



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT EN LA DISPERSIÓN
Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE *DENDROPANAX ARBOREUS* (ARALIACEAE)
EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ELSA MARGARITA FIGUEROA ESQUIVEL

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN S. NÚÑEZ FARFÁN

MÉXICO, D.F.

Agosto, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA

EFFECTO DE LA FRAGMENTACIÓN DEL HÁBITAT EN LA DISPERSIÓN
Y ESTRUCTURA GENÉTICA DE *DENDROPANAX ARBOREUS* (ARALIACEAE)
EN LOS TUXTLAS, VERACRUZ

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ELSA MARGARITA FIGUEROA ESQUIVEL

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN S. NÚÑEZ FARFÁN

MÉXICO, D.F.

Agosto, 2009

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el apoyo otorgado para la realización de mis estudios de Doctorado, a través de la beca de posgrado (CONACYT 124859).

La realización del trabajo de campo y laboratorio fue posible gracias al financiamiento otorgado por el Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACyT-0355, al proyecto “Genética de la Conservación de selvas tropicales: Efectos de la fragmentación en especies de plantas con valor ecológico, económico y de restauración” a cargo del Dr. Juan Núñez.

A mi tutor, el Dr. Juan Núñez por su apoyo, pero le agradezco profundamente por adentrarme al interesante tema de la genética de poblaciones y la ecología molecular.

A mi comité tutorial conformado por los Dr. Luis Eguiarte y Dr. Héctor Godínez por aceptar formar parte del mismo, por sus comentarios y sugerencias que a lo largo de las diferentes etapas del trabajo enriquecieron el mismo. Al Dr. Eguiarte quien siempre con atinadas sugerencias dio gran cauce a esta tesis, y al Dr. Godínez que con sus exigencias me permitió fortalecer mi formación, por su paciencia y continuo apoyo.

A los miembros del jurado designado para evaluar este trabajo. Dr. Luis Eguiarte, Dr. Héctor Godínez, Dr. Adolfo Navarro, Dr. Ken Oyama y al Dr. Mauricio Quesada.

A los investigadores que participaron como sinodales en el examen de candidatura, que de alguna u otra manera, con sus comentarios contribuyeron al mejoramiento de este trabajo: Dr. Luis Eguiarte, Dra. María del Coro Arizmendi, Dr. Mauricio Quesada, Dr. Jorge Vega, Dr. Jorge Schöndube.

Adicionalmente agradezco el apoyo otorgado por el Posgrado en Ciencias Biológicas, para la realización de una parte del trabajo de campo y por el apoyo otorgado para la asistencia a congresos, que me permitió intercambiar puntos de vista con investigadores de renombre que fortalecieron mi trabajo de investigación. A Idea Wild por el equipo de campo proporcionado.

A Naomi Nikté Figueroa Angeles

Con un gran cariño,
a mi luchadora incansable,
a ti princesita donde quiera que estés
por enseñarme el valor de la vida,
mil gracias angelito

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Mi más profundo agradecimiento a Rosamond Coates por su enorme apoyo, su confianza, su hospitalidad y por sus atinadas sugerencias que enriquecieron este trabajo.

Al personal de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” por su hospitalidad y por hacer placentera mi estancia durante la realización del trabajo de campo. A Braulio Gómez Chagala, agradezco su invaluable ayuda en el campo.

Agradezco a Laura Márquez de quien tuve apoyo durante gran parte del trabajo de laboratorio, pero le agradezco principalmente su valiosa amistad.

A mis compañeros del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Sandra, Alfredo, Armando, Lorena, a las chicas Lilo, Mariana, Vania, Rosalinda, a los chicos Rafa, Jesús, Edson, pero especialmente a Pili por su paciencia y amabilidad.

A los chicos de los diferentes laboratorios del Instituto, principalmente a Jessy por su enorme paciencia, Adrianita, Aldo, Jaime, Enrique y Juan, por su orientación en los análisis genéticos.

A Pau y Angélica por su invaluable amistad, por su paciencia, por escucharme y por sus porras que me alentaron a concluir este proyecto.

Sobre todo a mi hermosa Familia, a mis padres, a mis hermanos, a mis niños lindos Beto e Isa por todas las alegrías que me dan día a día. Por entender mis ausencias, por el inmenso e invaluable apoyo, por sus BB, por todo, todo... FIGUES. Gracias Ruthi, Dady, Flaca, Gordis, Pancha, Rana.

Pero sin lugar a dudas este trabajo no hubiera sido posible sin la enorme ayuda del Dr. Pueblis, Gracias por las desveladas, por los aguaceros en Los Tuxtlas (excepto por las atascadas), por las sobremesas para mejorar el proyecto, por los atardeceres compartidos juntos, por tu inmenso apoyo y cariño amor e ilusiones perdidas, que me permitieron concluir con este proyecto.

ÍNDICE

RESUMEN	2
ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN GENERAL	6
Especie de estudio	11
Sitio de estudio	12
CAPÍTULO I. SEED DISPERSAL EFFECTIVENESS BY UNDERSTORY BIRDS ON <i>DENDROPANAX ARBOREUS</i> IN A FRAGMENTED LANDSCAPE	
Abstract	17
Introduction	18
Materials and methods	
Study site and plant species	18
Field methods	19
Results	
Quantity component	20
Quality component	21
Dispersal effectiveness	22
Discussion	22
Acknowledgements	24
References	24
CAPÍTULO II. GENETIC STRUCTURE OF A BIRD-DISPERSED TROPICAL TREE (<i>DENDROPANAX ARBOREUS</i>) IN A FRAGMENTED LANDSCAPE IN MEXICO	
Abstract	28
Resumen	29
Introduction	30
Materials and methods	31
Results	35
Discussion	36
Acknowledgements	39
References	39
DISCUSIÓN GENERAL	55
LITERATURA CITADA	65

Anexos

Anexo I. Registro de aves consumidoras de <i>Dendropanax arboreus</i> en Los Tuxtlas	76
Anexo II. Importancia de un árbol tropical (<i>Dendropanax arboreus</i>) para aves migratorias neárticas en México	77
Anexo III. Depredación de frutos de <i>Dendropanax arboreus</i> en Los Tuxtlas	87

RESUMEN

Se presentan los resultados de una investigación de cuatro años que integra aspectos de la dispersión de semillas con parámetros de genética de poblaciones del árbol tropical *Dendropanax arboreus*, así como una evaluación de los efectos de la fragmentación sobre los mismos. Los resultados obtenidos se presentan en dos capítulos que incluyen artículos de arbitraje nacional e internacional. En el primer capítulo se estima la efectividad de dispersión por aves en tres fragmentos de tamaño diferente, en donde el componente “cantidad de dispersión” fue estimado por tres parámetros: abundancia relativa, frecuencia de visitas y número de semillas encontradas en muestras fecales; mientras que el componente de “calidad de dispersión” midió indirectamente el patrón de depositación de semillas en cada fragmento y el porcentaje de germinación de semillas. Los resultados muestran que a través de sus patrones de movimiento entre los diferentes elementos del paisaje, las aves de la familia Turdidae son los dispersores más efectivos y contribuyen de manera importante al flujo génico de *D. arboreus* en Los Tuxtlas. Este trabajo ha sido publicado en la revista “Biodiversity and Conservation”.

Mediante el uso de ISSRs como marcador molecular, en el segundo capítulo se analizó la variación y distancia genética de nueve poblaciones de Los Tuxtlas para determinar la estructura genética de *D. arboreus*. Los resultados mostraron altos niveles de variación genética y flujo génico y por consiguiente bajo nivel de diferenciación entre poblaciones. El 91.5% de la variación genética es atribuible a diferencias individuales dentro de las poblaciones, mientras que a nivel poblacional, el efecto de la fragmentación no es evidente aún, debido a la dispersión de semillas por aves a largas distancias, la cual mantiene la conectividad entre las poblaciones. Por otro lado, los juveniles muestran una moderada estructura genética, sin embargo esto puede estar influenciado grandemente por el pequeño tamaño de muestra. El trabajo se encuentra en revisión en la “Revista Mexicana de Biodiversidad”.

Finalmente se incluyen tres anexos, el primero de los cuales a través de la revisión de diversos trabajos, recopila la diversidad de aves que se han registrado como consumidoras de frutos de *D.*

arboreus en Los Tuxtlas. El segundo, publicado en la revista de Ornitología Neotropical, aborda la idea de la importancia de aves migratorias en la dispersión de este árbol tropical; mientras que el tercero analiza de manera preliminar el efecto de la fragmentación del hábitat en la depredación de frutos y semillas de *D. arboreus*.

ABSTRACT

We present results of four years of an investigation that it integrates aspects of seed dispersal with parameters of the genetics of populations of the tropical tree *Dendropanax arboreus*, as well as an evaluation of the effects of fragmentation on the same ones. The obtained results are shown in two chapters that include manuscripts published in journals of national and international arbitration.

In the first chapter we estimate the dispersal effectiveness of birds in three fragments of different size, where the “dispersal quantity” component was estimated through relative abundance, frequency of visits, and number of seeds found in fecal samples. The “quality dispersal” component was measured indirectly by seed deposition patterns in each fragment, and percentage of seeds germination. The results show that through their movement patterns among different elements of the landscape, birds of the family Turdidae are the most effective seed dispersers and they contribute in an important way to gene flow of *D. arboreus* in LosTuxtlas. This work has been published in the journal "Biodiversity and Conservation.

By mean of the use of ISSRs as molecular marker, in the second chapter it was analyzed the variation, and the genetic distance among nine populations from Los Tuxtlas to determine the genetic structure of *D. arboreus*. The results showed high levels of genetic variation and gene flow, and consequently, low genetic differentiation among populations. The 91.5% of genetic variation is attributable to individuals' differences within populations, while at populational level, the effects of fragmentation are not evident still, due to long distances seed dispersal by birds, which maintains the connectivity among populations. On the other hand, the juvenile plants showed a moderate genetic structure than adult plants however, these should due to small sample size. This work is in review in the journal “Revista Mexicana de Biodiversidad”.

Finally three annexes are included, the first of those which through the revision of diverse studies, it compile the bird diversity that has been registered as consumers of *D. arboreus* fruits in Los

Tuxtlas. The second, published in the journal “Ornithologia Neotropical”, it approaches the importance of migratory birds in the dispersal of this tropical tree; while the third analyze the effect of the habitat fragmentation in the predation of fruits and seeds of *D. arboreus*.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La fragmentación del hábitat, es el proceso por el cual un área grande y continua de hábitat original se ve reducida o dividida en pequeños fragmentos, los cuales se encuentran rodeados de una matriz de tierras con distinto tipo de uso de suelo (Saunders *et al.* 1991, Fahring 2003). Este proceso de degradación ha afectado fuertemente los ecosistemas de las selvas tropicales (Whitmore 1997) con importantes consecuencias sobre su biodiversidad (Fahring 2003). En poblaciones fragmentadas, si disminuye el tamaño efectivo de las poblaciones, éstas son más propensas a procesos estocásticos en la reproducción y la genética, que conllevan a una pérdida de la variación genética aumentando la diferenciación con respecto a fragmentos más grandes y continuos, disminución en la tasa de entrecruzamiento (Brown *et al.* 1989), aumento en la consanguinidad (Schnabel *et al.* 1998, Novick *et al.* 2003), pérdida de variación genética adaptativa (Nason *et al.* 1998), e incremento de la divergencia fenotípica entre poblaciones (Newman & Tallmon 2001) sometiendo a las poblaciones a fuertes presiones selectivas causando erosión genética.

En plantas la fragmentación también puede afectar el éxito reproductivo (Aizen & Feinsinger 1994), pero otros estudios han mostrado que puede haber una pérdida de diversidad de especies en los fragmentos (Benítez-Malvido & Martínez-Ramos 2003), una disminución en el reclutamiento de plántulas (Cordeiro & Howe 2001), así como una disminución de la germinación de semillas debido al efecto de borde (Bruna 1999). Los efectos de la fragmentación pueden variar, sin embargo, dependiendo de las diferentes respuestas de los árboles tropicales (ver Lowe *et al.* 2005), debido a sus intrincadas interacciones ecológicas (Dick *et al.* 2003), historias de vida asincrónicas, diversidad de sistemas reproductivos (Bawa *et al.* 1985, Eguiarte *et al.* 1999), baja densidad de individuos (Hubbell & Foster 1996) y otros factores ecológicos los hace particularmente susceptibles a la fragmentación (Nason *et al.* 1997).

Sin embargo y contrario a la idea anterior, también se ha sugerido que los árboles tropicales evolucionaron en un contexto de bajas densidades y grandes distancias entre conespecíficos, así como con sistemas de polinización de larga distancia, y que esta última adaptación puede hacer que muchos árboles tropicales sean más resistentes a un aislamiento genético impuesto por la fragmentación del bosque en comparación a los árboles de climas templados (Kramer *et al.* 2008).

También se ha sugerido, que en respuesta a la fragmentación, los árboles tropicales pueden tender a la extinción local como consecuencia de la disrupción de procesos ecológicos mutualistas como la polinización y la dispersión (Cordeiro & Howe 2003), ya que la composición de especies y comportamiento de sus polinizadores pueden ser alterados (Aizen & Feinsiger 1994, Dick 2001, Dick *et al.* 2003), o bien debido a la pérdida de dispersores o reducción en la abundancia de los mismos (Cordeiro & Howe 2003) cuyo impacto en el flujo génico de muchas especies de árboles puede ser importante.

Respecto a lo anterior, la dispersión por polen es considerada una de las determinantes importantes de flujo génico que reduce la estructura genética de poblaciones de plantas (Ellstrand & Elam 1993). No obstante, típicamente especies de plantas endozoócoras exhiben flujo génico y variación genética más alta entre poblaciones que en especies con otros síndromes de dispersión (Jordano & Godoy 2000) por lo que se ha considerado que la dispersión por semillas es más efectiva para mantener la conectividad genética entre fragmentos (Bacles *et al.* 2006) y para las plantas es de gran importancia en la colonización de nuevos hábitats (Schnabel *et al.* 1998, Hamilton 1999, Gaiotto *et al.* 2003), además de ser más útil para identificar diferenciación entre poblaciones, ya que involucra el movimiento de genes de ambos padres (Nason *et al.* 1997).

Otros estudios que involucran especies de plantas dispersadas por aves en los trópicos (p. ej. Gauer & Cavalli-Molina 2000, Chung *et al.* 2000) y en bosques templados (p. ej. Jordano & Godoy 2000, Bacles *et al.* 2004), muestran que la dispersión a larga distancia de semillas es importante en

prevenir la deriva génica (Hall *et al.* 1996) aunque el patrón espacial y grado de flujo génico difiere entre especies de plantas y debido a la efectividad de los dispersores (Loiselle *et al.* 1995). De esta manera resulta fundamental establecer entonces que la pérdida de frugívoros clave a consecuencia también de la fragmentación puede truncar eventos de dispersión de semillas a larga distancia y restringir los sitios adecuados para el establecimiento de plántulas, lo que puede acarrear efectos genéticos y demográficos de gran impacto en las plantas que ellos dispersan (Jordano *et al.* 2007).

Así pues la fragmentación afecta directa o indirectamente la compleja red de interacciones entre plantas-dispersores y por tanto, la estructura genética de una población (Hamrick *et al.* 1993, Hamrick & Nason 1996, Hamilton 1999). De esta forma, aunque actualmente el impacto de la fragmentación del hábitat y las consecuencias genéticas en las poblaciones de plantas se han abordado a través de diversos estudios (ver Lowe *et al.* 2005, Aguilar *et al.* 2008, Kramer *et al.* 2008), sin embargo, la transformación del hábitat rebasa nuestro conocimiento de la distribución espacial de la variabilidad genética (Chase *et al.* 1995), lo cual es de crucial importancia en varios aspectos de la biología tropical, en particular para la conservación del máximo de la variación genética de las poblaciones (Hamrick & Loveless 1986), que les permitirá responder adaptativamente a los constantes cambios en el medio ambiente.

En las últimas décadas, México ha perdido un porcentaje significativo de selvas prístinas y en la región de Los Tuxtlas la fragmentación del hábitat es particularmente severa (Dirzo & García 1992), lo que ha llevado a varios investigadores a realizar trabajos enfocados en los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la estructura genética de plantas en esta región, con resultados que varían ampliamente en los aspectos abordados, técnicas moleculares usadas, tamaños de muestra e incluso fragmentos estudiados y resultados obtenidos.

Por ejemplo, usando ISSR's en el estudio de *Heliconia uxpanapensis*, una herbácea polinizada por colibríes y dispersada por aves, Suárez (2007) sugiere que la fragmentación no tiene un efecto negativo. Las poblaciones de los fragmentos presentaron una mayor diversidad genética que las poblaciones de selva continua, aunque no fue significativo, proponiendo por un lado que existe mayor

flujo génico en los fragmentos que en la selva continua, debido a que sus polinizadores visitan más frecuentemente sitios perturbados, bordes y claros caracterizados por una mayor abundancia de flores. De igual forma, sugiere que la dispersión de semillas podría estar contribuyendo a la baja diferenciación poblacional.

Por otro lado, usando isoenzimas para el estudio del árbol *Nectandra ambigens*, que es polinizado posiblemente por abejas y dispersado por gravedad y secundariamente por animales, Chávez (2007) encontró que la fragmentación no ha afectado la diversidad genética, ni tampoco ha incrementado la endogamia en esta árbol. Además, demuestra que la especie es altamente entrecruzable, sugiriendo que la distancia entre los fragmentos (hasta 4 km) no es un factor limitante para sus polinizadores.

Por el contrario, usando también isoenzimas Cuartas-Hernández & Núñez-Farfán (2006) estudiaron la planta herbácea *Dieffenbachia seguine* que es polinizada por escarabajos y dispersada por aves. Sus resultados muestran que las poblaciones están altamente estructuradas, tanto en fragmentos como en selva continua, posiblemente resultado de la fragmentación, habiendo una disminución en la riqueza genotípica en los fragmentos, sugiriendo que hay un flujo de polen restringido.

De esta manera, combinando la información obtenida en el campo y en el laboratorio, el presente trabajo pretende, utilizando como modelo de estudio al árbol *Dendropanax arboreus* y sus aves dispersoras, detectar el impacto de la fragmentación en procesos ecológicos y genéticos que mantienen estables a la poblaciones. El trabajo entonces se desarrolla con base en las siguientes predicciones, mismas que son abordadas en dos capítulos: 1) Los frugívoros contribuyen de manera importante a la dispersión de semillas en poblaciones de plantas, sin embargo se espera que las aves difieran en su efectividad de dispersión entre sitios y que ésta se vea afectada por la fragmentación del hábitat; 2) Dada su capacidad de movilidad, las aves a través de la dispersión de semillas contrarrestan el efecto negativo de la fragmentación manteniendo el flujo génico y baja estructuración, así como una alta diversidad genética entre los diferentes elementos del paisaje (selva continua vs. fragmentos).

Para evaluar las hipótesis mencionadas, y con ello contribuir al entendimiento de las consecuencias de la fragmentación del hábitat en los procesos ecológicos y genéticos de árboles tropicales se delinieron los siguientes objetivos:

- 1.- Determinar los dispersores aves y cuantificar su efectividad en la dispersión de semillas de *Dendropanax arboreus* entre diferentes elementos del paisaje.
- 2.- Determinar la estructura, riqueza y diferenciación genética de poblaciones de *Dendropanax arboreus* en diferentes fragmentos y estimar de manera indirecta la magnitud del flujo génico entre las poblaciones
- 3.- Evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la efectividad de dispersión por aves y con ello su importancia en la diversidad génica de *Dendropanax arboreus* en un paisaje altamente fragmentado en Los Tuxtlas, México.

Especie de estudio

Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch. Familia Araliaceae.

Es una especie con una amplia distribución. Se encuentra desde la zona tropical de México, a través de Centroamérica, hasta el norte de Sudamérica. En México se encuentra tanto en la vertiente del Atlántico desde el sur de Tamaulipas y este de San Luis Potosí hasta la Península de Yucatán, mientras que en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas (Vázquez-Yanes *et al.* 1999). Su rango altitudinal es amplio y va desde el nivel del mar hasta los 1,500 m (Pennington & Sarukhán 1998). En Los Tuxtlas es relativamente común ya que forma parte tanto de bosques primarios como secundarios; se desarrolla en suelos con buen drenaje y ocurre en zonas húmedas, cerca de corrientes de agua (Pennington & Sarukhán 1998), en vegetación ribereña y con frecuencia se observan individuos aislados en potreros e inclusive formando parte de cercas vivas. Es una especie pionera que requiere de apertura de claros de dosel para su establecimiento (Martínez-Ramos 1985), por lo que es considerada una especie con potencial para reforestación en zonas degradadas de selva (Vázquez-Yanes *et al.* 1999).

Este árbol perennifolio de dosel puede medir de 14 a 25 m de altura, tiene una copa irregular y densa, ramas gruesas, ascendentes y bastante dispersas (**Fig. 1 a**). Sus hojas son simples, de forma muy variable, de margen entero, repando u ondulado y dispuestas en espiral (**Fig. 1 b**). Presenta flores hermafroditas dispuestas en umbelas compuestas y terminales (Ibarra-Manríquez 1985; **Fig. 1 c**) y son polinizadas por insectos pequeños (Bawa *et al.* 1985). En Los Tuxtlas los principales visitantes florales son abejas del género *Trigona* y *Apis mellifera*, además de palomillas del género *Urania* (E. Figueroa *obs. pers.*; **Fig. 1 d**). La floración ocurre de Julio-Agosto hasta Septiembre-Diciembre (Ibarra-Manríquez 1985). Ya que se ha observado una baja diferenciación genética debido a un flujo génico a largas distancias vía polen, se ha sugerido que es una especie que presenta entrecruzamiento (Schierenbeck *et al.* 1997).

Los frutos son drupas de color púrpura a negro cuando maduran, miden de ancho 8.8 ± 1.2 mm y 7.5 ± 1.0 mm de largo ($N = 900$; media \pm DE) (**Fig. 1 f**). De olor ligeramente resinoso y muy jugosos (con alto contenido de lípidos; Análisis realizados en FMVZ de la UNAM). Contienen hasta 7 semillas aplanadas de 5 a 6 mm de longitud, sin embargo, los embriones están pobremente desarrollados (**Fig. 1 e**) (Pennington & Sarukhan 1998, Vázquez-Yanes *et al.* 1999). El porcentaje de germinación de sus semillas es bajo y varía del 13 al 26% (Martínez-Ramos 1985, Vázquez-Yanes *et al.* 1999). Esta especie se caracteriza por una alta cosecha de frutos, por lo que se considera una especie con buena reproducción pero con mal reclutamiento de plántulas (*sensu* Bongers *et al.* 1988, Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Fructifican de septiembre a diciembre (-febrero) (Ibarra-Manríquez 1985) y la altas cosechas de frutos durante el otoño y el invierno atraen en Los Tuxtlas hasta un total de 52 especies de aves (**Anexo I**), aunque los principales dispersores de semillas son aves de la familia Turdidae (van Dorp 1985) (**Fig. 1 g**). Sin embargo, los frutos y semillas son fuertemente depredados por coleópteros (familia no determinada, **Fig. 1 h**).

Sitio de Estudio

El estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas” en el estado de Veracruz, principalmente en los alrededores de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología de la UNAM (EBTLT; **Fig. 2**). La región de Los Tuxtlas se ubica al sureste de la ciudad de Veracruz y corresponde a la parte montañosa más oriental del Eje Volcánico Transversal Mexicano. Comprende hacia el noroeste la zona del volcán San Martín Tuxtla y hacia el suroeste la Sierra de Santa Marta. Ambas regiones están separadas por la depresión en la que se localiza el lago de Catemaco (Andlre 1967).

