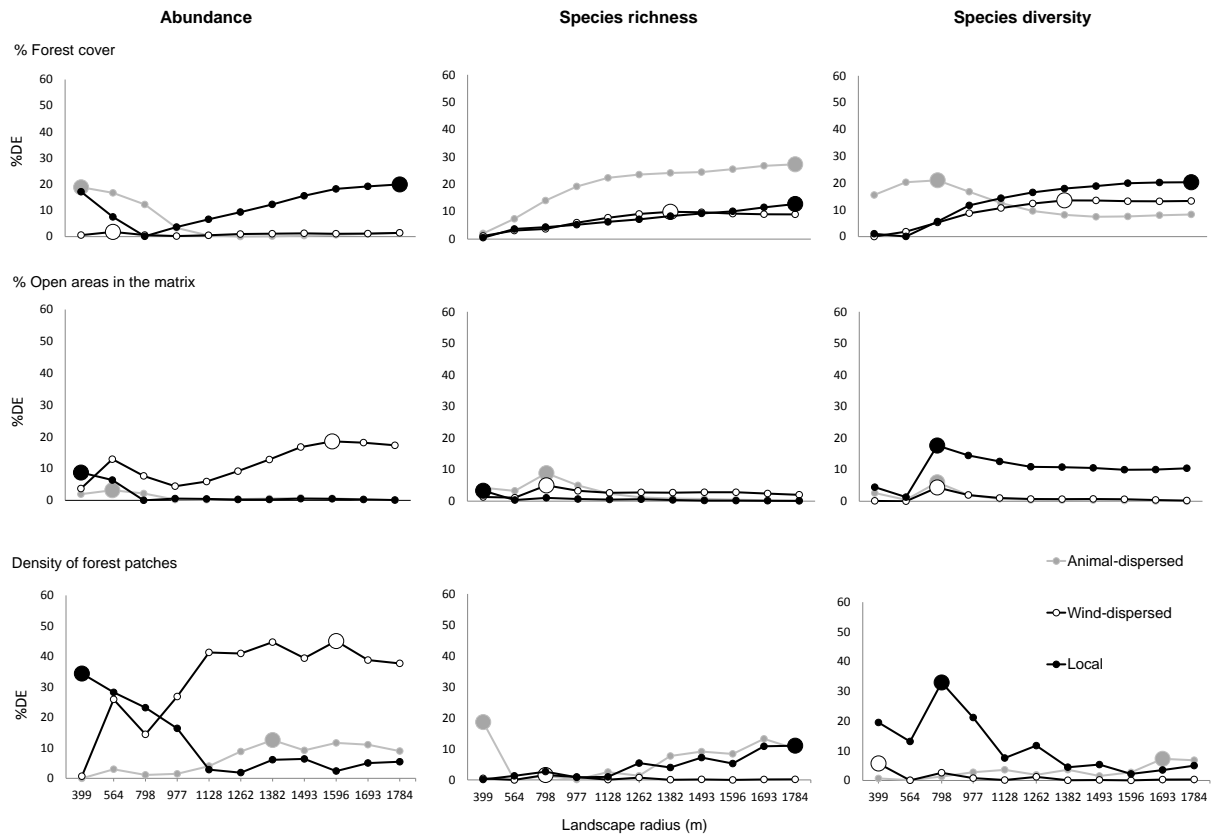


Figure S5. Association between landscape size (x-axis) and the strength of the relationship (i.e. percentage of explained deviance, %DE, y-axis) between each landscape attribute and each response variable in the Lacandona rainforest, Mexico. Response variables include the abundance, species richness, and species diversity (i.e. inverse Simpson concentration) of local seeds (i.e. dropping from neighboring trees) and dispersed seeds (i.e. animal- and wind-dispersed seeds) in the seed rain recorded in 20 forest sites. The biggest dot in each case indicates the scale of effect, i.e. the spatial extent that yields the strongest response-landscape relationship.

Table S1. Correlation matrices among spatial metrics measured in different-sized landscapes (concentric buffers ranging from 399 m to 1784 m-radius) in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions (n = 20 sites per region). We show the coefficient of correlation (r), with significant values indicated in bold ($p < 0.05$). FC = forest cover, MO = matrix openness, DF = density of forest patches.

Radius		Los Tuxtlas rainforest		Lacandona rainforest	
399 m		FC	MO	FC	MO
	FC	1		1	
	MO	-0.22	1	-0.40	1
564 m	DF	-0.32	0.11	-0.41	0.42
	FC	1		1	
	MO	-0.32	1	-0.09	1
798 m	DF	-0.39	0.29	-0.07	0.32
	FC	1		1	
	MO	-0.28	1	0.47	1
977 m	DF	-0.37	0.00	0.05	0.32
	FC	1		1	
	MO	-0.05	1	0.34	1
1,128 m	DF	-0.53	0.09	0.07	0.42
	FC	1		1	
	MO	0.04	1	0.35	1
1,262 m	DF	-0.36	0.00	-0.17	0.14
	FC	1		1	
	MO	0.25	1	0.33	1
1,382 m	DF	-0.32	-0.12	-0.20	0.21
	FC	1		1	
	MO	0.34	1	0.32	1
1,493 m	DF	-0.32	-0.15	-0.22	0.09
	FC	1		1	
	MO	0.37	1	0.31	1
1,596 m	DF	-0.27	0.00	-0.35	0.03
	FC	1		1	
	MO	0.34	1	0.32	1
	DF	-0.23	-0.20	-0.31	0.08

1,693 m	FC	1		1	
	MO	0.34	1	0.35	1
	DF	-0.35	-0.14	-0.31	0.05
1,784 m	FC	1		1	
	MO	0.33	1	0.36	1
	DF	-0.30	-0.12	-0.28	0.07

Table S2. Moran's spatial autocorrelation index (and P-values) for the residuals of the best models (i.e. each landscape metric at the selected scale of effects) for the abundance (Ab), species richness (0D), and species diversity (inverse Simpson concentration, 2D) of local seeds (i.e. dropping from neighboring trees) and dispersed seeds (i.e. animal- and wind-dispersed seeds) in the seed rain recorded in 40 forest sites (20 per region) sampled in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, southeastern Mexico. We show the Moran's index and significant values are indicated in bold ($p < 0.05$). FC = Percentage of forest cover, MO = Percentage of open areas in the matrix, DF = Density of forest patches. Sub-indices indicate the buffer radii (in meters).

Region	Seed origin	Model	Moran's I	P-value
Los Tuxtlas	Local	Ab~FC ₃₉₉	-0.09	0.38
		Ab~DF ₅₆₄	-0.11	0.21
		Ab~MO ₃₉₉	-0.11	0.25
		0D ~FC ₁₇₈₄	-0.01	0.42
		0D ~DF ₁₂₆₂	-0.06	0.93
		0D ~MO ₁₇₈₄	-0.02	0.52
		2D ~FC ₃₉₉	-0.08	0.61
		2D ~DF ₁₂₆₂	-0.11	0.18
		2D ~MO ₁₁₂₈	-0.10	0.35
	Animal-dispersed	Ab~FC ₃₉₉	-0.01	0.34
		Ab~DF ₅₆₄	-0.01	0.44
		Ab~MO ₃₉₉	-0.05	0.94
		0D ~FC ₁₇₈₄	-0.07	0.71
		0D ~DF ₁₁₂₈	-0.04	0.75
		0D ~MO ₁₇₈₄	-0.06	0.83
		2D ~FC ₁₇₈₄	-0.09	0.42
		2D ~DF ₁₃₈₂	-0.07	0.78
		2D ~MO ₃₉₉	-0.08	0.53
	Wind-dispersed	Ab~FC ₁₇₈₄	-0.06	0.88
		Ab~DF ₃₉₉	0.04	0.03

		Ab~MO ₇₉₈	0.09	0.00
		⁰ D~FC ₇₉₈	-0.09	0.51
		⁰ D~DF ₁₆₉₃	-0.10	0.36
		⁰ D~MO ₁₄₉₃	-0.10	0.39
		² D~FC ₁₅₉₆	0.00	0.29
		² D~DF ₁₄₉₃	0.11	0.00
		² D~MO ₃₉₉	0.08	0.01
Lacandona	Local	Ab~FC ₁₇₈₄	-0.04	0.71
		Ab~DF ₃₉₉	-0.07	0.74
		Ab~MO ₃₉₉	-0.05	0.93
		⁰ D~FC ₁₇₈₄	-0.01	0.40
		⁰ D~DF ₁₇₈₄	-0.08	0.61
		⁰ D~MO ₃₉₉	0.00	0.35
		² D~FC ₁₇₈₄	0.07	0.02
		² D~DF ₇₉₈	0.00	0.35
		² D~MO ₇₉₈	0.05	0.08
	Animal-dispersed	Ab~FC ₃₉₉	-0.02	0.53
		Ab~DF ₁₃₈₂	-0.03	0.64
		Ab~MO ₅₆₄	-0.06	0.93
		⁰ D~FC ₁₇₈₄	-0.10	0.38
		⁰ D~DF ₃₉₉	-0.10	0.37
		⁰ D~MO ₇₉₈	-0.13	0.20
		² D~FC ₇₉₈	0.02	0.21
		² D~DF ₁₆₉₃	-0.02	0.53
		² D~MO ₇₉₈	-0.03	0.72
	Wind-dispersed	Ab~FC ₅₆₄	-0.07	0.66
		Ab~DF ₁₅₉₆	0.00	0.31

Ab~MO ₁₅₉₆	-0.08	0.59
⁰ D~FC ₁₃₈₂	0.07	0.04
⁰ D~DF ₇₉₈	0.05	0.07
⁰ D~MO ₇₉₈	0.06	0.05
² D~FC ₁₃₈₂	-0.01	0.40
² D~DF ₃₉₉	0.02	0.22
² D~MO ₇₉₈	-0.01	0.50

Table S3. Deviance explained (DE), parameter estimates (i.e. slope) and p values of the best models (those at the scale of effect) representing the effect of each landscape predictor on the abundance (Ab), species richness (0D), and species diversity (inverse Simpson concentration, 2D) of local seeds (i.e. dropping from neighboring trees) and dispersed seeds (i.e. animal- and wind-dispersed seeds) in the seed rain recorded in 40 forest sites (20 per region) sampled in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, southeastern Mexico. FC = percentage of forest cover, MO = percentage of open areas in the matrix, DF = density of forest patches. Sub-indices indicate the landscape radii (in meters).

Region	Seed origin	Model	DE (%)	Estimates	p -value
Los Tuxtlas	Local	Ab~FC ₃₉₉	5.13	0.01	0.00
		Ab~DF ₅₆₄	20.18	-47.83	0.00
		Ab~MO ₃₉₉	4.91	-0.01	0.00
		0D ~FC ₁₇₈₄	5.55	-0.01	0.24
		0D ~DF ₁₂₆₂	7.36	12.34	0.15
		0D ~MO ₁₇₈₄	8.49	0.02	0.14
		2D ~FC ₃₉₉	6.94	-0.02	0.26
		2D ~DF ₁₂₆₂	31.61	118.26	0.01
		2D ~MO ₁₁₂₈	0.39	-0.02	0.79
	Animal-dispersed	Ab~FC ₃₉₉	10.54	-0.01	0.00
		Ab~DF ₅₆₄	2.00	5.31	0.00
		Ab~MO ₃₉₉	20.37	0.02	0.00
		0D ~FC ₁₇₈₄	4.42	0.00	0.30
		0D ~DF ₁₁₂₈	7.58	14.52	0.18
		0D ~MO ₁₇₈₄	8.78	0.02	0.16
		2D ~FC ₁₇₈₄	30.77	0.06	0.01
		2D ~DF ₁₃₈₂	5.78	-66.64	0.31
		2D ~MO ₃₉₉	21.31	-0.03	0.04
	Wind-dispersed	Ab~FC ₁₇₈₄	37.23	-0.30	0.00
		Ab~DF ₃₉₉	71.26	32.77	0.00

		Ab~MO ₇₉₈	38.70	0.21	0.00
		⁰ D~FC ₇₉₈	15.95	0.01	0.14
		⁰ D~DF ₁₆₉₃	8.01	-38.19	0.33
		⁰ D~MO ₁₄₉₃	3.79	0.02	0.49
		² D~FC ₁₅₉₆	28.94	0.01	0.25
		² D~DF ₁₄₉₃	7.58	23.18	0.57
		² D~MO ₃₉₉	24.39	-0.01	0.29
Lacandona	Local	Ab~FC ₁₇₈₄	19.93	-0.04	0.00
		Ab~DF ₃₉₉	34.39	-41.38	0.00
		Ab~MO ₃₉₉	8.74	0.01	0.00
		⁰ D~FC ₁₇₈₄	12.83	-0.01	0.06
		⁰ D~DF ₁₇₈₄	11.04	6.98	0.07
		⁰ D~MO ₃₉₉	3.30	0.00	0.34
		² D~FC ₁₇₈₄	20.28	0.04	0.05
		² D~DF ₇₉₈	32.96	19.18	0.01
		² D~MO ₇₉₈	17.65	0.03	0.07
	Animal-dispersed	Ab~FC ₃₉₉	18.85	-0.03	0.00
		Ab~DF ₁₃₈₂	12.57	-26.75	0.00
		Ab~MO ₅₆₄	3.18	-0.01	0.00
		⁰ D~FC ₁₇₈₄	27.32	0.01	0.00
		⁰ D~DF ₃₉₉	18.65	5.73	0.01
		⁰ D~MO ₇₉₈	8.87	0.01	0.09
		² D~FC ₇₉₈	21.01	0.04	0.04
		² D~DF ₁₆₉₃	7.28	-25.12	0.25
		² D~MO ₇₉₈	6.01	0.03	0.30
	Wind-dispersed	Ab~FC ₅₆₄	1.78	0.01	0.00
		Ab~DF ₁₅₉₆	45.05	33.59	0.00

Ab~MO ₁₅₉₆	18.53	0.07	0.00
⁰ D~FC ₁₃₈₂	9.97	0.01	0.16
⁰ D~DF ₇₉₈	1.60	2.47	0.57
⁰ D~MO ₇₉₈	5.00	0.01	0.36
² D~FC ₁₃₈₂	13.52	0.01	0.11
² D~DF ₃₉₉	5.72	5.12	0.31
² D~MO ₇₉₈	4.37	0.01	0.38

Capítulo V

Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal

Miriam San-José, Víctor Arroyo-Rodríguez y Jorge A. Meave



Ecological Applications (en revisión)

Abstract

Land-use change modifies the spatial structure of tropical landscapes, shaping global biodiversity patterns. Yet, it remains unknown how key ecological processes, such as seed dispersal, can be affected by the alteration of landscape structure, and whether such effects differ among regions with different climate and disturbance intensity. Here, we assessed the effect of five landscape metrics (forest cover, matrix openness, forest edge density, forest fragmentation, and inter-patch distance) on the seed rain recorded simultaneously in two Mexican fragmented regions (20 forest sites per region): the more deforested, defaunated and windy Los Tuxtlas rainforest (LTX), and the better-preserved Lacandona rainforest (LAC). We quantified the proportions of dispersed seeds and species, separately evaluating wind- and animal-dispersed tree species. Our findings support the hypothesis that forest loss is more important than fragmentation, negatively impacting the seed rain in both regions. As expected, landscape patterns were comparatively more important for wind-dispersed seeds in LTX, probably because of stronger wind incidence in this region. Specifically, proportions of wind-dispersed seeds and species decreased with increasing edge density, suggesting that forest edges enhance dispersal limitation by creating physical barriers that limit wind flow. This pattern can also be caused by source limitation in landscapes with more forest edges, as tree mortality rates usually increase there. The wind-dispersed seed rain was also positively related to matrix openness, especially in LTX, where wind flow can be favored by the dominance of a treeless anthropogenic matrix. Surprisingly, the proportion of animal-dispersed seeds in LTX was positively related to matrix openness and patch isolation, suggesting that seed dispersers in more deforested regions may be forced to concentrate in isolated patches and use the available habitat more intensively. Yet, as expected, patch isolation limited wind-dispersed seeds in LAC. Therefore, dispersal (and potentially regeneration) of wind-dispersed trees is favored in regions exposed to higher wind incidence, especially in landscapes dominated by regularly shaped patches surrounded by open areas. In turn, animal seed dispersal is primarily favored by increasing forest cover, particularly the proportion of dispersed species. Preventing forest loss is therefore critical to promote animal seed dispersal and forest recovery in human-modified rainforests.

