



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA**

**Dispersión de semillas de *Brosimum alicastrum* por murciélagos tienderos
y su relación con la germinación y la supervivencia de plántulas
en la Selva Lacandona, Chiapas.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARIPAULA VALDES BERRIZ

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA**

Ciudad Universitaria, CD. MX. Octubre, 2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**Dispersión de semillas de *Brosimum alicastrum* por murciélagos tienderos
y su relación con la germinación y la supervivencia de plántulas
en la Selva Lacandona, Chiapas.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARIPAULA VALDES BERRIZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. JULIETA BENÍTEZ MALVIDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA

Ciudad Universitaria, CD. MX. Octubre, 2018

OFICIO CPCB/664/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

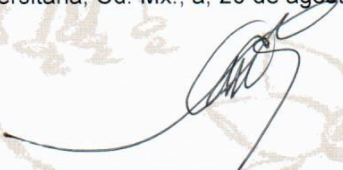
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, en su sesión ordinaria del día 14 de mayo de 2018, aprobó el jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**, a la alumna **VALDÉS BÉRRIZ MARIPAULA** con número de cuenta **514350907** con la tesis titulada: "**DISPERSIÓN DE SEMILLAS DE *Brosimum alicastrum* POR MURCIÉLAGOS TIENDEROS Y SU RELACIÓN CON LA GERMINACIÓN Y LA SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS EN LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS**", bajo la dirección del **DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA**:

Presidente: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Vocal: DR. RURIK HERMANN LIST SÁNCHEZ
Secretario: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente: DRA. JULIETA BENITEZ MALVIDO
Suplente DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a, 20 de agosto de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



Agradecimientos institucionales

Primeramente al Posgrado de Ciencias Biológicas de la UNAM por el apoyo y la oportunidad de estudiar mi maestría como parte de éste.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico para realizar mis estudios (CVU 545647 y becario 299079). Además, le agradezco a Bat Conservation International y a The Rufford Small Grants Foundation por las becas que permitieron mi trabajo de campo y la investigación presentada en este documento.

A mi tutor el Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta y el comité tutorial la Dra. Julieta Benítez Malvido y el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por todo su apoyo, sus observaciones, comentarios y su paciencia durante este proceso.

Agradecimientos a título personal

A mi familia por su apoyo durante todo este proceso y su entusiasmo por mi carrera y mi trabajo. A mis padres, Teriana, Juan, Francis y Chris, por su apoyo incondicional, por entenderme y tenerme tanta paciencia. A Francis y Chris, que aunque no puedan ver el resultado final, su apoyo e interés en mi trabajo los hacen parte de él. Los amo siempre a los cuatro.

A Salvador, mi compañero de vida, por ser parte de mis aventuras y tener tanta paciencia. Este trabajo es desde el principio gracias a ti.

A todos mi amigos de México por su apoyo, especialmente Abi y Roberto por darme ánimos y aconsejarme.

A Rodrigo Medellín, por aceptarme en su laboratorio, permitirme desarrollar este proyecto y apoyarme en cada paso. Ser parte su laboratorio es aprender constantemente y espero mi trabajo lo refleje. Gracias por la oportunidad.

A mis compañeros del laboratorio por su apoyo y sus opiniones sinceras para mejorar mi trabajo Abi, Roberto, Ivar, Víquez, Nora, Cecilia, Antonio, Marina, Ana, Valeria, Begoña, Alma y a Daniel por toda su ayuda.

Gracias también a Abi, Salvador, Alma, Roberto y Begoña por su ayuda con el trabajo de campo. A Don Chilo, que sin su conocimiento de la selva nunca hubiera podido hacer mi investigación y encontrar siempre mis sitio de estudio. Me alegro haber podido compartir tanto tiempo con usted. A Rafa, su familia y Anna, por su amabilidad y permitir que me hospedara con ustedes.

Agradezco a la Dra. Julieta Benitez por sus consejos y facilitar el transporte en campo. Al Dr. Joaquín Arroyo por sus recomendaciones. A los sinodales el Dr. Rurik List, la Dra. Livia León Paniagua y la Dra. Angelina Martínez Yrizar por todos sus comentarios.

A Jazmín Peraza y Gilberto Silva por su apoyo y entusiasmo por mi carrera. A mi tío Jorge y mi tía Thelvia por su ayuda con el análisis estadístico.

A la Reserva de la Biosfera Montes Azules por permitir que se realizara mi investigación y el Ejido de Chajul por acogerme durante ese tiempo. La UNAM y el Posgrado de Ciencias Biológicas, especialmente Erika y Armando por su ayuda y amabilidad.

A México, porque la oportunidad de vivir allí durante esos años dejó una huella en mi y siempre será una parte de quien soy.

Índice

Índice de figuras y tablas	8
Resumen	10
Abstract	11
Introducción general	12
<i>Dispersión de semillas</i>	12
<i>Frugivoría y dispersión de semillas por vertebrados</i>	14
<i>Los murciélagos: su diversidad e importancia</i>	15
<i>Murciélagos tienderos</i>	17
<i>Semillas grandes y <i>Brosimum alicastrum</i></i>	21
Antecedentes	22
<i>El modelo de Janzen-Connell y la hipótesis del escape</i>	22
<i>Beneficios de la dispersión a refugios de alimentación y tiendas</i>	26
<i>Características de las semillas grandes</i>	29
<i>Especie focal: <i>Brosimum alicastrum</i></i>	30
<i>Importancia de la dispersión de semillas grandes por murciélagos</i>	32
Objetivos	34
<i>Objetivo general</i>	34
<i>Objetivos específicos</i>	34
Hipótesis	35
Métodos	36
<i>Área de estudio</i>	36
<i>Diseño Experimental</i>	38
<i>Análisis estadísticos</i>	44
Resultados	48
Discusión	59
Conclusiones	69
Referencias	70
Anexos	80

Índice de figuras y tablas

- Figura 1. Figura original de Janzen (1970) donde propone que con el incremento de la distancia al árbol parental disminuye la densidad de semillas por área (curva I) y aumenta la probabilidad de supervivencia de las semillas y las plántulas (curva P). La línea discontinua indica la curva de reclutamiento de la población (PRC). 23
- Figura 2. Semillas de *Brosimum alicastrum* en diferentes etapas de germinación. 31
- Figura 3. Ubicación de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, señalada con una estrella roja (arriba a la izquierda) en el sureste del estado de Chiapas en México y de los sitios de muestreo en el sur de la reserva (rectángulos rojos) a lo largo del río Lacantún y delimitado por el municipio de Marqués de Comillas (de Google Maps y modificado con Scribble Maps). 36
- Figura 4. Ejemplo de cuadrante permanente de 1 metro cuadrado como los que se colocaron debajo de todos los sitios de muestreo para monitorear la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas. Se pueden observar las plántulas etiquetadas que se monitorearon durante 10 meses (de junio del 2014 a marzo del 2015) para determinar la probabilidad de supervivencia. 40
- Figura 5. Diseño experimental donde se muestra A) el árbol parental, B) los refugios de alimentación y C) las tiendas. Los sitios de dispersión no necesariamente corresponden a un árbol parental incluido en el estudio, por lo que no se consideró un estudio pareado. Los cuadrantes permanentes están delineados con banderillas como se muestra en la foto (arriba a la izquierda). La imagen de arriba a la derecha muestra una tienda de arquitectura bífida (obtenida de Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). 41
- Figura 6. A la izquierda, se muestra un cuadrante permanente de 1 metro cuadrado utilizado para monitorear la germinación de semillas y supervivencia de las plántulas debajo de una tienda ocupada por murciélagos. A la derecha, se puede observar una plántula de *B. alicastrum* etiquetada y enumerada dentro de un cuadrante permanente. La supervivencia de las plántulas se monitoreó durante 10 meses. 43
- Figura 7. Distribución espacial de la densidad de semillas y plántulas de *Brosimum alicastrum* al inicio y de las plántulas establecidas al final del estudio en función de la distancia al árbol parental más cercano. 48
- Figura 8. Densidad promedio de semillas debajo del árbol parental con 106 ± 94 semilla/m², los refugios de alimentación con 21 ± 12 semillas/m² y las tiendas 9 ± 7 semillas/m². Hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($X^2=30.97$, $gl=2$, $p<0.001$), pero solo entre los árboles parentales y los sitios de dispersión (refugios de alimentación y tiendas). 50
- Figura 9. Probabilidad de germinación para cada tratamiento con intervalos de confianza del 95%. Debajo del árbol parental la probabilidad de germinación fue de 0.47 (CI 0.23-0.72), y fue significativamente diferente que en los sitios de dispersión sin tiendas y debajo de las tiendas, donde la probabilidad de germinación fue de 0.98 (CI 0.95-0.99) y 0.93 (CI 0.73-0.98) respectivamente. Estos no fueron significativamente diferentes entre ellos. 51

- Figura 10. Semillas de *Brosimum alicastrum* depredadas por insectos que fueron encontradas debajo de refugios de murciélagos. Mientras que la depredación por insectos fue muy baja en los sitios de dispersión sin tiendas, un 45% de las semillas depredadas debajo de las tiendas fueron afectadas por insectos. 52
- Figura 11. Densidad promedio inicial de plántulas debajo del árbol parental con 58 ± 45 plántulas/m², el refugio de alimentación con 19 ± 12 semillas/m² y las tiendas 7 ± 2 semillas/m². Hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($X^2=26.37$, gl=2 $p<0.001$). Los árboles parentales con los refugios de alimentación ($p=0.02$) y tiendas ($p=0.04$). 53
- Figura 12. Probabilidad de supervivencia de las plántulas 10 meses después de la germinación debajo de los árboles parentales (0.11, CI 0.04-0.28), los refugios de alimentación (0.41, CI 0.24-0.62) y las tiendas (0.25, CI 0.09-0.55) con intervalos de confianza del 95%. Las diferencias entre los tratamientos no fueron significativas. 54
- Figura 13. Probabilidad de supervivencia calculada para cada cuadrante en función a la densidad inicial de plántulas en todos los sitios. En esta gráfica se puede observar como la probabilidad de supervivencia disminuye al aumentar la densidad de semillas en un cuadrante de un metro cuadrado. 54
- Figura 14. La curva representa las probabilidades de supervivencia de plántulas predichas por el modelo (GLMM, logit link) en función de la densidad inicial de plántulas (transformada al log natural). La densidad inicial de plántulas fue un factor significativo para la supervivencia de las plantas después de 10 meses ($X^2=5.62$, gl=1 $p=0.02$). 55
- Figura 15. Las curvas muestran la proporción de semillas germinadas debajo del árbol y debajo de los sitios de dispersión que incluye ambos los refugios de alimentación y las tiendas. Los sitios se monitorearon cada 10 días entre junio y julio. Aunque la proporción de semillas germinadas fue diferente entre los sitios y la proporción de semillas germinadas en el tiempo (tasa de germinación) aumentó significativamente, la tasa de germinación no lo fue diferente entre los dos tratamientos. 56
- Figura 16. Las curvas muestran la tasa de mortalidad de plántulas o el cambio en la proporción de plántulas vivas en el tiempo durante los 10 meses (entre junio del 2014 y marzo del 2015) después de la germinación debajo de los árboles parentales, en los refugios de alimentación y en las tiendas. Aunque la proporción de plántulas vivas disminuyó significativamente en el tiempo, las diferencias en la proporción o en la tasa de mortalidad no fue significativamente diferente entre los tratamientos. 57
- Tabla 1. Resumen de las características generales para cada tipo de tiendas incluyendo el número especies de plantas en las que se han reportado y el número de especies de murciélagos que se han encontrado utilizándolas. Información obtenida de Rodríguez-Herrera *et al.* (2007). 19

Resumen

Las semillas grandes (> 8mm) están limitadas a ser dispersadas por animales grandes, pero es claro que los murciélagos pequeños dispersan una gran cantidad de especies de semillas grandes por stomazoocoria a sus refugios. En la Reserva de la Biósfera de Montes Azules en Chiapas, México, se evaluó el efecto que la dispersión por murciélagos que usan hojas modificadas como refugios tiene sobre la germinación de semillas y supervivencia de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) en comparación a aquella debajo de los árboles parentales y refugios de alimentación sin tiendas. En general, se encontró que los murciélagos dispersan las semillas de *B. alicastrum* consistentemente lejos de los árboles parentales en densidades menores que aquellas encontradas debajo de éstos. De las 6 tiendas evaluadas, 5 se encontraron a 50 metros o más del árbol más cercano y la densidad de semillas debajo de éstas fue en promedio 9 ± 7 semillas/m². La dispersión a los refugios de alimentación y las tiendas aumenta la sobrevivencia de las semillas probablemente por una disminución del efecto de depredadores poco móviles. Por otro lado, la densidad inicial de las plántulas de *B. alicastrum* parece ser el factor más importante para la supervivencia de las plántulas después de 10 meses, donde los sitios con menor densidad tienen menor supervivencia. La dispersión también parece disminuir la tasa de mortalidad de las plántulas en los refugios de alimentación nocturnos, aunque este efecto fue muy variado y no fue aparente para las tiendas. La cobertura del dosel fue significativamente menor en las tiendas que en los refugios de alimentación sin tiendas, pero no fue un factor importante para la germinación y la supervivencia. Finalmente, el efecto de los depredadores sobre las semillas y las plántulas resultó en una distribución espacial más uniforme después de 10 meses en comparación al patrón inicial observado para las semillas y las plántulas. Estos pequeños y vágiles dispersores son efectivos tanto en el transporte y manipulación de las semillas como por su efecto positivo sobre la supervivencia de las semillas y posteriormente la supervivencia de las plántulas, incluso cuando se encuentran en acumulaciones en refugios de alimentación con y sin tiendas. Es claro que son importantes dispersores de especies de semillas grandes y por lo tanto para la regeneración y persistencia de estas especies de árboles en las selvas tropicales.

Abstract

Dispersal of large seeds (> 8mm) is sometimes limited to larger animals, but it is clear that small bats disperse a large number of species of large seeded plants to their roosts. In this study, we evaluated the effect of dispersal by bats to tents and other nocturnal feeding roosts on germination and seedling survival of *Brosimum alicastrum* (Moraceae) in the Montes Azules Biosphere Reserve in Chiapas, Mexico. In general, we found that bats disperse seeds consistently away from parent trees and deposit them in lower densities than underneath parents. From the 6 tents evaluated, 5 were found 50 meters or more away from the closest parent tree and the average seed density was 9 ± 7 seeds/m². Dispersal to tents and other feeding roosts increases germination most likely due distance-dependent predators. On the other side, initial seedling density, and not treatment, was the most important factor affecting seedling survival after 10 months. Lower seedling density results in higher survival probabilities. Dispersal seems to also decrease seedling mortality rate for feeding roost without tents, but the effect was very variable and it was not present for seedlings under tents. Canopy cover was lower under tents than under feeding roosts without tents. Canopy cover did not significantly affect germination or seedling survival. Finally, the effect of predators and pathogens enhanced evenness in the distribution of seedlings established after 10 months in comparison to initial seed and seedling distributions. These small and vagile animals are effective dispersers as they transport seeds away from parent plants without damaging them and benefit germination and seedling survival even when seeds are dispersed in aggregations under feeding roosts and tents. It is clear they play an important role in forest regeneration and persistence of tree species in tropical forests.

Introducción general

Dispersión de semillas

Uno de los procesos principales para la regeneración y la preservación de especies de plantas en los bosques tropicales es la dispersión de semillas. Este es el proceso que conecta el éxito reproductivo de una planta adulta con el establecimiento de su descendencia y juega un papel importante en la demografía espacial de las especies (Nathan y Muller-Landau 2000, Wang y Smith 2002). Posteriormente puede influenciar otros procesos demográficos como la depredación y otras causas de mortalidad, así como la colonización y mantenimiento de la diversidad de especies de plantas (Nathan y Muller-Landau 2000, Wenny 2000, Wang y Smith 2002). Los patrones de distribución de una especie resultan de la interacción entre la distribución de las semillas y la supervivencia de las semillas y las plántulas (Howe 1989). Si la distribución espacial de las semillas o sombra de semillas sirve como un patrón sobre el cual funcionan los procesos subsecuentes de regeneración de la selva (Janzen 1970, 1971, Schupp y Fuentes 1995), entonces es importante entender los factores y mecanismos que afectan la demografía de las especies en las distribuciones naturales (Howe y Miriti 2004).

La dispersión de semillas puede afectar la distribución y demografía de las especies de plantas a través de diferentes mecanismos (Fleming y Heithaus 1981, Howe y Smallwood 1982, Howe 1986, Thomas 1991, Nathan *et al.* 2009). Aunque la colonización a nuevas áreas tiene beneficios claros para una planta, así como efectos importantes en la dinámica poblacional de la especie, la dispersión a larga distancia es un evento raro y puede no ser el mecanismo que provee la mayor ventaja (Howe y Miriti 2004, Clark *et al.* 2005). Diferencias consistentes en la probabilidad de germinación, supervivencia y establecimiento a nivel local pueden tener un impacto significativo en la composición y la estructura de la vegetación (Howe y Miriti 2004). Teóricamente, los beneficios de la dispersión local están bien establecidos (Fleming y Heithaus 1981, Howe y Smallwood 1982), pero se ha demostrado que el efecto es muy variable en la intensidad y en qué etapa de la historia de vida de la planta se observa

(Augsburger 1983b, 1984, Clark y Clark 1984, Howe 1993, Wenny 2000). Las hipótesis que tratan de explicar los beneficios de la dispersión local para la supervivencia son (1) el escape de una alta mortalidad de las semillas y las plántulas debajo del árbol parental, (2) la colonización de sitios aperturas en el dosel o claros y (3) encontrar microhábitats o nichos de regeneración que son beneficiosos para el establecimiento y crecimiento. Estas alternativas no son excluyentes entre ellas, lo que puede dificultar el estudio de sus beneficios (Howe 1984a). Dado que la dispersión a larga distancia puede ser un evento poco común, los procesos de dispersión a nivel local podrían potencialmente explicar las fuerzas selectivas que actúan sobre los diferentes patrones de dispersión y los procesos de supervivencia (Howe y Smallwood 1982, Howe 1989).

Las semillas son la etapa móvil predominante para las plantas y el movimiento ocurre a través de una variedad de mecanismos de dispersión que incluye dispersión por viento, agua, mecanismos balísticos y por animales (Nathan y Muller-Landau 2000). El estudio de los síndromes de dispersión ha resultado en una serie de características generales asociadas a estos mecanismos (Howe y Smallwood 1982, Willson y Traveset 2000). Por ejemplo, las características morfológicas que le permite a una semilla viajar por viento puede incluir estructuras en forma de alas que disminuyen la resistencia al aire y la velocidad de la caída (Willson y Traveset 2000). Las especies dispersadas por animales generalmente producen frutos con pulpa que atraen y ofrecen nutrición a consumidores. Algunas limitaciones a la aplicación de estos conceptos incluyen presiones de selección natural opuestas. Por ejemplo, el tamaño de las semillas está influenciado, entre otros factores, por la necesidad de proporcionar la cantidad de recursos necesarios para germinar y establecerse, por lo que se seleccionarían semillas grandes. Por otro lado, las semillas más grandes están limitadas en cuanto a la forma de dispersión ya que no son dispersados de forma efectiva por viento o mecanismos balísticos. Las semillas grandes están frecuentemente limitadas a ser transportadas por dispersores animales más grandes y son dispersadas a menor distancia (Willson y Traveset 2000). Es importante recordar que las modificaciones morfológicas de las plantas no siempre predicen o excluyen ciertos tipos de dispersión o dispersores, entre otras razones porque las características de una diáspora están sujetas a las historias, orígenes y otras restricciones evolutivas de las especies (Howe y Smallwood 1982).

Frugivoría y dispersión de semillas por vertebrados

Una gran variedad de plantas con diferentes formas de vida es dispersada por animales (Estrada y Fleming 1986). Hasta un 90% de las especies de árboles tropicales producen fruta con pulpa que es consumida por animales (Howe y Smallwood 1982). En las selvas húmedas, 85% de los árboles del dosel son dispersados por vertebrados (Fleming y Sosa 1984). Algunos vertebrados tropicales dependen completamente de frutos para su alimentación y se piensa que estas interacciones pueden ser responsables de la diversificación tanto de algunos vertebrados frugívoros como de las angiospermas (Karr 1980, Tiffney y Mazer 1995). Algunas teorías iniciales sobre las interacciones entre las plantas y sus dispersores proponen que las características de los frutos como morfología y contenido nutritivo evolucionaron como resultado de presiones selectivas por parte de los dispersores que éstos atraen (Snow 1971, McKey 1975). La asociación de ciertas características morfológicas de los frutos con sus dispersores o síndromes de dispersión fueron sido ampliamente descritas por van de Pijl (1969). Algunas características que pueden influir en la selección de un fruto por su consumidor son el tamaño, el color, la posición y el olor (van de Pijl 1969, Gautier-Hion *et al.* 1985, Howe 1986). Por ejemplo, en general las aves y algunos mamíferos diurnos seleccionan frutos con colores llamativos, mientras que los murciélagos consumen frutos de colores pardos, blancos y verdes y se guían por otros atributos como el olor (van der Pijl 1969, Fleming 1979, Gautier-Hion *et al.* 1985, Lobova *et al.* 2009). Por otro lado, no siempre se han encontrado relaciones cercanas entre especies y sus consumidores. No necesariamente existe mayor partición entre grupos taxonómicos de consumidores evolutivamente distantes que indique que han evolucionado para alimentarse de frutos con ciertos atributos y para evitar competir por recursos. Gautier-Hion *et al.* (1985) encontraron mayor partición entre mamíferos terrestres y arborícolas, que entre mamíferos y aves. Esto indica que otros aspectos ecológicos y de comportamiento de cada especie son más importantes en cuanto a los frutos seleccionados por los consumidores. Howe y Estabrook (1977) proponen que el mecanismo que explica la coevolución entre plantas y sus dispersores es la competencia intraespecífica por atraer dispersores efectivos. Los autores plantean dos posibles estrategias según la limitación en el número de dispersores y su efectividad, lo que resulta en dos estrategias de dispersión. De acuerdo con la primera, la planta produce frutos nutricionalmente ricos

para consumidores especialistas altamente efectivos. La segunda estrategia produce un gran número de frutos y semillas para un número ilimitado de consumidores generalistas que entre todos proveen dispersión efectiva. Este es el caso de especies comunes como *Brosimum alicastrum* que son dispersadas por una variedad de dispersores como aves y mamíferos grandes hasta pequeños murciélagos frugívoros. En estas estrategias, Howe y Estabrook (1977) elaboran la dicotomía entre dispersores especialistas y generalistas que había sido propuesta por Snow (1971). Estas ideas además proponen una relación entre el beneficio nutricional, los costos de forrajeo, transporte, manipulación y procesamiento del alimento, con la selección de frutos por el dispersor y su efectividad (Herrera 1985, Gautier-Hion *et al.* 1985, Howe 1986). En este escenario, se esperaría que las especies que son dispersadas por especialistas mostraran mayor necesidad de escapar de la mortalidad denso-dependiente debajo de los árboles parentales mientras que aquellas dispersadas por especies generalistas presentarían menor dependencia (Howe 1993). Por otro lado, en general se considera que esas interacciones planta-animal altamente coevolucionadas e interdependientes son raras (Howe y Smallwood 1982, Howe 1984b, Herrera 1985, Fischer y Chapman 1993), y la pérdida de este tipo de interacciones mutualistas puede tener graves consecuencias para algunas plantas (Temple 1977, Willson y Traveset 2000).