La orografía influye sobre el clima, ya que actúa como barrera para el movimiento tierra adentro de las masas de aire provenientes del Golfo de México, lo que ocasiona lluvias más fuertes en las zonas inmediatas a la costa que en las situadas dentro de la región. De Noviembre a Marzo ocurren sistemas

de aire frío provenientes del norte y que, además de bajar drásticamente la temperatura, aportan cerca del 15% de la precipitación anual (de 3,000 a más de 4,000 mm anuales Soto & Gama 1997); mientras que de Marzo a Mayo ocurre la temporada seca y de Junio a Noviembre la temporada de lluvias. La temperatura promedio anual varía de 18 a 26° C, pero dependiendo de la localidad, la altura y la temporada se considera que en la región predomina el clima cálido-húmedo (Soto & Gama 1997).

La vegetación original de Los Tuxtlas es la selva alta perennifolia, pero otros tipos de vegetación ocurren en la región (Andrle 1967, Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). Sin embargo, antes de la década de los 70's la mitad de la vegetación original fue eliminada, estimándose con base en imágenes de satélite y fotos aéreas que para la década de los 1990's sólo quedaba el 15% de la misma (Dirzo & Miranda 1992). Esta deforestación ha causado cambios profundos en la región, ya que gran parte de los lugares abiertos para ganadería y cultivo fueron posteriormente abandonados, formándose parches de vegetación secundaria conocidos como "acahuales" que presentan una composición florística que varía de acuerdo a su localización y al paso del tiempo.



Figura 1. *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch. a) Rama con frutos; b) hojas; c) detalle de flor (© Smithsonian Tropical Research Institute); d) *Urania fulgens*, polinizador (© E. Thompson, North American Butterfly Association); e) semillas; f) detalle de infrutescencia (© Smithsonian Tropical Research Institute); g) *Hylocichla mustelina*, dispersor (Foto tomada por F. Puebla); h) fruto con larva de depredador.

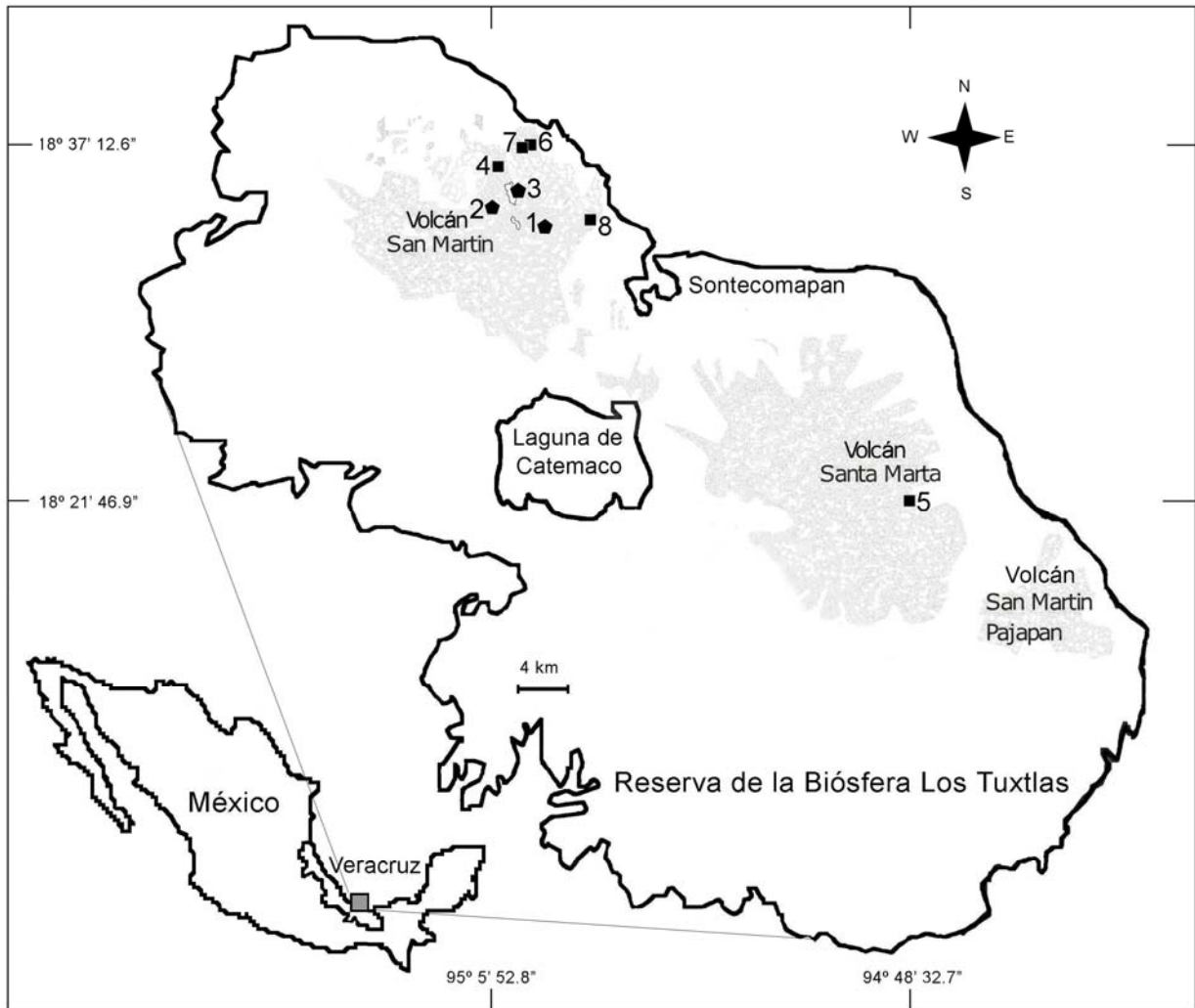


Figura 2. Ubicación de las poblaciones de *Dendropanax arboreus* muestreadas en la Reserva de la Biosfera “Los Tuxtlas”. 1 = Estación; 2 = Estación-Laguna; 3 = Laguna; 4 = Huber; 5 = Santa Marta; 6 = Chepe; 7 = Cerro Borrego; 8 = Playa.

◆= selva continua; ■= fragmentos de selva. Para el Capítulo I se seleccionó un área de 1.5 ha dentro de los sitios 1, 6 y 8.

CAPÍTULO I

Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape

Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape

E. Figueroa-Esquivel · F. Puebla-Olivares · H. Godínez-Álvarez · J. Núñez-Farfán

Received: 12 November 2007 / Accepted: 13 May 2009
© Springer Science+Business Media B.V. 2009

Abstract This study analyzes dispersal effectiveness of understory birds that feed on fruits of the tropical tree *Dendropanax arboreus* in a fragmented forest at Los Tuxtlas, east-central Mexico. The quantity and quality components of effectiveness were estimated in three different sites: continuous forest, 40 ha forest fragment, and 3 ha forest fragment. The quantity component was estimated through relative abundance, frequency of visits to fruits, and number of seeds in fecal samples. The quality component was estimated by analyzing germination of seeds defecated by birds and seed deposition patterns by birds. Seed deposition patterns were estimated by comparing the number of seeds found in fecal samples and the number of reproductive adults of *D. arboreus* in each site. Results showed that dispersal effectiveness of birds varied among sites. *Turdus grayi* was the most effective disperser in continuous forest, while *Hylocichla mustelina* was the most effective one in 40 and 3 ha forest fragments. These birds are contributing to the gene flow between fragments and continuous forest because they are able to use forest or riparian remnants, living fences, and isolated trees.

Keywords Araliaceae · Dispersal effectiveness · Habitat fragmentation · *Hylocichla mustelina* · Los Tuxtlas · Mexico · Tropical rain forest · *Turdus grayi* · Understory birds

E. Figueroa-Esquivel (✉) · J. Núñez-Farfán
Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva,
Instituto de Ecología, UNAM, Ap. Postal 70-275, Mexico CP 04510, Mexico, D.F, Mexico
e-mail: buco_figues@yahoo.com.mx

F. Puebla-Olivares
Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C., Camino a la Presa San José 2055,
Col. Lomas 4^a Sección, San Luis Potosí CP 78216, Mexico

H. Godínez-Álvarez
UBIPRO, FES Iztacala, UNAM, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, Ap. Postal 314, Tlalnepantla,
Estado de México CP 54090, Mexico

Introduction

Fragmentation is one of the greatest threats to biodiversity because it affects the relative abundance of animals and plants and the biological interactions among them (Cunningham 2000; Fahrig 2003). Seed dispersal by animals is one of the interactions that may be affected by forest fragmentation. The size, isolation, and edge effects of forest fragments influence the distribution and availability of resources, altering the composition of the frugivore assemblages that visit fruiting plants (Murcia 1995; Galletti et al. 2003). Changes in frugivore assemblages may affect visitation patterns, fruit removal, and seed delivery to specific sites (Githiru et al. 2002; Graham et al. 2002).

Dispersal effectiveness represents a useful way to explore the possible demographic and genetic consequences of forest fragmentation on plants (Schupp 1993). Effectiveness, defined as the relative contribution of frugivores to plant fitness, depends on the quantity (frequency of visits to the fruits, number of dispersed seeds) and quality (seed germination after gut passage, seed fate in sites where they are delivered) components (Schupp 1993). These components may vary in fragmented landscapes because changes in the composition and structure of forest fragments may alter the environmental conditions necessary for seed germination and seedling establishment. For this reason it is important to document the impacts of fragmentation on plant reproductive cycles. The evaluation of dispersal effectiveness allows to determine whether the relative contributions of seed dispersers to plant fitness vary among fragments of different size.

In Mexico, Los Tuxtlas region has been heavily deforested over the past 40 years producing a highly heterogeneous mosaic of vegetation patches of different sizes and ages (Dirzo and García 1992). One of the most common tree species in this region is *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch., whose fruits are consumed by ca. 18 understory bird species able to disperse seeds (van Dorp 1985; Guevara et al. 1997; Graham et al. 2002). However, neither the dispersal effectiveness of these avian species has been evaluated nor if their effectiveness differs among continuous forest and fragments of different sizes. In this study, we assessed the quantity and quality components of seed dispersal effectiveness by understory birds that feed on *D. arboreus* fruits in continuous forest, 40 ha forest fragment, and 3 ha forest fragment. Quantity was estimated through relative abundance of birds, frequency of visits to fruits, and number of seeds in fecal samples. Quality was estimated through germination tests made on seeds defecated by birds. Because fragmentation alters the composition and structure of the vegetation in forest fragments compared to continuous forest, we would expect that birds differ in their effectiveness among sites.

Materials and methods

Study site and plant species

This study was conducted within the Los Tuxtlas Biological Research Station (LTBS, 18°35'–18°37'N, 95°3'–95°4'W) and surrounding area is located in the southeastern portion of Veracruz, Mexico. The climate is hot–humid with annual precipitation ranging from 3,000 to 4,000 mm, and a mean annual temperature of 26°C (Soto and Gama 1997). The original vegetation was tropical rain forest, although deforestation has produced a landscape mosaic of pastures, forest remnants, and agricultural lands (Ibarra-Manríquez et al. 1997).

Dendropanax arboreus (Araliaceae) is an evergreen canopy tree (14–25 m height) widely distributed from Mexico to Venezuela and Bolivia. It inhabits primary and secondary forests from sea level up to 1,500 m (Vázquez-Yanes et al. 1999). Flowering occurs from July to December, and fruiting from September to February (Ibarra-Manríquez et al. 1997). Ripe fruits are purple–black drupes (8.8 ± 1.2 mm width, 7.5 ± 1.0 mm long, $N = 899$; mean \pm SD) containing 5–7 seeds. Seeds are flat or laterally compressed, with poorly developed embryos. Seed germination rates vary from 13 to 26% (Vázquez-Yanes et al. 1999). The main dispersers of seeds are birds in the family Turdidae (van Dorp 1985).

Field methods

The study was conducted in three sites: (a) continuous forest (CF; 640 ha within LTBS), (b) 40 ha forest fragment (F40; 5 km NE LTBS, near the town Balzapote), and (c) 3 ha forest fragment (F3; 1.9 km E LTBS, near Playa Escondida).

The quantity component of dispersal effectiveness was calculated for each bird species using the relative abundance, frequency of visits to fruits, and number of dispersed seeds. The relative abundance was estimated using mist-nets. The use of nets to capture birds provided a mean to corroborate and complement information on species that feed fruits, and data on captures are considered a measure that truly reflects the habitat use, abundance relative and activity of birds, and seed-deposition patterns (Levey 1988; Loiselle and Blake 1999), furthermore the standardized use of mist nets circumvents the problem of population estimates that depend heavily on the observer's ability to see or hear the birds (Karr 1981; Levey 1988).

At each site, 12 mist-nets (2.6×12 m, 36 mm mesh) were operated from 0700 to 1,600 h during five consecutive days. Nets were checked every hour. The total sampling effort accumulated over 2 years was 3,206 h/net. For each species, relative abundance was calculated as the number of individuals per hour per net. Data were analyzed with a contingency table to determine whether there were differences in the number of individuals among sites.

The frequency of visits to the fruits of the trees was determined through focal observations in each site. Trees with large crops of ripe fruits were observed during 30 min periods to record visiting species. Observations were conducted during the morning (0700–1,100 h), for a total of 51 h. The frequency for each species was calculated by dividing the total number of observed individuals by the total number of observation hours.

The number of dispersed seeds was estimated by counting the number of seeds in fecal samples collected from birds captured during mist-netting at each site. Seeds from fecal samples were identified using the reference collection of fruits and seeds from LTBS. The mean number of seeds per fecal sample was compared among sites with a contingency table.

The quality component was estimated through germination of seeds defecated by birds and seed deposition patterns of birds. The percentage germination of seeds defecated by birds was compared with those obtained directly of fruits collected in the field (used as control treatment). Both types of seeds were washed with tap water, disinfected with 10% hypochlorite solution, dried at room temperature, and stored in paper bags for germination experiments. Seeds were laid on the surface of Petri dishes with 1% agar, and placed in germination chambers (12/12 h, 30°C, 70% relative humidity). The number of seeds per dish varied according to the availability of seeds for each species. There were three replicates for each bird species and a control treatment (i.e., seeds obtained from fruits). Petri dishes were checked every 4 days to record the number of germinated seeds. Seeds

were considered to have germinated when the radicle emerged. The germination percentage was compared among treatments with contingency tables.

Seed deposition patterns by birds were estimated through Kendall's coefficient of concordance (W) to assess the relationship between the distribution of the number of seeds found in fecal samples and the number of reproductive adults of *D. arboreus* found in each site (*sensu* Loiselle and Blake 1999). The coefficient of concordance was calculated for each species with Data Analysis Software System (StatSoft Inc. 2001). Data were only analyzed for avian species with more than one fecal sample. Additionally, we graphically compared the difference in proportions of seeds and adult plants to examine the "match" in the distribution of seeds and adults in each habitat. Positive differences in the percentage of seeds and reproductive adults indicate that proportionally more seeds were deposited in a given site, whereas negative differences indicated that fewer seeds were deposited.

Seed dispersal effectiveness for each species was calculated as the product of relative abundance, frequency of visits to fruits, number of dispersed seeds, and germination of defecated seeds.

Results

Quantity component

Fourteen species, mainly of the family Turdidae, were recorded feeding on *D. arboreus* fruits (Table 1). The highest number of species was recorded in CF (11) and F40 (10) followed by F3 (5). *Hylocichla mustelina* and *Mionectes oleagineus* were the species with

Table 1 Relative abundance of birds feeding on *Dendropanax arboreus* fruits in Los Tuxtlas, Mexico

Species	Relative Abundance (individuals h/net)		
	CF	F40	F3
<i>Trogon collaris</i>	0.0009	–	–
<i>Momotus momota</i>	0.0009	0.0009	–
<i>Pteroglossus torquatus</i>	0.0028	–	–
<i>Melanerpes aurifrons</i>	–	0.0019	–
<i>Mionectes oleagineus</i>	0.0093a	0.0111a	0.0033b
<i>Vireo griseus</i>	0.0009	0.0046	–
<i>Catharus fuscescens</i>	0.0009	–	–
<i>C. ustulatus</i>	–	0.0037	0.0016
<i>Hylocichla mustelina</i>	0.0167a	0.0277a	0.0147b
<i>Turdus grayi</i>	0.0046	0.0009	–
<i>Dumetella carolinensis</i>	–	0.0056	0.0033
<i>Seiurus aurocapilla</i>	0.0037	0.0037	–
<i>Icteria virens</i>	0.0009	0.0009	0.0016
<i>Habia rubica</i>	0.0028	–	–

Row values with different letters are significantly different ($p < 0.05$). Dashes refer to species did not capture at a particular site

CF continuous forest, F40 40 ha forest fragment, F3 3 ha forest fragment

Table 2 Frequency of visits to *Dendropanax arboreus* fruits in Los Tuxtlas, Mexico

Species	Frequency of visits (individuals/h)		
	CF	F40	F3
<i>Trogon violaceus</i>	–	0.0588	–
<i>Pteroglossus torquatus</i>	0.0392	–	0.0784
<i>Ramphastos sulfuratus</i>	0.0196	0.0588	–
<i>Melanerpes aurifrons</i>	0.1176	0.0784	–
<i>Pitangus sulphuratus</i>	0.0392	0.0588	–
<i>Megarynchus pitangua</i>	0.0784	–	–
<i>Myiozetetes similis</i>	0.0392	–	0.0392
<i>Tityra semifasciata</i>	0.0196	–	0.0196
<i>T. inquisitor</i>	0.0196	–	–
<i>Vireo griseus</i>	–	0.0196	–
<i>Cyanocorax morio</i>	–	0.0392	–
<i>Hylocichla mustelina</i>	0.0196	0.1961	–
<i>Turdus grayi</i>	0.1961	–	–
<i>Dumetella carolinensis</i>	0.1373	0.0980	–
<i>Piranga rubra</i>	–	0.0196	–
<i>Thraupis abbas</i>	0.0392	–	–
<i>Icterus galbula</i>	0.0196	–	–
<i>Psaracolijs montezuma</i>	0.0196	–	–

Dashes refer to species whose frequencies were not estimated

CF Continuous forest, F40 40 ha forest fragment, F3 3 ha forest fragment

the highest relative abundance in all sites. Other important species were *Turdus grayi* in CF and *Dumetella carolinensis* in F40 and F3.

The frequency of visits to fruits varied among sites ($\chi^2 = 8.8$, $df = 2$, $p < 0.05$). *T. grayi* and *D. carolinensis* were the most frequent visitors in CF, whereas *H. mustelina* and *D. carolinensis* were the most frequent ones in F40. In F3, *Pteroglossus torquatus* and *Myiozetetes similis* were the most frequent visitors (Table 2).

There were no significant differences in the mean number of seeds among sites ($\chi^2 = 0.06$, $df = 2$, $p > 0.05$; Table 3a). The fecal samples from *T. grayi* had the highest number of seeds in CF, whereas the samples from *Catharus ustulatus* and *Melanerpes aurifrons* had the highest number of seeds in F40. The fecal samples from *C. ustulatus* had the highest number of seeds in F3.

Quality component

Data obtained for five species were suitable to assess the quality component. For all five species, defecated seeds had higher germination rates than seeds obtained directly from fruits, except for *T. grayi* ($\chi^2 = 0.35$, $df = 1$, $p > 0.05$). The seeds defecated by *H. mustelina* and *D. carolinensis* showed the highest percentage followed by those defecated by *M. aurifrons* and *T. grayi*. The seeds defecated by *C. ustulatus* had the lowest germination rates (Table 3b).

The relationship between the number of seeds found in fecal samples and the number of reproductive adults of *D. arboreus* was significant ($W = 0.53$; $\chi^2 = 6.38$, $df = 2$,

Table 3 Number of seeds per fecal sample (a) and germination of seeds defecated by birds (b)

Species	(a) Seeds/fecal sample		
	CF	F40	F3
MEAU	–	18 ± 19.8	–
CAUS	–	20 ± 9.9	16
HYMU	6.9 ± 5.4	6.3 ± 4.8	8.4 ± 4.6
TUGR	14.3 ± 10.3	–	–
DUCA	–	8.3 ± 4.6	–
Total	8.9 ± 7.3*	8.7 ± 7.9*	9.7 ± 5.1*
Species	(b) Germination		
	Defecated seeds (%)	Control (%)	
MEAU	10.5 ± 5.4	0	
CAUS	6.7 ± 10.3	0	
HYMU	26.4 ± 22.9	0	
TUGR	10.7 ± 4.1*	8.12 ± 8.3*	
DUCA	20.0 ± 20.0	0	

Data refer to mean ± SD. Row values marked with * are not significantly different at $p = 0.05$

MEAU = *Melanerpes aurifrons*, CAUS = *Catharus ustulatus*, HYMU = *Hylocichla mustelina*, TUGR = *Turdus grayi*, DUCA = *Dumetella carolinensis*

$p = 0.04$). *T. grayi* defecated proportionally more seeds in CF, whereas *M. aurifrons* and *D. carolinensis* deposited more seeds in F40. *H. mustelina* and *C. ustulatus* deposited more seeds in F40 and F3 (Fig. 1).

Dispersal effectiveness

Effectiveness of each species varied depending of the site (Table 4). *T. grayi* had the highest value in CF, whereas *H. mustelina* had the highest value in F40 and F3. The effectiveness of *H. mustelina* in F3 was calculated using the frequency of visits in CF and F40 as well as in trees located outside of the fragments (0.2941) since it was not observed visiting the *D. arboreus* fruits in this site.

Discussion

Our results showed that different species of understory birds consume *D. arboreus* fruits, dispersing seeds among sites but differing in their effectiveness. *Turdus grayi* was the most effective disperser in continuous forest (CF), while *H. mustelina* was the most effective one in large (F40) and small (F3) forest fragments. The high effectiveness of *T. grayi* was the result of a high frequency of visits and number of dispersed seeds. On the other hand, the effectiveness of *H. mustelina* was the result of a high relative abundance, frequency of visits, and germination percentage of defecated seeds. Other species such as *D. carolinensis*, *M. aurifrons*, and *C. ustulatus* also were effective dispersers, but their values were relatively low. These results agree with those reported by van Dorp (1985), who working in

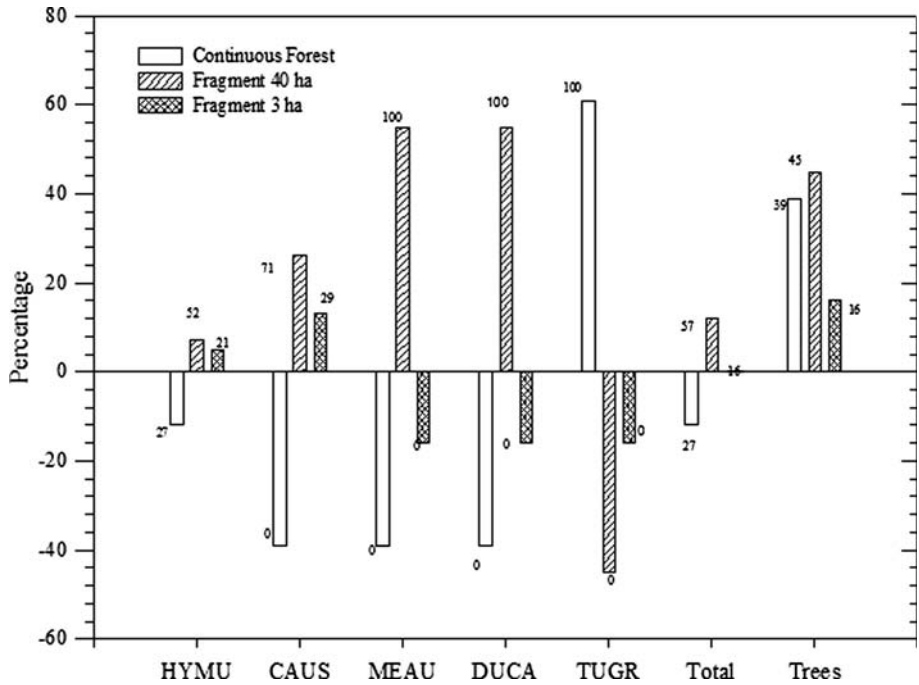


Fig. 1 Graph showing differences in the proportion of *Dendropanax arboreus* seeds dispersed by birds and the proportion of fruiting trees in Los Tuxtlas, Mexico. The percentage of seeds deposited in each habitat was indicated below or above the bar. HYMU = *Hylocichla mustelina*; CAUS = *Catharus ustulatus*; MEAU = *Melanerpes aurifrons*; DUCA = *Dumetella carolinensis*; TUGR = *Turdus grayi*. Total = all birds combined; Trees = proportion of fruiting trees

Table 4 Dispersal effectiveness for different birds feeding on *Dendropanax arboreus* fruits at Los Tuxtlas, Mexico

Species	Effectiveness		
	CF	F40	F3 ^a
<i>Hylocichla mustelina</i>	0.06	0.90	0.96
<i>Dumetella carolinensis</i>	–	0.09	–
<i>Turdus grayi</i>	0.14	–	–
<i>Melanerpes aurifrons</i>	–	0.03	–
<i>Catharus ustulatus</i>	–	–	0.01

Effectiveness was calculated as the product of relative abundance, frequency of visits to the fruits, number of dispersed seeds, and germination of defecated seeds

^a The effectiveness of *H. mustelina* and *C. ustulatus* in this site was calculated by considering the frequency of visits in CF and F40 as well as in trees located out of the fragments (*H. mustelina*: 0.2941, *C. ustulatus*: 0.058) because they were not observed visiting the *D. arboreus* fruits in this site

the same general area suggested that *H. mustelina*, *C. ustulatus*, and *D. carolinensis* are the main dispersers of *D. arboreus* seeds.