Key words: dispersal limitation; dispersal syndrome; landscape scale; natural regeneration; seed rain; seed source limitation.

Introduction

Tropical forest loss is a major threat to global biodiversity (Malhi et al. 2014), but its effects on ecological processes remain poorly understood (but see Morante-Filho et al. 2016, 2018). Seed dispersal is a key process for forest regeneration (Wang and Smith 2002, Arroyo-Rodríguez et al. 2017a), but the landscape-scale drivers of seed dispersal are largely unknown. This knowledge gap is mostly due to the strong research focus on local predictors, such as the presence and abundance of animal seed dispersers (seed dispersers hereafter) (Wright 2003, Markl et al. 2012, Galetti and Dirzo 2013, Kurten 2013). However, as long-distance seed dispersal may be more frequent than previously thought (Nathan 2006), one may reasonably argue that seed dispersal is influenced by landscape structure at different spatial scales. Thus, identifying those landscape variables that best predict seed dispersal patterns is needed, especially to design and implement management strategies that promote forest recovery in human-modified landscapes (Arroyo-Rodríguez et al. 2017a).

Despite its relevance, this is a challenging topic because ecological responses to landscape structure can vary across regions with different climate and disturbance levels (e.g., Villard and Metzger 2014, Arroyo-Rodríguez et al. 2017a). Among other regional factors driving seed dispersal patterns (reviewed by Arroyo-Rodríguez et al. 2017a), the regional wind flows can be particularly important for dispersal of wind-dispersed plant species. However, as up to 90% of tropical tree species depend on animals to disperse their seeds (Howe and Smallwood 1982), the regional pool of remaining seed dispersers can be particularly critical for animal-mediated seed dispersal across human-modified tropical landscapes (Jordano et al. 2011, Galetti and Dirzo 2013, Galetti et al. 2013, Dirzo et al. 2014). Within this framework, it is reasonable to expect that the effects of landscape structure on seed dispersers also modify the seed dispersal process (Arroyo-Rodríguez et al. 2017a), and thus, theoretical models on animal responses to landscape structure could also apply to animal seed dispersal. For example, the fragmentation threshold hypothesis postulates that community-level responses, such as the abundance and richness of seed dispersers, to habitat spatial configuration (e.g., mean inter-patch isolation, forest edge density) are stronger in regions with intermediate (~30-50%) level of remaining forest cover (Pardini et al. 2010). This is so because of an increased variation in spatial configuration in this regional context (Villard and Metzger 2014), which can strengthen the effects of these configurational variables on species (Eigenbrod et al. 2011). Therefore, the effect of landscape structure on seed dispersal is probably stronger in regions with intermediate amount of remaining forest cover.

Landscape structure is given by two components, namely landscape composition (e.g., forest cover, matrix openness), and landscape configuration (e.g., forest fragmentation, forest edge density, and inter-patch isolation). Each of these landscape variables can drive seed dispersal patterns through its effects on seed limitation

components: seed source limitation and seed dispersal limitation. The former mechanism refers to the lack of seeds in the neighborhood (i.e., as a result of limited tree density and/or seed production; Clark et al. 1998), which can be caused by the lack of pollinators, trees or both in landscapes with lower forest cover and higher percentage of treeless areas in the anthropogenic matrix (i.e., matrix openness) (Fig. 1a). As tree mortality rate often increases at forest edges (Laurance et al. 2000), forest edge density can also promote seed source limitation (Fig. 1a). These driving forces of source limitation are independent of dispersal vector, as seed abundance of both animal- and wind-dispersed species depend on the number of adult trees surrounding the sites.

By contrast, the landscape patterns driving seed dispersal limitation depend on dispersal mode (Fig. 1b). Dispersal limitation is defined as the failure of a seed to arrive to a site, despite sufficient seed availability (Muller-Landau et al. 2002). Thus, forest loss and matrix openness are expected to promote dispersal limitation of animal-dispersed species (Fig. 1b), as most forest dwelling animals avoid treeless areas to feed and move across the landscape (Fahrig 2007, Boesing et al. 2018, Galán-Acedo et al. 2019). Conversely, as wind flow is greater in treeless areas, forest loss and matrix openness can facilitate the dispersal of wind-dispersed seeds across the landscape and within dense forests (Nathan et al. 2002; Fig. 1b). Edge density is higher in landscapes dominated by patches with more complex shapes, and such patches are known to be more frequently colonized by dispersing fauna (Ewers and Didham 2006). In other words, edge density can increase landscape connectedness (*sensu* Baudry and Merriam 1988), potentially favoring the dispersal services made by animal species (Fig. 1b). Yet, as forest edges represent physical barriers that limit wind flow, edge density in the landscape can promote dispersal limitation of wind-dispersed plant species. Increasing inter-patch isolation distance is expected to limit the abundance and species richness of dispersed seeds independently of dispersal mode (Fig. 1b). Therefore, as inter-patch isolation distance typically decreases as the number of forest patches increases in the landscape (Fahrig et al. 2019), forest fragmentation (i.e., here defined as forest patch density in the landscape) is expected to be positively related to the proportions of both wind- and animal-dispersed seeds in the seed rain (Fig. 1b). Unfortunately, we are aware of only one study that evaluates the effect of landscape structure on the seed rain in a fragmented tropical landscape (Jesus et al. 2012). Yet, as that study did not separately assess the seeds that drop from local trees (i.e., local seeds) and those dispersed (i.e., immigrant seeds) by biotic and abiotic vectors, the impact of landscape structure on seed dispersal remains largely unknown. Also, to our knowledge, no study to date has compared the effect of landscape structure on the seed rain among regions with different disturbance level and climatic conditions – a key issue if we are to achieve a better understanding of the effect of landscape structure on seed dispersal.

Here, we assess these hypotheses and predictions by evaluating the effect of landscape-scale forest cover, matrix openness, forest edge density, inter-patch isolation distance, and patch density on the seed rain recorded in two Mexican fragmented regions: the coastal and highly deforested and defaunated Los Tuxtlas rainforest (LTX), and the

relatively well-preserved Lacandona rainforest (LAC). We quantified the proportions of dispersed seeds and species, separately evaluating wind- and animal-dispersed tree species. Following the fragmentation threshold hypothesis (Pardini et al. 2010, Villard and Metzger 2014) we expected the predictions summarized in Fig. 1 to depend on the regional context, with landscape structure being comparatively more important for the seed rain in LTX than in LAC, especially when considering animal-dispersed seeds. Our reasoning was that LTX has an intermediate amount of forest cover (~26%), whereas forest cover in LAC is > 50%. Also, given the stronger wind incidence in LTX (see Methods), we should expect that landscape structure is more important for wind-dispersed species in LTX than in LAC.

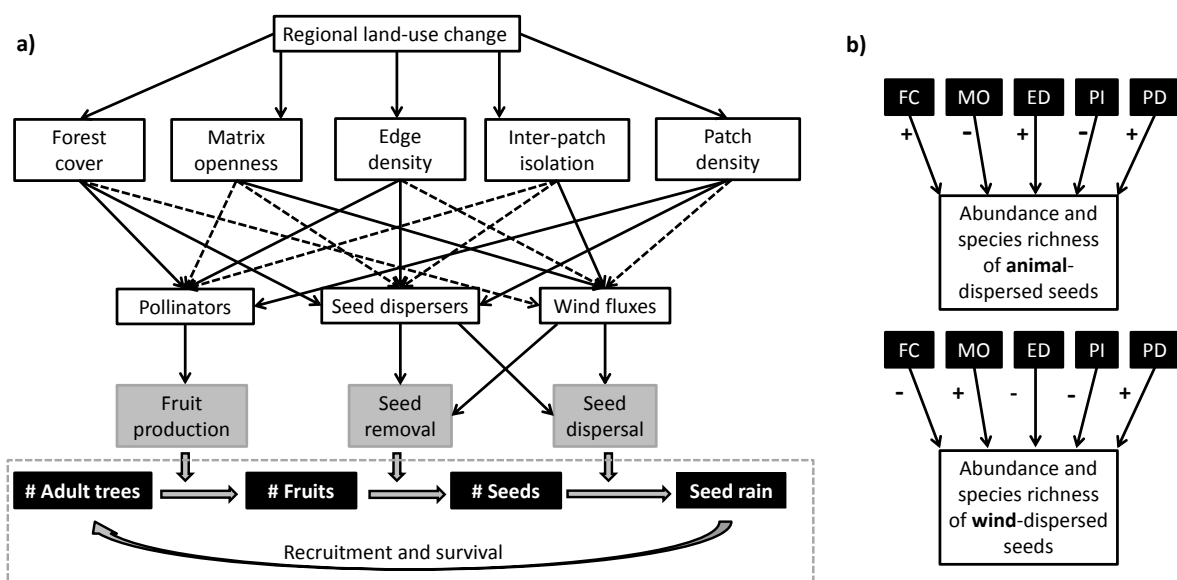


Figure 1. Hypothesized effects of landscape structure on ecological patterns and processes involved in forest regeneration (a). Regional land use change patterns determine the spatial structure of the landscape, modifying the remaining forest cover (FC), matrix openness (i.e., amount of treeless areas in the anthropogenic matrix; MO), forest edge density (ED), inter-patch isolation (PI), and forest fragmentation (i.e., patch density; PD). These spatial changes can have positive (continuous lines) or negative (dashed lines) effects on the abundance/diversity of pollinators and animal seed dispersers, and on wind fluxes, thus altering ecological processes (gray boxes), such as fruit production, seed survival and seed dispersal. The dash-lined box at the bottom indicates how these processes affect the plant life cycle. Based on these hypothesized associations, we show in (b) the predicted effects of each landscape metric on the abundance and species richness of wind- and animal-dispersed seeds. Modified from Arroyo-Rodríguez et al. (2017).

Methods

Study regions

The study regions are described elsewhere (San-José et al. 2019), but a brief overview is given here. We studied two fragmented tropical rainforests with different disturbance level, the Los Tuxtlas rainforest (LTX) and the Lacandona rainforest (LAC), both located in southeastern Mexico (Fig. 2). Climate in both regions is hot and humid, with wind speed in LTX being 12- to 20-fold that in LAC (Appendix S1 in Supplementary Material). The two regions share more than 60% of their flora (Villaseñor et al. 2018) but have contrasting land-use change patterns and history. Deforestation in LTX began in the early 1960s, mainly for cattle pasture expansion in lowland areas (< 700 m asl). The remaining forest cover in the northernmost part of the region is ~26% (C. Galán-Acedo and V. Arroyo-Rodríguez unpublished data), and most patches are very small (ca. 85% of forest patches are < 8 ha, and only 10 patches are > 1,600 ha; Guevara et al. 2004, Arroyo-Rodríguez et al. 2008). Defaunation in the region is also severe, even in larger forest patches (Dirzo and Miranda 1990). Most large-sized terrestrial mammals (e.g., *Panthera onca*, *Tapirus bairdii*, *Tayassu pecari*, *Pecari tajacu*), primates (*Ateles geoffroyi*, *Alouatta palliata*), and birds (e.g., *Ara macao*, *Crax rubra*) show depauperated populations or are regionally extinct.

LAC is located in eastern Chiapas State, and is part of the Mesoamerican Biological Corridor (Mora 2008). Deforestation in this region is more recent (1980s), and >50% of forest cover still remains (Carabias et al. 2015). Here, the Montes Azules Biosphere Reserve protects 330,000 ha of continuous old-growth forest, and outside the reserve there are several large (>1,000 ha) forest patches. These patches are embedded in a heterogeneous matrix composed of secondary forests, annual crops (e.g., maize, bean), tree plantations (e.g., oil palm, rubber), cattle pastures, and human settlements. This region has not undergone severe defaunation, and large mammals (Garmendia et al. 2013, Muench and Martínez-Ramos 2016) and birds (Carrara et al. 2015) are still present, although some species are less abundant outside the reserve (Naranjo and Bodmer 2007).

In each region, we selected 19 old-growth forest patches (3 to 90 ha), isolated from each other by at least 2 km (Fig. 2). Additionally, in each region we included a site within the largest forest patch (i.e., Los Tuxtlas Tropical Biology Station in LTX, and the Montes Azules Biosphere Reserve in LAC) to increase the variation range of all landscape variables, and thus improve landscape-scale inference (Eigenbrod et al. 2011).

Data collection and classification

We placed nine seed traps (0.5 m², 1 mm nylon mesh) at the center of each focal forest site from each region (180 traps per region) in a grid of 8 m × 8 m, with a separation of 4 m between traps (Fig. S1). The traps were located on average 138 ± 83.2 m (mean ±

SD) from the nearest forest edge in LTX (range = 47 – 377 m), and 180.7 ± 156 m (range = 54 – 612 m) in LAC. They were hanging at approximately 90 cm above ground and we simultaneously collected the content every 15 days for one year (February 2015-February 2016); i.e., all 360 traps were examined exactly at the same time (Fig. S1). This sampling protocol was useful to catch both wind- and animal-dispersed seeds, especially those dispersed by canopy frugivores (epizoochory and endozoochory). However, secondary dispersal (e.g., by dung beetles) and dispersal occurring on the ground (e.g., mirmecochory) cannot be assessed with this method, and thus they are not assessed in the present study.