Aunque se pueden identificar síndromes de atributos generales, dada la alta variación en la actividad de los dispersores y en los procesos de establecimiento de las plántulas, estas hipótesis representan solamente los extremos de un continuo de estrategias (Gautier-Hion *et al.* 1985, Howe 1993). Al caracterizar las relaciones entre especies particulares de plantas y sus dispersores es importante determinar su efectividad y por lo tanto se tiene que cuantificar cómo éstos afectan los procesos post-dispersión. Los murciélagos se han descrito como dispersores efectivos basado en su comportamiento, pero existen pocos estudios sobre el efecto que tienen sobre los procesos demográficos como la germinación y supervivencia de plántulas.

Los murciélagos: su diversidad e importancia

Se han identificado más de 1300 especies de murciélagos en el mundo que se distribuyen en todos los continentes, excepto en la Antártica (Kunz y Pierson 1994, Fenton y Simmons 2015). Es el segundo orden de mamíferos con mayor número de

especies y los únicos que han evolucionado con la capacidad de un vuelo verdadero. El vuelo explica en parte su amplia distribución y es uno de los factores importantes que les ha permitido explotar recursos que no eran accesibles para otros animales, tanto de tipos de refugios como de dieta (Fenton 1992, Kunz y Pierson 1994, Kunz y Lumsden 2003, Altringham 2011, Norberg 2012). Los murciélagos pueden refugiarse en cuevas y grietas en rocas, en troncos huecos, en el follaje y hasta en la corteza de árboles, y algunos frecuentemente aprovechan estructuras hechas por el hombre. Se alimentan de otros animales como insectos (insectívoros), de vertebrados (carnívoros) como roedores, aves, otros murciélagos y peces (piscívoros), y algunos se alimentan de sangre (hematófagos). Otros se alimentan de néctar (nectarívoros), polen (polinívoros), frutos (frugívoros), semillas (granívoros) y hojas (folívoros).

La diversidad de su dieta refleja la gran diversidad de especies en este orden y su importancia ecológica y económica. Los murciélagos son los polinizadores principales de una variedad de especies, desde cactus columnares en zonas desérticas hasta el baobab (*Adansonia* spp.) en las sabanas africanas y a veces son los polinizadores más efectivos en sistemas generalizados (Kunz y Pierson 1994, Valiente *et al.* 1996, Arias-Cóyolt *et al.* 2006, Bustamante y Búrquez 2010, Fleming *et al.* 2009, Muchhala *et al.* 2009, Stewart y Dudash 2016). En México, polinizan numerosas especies de agaves (Asparagacea) con importancia económica. Los murciélagos insectívoros controlan las poblaciones de insectos en diversos hábitats y de plagas de cultivos importantes económicamente (Cleveland *et al.* 2006, Kunz *et al.* 2011, Maas *et al.* 2013, 2016, Wanger *et al.* 2014, Puig-Monserrat *et al.* 2015). Los murciélagos son considerados los responsables de un porcentaje alto de las semillas dispersadas tanto en sitios de vegetación primaria como áreas perturbadas tanto en el neotrópico como el paleotrópico (Charles-Dominique 1991, Thomas 1991, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000). En la savanna de Costa de Marfil, Thomas (1991) encontró que en el 75% de los frutos de *Ficus capensis* fueron removidos en la noche y 95% de éstos fueron dispersados por murciélagos (familia Pteropodidae). Medellín y Gaona (1999) encontraron que los murciélagos dispersaban un mayor número de especies que las aves en la selva Lacandona, México. Los murciélagos son consumidores a diferentes niveles de la cadena trófica y redistribuyen nutrientes y energía en los ecosistemas (Kunz *et al.* 2011). En México, se pueden encontrar 138 especies de murciélagos en 8 familias

(Medellín *et al.* 2008). Están distribuidos en la gran diversidad de ecosistemas que abarca el país dentro de los cuales juegan un papel ecológico importante con repercusiones económicas y culturales (Medellín *et al.* 2008).

Murciélagos tienderos

México incluye los límites de dos regiones biogeográficas y una gran variedad de ecosistemas y climas (Medellín *et al.* 2008). Esto genera parcialmente la gran riqueza de especies de murciélagos en el país y es un factor importante en la diversidad de refugios que usan. El uso de refugios en los murciélagos está influenciado por factores climáticos, fisiológicos, sociales y restricciones filogenéticas (Kunz 1982, Kunz y Lumsden 2003). Más comúnmente en los trópicos, las condiciones climáticas permiten el uso del follaje como refugio. Estos tipos de refugios incluyen hojas de una variedad de plantas tanto del dosel como del sotobosque (Kunz 1982). Mientras algunas especies de murciélagos usan las hojas sin modificarlas, otras las modifican para construir “tiendas” por los que comúnmente se les llaman murciélagos tienderos.

En general, la modificación de una hoja por los murciélagos tienderos incluye mordeduras en nervaduras que ocasiona que la lámina foliar caiga en forma de una carpa o tienda. Se han documentado 22 especies de murciélagos que ocupan distintos tipos de hojas con algún tipo de modificación (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Dado que se han realizado muy pocas observaciones directas de los murciélagos construyendo tiendas es difícil distinguir entre las especies que usan tiendas de forma obligatoria y aquellas que las usan de forma oportunista (Chaverri y Kunz 2010, Hernández-Mijangos y Medellín 2013). Es posible que algunas de las especies que se han observado ocupando tiendas, no las construyan, si no que utilizan tiendas construidas por otras especies. Por lo que, generalmente se le refiere como murciélagos que utilizan tiendas para diferenciarlas de las que las construyen (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). En el neotrópico, se han identificado 17 especies de murciélagos frugívoros ocupando tiendas. Estas especies son relativamente pequeñas (8-50g) de la familia Phyllostomidae, principalmente de la subfamilia Stenodermatinae y una de la subfamilia Carollinae (Kunz y Lumsden 2003, Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Se han identificado 8 tipos de arquitecturas (Tabla 1) que son construidas en al menos 77 especies de plantas (41 géneros en 18 familias) (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). La especie *Artibeus watsoni* es la que más especies de plantas usa con 44 especies y 5 tipos de tienda (11 familias). En

Uroderma bilobatum se ha reportado utilizando el mayor número de arquitecturas con al menos 7 tipos (23 especies de plantas de 11 familias). Es importante tomar en cuenta que estas especies son las que han sido más estudiadas por lo que el número de especies y arquitecturas probablemente aumentaría para otras especies raras cuando se hagan más observaciones (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Por otro lado, el murciélago *Ectophylla alba* se ha encontrado solo en tiendas de tipo bote, principalmente en especies del género *Heliconia*, aunque ésta ha sido estudiada más frecuentemente que las otras especies que presentan poca diversidad en el uso de plantas y arquitecturas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Es de las pocas especies que se ha observado construyendo sus tiendas (Rodríguez-Herrera *et al.* 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2011).

Las características seleccionadas por los murciélagos que construyen tiendas son variadas. En general, las tiendas son construidas en hojas alargadas y horizontales (Kunz y Lumsted 2003). Las tiendas de tipo bote, bífida y de paradoja son construidas a menor altura mientras que las pinnadas, cónicas y de sombrillas se encuentran en estratos más altos (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). La especie *Artibeus watsoni* construye tiendas de 1.5 a 5 metros de altura y seleccionan hojas con pecíolos gruesos (Choe y Timm 1985, Stoner 2000). Por otro lado, *Ectophylla alba* construye tiendas a una altura máxima de 1.5 a 2 metros (Brooke 1990, Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). También, se ha encontrado que la densidad de la vegetación alrededor y debajo de las tiendas es menor, lo que permite la entrada y salida de la tienda y también que los murciélagos puedan detectar a los depredadores terrestres (Brooke 1990, Kunz y McCracken 1996, Rodríguez-Herrera *et al.* 2008, Rivero 2016). Se encontró que *Ectophylla alba* selecciona sitios con baja densidad de la vegetación en el sotobosque, pero con una alta cobertura del dosel lo que podría proveer protección de los rayos solares, el viento, la lluvia y los daños que estos puedan causar a la tienda (Rodríguez-Herrera *et al.* 2008). Rivero (2016) determinó que en la Reserva de la Biósfera Montes Azules (RBMA) una menor cobertura del dosel y menor densidad la vegetación en el sotobosque alrededor de los sitios donde se encontraron tiendas.

Tabla 1. Resumen de las características generales para cada tipo de tiendas incluyendo el número especies de plantas en las que se han reportado y el número de especies de murciélagos que se han encontrado utilizándolas. Información obtenida de Rodríguez-Herrera *et al.* (2007).

Tipo de arquitectura	Descripción	# de spp. de plantas	Especies de murciélagos
Cónica	- Cortes en los pecíolos en la base de la lámina foliar. - El único tipo con cortes a varias hojas	5	<i>Uroderma bilobatum</i> <i>Platyrrhinus helleri</i>
Sombrilla	- Cortes en las venas y la lámina. - Forma circular, ovoide o corazón normalmente de la familia Arecaceae	8	<i>Artibeus watsoni</i> <i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Uroderma bilobatum</i> <i>Vampyressa nymphaea</i>
Pinnada	- Cortes en varias pinnas. - Normalmente en hojas compuestas de palmas grandes.	3	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Uroderma bilobatum</i> <i>Uroderma magnirostrum</i>
Apical	- Un corte en base o las venas de hojas grandes - Frecuentemente de la familia Araceae	32	<i>Artibeus</i> spp. (8 spp.) <i>Mesophylla macconnelli</i> <i>Rhinophylla pumilio</i> <i>Uroderma bilobatum</i> <i>Vampyressa thyone</i>
Bífida	- Cortes en forma de “J” o “V” en ambos lados de la hoja en hojas bífidas. - Las puntas caen una sobre otra.	19	<i>Artibeus watsoni</i> <i>Artibeus cinereus</i> <i>Mesophylla macconnelli</i> <i>Rhinophylla pumilio</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
Paradoja	- Cortes en forma de “J” o “V” en ambos lados de hojas largas y grandes. - Se diferencian de las tiendas bífidas porque las hojas no son bifurcadas.	3	<i>Artibeus cinereus</i> <i>Mesophylla macconnelli</i> <i>Rhinophylla pumilio</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
Bote invertido	- Cortes paralelos a la vena central en hojas alargadas. - Principalmente en <i>Heliconia</i> spp. (6 spp.)	10	<i>Artibeus</i> spp. (4 spp.) <i>Ectophylla alba</i> <i>Rhinophylla pumilio</i> <i>Uroderma bilobatum</i>
Bote-Apical	- Cortes paralelos a la vena central como en las tiendas tipo bote y un corte en la vena central cerca de la punta como en las tiendas tipo apical.	9	<i>Artibeus jamaicensis</i> <i>Artibeus watsoni</i> <i>Vampyressa pusilla</i> <i>Vampyressa thyone</i>

La construcción o el uso de tiendas puede conferir una variedad de beneficios desde protección de la lluvia, viento y radiación solar, hasta una disminución de la carga de ectoparásitos (Kunz y Lumsden 2003, Ter Hofstede y Fenton 2005, Rodríguez-Herrera *et al.* 2015). Se ha demostrado que las hojas modificadas como tiendas conservan el calor más eficientemente y cae menor cantidad de lluvia debajo de éstas que debajo de las hojas sin modificar (Choe 1994, Rodríguez-Herrera *et al.* 2015). También se ha propuesto que las tiendas son un recurso que permite la defensa de harems por lo machos, aunque las hembras de *Ectophylla alba* se han observado contribuyendo a la construcción de las tiendas (Kunz y McCracken 1996, Kunz y Lumsden 2003, Chaverri y Kunz 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2006). Las tiendas podrían disminuir la depredación al permitir que los murciélagos puedan ver depredadores que se acercan desde el suelo y las hojas con pecíolos largos alertan cuando un depredador se acerca desde arriba (Timm y Mortimer 1976, Kunz y McCracken 1996, Kunz y Lumsden 2003). Incluso cuando los depredadores aprenden a identificar las tiendas, como en el caso de los monos ardilla (*Saimiri oerstedii*), la depredación es baja (Boinski y Timm 1985). También se ha propuesto que algunas características morfológicas de los murciélagos, como las líneas faciales y dorsales, les permiten confundirse con la vegetación (Kunz 1982). En general, los beneficios deben ser mayores que los costos de modificación, los que dependen del estilo y el número de tiendas usadas por la especie. El número de mordidas en las hojas puede variar entre tipo de arquitecturas, desde unas pocas para construir una tienda apical que es terminada en una noche hasta una tienda de sombrilla o bífida que toma muchas noches (Kunz *et al.* 1994, Kunz y McCracken 1996, Kunz y Lumsted 2003). La dureza de las hojas también puede limitar las especies de plantas que puede usar cada especie de murciélago y aumentar el costo de modificación (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Además, las tiendas tienen la desventaja de ser temporales. Su duración varía de 45 días hasta años, lo que probablemente también afecta los costos de cada tipo de tienda e interactúa con otros factores como la complejidad de la arquitectura de la tienda y la dureza de las hojas (Chaverri y Kunz 2006, Rodríguez-Herrera *et al.* 2011). La temporalidad de las tiendas y la disponibilidad de las plantas usadas para éstas pueden afectar el comportamiento social, la estabilidad de los grupos y la fidelidad a los refugios (Chaverri y Kunz 2006, Chaverri *et al.* 2007, Chaverri y Kunz 2010, Rodríguez-Herrera *et al.* 2011). Se ha sugerido que la temporalidad de los refugios

permite a esas especies moverse y acercarse a las áreas de alimentación (Kunz 1982, Chaverri y Kunz 2006, Lobo *et al.* 2009). Por otro lado, Morrison (1980) mostró que dos especies que usan hojas sin modificar como refugios diurnos se mueven diariamente, pero no se acercan a sus áreas de alimentación. Es posible que los murciélagos se mueven dentro de cierta área aunque no muestren alta fidelidad a un refugio en particular (Morrison 1980, Chaverri y Kunz 2006). La disponibilidad de refugios y otras características morfológicas y ecológicas de las plantas que usan los murciélagos parecen influenciar los comportamientos sociales mencionados, pero es claro que una combinación de mecanismos contribuyen a la variedad de sistemas sociales observados en estos pequeños mamíferos (Morrison 1980, Kunz y Lumsden 2003, Sagot y Stevens 2012).

Semillas grandes y *Brosimum alicastrum*

Los árboles del dosel de las selvas tropicales frecuentemente tienen semillas grandes. Una de las especies arbóreas del dosel más comunes en las selvas húmedas neotropicales es *Brosimum alicastrum* (Moraceae) (nombre común: *ramón, ox, ojoche*). Esta especie presenta atributos asociados a árboles de semillas grandes como es característica de selvas maduras, tolerante a la sombra y es consumida por vertebrados (Pennington y Sarukhán 1968). La especie es dispersada principalmente por mamíferos grandes como primates y por murciélagos frugívoros. En el área de estudio, se ha reportado que los murciélagos tienderos acarrean semillas de *B. alicastrum* y otras especies de semillas grandes a las tiendas (Melo *et al.* 2009, Rivero 2016). La dispersión a estos refugios bajo el dosel puede beneficiar especialmente a las especies de semillas que pueden estar limitadas a ser dispersadas por especies de mamíferos grandes que desaparecen a causa de la deforestación y la defaunación.

El ramón es un recurso importante para las muchas personas que viven en áreas tropicales donde ha sido utilizado desde las épocas precolombinas. La fruta tiene una variedad de usos ya que la pulpa y las semillas son nutritivas. Las semillas se consumen frescas o se secan para hacer harina que se utiliza para hornear pan o preparar bebidas. La madera tiene valor comercial y algunas partes del árbol tienen propiedades medicinales. La especie es un componente importante en las selvas tropicales en su distribución y además tiene valor económico y cultural (Peters y Pardo-Tejeda 1982).

Antecedentes

El modelo de Janzen-Connell y la hipótesis del escape

El modelo Janzen-Connell propone que procesos de mortalidad dependientes de la densidad o la distancia causan que la supervivencia de semillas y plántulas sea mayor lejos de los árboles parentales (Janzen 1970, Connell 1971, Howe 1984a). En este escenario, la probabilidad de supervivencia es mayor al aumentar la distancia al árbol parental y disminuir la densidad de semillas o plántulas (Fig. 1). Mientras que la distancia de mayor establecimiento es el resultado de la probabilidad de supervivencia y la densidad en función de la distancia. En este modelo el establecimiento es mayor en el área bajo ambas curvas a determinada distancia intermedia (Fig. 1). Se considera que los procesos propuestos en este modelo resultan en menor agregación en la distribución de las especies y se ha utilizado para explicar la alta diversidad y la coexistencia de especies en las selvas tropicales dado que la baja supervivencia cerca de los árboles parentales permite que individuos de otras especies se establezcan (Janzen 1970, Connell 1971, Nathan y Casagrandi 2004). Por otro lado, la hipótesis del “Escape” propone que una mayor supervivencia lejos del árbol parental actúa como una fuerza selectiva que resulta en mayores distancias de dispersión (Connell 1971, Howe y Primack 1975, Janzen *et al.* 1976, Salmonson 1978, Clark y Clark 1981, Howe y Smallwood 1982, Schupp 1988). Aunque estos dos modelos pueden ser equivalentes, la hipótesis del escape puede resultar en una variedad de patrones diferentes al modelo de Janzen y Connell (Nathan y Casagrandi 2004). El modelo de Janzen-Connell se ha planteado frecuentemente como una reducción en la probabilidad de depredación conforme se incrementa la distancia del árbol parental, lo que podría resultar solamente de la necesidad de escape y no necesariamente en mayor establecimiento lejos del árbol parental o menor agregación (Clark y Clark 1984, Nathan y Casagrandi 2004). También se ha tratado de identificar la presencia del efecto de Janzen-Connell de forma indirecta al cuantificar el aumento en la distancia promedio en diferentes etapas (semillas, plántulas y juveniles) o de una cohorte en función del tiempo (Augsburger 1983b, Packer y Clay 2000, Nathan y Casagrandi 2004). Para evaluar si el patrón observado es el resultado de los procesos propuestos en el modelo de Janzen-Connell es necesario

examinar las curvas de dispersión, supervivencia y establecimiento (Nathan y Casagrandi 2004).

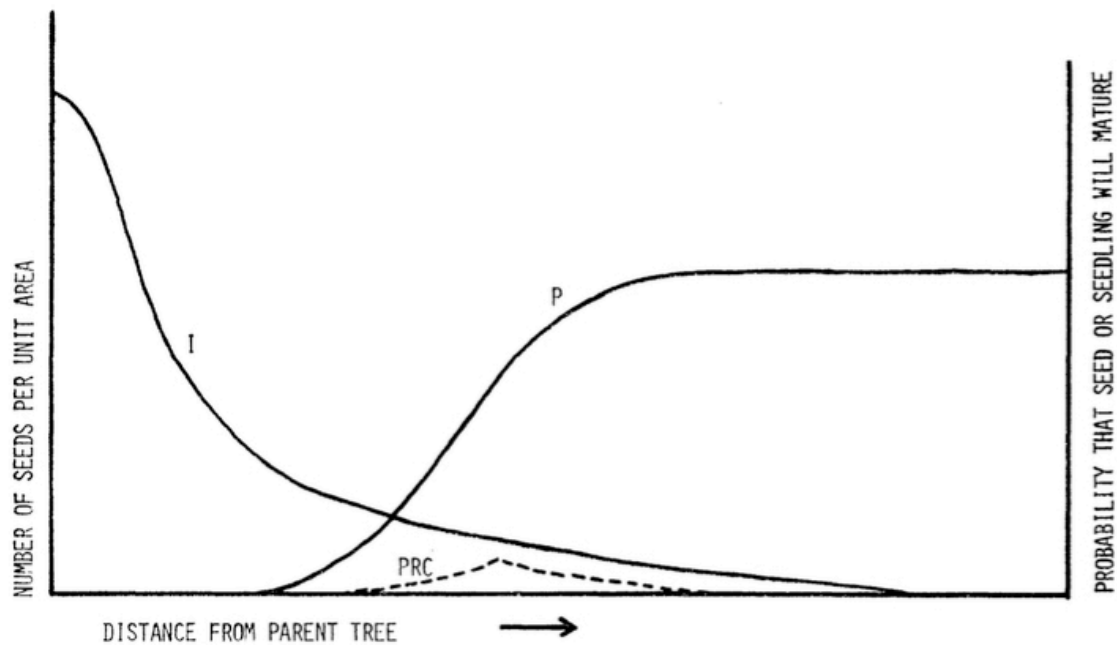


Figura 1. Figura original de Janzen (1970) donde propone que con el incremento de la distancia al árbol parental disminuye la densidad de semillas por área (curva I) y aumenta la probabilidad de supervivencia de las semillas y las plántulas (curva P). La línea discontinua indica la curva de reclutamiento de la población (PRC).

El modelo de Janzen-Connell se ha estudiado empíricamente tanto en ecosistemas templados como tropicales (Packer y Clay 2000, Comita *et al.* 2014). Se ha encontrado evidencia para el modelo en semillas de diferentes tamaños (Howe *et al.* 1985, Schupp 1988, Burkey 1994, Cintra 1997) y en plántulas en diferentes edades (Auspurger 1983b, Clark y Clark 1984, Packer y Clay 2000, Swamy y Terborgh 2010). El patrón se ha presentado como resultado de procesos altamente denso-dependientes de mortalidad por patógenos que afecta a las plántulas más comúnmente en las etapas tempranas (Augsburger 1983a, Augspurger y Kelly 1984, Packer y Clay 2000, Bell *et al.* 2006, Freckleton y Lewis 2006, Bagchi *et al.* 2010, Mangan *et al.* 2010, Swamy y Terborgh 2010, Bagchi *et al.* 2014). Sin embargo, este patrón también se ha encontrado como resultado de depredación por insectos y mamíferos (Wright 1983, Burkey 1994, Cintra 1997, Hulme 1998, Wenny 2000). En algunos casos se ha intentado diferenciar la importancia de procesos dependientes de la densidad y la distancia de forma experimental (Salmonson 1978, Clark y Clark 1984, Howe *et al.* 1985, Howe 1993,

Harms *et al.* 2000, Wright 2002, Hyatt *et al.* 2003, Nathan y Casagrandi 2004, Hansen *et al.* 2008). Por ejemplo, los patógenos pueden resultar en patrones de mortalidad dependientes tanto de la distancia como de la densidad (Augspurger 1984, Swamy y Terborgh 2010). Aquellos depredadores que son específicos de ciertas especies son más dependientes de la distancia, lo que pudiera ser más probable en patógenos (Packer y Clay 2000). Se ha reportado que procesos de retroalimentación negativos causados por la biota del suelo resulta en mayor mortalidad cerca de los árboles. Simulaciones de este efecto pueden resultar en las abundancias relativas observadas en algunas comunidades (Mangan *et al.* 2010). En el caso de baja especificidad de los patógenos a las especies de árboles, podría haber mayor acumulación de inóculo cerca de los árboles parentales, lo que también resultaría en patrones dependientes de la distancia (Augspurger 1983b, Mangan *et al.* 2010). Los vertebrados frecuentemente se consideran herbívoros generalistas que afectan a las especies más comunes independientemente de la distancia, tanto durante la etapa de semilla como de plántula (Clark *et al.* 2012). En general, la mortalidad por patógenos e invertebrados se considera altamente denso-dependientes y sensibles a la distancia, mientras que la actividad de los mamíferos no se considera dependiente de la distancia (Howe *et al.* 1985, Howe 1989, Terborgh *et al.* 1993, Hammond *et al.* 1998, Swamy y Terbourgh 2010, Clark *et al.* 2012). Los procesos dependientes de la densidad y la distancia pueden afectar otras variables que a su vez están relacionados a la probabilidad de supervivencia. La longevidad puede ser mayor en sitios alejados del árbol parental, mientras que la probabilidad de daño al meristemo y las hojas por herbivoría en las plántulas puede estar correlacionado a la densidad (Clark y Clark 1985, Swamy y Terborgh 2010). Por otro lado, la evidencia indica que el beneficio observado puede variar significativamente entre años; entre árboles de diferentes edades, tamaños de los individuos y con el número de vecinos coespecíficos; así como a qué distancia es aparente y en qué etapa del crecimiento (Augspurger 1983b, 1984, Howe 1993, Burkey 1994, Cintra 1997, Barot *et al.* 1999, Connell y Green 2000, Wenny 2000, Hyatt *et al.* 2003).