Different studies conducted in tropical regions have suggested that forest fragmentation decreases avian abundance and species richness negatively affecting seed dispersal and

seedling recruitment (Cordeiro and Howe 2003; but see, Valdivia and Simonetti 2007). Generally, the results of this study are in agreement with these ideas because the number of species and the relative abundance of each species tended to be lower in the small forest fragment (F3) compared to the large fragment (F40) and continuous forest (CF). Yet, abundance of species with highest effectiveness varied depending of the site. *Turdus grayi* was relatively abundant in the continuous forest (CF) and large forest fragment (F40), while *H. mustelina* was abundant in all sites (CF, F40, and F3). Different studies of the bird community conducted at Los Tuxtlas have reported that *T. grayi* and *H. mustelina* are also able to use forest edges, forest and riparian remnants, living fences, and isolated trees (Winker et al. 1990; Estrada et al. 2000; Graham and Blake 2001; Graham et al. 2002), suggesting that these species are not strongly affected by forest fragmentation because they can move among different landscape patches.

The ability of the most effective species to move among landscapes patches suggests that they could disperse *D. arboreus* seeds to different sites, eventually contributing to seedling recruitment and gene flow. These ideas are supported by seed deposition patterns of birds and preliminary data on abundance and genetic diversity of *D. arboreus*. The patterns of seed deposition showed that *T. grayi* defecated high numbers of seeds in continuous forest (CF), while *H. mustelina* defecated more seeds in large and small forest fragments (F40 and F3) than in continuous forest (CF). *Dumetella carolinensis*, *M. aurifrons*, and *C. ustulatus* also defecated seeds in the large forest fragment (F40). Preliminary data show that abundance of *D. arboreus* is relatively similar in all sites (CF—21 individuals/1.5 ha, F40—26 individuals/1.5 ha, F3—16 individuals/1.5 ha). However, its genetic diversity is slightly higher in the large forest fragment (F40) compared to the small one (F3) and continuous forest (CF; E. Figueroa et al. unpublished data). The abundance of this tree in all sites and its high genetic diversity in F40 could be related to bird movements among landscape patches and the high number of bird species that defecate seeds in this forest fragment. Experimental studies in the field however should be conducted to corroborate these ideas.

In summary, the results of this study suggest that forest fragmentation does not decrease dispersal of *D. arboreus* seeds. Bird species with the highest effectiveness are able to move among continuous forest and forest fragments of different size as well as among distinct landscape patches (forest edges, forest and riparian remnants, living fences, and isolated trees), where they deposit seeds contributing to maintain seedling recruitment and gene flow. Lastly, the results of this study should be interpreted cautiously because we did not estimate the effectiveness of other bird species such as canopy birds, which could also contribute to dispersal of *D. arboreus* seeds.

Acknowledgments We thank Rosamond Coates and Luis Eguiarte, for their comments and for help in reviewing the manuscript, and Braulio Gómez Chagala for his field assistance. We also thank the staff of Los Tuxtlas Biological Research Station, UNAM for allowing us to use the facilities. Rosamond Coates provided information on *Dendropanax*. This project was supported by SEMARNAT-CONACYT (0355). E. Figueroa thanks Idea Wild (Field equipment), CONACYT (Scholarship 124859), and Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

References

- Cordeiro NJ, Howe HF (2003) Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:14052–14056. doi:[10.1073/pnas.2331023100](https://doi.org/10.1073/pnas.2331023100)
- Cunningham S (2000) Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in Mallee Woodland. *Conserv Biol* 14:758–768. doi:[10.1046/j.1523-1739.2000.98609.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.98609.x)

- Dirzo R, García M (1992) Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conserv Biol* 6:84–90. doi:[10.1046/j.1523-1739.1992.610084.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610084.x)
- Estrada A, Pierluigi C, Coates-Estrada R (2000) Bird species richness in vegetation fences and in strips of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodivers Conserv* 9:1399–1416. doi:[10.1023/A:1008935016046](https://doi.org/10.1023/A:1008935016046)
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu Rev Ecol Syst* 34:487–515. doi:[10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419)
- Galleti M, Alves-Costa C, Cazetta E (2003) Effects of forest fragmentation, anthropogenic edges and fruit colour on the consumption of ornithocoric fruits. *Biol Conserv* 111:269–273. doi:[10.1016/S0006-3207\(02\)00299-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00299-9)
- Githiru M, Lens L, Bennur LA, Ogot C (2002) Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96:320–330. doi:[10.1034/j.1600-0706.2002.960214.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960214.x)
- Graham C, Blake J (2001) Influence of patch–and landscape–level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecol Appl* 11(6):1709–1721. doi:[10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1709:IOPALLJ2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1709:IOPALLJ2.0.CO;2)
- Graham C, Martínez-Leyva JE, 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, Liesenfeld D, Barrera O (1997) Potrerros y Ganadería. In: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds) *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 43–57
- Ibarra-Manríquez G, Martínez-Ramos M, Dirzo R, Núñez-Farfán J (1997) La Vegetación. In: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds) *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 61–85
- Karr J (1981) Surveying birds with mist nets. In: Ralph C, Scott J (eds) *Estimating numbers of terrestrial birds*. Studies in avian biology 6. Cooper Ornithological Society, USA, pp 62–67
- Levey D (1988) Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69:1076–1089
- Loiselle B, Blake J (1999) Dispersal of melastome seeds by fruit-eating birds of Tropical Forest understory. *Ecology* 80:330–336
- Murcia C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10:58–62. doi:[10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
- Schupp E (1993) Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107(108):15–29
- Soto M, Gama L (1997) Climas. In: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds) *Historia natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 7–18
- StatSoft Inc. (2001) STATISTICA (Data Analysis Software System) version 6.0
- Valdivia C, Simonetti JA (2007) Decreased frugivory and seed germination rate do not reduce seedling recruitment rates of *Aristolelia chilensis* in a fragmented forest. *Biodivers Conserv* 16:1593–1602. doi:[10.1007/s10531-006-9007-z](https://doi.org/10.1007/s10531-006-9007-z)
- van Dorp D (1985) Frugivoría y dispersión de semillas por aves. In: Gómez-Pompa A, del Amo RS (eds) *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*, vol II. CECSA, México, pp 333–364
- Vázquez-Yanes C, Batis Muñoz AI, Alcocer Silva MI, Gual Díaz M, Sánchez Dirzo C (1999) Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. Reporte Técnico del proyecto J084. CONABIO-Instituto de Ecología, UNAM
- Winker K, Rappole J, Ramos M (1990) Population dynamics of the wood thrush in southern Veracruz, Mexico. *Condor* 92:444–460. doi:[10.2307/1368241](https://doi.org/10.2307/1368241)

CAPÍTULO II

Genetic structure of a bird-dispersed tropical tree (*Dendropanax arboreus*) in a fragmented landscape in Mexico

Figueroa et al.- Genetic Structure of a Tropical Tree

Genetic structure of a bird-dispersed tropical tree (*Dendropanax arboreus*) in a fragmented landscape in Mexico

Estructura genética de un árbol tropical dispersado por aves (*Dendropanax arboreus*) en un paisaje fragmentado en México

Elsa M. Figueroa-Esquivel¹, Fernando Puebla-Olivares², Luis E. Eguiarte-Frums³ and Juan S. Núñez-Farfán^{1,*}

¹ *Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México*

² *Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México*

³ *Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México*

* Corresponding author: J. Núñez-Farfán; e-mail address: farfan@servidor.unam.mx

Instituto de Ecología, UNAM. Anexo al Jardín Botánico s/n, Circuito Exterior, CU. México, D.F., CP 04510. Apartado Postal 70-275, Tel. 56 22 90 05; Fax. 56 22 89 95

Abstract. We analyzed the genetic structure of the tropical tree *Dendropanax arboreus* (Araliaceae) in relation to habitat fragmentation. The variation, structure, and genetic distance among different populations from “Los Tuxtlas” tropical rainforest, were estimated using ISSRs as molecular markers. DNA of 219 individuals belonging to nine populations was amplified with four primers for a total of 75 loci. *D. arboreus* showed high levels of genetic diversity ($h=0.253$) and low genetic differentiation among populations ($\theta=0.062$). A hierarchical analysis of the genetic structure showed that 91.5% of the genetic variation is attributable to individual differences within populations. The average Nei’s genetic distance among populations was low ($D=0.034$) and genetic distance among pairs of populations increased with geographic distance separating them. At the population level, the fragmentation seems not to have an effect on the genetic variation of the adults, and we argue that this could result from high and effective seed dispersal by birds. Thus seed dispersal enhances genetic connectivity between populations in the continuous forest and fragments. The juvenile plants showed a moderate genetic structure ($\theta=0.15$) than adult plants however, these should due to small sample size of juvenile.

Key words: conservation tropical rain forest, *Dendropanax arboreus*, genetic structure, habitat fragmentation, ISSR.

Resumen. Se analizó la estructura genética del árbol tropical *Dendropanax arboreus* (Araliaceae) en relación a la fragmentación del hábitat. La variación, estructura y distancia genética entre diferentes poblaciones de la selva tropical de “Los Tuxtlas”, fueron estimadas usando ISSRs como marcador molecular. El ADN de 219 individuos de nueve poblaciones fue amplificado para cuatro primers (75 loci). *D. arboreus* mostró altos niveles de variación genética ($h=0.253$) y bajo nivel de diferenciación entre poblaciones ($\theta=0.062$). Un análisis jerárquico de la estructura genética mostró que el 91.5% de la variación genética es atribuible a diferencias individuales dentro de las poblaciones. El promedio de las distancias genéticas de Nei entre las poblaciones fue bajo ($D=0.034$), mientras que la distancia genética entre pares de poblaciones se incrementó con la distancia geográfica. A nivel poblacional, el efecto de la fragmentación no es evidente aún, lo cual podría deberse a una alta y efectiva dispersión de semillas por aves. Esta dispersión de semillas ha mantenido la conectividad entre las poblaciones de selva continua y fragmentos. Los juveniles muestran una moderada pero mayor estructura genética ($\theta=0.15$) que los adultos, sin embargo esto puede deberse al pequeño tamaño de muestra de juveniles.

Palabras clave: conservación de una selva tropical, *Dendropanax arboreus*, estructura genética, fragmentación del hábitat, ISSR

Introduction

The theory regarding the effects of habitat fragmentation on the genetic structure of populations predicts an increment in the magnitude of the genetic divergence among them, as well as a decrement in the gene flow, that in consequence, it can produce increments in the level of genetic drift and inbreeding, later isolation, and reduction of population sizes (Hall et al., 1996; Young et al., 1996; Nason et al., 1997; see Lowe et al. 2005). The magnitude and direction of the change in the ecological and genetic parameters of a species brought about by habitat fragmentation, would depend on the magnitude of gene flow among populations (Templeton et al., 1990; Saunders et al., 1991; Chase et al., 1995; Couvet, 2002), and the structure of the landscape, which influences the movement of genes (Sork et al., 1999).

Pollen dispersal is considered the most important determinant of gene flow that reduces the genetic structure of plant populations (Ellstrand and Elam, 1993). Nevertheless, seed dispersal may be more extensive than pollen dispersal in tropical trees (Dick et al., 2008) and can be more effective in maintaining genetic connectivity among fragments (Bacles et al., 2006), and in counter differentiation among populations because it involves the movement of genes from both parents (Nason et al., 1997). Also the gene flow through seeds is responsible of two-thirds of the total genetic neighbourhood size, and of utmost importance for plant colonization of new habitats (Hamrick et al., 1993; Hamrick and Nason, 1996; Schnabel et al., 1998; Hamilton, 1999; Gaiotto et al., 2003).

Typically, endozoochorous plant species exhibit higher gene flow and genetic variation among populations than species with other seed dispersal syndromes (Jordano and Godoy, 2000). Data obtained from bird-dispersed trees and shrubs in the tropics (e.g. Gibson and Wheelwright, 1995; Loiselle et al., 1995a; Hall et al., 1996; Gauer and Cavalli, 2000; Chung et al., 2000) or in temperate forest (Bruederle et al., 1998; Jordano and Godoy, 2000; Bacles et al., 2004), suggest that long-distance seed dispersal is important in preventing genetic drift (Hall et al., 1996). Nevertheless in plants the

spatial pattern and extent of gene flow by seed dispersal differ across plant species because dispersers differ greatly in their effectiveness (Loiselle et al., 1995b; Jordano and Godoy, 2000; Figueroa et al., 2009).

This study assessed the genetic structure of the tropical tree *Dendropanax arboreus* from the tropical forests of southeastern Mexico, nowadays highly fragmented by habitat destruction. The study was carried out at the population level and at a fine-scale level. Because *D. arboreus* is dispersed by a great variety of birds we hypothesized, based on empirical evidence brought about from other plant species dispersed by animals, that fragmentation has not exacerbated genetic differentiation among populations (Loveless, 1992), nor has reduced genetic diversity within-populations (Gauer and Cavalli, 2000) if extensive gene flow via seed dispersal by birds is maintained (Hamrick et al., 1993; Jordano and Godoy, 2000; Bacles et al., 2004).

Material and Methods

Dendropanax arboreus (L.) Decne. & Planch. (Araliaceae) is an evergreen canopy tree (14-25 m height). Its geographic distribution ranges from Mexico to South America, at elevations from sea level up to 1500 m asl. In Mexico this tree has a wide distribution in the tropical regions, and it is relatively common at the rain forest of Los Tuxtlas. It grows in primary and secondary forests, and in soils with good drainage in humid areas, or near streams (Pennington and Sarukhán, 1998). It produces hermaphrodite flowers (Ibarra-Manríquez, 1985) that are pollinated by small insects (Bawa et al., 1985). At Los Tuxtlas, the main floral visitors are *Trigona* bees, *Apis mellifera*, and *Urania* moths (E. Figueroa pers. obs.). Schierenbeck et al. (1997) analyzed the genetic structure of *D. arboreus* in Costa Rica using RAPDs, and suggested that this species is an outcrosser with low genetic differentiation due to long distance gene flow via pollen.

Birds are frequent fruit consumers and seed dispersers of *D. arboreus* during mid autumn and winter. At Los Tuxtlas this tree species produces large crops of ripe fruits that attract up to 52 bird

species (E. Figuroa unpublished data), but fruit dispersal depends strongly on members of the Turdidae family and migratory birds. *Hylocichla mustelina* behaves as a legitimate seed disperser, and accomplishes long-distance seed dispersal in the area (Figuroa et al., 2009). *D. arboreus* is a common pioneer species in tropical forests and requires canopy gaps to reach reproductive maturity (Martínez-Ramos, 1985). Because this species produces numerous fruits, it is considered that has good reproduction but poor seedling recruitment (*sensu* Bongers et al., 1988; Martínez-Ramos and Soto-Castro, 1993).

This research was conducted at Los Tuxtlas Biological Research Station (LTBS hereafter) and in fragments of rain forest at its vicinity of it. The LTBS is located within the Los Tuxtlas Biosphere Reserve in southeastern Veracruz, Mexico. The region is of biogeographical importance because it is close to the boreal limit of the high evergreen rain forest in the Americas (Rzedowski, 1963), and it has been heavily deforested over the last 40 years.

Nine populations of *D. arboreus* were chosen for the study (Fig. 1, Table 1), three sites are located in continuous forest (Estación, Laguna, and Estación-Laguna), and five are in fragments of rain forest of different area (3, 40, 60 and 150 ha). Also, trees in corridors were sampled throughout the roads connecting the fragments (living fences, isolated trees, or riparian remnants; 2.3 ha; Table 1). Because *D. arboreus* is a long-lived tree, reproductive individuals in fragments preceded fragmentation and thus the potential impact of it upon genetic variation and structure could be equivocal. For this reason, efforts were made to collect juvenile and seedling individuals in each sampled site as to represent the post-fragmentation generation. Because *D. arboreus* regenerates preferentially in light-gaps of the forest young individuals are very rare.

We collected young leaves of all available individuals of *D. arboreus* per population (a total of 219 individuals, 151 adults and 68 juvenile). The minimum number of analyzed individuals was ten from the population Santa Marta, and the maximum number of individuals was 42 from the Chepe fragment; the average number of individuals per population was 24 (Table 2).

The leaves were stored, labelled and frozen in liquid nitrogen and transferred to storage at -70° C. Genomic DNA was extracted using a modified CTAB technique (Doyle and Doyle, 1987). The tissue was ground to a fine powder using liquid nitrogen in a mortar. The quality and concentration of DNA were estimated on 0.7% agarose gels using a λ DNA marker (Invitrogen 25250-010™). For some samples were necessary to confirm the DNA concentration using a spectrophotometer (Gene Quant pro; Amersham Biosciencias), and all samples were adjusted to a concentration of 10ng/ μ l and purified with RNase (10 mg/ml; SIGMA R4875™) and incubated at 37°C during one hour.

The DNA was amplified with PCR using primers of Inter-Simple Sequence Repeats (ISSR; elaborated by Invitrogen): 808 (17 bands, 234-1,186 bp, (AG)₈ C); 809 (19 bands, 215-1,360 bp, (AG)₈ G); 811(20 bands, 238-1,520 bp, (GA)₈ C); 840 (19 bands, 146-1,236 bp, (GA)₈ YT). Amplification reactions were performed in a total volume of 12 μ l containing 2 μ l of template DNA [20 ng], 4 μ l of primer and 6 μ l of ReadyMix™ (Taq PCR Reaction SIGMA P4600™). The thermal cycle program was run on an Applied Biosystems 2720 (Thermal Cycler), with the following program: 94°C (2 min); 35 cycles (94°C, 30 sec; 46°C, 35 sec; 72°C, 2 min); 72°C (7 min); 4° C. For each primer, controls were included to verify repeatability of results.

Amplified products were electrophoresed in 2% agarose gels with TBE 1X buffer at 120V for 3.5 h, and stained with ethidium bromide. The pattern of ISSR bands was visualized and photographed under UV light in a transilluminator. Molecular mass of the obtained bands was estimated by comparison with 1 Kbplus ladder (100 to 12,000 bp Invitrogen 10787-018™).

The gel reading was made manually and the bands were scored as present or absent; a matrix of ISSRs bands was constructed. We assumed that each band represented a single biallelic locus in Hardy-Weinberg equilibrium, and the presence or absence of bands can be transformed into allelic frequencies. For the analysis, we used exclusively the data of those individuals whose PCR products were amplified for all primers. The matrix was analyzed with the program Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA; using Lynch and Milligans' correction) ver. 1.3 (Miller, 1997) and the program

Population Genetic Analyses (POPGENE) ver. 1.31 (Yeh et al., 1997). Analyses were executed including all individuals in each population regardless their life stage, and separate analyses were performed for adult (pre-fragmentation) and young plants (post-fragmentation).

For each population, we estimated genetic diversity (h), Shannon's index of phenotypic diversity (I) and percentage of polymorphism (% P). To test for significant differences in genetic diversity (h) among populations, we performed ANOVA (one-way), and to compare the mean values of genetic diversity we used the test of LS Fisher (Least Squares Means). Both analyses were performed in the program Data Analysis Software System (STATISTICA) ver. 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

To determine the population differentiation of *D. arboreus*, we used Lynch and Milligan's F_{st} or the coefficient of coancestry (θ), because is a better estimate for dominant data (Culley, 2009). All values of genetic differentiation have a theoretical minimum of 0 (no genetic divergence) and a theoretical maximum of 1 (fixation for alternative alleles in different populations).

We inferred the gene flow between populations applying a Bayesian clustering algorithm implemented in the program Structure (Pritchard et al., 2000). After examining various burn-in lengths, we observed that a chain length of 500,000 iterations with 10^6 Markov chain Monte Carlo (MCMC) was suitable to explore the population structure letting that the number of populations (K) varied between 1 and 10. We estimate the true number of clusters according to Evanno et al. (2005). We used the noadmixture model with allele frequencies correlated among populations (Falush et al., 2003).

The resulting groups in the program Structure (Pritchard et al., 2000) were analyzed constructing a dendrogram based on UPGMA (Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic Averaging) model and euclidean distances, and using AMOVA in Arlequin version 2.0 program (Schneider et al., 2000) to determine the partitioning on genetic variation withing, and among these groups. The levels of genetic variation were measured by Φ_{CT} , which refers to differences among groups, among populations within groups by Φ_{SC} and within population (Φ_{ST}).

Genetic distances among populations were calculated using Nei's (1972) method. This method directly estimates the genetic differences among pairs of populations based on allelic differentiation. The isolation by distance model was tested by correlating the matrices of genetic and geographic distances among populations using a Mantel test implemented in the program TFPGA. The geographical distances were calculated using Google Earth (Image © 2006, Terra metrics).

Results

Eighty percent of the amplified bands were polymorphic. The percentage of polymorphic bands ranged from 54.7% (Santa Marta site) up to 78.7% (Huber site) (Table 2). The average genetic diversity (h) for all populations was 0.253 ± 0.184 , while at species level this value was of 0.280 ± 0.169 . The Santa Marta population had the lowest h , whereas the Huber (LSD; $P = 0.025$, d.f. = 666) and Chepe populations (LSD; $P = 0.038$, d.f. = 666) (Table 2) had the highest. The Shannon index values ranged from 0.326 at Santa Marta to 0.422 at the Huber population (Table 2).

Populations of *D. arboreus* showed low structuring. The populational differentiation estimated was $\theta = 0.062$ ($\chi^2 = 696.8$; d.f. = 150, $P = 0.0000$). We observed a moderate genetic differentiation in juvenile $\theta = 0.15$ ($\chi^2 = 696.8$; d.f. = 150, $P = 0.0000$), whereas adults had a low genetic differentiation $\theta = 0.08$ ($\chi^2 = 588.1$; d.f. = 150, $P = 0.0000$). The majority of genetic variation occurred within populations (91.56%). In contrast, the minimum partitions of genetic variation resided among populations within groups (5.7%), and among groups (2.75%). All cases were significant (Table 3).

The average genetic distance among all populations was 0.034 ± 0.013 (36 pairwise comparisons). The range of the genetic distances among populations varied from 0.013 to 0.063, and a positive relationship between the geographic and genetic distances was found (Mantel's test: $r = 0.7175$, $P = 0.029$). However, this relationship is highly influenced by the Santa Marta population, since when this population was removed the average of the geographic distance was reduced from

11.97 to 2.87 Km (Table 4), and the relationship between the geographic and genetic distances was not significant (Mantel's test: $r = 0.1549$, $P = 0.262$).