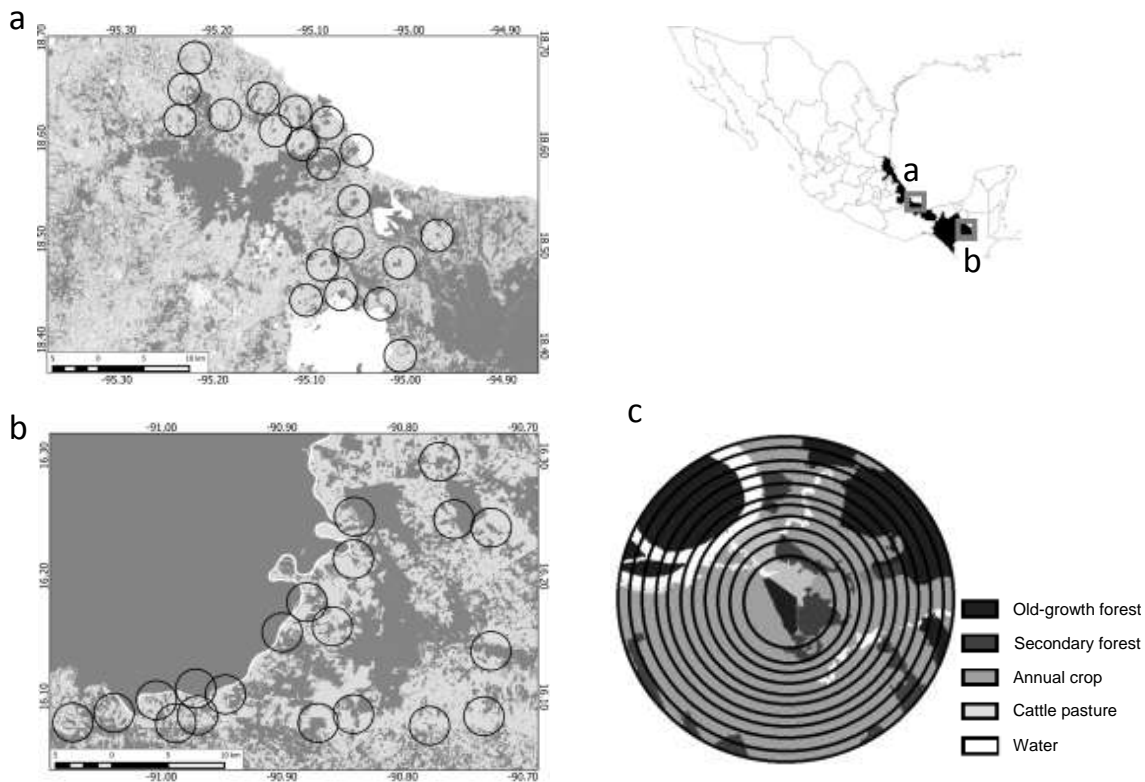


Figure 2. Location of Los Tuxtlas (a) and Lacandona (b) rainforest regions in southeastern Mexico. Dark gray, forested areas; light gray, non-forested areas; white, water. The circles represent the 20 landscapes studied in each region (40 in total). There is also a landscape sample (c) with the 11 buffers (50–1,000 ha) within which landscape variables were measured.

The plant material was dried and all seeds (including entire fruits and those partially covered by pulp) ≥ 3 mm were counted and identified to the highest possible taxonomic resolution using field guides (Ibarra-Manríquez et al. 2015), herbarium collections (MEXU Herbarium, XAL Herbarium, and the seed collection kept at Los Tuxtlas Biological Station, UNAM), and expert opinion (Esteban Martínez, Martha Olvera, Santiago Sinaca, Gilberto Jamangapé). We excluded smaller seeds (< 3 mm) because of the difficulty to collect and identify these seeds, and because large-seeded tree species are more prone to extinction in

human-modified tropical landscapes (Santos et al. 2008, Galetti et al. 2013, Dirzo et al. 2014). We only considered intact seeds after a carefully assessment of seed maturity and damage. Plant nomenclature followed the database from the Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>). Also, we identified and counted all the trees with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm in a 40 m \times 40 m plot around the seed traps. With this information, we were able to classify the seeds as local (i.e., from a species present in the neighboring tree assemblage) or actively dispersed (i.e., from species not present in the tree assemblage) (Webb and Peart 2001, Melo et al. 2010). We also classified the seeds as wind- or animal-dispersed according to morphological characteristics and known dispersal vectors (Ibarra-Manríquez and Oyama 1992, Ibarra-Manríquez et al. 2015). Barochorous-dispersed species were considered as animal-dispersed, because our traps were hanging above ground and the only way by which this kind of seeds could arrive to the traps was through animal dispersal.

Response variables

We combined the data from the nine seed traps from each site to avoid pseudoreplication. We then evaluated sampling completeness within each site using the sample coverage estimator proposed by Chao and Shen (2010). This estimator indicates the percentage of the total number of individuals (seeds in our case) in an assemblage that belongs to the species represented in the sample (Chao and Jost 2012). Our sampling effort was adequate, as mean (\pm SD) sample coverage per site was very high in all sites (LTX = $98 \pm 2\%$, LAC = $95 \pm 5\%$), suggesting that our observed values of species richness were not biased by differences in completeness among sites; thus, rarefaction or extrapolation procedures were not necessary (Chao and Jost 2012). Then, to assess the magnitude of seed dispersal independently from the size of the regional flora we calculated the proportion of dispersed seeds and species for each dispersal mode in each site. The proportion of wind- and animal-dispersed seeds was calculated based on the total abundance of seeds within each dispersal mode. For example, to obtain the proportion of wind-dispersed seeds in a site we calculated, from the total abundance of seeds with morphology for wind dispersal (i.e., dispersed + local seeds), the proportion that was actively dispersed. Similarly, the proportion of dispersed species was calculated by dividing the species richness of wind- or animal-dispersed seeds by total species richness within each dispersal mode.

Landscape structure and scale of effect

With recent (2012 for Los Tuxtlas, and 2013 for the Lacandona rainforest) and high-resolution (2.5 m pixels) SPOT 5 images, we classified ten different land cover types around the sites: old-growth and secondary forests, cattle pastures, tree plantations (e.g., rubber, oil palm, orange) and annual crops (e.g., maize, chilli, pumpkin, watermelon), human settlements, water bodies, riparian forest, and mangrove (only in LTX) and bamboo forest (only in LAC) with QuantumGIS (QGIS v2.14.19). Then, each landscape structure

variable was estimated in 11 circular areas around each forest site (areas = 50, 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 and 1,000 ha; Fig. 2) with the *SDMTools* package (R version 3.3.0) and FRAGSTATS (v. 4.2). We selected these landscape areas because they are large enough to include the home ranges of several frugivorous species in the region (Chaves et al. 2011, Holbroock 2011, Galán-Acedo et al. 2018). Only in LAC, landscapes areas at the biggest buffer size overlapped, but this area represented only 4.5% of the total area evaluated in the region (20,000 ha), thus having a negligible effect on among-landscape independence (Eigenbrod et al. 2011, Zuckerberg et al. 2012). In fact, a recent study of the scale of landscape effect on the seed rain indicates that the sample sites used in the current study are statistically independent (Moran's I; San-José et al. 2019).

We calculated five landscape variables that can be ecologically relevant to the seed rain (Fig. 1a): two landscape composition variables (i.e., landscape forest cover, matrix openness), and three configuration variables (forest edge density, density of forest patches, mean inter-patch isolation distance). We measured forest cover as the percentage of landscape area covered by old-growth forest. Matrix openness is the percentage of the anthropogenic matrix covered by open areas (i.e., human settlements, water, grasslands, annual crops, and soil exposed). Density of forest patches is the number of forest patches within the landscape divided by landscape area (N/ha). Mean inter-patch isolation distance was measured as the mean Euclidean (edge-to-edge) distance among all forest patches in the landscape, and is a proxy of structural connectivity (Pires et al. 2002). Forest edge density was the perimeter length of all forest patches within the landscape divided by landscape area (m/ha), and it is related to shape complexity and edge effects (Murcia 1995). The mean values of landscape variables measured in 1,000-ha circular landscapes surrounding the 40 focal patches in each region (20 patches per region), as well as the between-region differences in each landscape metric, are detailed in San-José et al. (2019).

As ecological responses to landscape patterns depend on the spatial extent at which landscape variables are measured, we followed the protocol proposed by Jackson & Fahrig (2015) and others (e.g., Galán-Acedo et al. 2018) to identify the scale of effect of each landscape variable on each response variable in each region. The scale of effect is the landscape size at which the ecological response-landscape association is strongest (Jackson and Fahrig 2015); it was assessed in a previous study, in which we evaluated how the scale of effect differed between regions, and among landscape variables (i.e., percentage of forest cover, matrix openness and fragmentation), response variables (i.e., abundance, species richness and species diversity), and seed origins (i.e., local, animal-dispersed and wind-dispersed seeds; San-José et al. 2019). In the present study we go further into exploring the relative effect of each landscape variable on the seed rain, and to this end, we needed to assess the effect of each landscape metric measured at the optimal scale (Table S1). As described by San-José et al. (2019), we ran linear regressions between all possible pairs of landscape metric and response variable and assessed the strength of each relationship with the coefficient of determination (R^2)—an estimator of the goodness of fit of each model. We carried out such regressions for each of the 11 landscape sizes, and then plotted the R^2

(dependent variable) against landscape size to identify the spatial extent at which the strongest associations between each response variable and each predictor were observable. The final optimal scales are showed in Table S1, and were used in the statistical analyses described below.

Results

In total, we collected 67,321 tree seeds, from which 56,892 seeds of 108 species were recorded at LTX, and 10,429 seeds from 111 species at LAC. The most abundant seed species and other community structure variables are summarized in Table 1. Species richness of wind- and animal-dispersed seeds was similar in both regions. Conversely, the abundance of wind-dispersed seeds was much higher in LTX than in LAC; however the proportion of dispersed seeds and species did not differ between regions (Table 1). Regarding animal-dispersed seeds, their abundance and proportion were higher in LAC than in LTX (Table 1). We recorded animal-dispersed seeds in all sites from both regions. Although wind-dispersed seeds were also recorded in all sites from LTX, four sites at LAC did not received any wind-dispersed seeds.

All response variables tended to be more strongly related to landscape structure in LTX (mean explained deviance, MED = 49.4%) than in LAC (33.1%; Fig. 3). This was particularly evident when assessing the proportion of wind-dispersed species, as mean explained deviance in LTX (53.4%) was twice as high than in LAC (26.0%; Fig. 3). Although the explained deviance by the models of animal-dispersed species did not differ between regions (45% in LTX vs. 40.1% in LAC), it was two-fold higher in models for species richness (57%) than in models for seed abundance (28%; Fig. 3).

The relative importance of each landscape variable differed between regions and dispersal modes (Fig. 3; Tables S3 and S4). For example, the proportions of wind-dispersed seeds and seed species in LTX were more importantly and negatively related to edge density, and positively related to matrix openness (Figs. 3a, 4a and 4b). Yet, in LAC, these response variables were more importantly and positively related to forest cover, and negatively associated with mean inter-patch isolation (Fig. 3b). The proportions of animal-dispersed seeds and seed species were also positively related to forest cover in both regions (Fig. 3c-d). Yet, mean inter-patch isolation showed a positive effect on the proportion of animal-dispersed seed species (Figs. 4c and 4d), which contrasts with the negative effect observed for wind-dispersed seeds (Fig. 3a-b). Matrix openness also mostly showed a positive effect on animal dispersed seeds. Finally, note that forest patch density (i.e., forest fragmentation) was the least important landscape variable in both regions, as the model-averaged parameter estimates were lower than their respective unconditional variances (Table S5).

Table 1. Attributes of the seed rain community structure collected in 40 rainforest fragments in two Mexican tropical rainforest regions (20 fragments per region): Los Tuxtlas and Lacandona.

Attribute	Los Tuxtlas	Lacandona
Most abundant seed species	<i>Heliocarpus</i> spp. (31.8% of seeds), <i>Dendropanax arboreus</i> (20.7%) and <i>Robinsonella mirandae</i> (15%)	<i>Terminalia amazonia</i> (37.7%), <i>Dendropanax arboreus</i> (10.8%) and <i>Trichospermum mexicanum</i> (10.6%)
Abundance of local seeds	43,710 seeds	7,399 seeds
Abundance of wind-dispersed seeds	11,996 seeds	303 seeds
Abundance of animal-dispersed seeds	1,186 seeds	2,727 seeds
Species richness of wind-dispersed seeds	9 species	12 species
Species richness of animal-dispersed seeds	76 species	76 species
Mean proportion of wind-dispersed seeds ^a	0.62 ± 0.44 (<0.01 – 1)	0.51 ± 0.41 (0 – 1)
Mean proportion of wind-dispersed species ^a	0.73 ± 0.25 (0.2 – 1)	0.54 ± 0.35 (0 – 1)
Mean proportion of animal-dispersed seeds ^a	0.17 ± 0.19 (<0.01 – 0.6)	0.42 ± 0.32 (0.02 – 0.9)
Mean proportion of animal-dispersed species ^a	0.52 ± 0.13 (0.3 – 0.9)	0.50 ± 0.18 (0.2 – 0.8)

^aTo calculate the proportions of both dispersed seeds and species for each dispersal mode we first calculated, at each site, the abundance and species richness of wind- and animal-dispersed species, and then divided these values by total (i.e., including local seeds) abundance and richness of wind- and animal-dispersed species. Mean (± SD) values per site and range (in parenthesis) are indicated in all cases.

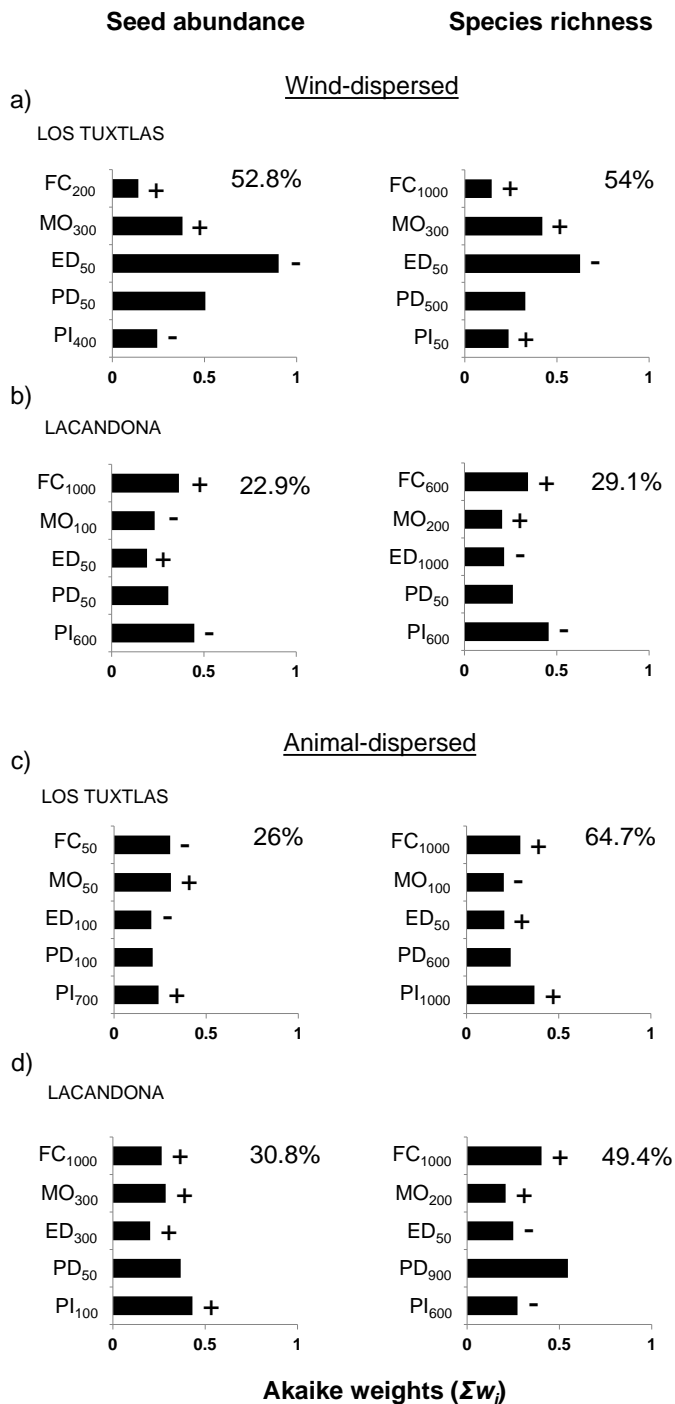


Figure 3. Landscape variables included in the set of models (black bars) for the proportion of wind- and animal-dispersed seeds and species in the seed rain recorded in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforests, Mexico. The sum of Akaike weights (Σw_i) shows the importance of each variable (FC = landscape forest cover remaining, MO = percentage of open areas in the matrix, ED = edge density, PD = patch density, and PI = inter-patch isolation distance). Subindices represent the scale of effect detected for that landscape variable in the set of models (see Table S1). The sign (+/-) of parameter estimates represents a positive or a negative effect of the landscape variable on the response variable. The lack of sign indicates that the unconditional variances were higher than the parameter value, thus the latter is not accurate and may include zero (see parameter estimates and unconditional variances in Table S5). The goodness-of-fit of each complete model (i.e., the percentage of deviance explained by each complete model) is also indicated for each case.