Existe evidencia en contra de este modelo para explicar los patrones de distribución de las especies de árboles tropicales, que pueden ser agregados (Hubbell 1979, Fleming y Heithaus 1981, Augspurger 1989, Condit *et al.* 1992, Kitijama y Notman *et al.* 1996, Condit *et al.* 2000). Por otro lado, las distribuciones agregadas en

adultos y las curvas de densidad en función de la distancia al árbol parental no necesariamente reflejan que los procesos propuestos en el modelo de Janzen y Connell no han ocurrido (Clark y Clark 1984). Estos patrones pueden estar afectados por la distribución inicial, diferencias en la magnitud del efecto o por consecuencia de otros procesos posteriores como conflictos semilla-plántula o mayor supervivencia cerca de conespecíficos en etapas posteriores a causa de condiciones ambientales favorables (Clark y Clark 1984, Schupp 1995, Condit *et al.* 2000). Condit *et al.* (2000) encontraron agregación en menos del 15% de las especies arbóreas estudiadas y concluyó que la heterogeneidad ambiental contribuyó a ese patrón en el 84% de los casos. Incluso una mortalidad desproporcionadamente alta bajo el árbol parental, donde la supervivencia no sea cero, puede resultar en patrones agregados (Hubbell 1980, Howe 1989). Se han propuesto una variedad de otros modelos para explicar los patrones de establecimiento observados, pero los mecanismos que causan estos patrones no siempre son identificados (Nathan y Casagrandi 2004). Las diferencias en la depredación por diferentes agentes pueden resultar en una variedad de patrones de establecimiento (Hammond *et al.* 1998, Nathan y Casagrandi 2004). Las especies que se ven afectadas por procesos de mortalidad denso-dependientes generalmente siguen el modelo de Janzen y Connell. Éstas se ven más beneficiadas por dispersores que depositan las semillas de forma aislada o en bajas densidades como aves y murciélagos durante el vuelo. Otras especies que frecuentemente son dispersadas en agregaciones de semillas en heces y refugios de alimentación tienen menor mortalidad por procesos denso-dependientes y pueden presentar defensas o saciedad en los depredadores (Howe 1989). La saciedad en los depredadores normalmente ocurre cuando el recurso es abundante y puede resultar en denso-dependencia negativa, es decir, que la proporción de semillas (o plántulas) depredadas está negativamente relacionada a la densidad, aunque el número absoluto de semillas no lo esté (Augsburger y Kitajima 1992, Hammond *et al.* 1998, Romo *et al.* 2004).

El modelo de Janzen-Connell asume una relación negativa entre la densidad de semillas y la distancia al árbol parental, pero las acumulaciones de semillas debajo de los refugios de alimentación de murciélagos resultan en sombras de semillas que no necesariamente siguen el patrón propuesto por el modelo y cambian la dinámica de algunos procesos demográficos (Romo *et al.* 2004). En estos casos, la mortalidad de semillas puede ser intermedia para aquellas dispersadas en agregaciones o baja si las

acumulaciones son pequeñas (Janzen *et al.* 1976, Howe 1989). Es evidente que los patrones de dispersión que son beneficiosos y los patrones de supervivencia y establecimiento de plántulas resultantes pueden ser muy variables (Howe y Smallwood 1982). Es importante realizar estudios que cuantifiquen el efecto de estos procesos en diferentes etapas del ciclo de vida de las plantas para las distribuciones naturales observadas para cada especie (Wenny 2000, Wang y Smith 2002)

Beneficios de la dispersión a refugios de alimentación y tiendas

Se ha reportado que las semillas dispersadas en agregaciones pueden sufrir altos grados de depredación (Howe 1989). Los mamíferos grandes pueden dispersar un gran número de semillas en sus heces donde pueden ser afectadas por procesos denso-dependientes (Howe 1989). Por ejemplo, durante cuatro años, no se observaron plántulas de *Virola surinamensis* en las agregaciones de semillas formadas bajo los nidos de *Potos flavus*, donde 300-500 semillas son depositadas anualmente (Howe 1983). Los principales dispersores de *Tetragastris panamensis* depositan las semillas en heces donde la supervivencia de las plántulas a los 15 meses es menor (34%) que debajo de los árboles parentales (44%) y las semillas dispersadas de forma aislada (72%) (Howe 1980). Aunque estas agregaciones ocurren en menor medida como resultado de la dispersión por aves y murciélagos pequeños, en el neotrópico los murciélagos frugívoros dispersan una gran cantidad de semillas a refugios de alimentación (Fleming y Heithaus 1981, Gautier- Hion *et al.* 1985, Howe 1989, Melo *et al* 2009). Janzen *et al.* (1976) reportaron una mortalidad por gorgojos (superfamilia Curculionoidae) en semillas de *Andira inermis* de 60% debajo de los árboles parentales, 30% debajo de los sitios de alimentación y 10% para las semillas dispersadas de forma aislada por murciélagos. Romo *et al.* (2004) encontraron que un tercio de los depósitos de las semillas de *Dipteryx micrantha* en refugios de alimentación de murciélagos, no fueron detectados por depredadores (roedores de tamaño mediado a grande). Además, los depósitos con menor cantidad de semillas tuvieron menor probabilidad de ser detectados. Por otro lado, cuando la cantidad de semillas en los refugios era muy alta, la proporción de semillas depredadas era menor en sitios con mayor densidad, aunque el número de semillas depredadas era mayor. Esto probablemente fue el resultado de saciedad de los depredadores en sitios con alta densidad de semillas. En ambos estudios la dispersión de

semillas a sitios de alimentación resulta en que cierta proporción de las semillas escapen la depredación en los refugios de alimentación.

Las tiendas son usadas por los murciélagos como refugios nocturnos y refugios diurnos, por lo que las especies que los ocupan dispersan semillas por debajo y en la cercanía de éstas (Rodríguez-Herrera *et al.*, 2007, Melo *et al.* 2009). Melo *et al.* (2009) registraron 43 especies de semillas grandes (>8mm) dispersadas por *Artibeus watsoni* a tiendas bifidas (Tabla 1 y Fig. 5) en Costa Rica, tanto en selvas continuas como en fragmentos. El promedio de semillas y especies por metro cuadrado fue casi 10 veces mayor debajo de las tiendas que en los controles a 5 metros de éstas. Rivero (2016) encontró 54 especies de semillas grandes (>5mm) dispersadas a tiendas en dos áreas en la Selva Lacandona. Solo 16 especies de semillas fueron encontradas en ambas áreas lo que refleja diferencias en la composición de la vegetación. En general, se encontró que las especies más dispersadas pertenecieron a las familias Anacardiaceae, Bombacaceae, Moraceae y Rubiaceae. Es importante destacar que el porcentaje de tiendas donde se encontraron semillas fue bajo en ambos sitios en este estudio y fue alrededor del 50% en el estudio realizado por Melo *et al.* (2009). Esto puede ser el resultado de que solo algunas de las tiendas se usan como refugios de alimentación, mientras que las otras se utilizan como refugios diurnos o para el control de parásitos y depredadores (Rodríguez-Herrera *et al.* 2007). Se estimó que los murciélagos tenderos dispersan como mínimo 21 millones semillas anualmente en siete sitios de un área total de 310,480 ha en el ecosistema de la Selva Lacandona (Rivero 2016). La dispersión de semillas grandes debajo de tiendas también se reportó para *Uroderma convexum* en sitios perturbados en Costa Rica, donde se encontraron seis especies en tiendas construidas en *Cocos nucifera* (Villalobos-Chavez *et al.* 2016). Es claro que los murciélagos tenderos juegan un papel importante como dispersores de semillas pequeñas y grandes en los ecosistemas donde viven tanto por el volumen de semillas como por la diversidad de especies que dispersan dentro de las selvas conservadas y perturbadas.

La densidad de semillas que resulta de la dispersión por murciélagos a sitios de alimentación puede ser variable, pero puede ser especialmente baja en las tiendas con respecto a los árboles parentales y refugios de alimentación. Las semillas que son depositadas en densidades bajas de 5-10 semillas por sitio pueden tener menor mortalidad (Howe 1989). Melo *et al.* (2009) encontraron menos de 10 semillas para el 69.8% de las especies (>8mm). Rivero (2016) encontró que aproximadamente un 58%

de las especies dispersadas a tiendas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules (RBMA) y 63% en el Monumento Natural Yaxchilán tuvieron menos de 10 semillas en total. Probablemente un porcentaje alto de las especies tenía menos de 10 semillas por tienda ya que la tasa de deposición promedio fue de aproximadamente 14 semillas por metro cuadrado y no fue diferente entre las dos reservas estudiadas. Además, Melo *et al.* (2009) encontraron que aunque estos murciélagos dispersan menor cantidad de semillas a las tiendas en los fragmentos, el número de especies fue igual que en las reservas. En el estudio anterior también se encontró una asociación positiva entre la abundancia de especies de plántulas y la abundancia de semillas en las tiendas dentro de las reservas y en fragmentos, mientras que esta asociación no fue significativa para la abundancia de especies en los controles. Esto quiere decir que la dispersión de semillas a las tiendas puede estar influenciando de forma significativa el establecimiento de plántulas en selvas conservadas y perturbadas.

Una de las características que hace a los murciélagos dispersores efectivos es que transportan las semillas a sitios de alimentación que están a cierta distancia de los árboles parentales. La dispersión a las tiendas podría resultar en que las semillas se depositen consistentemente a mayor distancia de los árboles parentales ya que estos refugios no necesariamente están cerca de las zonas de alimentación (Chaverri y Kunz 2006). La manipulación de los frutos por los dispersores también puede afectar la probabilidad y la tasa de germinación de las semillas. Incluso la remoción de la pulpa (arilo) puede ser suficiente para aumentar la germinación ya que se eliminan inhibidores de la germinación (Traveset 1998, Wenny 2000). Por último, dado que se encontró que en algunos casos los murciélagos tienderos seleccionaban sitios con menor cobertura del dosel, las semillas y plántulas en esos sitios se podrían ver beneficiadas por mayor incidencia de luz solar, que es generalmente beneficioso para el crecimiento y supervivencia incluso para las especies tolerantes a la sombra (Augspurger 1984, Rivero 2016). La dispersión por murciélagos a refugios de alimentación puede ser beneficiosa particularmente para semillas tolerantes a la sombra, lo que está asociado a semillas grandes (Howe y Smallwood 1982, Leishman *et al.* 2000). Aunque son pocos los estudios sobre la dispersión de semillas a las tiendas, ya conocemos que éstos dispersan una gran cantidad de semillas y especies. En los estudios mencionados anteriormente se reportaron 43 y 58 especies de semillas grandes dispersadas por los murciélagos a las tiendas. Para evaluar la efectividad de este grupo de murciélagos es necesario

determinar el efecto que la dispersión a las tiendas tiene en la demografía de las especies de plantas. La dispersión de semillas grandes a tiendas puede resultar en que éstas se depositen en baja densidad y a mayores distancias donde tienen una mayor probabilidad de germinación y supervivencia en comparación a los árboles parentales y otros refugios de alimentación.

Características de las semillas grandes

Aunque las tiendas son construidas en una gran diversidad de plantas, en general se encuentran en plantas del subdosel y el sotobosque, por lo tanto las semillas dispersadas a éstas son depositadas en sitios con alta cobertura del dosel. La dispersión por murciélagos a tiendas y otros refugios de alimentación puede ser particularmente beneficiosa para las especies tolerantes a la sombra. La tolerancia a la sombra está asociado a semillas más grandes que proveen más sustento para las plántulas y les permite que crezcan en la sombra durante un período de tiempo más largo que las semillas pequeñas (Howe y Smallwood 1982, Leishman *et al.* 2000). Las semillas grandes también son características de selvas maduras y están relacionadas con asociaciones estables de plantas (Foster y Janson 1985, Foster 1986, Westoby *et al.*, 1996, Leishman *et al.* 2000, Moles and Westoby 2004). El tamaño grande en las semillas también está relacionado con dispersión por vertebrados y frecuentemente con animales de mayor tamaño (Kitamura *et al.* 2002, Leishman *et al.* 2000, Willson y Traveset 2000). También presentan menor latencia y generalmente germinan a pocas semanas de ser depositadas (Leishman *et al.* 2000). Las plántulas de semillas grandes se han relacionado con mayor supervivencia, mayor resistencia a la herbivoría y menos afectación del crecimiento por la pérdida del tejido fotosintético (Foster 1986, Moles and Westoby 2004). La mayor mortalidad en las plántulas se observa entre las 5 y 30 semanas de desarrollo (Westoby *et al.* 1996). Aunque estas especies se consideran tolerantes a la sombra, las plántulas generalmente se benefician del aumento en la incidencia de luz solar (Augspurger 1984, Schupp 1988, Lopez-Toledo 2008). Por otro lado, se ha observado que la proporción de juveniles por adulto es menor que para semillas pequeñas y que incluso en bajas densidad no se elimina la necesidad del escape (Terborgh *et al.* 2008). Aunque Hulme (1998) propone que hay poca evidencia de depredación post-dispersión denso-dependiente en semillas grandes, Howe y

Smallwood (1982) plantean que las semillas tolerantes a la sombra podrían verse más beneficiadas por el escape de mortalidad denso-dependiente causado por patógenos (Augspurger 1983a, 1983b). También se ha documentado alta mortalidad por insectos y mamíferos en semillas grandes lo que puede resultar en patrones independientes de la distancia (Janzen 1985, Forget 1992, Burkey 1994, Sanchez-Cordero and Martínez-Gallardo 1998). Estos patrones sugieren que las semillas grandes tolerantes a la sombra se pueden ver especialmente beneficiadas por dispersores que depositan las semillas en baja densidad lejos del árbol parental.

Especie focal: *Brosimum alicastrum*

La especie es representativa de selva alta perennifolia aunque también ha sido registrada en selva mediana subperennifolia y subcaducifolia, y selva alta subcaducifolia (Peters y Pardo-Tejeda 1982). Es un árbol perennifolio, aunque puede ser caducifolio en ambientes más secos, de crecimiento lento típico de bosques maduros. Su tronco es recto con grandes contrafuertes. Su copa es piramidal con hojas simples alternas. Es tolerante a la sombra del dosel superior y puede alcanzar hasta 45 metros de altura (Pennington y Sarukhán 2005). Crece en suelos someros y pedregosos, o profundos con drenaje rápido (Blain y Kellman 1991). La escasez de agua no parece tener un efecto negativo sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas de esta especie (Blain y Kellman 1991).

Aunque es generalmente monoica, puede ser dioica en algunas partes de su distribución en México por lo que no todos los árboles producen frutos (Peters y Pardo-Tejeda 1982). Las flores son unisexuales y solitarias (Pennington y Sarukhán 2005). Los frutos miden de 2 a 3 cm, globosos con pericarpio carnoso que varía de verdoso amarillento a naranja. Sus semillas son esféricas y miden de 1 a 2 cm en su parte aplanada, son recalcitrantes con corta viabilidad y no presentan latencia (Pennington y Sarukhán 2005). Se ha reportado que el 75% de la germinación ocurre a los 14 días de ser depositados y generalmente germinan antes de 5 semanas (Parraguirre y Camacho 1992). Paine *et al.* (2008) reportaron que la competencia entre las plántulas es baja.

La especie presenta muchas de las características asociadas con árboles de semillas grandes. Es tolerante a la sombra y es consumido por vertebrados (Pennington y Sarukhan 1968). Alrededor del 40% de las semillas de esta especie son dispersadas

por *Alouatta palliata* en Los Tuxtlas (Estrada y Coates-Estrada 1986), donde también ha sido identificada como parte importante de la dieta de los murciélagos frugívoros (Galindo 1998, Lobova *et al.* 2009). En el área de estudio la especie es dispersada por *Alouatta pigra*, *Ateles geoffroyi* y murciélagos frugívoros. El fruto también es consumido por otros vertebrados como aves y pequeños roedores.



Figura 2. Semillas de *Brosimum alicastrum* en diferentes etapas de germinación.

Burkey (1994) encontró un efecto denso-dependiente negativo en la depredación de las semillas de ramón, en el que la probabilidad de una semilla de ser depredada era menor a mayor densidad, probablemente como resultado de saciedad en los depredadores. Por otro lado, el efecto de la distancia fue mínimo y solo era significativo a 1 metro del tronco bajo la copa del árbol. Algunos estudios han mostrado la depredación de semillas por mamíferos y no por insectos es quizás la más importante (Burkey 1994, Gutierrez-Granados 1999). Las condiciones de mayor luz generalmente tienen un efecto positivo sobre el crecimiento de la especie, al igual que para otras especies de árboles tropicales tolerantes a la sombra (Schupp 1988, Lopez-Toledo 2008). En suelos de formación aluvial, menor cobertura del dosel resultó en mayor longevidad de las hojas (en meses) y menor porcentaje de daño en las hojas. En general, las plántulas de semillas grandes, incluyendo *B. alicastrum*, tienen la mayor mortalidad entre 5 y 30 semanas (Peters 1991, Burkey 1994, Westoby *et al.* 1996). También se encontró que la especie muestra

un efecto negativo en el crecimiento de las plántulas cuando éstas crecen debajo de un árbol adulto de la misma especie y se propone que puede ser a causa de depredadores específicos mediado por la biota del suelo (Mangan *et al.* 2010). Se ha mostrado que las plántulas del ramón aumentan su probabilidad de supervivencia con el tiempo o edad (Peters 1991, De Steven 1994, Ballina- Gómez 2008). Además de que *B. alicastrum* presenta características representativas de especies de semillas grandes, también es un componente estructural importante de las selvas tropicales.

Importancia de la dispersión de semillas grandes por murciélagos

La dispersión de semillas grandes (>8mm) se ha identificado como una de las mayores barreras para la regeneración natural de los bosques tropicales (Wunderle 1997, Howe y Miriti 2004, Cramer *et al.* 2007). Esto se debe a que las semillas grandes tienen menor movilidad, son dispersadas menor distancia y por un grupo limitado de dispersores, por lo que se ven particularmente afectadas por la defaunación y la fragmentación (Howe y Miriti 2004, Cramer *et al.* 2007, Melo *et al.* 2009). Se ha encontrado que la pérdida de animales frugívoros limita el establecimiento de árboles de semillas grandes que generalmente son dispersadas por un número menor de animales más grandes (Willson y Traveset 2000, Kitamura *et al.* 2002, Wotton y Kelly 2011), pero ya está bien documentado que especies pequeñas como murciélagos también pueden ser dispersores de semillas grandes (Melo *et al.* 2009, Rivero 2016, Villalobos-Chavez *et al.* 2016). Por lo tanto, es importante evaluar la función de pequeños dispersores de alta vagilidad que dispersan semillas grandes como los murciélagos frugívoros. Los murciélagos además no se ven tan afectados por algunas causas de la defaunación como la cacería, por lo que frecuentemente son parte de la fauna remanente (Melo *et al.* 2009). La disponibilidad de perchas también ha sido identificada como una de las limitaciones de la dispersión de semillas por lo que es importante identificar los sitios a donde los murciélagos dispersan semillas de forma efectiva (Wunderle 1997, Howe y Miriti 2004, Hooper *et al.* 2005). Estos animales frecuentemente dispersan semillas a refugios de alimentación debajo de palmas, pero algunas especies de murciélagos usan hojas modificadas como refugios obligatorios y son selectivos con algunas características ambientales de los sitios donde construyen sus tiendas (Stoner 2000, Chaverri and Kunz 2006, Chaverri *et al.* 2007). Aunque esto también significa que algunas de estas especies pueden ser afectadas de

forma negativa por procesos de perturbación y pérdida de hábitat, este grupo de dispersores construyen las tiendas donde el recurso está disponible, incluyendo fragmentos, a donde también dispersan semillas grandes de muchas especies (Melo *et al.* 2009). Si la dispersión a tiendas es beneficiosa para la germinación y supervivencia de plántulas, esta información nos provee con características específicas de perchas que pueden eliminar algunas de estas barreras para la regeneración y persistencia de especies en las selvas tropicales.

Los murciélagos han sido identificados como dispersores principales tanto en las selvas conservadas como en los sitios deforestados, fragmentos y sitios de vegetación secundaria (Galindo-González 1998, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000). La dinámica de los procesos post-dispersión juegan un papel importante en el establecimiento de las especies en las selvas, por lo tanto su estudio mejora la evaluación del impacto demográfico de la dispersión de semillas (De Steven 1994, Jordano y Herrera 1995, Howe and Miriti 2004). Además de identificar su papel como dispersores de un gran número de especies y semillas, es importante entender las consecuencias de la dispersión por murciélagos a tiendas para la germinación y supervivencia de plántulas. Por lo tanto, documentar los beneficios de la dispersión por murciélagos a las tiendas permitirá cuantificar y evaluar la contribución de estos pequeños dispersores a la demografía de árboles de semillas grandes. De esta forma podemos entender su función como dispersores en los ecosistemas, tanto en sitios perturbados y fragmentos como en las selvas maduras.

Objetivos

Objetivo general

Determinar el efecto que tiene la dispersión de semillas por murciélagos a las tiendas sobre la germinación y la supervivencia de las plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) dispersadas bajo éstas.

Objetivos específicos

- Determinar el efecto de la dispersión de semillas por murciélagos a tiendas y otros refugios de alimentación sobre la germinación de las semillas y compararlo con la germinación debajo de los árboles parentales.
- Determinar el efecto de la dispersión de semillas por murciélagos a tiendas y otros refugios de alimentación sobre la supervivencia de plántulas y compararlo con la germinación debajo de los árboles parentales.
- Describir el patrón de distribución de semillas y plántulas resultante de la dispersión a tiendas y refugios de alimentación y compararla a la distribución de las plántulas al final del estudio.

Hipótesis

H1: Dado que la mortalidad de las semillas se ve afectada negativamente por una mayor densidad de semillas y positivamente por un aumento en la distancia a los árboles parentales, la dispersión de semillas por murciélagos a refugios tiene un efecto positivo sobre la supervivencia de las semillas.