The dendrogram shows two genetically distinct subgroups. In general terms, one subgroup included individuals from the populations Cerro Borrego, Estación, Playa and Laguna, whereas the other subgroup included the individuals from Estación-Laguna, Chepe, Huber, and Santa Marta (Fig. 2). Nevertheless each one of these populations included individuals with different percentage of assignment to both subgroups on the base of their ancestry (Fig. 3).

Adult vs. Juvenile Individuals

The average genetic diversity (h) for adults was 0.239 ± 0.19 , while for juvenile was 0.199 ± 0.196 . The Huber adults and Chepe juvenile had the highest average genetic diversity (Fig. 4). In Playa, Estación and Chepe populations the genetic diversity was higher in juvenile than in adults plants (Fig. 4). The Santa Marta and Corredor juvenile had the lowest average genetic diversity; however, when at random all samples of adults were reduced to the size of juvenile samples from each population (Leberg 2002), an effect on Santa Marta and Corredor populationes was found. Therefore and due to the small sample size to juvenile the result of this analysis should be interpreted cautiously.

Discussion

Despite the rain forest at Los Tuxtlas region has been drastically reduced and fragmented, our results show that *Dendropanax arboreus* possess high levels of genetic diversity, comparable to the values found in other tropical trees, with an outcrossing mating system and seed dispersal by animals (Hamrick, 1989; Hamrick and Godt, 1996). However, it is possible that the level of genetic diversity has not been reduced in these populations because the fragmentation is recent compared to the species' longevity (Collevatti et al., 2001; Kramer et al., 2008).

Nevertheless, the high levels of genetic variation, the relatively low θ value, the overlap of individuals within two subgroups found for *D. arboreus*, and genetic distances near to zero, suggest that there are currently or there were historically high levels of gene flow. The contemporary gene flow

apparently could be still high between fragments and the continuous forest, because *D. arboreus* have high levels of outcrossing and long distance gene flow via pollen (Schierenbeck et al., 1997) or via seeds (Figueroa et al., 2009). In this respect, the level of genetic connectivity among fragments will depend on the vector, its foraging behaviour and the fragmentation matrix (Aguilar et al., 2008; Kramer et al., 2008). No direct estimates of dispersal via pollen are available for this species, but studies with canopy tree showed pollinization over long distances by moths and bees (Bawa, 1990). However, we suggest that at Los Tuxtlas the ability of birds as effective dispersers to move seeds through the fragmented landscape are maintaining this connectivity (Figueroa et al., 2009).

Also in the region, common elements of the landscape structure are the living fences or border strips, and riparian remnants that might facilitate current gene flow between populations in fragments and continuous forest. *D. arboreus* trees occur at these places and can act as stepping-stones for pollinators and seed dispersers, which are allowing the gene flow among populations (de Almeida and de Carvalho, 2008).

We found that juvenile of three populations showed an increment in genetic diversity (post-fragmentation generation) that the adults (pre-fragmentation generation), that which indicates immigration of new alleles via pollen (Eguiarte et al., 1992). This result agrees with the idea that the heterozygosity in long-lived species subject to a fragmentation of less than 50 years is not affected (Aguilar et al., 2008), as it is the case of *D. arboreus*. However, reductions in genetic diversity by fragmentation to long term, would limit the capacity of populations to respond to continuous changes in the environment (Young et al., 1996). In this respect, also some populations showed a reduction in genetic diversity in juvenile, suggesting an ongoing genetic change driven by habitat fragmentation. A small sample size to juvenile, nonetheless, can not be ruled out as an alternative explanation to the observed (Leberg, 2002), for what is required to collected more individuals juvenile or seedling of *D. arboreus*. Moreover, genetic signals of fragmentation likely require several generations to appear,

perhaps hundreds of years in the case of long-lived tree species (Aguilar et al., 2008; Kramer et al., 2008).

In this study, we show that genetic variation in *D. arboreus* at Los Tuxtlas is mostly within populations rather than among populations. This value (91.5%) is similar to those obtained in other studies of outcrossing tree species in fragmented landscape using dominant markers; for example, in *Swietenia macrophylla*, 87.9% of diversity was maintained within populations (Gillies et al., 1999), and 87.7% within populations of *Plathymenia reticulata* (Lacerda et al., 2001), and it is consistent with predictions for animal-dispersed species that exhibit a very high proportion of genetic variation within populations typically >70% (Hamrick et al., 1993).

D. arboreus shows low genetic structure, but this value is higher than the estimated for populations of this species in Costa Rica ($\theta_{LT} = 0.062$ vs. $\theta_{CR} = 0.023$; Schierenbeck et al., 1997), and for understory palms or other tree species at Los Tuxtlas (e.g. Eguiarte et al, 1992; Pérez-Naser et al., 1993; Luna et al., 2007; Aguilar 2008) including pioneer tree species (e.g. Álvarez-Buylla and Garay, 1994). In almost all these cases the plants are dispersed by birds, by which the lack of differentiation among fragments at Los Tuxtlas may reflect the effectiveness of seed dispersal over distances of several kilometers.

This work agrees with Kramer et al. (2008), who suggest that fragment boundaries do not represented boundaries for populations of trees because they benefit from long-distance seed dispersal and/or pollen. There is a general tendency that closely situated populations are genetically more similar, and that occur a pattern of isolation by distance (Álvarez-Buylla and Garay, 1994), but in *D. arboreus* a clear pattern of isolation by distance it was not observed. The results on population structure are complex, and it could be that the current populations are fragments of a much larger population most of which has disappeared, or that the populations have been derived from another in the fairly recent past. However another explanation is that as a pionner species, *D. arboreus* grows only in open sites such gaps created by tree falls inside natural or pristine forest, where the populations are scattered

groups of even age individuals. However, currently Los Tuxtlas is a region affected by deforestation and human activities, where in perturbed sites it could be that this species grows in higher densities than in pristine forest, but are necessary other studies to corroborate this idea. Finally, the used markers do not permit determine whether population of *D. arboreus* at Los Tuxtlas is or not in equilibrium. In future studies the use of more powerful markers could help to understand well the evolutionary dynamics of this tropical tree in a fragmented landscape.

Acknowledgements

We tanks to two anonymous reviewers, who provided valuable comments to the manuscript. Financial support was provided by a CONACyT grant to J. Núñez-Farfán (SEMARNAT-CONACYT- 0355). We are grateful to Laura Márquez-Valdelamar and Fabiola Ramírez for technical advice. G. García for comments on the manuscript. Thanks to Braulio Gómez Chagala, S. Cuartas-Hernández and A. Montero for valuable field assistance. We thank Rosamond Coates for advice regarding *Dendropanax*. E. Figueroa thanks to CONACYT (Scholarship 124859) and to the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

References

- Aguilar A. B. 2008. Efecto de la fragmentación del hábitat en la genética poblacional de la palma *Chamaedorea alternans*(Wendl.) Arecaceae en la selva tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Aguilar R., Quesada M., Ashworth L., Herrerias-Diego Y., and Lobo J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17:5177-5188.
- Álvarez-Buylla E. R., and Garay A. A. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48(2):437-453.

- Bacles C., Lowe A. and Ennos R. 2004. Genetic effects of chronic habitat fragmentation on tree species: the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape. *Molecular Ecology* 13:573-584.
- Bacles C., Lowe A. and Ennos R. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science* 311:628.
- Bawa K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:399-422.
- Bawa K. S., Perry D. R. and Beach H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany* 72:346-356.
- Bongers F., Popma J., Meave del Castillo J. and Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-80.
- Bruederle L., Tomback D., Kelly K. and Hardwick R. 1998. Population genetic structure in a bird-dispersed pine *Pinus albicaulis* (Pinaceae). *Canadian Journal of Botany* 76:83-90.
- Chase M., Boshier D. and Bawa K. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. I. Genetic variation in natural populations. *American Journal of Botany* 82:468-475.
- Chung M., Chung M. Y., Oh G. and Epperson B. 2000. Spatial genetic structure in a *Neolitsea sericea* population (Lauraceae). *Heredity* 85:490-497.
- Collevatti R., Grattapaglia D. and Hay J. 2001. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. *Molecular Ecology* 10:349-356.
- Couvet D. 2002. Deleterious effects of restricted gene flow in fragmented populations. *Conservation Biology* 16:369-376.
- Culley T. 2009. Population Genetic Analysis of ISSR Data. <http://bioweb.ad.uc.edu/faculty/culley/Protocols/Population%20Genetic%Analysis%20of%20ISSR%20Data>. Access august 2009.

- de Almeida F. and de Carvalho D. 2008. Genetic structure of an insect-pollinated and bird-dispersed tropical tree in vegetation fragments and corridors: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 17:2305-2321.
- Dick C., Hardy O., Jones A. and Petit R. 2008. Spatial scales of pollen and seed-mediated gene flow in tropical rain forest trees. *Tropical Plant Biology* 1:20-33.
- Doyle J. J. and Doyle J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11-15.
- Eguiarte L. E., Pérez-Nasser N., and Piñero D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and Conservation. *Heredity* 69:217-228
- Ellstrand N. and Elam D. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:217-242.
- Evanno G., Regnaut S. and Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14:2611-2620.
- Falush D., Stephens M, and Pritchard J. K. 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7:574-578.
- Figueroa-Esquivel E. M., Puebla-Olivares F., Godínez-Álvarez H., and Núñez-Farfán J. 2009. Seed dispersal effectiveness by understory birds on *Dendropanax arboreus* in a fragmented landscape. *Biodiversity Conservation*. DOI 10.1007/s10531-009-9645-z.
- Gaiotto F., Grattapaglia D. and Vencovsky R. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Heredity* 94:399-406.
- Gauer L. and Cavalli S. 2000. Genetic variation in natural populations of maté (*Ilex paraguariensis* A. St.-Hi., Aquifoliaceae) using RAPD markers. *Heredity* 84:647-656.
- Gibson P. and Wheelwright N. 1995. Genetic structure in a population of a tropical tree *Ocotea tenera* (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia* 103:49-54.

- Gillies A. C. M., Cornelius J. P., Newton A. C., Navarro A., Hernández M., and Wilson J. 1999. Genetic variation in Costa Rica populations of the tropical timber species *Cedrela odorata* L., assessed using RAPDs. *Molecular Ecology* 6:1133-1145.
- Hall P., Walker S. and Bawa K. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10:757-768.
- Hamilton M. 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature* 401:129-130.
- Hamrick J. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. *In Isozymes in plant biology*, Soltis D. and Soltis P. (eds), Oregon: Dioscorides Press, p 87-105.
- Hamrick J., Murawski D. and Nason J. 1993. The influence of seeds dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* 107/108:281-297.
- Hamrick J. and Godt M. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351:1291-1298.
- Hamrick J. and Nason J. 1996. Consequences of dispersal in plants. *In Population dynamics in Ecological Space and Time*, Rhodes O, Chesson R and Smith M (eds), Chicago: Chicago Press, p 203-236.
- Ibarra-Manríquez G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Image. 2006. Google Earth TerraMetrics version 4.0 <http://earth.google.com>.
- Jordano P. and Godoy J. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9:293-1305.
- Kramer A. T., Ison J. L., Ashley M. V., and Howe H. F. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22(4):878-885.

- Lacerda D. R., Acedo M. D. P., Lemos Filho J. P., and Lovato M. B. 2001. Genetic diversity and structure of natural populations of *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae), a tropical tree from the Brazilian Cerrado. *Molecular Ecology* 10: 1143-1152.
- Leberg P. L. 2002. Estimating allelic richness: effects of sample size and bottlenecks. *Molecular Ecology* 11:2445-2449.
- Loiselle B. A., Sork V. L., Nason J. and Graham C. 1995a. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82:1420-1425.
- Loiselle B. A., Sork V. L., Nason J. and Graham C. 1995b. Comparison of genetic variation in bird-dispersed shrubs of a tropical wet forest. *Biotropica* 27:487-494.
- Loveless M. D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forest* 6:67-94.
- Lowe A., Dossier D., Ward M., Bacles C. and Navarro C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95:255-273.
- Luna R., Epperson B. K., and Oyama K. 2007. High levels of genetic variability and inbreeding in two Neotropical dioecious palms with contrasting life histories. *Heredity* 99:466-476.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. *In* Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, Gómez-Pompa A and del Amo RS (eds) México Vol II, México: CECSA, p 191-239.
- Martínez-Ramos M. and Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108:299-318.
- Miller M. P. 1997. Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA 1.3): a windows program for the allozyme and molecular population genetic data, <http://www.bioweb.usu.edu/mpmbio/index.htm>

- Nason J., Aldrich P. and Hamrick J. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. *In* Tropical Forest Remnants, Laurance W and Bierregaard R (eds), Chicago: The University of Chicago Press, p 304-320.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-292.
- Pennington T. D. and Sarukhán J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2a ed. México: Universidad Nacional Autónoma de México and Fondo de Cultura Económica.
- Pérez-Nasser N., Eguiarte L. E., and Piñero D. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80(1):45-52.
- Pritchard J., Stephens M. and Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Rzedowski J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempreverde en Norteamérica continental. *Vegetatio* 11:173-198.
- Saunders D., Hobbs R. and Margules C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Schierenbeck K., Skupski M., Lieberman D. and Lieberman M. 1997. Population structure and genetic diversity in four tropical tree species in Costa Rica. *Molecular Ecology* 6:137-144.
- Schnabel A., Nason J. and Hamrick J. 1998. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology* 7:819-832.
- Schneider S., Roessli D. and Excoffier L. 2000. Arlequin: an integrated software package for Population Genetics Data Analysis. Version 2.0. Switzerland: Genetics and Biometry Laboratory, Department of Anthropology, University of Geneva.

- Sork V., Nason J., Campbell D. and Fernandez J. 1999. Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 14:219-224.
- StatSoft, Inc. 2001. Data Analysis Software System version 6.0 (STATISTICA).
- Templeton A., Shaw K., Routman E. and Davis S. 1990. The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77:13-27.
- Yeh F., Yang R., Boyle T., Ye Z. and Mao J. 1997. POPGENE, the user friendly shareware for Population Genetic Analysis. Edmonton: Molecular Biology and Biotechnology Center, University of Alberta.
- Young A., Boyle T. and Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11:413-418.

Table 1 - Localities and populations of *Dendropanax arboreus* sampled in continuous forest and fragments at Los Tuxtlas region. C= continuous rain forest; F= fragmented forest.

No.	Population	Habitat	Latitude (N)	Longitude (W)	Area (ha)
1	Estación	C	18°35'4.0"	95°4'34.2"	640
2	Estación-Laguna	C	18°35'19.5"	95°5'52.8"	640
3	Laguna	C	18°35'46.9"	95°5'21.9"	640
4	Huber	F	18°36'31.6"	95°5'46.9"	150
5	Santa Marta	F	18°21'46.9"	94°48'32.7"	60
6	Chepe	F	18°37'12.6"	95°4'57.7"	40
7	Cerro Borrego	F	18°37'9.4"	95°5'9.3"	40
8	Playa	F	18°35'13.6"	95°3'33.2"	3
9	Corredor	F	-----	-----	2.3

Table 2 - Genetic variation of each population of *Dendropanax arboreus* at Los Tuxtlas Biosphere Reserve. N = number of analyzed individuals; h = genetic diversity (mean \pm standard deviation); I = Shannon's index; P (%) = proportion of polymorphic loci. Values with different letter are significantly different at $p < 0.05$.

Population	N	$h \pm S. D.$	I	P (%)
Santa Marta	10	0.213 ± 0.194^a	0.326	54.7
Laguna*	14	$0.246 \pm 0.188^{a,b}$	0.376	69.3
Cerro Borrego	25	$0.247 \pm 0.189^{a,b}$	0.374	66.7
Estación-Laguna*	16	$0.249 \pm 0.172^{a,b}$	0.386	77.3
Corredor	20	$0.250 \pm 0.185^{a,b}$	0.382	72.0
Playa	23	$0.255 \pm 0.186^{a,b}$	0.387	69.3
Estación*	36	$0.260 \pm 0.180^{a,b}$	0.398	72.0
Chepe	42	0.275 ± 0.190^b	0.413	72.0
Huber	33	0.280 ± 0.176^b	0.422	78.7
Mean _{pop}	24	0.253 ± 0.184	0.385	70.2
Species level	219	0.280 ± 0.169	0.430	80.0

* continuous forest

Table 3 - Hierarchical analysis of molecular variance (AMOVA) of *Dendropanax arboreus*

populations from Los Tuxtlas region. ^a significant test after 1,023 permutations; * significant $p \leq 0.05$.

Source of Variation	d.f.	Sum of Squares	Variance components	% of variation	Statistical Φ^a
Among groups	1	63.1	0.312	2.75	$\Phi_{CT} = 0.02748^*$
Among populations/ within groups	7	177.1	0.646	5.75	$\Phi_{SC} = 0.05856^*$
Within populations	210	2 182.8	10.39	91.5	$\Phi_{ST} = 0.08443^*$
Total	218	2 423.0	11.35		

Table 4 – Geographical distances (km, above diagonal) and genetic distance (below diagonal) among nine populations of *Dendropanax arboreus* from Los Tuxtlas region. 1 = Cerro Borrego, 2 = Estación-Laguna, 3 = Corredor, 4 = Playa, 5 = Estación, 6 = Laguna, 7 = Huber, 8 = Santa Marta, 9 = Chepe.

Population	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	***	3.62	-	4.51	3.98	2.56	1.6	40.86	0.32
2	0.035	***	-	4.11	2.36	1.24	2.21	39.27	3.81
3	0.022	0.036	***	-	-	-	-	-	-
4	0.021	0.037	0.028	***	1.84	3.41	4.64	36.2	4.45
5	0.013	0.027	0.016	0.014	***	1.94	3.44	37.42	4.02
6	0.030	0.023	0.027	0.026	0.015	***	1.57	39.57	2.71
7	0.044	0.034	0.044	0.043	0.032	0.037	***	40.77	1.92
8	0.058	0.032	0.052	0.053	0.049	0.046	0.049	***	40.7
9	0.022	0.037	0.047	0.031	0.022	0.036	0.030	0.063	***

Figure 1 - Populations of *Dendropanax arboreus* sampled at Los Tuxtlas Biosphere Reserve. 1 = Estación; 2 = Estación-Laguna; 3 = Laguna; 4 = Huber; 5 = Santa Marta; 6 = Chepe; 7 = Cerro Borrego; 8 = Playa. ◆, continuous forest populations; ■, fragment forest populations.

Figure 2 –Dendrogram based on UPGMA and constructed using groups derived from an analysis of Structure in nine populations of *Dendropanax arboreus*; * continuous forest. The pies represent the proportion of ancestry in each population.

Figure 3 – Genetic structure and gene flow of *Dendropanax arboreus*. Each individual is represented by a vertical bar, and fractional membership in each of the subgroups is indicated by color/shade.

Figure 4 – Average genetic diversity of juvenile and adults individuals in each population of *Dendropanax arboreus* at Los Tuxtlas region.