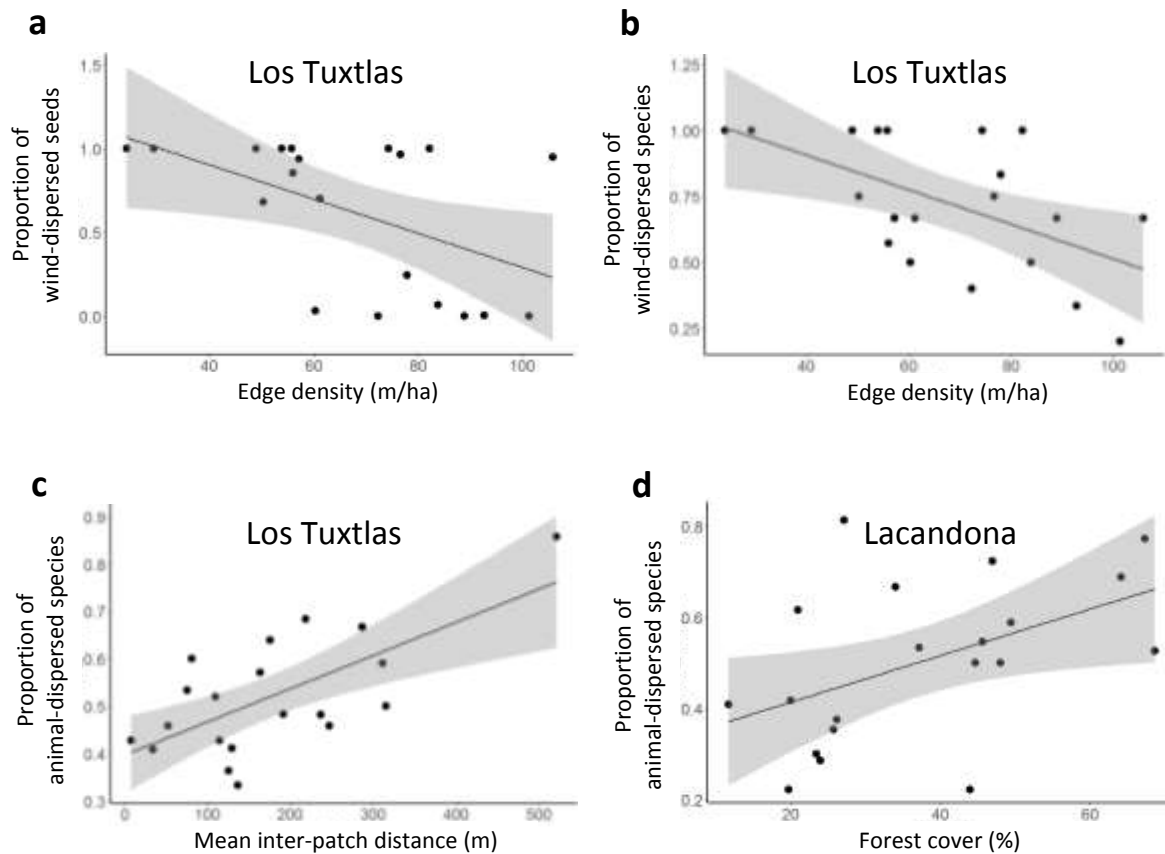


Figure 4. The most important univariate relationships between seed rain responses and landscape predictors in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, Mexico. Gray areas indicate 95% confidence intervals.

Discussion

This study is the first to evaluate the effect of landscape structure on wind- and animal-dispersed seed rain simultaneously in two tropical regions with different climate and contrasting land use change patterns, namely the more deforested, defaunated and windy Los Tuxtlas rainforest (LTX) and the better-preserved Lacandona rainforest (LAC). As hypothesized, the effect of landscape structure on the proportion of dispersed seeds and species differed between regions and dispersal modes. Also, as expected, landscape forest cover was relatively more important than fragmentation (i.e., forest patch density), with the former landscape metric being positively related to almost all response variables in both regions. The proportions of wind-dispersed seeds and species were related to different landscape variables in each region; in LTX they were negatively associated to edge density and positively related to matrix openness, whereas in LAC they were negatively associated with mean inter-patch isolation. The proportion of animal-dispersed species increased with forest cover in both regions, thus supporting our expectations. Yet, surprisingly, in LTX it also increased in landscapes with more isolated forest patches embedded in a treeless

anthropogenic matrix. As discussed below, these findings indicate that the effect of landscape structure on the seed rain depends both on the regional context and dispersal mode.

As expected, the effect of landscape structure on all response variables was relatively more important in LTX than in LAC, particularly when assessing the proportion of wind-dispersed species. LTX has an intermediate degree of deforestation (*sensu* Pardini et al. 2010), which can increase the variation in configurational variables (see Fig. S1 in San-José et al. 2019). Such increased variability can increase the importance of landscape variables in LTX, because in general the higher the variation in a landscape variable, the higher its association with ecological responses (Eigenbrod et al. 2011, Villard and Metzger 2014). Also, the fact that wind-dispersed seeds and species were more related to landscape variables in LTX can be associated to the higher wind incidence and stronger wind flows in this region (see text in Supplementary Material). Also, the dominance of treeless areas in the matrix of LTX can further facilitate wind flows and wind seed dispersal in this region.

Not surprisingly, forest cover was positively related to almost every response variable, whereas responses to fragmentation were unclear (i.e., the model-averaged parameter estimates included zero in most cases). This agrees with Fahrig (2003, 2017), who found that the effects of habitat amount (forest cover in our case) on different ecological patterns are consistently positive and relatively more important than the effect of fragmentation, which usually has null effects on biodiversity (also see Fahrig et al. 2019). However, as discussed below, seed rain responses to the remaining landscape variables differed between regions, especially when considering wind-dispersed seeds.

The proportions of wind-dispersed seeds and species in LTX were more importantly related to edge density and matrix openness, with responses following the predicted associations (Fig. 1). In particular, wind-dispersed seeds and species were negatively related to edge density, and positively associated with matrix openness. This finding suggests that forest edges can act as physical barriers that limit wind flow (Damschen et al. 2014), and hence limit wind seed dispersal, whereas wind flows are favored in landscapes with treeless matrices (Saunders et al. 1991, Nathan et al. 2002). Also, edge density may be related to edge effects, such as higher adult tree mortality (Laurance et al. 2000), and hence reduced seed sources.

In contrast to LTX, wind-dispersed seeds and species in LAC were negatively related to mean inter-patch isolation, and positively associated with forest cover. The latter association is surprising because forest cover is expected to limit wind flow, thus limiting wind seed dispersal. The positive responses of wind-dispersed seeds and species to forest cover rather suggest that wind-dispersed seed rain in LAC probably depends more on source limitation because forest cover is positively related to tree (and seeds) availability at the landscape scale. Thus, in less windy regions like LAC, landscape variables probably affect wind-dispersed seed rain more importantly through their source-limitation

component than through their dispersal-limitation component, a possibility that needs to be proved in future studies.

The overall increment of the proportion of animal-dispersed seeds and species with forest cover in both regions is not surprising. Forest cover facilitates animal movement, especially forest-dwelling species, and consequently the transport of animal-dispersed seeds (Jesus et al. 2012). By contrast, it is puzzling that animal-dispersed seeds and species increased with forest isolation, especially in LTX, which may be explained by fauna behavior within the fragments. In particular, the mostly open matrix, the great inter-patch distance and the reduced abundance of fauna in LTX may “trap” remaining frugivorous, such as cracids, howler monkeys and coatis, within the boundaries of forest patches. This phenomenon could increase its habitat use intensity and reduce its home range, increasing density of individuals and modifying their diet. For example, the howler monkeys and spider monkeys eat fruits of more species when they live in small fragments, and also when monkey density is high (Cristóbal-Azkarate and Arroyo-Rodríguez 2007, Chaves et al. 2012). This diversified diet has been related to optimal foraging theory, which predicts that diet becomes less selective when profitable items are less common (MacArthur and Pianka 1966). Food shortage in forest fragments can also ‘force’ animals to use foods of lower energetic content and with higher concentration of secondary compounds (e.g., Cristóbal-Azkarate and Arroyo-Rodríguez 2007), and thus, such a diversified diet can also be a strategy to avoid potential negative health problems (Glander 1982, Chaves et al. 2012). Thus, the higher proportion of animal-dispersed species in more isolated patches could be caused by these types of dietary adaptations.

Interestingly, in both regions, the proportion of animal-dispersed species was more related to landscape structure than the proportion of animal-dispersed seeds, particularly in LTX. This finding suggests that species richness in the seed rain may be more vulnerable to landscape patterns than seed abundance, probably because the latter response is largely shaped by local factors, such as the abundance, identity and characteristics of the local frugivorous fauna (Uezu et al. 2005, Melo et al. 2010, Galetti et al. 2013), and the number of adult trees and seed production (Markl et al. 2012). Thus, landscape-scale conservation plans are particularly important to preserve the species richness in the seed rain.

Regarding the scale of effect of these landscape variables on seed rain responses, our findings indicate that forest cover and inter-patch isolation are relatively more important when measured across larger scales. This suggests that these landscape variables are related to large-scale processes (Miguet et al. 2016, San-José et al. 2019), such as source limitation and dispersal limitation over large distances. This is a reasonable possibility because these two spatial variables determine landscape connectedness (Fahrig 2013). By contrast, the effects of edge density and matrix openness on the seed rain were generally more important when were measured across smaller scales, suggesting that these landscape variables mediate local-scale processes such as edge effects (San-José et al. 2019). At smaller scales, edge density depends strongly on the shape of study patches, and

patch shape is known to drive local edge effects, such as the increased mortality rate of large trees at forest edges (Laurance et al. 2000, Ewers and Didham 2006). Local edge effects also increase with matrix openness (Arroyo-Rodríguez et al. 2017b), and thus, these two landscape variables may drive source limitation at smaller scales.

We conclude that in closed canopy tropical rainforests such as LTX and LAC, the effect of landscape structure on the seed rain depends on dispersal mode and regional context. Particularly, wind seed dispersal seems to be favored in more windy regions (LTX), with proportions of wind-dispersed seeds and species increasing in forest sites surrounded by lower edge density. These patterns suggest that forest edges can enhance dispersal limitation by creating physical barriers that limit wind flow, although they could also be caused by source limitation associated with higher tree mortality rates at forest edges. Matrix openness can also favor wind seed dispersal in LTX, probably because this landscape metric facilitates wind flow. Yet, animal seed dispersal seems to be primarily limited in landscapes with lower forest cover, especially species richness in the seed rain. Therefore, as most tropical trees are dispersed by animals, preventing forest loss and increasing forest cover at large scales is urgently needed to promote seed dispersal and forest recovery in human-modified tropical landscapes.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the owners of the study forest patches in the Lacandona and Los Tuxtlas regions for granting access to their lands. PAPIIT-DGAPA, UNAM (project IN-204215), and Rufford Small Grants (16237-1) provided financial support. CONACyT, Mexico, granted a PhD scholarship to M. S. J. A. Jamangapé and S. Pérez provided field assistance. Esteban Martínez, Martha Olvera (MEXU Herbarium), Santiago Sinaca and Gilberto Jamangapé helped with species identification. Sergio Nicasio-Arzeta digitized the maps. We also thank the support provided by the Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM. H. Ferreira, A. Valencia and A. López provided technical support. This paper constitutes a partial fulfillment of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México.

LITERATURE CITED

- Arroyo-Rodríguez, V., Mandujano, S., and Benítez-Malvido, J. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* **70**: 69–77.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F.P.L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., and Tabarelli, M. 2017a. Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: New insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews* **92**: 326–340.
- Arroyo-Rodríguez, V., Saldaña-Vázquez, R. A., Fahrig, L., and Santos, B. A. 2017b. Does forest fragmentation cause an increase in forest temperature? *Ecological Research* **32**: 81–88.

- Baudry, J., and Merriam, H. G. 1988. Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. Pages 23–28 in K. F. Schreiber, editor. *Connectivity in landscape ecology*. Proceedings of the 2nd international seminar of the International Association of Landscape Ecology. Münstersche Geographische Arbeiten, Münster, Germany.
- Boeing, A. L., Nichols, E., and Metzger, J. P. 2018. Biodiversity extinction thresholds are modulated by matrix type. *Ecography* **41**: 1520–1533.
- Burnham, K., and Anderson, D. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Verlag, New York, USA.
- Calcagno, V., and Mazancourt, C. 2010. Glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* **34**: 1–29.
- Carabias, J., De la Maza, J., and Cadena, R. 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias*. Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C., Mexico City, Mexico.
- Carrara, E., Arroyo-Rodríguez, V., Vega-Rivera, J. H., Schondube, J. E., Freitas, S. M., and Fahrig, L. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* **184**: 117–126.
- Chao, A., and Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* **93**: 2533–2547.
- Chao, A., and Shen, T. J. 2010. *Program SPADE: species prediction and diversity estimation*. Program and user's guide. CARE, Hsin-Chu, Taiwan.
- Chaves, O. M., Stoner, K. E., and Arroyo-Rodríguez, V. 2011. Seasonal differences in activity patterns of geoffroyi's spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) living in continuous and fragmented forests in southern Mexico. *International Journal of Primatology* **32**: 960–973.
- Chaves, O. M., Stoner, K. E., and Arroyo-Rodríguez, V. 2012. Differences in diet between spider monkey groups living in forest fragments and continuous forest in Mexico. *Biotropica* **44**: 105–113.
- Clark, J. S., Macklin, E., and Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **68**: 213–235.
- Crawley, M. J. 2007. *The R Book*. John Wiley and Sons Ltd, West Sussex, England.
- Cristóbal-Azkarate, J., and Arroyo-Rodríguez, V. 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* **69**: 1013–1029.
- Damschen, E. I., Baker, D. V., Bohrer, G., Nathan, R., Orrock, J. L., Turner, J. R., Brudvig, L. A., Haddad, N. M., Levey, D. J., and Tewksbury, J. J. 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **111**: 3484–3489.
- Dirzo, R., and Miranda, A. 1990. Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity—a sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* **4**: 444–447.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., and Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401–406.
- Eigenbrod, F., Hecnar, S. J., and Fahrig, L. 2011. Sub-optimal study design has major impacts on landscape-scale inference. *Biological Conservation* **144**: 298–305.
- Ewers, R. M., and Didham, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* **81**: 117–142.

- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **34**: 487–515.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* **21**: 1003–1015.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography* **40**: 1649–1663.
- Fahrig, L. 2017. Ecological responses to habitat fragmentation per se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **48**: 1–23.
- Fahrig, L., Arroyo-Rodríguez, V., Bennett, J. R., Boucher-Lalonde, V., Cazetta, E., Currie, D. J., Eigenbrod, F., Ford, A. T., Harrison, S. P., Jaeger, J. A.G., Koper, N. A. E., Martin, A., Martin, J. L., Metzger, J. P., Morrison, P., Rhodes, J. R., Saunders, D. A., Simberloff, D., Smith, A. C., Tischendorf, L., Vellend, M., and Watling, J. I. 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity? *Biological Conservation* **230**: 179–186.
- Garmendia, A., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., Naranjo, E. J., and Stoner, K. E. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **29**: 331–344.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Estrada, A., and Ramos-Fernández, G. 2018. Drivers of the spatial scale that best predict primate responses to landscape structure. *Ecography* **41**: 2027–2037.
- Galán-Acedo, C., Arroyo-Rodríguez, V., Andresen, E., Arregoitia, L. V., Vega, E., Peres, C. A., and Ewers, R. M. 2019. The conservation value of human-modified landscapes for the world's primates. *Nature Communications* **10**: 152 <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08139-0>
- Galetti, M., and Dirzo, R. 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* **163**: 1–6.
- Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M. C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A. B., Labacca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C. S., Collevatti, R. G., Pires, M. M., Guimarães Jr., P. R., Brancalion, P. H., Ribeiro, M. C., Jordano, P. 2013. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science* **340**: 1086–1090.
- Glander, K. E. 1982. The impact of plant secondary compounds on primate feeding behavior. *American Journal of Physical Anthropology* **25**: 1–18.
- Guevara, S., Laborde, J., and Sánchez-Rios, G. 2004. *Los Tuxtlas. El Paisaje de la Sierra*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa.
- Holbroock, K. M. 2011. Home range and movement patterns of toucans: implications for seed dispersal. *Biotropica* **43**: 357–364.
- Howe, H. F., and Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 201–228.
- Ibarra-Manríquez, G., and Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *American Journal of Botany* **79**: 383–394.
- Ibarra-Manríquez, G., Martínez-Morales, M., and Cornejo-Tenorio, G. 2015. *Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio. Región de Los Tuxtlas, Veracruz*. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City. Mexico.
- Jackson, H. B., and Fahrig, L. 2015. Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography* **24**: 52–63.

- Jesus, F. M., Pivello, V. R., Meirelles, A. T., Franco, G. A. D. C., and Metzger, J. P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science* **23**: 1126–1136.
- Jordano, P., Forget, P. M., Lambert, J. E., Böhning-Gaese, K., Traveset, A., and Wright, S. J. 2011. Frugivores and seed dispersal: mechanisms and consequences for biodiversity of a key ecological interaction. *Biology Letters* **7**: 321–323.
- Kurten, E. L. 2013. Cascading effects of contemporaneous defaunation on tropical forest communities. *Biological Conservation* **163**: 22–32.
- Laurance, W. F., Delamônica, P., Laurance, S. G., Vasconcelos, H. L., and Lovejoy, T. E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* **404**:836.
- MacArthur, R., and Pianka, R. 1966. Optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* **100**: 603–609.
- Malhi, Y., Gardner, T. A., Goldsmith, G. R., Silman, M. R., and Zelazowski, P. 2014. Tropical forests in the Anthropocene. *Annual Review of Environment and Resources* **39**: 125–159.
- Markl, J. S., Schleuning, M., Forget, P. M., Jordano, P., Lambert, J. E., Traveset, A., Wright, S. J., and Böhning-Gaese, K. 2012. Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conservation Biology* **26**: 1072–1081.
- Melo, F. P. L., Martínez-Salas, E., Benitez-Malvido, J., and Ceballos, G. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **26**: 35–43.
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., and Fahrig, L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* **31**: 1177–1194
- Mora, F. 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. Pages 55–84 in *Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal*. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City, Mexico.
- Morante-Filho, J.C., Arroyo-Rodríguez, V., Lohbeck, M., Tschardtke, T., and Faria, D. 2016. Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology* **97**: 3315–3325.
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodríguez, V., Pessoa, M. S., Cazetta, E., and Faria, D. 2018. Direct and cascading effects of landscape structure on tropical forest and non-forest frugivorous birds. *Ecological Applications* **28**: 2024–2032.
- Muench, C., and Martínez-Ramos, M. 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science* **9**: 178–202.
- Muller-Landau, H. C., Wright, S. J., Calderón, O., Hubbell, S. P., and Foster, R. B. 2002. Assessing recruitment limitation: concepts, methods and case studies from a tropical forest. Pages 35–54 in Levey, D.J., Silva, W.R., and Galetti, M. editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Great Britain.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in ecology and evolution* **10**: 58–62.
- Naranjo, E., and Bodmer, R. 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon rainforest, Mexico. *Biological Conservation* **138**: 412–420.

- Nathan, R., Horn, H. S., Chave, J., and Levin, S. A. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. Pages 69–82 in Levey, D.J., Silva, W.R., and Galetti, M. editors. *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Great Britain.
- Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* **313**: 786–788.
- Neter, J., Kutner, M. H., Nachtshein, C. J., and Wasserman, W. 1996. *Applied Linear Statistical Models*. Fourth Edition. USA.
- Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I., and Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS one* **5**(10), e13666.
- Pires, A. S., Lira, P. K., Fernandez, F. A. S., Schittini, G. M., and Oliveira, L. C. 2002. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal forest fragments in Brazil. *Biological Conservation* **108**: 229–237.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing (<http://www.R-project.org/>).
- Rito, K. F., Arroyo-Rodríguez, V., de Queiroz, R. T., Leal, I. R., and Tabarelli, M. 2017. Precipitation mediates the effect of human disturbance on the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Ecology* **105**: 828–838.
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Jordano, P., Meave, J. A., and Martínez-Ramos, M. 2019. The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both landscape predictor and response variables. *Landscape Ecology* **34**: 1069–1080.
- Santos, B. A., Peres, C. A., Oliveira, M. A., Grillo, A., Alves-Costa, C. P., and Tabarelli, M. 2008. Drastic erosion in functional attributes of tree assemblages in Atlantic forest fragments of northeastern Brazil. *Biological Conservation* **141**: 249–260.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., and Margules, C. R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* **5**: 18–32.
- Uezu, A., Metzger, J. P., and Vielliard, J. M. E. 2005. Effects of structural and functional connectivity and patch size on the abundance of seven Atlantic forest bird species. *Biological Conservation* **123**: 507–519.
- Villard, M. A., and Metzger, J. P. 2014. Beyond the fragmentation debate: a conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* **51**: 309–318.
- Villaseñor, J. L., Ortiz, E. and Campos-Villanueva, A. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science* **11**: 1– 12.
- Wang, B. C., and Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* **17**: 379–385.
- Webb, C. O., and Peart, D. R. 2001. High seed dispersal rates in faunally intact tropical rain forest: theoretical and conservational implications. *Ecology Letters* **4**: 491–499.
- 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.
- Zuckerberg, B., Desrochers, A., Hochachka, W. L., Fink, D., Koenig, W. D., and Dickinson, J. L. 2012. Overlapping landscapes: a persistent, but misdirected concern when collecting and analyzing ecological data. *The Journal of Wildlife Management* **76**: 1072–1080.

Supplementary Material

MIRIAM SAN-JOSÉ, VÍCTOR ARROYO-RODRÍGUEZ, JORGE A. MEAVE

Regional context and dispersal vector drive the impact of landscape structure on seed dispersal

Ecological Applications

Appendix S1. Additional information on the study regions.

Los Tuxtlas

Los Tuxtlas rainforest (LTX) is located in the coast of the Gulf of Mexico in southeastern Veracruz (18° 8' – 18° 45' N, 94° 37' – 95° 22' W; 0 – 1,680 m a.s.l.; Martin-del Pozzo 1997). The climate is hot and humid; the average annual temperature and precipitation are 25 °C and 4,000 mm, respectively (Soto 2004). In LTX, wind speed ranges from 12 and 20 km/hr, with predominantly North and Northwestern winds, which sometimes reach > 61 km/h.

The vascular plant richness reported in tropical rainforest in LTX is 2,548 species (reviewed by Villaseñor et al. 2018). The canopy is represented by Moraceae, Fabaceae and Lauraceae families, with *Nectandra ambigens* and *Pseudolmedia oxyphyllaria* being common species (Bongers et al. 1988, Popma et al. 1988). Some emergent trees like *Ficus yoponensis*, *F. tecolutensis* y *Ceiba pentandra* are 40 m height (Ibarra-Manríquez et al. 1997). The fauna species richness in LTX is composed of 561 bird and 139 mammal species (Guevara et al. 2004, Martínez-Gallardo y Sánchez-Cordero 1997). Unfortunately, extensive deforestation began in 1960's and continued until 1998, when Los Tuxtlas Biosphere Reserve was decreed (Von Thaden et al. 2018). Approximately 90% of total rainforest cover has been lost (Guevara et al. 2004). Even so, within the reserve the deforestation is not regularly distributed, since the northern part is the less deforested, with almost 30% of remaining forest cover (C. Galán-Acedo and V. Arroyo-Rodríguez unpublished data). The anthropogenic matrix is dominated by cattle pastures, with some small agricultural lands of corn, watermelon, beans, pumpkin, orange, and chili.

Lacandona

The Mexican portion of the Lacandona rainforest (LAC) is located in southeastern Chiapas State (16°05' N, 90°52' W; 80-500 m a.s.l.). This region harbors the biggest extension of tropical rainforest in Mesoamerica, but is nowadays a major deforestation hotspot in the Neotropics (Mora 2008). The climate is hot and humid (average monthly temperature and precipitation: 25 °C and 2,650 mm respectively). Here, wind speed ranges between 1 and 5 km/h, and rarely reaches > 20 km/h.

There are about 3,177 species of vascular plants (reviewed by Villaseñor et al. 2018). The canopy height is over 30 m, but there are also some emergent trees up to 50 m, such as *Ceiba pentandra* (Meave 1990). The dominant species include *Dialium guianense*, *Licania platypus*, *Guarea glabra*, *Brosimum alicastrum*, *Pouteria* spp., *Nectandra* spp., *Bursera simaruba*, *Vatairea lundellii*, and *Schizolobium parahybum* (Martínez et al. 1994). LAC has 344 species of birds (González-García 1993) and 112 species of mammals (Medellín 1994). Extensive deforestation started in 1980's and continues nowadays. It is estimated that around 50% of forest cover still remains in the region (Carabias et al. 2015). The anthropogenic matrix is more heterogeneous than in LTX, being composed of cattle pastures, rubber, palm oil, corn, and other agricultural lands (e.g., chili, beans, rice, lemon).

Large mammals (Garmendia et al. 2013, Muench and Martínez-Ramos 2016) and birds (Carrara et al. 2015) still persist even in small forest patches, although some mammals are less abundant outside the reserve (Naranjo and Bodmer 2007). For example, some important seed dispersers present small populations (e.g., *Tapirus bairdii*, *Tayassu pecari*) but they are all still present in the region (Garmendia et al. 2013, Arroyo-Rodríguez et al. 2013).

Literature cited

- Arroyo-Rodríguez, V., I. M. González-Perez, A. Garmendia, M. Solà, and A. Estrada. 2013. The relative impact of forest patch and landscape attributes on black howler monkey populations in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Landscape Ecology* 28:1717–1727.
- Bongers, F., J. Popma, J. A. Meave del Castillo, and J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55–80.
- Carabias, J., J. De la Maza, and R. Cadena. 2015. Conservación y desarrollo sustentable en la selva Lacandona: 25 años de actividades y experiencias. *Natura y Ecosistemas Mexicanos*, A.C. Mexico City.
- Carrara, E., V. Arroyo-Rodríguez, J. H. Vega-Rivera, J. E. Schondube, S. M. Freitas, and L. Fahrig. 2015. Impact of landscape composition and configuration on forest specialist and generalist bird species in the fragmented Lacandona rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 184:117–126.

- Garmendia, A., V. Arroyo-Rodríguez, A. Estrada, E. J. Naranjo, and K. E. Stoner. 2013. Landscape and patch attributes impacting medium- and large-sized terrestrial mammals in a fragmented rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 29:331–344.
- González-García, F. 1993. Avifuna de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 55:1–86.
- Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos. 2004. Los Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra. Instituto de Ecología, Xalapa, Mexico.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, and J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. In: González-Soriano, E., R. Dirzo, and R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 61–85. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico City.
- Martin-Del Pozzo, A. L. 1997. Geología. In: González-Soriano, E., R. Dirzo, and R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 25–53. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Martínez, E., C. H. Ramos, and F. Chiang. 1994. Lista florística de la selva Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana* 54:99–177.
- Martínez-Gallardo, R., and V. Sánchez-Cordero. 1997. Lista de mamíferos terrestres. In: González-Soriano, E., R. Dirzo, and R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*, pp. 625–628. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City.
- Meave, J. 1990. Estructura y composición de la selva alta perennifolia de los alrededores de Bonampak. Instituto Nacional de Antropología e Historia y Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. Mexico City.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8:780–799.
- Mora, F. 2008. Caracterización de la cobertura forestal en el Corredor Biológico Mesoamericano-México: patrones espaciales en la pérdida y fragmentación de los bosques. In: *Importancia del capital ecológico de la región del Corredor Biológico Mesoamericano-México: evaluación de la biodiversidad, ciclo hidrológico y dinámica de la cobertura forestal*. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Mexico City, pp 55–84.
- Muench, C., and M. Martínez-Ramos. 2016. Can community-protected areas conserve biodiversity in human-modified tropical landscapes? The case of terrestrial mammals in southern Mexico. *Tropical Conservation Science* 9:178–202.
- Naranjo, E., and R. Bodmer. 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon rainforest, Mexico. *Biological Conservation* 138:412–420.
- Popma, J., F. Bongers, and J. A. Meave del Castillo. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:81–91.
- Soto, M. 2004. El clima. In: Guevara, S., J. Laborde, and G. Sánchez-Ríos (Eds). *Tuxtlas: el Paisaje de la Sierra*, pp. 195–198. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Mexico.
- Villaseñor, J. L., E. Ortiz, and A. Campos-Villanueva. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1–12.
- Von Thaden, J. J., J. Laborde, S. Guevara, and C. S. Venegas-Barrera. 2018. Forest cover change in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve and its future: The contribution of the 1998 protected natural area decree. *Land Use Policy* 72:443–450.