- Se espera que la probabilidad de germinación de semillas debajo de las tiendas será mayor que debajo de los árboles parentales y los refugios de alimentación.

H2: Dado que los inhibidores presentes en la pulpa reducen la velocidad de germinación de las semillas, la manipulación por los murciélagos acelera la tasa de germinación en comparación con las semillas debajo de los árboles parentales.

- Se espera que las semillas dispersadas por murciélagos a las tiendas y los otros refugios de alimentación germinen más rápido que aquellos debajo de los árboles parentales que no fueron manipulados por los murciélagos.

H3: Dado que la mortalidad de las plántulas se ve afectada negativamente por una mayor densidad de plántulas y positivamente por un aumento en la distancia a los árboles parentales, la dispersión de semillas por murciélagos a los refugios tiene un efecto positivo sobre la supervivencia.

- Se espera que la probabilidad de supervivencia de las plántulas sea mayor debajo de las tiendas que bajo la copa de los árboles parentales y los refugios de alimentación.

- Se espera además que la proporción de plántulas vivas disminuirá más lentamente debajo de las tiendas que bajo la influencia de los árboles parentales y los refugios de alimentación.

H4: Dado que la mortalidad de las semillas y las plántulas es mayor debajo de los árboles parentales con alta densidad, la dispersión por los murciélagos favorece el establecimiento de las plántulas.

- Se espera que el número de plántulas establecidas después de 10 meses será mayor debajo de las tiendas y otros refugios de alimentación que debajo de los árboles parentales.

Métodos

Área de estudio

La Reserva de la Biósfera de Montes Azules en la Selva Lacandona está ubicada en el sureste del estado de Chiapas. Se localiza entre $16^{\circ} 05'$ y $16^{\circ} 65'$ N y los $90^{\circ} 42'$ y $91^{\circ} 22'$ O. La reserva, decretada en 1978, cubre un área de 331,230 ha. El área de estudio se encuentra en el sur de la reserva que está delimitado por el río Lacantún y el municipio Marqués de Comillas (INE-SEMARNAP 2000). El muestreo se llevó a cabo entre junio del 2013 y marzo del 2014.

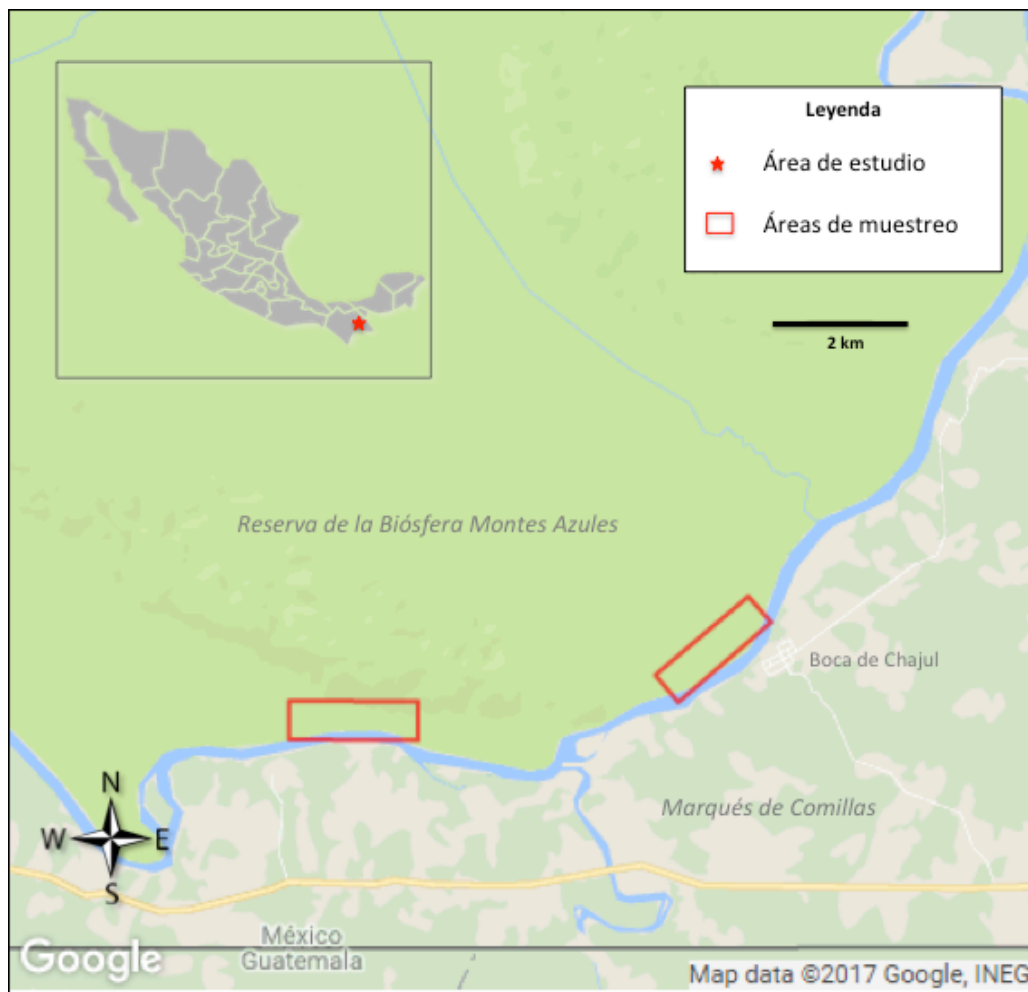


Figura 3. Ubicación de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, señalada con una estrella roja (arriba a la izquierda) en el sureste del estado de Chiapas en México y de los sitios de muestreo en el sur de la reserva (rectángulos rojos) a lo largo del río Lacantún y delimitado por el municipio de Marqués de Comillas (de Google Maps y modificado con Scribble Maps).

Flora y Fauna

La Selva Lacandona contiene un gran porcentaje de la biodiversidad total de México. Se han reportado alrededor de 3400 plantas vasculares de las cuales 573 son árboles. También se encuentran varias especies endémicas y de distribución restringida de peces. Se ha registrado el 90% de los invertebrados asociados al bosque tropical perennifolio de México, 77 especies de anfibios y reptiles de las cuales algunas son endémicas de América Central y más de 340 especies de aves con al menos 14 en alguna categoría de riesgo (INE-SEMARNAP 2000). Se han reportado 112 especies de mamíferos dentro de la Reserva de la Biósfera Montes Azules, un 25% de los mamíferos de México (Medellín 1994, INE-SEMARNAP 2000, Medellín *et al.* 2008, Towns *et al.* 2015). Del total de mamíferos encontrados 64 (57%) son murciélagos, un 48% de las especies del orden Chiroptera presentes en el país (Medellín *et al.* 2008). También se pueden encontrar 17 especies de mamíferos endémicos de Mesoamérica. En general, el área contiene un 25% de la biodiversidad de México (INE-SEMARNAP 2000).

Clima

El clima es cálido-húmedo hasta los 800 metros de altitud, con temperaturas medias de 24 a 26°C. La temperatura máxima promedio anual varía de 32 a 36 °C y la mínima promedio anual va de 14 a 16 °C. La humedad relativa media anual es de 80%. Dentro del área de la reserva se ha registrado una precipitación promedio anual de 2,500 a 3,500 mm siendo la temporada de mayor precipitación o de lluvias entre junio y diciembre. La temporada de menor precipitación o seca es entre enero y abril (INE-SEMARNAP 2000).

Hidrología

La Selva Lacandona pertenece a la cuenca Grijalva–Usumacinta y es la región hidrológica más grande de México. La Reserva de la Biósfera de Montes Azules se encuentra en su mayor parte en la sub cuenca hidrológica Lacantún que representa un 53% de la cuenca Usumacinta (INE-SEMARNAP 2000). La red fluvial está controlada por la estructura de los sistemas montañosos. Todos los sitios de estudio se encuentran en la planicie inundable a lo largo del río Lacantún y algunos sitios están cercanos a arroyos.

Geología y Edafología

Las formaciones geológicas en la reserva son relativamente recientes. La presencia de rocas calizas formadas en el período Cretácico y Paleoceno-Mioceno controlan la posición del relieve kárstico. Durante el Pleistoceno temprano se formaron las cuencas del río Lacantún y Usumacinta y el material aluvial que conforman las planicies del Marqués de Comillas y una parte de la Selva Lacandona se depositó durante el Pleistoceno medio (INE-SEMARNAP 2000). Los suelos de la región están predominantemente afectados por la composición de rocas calizas y la cantidad de los carbonatos que contienen. En las terrazas aluviales donde se encuentra el área de estudio, los suelos generalmente son de tipo luvisol háplico con cantidades apropiadas de fósforo y nitrógeno, valores intermedios de materia orgánica y buena disponibilidad y retención de agua (Siebe *et al.* 1996).

Tipos de vegetación

Existen diversos tipos de vegetación dentro de la reserva. La mayor parte de la vegetación original es selva alta perennifolia y selva mediana perennifolia. También se pueden encontrar bosques de pino-encino, bosques mesófilos de montaña, bosques riparios, jimales y sabanas (INE-SEMARNAP 2000). Los sitios de estudio se encuentran en áreas de selva alta perennifolia y una de las especies características de esta vegetación es *Brosimum alicastrum* (Siebe *et al.* 1996). Este tipo de vegetación está dividido en tres estratos y los árboles más altos alcanzan más de 60 metros de altura. Los suelos en las selvas altas tienden a ser poco profundos y con drenaje deficiente.

Diseño Experimental

Se seleccionaron cinco árboles de *B. alicastrum* en dos sitios dentro de la reserva (RBMA). Los árboles se seleccionaron bajo los siguientes criterios: 1) que estuvieran a más de 50 metros de otros coespecíficos incluidos o no en el estudio, para evitar efectos de otros árboles sobre la sombra de semillas bajo la copa, la germinación o la supervivencia de las plántulas; 2) que fueran árboles adultos con diámetro al nivel del pecho (DAP) mayor a 1 metro; y 3) que estuvieran aproximadamente en la misma etapa de fructificación. El radio de cobertura de la copa puede ser variable, pero se estimó que no era más de 25 metros.

Los sitios de dispersión se dividieron en dos categorías: (1) refugios de alimentación y (2) tiendas. Los refugios de alimentación se refiere a aquellas acumulaciones de semillas en sitios sin tiendas de murciélagos, y tiendas se refiere a los sitios con acumulaciones de semillas debajo de hojas modificadas por murciélagos, conocidos como tiendas. Es importante aclarar que las tiendas también pueden considerarse refugios de alimentación, pero en este estudio nos interesa diferenciar los sitios con y sin tiendas por lo que se usarán las dos categorías anteriores para distinguir entre los refugios con y sin tiendas. Los refugios de alimentación se encontraron en su mayoría haciendo un muestreo alrededor de árboles parentales. Se seleccionaron sitios con acumulación de más de cinco semillas o plántulas en un metro cuadrado. Este criterio se basó en el número máximo de semillas y plántulas encontradas en un metro cuadrado en un muestreo de 10 cuadrantes de ese tamaño seleccionados de forma aleatoria a una distancia de entre 30 y 50 metros a partir del tronco de los árboles parentales. El número máximo encontrado fue de tres semillas o plántulas por metro cuadrado, por lo que se definió que más de cinco semillas o plántulas era un refugio de alimentación. Se buscaron indicios de actividad por murciélagos en el sitio para reducir la probabilidad de que otras especies fueran responsables por estas acumulaciones. Bajo ese criterio se seleccionaron 12 refugios de alimentación para ser monitoreados en este estudio. Para las tiendas se determinó como criterio de selección de la densidad de semillas y/o plántulas en 10 cuadrantes aleatorios encontrados a más de 50 metros de los árboles parentales. Basado en esto se seleccionaron tiendas con tres o más semillas o plántulas. Se encontraron al menos 44 sitios con tiendas en palmas de los géneros *Geonoma* spp. (Arecaceae), *Philodendron* spp. (Araceae) y *Sabal* spp. (Aracaceae). Finalmente, solo 6 tiendas cumplieron con los criterios descritos y se incluyeron en el monitoreo de germinación y supervivencia de plántulas. Al igual que para los árboles y los refugios de alimentación, no se incluyeron tiendas que estuvieran sobre un camino o en una pendiente. Todas las tiendas incluidas en el estudio tienen arquitectura bífida (Fig. 5). No se pudo determinar qué especies de murciélagos tienderos fueron las que dispersaron las semillas a las tiendas incluidas en el estudio, pero la especie *Artibeus watsoni* se observó en todas tiendas de este tipo que se encontraron ocupadas en el área de estudio. Para cada refugio de alimentación y cada tienda se midió la distancia al árbol

parental más cercano que tuviera plántulas germinadas en el año del estudio. El árbol más cercano no necesariamente era uno de los árboles parentales incluidos en el estudio.



Figura 4. Ejemplo de cuadrante permanente de 1 metro cuadrado como los que se colocaron debajo de todos los sitios de muestreo para monitorear la germinación de las semillas y la supervivencia de las plántulas. Se pueden observar las plántulas etiquetadas que se monitorearon durante 10 meses (de junio del 2014 a marzo del 2015) para determinar la probabilidad de supervivencia.

Dada la importancia de la incidencia de la luz solar en la germinación, crecimiento y supervivencia de las plántulas, incluso en el caso de especies tolerantes a la sombra, también se midió la cobertura del dosel usando un densiómetro a 1.30 metros del suelo. Se obtuvieron medidas en los cuatro puntos cardinales y se calculó un valor promedio por cuadrante. Estas mediciones se hicieron entre junio y julio del 2014.

Sombra de semillas

Para describir la relación entre la distancia y la densidad de semillas y plántulas debajo de los árboles parentales, se trazaron dos transectos a partir del tronco de cada árbol parental en la muestra. Los transectos se colocaron en un ángulo de 90 grados uno respecto al otro (Fig. 5). Se evitó colocar los transectos en claros, sobre caminos o en pendientes, por lo que en el caso de uno de los árboles los transectos quedaron

posicionados con un ángulo mayor a 90 grados. Dentro de los transectos se hicieron conteos a una distancia de 2, 5, 10, 15 y 25 metros del tronco. Dado que el radio de cobertura de la copa nunca excedía los 25 metros, el último transecto estaba a la orilla o fuera de la copa. Se hicieron conteos de semillas en junio y julio 2014 y de plántulas en julio, agosto, noviembre de 2014 y marzo 2015. De esto se obtuvo un estimado del número de semillas a diferentes distancias debajo de cada árbol para comparar con los refugios de alimentación y las tiendas. De la misma forma se estimó un estimado del número de plántulas al inicio del monitoreo (después de la germinación) y al final del estudio (10 meses después de la germinación).

Germinación y supervivencia de plántulas

La germinación y supervivencia se monitoreó en cuadrantes permanentes de 1 m². Se colocaron cuadrantes permanentes debajo de los árboles parentales a 2 y 5 m del tronco dentro de cada transecto, para un total de 4 cuadrantes debajo de cada árbol (Figura 5). Debajo de cada sitio de alimentación y cada tienda se delimitó un cuadrante del mismo tamaño (Figura 5).

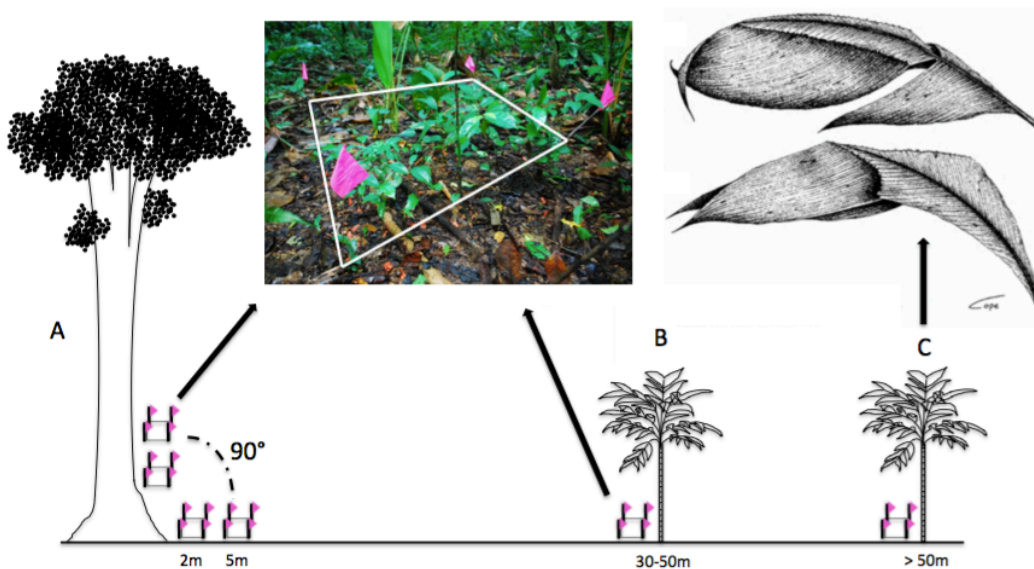


Figura 5. Diseño experimental donde se muestra A) el árbol parental, B) los refugios de alimentación y C) las tiendas. Los sitios de dispersión no necesariamente corresponden a un árbol parental incluido en el estudio, por lo que no se consideró un estudio pareado. Los cuadrantes permanentes están delineados con banderillas como se muestra en la foto (arriba a la izquierda). La imagen de arriba a la derecha muestra una tienda de arquitectura bífida (obtenida de Rodríguez-Herrera *et al.* 2007).

Se hicieron conteos de semillas dentro de cada cuadrante para estimar el total de semillas durante la primera semana de junio. Estos conteos se repitieron en la primera semana de julio cuando los árboles habían finalizando de fructificar completamente. Se consideraron como no viables las semillas con señales de depredación o que no habían germinado en el monitoreo de agosto. También se determinó la causa de mortalidad y se clasificaron como depredadas por insectos, hongos o podridas. En cada visita se contaron y etiquetaron las plántulas que habían germinado. Las plántulas nuevas se diferenciaron de las de años anteriores porque en esta etapa se retienen los cotiledones (unidos al tallo), los tallos son tiernos, las hojas primarias aun están presentes y no muestran señales de hojas anteriores (nudos en el tallo en la unión con peciolos anteriores). Esto fue posible ya que se identificaron en el período de germinación. Las plántulas identificadas como germinadas en el año de estudio se etiquetaron con “flagging” (cinta de color) y alambre de cobre fino. Cada individuo se identificó con número de cuadrante y número de plántula. La germinación dentro de los cuadrantes se monitoreó cada 10 días durante el mes de junio y en la primera semana de julio. La germinación se define aquí como la emergencia de los cotiledones. Con este diseño experimental no fue posible cuantificar la remoción de semillas anterior al inicio del experimento, por lo tanto, solo se cuantificó principalmente la depredación *in situ*.



Figura 6. A la izquierda, se muestra un cuadrante permanente de 1 metro cuadrado utilizado para monitorear la germinación de semillas y supervivencia de las plántulas debajo de una tienda ocupada por murciélagos. A la derecha, se puede observar una plántula de *B. alicastrum* etiquetada y enumerada dentro de un cuadrante permanente. La supervivencia de las plántulas se monitoreó durante 10 meses.

La supervivencia de las plántulas se monitoreó en la primera semana de cada mes entre julio de 2014 y marzo de 2015. Todas las plántulas se midieron en el momento en que se etiquetaron. Las plántulas que sobrevivieron hasta marzo se midieron nuevamente para determinar su crecimiento durante el período de estudio y compararlo entre los sitios. En el último mes del estudio (marzo 2015) se cuantificó el número de plántulas en cuadrantes de 1 m² a una distancia de 5 metros a cada punto cardinal de cada refugio de alimentación y cada tienda (Melo *et al.* 2009). Esto permite comparar el número de plántulas de *B. alicastrum* establecidas en los refugios de alimentación y las tiendas contra el número de plántulas en los sitios adyacentes donde no ocurrió dispersión por murciélagos (cuadrantes control). De esta forma se puede determinar si la dispersión por murciélagos a refugios de alimentación y tiendas resulta en un mayor número de plántulas por metro cuadrado en comparación con las áreas alrededor de ellos.

Análisis estadísticos

Sombra de semillas y plántulas

Para explorar la relación entre la distancia y la densidad de semillas y plántulas se calcularon correlaciones de Pearson; ambas variables se transformaron al log natural para mejorar la relación lineal. El número de semillas y plántulas en los transectos debajo de cada árbol se promediaron para obtener una densidad promedio a cada distancia para cada árbol. Se incluyeron todos los cuadrantes en sitios de dispersión ya que representan densidades a diferentes distancias fuera de la copa de los árboles parentales. De esta misma forma se calculó la correlación entre la distancia y el número de plántulas establecidas al final del estudio. También se analizaron las diferencias en la distancia entre los tratamientos. Algunos de los sitios de dispersión estaban por debajo de los 25 metros de distancia al árbol parental más cercano, por lo tanto, si la distancia está relacionada con los sitios en este análisis, lo estará también para el análisis de germinación y supervivencia que solo incluye los cuadrantes permanentes (a 2 y 5 metros). Se realizó una prueba de Kruskal Wallis y una prueba de rangos de Wilcoxon ya que no se cumplieron los supuestos de homogeneidad de varianzas para una ANOVA y no se pudo corregir con una transformación.

Germinación y supervivencia

Los análisis de densidad, germinación y supervivencia se hicieron con los cuadrantes permanentes que fueron monitoreados continuamente. Se modelaron las diferencias en la densidad de semillas y de plántulas al inicio y después de 10 meses entre los tratamientos (GLM, familia quasipoisson) y se realizó un análisis de devianza. Se utilizó la familia quasipoisson para modelar la sobre-dispersión en los datos y disminuir la probabilidad de error tipo I. Para poder comparar la densidad en un área de 1 m², se promediaron los cuadrantes debajo de cada árbol y los refugios de alimentación que no se consideraron independientes con el mismo criterio que se usó para modelar la germinación y la supervivencia. También se realizó una ANOVA y prueba de Tukey para determinar si había diferencias en la cobertura (transformada al logaritmo natural) entre los sitios.