Figure 1

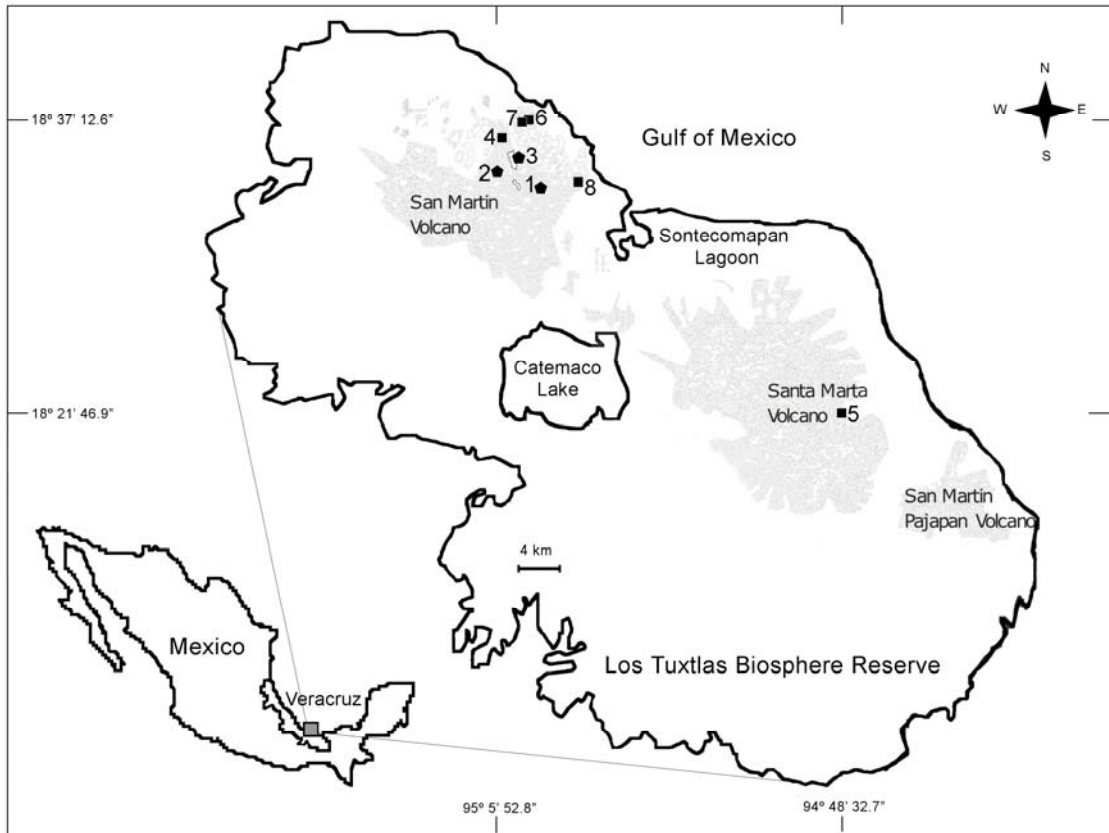


Figure 2

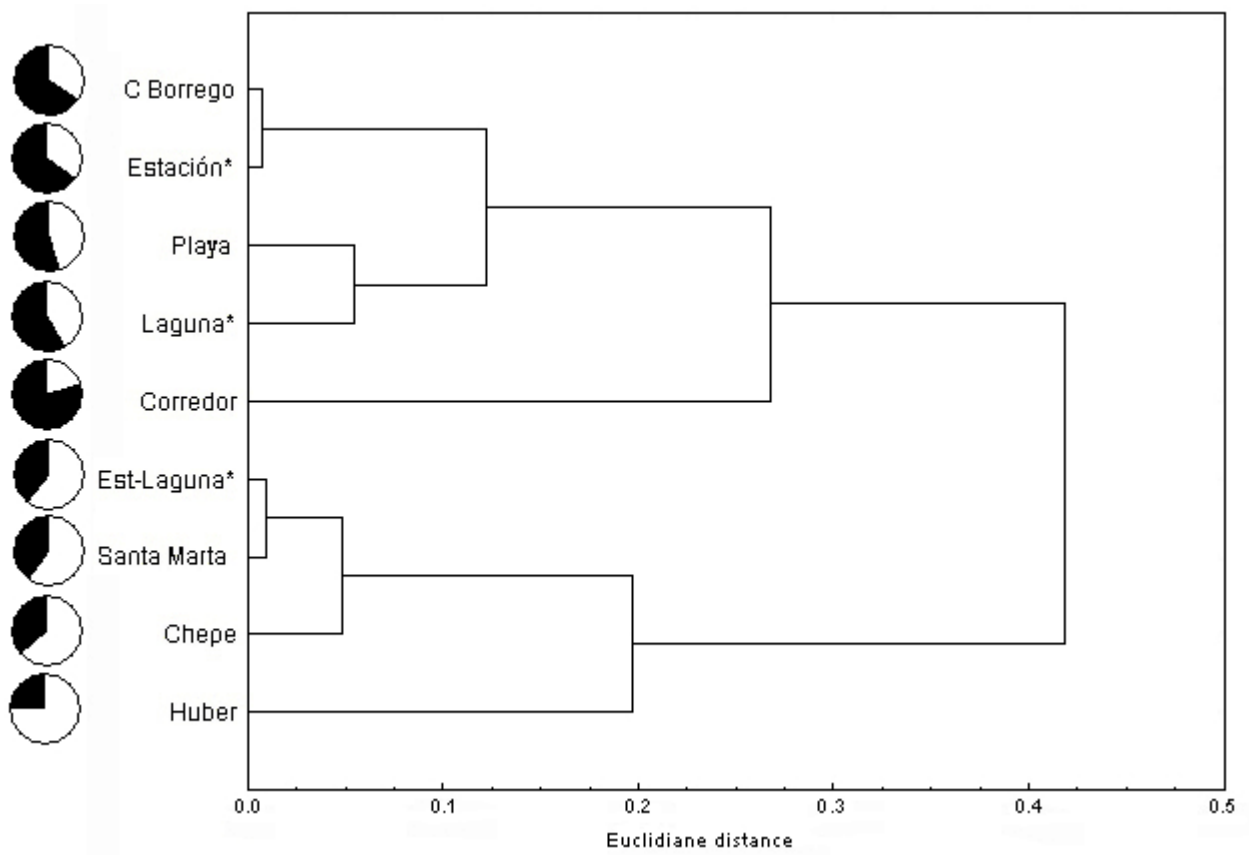


Figure 3

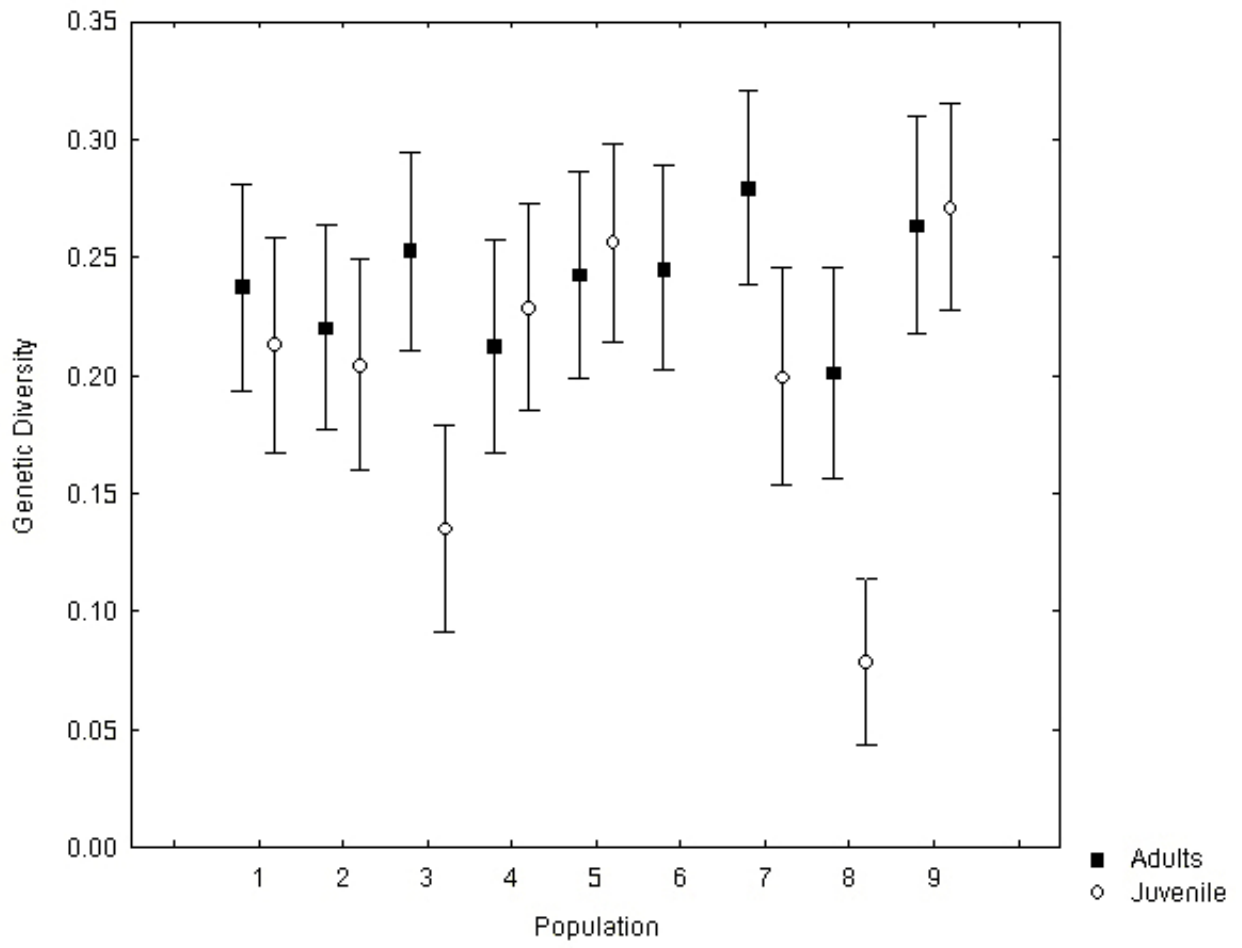
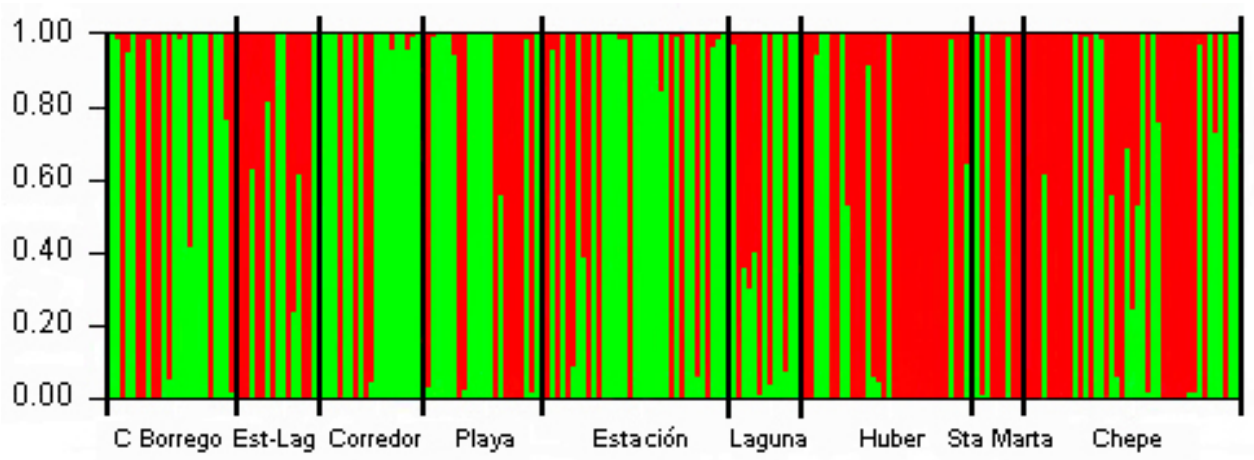


Figure 4.



DISCUSIÓN GENERAL

En los trópicos la dispersión de semillas por animales es de gran importancia, ya que una alta proporción (50-90%) de árboles y arbustos son dispersados por vertebrados frugívoros, y dentro de estos frugívoros las aves son consideradas entre los dispersores más importantes (Howe & Smallwood 1982). No obstante las aves difieren considerablemente en su efectividad como dispersores (Schupp 1993) afectando diversos parámetros demográficos y genéticos, y por consiguiente, el establecimiento de diferentes especies de plantas (Jordano & Schupp 2000). Sin embargo estudios específicos sobre el papel de las aves dispersoras en la conformación de la estructura genética son escasos (Jordano & Godoy 2002), mientras que en la mayoría de ellos este aspecto sólo es inferido (p. ej. Hamrick *et al.* 1993, Chung *et al.* 2000, Collevatti 2001, Gaiotto *et al.* 2003, de Almeida & de Carvalho 2008).

La dispersión efectiva de semillas a largas distancias por aves, es un proceso clave en la dinámica poblacional de *Dendropanax arboreus*. Nuestros resultados muestran que el uso de hábitat y comportamiento de los frugívoros influye grandemente en la estructura genética, incrementando el vecindario genético y reduciendo la diferenciación entre las poblaciones. De esta manera los límites de los fragmentos aparentemente no representan los límites para las poblaciones de este árbol (Kramer *et al.* 2008), pues el flujo génico a través de la dispersión de semillas por aves mantiene la conectividad genética de las diferentes poblaciones en Los Tuxtlas. Con respecto a la conectividad, cabe resaltar que la presencia de corredores ribereños y cercas vivas, ayudan a mantener este contacto entre todos los elementos del paisaje (de Almeida & de Carvalho 2008) (selva continua y los fragmentos), facilitando el movimiento de los genes a través de vectores tanto polinizadores como dispersores de *D. arboreus*.

El alto flujo génico encontrado puede ser explicado considerando la combinación de diversos aspectos, pero aparentemente uno de los principales mecanismos que está dirigiendo este proceso es el comportamiento de forrajeo de los frugívoros (Jordano & Godoy 2000, Jordano & Schupp 2000), por lo que el intercambio genético entre las poblaciones dependerá de las aves que actúen como vector y su tolerancia a la fragmentación (Aguilar *et al.* 2008, Kramer *et al.* 2008). En Los Tuxtlas el consumo de

frutos de *D. arboreus* por aves ha sido ampliamente documentado (ver Anexo I), e incluyen aves generalistas y oportunistas que consumen las altas cosechas de estos frutos (Snow 1981, Guevara *et al.* 1997). Sin embargo, nuestro trabajo muestra de acuerdo a Loiselle & Blake (1999), Wenny (2001) y Jordano *et al.* (2007), que sólo un pequeño grupo de aves de sotobosque constituido por Túrpidos (Capítulo I) y migratorios (Anexo II) es responsable de manera legítima de dispersar las semillas de *D. arboreus*. En otros estudios también se ha demostrado la ocurrencia de dispersores legítimos dentro de un gran grupo de aves oportunistas, por ejemplo Loiselle *et al.* (1995) encontraron que aves de la familia Pipridae, particularmente las hembras, se alimentan de frutos de dos especies *Phychotria*, y que al desplazarse por el sotobosque visitando los “leks” de los machos depositan las semillas a largas distancias, contribuyendo a que ambas especies de arbustos tropicales tengan altos niveles de variación genética e intenso flujo génico.

Es importante mencionar que no se descarta la posibilidad de que otras aves del dosel como *Ramphastos sulfuratus*, las dos especies del género *Tityra* o *Psaracolius montezumae* jueguen un papel importante en la conformación de la estructura genética de *D. arboreus*. Esto se debe a la alta disponibilidad de frutos que son consumidos por estas aves, las cuales son capaces de desplazarse grandes distancias a través del paisaje (Guevara & Laborde 1993, Graham 2001, Graham *et al.* 2002) favoreciendo el flujo génico de este árbol tropical (Anexo I). Sin embargo, debido a la dificultad de estimar la abundancia relativa de estas aves mediante el uso de redes, y la dificultad de obtener muestras fecales para determinar el porcentaje de germinación, los frugívoros del dosel quedaron fuera de nuestro análisis de efectividad.

Por el contrario, considerando la actividad y comportamiento post-forrajeo, otras especies frugívoras fueron descartadas del análisis al considerar que contribuyen con una dispersión de semillas local y que por tanto restringen el flujo génico, tal es el caso de aves que “maceran” los frutos y depositan las semillas debajo de la planta madre (p. ej. *Thraupis abbas* aunque fue el visitante más frecuente, o *Icterus galbula*), o aquellas especies de aves que permanecen mucho tiempo sobre o en la

proximidad de los mismos árboles donde se alimentan (p. ej. papamoscas como *Pitangus sulphuratus* o *Megarynchus pitangua*), lo que incrementa la posibilidad de que las semillas sean regurgitadas o defecadas de manera muy local (Pratt & Stiles 1983). Esta idea es consistente con lo encontrado para el arbusto *Henriettea tuberculosa* (Melastomataceae) la cual, aunque exhibe grandes cosechas de frutos, las aves que se alimentan de ellos muestran tiempo cortos de retención intestinal de semillas y permanecen largo tiempo en los arbustos, por lo que las semillas son depositadas cerca de la planta madre restringiendo el flujo génico y evidenciando bajos niveles de variación genética (Loiselle *et al.* 1995). Otras especies como *Amazona autumnalis* u *Ortalis vetula* que indiscutiblemente usan los frutos de *D. arboreus*, tampoco son consideradas como dispersores legítimos (Anexo I), ya que éstas son aves granívoras que dañan o consumen las semillas sin dispersarlas (Levey *et al.* 1994).

En otro sentido, las diferencias observadas en la efectividad de los dispersores entre sitios también pueden explicarse por la accesibilidad y detectabilidad de los frutos (Wheelwright 1991), localización y estructura de la vegetación (Githiru *et al.* 2002), densidad de árboles reproductores, fenología, tamaño y calidad de los frutos (Herrera 1982), así como el nivel de disturbio (Graham *et al.* 2002). Con respecto a la accesibilidad, una de las limitaciones más evidentes para que un ave tenga acceso a los frutos es el tamaño de los mismos (Moermond 1990). En este sentido aunque los frutos de *D. arboreus* son considerados de tamaño mediano, nuestro trabajo cuestiona el papel de especies de aves pequeñas en la dispersión, así por ejemplo parúlidos del género *Dendroica*, que se han sugerido como dispersores (Graham *et al.* 2002) tienen una amplitud de pico que en realidad no les permite acceder a los frutos (E. Figueroa *observ. pers.*).

Por otro lado, es necesario tener en mente que el papel de las aves dentro de la dispersión de semillas es sólo una parte del total de la efectividad de dispersión, ya que si las semillas depositadas en uno u otro fragmento han sido “efectivamente dispersadas” depende de que una semilla llegue al estado adulto y se reproduzca (Schupp 1993). Se ha sugerido entonces que en algunas especies de plantas el establecimiento final de las plántulas está fuertemente limitado por condiciones abióticas, más no por

limitaciones en la diseminación de las semillas, restringiendo el flujo génico (p. ej. Gibson & Wheelwright 1995, Jordano & Godoy 2000).

Así que determinar las consecuencias de la fragmentación en el reclutamiento de nuevos individuos a las poblaciones de *D. arboreus*, requiere de una mejor evaluación del destino de las semillas, así como del establecimiento de plántulas y juveniles. No obstante, lo anterior supera los alcances de este trabajo, más aún cuando se considera que *D. arboreus* es una especie con un mal reclutamiento (*sensu* Bongers *et al.* 1988 y Martínez-Ramos & Soto-Castro 1993). Sin embargo, con base a la evidencia acumulada se perciben dos posibles y quizá contradictorios escenarios respecto al reclutamiento de plántulas y juveniles.

En un primer escenario se percibe, de acuerdo a Loiselle & Blake (1999) que sí la probabilidad de que una planta sobreviva es alta en aquel sitio donde la mayor proporción de adultos ocurren, entonces aparentemente la selva continua (Estación) y el fragmento de 40 ha (Chepe) son los sitios más apropiados para el establecimiento de *D. arboreus*; de hecho ambos sitios presentan una alta diversidad genética y la mayor riqueza y abundancia de aves, sugiriendo que las aves están promoviendo el flujo génico dentro y entre fragmentos.

En un segundo escenario, los eventos de colonización de *D. arboreus* parecen depender de la presencia de claros de selva, donde plántulas y juveniles están bien representados (Martínez-Ramos 1985, Vázquez-Yanes *et al.* 1999). Con respecto a esto último, datos sobre la estructura de clases de ésta especie en tres fragmentos de diferentes tamaños, muestran que el fragmento más pequeño (Playa, 3 ha) tiene una alta densidad de juveniles, la cual decrece cuando el área de los fragmentos incrementa ($r = -0.99$, $p = 0.06$; datos no presentados), por tanto el fragmento pequeño podría ser uno de los mejores sitios para el establecimiento de este árbol tropical quizá por sus condiciones microambientales. Cabe mencionar que especies pioneras como *D. arboreus* se benefician de la apertura natural de claros dentro de selva continua, sin embargo en áreas perturbadas por el hombre una mayor abundancia de juveniles puede ocurrir, como se ha demostrado para otras especies de árboles

pioneros (Álvarez-Buylla & Garay 1994), debido a una mayor número de claros, tamaño de claros, cantidad y calidad de la luz, entre otros (Levey 1988, Melo *et al.* 2006), promoviendo junto con otros factores una menor diferenciación genética, por lo que estudios más profundos son necesarios para evaluar estos dos escenarios.

Dentro del ciclo de vida de *Dendropanax arboreus* la dispersión de semillas es sólo un proceso. Sin embargo, es posible que otros procesos como la polinización y la depredación de semillas (ver Anexo III) afecten el éxito reproductivo de este árbol, los cuales podrían explicar la moderada estructura genética observada en los juveniles. No se tiene estimaciones directas de la polinización sobre esta especie, pero se ha observado en otros árboles tropicales considerados autoincompatibles y con entrecruzamiento (Hamrick *et al.* 1992) y donde la polinización es a largas distancias por polillas y abejas (Bawa 1990), que éstos presentan un alto nivel de variación genética y baja diferenciación (Schierenbeck *et al.* 1997), lo que concuerda con lo observado en este trabajo para *D. arboreus*; sin embargo estudios futuros sobre este tema son necesarios.

Por otra parte con respecto a la depredación de los frutos, Herrerías-Diego *et al.* (2008) observaron en *Ceiba aesculifolia* que la depredación pre-dispersión por insectos (Hemiptera) es más alta en selva continua que en fragmentos. Esto se observa parcialmente en *D. arboreus*, ya que como recurso, los individuos de esta especie están espacial y temporalmente agregados en la selva continua, dificultando la capacidad de desplazamiento de sus depredadores a poblaciones fragmentadas, por lo que la depredación pre-dispersión podría estar limitando el reclutamiento de nuevos individuos y por ende afectando el éxito reproductivo de *D. arboreus*, como se ha observado en otros estudios similares (ver Chacoff *et al.* 2004, Herrerías-Diego *et al.* 2008).

Comparación con otras especies en Los Tuxtlas

Álvarez-Buylla & Garay (1994) mencionan que las comparaciones entre estudios deben ser consideradas cautelosamente porque el número de loci, el número de individuos, las poblaciones muestreadas, escalas espaciales, distancia entre poblaciones, marcadores usados (Nybom 2004), y la misma biología reproductiva de las especies (Hamrick & Godt 1996), pueden afectar las estimaciones de la estructura genética de las poblaciones, pero esta comparación puede permitir entender los efectos de la fragmentación en uno de los relictos más importantes de la selva alta perennifolia en México.

En particular la variación genética de *Dendropanax arboreus* es similar y en muchos casos presenta valores más altos de lo esperado para árboles tropicales (Loveless 1992). Para 13 especies en Los Tuxtlas el polimorfismo varía entre 31.8% (*Astrocaryum mexicanum* Eguiarte *et al.* 1992) hasta 96.3% (*Chamaedorea tepejilote* Luna *et al.* 2007), con una diversidad genética que varía entre 0.153 (*A. mexicanum* Eguiarte *et al.* 1992) hasta 0.495 (*Psychotria faxlucens* Pérez-Naser *et al.* 1993) (ver Tabla I).

En general en Los Tuxtlas muchas de las especies muestran bajos niveles de diferenciación genética entre poblaciones, esto es, las poblaciones comparten una alta proporción de la variación genética, al igual que para *D. arboreus*. Aunque los valores de diferenciación genética (θ) de este último en realidad son intermedios entre los valores de F_{st} , G_{st} y θ de la mayoría de las palmas, pues estos tienden a ser muy bajos; pero son más bajos que los encontrados para la hierba *Dieffenbachia seguine* (Cuartas-Hernández & Núñez-Farfán 2006) y el árbol *Sideroxylum portoricense* (Toledo 2007), pues estos tienden a ser muy altos (ver Tabla I). Los valores varían de 0.009 (en semillas de *A. mexicanum* Eguiarte *et al.* 1992) hasta 0.375 (en poblaciones fragmentadas de *S. portoricense* Toledo 2007).

Es interesante que las especies dispersadas por animales exhiben una alta proporción de la variación genética dentro de las poblaciones, típicamente más del 75% (Hamrick *et al.* 1993), y por consiguiente la diferenciación entre poblaciones tiende a ser de baja a moderada (10-20%), y

usualmente esto se ha observado en especies con entrecruzamiento (Hamrick & Godt 1996, Lacerda *et al.* 2001). En Los Tuxtlas, *D. arboreus* y la mayoría de las especies son consistentes con esta predicción.

En general, se considera que hay un alto flujo génico por gran movimiento de polen (p. ej. en *A. mexicanum* Eguiarte *et al.* 1992), por dispersión de semillas a largas distancias (p. ej. *D. arboreus* este trabajo, *Chamaedorea ernesti-augustii* Cibrián 2007; *Chamaedorea alternans* Otero 1998); o por ambos (p. ej. *Cecropia obtusifolia* Álvarez-Buylla & Garay 1994). Pero por el contrario, hay poblaciones que se diferencian grandemente tal es el caso de *D. seguine* (Cuartas-Hernández & Núñez-Farfán 2006) quien presenta restringido flujo génico por polen, pues sus polinizadores son muy poco comunes y tienen muy poca movilidad entre fragmentos.

Por otro lado, la fragmentación parece favorecer el flujo génico por polen en *Heliconia uxpanpensis* (Suárez 2007), pues esta especie es favorecida por la presencia de claros y es común en bordes, los polinizadores prefieren visitar fragmentos con éstas características. En *C. alternans* (Aguilar 2008) sugiere que el polen tiene más obstáculos para alcanzar largas distancias y depredación de polen a diferencia de los fragmentos donde el polen podría alcanzar mayores distancias.

Cuando las poblaciones se diferencian grandemente, una reducción en tamaño poblacional deja sólo una muestra pequeña del acervo original y subsecuentemente esas poblaciones continúan perdiendo variación genética o fijando alelos deletéreos debido a la deriva génica (Ellstrand & Elam 1993, Young *et al.* 1996, Neigel 1997). En poblaciones pequeñas la deriva y la endogamia son fuerzas muy relevantes, pero el flujo génico, especialmente en especies longevas puede prevenir la diferenciación (Loveless & Hamrick 1984). Por la naturaleza de los marcadores usados nosotros no pudimos explorar los efectos de la deriva y la endogamia en *D. arboreus*, pero es posible que la gran variación genética observada denoten poca endogamia, como sucede en *P. faxlucens* (Pérez-Nasser *et al.* 1993) y en *Nectandra ambigens* (Chávez 2007). Por el contrario, en algunas palmas la endogamia parece ser muy alta, como en *C. tepejilote* (Luna *et al.* 2007) donde ésta se debe a la dominancia

reproductiva y con ello un flujo génico más restringido; mientras que en *Chamaedorea elatior* (Luna *et al.* 2007) se debe a la baja frecuencia de eventos reproductivos entre individuos y años, formando parches de genotipos muy cercanos espacialmente.

Finalmente, la evidencia presentada muestra que algunas especies de plantas en Los Tuxtlas presentan poblaciones reproductivas que incluyen fragmentos y remanentes de selva (Kramer *et al.* 2008) entre los cuales hay intercambio genético. Cabe resaltar que en la mayoría de éstas especies al parecer las aves están interviniendo fuertemente en el mantenimiento de la diversidad genética, no obstante algunas especies de aves son capaces de moverse a través del paisaje fragmentado (Estrada *et al.* 1993) sin embargo su importancia ha sido pobremente documentada.

Se ha sugerido que varias especies de plantas neotropicales y de zonas templadas han desarrollado estrategias adaptativas que les permiten madurar la mayor parte de sus frutos para atraer para su dispersión, con mayor frecuencia aves migratorias que residentes (Leck 1972, Greenberg 1981, Jordano 1982, Greenberg *et al.* 1995), ya que los migrantes frugívoros son raramente territorialistas en un hábitat particular. Lo anterior podría influir aparentemente en la dispersión de semillas a mayores distancias (Stutchbury & Morton 2001), mismos que contribuyen en el flujo génico y en la disminución de la diferenciación génica ocasionada por la fragmentación.