Figure S1. Seed traps used to collect the seed rain from February 2015 to February 2016 in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico.

Table S1. Scale of effect (i.e. buffer size) of different landscape metrics on the proportion of wind- and animal-dispersed seeds (abundance) and species (species richness) in the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, Mexico. We also show the deviance explained by each optimal model. FC = old-growth forest cover, PD = forest patch density, ED = edge density, PI = mean inter-patch isolation distance, and MO = matrix openness.

Region	Dispersal mode	Response variable	Landscape metric	Buffer size (ha)	Deviance explained		
Lacandona	Animal-dispersed	Abundance	FC	1000	5.75		
			PD	50	11.34		
			ED	300	1.90		
					PI	100	13.63
					MO	300	2.30
			Species richness	FC	1000	22.58	
				PD	900	25.25	
		ED		50	2.83		
		PI		600	9.20		
		Wind-dispersed	Abundance	MO	200	6.33	
				FC	1000	13.28	
				PD	50	6.97	
				ED	50	1.45	
				PI	600	16.81	
			MO	100	1.27		
	Species richness		FC	600	11.17		
		PD	50	1.54			
		ED	1000	1.21			
		PI	600	17.61			
		MO	200	1.12			
Los Tuxtlas	Animal-dispersed	Abundance	FC	50	9.11		

		PD	100	2.64
		ED	100	6.52
		PI	700	7.91
		MO	50	12.48
	Species richness	FC	1000	4.63
		PD	600	6.27
		ED	50	6.51
		PI	1000	43.94
		MO	100	1.07
Wind-dispersed	Abundance	FC	200	1.84
		PD	50	7.43
		ED	50	22.31
		PI	400	9.06
		MO	300	7.32
	Species richness	FC	1000	5.18
		PD	500	3.73
		ED	50	27.88
		PI	50	10.84
		MO	300	6.27

Table S2. Variance Inflation Factor (VIF) obtained for each variable in the complete models assessing the effect of landscape structure on the proportion of wind- and animal-dispersed seeds (abundance) and species (species richness) in two fragmented tropical regions: the Los Tuxtlas and Lacandona rainforests. VIF > 4 indicates severe multicollinearity. FC = old-growth forest cover, PD = forest patch density, ED = edge density, PI = mean inter-patch isolation distance, and MO = matrix openness.

	<u>Wind dispersed</u>		<u>Animal dispersed</u>	
	Abundance	Species richness	Abundance	Species richness
<i>Los Tuxtlas</i>				
FC	1.14	1.06	1.59	1.42
PD	1.22	1.15	1.40	1.20
ED	1.10	1.04	1.45	1.16
PI	1.28	1.16	1.20	1.04
MO	1.09	1.02	1.17	1.36
<i>Lacandona</i>				
FC	1.56	1.80	1.44	2.09
PD	2.13	1.47	2.42	1.82
ED	1.80	1.67	2.12	1.55
PI	1.73	1.50	1.49	1.44
MO	1.22	1.31	1.38	1.31

Table S3. Models built for each response variable in the Los Tuxtlas rainforest, Mexico. Models are showed in decreasing order of importance (from highest to lowest Akaike weights). Landscapes variables are: FC, percentage of old-growth forest cover; MO, matrix openness; ED, edge density; PD, forest patch density; PI, mean inter-patch isolation distance.

Response variable	Model	AICc	weights
Proportion of animal-dispersed seeds	~ 1	19.18	0.19
	~ 1 + MO	20.25	0.11
	~ 1 + FC	20.27	0.11
	~ 1 + PI	21.00	0.08
	~ 1 + PD	21.23	0.07
	~ 1 + ED	21.46	0.06
	~ 1 + FC + MO	21.98	0.05
	~ 1 + FC + PI	22.31	0.04
	~ 1 + ED + MO	22.63	0.03
	~ 1 + PI + MO	22.67	0.03
	~ 1 + PD + MO	22.99	0.03
	~ 1 + FC + PD	23.00	0.03
	~ 1 + FC + ED	23.26	0.02
	~ 1 + PD + PI	23.47	0.02
	~ 1 + ED + PI	23.72	0.02
	~ 1 + PD + ED	23.77	0.02
	~ 1 + FC + PI + MO	24.62	0.01
	~ 1 + FC + PD + MO	25.14	0.01
	~ 1 + FC + ED + MO	25.22	0.01
	~ 1 + FC + PD + PI	25.45	0.01
~ 1 + ED + PI + MO	25.59	0.01	
~ 1 + FC + ED + PI	25.62	0.01	

	~ 1 + PD + ED + MO	25.74	0.01
	~ 1 + PD + PI + MO	25.80	0.01
	~ 1 + FC + PD + ED	26.35	0.01
	~ 1 + PD + ED + PI	26.52	0.00
Proportion of animal-dispersed species	~ 1	30.15	0.19
	~ 1 + PI	31.16	0.12
	~ 1 + FC	31.71	0.09
	~ 1 + PD	31.95	0.08
	~ 1 + FC + PI	32.23	0.07
	~ 1 + ED	32.37	0.06
	~ 1 + MO	32.48	0.06
	~ 1 + PD + PI	33.15	0.04
	~ 1 + PI + MO	33.55	0.04
	~ 1 + ED + PI	33.71	0.03
	~ 1 + FC + PD	34.10	0.03
	~ 1 + FC + ED	34.25	0.02
	~ 1 + FC + MO	34.50	0.02
	~ 1 + PD + MO	34.62	0.02
	~ 1 + PD + ED	34.74	0.02
	~ 1 + ED + MO	34.96	0.02
	~ 1 + FC + PD + PI	34.99	0.02
	~ 1 + FC + ED + PI	35.17	0.02
	~ 1 + FC + PI + MO	35.43	0.01
	~ 1 + PD + PI + MO	35.94	0.01
~ 1 + PD + ED + PI	36.32	0.01	
~ 1 + ED + PI + MO	36.40	0.01	

	~ 1 + FC + PD + ED	37.21	0.01
	~ 1 + FC + PD + MO	37.28	0.01
	~ 1 + FC + ED + MO	37.43	0.01
	~ 1 + PD + ED + MO	37.74	0.00
Proportion of wind-dispersed seeds	~ 1 + PD + ED	23.19	0.23
	~ 1 + ED + MO	24.22	0.14
	~ 1 + PD + ED + MO	24.31	0.13
	~ 1 + ED	24.84	0.10
	~ 1 + PD + ED + PI	25.40	0.07
	~ 1 + ED + PI	25.54	0.07
	~ 1 + FC + PD + ED	26.20	0.05
	~ 1 + ED + PI + MO	26.26	0.05
	~ 1 + FC + ED + MO	27.25	0.03
	~ 1 + FC + ED	27.53	0.03
	~ 1	28.19	0.02
	~ 1 + PI	28.52	0.02
	~ 1 + MO	28.63	0.01
	~ 1 + FC + ED + PI	28.70	0.01
	~ 1 + PD	29.76	0.01
	~ 1 + PI + MO	29.85	0.01
	~ 1 + FC	30.41	0.01
	~ 1 + PD + MO	30.76	0.01
	~ 1 + FC + MO	30.90	0.00
	~ 1 + PD + PI	31.03	0.00
	~ 1 + FC + PI	31.33	0.00
	~ 1 + FC + PD	32.29	0.00

	~ 1 + PD + PI + MO	32.83	0.00
	~ 1 + FC + PI + MO	32.92	0.00
	~ 1 + FC + PD + MO	33.47	0.00
	~ 1 + FC + PD + PI	34.21	0.00
Proportion of wind-dispersed species	~ 1 + ED + MO	23.96	0.13
	~ 1 + ED	24.09	0.12
	~ 1 + PD + ED	24.34	0.10
	~ 1	24.78	0.08
	~ 1 + PD + ED + MO	24.80	0.08
	~ 1 + MO	25.18	0.07
	~ 1 + ED + PI	25.61	0.06
	~ 1 + PI	26.05	0.04
	~ 1 + PD	26.30	0.04
	~ 1 + ED + PI + MO	26.32	0.04
	~ 1 + PI + MO	27.04	0.03
	~ 1 + FC + ED	27.07	0.03
	~ 1 + PD + ED + PI	27.10	0.03
	~ 1 + PD + MO	27.24	0.02
	~ 1 + FC	27.38	0.02
	~ 1 + FC + ED + MO	27.40	0.02
	~ 1 + FC + PD + ED	27.87	0.02
	~ 1 + FC + MO	28.04	0.02
	~ 1 + PD + PI	28.44	0.01
	~ 1 + FC + ED + PI	29.03	0.01
~ 1 + FC + PI	29.07	0.01	
~ 1 + FC + PD	29.34	0.01	

$\sim 1 + PD + PI + MO$	29.91	0.01
$\sim 1 + FC + PI + MO$	30.41	0.00
$\sim 1 + FC + PD + MO$	30.61	0.00
$\sim 1 + FC + PD + PI$	31.86	0.00

Table S4. Models built for each response variable in the Lacandona rainforest, Mexico. Models are showed in decreasing order of importance (from highest to lowest Akaike weights). Landscapes variables are: FC, percentage of old-growth forest cover; MO, matrix openness; ED, edge density; PD, forest patch density; PI, mean inter-patch isolation distance.

Response variable	Model	AICc	weights
Proportion of animal-dispersed seeds	~ 1 + PD	27.50	0.13
	~ 1	27.81	0.11
	~ 1 + PI	28.12	0.09
	~ 1 + PI + MO	28.54	0.08
	~ 1 + FC + PI	28.71	0.07
	~ 1 + FC	29.31	0.05
	~ 1 + PD + PI	29.31	0.05
	~ 1 + MO	29.33	0.05
	~ 1 + ED	29.66	0.04
	~ 1 + PD + MO	29.76	0.04
	~ 1 + FC + PD	30.12	0.03
	~ 1 + PD + ED	30.17	0.03
	~ 1 + ED + PI	30.26	0.03
	~ 1 + FC + PI + MO	30.67	0.03
	~ 1 + PD + PI + MO	31.04	0.02
	~ 1 + FC + PD + PI	31.52	0.02
	~ 1 + FC + MO	31.69	0.02
	~ 1 + ED + PI + MO	31.70	0.02
	~ 1 + FC + ED + PI	31.81	0.01
	~ 1 + FC + ED	31.88	0.01
~ 1 + ED + MO	31.93	0.01	
~ 1 + PD + ED + MO	32.29	0.01	

	~ 1 + PD + ED + PI	32.48	0.01
	~ 1 + FC + PD + MO	32.96	0.01
	~ 1 + FC + PD + ED	33.10	0.01
	~ 1 + FC + ED + MO	34.79	0.00
Proportion of animal-dispersed seed species	~ 1 + PD	28.51	0.15
	~ 1 + PD + PI	29.36	0.10
	~ 1 + FC	29.38	0.10
	~ 1 + FC + PD	29.49	0.09
	~ 1	29.95	0.07
	~ 1 + FC + ED	30.04	0.07
	~ 1 + PD + MO	30.52	0.05
	~ 1 + PD + ED	31.46	0.03
	~ 1 + ED	31.51	0.03
	~ 1 + PI	31.67	0.03
	~ 1 + MO	31.75	0.03
	~ 1 + PD + PI + MO	32.00	0.03
	~ 1 + FC + PD + PI	32.00	0.03
	~ 1 + FC + MO	32.18	0.02
	~ 1 + FC + PI	32.21	0.02
	~ 1 + FC + PD + ED	32.34	0.02
	~ 1 + FC + PD + MO	32.55	0.02
	~ 1 + PD + ED + PI	32.58	0.02
	~ 1 + ED + PI	32.87	0.02
	~ 1 + FC + ED + PI	33.04	0.02
	~ 1 + FC + ED + MO	33.22	0.01
	~ 1 + ED50 + MO200	33.49	0.01

	~ 1 + PD + ED+ MO	33.83	0.01
	~ 1 + PI + MO	33.94	0.01
	~ 1 + FC+ PI + MO	35.38	0.00
	~ 1 + ED + PI + MO	35.43	0.00
Proportion of wind-dispersed seeds	~ 1 + PI	28.65	0.16
	~ 1 + PI	29.29	0.12
	~ 1	29.91	0.09
	~ 1 + PD	30.38	0.07
	~ 1 + FC + PI	30.67	0.06
	~ 1 + PD + PI	30.89	0.05
	~ 1 + PI + MO	31.19	0.05
	~ 1 + FC + PD	31.31	0.04
	~ 1 + ED + PI	31.40	0.04
	~ 1 + FC + MO	31.54	0.04
	~ 1 + PD + MO	31.65	0.04
	~ 1 + MO	31.87	0.03
	~ 1 + FC + ED	32.19	0.03
	~ 1 + ED	32.44	0.02
	~ 1 + PD + ED	32.64	0.02
	~ 1 + PD + ED + PI	33.19	0.02
	~ 1 + PD + PI + MO	33.35	0.02
	~ 1 + FC + PD + PI	33.44	0.01
	~ 1 + FC + PD + MO	33.45	0.01
	~ 1 + FC + PI + MO	33.47	0.01
	~ 1 + FC + ED + PI	33.76	0.01
	~ 1 + FC + PD + ED	33.86	0.01

	~ 1 + ED + PI + MO	34.40	0.01
	~ 1 + ED+ MO	34.44	0.01
	~ 1 + PD + ED+ MO	34.69	0.01
	~ 1 + FC + ED + MO	34.83	0.01
Proportion of wind-dispersed seed species	~ 1 + PI	29.47	0.18
	~ 1 + FC	30.10	0.13
	~ 1	30.64	0.10
	~ 1 + PD	31.46	0.07
	~ 1 + FC + PI	31.67	0.06
	~ 1 + ED + PI	31.82	0.05
	~ 1 + PI + MO	32.00	0.05
	~ 1 + FC + PD	32.35	0.04
	~ 1 + MO	32.39	0.04
	~ 1 + PD + PI	32.47	0.04
	~ 1 + FC + MO	33.05	0.03
	~ 1 + PD + ED	33.18	0.03
	~ 1 + FC + ED	33.20	0.03
	~ 1 + ED	33.40	0.02
	~ 1 + PD + ED + PI	33.64	0.02
	~ 1 + PD + MO	33.80	0.02
	~ 1 + ED + PI + MO	34.56	0.01
	~ 1 + FC + PD + ED	34.83	0.01
	~ 1 + FC + ED + PI	34.90	0.01
	~ 1 + FC + PI + MO	34.90	0.01
	~ 1 + FC + PD + PI	35.12	0.01
	~ 1 + ED + MO	35.41	0.01

$\sim 1 + PD + PI + MO$	35.42	0.01
$\sim 1 + FC + PD + MO$	35.65	0.01
$\sim 1 + PD + ED + MO$	35.87	0.01
$\sim 1 + FC + ED + MO$	36.47	0.01

Table S5. Model-averaged parameter estimates for each landscape variable included in the models for the Los Tuxtlas and Lacandona rainforest regions, Mexico. Landscapes variables are: FC, percentage of old-growth forest cover; MO, percentage of open areas in the matrix; ED, edge density; PD, forest patch density; PI, mean inter-patch isolation distance. Subscripts next to each landscape variable indicate the scale of effect, i.e. the landscape size at which each landscape variable showed stronger effects on each response (Jackson & Fahrig 2015).