La germinación final y la supervivencia de plántulas después de 10 meses se analizaron usando modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) (Bolker *et al.* 2009,

Wotton y Kelly 2011, Clark *et al.* 2012). Estos modelos son una extensión de los modelos generalizados lineales que permiten incorporar el efecto de variables aleatorias (Agresti 2002, Bolker *et al.* 2009). El efecto de las variables aleatorias son a veces el resultado del diseño experimental y puede tener como consecuencia violaciones de los supuestos de independencia. La variable de respuesta binaria se modeló con una distribución binomial (función logit) y se estimó por máxima verosimilitud con aproximación de Laplace. La unidad de muestreo se consideró como un efecto aleatorio. En este caso el árbol o los cuadrantes en los sitios de dispersión (con y sin tiendas) son la variable aleatoria ya que las semillas y las plántulas debajo de estos no son independientes. Se consideró el árbol como la unidad de muestreo y no los cuadrantes debajo de estos dado que puede haber variables asociadas a un individuo que resultan en que los cuadrantes debajo de un mismo árbol no sean independientes. Casi todos los sitios de dispersión sin tiendas se consideraron independientes ya que estaban a diferentes distancias de los árboles parentales. No se consideraron independientes cuando estaban a la misma distancia debajo del mismo árbol y a menos de 50 metros uno del otro. Todos los sitios con tiendas se consideraron independientes. Se ajustó el modelo máximo incluyendo las variables Tratamiento, Densidad, Distancia y Cobertura del dosel. El porcentaje de cobertura y la densidad fueron transformadas a log natural. La distancia fue transformada a log natural solo en el modelo de supervivencia. Este tipo de modelo, GLMM, nos permite identificar si existe un efecto de la densidad tomando en cuenta la variabilidad debajo de los árboles, es decir las diferencias en la densidad entre los cuatro cuadrantes permanentes debajo de cada árbol parental. Se seleccionó el modelo usando el criterio de información de Akaike (AIC). El valor de AIC es una medida del ajuste del modelo que toma en cuenta el tamaño de la muestra. Los valores más pequeños de AIC indican mejor ajuste. Bajo el criterio usado según Wotton y Kelly (2011), un aumento de más de 10 puntos en el valor de AIC al remover una variable indica que la variable mejora el ajuste del modelo, mientras que un cambio de 2 o menos indica que no. Una diferencia de $4 < \Delta AIC < 7$ indica que la variable mejora el ajuste de forma moderada (Wotton y Kelly 2011). En este análisis se usó AICc para comparar los modelos, una versión de AIC penalizada con el número de parámetros con el que se obtienen mejores resultados cuando las muestras son pequeñas. La significancia de las variables en el modelo final, se calcularon con bootstrap con 5000 repeticiones. Los valores de X^2 y grados de libertad son los correspondientes a la prueba

de razón de verosimilitud, mientras que las probabilidades son el resultado del bootstrap. Se realizaron comparaciones de Tukey para analizar las diferencias en las probabilidades de germinación y supervivencia entre los tratamientos.

Además de la germinación y supervivencia final, se examinó la tasa de germinación y la de mortalidad de plántulas. Como tasa se entiende el cambio de la proporción de semillas germinadas o plántulas vivas en el tiempo. Igualmente se usaron GLMM con familia binomial (logit link). La variable de respuesta en este caso es la proporción de semillas germinadas durante el monitoreo de junio a la primera semana de julio del 2014 y las plántulas que sobrevivieron en cada visita hasta marzo del 2015. La variable aleatoria en este modelo son las unidades de muestro que en este caso indica las medidas repetidas en el tiempo. La unidad de muestreo y los criterios de independencia son iguales a los descritos anteriormente, pero en este modelo los valores para cada árbol son un promedio de los cuatro cuadrantes debajo de cada individuo. Se incluyeron las variables fijas Tratamiento y Tiempo y la interacción entre ellas. Para analizar la germinación, se agruparon las semillas germinadas en los sitios de alimentación y las tiendas bajo la categoría de Dispersadas (semillas dispersadas por murciélagos). No se analizaron por separado ya que se tenían muy pocos datos de las tiendas para este análisis. Para analizar la tasa de mortalidad de las plántulas sí fue posible separar entre refugios sin tiendas y con tiendas. Se compararon los valores de AICc para cada modelo y la significancia de las variables fijas y su interacción se obtuvo con bootstrap.

La diferencia entre el número de plántulas al final del estudio debajo de los refugios y en los controles correspondientes a 5 metros de cada una se analizaron con GLM (error Poisson) y posteriormente se aplicó un análisis de devianza. Se promediaron los controles para obtener un valor control para cada refugio. La densidad en los controles no varió entre los refugios por lo que no fue necesario modelar las diferencias de forma pareada, pero si se analizaron las diferencias para los refugios de alimentación y para las tiendas por separado.

Tamaño de las plántulas

Las plántulas se midieron al inicio del estudio cuando se etiquetaron y al final después de 10 meses. Se realizó una prueba de Kruskal Wallis y una prueba de rangos de

Wilcoxon ya que los datos no cumplían con los supuestos de normalidad y/o homogeneidad de las varianzas. De esta forma se analizó la diferencia de tamaño entre tratamientos al inicio y al final del estudio, y el crecimiento o la diferencia de tamaño de cada plántula al inicio y al final. No se analizó la diferencia en el tamaño inicial para todas las plántulas ya que una gran cantidad de plántulas germinaron durante el primer mes debajo de los árboles parentales, pero la mayoría de las semillas ya habían germinado en los sitios de dispersión. Esto pudiera resultar en que las plántulas que germinaron en junio se hayan encontrado en menos tiempo y sean más pequeñas. La mayor parte de las plántulas que germinaron en junio, no sobrevivieron, por lo que este efecto será menor y el resultado más conservador si se analiza el tamaño inicial de las que sobrevivieron solamente.

Todos los análisis se hicieron en R 3.2.2. Los GLMM se modelaron con la biblioteca lme4. Los modelos de germinación y supervivencia se compararon usando los valores calculados con la biblioteca MuMIn (usando AICc). Los valores de significancia de las variables se calcularon con bootstrap utilizando la función Pbdocomp (biblioteca pkrtest). Las comparaciones de Tukey con su significancia se calcularon con la función glht y lsmeans (biblioteca multcomp y lsmeans) y TukeyHSD. Para la distancia y la densidad se reportó el promedio y la desviación estándar.

Resultados

Sombra de semillas y plántulas

El efecto de la distancia al árbol parental sobre la densidad de semillas fue significativo. La correlación entre la distancia y la densidad de semillas fue negativa ($r=-0.57$, $gl=40$, $p<0.001$) y de plántulas ($r=-0.44$, $gl=40$, $p=0.003$). No hubo un efecto significativo de la distancia sobre la densidad de plántulas establecidas al final del estudio ($r=-0.14$, $gl=40$, $p=0.36$) (Fig. 7).

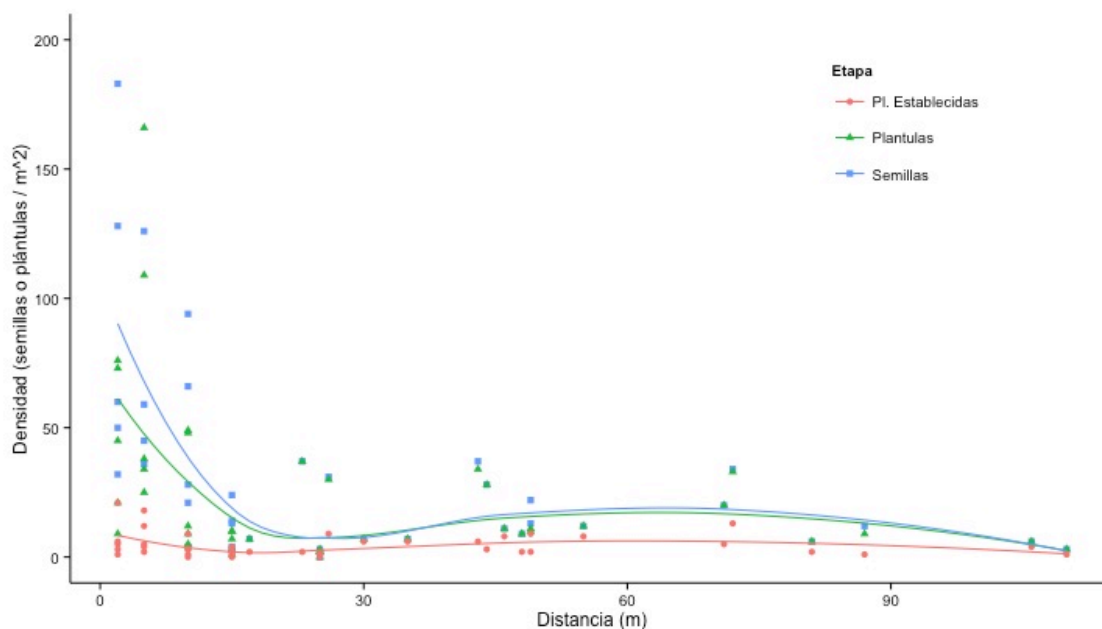


Figura 7. Distribución espacial de la densidad de semillas y plántulas de *Brosimum alicastrum* al inicio y de las plántulas establecidas al final del estudio en función de la distancia al árbol parental más cercano.

Se encontraron diferencias significativas en la distancia (transformada al log natural) entre los tratamientos ($F=28.77$, $gl=2$, $p<0.001$). Los sitios de dispersión estaban alejados del árbol parental más cercano. Excepto por una tienda que estaba a 17 metros, todos los otros sitios estaban a más de 20 metros y fuera de la sombra de la copa del árbol parental. Los refugios de alimentación estaban en promedio a 45 metros (± 16) y las tiendas a 75 metros (± 36) y esta diferencia fue significativa ($p<0.001$). La distancia entre los sitios debajo de los árboles parentales y los refugios con y sin tiendas fue

significativamente diferente ($p < 0.001$), pero la distancia entre los dos tipos de refugio no lo fue ($p = 0.53$). La cobertura del dosel fue similar debajo de los árboles ($89\% \pm 2.8$), en los refugios de alimentación ($90\% \pm 2.8$) y en las tiendas ($87\% \pm 1.2$), pero fue significativamente diferente entre los tratamientos ($F = 3.71$, $gl = 2$, $p = 0.03$). No fue significativamente diferente en los árboles que en los refugios de alimentación ($p = 0.22$) o las tiendas ($p = 0.31$). La diferencia fue significativa entre los refugios sin tiendas y las tiendas ($p = 0.03$).

Germinación

La densidad promedio de semillas bajo el árbol parental fue de 106 ± 94 semilla/m². La variación fue muy alta de 22 a 539 semilla/m² debajo de diferentes árboles, la variación fue menor entre los cuadrantes debajo del mismo árbol. Esto fue mucho más alto que en los refugios de alimentación donde el promedio fue de 21 ± 12 semillas/m² y en las tiendas donde el promedio fue de 9 ± 7 semillas/m². Hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($X^2 = 30.97$, $gl = 2$, $p < 0.001$). El número de semillas debajo del árbol fue significativamente mayor que en los refugios de alimentación ($p < 0.0001$) y que en las tiendas (Figura 8) ($p < 0.001$). Por otro lado, el número de semillas no fue diferente entre los refugios de alimentación y las tiendas ($p = 0.53$). El modelo con el mejor ajuste para los datos de germinación se obtuvo con la variable Tratamiento solamente, ya que agregar esta variable resulta en una disminución mayor de 10 puntos en el AIC y fue la única variable significativa ($X^2 = 18.07$, $gl = 2$, $p = 0.0005$). Aunque el peso de Akaike (AIC) para este modelo no fue muy alto y no fue mucho mayor que el peso del modelo siguiente (0.31) (Anexo Tabla 1). El modelo no incluyó la variable Cobertura del dosel (log) ya que afectaba negativamente el ajuste, la convergencia del modelo y aumentaba el AIC. La eliminación de las variables Distancia y Densidad del modelo completo resultaron en un aumento muy pequeño en el AIC por lo que éstas no se consideraron variables importantes (Anexo Tabla 1). Incluso por si solas, la Densidad tuvo un efecto muy pequeño sobre el ajuste del modelo ($\Delta AIC < 2$) y la Distancia tuvo un efecto moderado ($2 < \Delta AIC < 7$), mientras que la variable Tratamiento mejoró el ajuste del modelo de forma significativa ($\Delta AIC > 15$). La probabilidad de germinación debajo del árbol parental fue significativamente menor que en los refugios de alimentación ($p < 0.0001$) y las tiendas ($p = 0.016$). En tanto que, la probabilidad de germinación no fue

significativamente diferente entre los refugios de alimentación y las tiendas ($p=0.27$). Las probabilidades de germinación estimadas por el modelo fueron 0.47 (CI 0.23-0.72) para el árbol parental, 0.98 (CI 0.95-0.99) para los refugios de alimentación y 0.93 (CI 0.73-0.98) para las tiendas (Fig. 8).

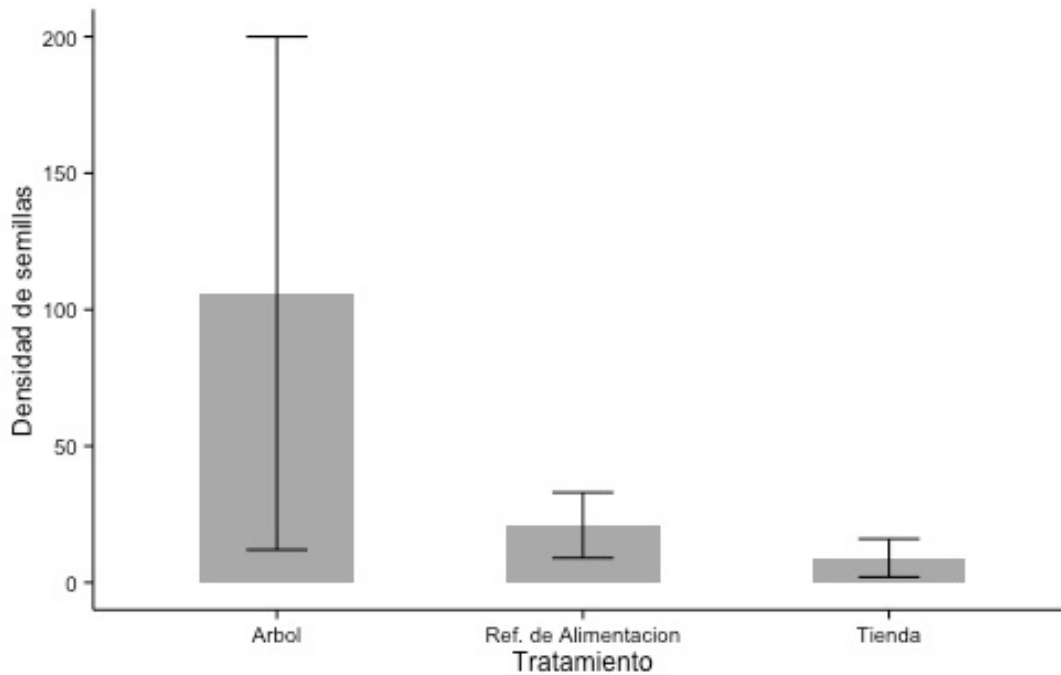


Figura 8. Densidad promedio de semillas debajo del árbol parental con 106 ± 94 semilla/m², los refugios de alimentación con 21 ± 12 semillas/m² y las tiendas 9 ± 7 semillas/m². Hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($X^2=30.97$, $gl=2$, $p<0.001$), pero solo entre los árboles parentales y los sitios de dispersión (refugios de alimentación y tiendas).

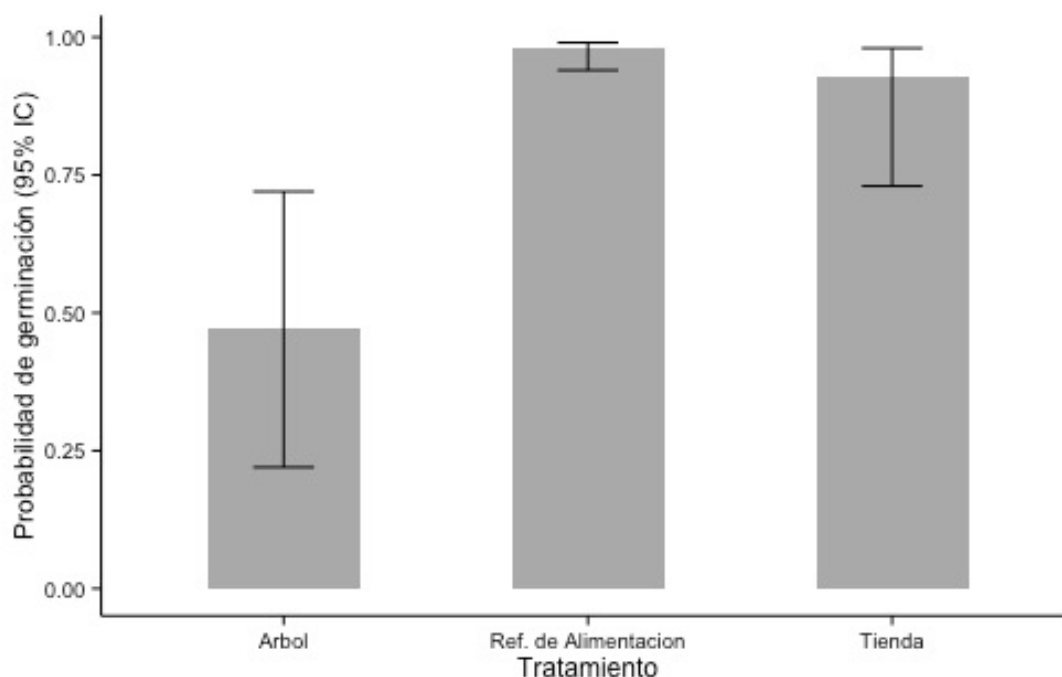


Figura 9. Probabilidad de germinación para cada tratamiento con intervalos de confianza del 95%. Debajo del árbol parental la probabilidad de germinación fue de 0.47 (CI 0.23-0.72), y fue significativamente diferente que en los sitios de dispersión sin tiendas y debajo de las tiendas, donde la probabilidad de germinación fue de 0.98 (CI 0.95-0.99) y 0.93 (CI 0.73-0.98) respectivamente. Éstos no fueron significativamente diferentes entre ellos.

En el primer monitoreo debajo de los árboles, el 60% de las semillas eran aparentemente viables, el 28% estaban podridas o infectadas por hongos y casi el 12% tenían señales de haber sido atacadas aparentemente por insectos. Solo se encontraron cuatro semillas depredadas por roedores debajo de los árboles (menos del 1%). En los sitios de dispersión solo se encontraron siete semillas sin germinar y más del 80% parecían viables ya que no mostraban señales de depredación. Solo una semilla mostraba signos, en una de sus mitades, de haber sido depredada por insectos. Las 11 semillas encontradas debajo de tiendas sin germinar casi todas eran aparentemente no viables ya que tenían señales de depredación o no germinaron principalmente debajo de dos de las tiendas. El 45% fueron depredadas por insectos y solo la mitad de dos semillas fueron depredadas por roedores. En el 18% de las semillas los cotiledones estaban separados sin raíz o tallo y en el 27% no se pudo determinar la causa de mortalidad. No se encontró ninguna semilla que estuviera podrida o infectada por hongos.

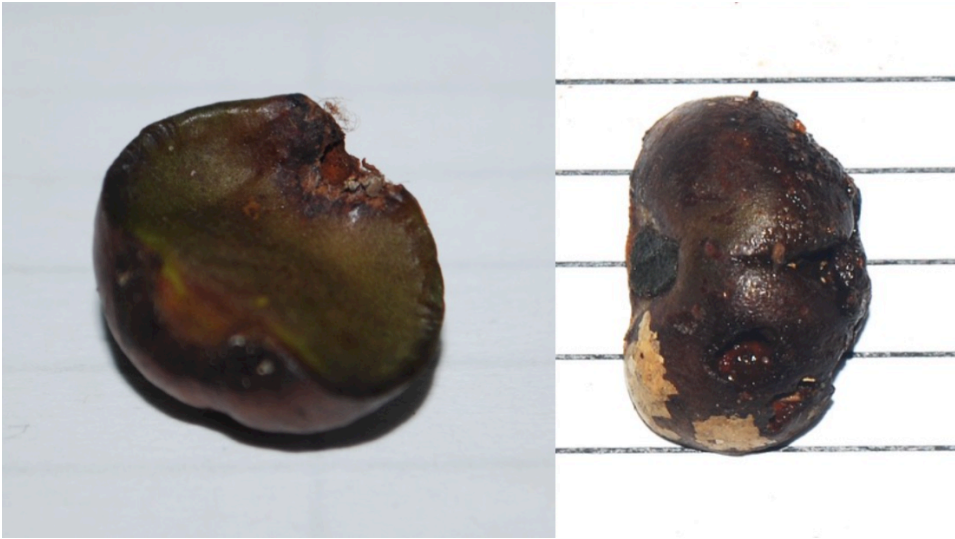


Figura 10. Semillas de *Brosimum alicastrum* depredadas por insectos que fueron encontradas debajo de refugios de murciélagos. Mientras que la depredación por insectos fue muy baja en los sitios de dispersión sin tiendas, un 45% de las semillas depredadas debajo de las tiendas fueron afectadas por insectos.

Sobrevivencia de plántulas

La densidad de plántulas fue significativamente diferente entre los tratamientos ($X^2=26.37$, $gl=2$, $p<0.001$). Fue mayor debajo de los árboles que en los refugios de alimentación ($p=0.02$) y que en las tiendas ($p=0.04$). No fue significativamente diferente entre los refugios sin tienda y con tienda ($p=0.48$). La densidad promedio debajo del árbol fue de 58 ± 45 plántulas/m², pero en algunos cuadrantes fue tan alta como de 233 plántulas/m². En los refugios de alimentación la densidad fue de 19 ± 12 plántulas/m² y en las tiendas de 7 ± 2 plántulas/m². El modelo con el mejor ajuste, con un peso de Akaike de 0.28 (Anexo Tabla 2), incluyó las variables Tratamiento, Densidad (log) y Cobertura (log). Por otro lado, la eliminación de las variables Tratamiento y Cobertura no tuvieron un efecto negativo sobre el ajuste del modelo ($\Delta AIC < 3$). La inclusión de la variable Distancia (log) tampoco mejoró el ajuste, de hecho, aumentó el AIC ($\Delta AIC < 2$). La significancia de las variables se calculó para el modelo con el mejor ajuste. Es importante señalar que este modelo solo mejora el ajuste de forma moderada en comparación con el modelo nulo y no mejora el ajuste más que el modelo con la variable Densidad solamente ($\Delta AIC < 3$). Por otro lado, este modelo tiene un peso de Akaike que es el doble del siguiente modelo (Anexo Tabla 2). La variable Tratamiento no fue significativa ($X^2=5.55$, $gl=2$, $p=0.10$). La Cobertura (log) tuvo un efecto

significativo solo por debajo de 0.1 ($X^2=4.12$, $gl=1$, $p=0.06$). La densidad fue la variable más significativa y tiene un efecto negativo sobre la supervivencia de las plántulas ($X^2=5.62$, $gl=1$, $p=0.02$). La probabilidad de supervivencia, bajo los árboles es 0.11 (CI 0.04-0.28), en los refugios de alimentación 0.41 (CI 0.24-0.62) y en las tiendas 0.25 (CI 0.09-0.55) (Fig. 10).