En plantas la biología reproductiva influye en el flujo génico y en la diferenciación de las poblaciones (Nason *et al.* 1997), pero los sistemas reproductivos en árboles son tan complejos que han marcado el rumbo explicando su gran diversificación en los trópicos (Eguiarte *et al.* 1999). Sin embargo, si a los sistemas reproductivos se integran aspectos del comportamiento de forrajeo y distribución tanto de polinizadores como de dispersores, se adquiere un mejor conocimiento del movimiento de genes dentro y entre poblaciones (Quesada *et al.* 2004), lo cual resulta un tema fundamental sobre el cual deben enfocarse estudios futuros que ayuden a la conservación de bosques y selvas tropicales.

Tabla I. Consecuencias genéticas en hierbas, arbustos y árboles de Los Tuxtlas, Veracruz.

Especie	Variación	Estructura	Flujo	AMOVA	Comentarios	Polinización/ Dispersión	Fuente
<i>Astrocaryum mexicanum</i> (Arecaceae)	P= 31.8% H _{esp} = 0.153	F _{st} = 0.039 (Adu) F _{st} =0.009 (Sem)	Adu = 4.43 Sem = 24.16	—	Baja diferenciación en semillas debido al alto flujo génico por movimiento de polen. Otras fuerzas aumentan la diferenciación en los adultos (selección o deriva).	Insectos (escarabajos)/ Gravedad, roedores (secundariamente)	Eguiarte et al. (1992) Técnica: isoenzimas
<i>Chamaedorea alternans</i> (Arecaceae)	P= 75% Adu H _{esp} = 0.356 P= 89% Plan H _{esp} = 0.34	G _{st} = 0.018 (subpobla) G _{st} = 0.028 (edad)	13.7	—	Elevado nivel de diversidad genética mantenido por flujo génico causado por dispersión de semillas. No se observan efectos por deriva o endogamia	Viento/Aves y posiblemente murciélagos	Otero (1998) Técnica: RAPD
<i>Chamaedorea alternans</i> (Arecaceae)	P= 93.7% H _{obs} = 0.443 (C) H _{obs} = 0.424 (F)	F _{st} = 0.076 (C) F _{st} = 0.098 (F)	C-C= 0.911 C-F= 1.021 F-F= 2.106	83% dentro poblaciones 15% entre poblaciones 2% C vs. F	Efecto positivo en el flujo génico. > endogamia en fragmentos posiblemente por polinización más común entre individuos cercanos, cambios en la proporción de sexos.	Viento, Thysanoptera (inducida)/Gravedad, roedores y aves (secundariamente)	Aguilar (2008) Técnica: isoenzimas
<i>Chamaedorea elatior</i> (Arecaceae)	P= 81.5-88.9% H _{esp} = 0.278-0.342	θ = 0.0315	7.3-7.7	96.7% dentro poblaciones	Baja frecuencia reproductiva entre individuos. Pocas madres producen cada año semillas altamente relacionadas difiriendo entre años, teniendo pequeño tamaño poblacional	Insectos/---	Luna et al (2007) Técnica: isoenzimas
<i>Chamaedorea ernesti-augustii</i> (Arecaceae)	H _{obs} = ~0.25-0.4 H _{esp} = ~0.65-0.7	θ _{st} = 0.0373	Extenso a nivel regional	—	La estructura histórica corresponde a las últimas erupciones volcánicas. La estructura contemporánea independiente del tamaño, forma del fragmento o distancia a la selva, por la dispersión de semillas, y la adaptación de esta especie a paisajes recurrentemente fragmentados.	Insectos (Thysanoptera), viento/Gravedad, aves y mamíferos?	Cibrián (2007) Técnica: microsatélites
<i>Chamaedorea tepejilote</i> (Arecaceae)	P= 92.6-96.3% H _{esp} = 0.385-0.442	θ = 0.152	1.4-1.9	88.2% dentro poblaciones	Gran número de alelos exclusivos indican flujo génico más restringido. Dominancia reproductiva incrementa la similitud entre las nuevas generaciones, incrementando la endogamia	Viento/Gravedad, Aves y murciélagos	Luna et al (2007) Técnica: isoenzimas

Especie	Variación	Estructura	Flujo	AMOVA	Comentarios	Polinización/ Dispersión	Fuente
<i>Heliconia uxpanapensis</i> (Heliconiaceae)	P= 60.2% (global) H= 0.27 P= 70% (C) H= 0.23 P= 86.6% (F) H= 0.29	$\theta = 0.18$ (global) $\theta = 0.229$ (C) $\theta = 0.154$ (F)	Global = 0.83 Selva = 0.61 Frag =1	77.1% dentro poblaciones 22.8% entre poblaciones 0.1% C vs. F	> Diversidad genética en fragmentos por polinizadores que visitan bordes y claros. Posiblemente la dispersión contribuye a baja diferenciación. > área > probabilidad de encontrar alelos diferentes (fragmentos)	Aves (colibríes)/Aves	Suárez (2007) Técnica: ISSR
<i>Dendropanax arboreus</i> (Araliaceae)	P= 80% (global) H= 0.28 P= 65.8% Adu H= 0.239 P= 54.8% Juv H= 0.198	$\theta = 0.06$ (global) $\theta = 0.08$ (Adu) $\theta = 0.15$ (Juv)	3.84 (Adu) 1.52 (Juv)	91.5% dentro poblaciones 5.75% entre poblaciones 2.75% entre grupos	Alto flujo génico por dispersión de semillas permite la conectividad entre poblaciones. Posiblemente no se observan efectos de la fragmentación pues ésta es reciente en comparación con la longevidad de la especie.	Insectos (Abejas, palomillas)/Aves (principalmente Túrpidos)	Este trabajo Técnica: ISSR
<i>Cecropia obtusifolia</i> (Cecropiaceae)	P=72.7% H= 0.24-0.4	$F_{st} = 0.029$	24.94	> dentro poblaciones < entre poblaciones	Las poblaciones recientemente establecidas no están genéticamente diferenciadas de la viejas poblaciones. Alto flujo por dispersión de polen y/o semillas a largas distancias. Selección actuando en algunos loci.	Viento/Aves y mamíferos	Álvarez-Buylla y Garay (1994) Técnica: isoenzimas
<i>Nectandra ambigens</i> (Lauraceae)	$H_{obs} = 0.444$ C $H_{obs} = 0.367$ F	—	—	—	Decrece H de fragmentos vs. selva Alto entrecruzamiento (polinizadores no son afectados). Endogamia no aumenta	Abejas/Gravedad, animales (secundariamente)	Chávez (2007) Técnica: isoenzimas
<i>Psychotria faxlucens</i> (Rubiaceae)	P= 40% H= 0.495	$F_{st} = 0.026$ (Adu) $F_{st} = 0.031$ (Plántulas)	—	> dentro poblaciones < entre poblaciones	Niveles altos de flujo. Altas tasas de entrecruzamiento explican la gran variación genética. Poca endogamia	Mariposas nocturnas/Aves, gravedad	Pérez et al. (1993) Técnica: isoenzimas
<i>Sideroxylum portoricense</i> (Sapotaceae)	P= 94.2% $H_{esp} = 0.349$ C P= 89.5% $H_{esp} = 0.314$ F	$\theta = 0.352$ (C) $\theta = 0.375$ (F)	—	54% dentro poblaciones 44% entre poblaciones 2% C vs. F	—	---/Aves	Toledo (2007) Técnica: ISSR
<i>Dieffenbachia seguine</i> (Araceae)	P= 84.4% (global) $H_{obs} = 0.242$ P= 86.1% (C) $H_{obs} = 0.213$ P= 83.3% (F) $H_{obs} = 0.261$	$F = 0.305$ (global) $F_{st} = 0.315$ (C) $F_{st} = 0.312$ (F)	Global = 0.784 C= 0.874 F=0.724	—	Azarosa diferenciación poblacional y posibles efectos de deriva en pequeños fragmentos. Restringido flujo (por polinizadores) aún en sitios conservados.	Insectos (escarabajos)/Aves	Cuartas & Núñez (2006) Técnica: isoenzimas

Anexo I. Registro de aves consumidoras de *Dendropanax arboreus* en Los Tuxtlas

Familia	Especie	Estatus	Tipo de Frugívoro		
Cracidae	<i>Ortalis vetula</i>	R	SP	1,4,5,6	
Psittacidae	<i>Amazona autumnales</i>	R	SP	5,6	
Trogonidae	<i>Trogon violaceus</i>	R	SD	5,6	
	<i>Trogon collaris</i>	R	SD	3,5,6	
Momotidae	<i>Momotus momota</i>	R	PCSD	5,6	
Ramphastidae	<i>Pteroglossus torquatus</i>	R	SD	2,3,4,5,6	
	<i>Ramphastos sulfuratus</i>	R	SD	2,3,4,5,6	
Picidae	<i>Melanerpes pucherani</i>	R	SD	3,4	
	<i>Melanerpes aurifrons</i>	R	SD	2,3,4,5,6	
	<i>Picus rubiginosus</i>	R	SD	5	
Tyrannidae	<i>Mionectes oleaginous</i>	LM	PCSD	6	
	<i>Myiarchus tuberculifer</i>	R	PCSD	5	
	<i>Pitangus sulphuratus</i>	R	SD	4,5,6	
	<i>Megarynchus pitangua</i>	R	SD	2,3,4,6	
	<i>Myiozetetes similis</i>	R	SD	4,5,6	
Genera incertae sedis	<i>Tyrannus melancholicus</i>	R	SD	5	
	<i>Pachyrhamphus aglaiae</i>	R	SD	3,4,5	
	<i>Tityra semifasciata</i>	R	SD	3,4,5,6	
	<i>Tityra inquisidor</i>	R	SD	5,6	
Cotingidae	<i>Cotinga amabilis</i>	R	SD	5	
Pipridae	<i>Pipra mentales</i>	R	SD	5	
Vireonidae	<i>Vireo griseus</i>	M	SD	5,6	
	<i>Vireo flavifrons</i>	M	SD	2,5	
	<i>Vireo olivaceus</i>	T	SD	2	
Corvidae	<i>Cyanocorax morio</i>	R	SD	4,5,6	
Turdidae	<i>Myadestes unicolor</i>	LM	SD	3	
	<i>Catharus fuscescens</i>	T	SD	6	
	<i>Catharus ustulatus</i>	M	SD	3,6	
	<i>Hylocichla mustelina</i>	M	SD	3,5,6	
	<i>Turdus grayi</i>	R	SD	3,4,5,6	
	<i>Turdus assimilis</i>	LM	SD	3,4,5	
	<i>Dumetella carolinensis</i>	M	SD	1,2,3,5,6	
Mimidae	<i>Parula americana</i>	M	PC	5	
Parulidae	<i>Dendroica petechia</i>	M	PC	5	
	<i>Dendroica magnolia</i>	M	PC	5	
	<i>Dendroica virens</i>	M	PC	5	
	<i>Setophaga ruticilla</i>	M	PC	5	
	<i>Seiurus aurocapilla</i>	M	PCSD	6	
	<i>Icteria virens</i>	M	PCSD	1,5,6	
	Thraupidae	<i>Chlorospingus ophthalmicus</i>	LM	SD	3
		<i>Habia rubica</i>	R	SD	6
<i>Habia fuscicauda</i>		R	SD	3,5	
<i>Piranga rubra</i>		M	SD	3,4,5,6	
<i>Thraupis episcopus</i>		R	PC	6	
<i>Thraupis abbas</i>		R	PC	3,4,5,6	
Cardinalidae	<i>Saltator atriceps</i>	R	PC	2,4,5	
	<i>Pheucticus ludovicianus</i>	M	SP	5	
Icteridae	<i>Dives dives</i>	R	PC	5	
	<i>Icterus gularis</i>	R	PC	5	
	<i>Icterus galbula</i>	M	PC	5,6	
	<i>Psarocolius wagleri</i>	R	SD	3,5	
	<i>Psarocolius montezuma</i>	R	SD	4,5,6	

Taxonomía basada en A.O.U. (1998). Estatus: R = residente ; M = migrante neotropical; T = transitorio; ML = Migratorio Local *sensu* Coates y Estrada (1985). SP = depredador de semillas; SD = dispersor de semillas; PC = picador de frutos; PCDS = especie que ocasionalmente dispersa semillas. Fuentes: 1= Trejo (1976); 2 = Aguirre (1976); 3 = van Dorp (1985); 4 = Guevara *et al.* (1997); 5 = Graham *et al.* (2002); 6 = Este estudio.

Anexo II

(Artículo publicado en Ornitología Neotropical)

IMPORTANCIA DE UN ARBOL TROPICAL (*DENDROPANAX ARBOREUS*) PARA AVES MIGRATORIAS NEÁRTICAS EN MÉXICO

Elsa M. Figueroa-Esquivel¹ & Fernando Puebla-Olivares²

¹ Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México, D.F. 04510, México. *E-mail:* buco_figues@yahoo.com.mx

² Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A. C. (IPICYT), Camino a la Presa San José 2055, Col. Lomas 4a Sección, C.P. 78216, San Luis Potosí, S.L.P. México. *E-mail:* fernandopuebla@hotmail.com

Abstract. – Importance of a tropical tree (*Dendropanax arboreus*) for Nearctic migrant birds in Mexico. – Many migratory birds feed insects in their reproductive range while they consume many kinds of fruits during their migration to the Neotropics. We evaluated the importance of fruits of a tropical tree *Dendropanax arboreus*, as a resource for many species of Nearctic migrant birds. We analyzed fecal samples collected from migratory birds and quantified foraging observations. Also, we compared gut-retention times and percentages of germination of seeds defecated by birds. The analyzed fecal samples showed that 81% of them contained seeds of this tree. These fecal samples correspond to migratory birds, mainly Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*), Gray Catbird (*Dumetella carolinensis*), and Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). Observations showed that 72% and 75% of the visits to trees and of the fruits consumed respectively corresponded to Gray Catbird and Wood Thrush. Nevertheless, Swainson's Thrush was the species that spent more time feeding on fruits of *D. arboreus*. On the other hand, Wood Thrush had an average retention time of 56.9 ± 32 min, and seeds that passed through the gut had the highest percentage of germination, while those of Swainson's Thrush had the least gut-retention time and the smallest percentage of seed germination. In Los Tuxtlas, Mexico, *D. arboreus* is found in undisturbed and regenerating forests, and its fruits constitute a rich source in lipids for migratory birds. These birds that potentially disperse the seeds of *D. arboreus* at long distances throughout the landscape, may also maintain the population structure of this tree.

Resumen. – En sus sitios reproductivos diversas especies de aves migratorias se alimentan principalmente de insectos, sin embargo, durante su migración en los neotrópicos comen cantidades significantes de frutos. Este estudio a través del análisis y obtención de semillas de restos fecales, observaciones focales de forrajeo, tiempos de retención de semillas en el intestino y porcentajes de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo, muestra la importancia como recurso alimenticio del árbol tropical *Dendropanax arboreus* para varias especies de aves migratorias neárticas. Los análisis de muestras fecales mostraron que el 81% de los individuos con excretas que contuvieron semillas de este árbol fueron especies migratorias, principalmente del Zorzal maculado (*Hylocichla mustelina*), el Maullador gris (*Dumetella carolinensis*) y el Zorzal de Swainson (*Catharus ustulatus*). Las observaciones focales, mostraron que el 72% y el 75% de las visitas y de los frutos consumidos respectivamente correspondieron al Maullador gris y al Zorzal maculado. No obstante, el Zorzal de Swainson resultó la especie que permanece más tiempo alimentándose de frutos de *D. arboreus*. Por otro lado, el Zorzal maculado presentó el mayor tiempo promedio de retención de semillas $56,9 \pm 32$ min, así como el mayor porcentaje de germinación, mientras que el Zorzal de Swainson presentó el menor tiempo de retención y el menor porcentaje de germinación. En Los Tuxtlas, México los árboles de

D. arboreus, se encuentran tanto en zonas conservadas como en perturbadas, y sus frutos constituyen una fuente rica en lípidos para las aves migratorias, mismas que podrían potencialmente dispersar sus semillas a largas distancias, manteniendo con ello la estructura poblacional de este árbol. *Acceptado el 6 de Julio de 2009.*

Key words: *Dendropanax arboreus*, frugivory, migratory birds, rain forest, seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

Las aves consumen diferentes partes de las plantas (hojas, brotes, frutos, semillas, néctar y flores) actuando por consiguiente como polinizadoras, depredadoras o como principales dispersoras de semillas de una amplia variedad de ellas (Howe & Smallwood 1982). Muchas especies passerinas que migran entre las áreas templadas de Norteamérica y las regiones neotropicales, son principalmente insectívoras en sus sitios reproductivos, pero durante su migración o en sus áreas de invernación en los neotrópicos comen cantidades significantes de frutos (Morton 1980, Blake & Loiselle 1992, Rappole *et al.* 1993).

En las regiones neotropicales, sin embargo, se considera que de los grandes conjuntos de especies de aves potencialmente dispersoras de plantas, sólo un grupo pequeño de especies migratorias son importantes (Greenberg 1981). No obstante se ha demostrado que algunas de las especies migratorias pueden rivalizar con aves residentes en cuanto a la diversidad de frutos que ellas consumen y dispersan (Blake & Loiselle 1992); además su importancia para la dispersión puede ser mayor, ya que se ha sugerido que estas aves raramente son territorialistas en un hábitat particular, lo cual podría influir aparentemente en la dispersión de semillas a mayores distancias y lejos de las plantas madre (Stutchbury & Morton 2001).

El Palo de Agua, *Dendropanax arboreus* (Araliaceae), es una especie perennifolia de amplia distribución en la zona tropical de México, pero en la región de Los Tuxtlas es un árbol relativamente común tanto en vege-

tación primaria como secundaria (Pennington & Sarukhán 1998). Sus frutos, drupas de color negro-púrpura, son abundantes en otoño e invierno (Ibarra-Manríquez 1985) y son consumidos por un amplio gremio de aves (52 especies) entre las que se encuentran 15 especies migratorias (E. Figueroa no publ.).

Aunque van Dorp (1985; pero ver Graham *et al.* 2002), sugiere, con base al número de aves que visitaron árboles fructificando, que para su dispersión *D. arboreus* depende fuertemente de aves migratorias neotropicales, principalmente de la familia Turdidae, a la fecha, ningún trabajo ha evaluado la importancia de este recurso para las aves migratorias. En este trabajo, de manera directa a través de la obtención de restos fecales de individuos capturados, observaciones en árboles fructificando, tiempo de retención de frutos y semillas en el tracto digestivo y germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo, nosotros evaluamos dicha importancia, así como la posible contribución de las aves migratorias en la dispersión de semillas de éste árbol tropical en el sureste de México.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBTTL) y en dos sitios cercanos a la misma (18°35'4"–18°37'13"N y 95°3'33"–95°4'58"W, 80–200 m.s.n.m.). La EBTTL se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera "Los Tuxtlas", al sureste de la ciudad de Veracruz, México. La región representa el límite boreal de la selva

alta perennifolia (Rzedowsky 1963), pero en los últimos 40 años ha sido deforestada fuertemente debido a la ganadería y la agricultura, lo que ha originado un mosaico de parches de vegetación (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997). El clima es cálido-húmedo, con una temperatura media anual de 26°C (Soto & Gama 1997). La época de lluvias es de Junio a Noviembre con una precipitación anual que varía entre 3000 y 4000 mm, aunque de Noviembre a Marzo la región es afectada por masas de aire frío húmedo provenientes del norte, que aportan cerca del 15% de la precipitación y producen descensos drásticos en la temperatura (para una descripción más detallada de la región ver González *et al.* 1997).

MÉTODOS

Durante Octubre–Noviembre de 2004 y Noviembre–Diciembre de 2005 determinamos cuales especies de aves hacen uso del recurso “frutos” de *D. arboreus*, para lo cual, dentro de cada uno de los sitios de estudio mencionados se estableció una parcela de muestreo de 1,5 ha que incluyó árboles fructificando de esta especie. La determinación del uso de frutos se realizó mediante observaciones focales sobre dichos árboles, así como a través del análisis de muestras fecales obtenidas de individuos capturados con redes ornitológicas. Además se realizó una estimación de tiempos de retención de semillas en el tracto digestivo y porcentaje de germinación de semillas después de pasar por el tracto digestivo.

Redes ornitológicas. Se utilizaron 12 redes ornitológicas que se abrieron de las 07:00 a las 16:00 h durante cinco días consecutivos en cada sitio. Las redes se revisaron cada hora y se acumularon un total de 3206 h/red durante los dos años en que se realizaron los muestreos. Los individuos capturados se

marcaron con anillos de aluminio y de plástico de diferentes colores para determinar recapturas. Las muestras fecales se obtuvieron sin aplicar a las aves lavados intestinales o alguna sustancia o emético para provocar la defecación o regurgitación. Simplemente las muestras fecales se obtuvieron al momento de liberar de las redes a los individuos capturados, o manteniéndolos dentro de bolsas de tela hasta obtener la muestra (no más de una hora). Los frutos y semillas encontrados en las muestras fecales se determinaron comparándolos morfológicamente con la colección de semillas y frutos de la EBTLT.

Observaciones. Entre las 07:00 y las 11:00 h y sobre un total de 21 árboles fructificando distribuidos en los tres sitios de muestreo, se realizaron observaciones focales durante períodos de media hora, para obtener porcentajes de frecuencias de visitas al recurso *D. arboreus*, considerando para el análisis únicamente las visitas donde las aves consumieron frutos. Sin embargo, debido a la baja frecuencia de visitas, principalmente en árboles dentro de la EBTLT, se incluyeron para el análisis observaciones adicionales realizadas fuera de los tres sitios de muestreo (árboles en bordes, corredores y cercas vivas). Los datos obtenidos incluyeron el número de frutos consumidos y tiempo de permanencia de las aves en el árbol; además, de acuerdo a Jordano & Schupp (2000) sobre manipulación de frutos, las aves observadas se clasificaron dentro de cuatro tipos de frugívoros: Dispersor de semillas (SD) el cual traga los frutos junto con la semilla y potencialmente “beneficia” a la planta al dispersar la semilla; el consumidor de pulpa (PC), que exprime o pica los frutos sin tragar las semillas; frugívoro con una manipulación combinada de los anteriores (PCSD) y que ocasionalmente dispersa semillas y depredador de semillas (SP) el cual daña las semillas sin contribuir a su dispersión.

Retención y germinación de semillas. Nosotros evaluamos el tiempo de retención de semillas en el tracto digestivo, bajo la premisa de que a mayor tiempo de retención mayor probabilidad de dispersar semillas lejos de la planta madre (Westcott & Graham 2000). De manera individual evaluamos el tiempo de retención de semillas en tres especies migratorias, para lo cual seis individuos del Zorzal maculado (*Hylocichla mustelina*), dos individuos del Maullador gris (*Dumetella carolinensis*) y un individuo del Zorzal de Swainson (*Catharus ustulatus*) se mantuvieron en una jaula de 60 x 60 x 60 cm (largo, ancho, alto) construida con malla de plástico para que las aves no se lastimaran. La noche anterior a la evaluación, las aves fueron alimentadas con plátano para limpiar su tracto digestivo.

Un total de 45 frutos de *D. arboreus* maduros le fue ofrecido a cada individuo estimando el tiempo de retención de semillas en el intestino, como el lapso de tiempo en el que consumieron un fruto hasta el momento en que defecaron o regurgitaron semillas (un evento). Los individuos fueron observados durante un período de 2 horas y posteriormente se liberaron en el mismo lugar donde fueron capturados. El tiempo de retención de semillas fue comparado utilizando los eventos de consumo-defecación o regurgitación entre individuos de las diferentes especies mediante una prueba de Kruskal-Wallis.