Region	Response variable	Landscape metric	Estimate	Unconditional variance
Los Tuxtlas	Proportion of wind-dispersed seeds	FC ₂₀₀	0.002	0.0003
		MO ₃₀₀	0.043	0.0066
		ED ₅₀	-0.070	0.0023
		PD ₅₀	20.059	751.4
		PI ₄₀₀	-0.001	0.0000
	Proportion of wind-dispersed species	FC ₁₀₀₀	0.004	0.0004
		MO ₃₀₀	0.025	0.0034
		ED ₅₀	-0.027	0.0010
		PD ₅₀₀	-18.332	2502.6
		PI ₅₀	0.003	0.0000
	Proportion of animal-dispersed seeds	FC ₅₀	-0.005	0.0003
		MO ₅₀	0.007	0.0007
		ED ₁₀₀	-0.004	0.0003
		PD ₁₀₀	1.379	206.1
		PI ₇₀₀	0.001	0.0000
Proportion of animal-dispersed species	FC ₁₀₀₀	0.003	0.0004	
	MO ₁₀₀	-0.001	0.0001	
	ED ₅₀	0.001	0.0001	
	PD ₆₀₀	-5.325	1780.8	
	PI ₁₀₀₀	0.001	0.0000	
Lacandona	Proportion of wind-dispersed seeds	FC ₁₀₀₀	0.014	0.0007
		MO ₁₀₀	-0.002	0.0001
		ED ₅₀	-0.000	0.0000
		PD ₅₀	3.936	120.7
		PI ₆₀₀	-0.006	0.0001

Proportion of wind-dispersed species	FC ₆₀₀	0.009	0.0005
	MO ₂₀₀	0.001	0.0002
	ED ₁₀₀₀	-0.004	0.0002
	PD ₅₀	1.183	66.4
	PI ₆₀₀	-0.006	0.0001
Proportion of animal-dispersed seeds	FC ₁₀₀₀	0.006	0.0004
	MO ₃₀₀	0.005	0.0003
	ED ₃₀₀	0.000	0.0000
	PD ₅₀	4.565	123.8
	PI ₁₀₀	0.007	0.0002
Proportion of animal-dispersed species	FC ₁₀₀₀	0.008	0.0005
	MO ₂₀₀	0.002	0.0002
	ED ₅₀	-0.001	0.0000
	PD ₉₀₀	-10.581	460.0
	PI ₆₀₀	-0.001	0.0000

Capítulo VI

Discusión general



La lluvia de semillas en los bosques tropicales húmedos es fundamental para la regeneración natural de la vegetación, sin embargo, las actividades antropogénicas como la deforestación y la defaunación modifican los patrones espaciales del paisaje y alteran la dispersión de semillas. En esta tesis se describieron y compararon las características de la lluvia de semillas registrada en fragmentos remanentes de bosque tropical en dos regiones con diferente grado de perturbación, la región de Los Tuxtlas (LTX) y la región de la Selva Lacandona (LAC). Además, en el estudio se relacionaron los diferentes atributos de la lluvia de semillas con la estructura del paisaje alrededor de cada remanente, particularmente con métricas de composición (i.e., porcentaje de cobertura forestal, porcentaje de áreas abiertas en la matriz) y configuración del paisaje (i.e., densidad de fragmentos, densidad de borde, distancia media entre fragmentos). Dado que el efecto del paisaje sobre la lluvia de semillas puede depender de la escala espacial a la cual se miden los atributos del paisaje, esta tesis incluyó un análisis multiescalar cuya finalidad era identificar la escala del efecto de cada métrica del paisaje sobre la lluvia de semillas, así como los principales determinantes de dicha escala. Una vez identificada la escala del efecto, se construyeron numerosos modelos múltiples para conocer las métricas de paisaje que tienen un mayor impacto relativo sobre la comunidad de semillas dispersadas por viento y por animales.

Un punto de partida importante para este trabajo fue el reconocimiento del hecho de que las dos regiones de estudio comparten alrededor del 60% de su flora y alguna vez albergaron una fauna similar (ver Capítulo II). Sin embargo, tienen una historia de uso de suelo diferente, siendo LTX la región donde el disturbio humano no sólo ha sido más intenso sino que ha operado por más tiempo, dando lugar a niveles muy altos de deforestación y defaunación. Durante el estudio se observó que los paisajes en LTX

presentan fragmentos de bosque más aislados entre sí y que tienen una mayor proporción de áreas abiertas en la matriz, junto con una menor cobertura forestal remanente, una menor densidad de borde y un menor grado de fragmentación que los paisajes de LAC (Table S1, Capítulo IV). Estas diferencias, aunadas a la falta de fauna frugívora clave de talla mediana y grande (e.g., mono araña), parecen estar teniendo impactos significativos en el proceso de dispersión de semillas en LTX.

6.1 Estructura de la lluvia de semillas en ambas regiones

Los resultados de esta investigación ofrecen evidencia de que la lluvia de semillas depende del contexto regional. La abundancia de semillas es seis veces mayor en LTX que en LAC, pero este excedente está fuertemente promovido por las semillas locales y anemócoras. La diferencia en la abundancia total de semillas puede estar causada por diferencias en las abundancias de las especies de árboles, particularmente de especies de semillas pequeñas y de estadios sucesionales iniciales. Si bien las regiones comparten gran parte de su flora (Villaseñor et al. 2018), las abundancias de las especies no son iguales entre regiones (e.g. *Heliocarpus* spp. o *Dendropanax arboreus* Anexo 1, Capítulo III). Algunas semillas de especies que se encuentran en ambas regiones son más de 10 veces (incluso hasta 18,000 veces en el caso de *Heliocarpus* spp.) más abundantes en LTX que en LAC (Anexo 2 y Cuadro S1, Capítulo III). De estas especies, el 54% mostraron mayor abundancia de árboles adultos en LTX que en LAC. Además, todas tienen semillas con tamaños < 15 mm (Ibarra-Manríquez et al. 2015) y el 62% son consideradas características de bosques secundarios cosmopolitas (Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006). Por otra parte, la diferencia en la abundancia de semillas también podría ser atribuida en menor importancia a la mayor área

basal de los árboles adultos en LTX, pues los árboles más grandes típicamente producen más frutos y semillas (Chapman et al. 1992). Sin embargo, esta hipótesis debe ser probada en estudios futuros en las regiones.

La lluvia de semillas en LTX estuvo dominada por especies anemócoras, pero estas especies no fueron las más abundantes en la comunidad de árboles adultos (Anexo 2, Capítulo III). Este resultado apoya la hipótesis de que la mayor incidencia de vientos en esta región favorece este grupo de plantas en LTX (Figs 3 y 8, Capítulo II). Estos vientos pueden penetrar al interior de los fragmentos, facilitando la dispersión hacia ellos de especies anemócoras, especialmente de las especies que crecen preferentemente en los bordes y en los claros de los fragmentos, como las especies pioneras. Prueba de esto es la gran abundancia registrada de las semillas de *Heliocarpus* spp. y *Robinsonella mirandae*, siendo ambas especies pioneras (Ibarra-Manríquez et al. 1997, Castillo-Campos y Laborde 2004). Cabe aclarar que la mayoría de esas semillas pudo proceder de árboles adultos próximos a las parcelas donde registré los árboles adultos, es decir, puede no ser una dispersión a larga distancia sino más bien a corta distancia. Lo más interesante es que las especies anemócoras no fueron dominantes en la comunidad de árboles adultos, lo que sugiere que, si bien su dispersión no está limitada, su establecimiento sí lo está debido a las condiciones umbrías en el interior del bosque (Denslow 1987, Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993). Aun así, este escenario de dispersión podría conducir a cambios graduales en la composición de especies en LTX, donde las especies dispersadas por animales de mayor tamaño podrían poco a poco ser sustituidas por especies dispersadas por viento, por gravedad, o por fauna pequeña (e.g. aves y murciélagos), como ha sido documentado en otros estudios (Wright 2007, Wright et al. 2007, Brodie et al. 2009).

Como se esperaba, en LTX la dispersión de semillas por animales parece estar limitada. La proporción de semillas dispersadas por animales fue menor en LTX que en LAC. En LTX la mayoría de las semillas de especies zoócoras fueron de origen local, mientras que en LAC la mayoría arribaron al sitio como resultado de la dispersión (Fig. 9, Capítulo III). Estos patrones pueden deberse a la escasez de animales frugívoros en LTX, como los monos araña, los cuales son capaces de dispersar una gran cantidad de semillas (González-Zamora et al. 2014, Andresen et al. 2018). De acuerdo con varios autores, en sitios más afectados por la defaunación la dispersión abiótica se ve favorecida sobre la biótica (revisado por Harrison et al. 2013), lo cual se debe fundamentalmente a una disminución sustancial en la remoción de frutos (Wright et al. 2000, Wang et al. 2007, Holbrook y Loiselle 2009).

El mayor grado de defaunación en LTX puede ser un obstáculo para la remoción de frutos en el dosel, haciendo que muchas semillas zoócoras caigan directamente bajo el árbol parental. Por ejemplo, en LTX las densidades de plántulas de *Poulsenia armata* son más altas bajo los árboles parentales en fragmentos aislados en el paisaje que dentro de la reserva de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” UNAM, a pesar de que en esta última los árboles de esta especie son más grandes, y por lo tanto, pueden producir un mayor número de frutos (Zambrano et al. 2014). Esta alta densidad de plántulas tiene tres causas probables: (1) falta de remoción de los frutos en las ramas del árbol, (2) falta de remoción de las semillas en el suelo (i.e., dispersión secundaria y depredación de las semillas) bajo el árbol parental, y/o (3) falta de herbívoros que consuman las plántulas (Dirzo y Miranda 1990, Camargo-Sanabria et al. 2014). Si bien el efecto de la defaunación sobre la remoción de semillas en el suelo y sobre la herbivoría de plántulas ya ha sido estudiado (Dirzo y Miranda 1991, Mendoza y Dirzo 2007, Camargo-Sanabria et al. 2014),

el efecto sobre la remoción de frutos en el dosel aún no ha sido evaluado en la región, por lo que este es un tema que amerita investigación.

En contra de lo esperado, en LTX parece haber riesgo de un proceso de homogenización biótica, principalmente al considerar a las especies comunes y dominantes. En efecto, en un escenario de limitación en la dispersión de la mayoría de las especies, la expectativa es que habría una mayor diferenciación biótica entre sitios en esta región (Arroyo-Rodríguez et al. 2013). Sin embargo, los perfiles de diversidad beta de semillas dispersadas por viento y por animales demostraron que en LAC la diversidad beta es mayor que en LTX para todos los órdenes de diversidad, pero particularmente para las especies comunes (1D) y dominantes (2D). Este resultado podría indicar la diferencia entre regiones en el tiempo e intensidad de la perturbación (Socolar et al. 2016). De acuerdo con Socolar et al. (2016), al inicio de la perturbación la diversidad beta puede aumentar debido a que muchas especies nativas se convierten en raras y a un aumento en la heterogeneidad del paisaje (caso de LAC). Sin embargo, conforme continúa la perturbación, las especies generalistas empiezan a dominar y disminuye la diversidad beta (caso de LTX). En este sentido, las especies más abundantes poseen características que incrementan su capacidad de dispersión, lo que les podría permitir transportarse a más sitios en LTX que en LAC. Un buen ejemplo es el palo mulato (*Bursera simaruba*), una especie demandante de luz, de rápido crecimiento, y con semillas relativamente pequeñas que son dispersadas por una amplia gama de vertebrados, incluyendo muchas especies de aves y mamíferos generalistas (Graham et al. 2002). Su amplia distribución y su dispersión eficiente pueden facilitar la llegada de numerosas semillas a todos los fragmentos, por lo que puede ser considerada una especie “ganadora” (sensu Tabarelli et al. 2012). Otros ejemplos de especies con amplia distribución y buena dispersión son *Alchornea latifolia* y *Trichospermum mexicanum*,

especies abundantes en la mayoría de los fragmentos. Todo lo anterior parece indicar que, si bien existe limitación en la dispersión de la mayoría de las especies zoócoras en LTX, la dispersión eficiente de algunas semillas características de bosques secundarios y con dispersores generalistas o abióticos (e.g. *Heliocarpus* spp., *Robinsonella mirandae*, *Bursera simaruba*) podría llevar a una homogenización biótica de la comunidad de árboles.

6.2 Escala a la cual la estructura del paisaje tiene mayor efecto sobre la lluvia de semillas

Otro resultado notable de este estudio es que la lluvia de semillas respondió a la estructura del paisaje medida a escalas espaciales similares (i.e., misma escala de efecto) en ambas regiones. La escala del efecto varió principalmente entre variables de respuesta y métricas del paisaje, mas no entre regiones. Sorprendentemente, pese a la posible limitación en la dispersión de semillas en LTX, se encontró que la estructura del paisaje afecta tanto en escalas grandes como pequeñas. Este hallazgo sugiere que los factores que generan diferencias en una dirección pueden ser contrarrestados por factores que empujan las diferencias en la dirección opuesta. En LTX aún existe cierta conectividad funcional en la porción norte de la región, posiblemente porque preserva ~30% de su cobertura forestal (Mendoza et al. 2005). Además, algunos frugívoros generalistas (e.g. murciélagos, aves y monos aulladores) que pueden dispersar las semillas a través del paisaje siguen estando presentes (Guevara y Laborde 1993, Galindo-González y Sosa 2003, Arroyo-Rodríguez et al. 2008). Por ejemplo, aves y murciélagos frugívoros son capaces de volar entre fragmentos separados hasta por 2 y 8 km, respectivamente (Estrada et al. 1993). Esto indica que el patrón de la lluvia de semillas depende tanto de procesos a larga distancia como de procesos a corta distancia.