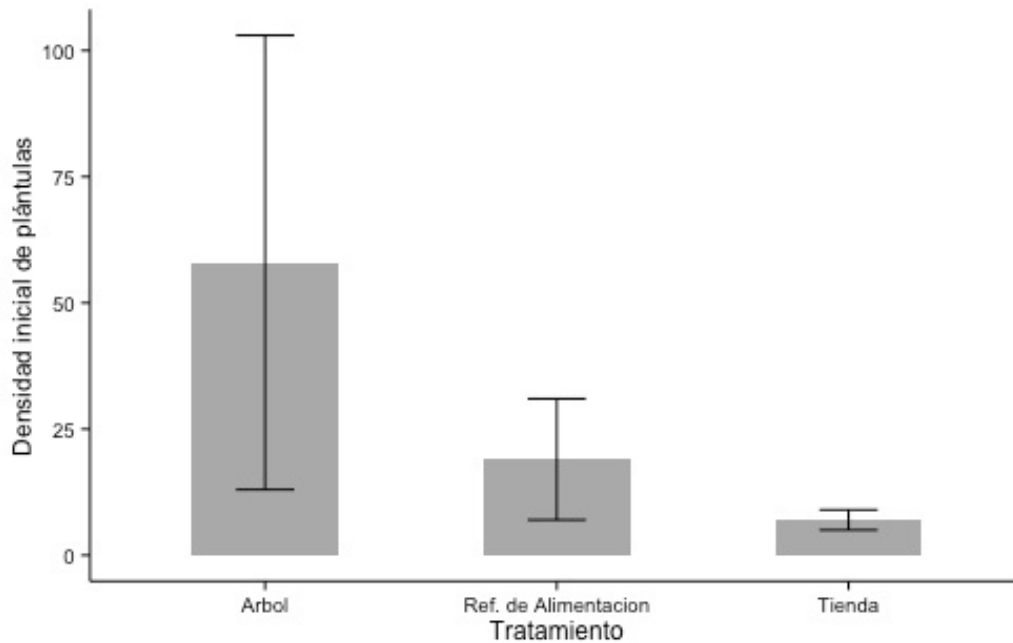


Figura 11. Densidad promedio inicial de plántulas debajo del árbol parental con 58 ± 45 plántulas/m², el refugio de alimentación con 19 ± 12 semillas/m² y las tiendas 7 ± 2 semillas/m². Hubo diferencias significativas entre los tratamientos ($X^2=26.37$, $gl=2$ $p<0.001$). Los árboles parentales con los refugios de alimentación ($p=0.02$) y tiendas ($p=0.04$).

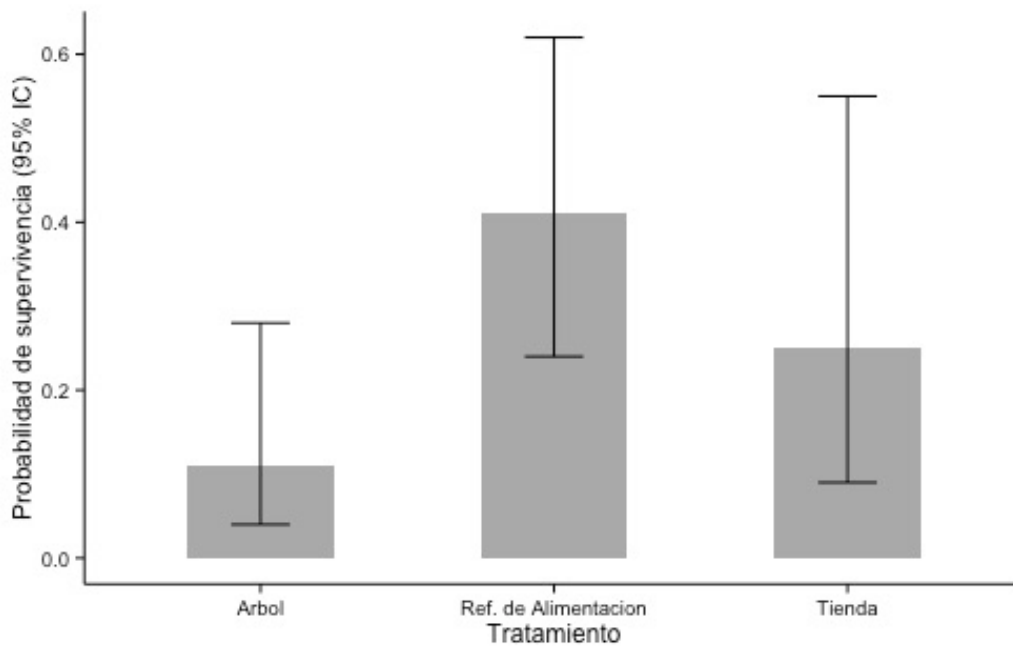


Figura 12. Probabilidad de supervivencia de las plántulas 10 meses después de la germinación debajo de los árboles parentales (0.11, CI 0.04-0.28), los refugios de alimentación (0.41, CI 0.24-0.62) y las tiendas (0.25, CI 0.09-0.55) con intervalos de confianza del 95%. Las diferencias entre los tratamientos no fueron significativas.

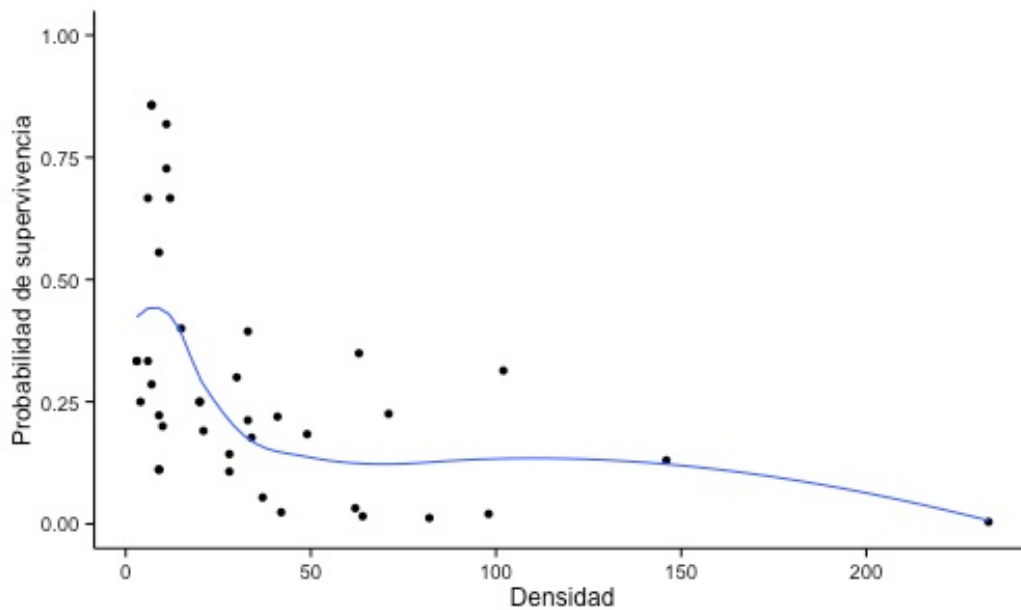


Figura 13. Probabilidad de supervivencia calculada para cada cuadrante en función a la densidad inicial de plántulas en todos los sitios. En esta gráfica se puede observar como la probabilidad de supervivencia disminuye al aumentar la densidad de semillas en un cuadrante de un metro cuadrado.

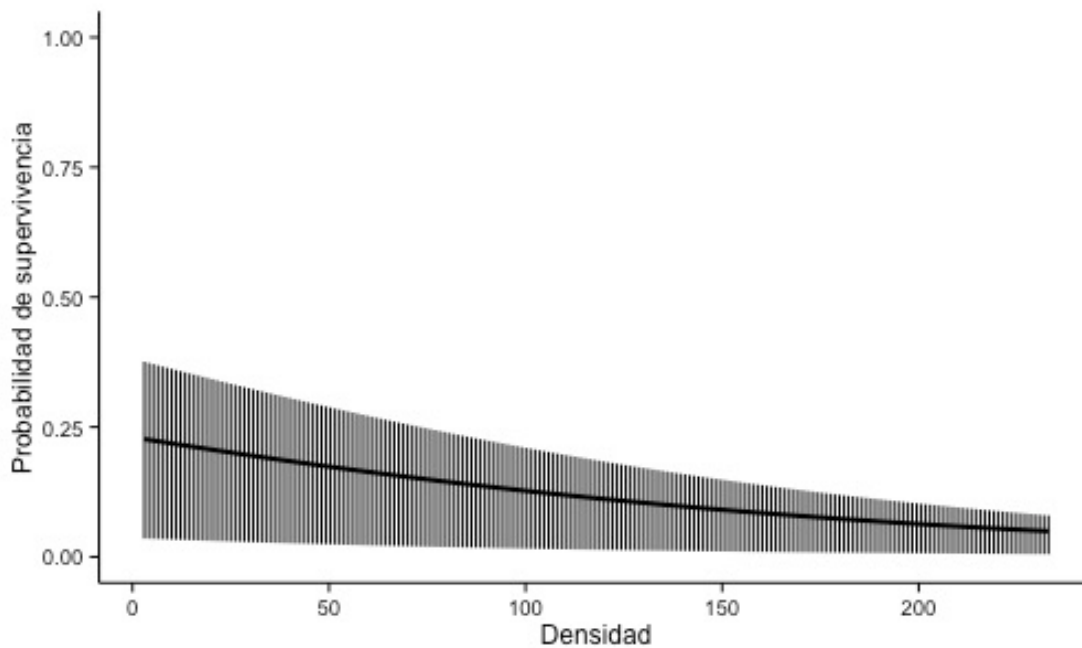


Figura 14. La curva representa las probabilidades de supervivencia de plántulas predichas por el modelo (GLMM, logit link) en función de la densidad inicial de plántulas (transformada al log natural). La densidad inicial de plántulas fue un factor significativo para la supervivencia de las plantas después de 10 meses ($X^2=5.62$, $gl=1$ $p=0.02$).

Tasa de germinación

Hubo un efecto significativo del tratamiento sobre la tasa de germinación de semillas dispersadas ($X^2=10.49$, $gl=1$, $p=0.005$). La variable Tiempo también fue significativa en el modelo ($X^2=9.67$, $gl=1$ $p=0.002$). Por otro lado, la interacción entre las variables no fue significativa ($X^2=0.12$, $gl=1$, $p=0.76$). Estos resultados son consistentes con los obtenidos comparando los valores de AICc (Anexo Tabla 3). La proporción de semillas germinadas durante el mes de junio fue mayor para las semillas dispersadas que para las dispersadas debajo del árbol parental ($p<0.01$).

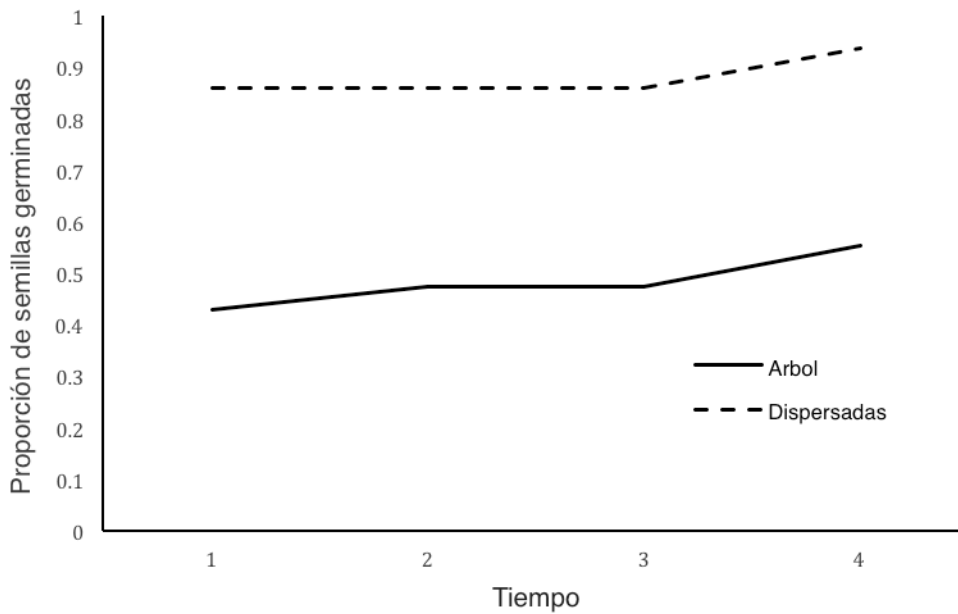


Figura 15. Las curvas muestran la proporción de semillas germinadas debajo del árbol y debajo de los sitios de dispersión que incluye ambos los refugios de alimentación y las tiendas. Los sitios se monitorearon cada 10 días entre junio y julio. Aunque la proporción de semillas germinadas fue diferente entre los sitios y la proporción de semillas germinadas en el tiempo (tasa de germinación) aumentó significativamente, la tasa de germinación no lo fue diferente entre los dos tratamientos.

Tasa de supervivencia

Para la supervivencia durante los 10 meses del estudio, el tratamiento no fue un factor significativo ($X^2=0.56$, $gl=2$, $p=0.81$), mientras que el tiempo si lo fue ($X^2=41.98$, $gl=1$ $p=0.0002$). La interacción entre tiempo y tratamiento tampoco fue significativa ($X^2=5.44$, $gl=2$ $p=0.097$), aunque el estimado de la disminución en la proporción de plántulas vivas fue significativo para las semillas dispersadas a refugios de alimentación y para las semillas debajo de los árboles. EL estimado para la tasa de supervivencia debajo las tiendas no fue significativamente significativo.

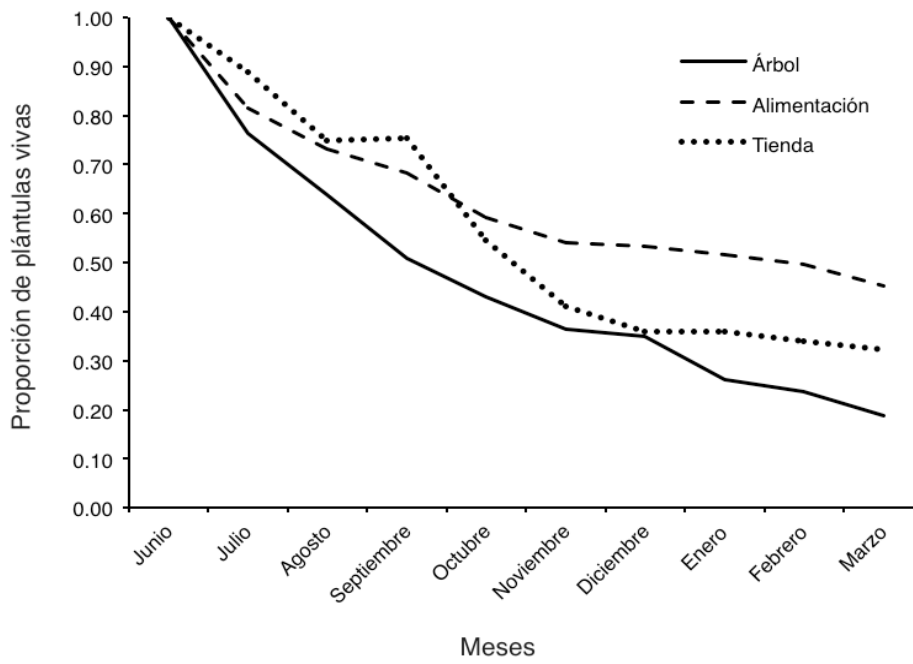


Figura 16. Las curvas muestran la tasa de mortalidad de plántulas o el cambio en la proporción de plántulas vivas en el tiempo durante los 10 meses (entre junio del 2014 y marzo del 2015) después de la germinación debajo de los árboles parentales, en los refugios de alimentación y en las tiendas. Aunque la proporción de plántulas vivas disminuyó significativamente en el tiempo, las diferencias en la proporción o en la tasa de mortalidad no fue significativamente diferente entre los tratamientos.

Tamaño de las plántulas

El tamaño inicial de las plántulas fue diferente entre los sitios ($X^2= 15.28$, $gl=2$, $p<0.0005$). El tamaño inicial promedio debajo de los árboles fue 13.57 cm (± 5.25), y significativamente más pequeñas que en los refugios de alimentación ($p=0.002$) y las tiendas ($p=0.01$). El tamaño inicial promedio de las plántulas en los refugios de alimentación fue 15.95 cm (± 3.78) y en las tiendas 18.91 (± 3.22) y fueron significativamente diferentes ($p=0.048$). Hubo diferencias significativas el crecimiento de las plántulas en los tratamientos ($X^2= 23.07$, $gl=2$, $p<0.01$). Las plántulas debajo del árbol crecieron más que en los refugios de alimentación ($p<0.001$) y en las tiendas (0.025), pero fue igual entre los dos tipos de refugio ($p=0.56$). El tamaño final también fue diferente entre los sitios ($X^2= 11.97$, $gl=2$, $p=0.003$). Las plántulas debajo del árbol parental alcanzaron un tamaño significativamente mayor que en los refugios de alimentación ($p<0.001$). Las tiendas no fueron significativamente diferentes debajo los árboles ($p=0.82$) o bajo los refugios ($p=0.34$).

Densidad de plántulas

El número de plántulas al final del estudio, 10 meses después de la germinación, no fue significativamente diferente entre los tratamientos ($X^2=4.24$, $gl=2$, $p=0.12$). El número de plántulas en los refugios de alimentación fue significativamente mayor que en los controles correspondientes alrededor de éstos ($X^2=43.27$, $gl=1$, $p<0.001$). Por otro lado, la diferencia entre las tiendas y los controles correspondientes no fue significativa ($X^2=2.04$, $gl=1$, $p=0.15$).

Discusión

El modelo de Janzen-Connell propone que la supervivencia de las semillas y las plántulas aumenta al disminuir la densidad y/o la distancia respecto al árbol parental, pero estas sombras de semillas pueden estar afectados por los agentes dispersores. Por ejemplo, los murciélagos pueden crear acumulaciones de semillas debajo de sus refugios de alimentación y tiendas que cambian el patrón propuesto por el modelo. Aunque estos sitios formaron la cola de la distribución en este estudio, la relación de la densidad de semillas y plántulas con la distancia se mantuvo significativamente negativa como lo propone el modelo. La relación negativa fue más fuerte para las semillas que para las plántulas ya que la densidad disminuyó más debajo de los árboles parentales. Los refugios de alimentación y las tiendas además estaban consistentemente lejos de los árboles. Estos dos factores, mayor distancia y menor densidad, son los mecanismos mediante los cuales se propone que los dispersores mejoran la probabilidad de supervivencia de las semillas y las plántulas en el modelo de Janzen-Connell y son los supuestos de las hipótesis de este estudio.

Las tiendas estaban en general a mayor distancia de los árboles que los refugios de alimentación nocturnos. Aunque la distancia promedio de las tiendas al árbol parental más cercano fue de 75 metros, solo dos de las seis tiendas estaban a menos de 80 metros. Si las tiendas son construidas en las áreas donde se encuentra el recurso y son seleccionadas por las características ambientales, esto también puede resultar en que algunas se encuentren cerca de los árboles parentales. Además, la especie *Brosimum alicastrum* es muy abundante en el área de estudio y esto ocasiona que las distancias entre los sitios de dispersión y los árboles parentales más cercanos no sea muy grande. La distancia de los refugios de alimentación sin tiendas fue en general menor a 50 metros. Este resultado puede estar sesgado por la forma en la que se realizó el muestreo ya que se buscaron alrededor de los árboles parentales. Algunos sitios de alimentación estuvieron a más de 50 metros y está bien documentado que algunas especies de murciélagos grandes pueden transportar los frutos a cientos de metros alejados de los árboles (Howe 1989). Esto explica que la distancia entre las tiendas y otros refugios de alimentación no fue significativamente diferente. Otros refugios de alimentación estaban entre 20 y 25 metros de los árboles, pero no debajo de la copa. Se ha

documentado que la dispersión local de solo 20 metros puede ser beneficioso para la supervivencia de las plántulas para otros árboles tropicales (Howe *et al.* 1985).

La germinación de semillas fue menor debajo de los árboles parentales que debajo de los refugios de alimentación y las tiendas, pero no fue diferentes entre los dos tipos de refugios como se habían planteado en la hipótesis. La diferencia entre la germinación en los árboles y los refugios fue comparable al porcentaje de depredación reportado por Janzen *et al.* (1976). Éstos encontraron una diferencia del 30% entre la supervivencia de semillas debajo de los árboles y acumulaciones en refugios de alimentación de murciélagos. El estimado en este estudio es de aproximadamente 50% para los árboles y 90% para los refugios, 10% mayor que los estimado en el estudio mencionado anteriormente. Janzen *et al.* (1976) evaluaron la mortalidad por gorgojos (Curculionidae) y en este estudio también se incluyó la mortalidad por hongos patógenos. Esto puede explicar que las diferencias observadas en este estudio sean un poco más grandes ya que ambos tipos de depredación parecen ser denso-dependientes y sensibles a las distancia. También se ha reportado un efecto de saciedad de los depredadores vertebrados debajo de los árboles de *B. alicastrum*, donde la densidad de semillas es alta (Burkey 1994). Si los depredadores son saciados por la alta densidad de semillas debajo de los árboles parentales pero no debajo de los refugios donde la densidad es baja, esto podría resultar en un aumento en la proporción de semillas removidas y cuantificadas como muertas en los refugios. No hay evidencia que esto haya ocurrido durante el estudio, pero no sabemos si esto puede haber afectado el número de semillas en los diferentes tratamientos antes del comienzo del estudio (Augsburger y Kitajima 1992). Por otra parte, las acumulaciones de semillas depositadas por murciélagos con densidades pequeñas parecen tener menor probabilidad de ser detectadas por depredadores (Romo *et al.* 2004).

En este estudio se cuantificó la depredación *in situ*, mientras que la remoción no se pudo evaluar de forma exacta. Esto quiere decir que las probabilidades de germinación obtenidas representan al menos la depredación *in situ*. Aunque la densidad de semillas/m² fue mucho más alta debajo de los árboles que en los sitios de dispersión, la densidad no fue un factor importante para la probabilidad de germinación. Estos resultados indican que la mortalidad de las semillas fue principalmente dependiente de

la distancia, cerca y lejos de los árboles, ya que tampoco fue significativamente diferente entre los dos tipos de refugios (con y sin tiendas). Esto puede ser el resultado de depredadores asociados al árbol parental o atraídos a la alta densidad debajo de éstos en general, sin importar la densidad específica en un cuadrante (Nathan y Casagrandi 2004). Si estos depredadores tienen poca movilidad o son atraídos solamente por densidades muy altas, esto resultaría en mayor germinación para las semillas dispersadas lejos de ellos. Estos factores pueden resultar en que la relación con la densidad no haya podido detectar en este estudio. También se observó una alta mortalidad por patógenos debajo de los árboles parentales. A veces las semillas de *B. alicastrum* presentaron señales de depredación simultánea por insectos y patógenos. Es posible que la infestación inicial de los insectos crea una oportunidad para que las semillas sean atacadas por hongos. Depredadores específicos de la especie u hongos patógenos que presenten una mayor acumulación de inóculo debajo de los árboles parentales son generalmente sensibles a la distancia (Augspurger 1983a, Mangan *et al.* 2010).

El efecto de los refugios de alimentación sobre la probabilidad de germinación podría estar relacionado, al menos en parte, con la distancia. En este estudio fue difícil separar el efecto de la distancia y los tratamientos, el efecto de la distancia sobre la probabilidad de germinación puede no ser continua o lineal. Es posible que el efecto sea solo cerca y lejos del árbol parental y no aumenta después de cierta distancia. Esto puede coincidir con lo que reportó Burkey (1994) para la mortalidad de las semillas de *B. alicastrum*, donde no hubo un efecto significativo de la distancia hasta los 25 metros del tronco. En el presente estudio comparé la germinación debajo del árbol con sitios que en su mayoría están alejados más de 25 metros del tronco. Es posible que la escala a la que la distancia afecta la mortalidad de las semillas en esta especie es mayor a la que se tomó en cuenta por Burkey (1994). La distancia a la que se observa un aumento en la mortalidad o la probabilidad de germinación puede variar entre especies y en el tiempo (Schupp 1988, Cintra 1997, Wenny 2000, Hyatt *et al.* 2003). Los procesos de perturbación en los ecosistemas afectan la abundancia relativa de algunos depredadores de semillas y otros factores que pueden haber afectado los resultados de Burkey (1994) en Los Tuxtlas. La variabilidad fue alta, sobre todo entre los árboles parentales, lo que también fue reportado por Burkey (1994) y ha sido observado en otras especies (Cintra

1997).