El porcentaje de germinación de semillas defecadas (obtenidas en los muestreos por redes y durante la evaluación de tiempos de retención), se comparó con semillas obtenidas directamente de frutos, las cuales fueron usadas como control. Para esta evaluación, ambos tipos de semillas se lavaron y desinfectaron durante 5 minutos en una solución al 10% de hipoclorito, y para evitar la presencia de hongos se sumergieron en una solución al 10% de captan; posteriormente se secaron en papel absorbente y se pusieron a germinar en

cajas de petri con agar al 1% en cámaras de incubación (12/12 h, 30°C, y 70% humedad relativa).

Para obtener un porcentaje de germinación se realizaron tres réplicas de semillas sembradas, aunque el número de las mismas varió de acuerdo con la disponibilidad de semillas por especie de ave. Las cajas de petri fueron revisadas cada cuatro días, durante tres meses, registrando el número de semillas germinadas, es decir, cuando la radícula emergió. El número de semillas que germinó se comparó entre especies mediante una prueba de G con la corrección de Yates (Sokal & Rohlf 1995), y dentro de cada especie con las semillas control con una tabla de contingencia de χ^2 .

Para determinar una posible relación entre el tiempo de retención en el tracto digestivo y la germinación, realizamos una regresión lineal usando todos los datos de eventos de consumo-defecación y la proporción de germinación.

RESULTADOS

Redes ornitológicas. De un total de 358 individuos capturados, únicamente 47 individuos de 11 especies contuvieron en sus excretas semillas de *D. arboreus*. De éstos 47 individuos, el 64% (30 individuos) correspondió al Zorzal maculado, 17% correspondió a otras especies migratorias como el Zorzal de Swainson (3 individuos), el Maullador gris (3 individuos), un individuo de Buscabreña (*Icteria virens*) e incluso uno del Chipe suelero (*Seiurus aurocapilla*), mientras que el 19% restante correspondió a especies residentes.

Observaciones. En un total de 51 horas de observación, se registraron 56 visitas de aves migratorias neotropicales de ocho especies que consumieron frutos de *D. arboreus*. Los visitantes más frecuentes resultaron el

Maullador gris con el 45% de las visitas y el Zorzal maculado con el 27%; especies como la Tángara roja (*Piranga rubra*), o el Vireo ojo blanco (*Vireo griseus*) presentaron el 9% y el 7% de visitas respectivamente. Otras especies migratorias como el Zorzal de Swainson, el Bolsero de Baltimore (*Icterus galbula*), o el Buscabreña presentaron el cinco o un porcentaje menor de visitas a los árboles fructificando (Tabla 1).

Por otra parte, durante las observaciones focales se observó que un total de 96 frutos fueron consumidos por especies migratorias, de las cuales el Maullador gris y el Zorzal maculado consumieron el mayor porcentaje (46% y 29% respectivamente; Tabla 1). En términos de tiempo de permanencia en los árboles las aves pasaron un promedio de $1,0 \pm 1,3$ min durante sus visitas; sin embargo el Zorzal de Swainson resultó la especie con el mayor tiempo de permanencia durante sus visitas ($2 \pm 2,6$ min), seguido del Maullador gris ($1,4 \pm 1,8$) (Tabla 1).

Retención y germinación de semillas. Las aves consumieron de uno a tres frutos durante cada evento de ingestión. Para el Zorzal maculado el tiempo mínimo desde que ingiere un fruto hasta que defeca las semillas fue de 15 min y el máximo de 120 min, presentando un tiempo de retención de semillas promedio de $56,9 \pm 32$ min (mediana = 55 min). Por el contrario, el Maullador gris tiene un mínimo de 29 min y un máximo de 49 min, con un tiempo promedio de $39,8 \pm 8,3$ min (mediana = 41,5 min) y finalmente el Zorzal de Swainson presentó un promedio de $39,5 \pm 7,8$ min (con un mínimo de 34 min y un máximo de 45 min; mediana = 39,5 min), no obstante las diferencias entre especies no fueron significativas (Kruskal-Wallis, $\chi^2 = 1,6$, gl = 2, $P = 0,4$).

Se sembraron un total de 109 semillas, junto con un número igual de semillas control, de las cuales 70 semillas correspondieron al Zorzal maculado, 24 semillas correspon-

dieron al Zorzal de Swainson y las 15 restantes correspondieron al Maullador gris. El porcentaje de semillas que germinaron varió significativamente entre especies (Zorzal maculado vs Zorzal de Swainson, $G = 1,8$, gl = 1, $P < 0,05$; Zorzal maculado vs Maullador gris, $G = 0,01$, gl = 1, $P < 0,05$; Maullador gris vs Zorzal Swainson, $G = 0,3$, gl = 1, $P < 0,05$), pero el Zorzal maculado y el Zorzal de Swainson mostraron el porcentaje más alto (26,4%) y más bajo (3,3%) de germinación de semillas respectivamente. Ninguna de las semillas control germinaron, por lo que se observaron diferencias significativas con respecto al porcentaje de germinación de semillas que pasaron por el tracto digestivo del Zorzal maculado, del Zorzal de Swainson y del Maullador gris (todas las pruebas $\chi^2 = P < 0,05$). Además, el tiempo de retención en el tracto digestivo y el proceso de germinación presentaron una relación positiva ($r = 0,4$) pero no significativa ($P = 0,2$).

DISCUSIÓN

En Los Tuxtlas, el uso y consumo de frutos de *Dendropanax arboreus* por aves ha sido ampliamente documentado a través de observaciones focales (Trejo 1976, Aguirre 1976, van Dorp 1985, Guevara *et al.* 1997, Graham *et al.* 2002, E. Figueroa no publ.) y rara vez a través de observación directa y cuantitativa mediante el análisis de muestras fecales (e.g., Puebla-Olivares 1997). Sin embargo, con base en nuestras observaciones sobre la gran proporción de individuos migrantes capturados que defecaron semillas, este trabajo confirma a *D. arboreus* como un recurso alimenticio importante para aves migratorias (van Dorp 1985), pero particularmente para túrdidos migratorios como el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson, e incluso para el tímido Maullador gris.

Las observaciones de este trabajo son concordantes con los resultados del análisis

TABLA 1. Porcentaje de visitas y consumo de frutos a árboles de *Dendropanax arboreus* por aves migratorias en Los Tuxtlas, México. ^an = 56 individuos; ^bn = 96 frutos; SD= dispersor de semillas; PC= consumidor de pulpa; PCSD= consumidor de pulpa que ocasionalmente dispersa semillas (de acuerdo con Jordano & Schupp 2000)

Especie	Visitas ^a (%)	Frutos consumidos ^b (%)	Tiempo de visita (min ± DS)	Tipo de frugívoro
Mauullador gris	45	46	1.4 ± 1.8	SD
Zorzal maculado	27	29	0.7 ± 0.2	SD
Tángara roja	9	7	0.6 ± 0.3	SD
Vireo ojo blanco	7	6	0.7 ± 0.4	SD
Zorzal de Swainson	5	4	2 ± 2.6	SD
Bolsero de Baltimore	4	4	0.8 ± 0.4	PC
Buscabreña	2	1	0.5	PCSD

de restos fecales realizados en La Selva por Blake & Loiselle (1992), ya que encontraron que el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y en menor grado el Mauullador gris, tienen en el neotrópico un fuerte hábito frugívoro al consumir una amplia variedad de frutos, aunque sólo registran al Zorzal de Swainson como consumidor de *D. arboreus*. Sin embargo, el análisis de Puebla-Olivares (1997) sobre muestras fecales y algunos contenidos estomacales, mostró que en Los Tuxtlas el Zorzal maculado, refleja cierto grado de preferencia por frutos de *D. arboreus*, ya que el 47% de la dieta de este túrdido se constituye de estos frutos y el resto incluye una variedad de presas animales.

Diversos trabajos han documentado la frugivoría de aves migratorias en los neotrópicos (e.g., Leck 1972, Blake & Loiselle 1992, Foster 2007), y su preferencia por ciertos frutos con un alto contenido de lípidos, como es el caso de *D. arboreus* (E. Figueroa no publ.). Lo anterior no parece ser un hecho aislado, ya que también se ha observado esta preferencia en parúlidos migratorios en Panamá (Greenberg 1981), así como en la asociación del Vireo ojo blanco y *Bursera simaruba* (Greenberg *et al.* 1995).

No obstante, la dispersión de semillas por las aves migratorias con respecto a las espe-

cies de aves residentes ha sido considerada poco importante (Greenberg *et al.* 1995) y poco documentada. Varios autores han sugerido que en los neotrópicos el tiempo de fructificación de algunas especies de plantas coincide con periodos de migración de aves, lo que las convierte en recursos alimenticios importantes para dichas aves (Leck 1972, Greenberg 1981, Greenberg *et al.* 1995). Nuestras observaciones son concordantes con esta idea, ya que *D. arboreus* fructifica durante la ocurrencia de aves migratorias en Los Tuxtlas, y estas aves hacen uso del recurso, pero nuestros datos no son suficientes para mostrar si existe una relación especializada entre estas aves migratorias y *D. arboreus*.

Es un hecho, sin embargo, que aves migratorias, principalmente el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y el Mauullador gris dispersan semillas de *D. arboreus*. Nuestro estudio no provee información acerca del destino de estas semillas (calidad de efectividad según Schupp 1993), pero diversos comportamientos y características de estas aves permiten considerarlas como dispersores de largas distancias.

Entre estas características se encuentra el hecho de que el Zorzal maculado, el Zorzal de Swainson y el Mauullador gris invariablemente tragan los frutos; esta estrategia de forrajeo

les permite consumir enteros entre uno y seis frutos durante una misma visita a un árbol fructificando, para después desplazarse a otro sitio (Puebla-Olivares 1997, E. Figueroa observ. pers.). Graham *et al.* (2002) sugieren que la perturbación del hábitat influye en los patrones de visita a árboles de *D. arboreus*, sin embargo éstas aves son tolerantes a la fragmentación (Graham & Blake 2001), por lo que es posible que la perturbación no restrinja su capacidad de desplazamiento a través de los diferentes elementos del paisaje fragmentado de Los Tuxtlas.

Por otra parte, los frugívoros se caracterizan por tiempos de retención de semillas relativamente cortos (45 min; Karasov 1990, Karasov & Levey 1990), y nuestros resultados, consistentes con esta idea, mostraron que muchas de las visitas a los árboles fructificando son cortas, mientras que el tiempo de retención de semillas de la especie evaluadas nunca fue menor a 15 minutos. Lo anterior, y el hecho de que al menos el Zorzal maculado es una especie tanto con individuos sedentarios así como errantes, los cuales no establecen territorios y se desplazan en todo el paisaje a distancias mayores a dos km (Winker *et al.* 1990), les permitiría tragar frutos enteros, así como procesarlos por un tiempo suficiente en su intestino para dispersar las semillas lejos de la planta madre, como sugieren Westcott & Graham (2000).

Nuestro estudio, de manera preliminar, muestra también que el paso por el tracto de las aves analizadas no daña las semillas ni decrece la germinación, aunque lo anterior no siempre beneficia a las plantas, como lo sugieren algunos estudios (ver Murray *et al.* 1994, Foster 2008). Así pues, nuestros datos por ahora sólo indican que estas especies migratorias están funcionando como vectores para transportar las semillas (Godínez-Álvarez & Valiente-Banuet 1998), así como favoreciendo la germinación al pasar las semillas por su tracto digestivo (Traveset 1998). Sin

embargo, para dar una mayor solidez a estas ideas, es necesario realizar más estudios experimentales sobre semillas defecadas por diferentes especies de aves y su germinación bajo diferentes condiciones, así como sobre el establecimiento y sobrevivencia de plántulas.

Finalmente, nuestro estudio muestra que para parúlidos, entre ellos el Chipe suelero, así como para vireos migratorios, al parecer *D. arboreus* no es tan importante como recurso alimenticio, pues constituye sólo un elemento menor en su dieta. Sin embargo, y no obstante que se alimentan principalmente de insectos, estas especies también han sido consideradas como frugívoros oportunistas en otros sitios (e.g., La Selva, Blake & Loiselle 1992), por lo que ocasionalmente podrían estar dispersando semillas de éste árbol.

En resumen *Dendropanax arboreus* representa entre otros, un recurso rico en lípidos muy importante que permitiría a las aves migratorias abastecerse de energía en su estancia o durante su ruta de migración a través de Los Tuxtlas, de tal manera que como ha señalado Foster (2007), la conservación de árboles clave como es el caso de éste árbol tropical, es fundamental para la conservación de las aves migratorias y con ello para la misma diversidad de plantas en los neotrópicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Rosamond Coates y tres revisores anónimos por sus sugerencias y comentarios que enriquecieron la versión final de este artículo. A Idea Wild por el equipo de campo facilitado. E. Figueroa agradece el financiamiento otorgado por SEMARNAT-CONACyT (0355) para la realización de este proyecto; así como el apoyo del Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM y a CONACyT por la beca de Posgrado (124859). F. Puebla-Olivares agradece la beca posdoctoral otor-

gada por CONACyT (Exp. 36487) dentro del Programa “Apoyos Vinculados al Fortalecimiento de la Calidad del Posgrado Nacional y a la Consolidación de Grupos de Investigación y de la Capacidad Tecnológica de las Empresas”, con la cual fue posible la participación en la escritura de este trabajo.

REFERENCIAS

- Aguirre, L. G. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia en Balzapote, Veracruz. Tesis de licenciatura. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Blake, J., & B. Loiselle. 1992. Fruits in the diets of Neotropical migrant birds in Costa Rica. *Biotropica* 24: 200–210.
- Foster, M. S. 2007. The potential of fruit trees to enhance converted habitats for migrating birds in southern Mexico. *Bird Conserv. Int.* 17: 45–61.
- Foster, M. S. 2008. Potential effects of arboreal and terrestrial avian dispersers on seed dormancy, seed germination and seedling establishment in *Ormosia* (Papilionoideae) species in Peru. *J. Trop. Ecol.* 24: 619–627.
- Godínez-Álvarez, H., & A. Valiente-Banuet. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: the role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *J. Arid Environ.* 39: 21–31.
- González E., R. Dirzo, & R. Vogt. (eds.). 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, México. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Graham, C., E. Martínez-Leyva, & L. Cruz-Paredes. 2002. Use of fruiting trees by birds in continuous forest and riparian forest remnants in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biotropica* 34: 589–597.
- Graham, C., & J. Blake. 2001. Influence of patch- and landscape-level factors on bird assemblages in a fragmented tropical landscape. *Ecol. Appl.* 11: 1709–1721.
- Greenberg, R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215–223.
- Greenberg, R., M. Foster, & L. Márquez-Valdelamar. 1995. The role of the white-eyed-vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *J. Trop. Ecol.* 11: 619–639.
- Guevara S., J. Laborde, D. Liesenfeld, & O. Barrera. 1997. Potrereros y Ganadería. Pp. 43–57 *en* González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Howe, H., & J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201–228.
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo, & J. Núñez-Farfán. 1997. La Vegetación. Pp. 61–85 *en* González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Jordano P., & E. Schupp. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecol. Monogr.* 70: 591–615.
- Karasov, W. 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. Pp. 391–415 *en* Morrison, M. L., C. J. Ralph, J. Verner, & R. Jehl Jr. (eds.). *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. *Stud. Avian Biol.* 13.
- Karasov, W., & D. Levey. 1990. Digestive system trade-offs and adaptations of frugivorous passerine birds. *Physiol. Zool.* 63: 1248–1270.
- Leck, C. 1972. The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *Auk* 89: 842–850.
- Morton, E. 1980. Adaptations to seasonal changes by migrant land birds in the Panama Canal Zone. Pp. 437–453 *in* Keast, A., & E. Morton (eds.). *Migrant birds in the Neotropics: ecology, behaviour, distribution and conservation*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Murray, K. G., S. Russell, C. M. Picone, K. Winnett-Murray, W. Sherwood, & M. L. Kuhlmann. 1994. Fruit laxatives and seed passage rates in frugivores: consequences for plant reproductive success. *Ecology* 75: 989–994.

- Pennington, T. D., & J. Sarukhán. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Univ. Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Puebla-Olivares, F. 1997. Algunos aspectos de la dieta de tres especies de aves en Los Tuxtlas Veracruz (*Habia fuscicauda*, *H. rubica* e *Hylocichla mustelina*). Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rappole, J. H., E. S. Morton, T. E. Lovejoy III, & J. L. Rous. 1993. Aves migratorias Neárticas en los Neotrópicos. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Rzedowski, J. 1963. El extremo boreal del bosque tropical siempreverde en Norteamérica continental. *Vegetatio* 11: 173–198.
- Schupp, E. W. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio* 107/108: 15–29.
- Sokal, R. R., & F. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman, New York, New York.
- Soto, M., & L. Gama. 1997. Climas. Pp. 7–18 en González, E., R. Dirzo, & R. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Stutchbury, B., & E. Morton. 2001. *Behavioral ecology of tropical birds*. Academic Press, New York, New York.
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 1/2: 151–190.
- Trejo, P. J. L. 1976. Estudio sobre diseminación de semillas por aves en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. Pp. 333–364 en Gómez-Pompa, A., & del Amo R.S. (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Volume 2. CECSA, México, D.F.
- Westcott, D. A., & D. L. Graham. 2000. Patterns of movement and seed dispersal of a tropical frugivore. *Oecologia* 122: 249–257.
- Winker, K., J. Rappole, & M. Ramos. 1990. Population dynamics of the Wood Thrush (*Hylocichla mustelina*) on its wintering grounds in southern Veracruz, Mexico. *Condor* 92: 444–460.

Anexo III

(Artículo a someterse)

Running head: Depredación semillas

Efecto de la fragmentación del hábitat en la depredación de frutos y semillas de *Dendropanax arboreus*

Elsa M. Figuroa-Esquivel¹, Fernando Puebla-Olivares² & J. Núñez-Farfán¹

¹Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, México, D. F. 04510, México.

²Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

Introducción

En selvas tropicales la depredación de semillas es muy importante, ya que determina la dinámica poblacional y el éxito reproductivo de diversas especies de plantas (Janzen 1971). Se considera que una de las mayores fuerzas selectivas que modifican diversos aspectos de la biología de las semillas, es la depredación pre-dispersión por insectos (Sallabanks y Courtney 1992), y el costo que representa para las plantas es diferente si los depredadores están presentes antes de la dispersión, pues deben invertir recursos para defenderse (Crawley 2000), a diferencia de la depredación post-dispersión donde los depredadores afectan la sobrevivencia de las semillas y el patrón de distribución de las plantas.

Las interacciones planta-animal de alto orden se han visto alteradas o modificadas con el advenimiento de la transformación del hábitat. La fragmentación, en términos de la biología de las plantas muestra una tendencia a la disminución en la proporción de semillas depredadas cuando disminuye el tamaño del fragmento (Chacoff *et al.* 2004, Herrerías-Diego *et al.* 2008), debido principalmente a la limitada capacidad de desplazamiento de los insectos entre fragmentos o bien la capacidad de arribar a los mismos. Además, se ven altamente afectados por el efecto de borde (Didham *et al.* 1996), donde las condiciones bióticas y abióticas afectan la intensidad de la depredación.

Por otro lado los insectos pueden promover, directa o indirectamente (al introducir patógenos), que los frutos sean abortados (Sallabanks y Courtney 1992), por lo que se ha podido observar una reducción en el número de semillas por fruto o en la viabilidad de las semillas (Andersen 1988). Al respecto, Fernández *et al.* (2008) sugieren que la herbivoría por larvas de curculiónidos puede ser un factor importante en el aborto de botones y frutos inmaduros en el árbol tropical *Ceiba pentandra*. Los efectos de la fragmentación sobre las semillas abortadas han sido escasamente evaluados, hasta ahora se ha observado un aumento en el número de semillas abortadas cuando disminuye el tamaño del fragmento (p. ej. *Acacia aroma*; Chacoff *et al.* 2004).

Este estudio tiene como objetivo evaluar el efecto de la fragmentación del hábitat en la depredación de semillas, y en la proporción de semillas abortadas de *Dendropanax arboreus*,

comparando árboles en un continuo con respecto a dos fragmentos de diferente tamaño. Dado que en teoría la depredación afecta el número y viabilidad de las semillas de manera inversa, nosotros esperamos encontrar más semillas depredadas en selva continua y más semillas abortadas en el fragmento pequeño.

Métodos

Se muestrearon árboles de *Dendropanax arboreus* fructificando, dentro de una parcela de 1.5 ha, en tres sitios. De esta manera se pudo comparar la depredación de frutos y semillas en selva continua con respecto a fragmentos. La selva continua (640 ha), ubicada dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT); y en sus alrededores un fragmento de 40-ha (5 km NE de la EBTLT cerca de Balzapote), y otro fragmento de 3-ha (1.9 km E de EBTLT, cerca de Playa Escondida). Se recolectaron 100 frutos maduros por árbol, los cuales fueron tomados directamente del mismo.

Se registró si el fruto estaba o no dañado, el número de semillas dañadas e intactas, y el número de semillas abortadas para cada árbol. Eliminando la pulpa de cada fruto, se contó el número de semillas, se determinó la proporción de semillas dañadas e intactas con respecto al total. Se consideró que una semilla estaba dañada si se observaba una perforación en el embrión, y por el contrario se consideró intacta o no dañada si no estaba presente ésta perforación. Las semillas abortadas son relativamente fáciles de distinguir, son completamente planas y a contraluz son transparentes; es decir no se observa el embrión, la semilla está vacía.

Análisis de datos

El efecto del tamaño del fragmento en las variables de proporción de semillas depredadas y abortadas fue analizado usando modelos lineares generalizados (GLM) con STATISTICA (StatSoft Inc. 2001). Para evaluar la proporción de semillas depredadas entre fragmentos se usa la proporción de semillas depredadas como la variable dependiente y la categoría fragmentos como la variable

independiente. De igual forma, para evaluar la proporción de semillas abortadas entre fragmentos se usa la proporción de semillas abortadas como la variable dependiente y la categoría fragmentos como la variable independiente.

Finalmente para evaluar si hay una relación entre la proporción de semillas dañadas y las semillas abortadas realizamos una correlación y una regresión lineal usando SPSS (SPSS 2003).

Resultados

Se muestrearon un total de 1,499 frutos correspondientes a 15 árboles. El fragmento de 40 ha fue el mejor representado, con 9 árboles ($N= 899$ frutos), seguido del fragmento de 3 ha con cuatro árboles muestreados ($N= 400$ frutos) y finalmente en selva continua solo se pudo obtener muestras de 2 árboles fructificando ($N= 200$ frutos), por lo que fue la menor muestreada.

La proporción de semillas depredadas de *D. arboreus* varía entre sitios ($F_{2,1496} = 36.02$, $P = 0.0000$). En promedio, el nivel de depredación total fue del 33.6 por ciento. En la selva continua se presenta la mayor proporción de frutos depredados (47.6%), seguido del fragmento pequeño (39.7%), las cuales no presentan diferencias; y finalmente en el fragmento de 40 ha se observó significativamente el menor número de semillas depredadas con el 27.7% (Fig. 1).

El porcentaje de semillas abortadas de *D. arboreus* varía entre sitios ($F_{2,1496} = 51.46$, $P = 0.0000$). En promedio, el nivel de semillas abortadas fue del 19.3%. En el fragmento de 3 ha se presenta la mayor proporción de frutos abortados (29.04%), seguido de la selva continua (20.2%), y finalmente en el fragmento de 40 ha se observó significativamente el menor número de semillas depredadas con el 14.7% (Fig. 2).