La estructura del paisaje se relaciona con las variables de respuesta en diferentes escalas espaciales. De acuerdo con lo reportado para otros organismos (Miguet et al. 2016), la abundancia de semillas es afectada por la estructura del paisaje medida en áreas pequeñas (media = 200 ha) y la riqueza de especies en áreas más grandes (media = 530 ha). Por otra parte, la lluvia de semillas, particularmente la riqueza de especies, está relacionada con la cobertura forestal y la fragmentación medidas en escalas espaciales relativamente grandes. Esta relación sugiere que estas métricas del paisaje tienen una mayor influencia en la dispersión a larga distancia, ya que la escala del efecto depende de la escala de la interacción entre las condiciones ambientales y la dispersión (Miguet et al. 2016). Esto es de particular importancia, ya que implica que para conservar la riqueza de especies es necesario considerar paisajes con extensiones de área mayores que para la conservación de la abundancia de las especies. Además, la lluvia de semillas también depende de las áreas abiertas en la matriz medidas en escalas espaciales relativamente pequeñas, probablemente porque la matriz que rodea los fragmentos determina la dispersión de semillas a través de mecanismos a escala pequeña (e.g., incrementando los efectos negativos del borde; Murcia 1995). Estos hallazgos indican que para evaluar con mayor precisión el efecto de la estructura del paisaje sobre la dispersión de semillas, la escala de análisis óptima depende de la métrica del paisaje y de las variables de respuesta utilizadas, en coincidencia con las conclusiones de estudios previos (Miguet et al. 2016, Martin 2018).

6.3 Importancia relativa de diferentes métricas del paisaje sobre la dispersión de semillas

Como se esperaba, el efecto de la estructura del paisaje sobre la lluvia de semillas dependió del contexto regional. La dispersión de semillas anemócoras estuvo más fuertemente

asociada con la estructura del paisaje en LTX que en LAC. Específicamente, las matrices abiertas alrededor de los fragmentos de LTX favorecieron la dispersión de semillas anemócoras hacia el interior de éstos. La razón detrás de este fenómeno puede ser la existencia de una sinergia entre las áreas abiertas en la matriz y la velocidad del viento (Saunders et al. 1991, Nathan et al. 2002), dando como resultado un efecto acentuado de la estructura del paisaje sobre la dispersión de semillas anemócoras. La configuración del paisaje también parece cobrar una mayor importancia en LTX pues, como se predijo al inicio del estudio, la abundancia y la riqueza de las semillas dispersadas por viento fueron menores en paisajes con mayor densidad de borde. En LTX, la densidad de borde tuvo escala del efecto de 50 ha (Fig. 3, Capítulo V), de tal manera que esta variable en este caso hace referencia principalmente al efecto de la forma del fragmento focal sobre las variables de respuesta. Dado que las formas más irregulares de los fragmentos pueden crear barreras físicas que limitan el flujo del viento hacia el interior (Damschen et al. 2014), la dispersión de semillas anemócoras puede estar limitada en fragmentos más irregulares.

La riqueza de especies zoócoras en la lluvia de semillas se relacionó más fuertemente con la estructura del paisaje que la abundancia de estas semillas en ambas regiones. En particular, la cobertura forestal promovió la riqueza de especies. Esto puede ser un reflejo del efecto positivo de la cobertura forestal sobre el número de especies y de individuos de árboles adultos y, por lo tanto, sobre la disponibilidad de fuentes de semillas (Clark et al. 1998). Además, la cobertura forestal está relacionada positivamente con la capacidad de dispersión de los animales a través del paisaje, y por lo tanto, con el número de semillas dispersadas por ellos (Jesus et al. 2012). Sin embargo, fue sorprendente que la abundancia y la riqueza de especies dispersadas por animales, particularmente en LTX, también se hayan incrementado en fragmentos de bosque dentro de paisajes caracterizados

por una mayor distancia media entre los fragmentos. Esto sugiere que los dispersores de semillas en regiones más deforestadas podrían estar confinados a fragmentos aislados, lo cual los obligaría a usar los recursos más intensamente e incluir un mayor número de especies en su dieta, como se ha demostrado para monos aulladores en LTX (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007). Estos hallazgos en conjunto sugieren que la cobertura forestal y el aislamiento determinan la dieta de los frugívoros remanentes, y por lo tanto, la dispersión de semillas en regiones tropicales fuertemente perturbadas.

En conclusión, la lluvia de semillas puede variar considerablemente entre regiones, particularmente en la abundancia y el origen (locales vs. inmigrantes) de las semillas. Esta variación parece estar determinada por la flora local, el clima y el grado de defaunación. Los dos últimos pueden causar limitación de dispersión de semillas dispersadas por viento o animales, dependiendo de la región. Por lo tanto, este estudio resalta la importancia de evaluar el efecto de la estructura del paisaje sobre la dispersión de semillas en regiones con diferentes contextos bióticos y abióticos. También resalta la importancia de evaluar por separado la respuesta de semillas dispersadas por viento y por animales, ya que estos dos grupos de especies muestran respuestas contrastantes.

6.4 Implicaciones para la restauración ecológica en cada región

Los resultados de esta investigación permiten concluir que las estrategias para promover la resiliencia de los bosques tropicales húmedos (e.g., la regeneración natural de la vegetación forestal) en paisajes modificados por el hombre dependen del contexto regional. Esto significa que las acciones de conservación en ambas regiones deben ser diferentes pero estar dirigidas hacia escenarios que favorezcan el mantenimiento del proceso de dispersión

de semillas. Los esfuerzos de conservación y mantenimiento del proceso de dispersión de semillas, particularmente en LTX, deberían estar enfocados en acciones que frenen las amenazas actuales (e.g., extinción de animales frugívoros) y de restauración ecológica a escalas de paisaje extensas, para buscar conservar la riqueza de especies.

En LTX, que es una región con mucho viento, deforestación y defaunación, las acciones deberían estar enfocadas en la recuperación del proceso de dispersión de semillas por animales para así prevenir la homogenización biótica, la cual parece estar causada principalmente por la abundante dispersión de semillas anemócoras. En este sentido, es primordial recuperar la fauna de frugívoros a través de programas en los cuales participen las comunidades locales, para la reintroducción de especies importantes para la dispersión de semillas, como el mono araña y algunos crácidos, como el ocofaisán, la pava de monte y la chachalaca (Donatti et al. 2011, Aslan et al. 2016, Andresen et al. 2018). Por otra parte, las acciones de restauración ecológica en esta región deberían estar encaminadas a la reforestación con especies zoócoras buscando (1) promover la creación de fragmentos con formas más irregulares que constituyan barreras contra el viento, que eviten los flujos fuertes de viento hacia el interior y que fomenten la colonización por fauna atravesando la matriz (Ewers y Didham 2006), (2) recuperar áreas degradadas para incrementar en general la cobertura forestal en la región a través de técnicas de restauración ecológica que han sido exitosas en ambientes tropicales, como la nucleación (Zahawi et al. 2013), (3) reforestar en sitios que disminuyan la distancia entre fragmentos y que promuevan así la conectividad en el paisaje, (4) fomentar el uso de cercas vivas basadas en una mayor diversidad de especies, lo que fomentaría la equitatividad en la comunidad.

En LAC, las estrategias de manejo deberían estar enfocadas principalmente en la conservación de los elementos actuales. En este sentido, una meta primordial para esta

región debe ser frenar la deforestación para evitar la extinción de la fauna frugívora. Algunas acciones de restauración a escala de paisaje recomendables deberían estar encaminadas hacia la reducción del aislamiento de los remanentes de bosque. Específicamente: (1) el uso de cercas vivas que incorporen una mayor diversidad de especies zoócoras que favorezcan la conectividad entre remanentes de bosque, (2) el mantenimiento de árboles aislados (de preferencia con dispersión zoócora) en los pastizales para el ganado, ya que funcionan como núcleos de regeneración, atraen una gran cantidad de aves y favorecen la conectividad del paisaje (Guevara y Laborde 1993), (3) la reforestación en zonas degradadas y áreas abiertas en la matriz con especies zoócoras que sean aprovechables (e.g. *Spondias* spp., *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*). En este sentido, programas de gobierno como “Sembrando vida”, en el cual se siembran árboles maderables y frutales en áreas degradadas, si se lleva a cabo correctamente puede ser de gran utilidad para favorecer la conectividad en el paisaje y generar recursos económicos para la gente local. Todas estas acciones permitirían el mantenimiento del proceso de dispersión de semillas en las regiones y con ello la regeneración natural del bosque.

Estudios futuros que analicen el impacto del contexto regional y paisajístico sobre la lluvia de semillas sería recomendable que se desarrollen en más de dos regiones, para buscar un gradiente de perturbación regional tanto de deforestación como de defaunación. Por último, es importante incorporar datos acerca de las abundancias y riqueza de la comunidad de animales dispersores de semillas. Por ejemplo, para la región de LTX no existen datos actualizados acerca del estado de la fauna en los fragmentos de bosque, excepto para la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (UNAM). Esta información sería de particular importancia para explicar la disminución en la dispersión de semillas por animales en la región.

Literatura citada

- Andresen E., Arroyo-Rodríguez V. y Ramos-Robles M. 2018. Primate seed dispersal: old and new challenges. *International Journal of Primatology* 39:443–465.
- Arroyo-Rodríguez V. y Mandujano S. 2006. The importance of tropical rainforest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15:4159–4179.
- Arroyo-Rodríguez V., Mandujano S. y Benítez-Malvido J. 2008. Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 70:69–77.
- Aslan C.E., Bronstein J.L., Rogers H.S., Gedan K.B., Brodie J., Palmer T.M. y Young T.P. 2016. Leveraging nature's backup plans to incorporate interspecific interactions and resilience into restoration. *Restoration Ecology* 24:434–440.
- Brodie J.F., Helmy O. E., Brockelman W.Y. y Maron J.L. 2009. Bushmeat poaching reduces the seed dispersal and population growth rate of a mammal-dispersed tree. *Ecological Applications* 19:854–863.
- Camargo-Sanabria A.A., Mendoza E., Guevara R., Martínez-Ramos M. y Dirzo R. 2014. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–6.
- Castillo-Campos G. y Laborde J. 2004. La Vegetación. En S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C. pp. 231–265
- Chapman C.A., Chapman L.J., Wingham R., Hunt K., Gebo D. y Gardner L. 1992. Estimators of Fruit Abundance of Tropical Trees. *Biotropica* 24:527–531.
- Clark J. S., Macklin E. y Wood L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68:213–235.
- Cristóbal-Azkarate J. y Arroyo-Rodríguez V. 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* 69:1013–1029.
- Damschen E. I., Baker D.V., Bohrer G., Nathan R., Orrock J. L., Turner J. R., Brudvig L. A., Haddad N. M., Levey D. J. y Tewksbury J. J. 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111:3484–3489.

- Denslow J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and trees diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431–451.
- Donatti C.I., Guimaraes P.R., Galetti M., Pizo M.A., Marquitti F.M.D. y Dirzo R. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters* 14:773–781.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Meritt D., Montiel S. y Curiel D. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 107/108:245–257.
- Ewers R. M. y Didham R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81:117–142.
- Galindo-González J. y Sosa V. J. 2003. Frugivorous bats in isolated trees and riparian vegetation associated with human-made pastures in a fragmented tropical landscape. *The Southwestern Naturalist* 48:579–589.
- González-Zamora A., Arroyo-Rodríguez V., Escobar F., Rös M., Oyama K., Ibarra-Manríquez G., et al. 2014. Contagious deposition of seeds in spider monkeys' sleeping trees limits effective seed dispersal in fragmented landscapes. *PLoS ONE* 9:1–9.
- Graham C., Martínez-Leyva J. E. y Cruz-Paredes L. 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. y Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. *Vegetatio* 107/108:319–338.
- Guevara S., Laborde J. y Sánchez-Rios G. 2004. Los Tuxtlas: el paisaje de la sierra. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A.C.
- Harrison R. D., Tan S., Plotkin J. B., Slik F., Detto M., Brenes T., et al. 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology Letters* 16:687–694.
- Holbrook K.M. y Loiselle B.A. 2009. Dispersal in a Neotropical tree, *Virola flexuosa* (Myristicaceae): Does hunting of large vertebrates limit seed removal? *Ecology* 90:1449–1455.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y Núñez-Farfán J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R.C. (eds). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 61–85.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Morales M. y Cornejo-Tenorio G. 2015. Frutos y semillas del bosque tropical perennifolio. Región de Los Tuxtlas, Veracruz. Comisión Nacional para el Uso y Conservación de la Biodiversidad, Ciudad de México.

- Jesus F.M., Pivello V.R., Meirelles S.T., Franco G.A.D.C. y Metzger J.P. 2012. The importance of landscape structure for seed dispersal in rain forest fragments. *Journal of Vegetation Science* 23:1126–1136.
- Martin A.E. 2018. The spatial scale of a species' response to the landscape context depends on which biological response you measure. *Current Landscape Ecology Reports* 3:23–33.
- Martínez-Ramos M. y Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299–318.
- Mendoza E., Fay J. y Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas, southeast Mexico: patterns and implications for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:451–467.
- Mendoza E. y Dirzo R. 2007. Seed-size variation determines interspecific differential predation by mammals in a neotropical rain forest. *Oikos* 116:1841–1852.
- Miguet P., Jackson H. B., Jackson N. D., Martin A. E. y Fahrig L. 2016. What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology* 31:1177–1194.
- Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10:58–62.
- Nathan, R., Horn H. S., Chave J. y Levin S. A. 2002. Mechanistic models for tree seed dispersal by wind in dense forests and open landscapes. En: Levey D.J., Silva W.R. y Galetti M. (eds.) *Seed dispersal and frugivory: ecology, evolution and conservation*. CAB International, Wallingford, Great Britain. pp. 69–82.
- Saunders D.A., Hobbs R.J. y Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Socolar J. B., Gilroy J. J., Kunin W. E. y Edwards D. P. 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends in Ecology and Evolution* 31:67–80.
- Tabarelli M., Peres C. A. y Melo F. P. L. 2012. The “few winners and many losers” paradigm revisited: Emerging prospects for tropical forest biodiversity. *Biological Conservation* 155:136–140.
- Villaseñor J. L., Ortiz E. y Campos-Villanueva A. 2018. High richness of vascular plants in the tropical Los Tuxtlas region, Mexico. *Tropical Conservation Science* 11:1–12.
- Wang B.C., Sork V.L., Leong M.T., Smith T.B. 2007. Hunting of mammals reduces seed removal and dispersal of the Afrotropical tree *Antrocaryon klaineianum* (Anacardiaceae). *Biotropica* 39:340–347.
- Wright S.J., Zeballos H., Dominguez I., Gallardo M.M., Moreno C.M. y Ibanez R. 2000. Poachers alter mammal abundance, seed dispersal, and seed predation in a neotropical forest. *Conservation Biology* 14:227–239.

- Wright S.J. 2007. Seed dispersal in anthropogenic landscapes. En: Dennis A.J., Schupp E.W., Green R.J. y Westcott D.A. Seed dispersal. Theory and its application in a changing world. CAB International Wallingford, U.K. pp.599-614.
- Wright S.J., Hernández A. y Condit R. 2007. The bush meat harvest alters seedling banks by favoring lianas, large seeds and seeds dispersed mby bats, birds and wind. *Biotropica* 39:363-371.
- Zahawi, R. A., Holl, K. D., Cole, R. J. y Reid, J. L. 2013. Testing applied nucleation as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Journal of Applied Ecology* 50:88-96.
- Zambrano, J., Coates, R. y Howe, H. F. 2014. Effects of forest fragmentation on the recruitment success of the tropical tree *Poulsenia armata* at Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 30:209–218.