Se planteó que la manipulación de las semillas por los murciélagos también pudiera afectar su germinación. Si los murciélagos al remover la pulpa eliminan inhibidores y aceleran la germinación de las semillas dispersadas pueden aumentar la probabilidad de que germinen antes de ser atacadas por depredadores y hongos o de que se pudran, lo que es común en los suelos húmedos de las selvas (Howe 1989, Wenny 2000). Se notó que una gran cantidad de semillas estaban podridas, probablemente como resultado de infección por hongos patógenos. El tasa de germinación en el tiempo durante el primer mes de estudio no fue diferente entre las semillas dispersadas por murciélagos y aquellas debajo del árbol. Esto puede ser el resultado de que una gran parte de las plántulas ya habían germinado al inicio del estudio y las diferencias en la tasa de cambio se dieron antes del comienzo del monitoreo. La especie *B. alicastrum* germina rápidamente bajo condiciones experimentales con un porcentaje de hasta 75% en los primeros 14 días (Parraguirre y Camacho 1992). Del total de plántulas que germinaron, el 65% debajo de los árboles y 86% en los sitios de dispersión ya habían germinado en la primera visita, por lo que es posible que la tasa de germinación en el tiempo ya había disminuido previo al presente censo. Es evidente que las semillas dispersadas, incluso en agregaciones, tienen menor mortalidad que debajo de los árboles al menos para esta especie.

La supervivencia de las plántulas fue mayor en los refugios y tiendas que en los árboles parentales, pero el tratamiento no fue la variable más importante y no fue significativa. Aunque esto quiere decir que no se cumplió lo predicho al compara los tratamientos, la densidad de plántulas sí afectó significativamente la supervivencia. Un aumento en la densidad tiene un efecto negativo en la supervivencia de las plántulas. Es posible que la densidad haya resultado en las diferencias observadas entre los tratamientos ya que la densidad de plántulas debajo de los refugios era menor que debajo de los árboles. Por otro lado, hubo cuadrantes con baja densidad de plántulas tanto debajo de los árboles como en los refugios, lo que puede haber resultado en que los tratamientos no hayan sido significativamente diferentes. En promedio, la densidad fue mayor en los árboles que en los refugios lo que resulta en una mayor probabilidad de supervivencia promedio en los refugios de alimentación y las tiendas. La

probabilidad de supervivencia entre los tratamientos con densidades bajas fue muy variable (Figura 5). Como resultado el porcentaje de plántulas que sobrevivieron debajo de las tiendas varió de 66% a 11% en esta muestra pequeña.

Mientras que la competencia intra-específica no parece afectar la supervivencia temprana de las plántulas de *B. alicastrum* (Paine *et al.* 2008), la mortalidad denso-dependiente puede resultar tanto de depredadores invertebrados y patógenos como de depredadores vertebrados. Patógenos como hongos se han identificado como causantes principales de mortalidad denso-dependiente en plántulas de diferentes especies de árboles tropicales, sobre todo en las etapas tempranas (Augspurger y Kitajima 1992, Freckleton y Lewis 2006, Webb *et al.* 2006, Mangan *et al.* 2010, Swamy y Terborgh 2010, Baghi *et al.* 2014). Se observó mayor incidencia de hongos en los primeros meses y principalmente debajo de los árboles. Esto coincide con otros estudios donde se ha reportado que la mortalidad por hongos y otros procesos denso-dependientes ocurren mayormente en las etapas más tempranas cuando la densidad es muy alta (Augspurger 1983a, Freckleton y Lewis 2006, Swamy y Terborgh 2010). También coincide con los meses de mayor precipitación que en el área de estudio es de junio a diciembre. También se observó herbivoría en todos los sitios. Ambas causas de mortalidad pueden ser denso-dependientes y resultar en menor probabilidad de supervivencia debajo de los árboles parentales donde la densidad es muy alta, pero los vertebrados herbívoros son menos sensibles a la distancia. Un gran número de plántulas desaparecieron en todos los sitios (incluyendo la etiqueta) y no se pudo determinar la causa de muerte. Es probable que en estos casos los depredadores hayan sido vertebrados que como no son dependientes de la distancia afectan a las plántulas tanto en los sitios de dispersión como debajo de los árboles parentales (Wenny 2000, Clark *et al.* 2012). Se ha reportado que a mayores distancias la depredación por mamíferos es mayor que por insectos (Howe *et al.* 1985). La longevidad de las plántulas también puede estar afectada por la densidad inicial (Clark y Clark 1984), pero en este caso no se pudo comprobar que hubieran diferencias significativas en la longevidad o la tasa de supervivencia de las plántulas en el tiempo entre los sitios. La tasa de supervivencia de las plántulas en el tiempo fue significativamente diferente entre los sitios solo bajo una probabilidad de 0.1. Esta diferencia probablemente se debe a que la tasa es un poco menor para los refugios de alimentación nocturnos, mientras que la tasa de supervivencia de las

plántulas en el tiempo fue muy variable en las tiendas y el estimado no fue significativo.

Se encontró que la densidad es un factor importante en la probabilidad de supervivencia de las plántulas, pero no para la germinación de las semillas. Los factores que afectan la germinación y la supervivencia de las plántulas pueden ser diferentes como es evidenciado por los resultados de este estudio (Cintra 1997, Barot *et al.* 1999, Clark *et al.* 2012). Los depredadores que son importantes en cada etapa del ciclo de vida de la planta son diferentes y esto afecta los patrones de establecimiento resultantes (Nathan y Casagrandi 2004). La heterogeneidad ambiental también puede enmascarar el efecto de la densidad y la distancia al árbol parental, especialmente para las plántulas (Condit *et al.* 2000). Esta puede ser la razón por lo que el efecto de la densidad sobre la supervivencia de plántulas fue solo moderado. Todos los sitios se encontraron en las terrazas aluviales por lo que los suelos posiblemente son similares. Además, se ha determinado que los suelos en estas áreas son favorables para el crecimiento de esta especie (Lopez-Toledo 2008). El único factor ambiental que se evaluó fue la cobertura de dosel. Este factor y su efecto estimado (coeficiente) para la supervivencia de las plántulas no fueron significativos por debajo de 0.05 ($p < 0.1$). Es posible que el aumento en la cobertura tuviera un efecto negativo que no pudo ser comprobado en el estudio porque el tamaño de la muestra fue pequeño o porque no se evaluó en la etapa donde el efecto fue importante. Se ha determinado que una menor cobertura puede disminuir la incidencia de infección por hongos en plántulas (Wenny 2000). Si la cobertura fue importante en los primeros meses cuando la mortalidad por hongos fue más alta, pero no lo fue más tarde en la temporada, esto pudiera disminuir la magnitud y significancia del efecto para la supervivencia final.

La cobertura fue significativamente mayor en los refugios de alimentación y las tiendas. Este resultado coincide con lo que obtuvo Rivero (2016) donde encontró que una menor cobertura del dosel era un factor importante en la selección de sitios para construir tiendas en la Reserva de la Biósfera de Montes Azules. La cobertura promedio obtenida para los sitios con tiendas en este estudio fue más alta que el obtenido por Rivero (2016), pero dentro del rango de su desviación estándar. Incluso pequeñas diferencias de 1% en la cobertura pudieran tener un efecto en el número de hojas de las plántulas y consecuentemente pudiera afectar la supervivencia (Howe *et al.* 1985). Un

efecto de este tipo puede ser más evidente después de que las reservas del endospermo se terminaron y por lo tanto acentuarse más tarde. Howe *et al.* (1985) encontraron que la cobertura tenía un efecto sobre el vigor de las plántulas a las 18 semanas, pero no a las 12 semanas. El efecto de la cobertura pudiera ser más aparente o significativo en otras etapas anteriores o posteriores, pero el efecto positivo de una menor cobertura del dosel se ha mostrado para *Brosimum alicastrum* y otros árboles tolerantes a la sombra (Schupp 1988, Lopez-Toledo 2008).

El tamaño de las plántulas puede afectar su habilidad de sobrevivir a depredadores ya que la supervivencia frecuentemente está relacionada al vigor. Encontré que las plántulas en los refugios eran más grandes que debajo del árbol parental al inicio del estudio. Esto pudiera ser el resultado de que las semillas dispersadas por murciélagos hayan germinado antes como consecuencia de la manipulación por los dispersores. Es poco probable que este resultado se deba a que los sitios de dispersión tengan características ambientales más beneficiosas para el crecimiento ya que posteriormente el crecimiento debajo de los árboles fue mayor que para los refugios. Las plántulas también eran más grandes en las tiendas que en los refugios de alimentación. La cobertura del dosel fue significativamente menor en las tiendas, lo que puede haber resultado en que las plántulas fueran más grandes, pero los resultados no son concluyentes. No se puede descartar que las semillas en las tiendas hayan sido depositadas antes que aquellas en los otros refugios. Esto último es poco probable dado que algunas semillas no habían germinado en el momento en que se encontraron los refugios y la fructificación en el área no fue abundante y casi todos los árboles fructificaron en el mismo período de tiempo. Si la cobertura afectó el crecimiento de las plántulas esto pudiera explicar que el tamaño final fuera menor debajo de los refugios de alimentación donde la cobertura fue más alta que en las tiendas y los árboles, pero nuestros resultados no pueden probar esta hipótesis.

Las etapas más vulnerables durante el crecimiento de las plantas ocurren durante la fase de semilla y plántula (Peters 1991, Harms *et al.* 2000, Connell *et al.* 2005). Para las plántulas de semillas grandes, la mayor mortalidad normalmente sucede antes de las 30 semanas y este período fue cubierto por este estudio. El número de plántulas establecidas debajo de los árboles no fue menor que en los sitios de dispersión, pero la

distribución de las semillas después de 10 meses probablemente no es representativo de la distribución espacial de la especie. Principalmente porque la tasa de mortalidad no muestra señales de haber disminuido al final del estudio, particularmente debajo de los árboles. Además, se ha reportado que las plántulas de *B. alicastrum* debajo de los árboles parentales son poco comunes y la mortalidad total debajo de éstos puede tomar años (Peters 1991, Cintra 1997). Por ejemplo, la fructificación o las cohortes del año siguiente pueden afectar a las plántulas debajo de los árboles más que aquellas en los sitios lejos de éstos.

En el modelo de Janzen y Connell, la curva muestra una disminución de la densidad al aumentar la distancia al árbol parental. En este estudio, las tiendas representan la cola de la distribución propuesta por el modelo, ya que están más alejadas de los árboles parentales y tienen densidades muy bajas. El establecimiento de plántulas en los sitios más lejanos puede ser baja (Augspurger y Kitajima 1992). El número de plántulas establecidas a los 10 meses fue mayor en los refugios de alimentación que en los controles alrededor de éstos, pero no fue diferente entre las tiendas y los controles correspondientes. Es decir, el establecimiento debajo de las tiendas no fue diferente que en los sitios alrededor de éstas. Por otro lado, la baja densidad debajo de las tiendas pudiera causar una disminución en la tasa de mortalidad en las etapas posteriores si la densidad está por debajo del nivel en el que se ven afectadas por procesos denso-dependientes (Augspurger 1983a). En los últimos cuatro meses (diciembre-marzo), el porcentaje de plántulas que sobrevivieron en las tiendas solo disminuyó 4%, mientras que en los árboles y los refugios de alimentación disminuyó 16% y 8% respectivamente. Esto pudiera ser evidencia de que la mortalidad en las tiendas será menor posteriormente mientras que continuará disminuyendo en los otros sitios donde la densidad si es significativamente mayor que sus alrededores.

La densidad de semillas y plántulas es significativamente menor al aumentar la distancia incluso cuando los sitios lejos de los árboles parentales son acumulaciones debajo de los refugios de alimentación con y sin tiendas. La relación con la distancia es menor para las plántulas que para las semillas probablemente como resultado de que la mortalidad de semillas debajo de los árboles parentales muy alta y fue mayor que en los otros tratamientos. Por otro lado, la densidad de plántulas establecidas al final del

estudio no estuvo correlacionada con la distancia al árbol parental. Los procesos dependientes de la distancia y la densidad en estas etapas tempranas del ciclo de vida de las plantas pueden resultar en distribuciones espaciales uniformes incluso si han sido efectivos en disminuir la densidad debajo de los árboles parentales (Augspurger y Kitajima 1992). Aunque la supervivencia entre los sitios fue variable, pequeñas diferencias en las probabilidades anuales puede afectar significativamente la distribución espacial de las plántulas y juveniles, y como consecuencia la de los adultos (Barot *et al.* 1999). La dispersión de semillas por murciélagos a tiendas y otros refugios de alimentación es beneficiosa para *Brosimum alicastrum* y probablemente para otras especies de árboles que éstos dispersan. Se puede decir que los murciélagos afectan los patrones de establecimiento y los procesos de regeneración y persistencia de las especies en los ecosistemas tropicales (Fleming y Heithaus 1981, Medellín y Gaona 1999, Melo *et al.* 2010).

Importancia para la conservación

Una de las principales limitaciones para la regeneración de las selvas tropicales es la dispersión de semillas (Wunderle 1997, Howe y Miriti 2004). Las semillas grandes se ven particularmente afectadas por la defaunación y fragmentación ya que generalmente dependen de dispersores de mayor tamaño que son más susceptibles a desaparecer localmente como resultados de esos procesos (Howe y Miriti 2004). Los murciélagos, especialmente de la subfamilia Sternodermatinae, son importantes dispersores de semillas de diferentes etapas de sucesión secundaria, tanto en selvas conservadas como áreas perturbadas (Galindo-González 1998, Medellín y Gaona 1999, Galindo-González *et al.* 2000, Da Silva *et al.* 2008, Ripperger *et al.* 2015). Está bien establecido que incluso las especies pequeñas, como es el caso de los murciélagos que utilizan tiendas, dispersan semillas grandes dentro de las selvas maduras y a fragmentos de selva. Este estudio demuestra que los murciélagos pueden ser dispersores efectivos de especies de semillas grandes ya que aumentan las probabilidades de germinación y supervivencia de las plántulas en las etapas tempranas. Los refugios de alimentación y las tiendas son sitios donde los murciélagos depositan semillas consistentemente lo que aumenta la probabilidad de que sean transportadas lejos de los árboles parentales y a las áreas donde la abundancia de dispersores de mayor tamaño es limitada. Fleming y Heithaus

(1981) concluyeron que también el establecimiento de algunas especies pioneras de árboles está relacionada con la deposición de semillas en refugios de alimentación y este estudio, junto con lo reportado por Melo *et al.* (2010), indica que esto puede ser verdad también para las semillas grandes.

Existen limitaciones a la restauración activa de las selvas dada la escala y el número de especies. La supervivencia de las especies reintroducidas en general es baja y disminuye con el tiempo, aunque en pocos estudios se han monitoreado a largo plazo (Godefroid *et al.* 2010). Se ha encontrado que después de unos años las especies plantadas representan una proporción muy pequeña y han sido reemplazadas por especies dispersadas por vertebrados, especialmente aves y murciélagos (Peña-Domene *et al.* 2014). La actividad de los dispersores se puede aumentar y el objetivo debe incluir mejorar el establecimiento de las especies dispersadas, así como incrementar la dispersión de semillas de etapas sucesiones tardías (Peña-Domene *et al.* 2014, Reid *et al.* 2015, Vleut *et al.* 2015). Los esquemas de restauración deben tomar en cuenta las interacciones bióticas en los procesos de establecimiento y supervivencia de las semillas y las plántulas, y por lo tanto considerar en los diseños de manejo qué factores mejoran las interacciones con los dispersores y cómo utilizarlas para incrementar su actividad y el reclutamiento de especies (Peña-Domene *et al.* 2013, Ribero da Silva *et al.* 2015). En el caso de los murciélagos tienderos, esto puede incluir especies de las que éstos se alimentan y especies del sotobosque que utilizan para construir sus tiendas. Su contribución se debe considerar en los programas de manejo y restauración de las selvas tropicales ya que pueden impactar la distribución espacial y persistencia de las especies de árboles de etapas de sucesión tardía. De esta forma, la dispersión de semillas grandes por murciélagos a refugios de alimentación y a tiendas puede eliminar algunas barreras para la regeneración y ayudar a mantener la conectividad en los paisajes fragmentados.

Conclusiones

Los murciélagos frugívoros, particularmente de la subfamilia Stenodermatinae (familia Phyllostomidae), depositan semillas grandes consistentemente lejos de los árboles en refugios sin tiendas y con tiendas. La densidad de semillas y plántulas en estos refugios son significativamente más bajas que debajo de los árboles parentales. Estas diferencias en la distancia y la densidad aumentan la probabilidad de germinación y supervivencia de las plántulas, aunque con diferencias en la magnitud y la etapa en la que estos efectos son evidentes. La manipulación del fruto y que sean depositados lejos de los árboles parentales mejora la germinación, mientras que la supervivencia de las plántulas parece estar afectada negativamente por densidades altas. Las sombras de semillas y la distribución inicial de las plántulas siguieron un patrón correspondiente al propuesto por el modelo Janzen-Connell. La distribución de plántulas establecidas después de los 10 meses no siguió ese patrón. La mortalidad de las semillas y las plántulas tempranas parece resultar en que el patrón de establecimiento sea más uniforme, pero sería apresurado sacar conclusiones sobre la distribución futura de las plántulas y juveniles pues aun falta por dilucidar.

Es importante en el futuro estudiar estos procesos a largo plazo para determinar qué relación existe entre estos pequeños dispersores y la distribución de los adultos en las selvas maduras. También es crucial evaluar el efecto de la dispersión y cómo se comportan estos mecanismos en sitios perturbados y fragmentos. Aunque es evidente que los murciélagos mejoran la germinación y las probabilidades de supervivencia de las plántulas al llevar las semillas lejos del árbol parental, se recomienda estudiar muestras más grandes en un número mayor de sitios de muestreo y en diferentes años ya que la variación observada fue alta. Este tipo de estudios nos ayudarían a entender mejor el papel de este grupo de dispersores para el establecimiento y la persistencia de especies de árboles tropicales, especialmente aquellos con semillas grandes, así como su relevancia para la conservación de las selvas.

Referencias

- Agresti, A., & Kateri, M. 2011. *Categorical data analysis* (pp. 206-208). Springer Berlin Heidelberg.
- Altringham, J. D. 2011. *Bats: from evolution to conservation*. Oxford University Press.
- Arias-Cóyotl, E., Stoner, K. E., & Casas, A. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany*, 93(11), 1675-1683.
- Augsburger, C. K. 1983a. Seed dispersal of the tropical tree, *Platydictyon elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *The Journal of Ecology*, 759-771.
- Augsburger, C. K. 1983b. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos*, 189-196.
- Augsburger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology*, 65(6), 1705-1712.
- Augsburger, C. K., & Kelly, C. K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia*, 61(2), 211-217.
- Augsburger, C. K., & Kitajima, K. 1992. Experimental studies of seedling recruitment from contrasting seed distributions. *Ecology*, 73(4), 1270-1284.
- Ayala, S. C., & D'Alessandro, A. 1973. Insect feeding behavior of some Colombian fruit-eating bats. *Journal of Mammalogy*, 54(1), 266-267.
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R. E., Lewis, O. T., Gripenberg, S., Narayan, L., & Freckleton, R. P. 2010. Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology letters*, 13(10), 1262-1269.
- Bagchi, R., Gallery, R. E., Gripenberg, S., Gurr, S. J., Narayan, L., Addis, C. E., & Lewis, O. T. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 506(7486), 85-88.
- Ballina-Gómez, H. S., Iriarte-Vivar, S., Orellana, R., & Santiago, L. S. 2008. Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Revista de biología tropical*, 56(4), 2055-2067.
- Barot, S., Gignoux, J., & Menaut, J. C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*, 80(6), 1987-2005.
- Bell, T., Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. 2006. Plant pathogens drive density-dependent seedling mortality in a tropical tree. *Ecology Letters*, 9(5), 569-574.
- Bizerril, M. X., & Raw, A. 1998. Feeding behaviour of bats and the dispersal of *Piper arboreum* seeds in Brazil. *Journal of tropical ecology*, 14(01), 109-114.
- Blain, D., & Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(01), 69-83.
- Boinski, S., & Timm, R. M. 1985. Predation by squirrel monkeys and double-toothed kites on tent-making bats. *American Journal of Primatology*, 9(2), 121-127.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.

- Bonaccorso, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community.
- Brooke, A. P. 1990. Tent selection, roosting ecology and social organization of the tent-making bat, *Ectophylla alba*, in Costa Rica. *Journal of Zoology*, 221(1), 11-19.
- Burkey, T. V. 1994. Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia*, 97(4), 533-540.
- Bustamante, E., Casas, A., & Búrquez, A. 2010. Geographic variation in reproductive success of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae): effects of pollination timing and pollinator guild. *American Journal of Botany*, 97(12), 2020-2030.
- Charles-Dominique, P. 1991. Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 7(02), 243-256.
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. 2006. Roosting Ecology of the Tent-Roosting Bat *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Southwestern Costa Rica. *Biotropica*, 38(1), 77-84.
- Chaverri, G., & Kunz, T. H. 2010. Ecological determinants of social systems: perspectives on the functional role of roosting ecology in the social behavior of tent-roosting bats. *Advances in the Study of Behavior*, 42, 275-318.
- Chaverri, G., Quirós, O. E., Gamba-Rios, M., & Kunz, T. H. 2007. Ecological Correlates of Roost Fidelity in the Tent-Making Bat *Artibeus watsoni*. *Ethology*, 113(6), 598-605.
- Choe, J. C. 1994. Ingenious design of tent roosts by Peters's tent-making bat, *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of natural history*, 28(3), 731-737.
- Choe, J. C., & Timm, R. M. 1985. Roosting site selection by *Artibeus watsoni* (Chiroptera: Phyllostomidae) on *Anthurium ravenii* (Araceae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(03), 241-247.
- Cintra, R. 1997. A test of the Janzen-Connell model with two common tree species in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13(05), 641-658.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *American Naturalist*, 769-788.
- Clark, D. B., & Clark, D. A. 1985. Seedling dynamics of a tropical tree: impacts of herbivory and meristem damage. *Ecology*, 66(6), 1884-1892.
- Clark, D. A., & Clark, D. B. 1981. Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia*, 49(1), 73-75.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Bolker, B. M., Connor, E. F., & Parker, V. T. 2005. Comparative seed shadows of bird-, monkey-, and wind-dispersed trees. *Ecology*, 86(10), 2684-2694.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., & Levey, D. J. 2012. Vertebrate herbivory impacts seedling recruitment more than niche partitioning or density-dependent mortality. *Ecology*, 93(3), 554-564.
- Clark, J. S., Silman, M., Kern, R., Macklin, E., & HilleRisLambers, J. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*, 80(5), 1475-1494.
- Cleveland, C. J., Betke, M., Federico, P., Frank, J. D., Hallam, T. G., Horn, J., ... & Sansone, C. G. 2006. Economic value of the pest control service provided by Brazilian free-tailed bats in south-central Texas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(5), 238-243.