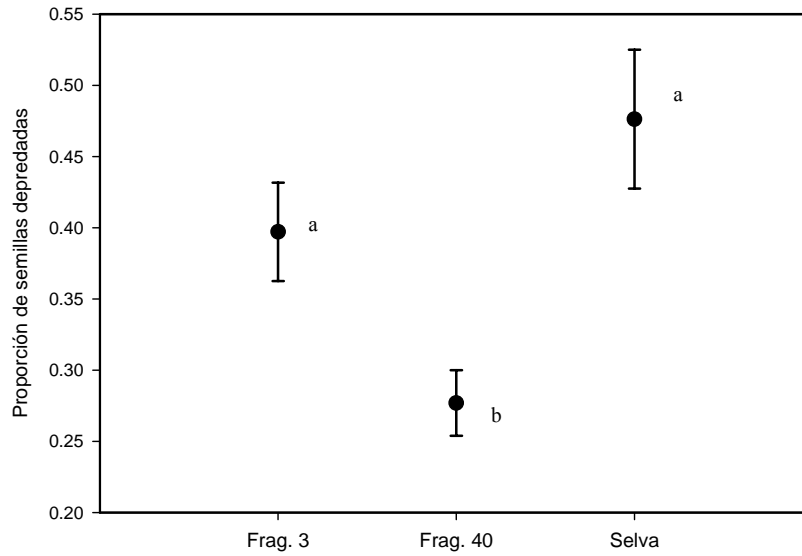


Figura 1. Proporción de semillas depredadas de *Dendropanax arboreus* encontradas en selva continua y dos fragmentos de diferente tamaño en Los Tuxtlas. Se proporciona la media (\pm ES), las barras con diferentes letras son significativamente diferentes $p < 0.05$.

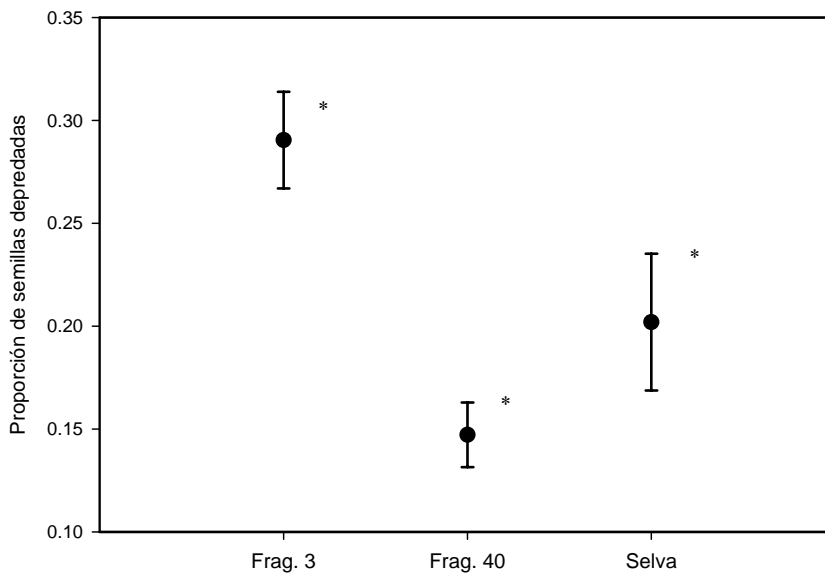
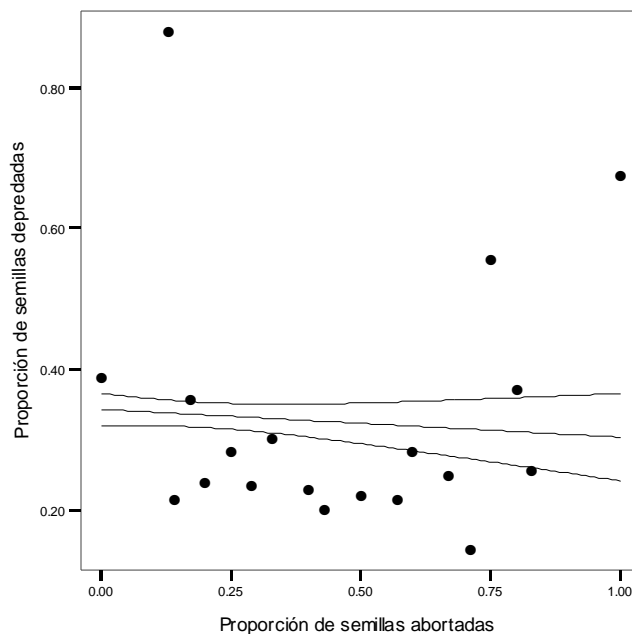


Figura 2. Proporción de semillas abortadas de *Dendropanax arboreus* encontradas en tres diferentes sitios en Los Tuxtlas. Se proporciona la media (\pm ES); * significativo $p < 0.05$

Una correlación negativa no significativa entre la proporción de semillas depredadas y la proporción de semillas abortadas fue encontrada para *D. arboreus* ($r = -0.03$, g.l. = 1, $P = 0.29$).



Discusión

La fragmentación del hábitat es una de las principales causas de interrupción funcional en las interacciones planta-animal, ya que por una parte se ha observado que insectos con cierto grado de especialización (polinizadores y depredadores) son muy susceptibles a la fragmentación del hábitat (Didham *et al.* 1996). Al respecto, Herrerías-Diego *et al.* (2008) encontraron en el árbol *Ceiba aesculifolia* que la selva continua presenta una alta depredación de semillas por insectos (Hemiptera) y nuestros resultados son consistentes con esta idea, aunque no se encontró una relación clara con la disminución del tamaño de fragmento, pues el fragmento de 3 ha's no varió de los valores obtenidos para la selva continua.

Lo anterior puede deberse a que especies de insectos involucradas en la depredación pre-dispersión son en general pequeños, sedentarios y especialistas sobre un tipo de alimento (Crawley 2000), además que tienden a explotar recursos espacial y temporalmente agregados lo que hace que se vea disminuida su capacidad de desplazamiento a través del paisaje fragmentado, y por consiguiente,

las diferentes respuestas que tengan los insectos a estos cambios influyen en el éxito reproductivo de las plantas.

En cuanto a la proporción de semillas abortadas, los resultados son consistentes con lo observado para *Acacia aroma*, donde la proporción de semillas abortadas tendió a aumentar a medida que disminuyó el tamaño del fragmento (Chacoff *et al.* 2004), sin embargo, tampoco hay una relación clara con la proporción de semillas abortadas y el tamaño del fragmento, pues la selva continua presenta valores intermedios entre los dos fragmentos y la mayor proporción de semillas abortadas en el fragmento de 3 ha's puede deberse a alteraciones en la polinización (Aizen & Feinsinger 1994), o por aborto selectivo de frutos (Holland *et al.* 2004).

Algunos estudios han demostrado que la presencia de frutos “engañosos” (frutos con semillas vacías y partenocárpicas o frutos sin semilla), es una adaptación de la planta para disminuir la depredación pre-dispersión por insectos (Traveset 1993) o incluso por aves (Verdú & García-Fayos 2000). En este trabajo no se observó una relación entre la proporción de semillas abortadas y depredadas, por lo que los frutos de *Dendropanax arboreus*, parecen no ajustarse a esta hipótesis de que a mayor presencia de semillas abortadas disminuye la depredación.

Finalmente, la depredación pre-dispersión y aborto de semillas pueden afectar grandemente la dinámica de las poblaciones de plantas. Sí el recurso semillas viables y sanas es limitado para su dispersión, entonces el reclutamiento de nuevos individuos a la población se verá afectado (Crawley 2000). De tal manera que, sí bien la selva presenta la mayor proporción de semillas depredadas, no es el sitio que tiene la mayor proporción de semillas abortadas, por lo que el efecto de la fragmentación no es muy claro. Por el contrario, al parecer la fragmentación no está afectando la dinámica del fragmento de 40 ha's pues cuenta con más semillas sanas y viables para su dispersión y reclutamiento, que cualquier otro fragmento. Sin embargo, son necesarios más estudios para corroborar estas ideas.

Referencias

- Aizen M. and Feisinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Andersen A. 1988. Insect seed predators may cause far greater losses than they appear to. *Oikos* 52: 2337-340.
- Chacoff N., Morales J. and Vaquera M. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica* 36 (1): 109-117.
- Crawley M. 2000. Seed predators and plant population dynamics. 167-182 pp. *In*: Fenner M. (ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition CABI Publishing.
- Didham R., Ghazoul J., Stork N. and Davis A. 1996. Insects in fragmented forests: a functional approach. *TREE* 11 (6): 255-260.
- Fernández M., Lobo J., Chacón E. and Quesada M. 2008. Curculionid beetles in aborted flower buds and immature fruits of *Ceiba pentandra* (Bombacaceae). *Plant Ecology* 194: 1-4.
- Herrerías-Diego Y., Quesada M., Stoner K., Lobo J., Hernández-Flores Y. and Sánchez G. 2008. Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation* 141: 241-248.
- Holland N., Bronstein J. and DeAngelis D. 2004. Testing hypotheses for excess flower production and low fruit-to-flowers ratios in a pollinating seed-consuming mutualism. *OIKOS* 105: 633-640.
- Janzen D. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.
- Sallabanks R. and Courtney S. P. 1992. Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual Reviews Entomology* 37: 377-400.
- SPSS. 2006. SPSS 15.0. for Windows Evaluation Version.
- StatSoft, Inc. 2001. Data Analysis Software System version 6.0 (STATISTICA).
- Traveset A. 1993. Deceptive fruits reduce seed predation by insects in *Pistacia terebinthus* L. (Anacardiaceae). *Evolutionary Ecology* 7: 357-361.

Verdú M. and García-Fayos P. 2000. The effect of deceptive fruits on predispersal seed predation by birds in *Pistacia lentiscus*. *Plant Ecology* 00: 1-4.

LITERATURA CITADA

- Aguilar B. 2008. Efecto de la fragmentación del hábitat en la genética poblacional de la palma *Chamaedorea alternans* (Wendl.) Arecaceae en la selva tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Aguilar R., Quesada M., Ashworth L., Herrerías-Diego Y. and Lobo J. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology* 17: 5177-5188.
- Aguirre G. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia en Balzapote Veracruz. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Aizen M. and Feinsinger P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Álvarez-Buylla E. and Garay A. 1994. Population genetic structure of *Cecropia obtusifolia*, a tropical pioneer tree species. *Evolution* 48: 437-453.
- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds. 7th Ed. Allen Press, Inc. Lawrence, Kansas.
- Andrle R. 1967. Birds of the Sierra the Tuxtlas in Veracruz, Mexico. *Willson Bulletin* 79: 163-187.
- Bacles C., Lowe A., and Ennos R. 2004. Genetic effects of chronic habitat fragmentation on tree species: the case of *Sorbus aucuparia* in a deforested Scottish landscape. *Molecular Ecology* 13: 573-584.
- Bawa K., Perry D. and Beach H. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II. Pollination Systems. *American Journal of Botany* 72: 346-356.
- Bawa K. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.

- Benítez-Malvido J. and Martínez-Ramos M. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17: 389-400.
- Bongers F., Popma J., Meave del Castillo J. and Carabias J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-80.
- Brown A., Burdon J. and Jarosz A. 1989. Isozyme analysis of plant mating systems. 73-86 pp. *In*: Soltis D. and Soltis P. (Eds.). *Isozymes in plant biology*. Dioscorides Press.
- Bruna E. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- Chacoff N., Morales J. and Vaquera M. 2004. Efectos de la fragmentación sobre la aborción y depredación de semillas en el Chaco Serrano. *Biotropica* 36: 109-117.
- Chase M., Boshier D. and Bawa K. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 1. Genetic variation in natural populations. *American Journal of Botany* 82: 468-475.
- Chávez M. 2007. Efecto de la fragmentación del hábitat en el establecimiento de plántulas y sistema de apareamiento de *Nectandra ambigens* (Lauraceae) en la selva de Los Tuxtlas. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chung M., Chung M., Oh G. and Epperson B. K. 2000. Spatial genetic structure in a *Neolitsea sericea* population (Lauraceae). *Heredity* 85: 490-497.
- Cibrián A. 2007. Genética de poblaciones de la palma *Chamaedorea ernesti-augustii*, todo depende de la escala espacial con que se mire. Congreso “40 años de Investigación en la región de Los Tuxtlas”. Catemaco Veracruz, Instituto de Biología, UNAM.
- Coates-Estrada R. y Estrada A. 1985. Lista de las aves de la Estación de Biología Los Tuxtlas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Collevatti R., Grattapaglia D. and Hay J. 2001. Population genetic structure of the endangered tropical tree species *Caryocar brasiliense*, based on variability at microsatellite loci. *Molecular Ecology* 10: 349-356.

- Cordeiro N and Howe H. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in african forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- Cordeiro N. and Howe H. 2003. Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100: 14052-14056.
- Cuartas-Hernández S. and Núñez-Farfán J. 2006. The genetic structure of the tropical understory herb *Dieffenbachia seguine* L. before and after forest fragmentation. *Evolutionary Ecology Research* 8: 1-15.
- de Almeida F. and de Carvalho D. 2008. Genetic structure of an insect-pollinated and bird-dispersed tropical tree in vegetation fragments and corridors: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* 17: 2305-2321.
- Dick C. 2001. Genetic rescue of remnant tropical trees by an alien pollinator. *Proceedings of Royal Society of London* 268: 2391-2396.
- Dick C., Etchelecu G. and Austerlitz F. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology* 12: 753-764.
- Dirzo R. and García M. 1992. Rates of deforestation in Los Tuxtlas, a neotropical area in southeast Mexico. *Conservation Biology* 6: 84-90.
- Eguiarte L., Pérez-Naser N. and Piñero D. 1992. Genetic structure, outcrossing rate and heterosis in *Astrocaryum mexicanum* (tropical palm): implications for evolution and conservation. *Heredity* 69: 217-228.
- Eguiarte L., Núñez-Farfán J., Domínguez C. y Cordero C. 1999. Biología evolutiva de la reproducción en plantas. 117-151 pp. *En*: Núñez-Farfán J. y Eguiarte L. (comps.). *Evolución Biológica*. Facultad de Ciencias, Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Ellstrand N. and Elam D. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Estrada A., Coates-Estrada R., Meritt D., Montiel Jr. S. and Curiel D. 1993. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. 245-257 pp. *In*: Fleming T. and Estrada A. (Eds). *Frugivory and Seed dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. *Vegetatio* 107/108.
- Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Gaiotto F. A., Grattapaglia D. and Vencovsky R. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Heredity* 94: 399-406.
- Gauer L. and Cavalli-Molina. 2000. Genetic variation in natural populations of maté (*Ilex paraguariensis* A. St.-Hil., Aquifoliaceae) using RAPD markers. *Heredity* 84: 647-656.
- Gibson P. and Wheelwright N. 1995. Genetic structure in a population of a tropical tree *Ocotea tenera* (Lauraceae): influence of avian seed dispersal. *Oecologia* 103: 49-54.
- Githiru M., Lens L., Bennur L. A. and Ogol C. 2002. Effects of site and fruit size on the composition of avian frugivore assemblages in a fragmented Afrotropical forest. *Oikos* 96: 320-330.
- Graham C. 2001. Factors influencing movement patterns of Keel-billed toucans in a fragmented tropical landscape in Southern Mexico. *Conservation Biology* 15: 1789-1798.
- Graham C., Martínez-Leyva J. and 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.
- Greenberg R. 1981. Frugivory in some migrant tropical forest wood warblers. *Biotropica* 13: 215-223.
- Greenberg R., Foster M. and Márquez-Valdelamar L. 1995. The role of the white-eyed vireo in the dispersal of *Bursera* fruit on the Yucatan Peninsula. *Journal of Tropical Ecology* 11: 619-639.

- Guevara S. and Laborde J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. 319-338 pp. *In*: Fleming T. and Estrada A. (Eds). *Frugivory and Seed dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. *Vegetatio* 107/108.
- Guevara S., Laborde J., Liesenfeld D. y Barrera O. 1997. Potrerros y Ganadería. 43-57 pp. *En*: González E., Dirzo R. y Vogt R. (Eds). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Hall P., Walker S. and Bawa K. 1996. Effect of forest fragmentation on genetic diversity and mating system in a tropical tree, *Pithecellobium elegans*. *Conservation Biology* 10: 757-768.
- Hamilton M. B. 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature* 401: 129-130.
- Hamrick J. and Godt J. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 351: 1291-1298.
- Hamrick J. and Loveless M. 1986. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of plant populations. 211-223 pp. *In*: Estrada A. and Fleming T. (Eds). *Frugivores and seed dispersal*. Junk Publishers, Dordrecht.
- Hamrick J. and Nason J. 1996. Consequences of dispersal in plants. 203-236 pp. *In*: Rhodes O., Chesser R. and Smith M. (Eds). *Population dynamics in Ecological Space and Time*. Chicago Press.
- Hamrick J., Godt J. and Sherman-Broyles S. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6: 95-124.
- Hamrick J., Murawski D. and Nason J. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. 281-297 pp. *In*: Fleming T. and Estrada A. (Eds). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. *Vegetatio* 107/108.

- Herrera C. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63: 773-785.
- Herrerías-Diego Y., Quesada M., Stoner K., Lobo J., Hernández-Flores Y. and Sánchez G. 2008. Effect of forest fragmentation on fruit and seed predation of the tropical dry forest tree *Ceiba aesculifolia*. *Biological Conservation* 141: 241-248.
- Howe H. and Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-228.
- Hubbell S. and Foster R. 1996. Commonness and rarity in a Neotropical forest: implications for tropical tree conservation. 205-223 pp. *In*: Soulé M. (Ed). *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ibarra-Manríquez G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y Núñez-Farfán J. 1997. La Vegetación. 61-85 pp. *En*: González E., Dirzo R. y Vogt R. (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Jordano P. 1982. Migrants birds are the main seed dispersers of blackberries in southern Spain. *Oikos* 38: 183-193.
- Jordano P. and Godoy J. 2000. RAPD variation and population genetic structure in *Prunus mahaleb* (Rosaceae), an animal-dispersed tree. *Molecular Ecology* 9: 1293-1305.
- Jordano P. and Schupp E. 2000. Seed disperser effectiveness: the quality component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs* 70: 591-615.
- Jordano P. and Godoy J. 2002. Frugivore-generated seed shadows: a landscape view of demographic and genetic effects. 305-321 pp. *In*: Levey D., Silva W. and Galetti M. (Eds). *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. CABI Publishing.

- Jordano P., García C., Godoy J. and García-Castaño L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 3278-3282.
- Kramer A., Ison J., Ashley M. and Howe H. 2008. The paradox of forest fragmentation genetics. *Conservation Biology* 22: 878-885.
- Lacerda D. R., Acedo M. D. P., Lemos Filho J. P., and Lovato M. B. 2001. Genetic diversity and structure of natural populations of *Plathymenia reticulata* (Mimosoideae), a tropical tree from the Brazilian Cerrado. *Molecular Ecology* 10: 1143-1152.
- Leck C. 1972. The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *Auk* 89: 842-850.
- Levey D. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.
- Levey D., Moermond T. and Denslow J. 1994. Frugivory: an overview. 282-294 pp. *In*: McDade L., Bawa K., Hespdenheide H. and Hartshorn G. (Eds.). *La Selva. Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest*. Univ. Chicago Press.
- Loiselle B., Sork V., Nason J. and Graham C. 1995. Comparison of genetic variation in bird-dispersed shrubs of a tropical wet forest. *Biotropica* 27: 487-494.
- Loiselle B. and Blake J. 1999. Dispersal of Melastome seeds by fruit-eating birds of Tropical Forest understory. *Ecology* 80: 330-336.
- Loveless M. D. 1992. Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forest* 6: 67-94.
- Loveless M. and Hamrick J. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 65-95.

- Lowe A., Dossier D., Ward M., Bacles C. and Navarro C. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.
- Luna R., Epperson B. and Oyama K. 2007. High levels of genetic variability and inbreeding in two Neotropical dioecious palms with contrasting life histories. *Heredity* 99: 466-476.
- Martínez-Ramos M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. 191-239 pp. *En: Gómez-Pompa A. y del Amo R. (Eds.). Investigaciones Sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México Vol. II, México: CECSA.*
- Martínez-Ramos M. and Soto-Castro A. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318.
- Melo F., Dirzo R. and Tabarelli M. 2006. Biased seed rain in forest edges: evidence from the Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 132: 50-60.
- Moermond T. 1990. A functional approach to foraging: morphology, behaviour, and the capacity to exploit. 427-430 pp. *In: Morrison M., Ralph J., Verner J. and Jehl J. (Eds.). Avian, Foraging: Theory, Methodology, and Applications. Studies in Avian Biology no. 13.*
- Nason J., Aldrich P. and Hamrick J. 1997. Dispersal and the dynamics of genetic structure in fragmented tropical tree populations. 304-320 pp. *In: Laurance, W. and R. Bierregaard (Eds.). Tropical Forest Remnants. The University of Chicago Press.*
- Nason J., Herre A. and Hamrick J. 1998. The breeding structure of a tropical keystone plant resource. *Nature* 391: 685-687.
- Neigel J. 1997. A comparison of alternative strategies for estimating gene flow from genetic markers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 105-128.
- Newman D. and Tallmon D. 2001. Experimental evidence for beneficial fitness effects of gene flow in recently isolated populations. *Conservation Biology* 15: 1054-1063.

- Novick R., Dick C., Lemes M., Navarro C., Caccone A. and Bermingham E. 2003. Genetic structure of Mesoamerica populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Molecular Ecology* 12: 2885-2893.
- Nybom H. 2004. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraespecific genetic diversity in plants. *Molecular Ecology* 13: 1143-1155.
- Otero A. 1998. Variación genética y biología reproductiva de *Chamaedorea alternans* mediante el uso de los marcadores moleculares (RAPDs) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pennington T. D. y Sarukhán J. 1998. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2a ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México.
- Pérez-Nasser N., Eguiarte L. and Piñero D. 1993. Mating system and genetic structure of the distylous tropical tree *Psychotria faxlucens* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 80: 45-52.
- Pratt T. and Stiles E. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *American Naturalist* 122: 797-805.
- Quesada M., Stoner K., Lobo J., Herrerías Y., Palacios C., Munguia M., Salazar C. and Guerrero V. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36: 131-138.
- Saunders D., Hobbs R. and Margules C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- Schierenbeck K., Skupski M., Lieberman D. and Lieberman M. 1997. Population structure and genetic diversity in four tropical tree species in Costa Rica. *Molecular Ecology* 6: 137-144.

- Schnabel A., Nason J. and Hamrick J. 1998. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: seed dispersal and variation in female reproductive success. *Molecular Ecology* 7: 819-832.
- Schupp E. 1993. Quantitative, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. 15-29 pp. *In*: Fleming T. and Estrada A. (Eds.). *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects*. Kluwer Academic Publishers. Belgium. Vegetatio 107/108.
- Snow D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- Soto M. y Gama L. 1997. Climas. 7-18 pp. *En*: González, E., R. Dirzo y R. Vogt (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Stutchbury B. and Morton E. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Academic Press, New York.
- Suárez M. del P. 2007. Efectos de la fragmentación del hábitat en la estructura genética de *Heliconia uxpanapensis* (Heliconiaceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis Lic. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Toledo L. 2007. Establecimiento de plántulas y estructura genética de *Sideroxylon portoricense* en un hábitat fragmentado. Congreso “40 años de Investigación en la región de Los Tuxtlas”. Catemaco Veracruz, Instituto de Biología, UNAM.
- Trejo P. L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas, Veracruz. *En*: Gómez-Pompa A., S. Del Amo Rodríguez, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (Eds.). *Regeneración de Selvas*. CECSA, México, D. F. Vol. I.
- van Dorp D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. 333-364 pp. *En*: Gómez-Pompa A. y del Amo R.S. (Eds.). *Investigaciones Sobre la Regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México Vol. II.*, México: CECSA.
- Vázquez-Yanes C., Batis-Muñoz A., Alcocer-Silva M., Gual-Díaz M., Sánchez C. and Dirzo. 1999. Árboles y arbustos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación.

Reporte Técnico del proyecto J084. Mexico: CONABIO-Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Wenny D. 2001. Advantages of seed dispersal: A re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research* 3: 51-74.

Wheelwright N. 1991. How long do fruit-eating birds stay in the plants where they feed?. *Biotropica* 23: 29-40.

Whitmore T. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. 3-12 pp. *In*: Laurance W. and Bierregaard R. Jr. (Eds). *Tropical Forest Remnants. Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. Chicago Press.

Young A., Boyle T. and Brown T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.