- Comita, L. S., Queenborough, S. A., Murphy, S. J., Eck, J. L., Xu, K., Krishnadas, M., ... & Zhu, Y. 2014. Testing predictions of the Janzen–Connell hypothesis: a meta-analysis of experimental evidence for distance- and density-dependent seed and seedling survival. *Journal of Ecology*, 102(4), 845-856.
- Condit, R., Ashton, P. S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., & Lee, H. S. 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, 288(5470), 1414-1418.
- Condit, R., Hubbell, S. P., & Foster, R. B. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *American Naturalist*, 261-286.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*, 298, 312.
- Connell, J. H., Debski, I., Gehring, C. A., Goldwasser, L., Green, P. T., Harms, K. E., ... & Moritz, C. 2005. Dynamics of seedling recruitment in an Australian tropical rainforest. *Tropical rainforests: past, present and future*, 486-506.
- Connell, J. H., & Green, P. T. 2000. Seedling dynamics over thirty-two years in a tropical rain forest tree. *Ecology*, 81(2), 568-584.
- Cramer, J. M., Mesquita, R. C., & Williamson, G. B. 2007. Forest fragmentation differentially affects seed dispersal of large and small-seeded tropical trees. *Biological Conservation*, 137(3), 415-423.
- Da Silva, A. G., Gaona, O., & Medellín, R. A. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 89(1), 43-49.
- De La Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., & Howe, H. F. 2013. Early recruitment dynamics in tropical restoration. *Ecological Applications*, 23(5), 1124-1134.
- De La Peña-Domene, M., Martínez-Garza, C., Palmas-Pérez, S., Rivas-Alonso, E., & Howe, H. F. 2014. Roles of birds and bats in early tropical-forest restoration. *PLoS one*, 9(8), e104656.
- De Steven, D. 1994. Tropical tree seedling dynamics: recruitment patterns and their population consequences for three canopy species in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 10(03), 369-383.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico: dispersal and fate of seeds. In *Frugivores and seed dispersal* (pp. 93-104). Springer Netherlands.
- Estrada, A., & Fleming, T. H. (Eds.). 2012. *Frugivores and seed dispersal* (Vol. 15). Springer Science & Business Media.
- Fischer, K. E., & Chapman, C. A. 1993. Frugivores and fruit syndromes: differences in patterns at the genus and species level. *Oikos*, 472-482.
- Fleming, T. H. 1979. Do tropical frugivores compete for food?. *American Zoologist*, 19(4), 1157-1172.
- Fleming, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51(1), 42-46.
- Fleming, T. H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural*, 59, 135-150.
- Fleming, T. H., Geiselman, C., & Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of botany*, 104(6), 1017-1043.
- Fleming, T. H., & Heithaus, E. R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests [Costa Rica]. *Biotropica*.

- Fleming, Theodore H. y Vinicio J. Sosa. 1984. Effects of Nectarivorous and Frugivorous Mammals on Reproductive Success of Plants. *Journal of Mammalogy*. Vol. 75, No. 4, pp. 845-851
- Forget, P. M. 1992. Seed removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae). *Biotropica*, 24(3), 408-414.
- Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *The Botanical Review*, 52(3), 260-299.
- Foster, S., & Janson, C. H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, 773-780.
- Freckleton, R. P., & Lewis, O. T. 2006. Pathogens, density dependence and the coexistence of tropical trees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273(1604), 2909-2916.
- Galindo, G. J. 1998. Seed dispersion by fruit bats: Its importance in the conservation and regeneration of tropical forests. *Acta Zool. Mex. Nueva Ser*, 73, 57-74.
- Galindo-González, J., Guevara, S., & Sosa, V. J. 2000. Bat-and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation biology*, 14(6), 1693-1703.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J. M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J. P., ... & Thiollay, J. M. 1985. Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3), 324-337.
- Godefroid, S., Piazza, C., Rossi, G., Buord, S., Stevens, A. D., Agurauja, R., ... & Johnson, I. 2011. How successful are plant species reintroductions?. *Biological Conservation*, 144(2), 672-682.
- Gutierrez-Granados, Gabriel. 1999. Análisis experimental de la depredación de semillas por vertebrados. *Tesis*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Hammond, D. S., Brown, V. K., Newbery, D. M., Prins, H. H. T., & Brown, N. D. 1998. Disturbance, phenology and life-history characteristics: factors influencing distance/density-dependent attack on tropical seeds and seedlings. In *Dynamics of tropical communities: the 37th symposium of the British Ecological Society, Cambridge University, 1996*. (pp. 51-78). Blackwell Science Ltd.
- Hansen, D. M., Kaiser, C. N., & Müller, C. B. 2008. Seed dispersal and establishment of endangered plants on oceanic islands: the Janzen-Connell model, and the use of ecological analogues. *PLoS One*, 3(5), e2111.
- Harms, K. E., Wright, S. J., Calderón, O., Hernández, A., & Herre, E. A. 2000. Pervasive density-dependent recruitment enhances seedling diversity in a tropical forest. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 96, 5077-5082.
- Heithaus, E. R. 1982. Coevolution between bats and plants. In *Ecology of bats* (pp. 327-367). Springer US.
- Heithaus, E. R., Fleming, T. H., & Opler, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology*, 841-854.
- Hernández-Mijangos, L. A., & Medellín, R. A. 2013. Use of tents by the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 58(1), 107-109.
- Herrera, C. M. 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. *Oikos*, 132-141.
- Herrera, C. M. 2002. Seed dispersal by vertebrates. *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*, 185-208.
- Howe, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology*, 944-959.

- Howe, H. F. 1983. Annual variation in a neotropical seed-dispersal system. *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 211-227.
- Howe, H. F. 1984a. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*, 30(3), 261-281.
- Howe, H. F. 1984b. Constraints on the evolution of mutualisms. *American Naturalist*, 764-777.
- Howe, H. F., Schupp, E. W., & Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 66(3), 781-791.
- Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *Seed dispersal*, 123, 189.
- Howe, H. F. 1989. Scatter-and clump-dispersal and seedling demography: hypothesis and implications. *Oecologia*, 79(3), 417-426.
- Howe, H. F. 1993. Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio*, 107(1), 149-162.
- Howe, H. F., & Estabrook, G. F. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist*, 817-832.
- Howe, H. F., & Miriti, M. N. 2004. When seed dispersal matters. *BioScience*, 54(7), 651-660.
- Howe, H. F., & Primack, R. B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica*, 278-283.
- Howe, H. F., Schupp, E. W., & Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology*, 781-791.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13, 201-228.
- Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203(4387), 1299-1309.
- Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos*, 214-229.
- Hulme, P. E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 32-46.
- Humphrey, S. R., & Bonaccorso, F. J. 1979. Population and community ecology. *Biology of the bats of the new world family Phyllostomidae. Part III. Special Publications of the Texas Tech University*, (16), 409-441.
- Hyatt, L. A., Rosenberg, M. S., Howard, T. G., Bole, G., Fang, W., Anastasia, J., ... & Gurevitch, J. 2003. The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis. *Oikos*, 103(3), 590-602.
- Instituto Nacional de Ecología (INE)- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 2000. Programa de Manejo de la Reserva de la Biósfera Montes Azules. Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación, Instituto Nacional de Ecología. 255pp.
- Janzen, Daniel H. 1970. "Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests". *The American Naturalist* 104.940:501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Annual review of ecology and systematics*, 465-492.
- Janzen, D. H. 1985. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. *Journal of Tropical Ecology*, 1(2), 131-155.

- Janzen, D. H., Miller, G. A., Hackforth-Jones, J., Pond, C. M., Hooper, K., & Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, 1068-1075.
- Jordano, P., Garcia, C., Godoy, J. A., & García-Castaño, J. L. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(9), 3278-3282.
- Jordano, P., & Herrera, C. M. 1995. Shuffling the offspring: uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, 2(3), 230-237.
- Kalko, E. K., Herre, E. A., & Handley, C. O. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography*, 23(4), 565-576.
- Karr, J. R. 1980. Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. *The Auk*, 283-298.
- Kitajima, K., & Augspurger, C. K. 1989. Seed and seedling ecology of a monocarpic tropical tree, *Tachigalia versicolor*. *Ecology*, 70(4), 1102-1114.
- Kitamura, S., Yumoto, T., Poonswad, P., Chuailua, P., Plongmai, K., Maruhashi, T., & Noma, N. 2002. Interactions between fleshy fruits and frugivores in a tropical seasonal forest in Thailand. *Oecologia*, 133(4), 559-572.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. In *Ecology of bats* (pp. 1-55). Springer US.
- Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., & Fleming, T. H. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1223(1), 1-38.
- Kunz, T. H., Fujita, M. S., Brooke, A. P., & McCracken, G. F. 1994. Convergence in tent architecture and tent-making behavior among neotropical and paleotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 2(1), 57-78.
- Kunz, T. H., & Lumsden, L. F. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. *Bat ecology*, 1, 3-89.
- Kunz, T. H., & McCracken, G. F. 1996. Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology*, 12(01), 121-137.
- Kunz, T. H., & Pierson, E. D. 1994. Bats of the world: an introduction. *Walker's Bats of the World*, 1-46.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., & Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2, 31-57.
- Levey, D. J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *American Naturalist*, 471-485.
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., & Mori, S. A. 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York Botanical Garden.
- Lopez-Toledo, L., Martínez, M., van Breugel, M., & Sterck, F. J. 2008. Soil and light effects on the sapling performance of the shade-tolerant species *Brosimum alicastrum* (Moraceae) in a Mexican tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 24(6), 629.
- Maas, B., Clough, Y., & Tschardtke, T. 2013. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. *Ecology letters*, 16(12), 1480-1487.
- Maas, B., Karp, D. S., Bumrungsri, S., Darras, K., Gonthier, D., Huang, J. C. C., ... & Morrison, E. B. 2016. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. *Biological Reviews*, 91(4), 1081-1101.

- Mangan, S. A., Schnitzer, S. A., Herre, E. A., Mack, K. M., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., & Bever, J. D. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature*, 466(7307), 752-755.
- Medellín, R.A., Arita, H.T. & Sánchez, O. 2008. Identificación de murciélagos de México. 2da Edición. Instituto de Ecología, UNAM.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. *Coevolution of animals and plants*. University of Texas Press, Austin, 159.
- Medellín, R. A., & Gaona, O. 1999. Seed Dispersal by Bats and Birds in Forest and Disturbed Habitats of Chiapas, Mexico. *Biotropica*, 31(3), 478-485.
- Mello, M. A. R., Marquitti, F. M. D., Guimaraes Jr, P. R., Kalko, E. K. V., Jordano, P., & de Aguiar, M. A. M. 2011. The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat–and bird–fruit networks. *Oecologia*, 167(1), 131-140.
- Mello, M. A. R., Rodrigues, F. A., Costa, L. D. F., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç. H., Marquitti, F. M. D., & Kalko, E. K. V. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. *Oikos*, 124(8), 1031-1039.
- Melo, F. P. L., Rodriguez-Herrera, B., Chazdon, R. L., Medellín, R. A. & G. Ceballos. 2009. “Small Tent-Roosting Bats Promote Dispersal of Large-Seeded Plants in a Neotropical Forest”. *Biotropica* 41: 737–743.
- Moles, A. T., & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92(3), 372-383.
- Morrison, D. W. 1978. Foraging ecology and energetics of the frugivorous bat *Artibeus jamaicensis*. *Ecology*, 716-723.
- Morrison, D. W. 1980. Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy*, 61(1), 20-29.
- Muchhala, N., Caiza, A., Vizuete, J. C., & Thomson, J. D. 2009. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. *Annals of Botany*, 103(9), 1481-1487.
- Muscarella, R., & Fleming, T. H. 2007. The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological reviews*, 82(4), 573-590.
- Nathan, Ran; Bullock, James M; Ronce, Ophe'lie; and, Schurr, Frank M. 2009. Seed Dispersal. Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Nathan, R., & Casagrandi, R. 2004. A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond. *Journal of Ecology*, 92(5), 733-746.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in ecology & evolution*, 15(7), 278-285.
- Norberg, U. M. 2012. *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution* (Vol. 27). Springer Science & Business Media.
- Notman, E., Gorchov, D. L., & Cornejo, F. 1996. Effect of distance, aggregation, and habitat on levels of seed predation for two mammal—dispersed neotropical rain forest tree species. *Oecologia*, 106(2), 221-227.
- Packer, A., & Clay, K. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, 404(6775), 278-281.
- Paine, Timothy, C. E., Harms, K. E., Schnitzer, S. A., & Carson, W. P. 2008. Weak competition among tropical tree seedlings: implications for species coexistence. *Biotropica*, 40(4), 432-440.

- Parraguirre, L. C., & Camacho, M. F. 1992. Velocidad de germinación de veintidós especies forestales tropicales.
- Pennington, T. D., & Sarukhan, J. 2005. *Arboles Tropicales de Mexico. Manual Para Identificación de Las Principales Especies*. UNAM.
- Peters, C. M. 1991. Plant demography and the management of tropical forest resources: a case study of *Brosimum alicastrum* in Mexico. *Rain forest regeneration and management. Man and the Biosphere Series*, 6, 265-272.
- Peters, C. M., & Pardo-Tejeda, E. 1982. *Brosimum alicastrum* (Moraceae): uses and potential in Mexico. *Economic Botany*, 36(2), 166-175.
- Ripperger, S. P., Kalko, E. K., Rodríguez-Herrera, B., Mayer, F., & Tschapka, M. 2015. Frugivorous bats maintain functional habitat connectivity in agricultural landscapes but rely strongly on natural forest fragments. *PloS one*, 10(4), e0120535.
- Puig-Montserrat, X., Torre, I., López-Baucells, A., Guerrieri, E., Monti, M. M., Ràfols-García, R., ... & Flaquer, C. 2015. Pest control service provided by bats in Mediterranean rice paddies: linking agroecosystems structure to ecological functions. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 80(3), 237-245.
- Reid, J. L., Holl, K. D., & Zahawi, R. A. 2015. Seed dispersal limitations shift over time in tropical forest restoration. *Ecological Applications*, 25(4), 1072-1082.
- Rivero, M. C. 2016. Los murciélagos tienderos como dispersores de semillas grandes en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Tesis*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Rodríguez-Herrera, B. 2014. Maximum weight capacity of leaves used by tent-roosting bats: implications for social structure. *Chiroptera Neotropical*, 19(3), 36-43.
- Rodríguez-Herrera, B., Ceballos, G., & Medellín, R. A. 2011. Ecological aspects of the tent building process by *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 13(2), 365-372.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Timm, R. M. 2007. Murciélagos neotropicales que acampan en hojas/Neotropical tent-roosting bats.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Gamba-Ríos, M. 2006. Tent building by female *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica*, 8(2), 557-560.
- Rodríguez-Herrera, B., Medellín, R. A., & Gamba-Ríos, M. 2008. Roosting requirements of white tent-making bat *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica*, 10(1), 89-95.
- Rodríguez-Herrera, B., Viquez-R, L., Cordero-Schmidt, E., Sandoval, J. M., & Rodríguez-Durán, A. 2015. Energetics of tent roosting in bats: the case of *Ectophylla alba* and *Uroderma bilobatum* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 97(1), 246-252.
- Romo, M., Tuomisto, H., & Loiselle, B. A. 2004. On the density-dependence of seed predation in *Dipteryx micrantha*, a bat-dispersed rain forest tree. *Oecologia*, 140(1), 76-85.
- Russo, S. E., Portnoy, S., & Augspurger, C. K. 2006. Incorporating animal behavior into seed dispersal models: implications for seed shadows. *Ecology*, 87(12), 3160-3174.
- Sagot, M., & Stevens, R. D. 2012. The evolution of group stability and roost lifespan: perspectives from tent-roosting bats. *Biotropica*, 44(1), 90-97.
- Salomonson, M. G. 1978. Adaptations for animal dispersal of one-seed juniper seeds. *Oecologia*, 32(3), 333-339.

- Sánchez-Cordero V, Martínez-Gallardo R. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *J Trop Ecol* 14:139–151
- Schupp, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos*, 71-78.
- Schupp, E. W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 399-409.
- Schupp, E. W., & Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2(3), 267-275.
- Seidler, T. G., & Plotkin, J. B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS biology*, 4(11), e344.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J. & Sánchez- Beltrán, S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. In: D. Sigmarangkir (ed), Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG). Mulawarman University Press, Indonesia.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113(2), 194-202.
- Stewart, A. B., & Dudash, M. R. 2017. Flower-visiting bat species contribute unequally toward agricultural pollination ecosystem services in southern Thailand. *Biotropica*, 49(2), 239-248.
- Stoner, K. E. 2000. Leaf selection by the tent-making bat *Artibeus watsoni* in *Asterogyne martiana* palms in southwestern Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 16(01), 151-157.
- Swamy, V., & Terborgh, J. W. 2010. Distance-responsive natural enemies strongly influence seedling establishment patterns of multiple species in an Amazonian rain forest. *Journal of Ecology*, 98(5), 1096-1107.
- Temple, S. A. 1977. Plant-animal mutualism: coevolution with dodo leads to near extinction of plant. *Science*, 197(4306), 885-886.
- Ter Hofstede, H. M., & Fenton, M. B. 2005. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of neotropical bats. *Journal of Zoology*, 266(4), 333-340.
- Terborgh, J., Losos, E., Riley, M. P., & Riley, M. B. 1993. Predation by vertebrates and invertebrates on the seeds of five canopy tree species of an Amazonian forest. In *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (pp. 375-386). Springer Netherlands.
- Terborgh, John, Nuñez-Iturri, G., Nigel C. A. Pitman, Fernando H. Cornejo Valverde, Patricia Alvarez, Varun Swamy, Elizabeth G. Pringle y C. E. Timothy Paine. 2008. Tree Recruitment in an Empty Forest. *Ecology* Vol. 89, pp. 1757-1768
- Thomas, D.W. 1991. "On Fruit, seeds and bats". *BATS* 9.4:8-13
- Tiffney, B. H., & Mazer, S. J. 1995. Angiosperm growth habit, dispersal and diversification reconsidered. *Evolutionary Ecology*, 9(1), 93-117.
- Timm, R. M., & Mortimer, J. 1976. Selection of roost sites by Honduran white bats, *Ectophylla alba* (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Ecology*, 57(2), 385-389.
- Towns, V., R. León-Pérez, J. de la Maza, y S. Morató. 2015. Mamíferos de la Subcuenca del Lacantún. Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena (coords.). 2015. En Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias, México, Natura y Ecosistemas Mexicanos. 145–159
- Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant ecology, evolution and systematics*, 1(2), 151-190.

- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M. D. C., Rojas-Martínez, A., & Domínguez-Canseco, L. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 12(1), 103-119.
- Van der Pijl, L. 1969. Principles of Dispersal in Higher Plants. Berlin: Springer-Verlag.
- Villalobos-Chaves, D., Bonaccorso, F. J., Rodríguez-Herrera, B., Cordero-Schmidt, E., Arias-Aguilar, A., & Todd, C. M. 2016. The influence of sex and reproductive status on foraging behavior and seed dispersal by *Uroderma convexum* (Chiroptera: Phyllostomidae). In *Sociality in Bats* (pp. 281-301). Springer International Publishing.
- Vleut, I., Levy-Tacher, S. I., Galindo-González, J., & de Boer, W. F. 2015. Positive effects of surrounding rainforest on composition, diversity and late-successional seed dispersal by bats. *Basic and Applied Ecology*, 16(4), 308-315.
- Wang, B. C., & Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 379-386.
- Wanger, T. C., Darras, K., Bumrungsri, S., Tscharrntke, T., & Klein, A. M. 2014. Bat pest control contributes to food security in Thailand. *Biological Conservation*, 171, 220-223.
- Webb, C. O., Gilbert, G. S., & Donoghue, M. J. 2006. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87(sp7).
- Wendeln, M. C., Runkle, J. R., & Kalko, E. K. 2000. Nutritional Values of 14 Fig Species and Bat Feeding Preferences in Panama 1. *Biotropica*, 32(3), 489-501.
- Wenny, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs*, 70(2), 331-351.
- Westoby, M., Leishman, M., Lord, J., Poorter, H., & Schoen, D. J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal [and discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351(1345), 1309-1318.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107(1), 261-280.
- Willson, M. F., & Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, 2, 85-110.
- Wotton, D. M., & Kelly, D. 2011. Frugivore loss limits recruitment of large-seeded trees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20110185.
- Wright, S. J. 1983. The dispersion of eggs by a bruchid beetle among *Scheelea* palm seeds and the effect of distance to the parent palm. *Ecology*, 1016-1021.
- Wright, S.J. 2002. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1-14
- Wunderle Jr, J. M. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands. *Forest Ecology and Management*, 99(1-2), 223-235.

Anexos

Tabla 1. Modelos logísticos de probabilidad de germinación clasificados según los valores de AICc. La tabla además incluye los grados de libertad, logLik, la diferencia de AICc (Δ AICc) y pesos de Akaike. Se incluyeron las variables Tratamiento, Distancia y Densidad (transformada al logaritmo natural), pero no se incluyó la variable Cobertura ya que creaba problemas de convergencia del modelo.

Modelo	g.l.	logLik	AICc	Δ AICc	Pesos de Akaike
Tratamiento	4	-1448.91	2905.83	0.00	0.31
Tratamiento+Distancia+Densidad(log)	6	-1447.23	2906.50	0.67	0.22
Tratamiento+Densidad(log)	5	-1448.27	2906.55	0.72	0.22
Tratamiento+Distancia	5	-1448.32	2906.66	0.83	0.21
Distancia+Densidad(log)	4	-1451.21	2910.44	4.61	0.03
Distancia	3	-1453.39	2912.78	6.95	0.01
Densidad(log)	3	-1456.78	2919.57	13.74	0
Modelo nulo	2	-1457.94	2919.89	14.06	0

Tabla 2. Modelos logísticos de probabilidad de supervivencia de plántulas de *Brosimum alicastrum* después de 10 meses clasificados según los valores de AICc. Se muestran los grados de libertad (g.l.), los valores logLik, la diferencia de AICc (Δ AICc) y pesos de Akaike. Se incluyeron las variables Distancia, Densidad y Cobertura que fueron transformadas al logaritmo natural, y la variable categórica Tratamiento.

Modelo	g.l.	logLik	AICc	Δ AICc	Pesos de Akaike
Densidad(log)+Cobertura(log) +Tratamiento	6	-531.39	1074.84	0.00	0.28
Densidad(log)+Cobertura(log)	4	-534.17	1076.36	1.52	0.13
Densidad(log)+Cobertura(log) +Tratamiento+ Distancia(log)	7	-531.28	1076.63	1.79	0.12
Densidad(log)+Tratamiento	5	-533.45	1076.95	2.10	0.10
Densidad(log)	3	-535.70	1077.42	2.58	0.08
Densidad(log)+Cobertura(log) + Distancia(log)	5	-533.73	1077.50	2.66	0.08
Cobertura(log)+Tratamiento	5	-534.20	1078.45	3.60	0.05
Densidad(log)+Tratamiento + Distancia(log)	6	-533.21	1078.47	3.63	0.05
Densidad(log)+ Distancia(log)	4	-535.66	1079.35	4.51	0.03
Tratamiento+ Distancia(log)	5	-534.87	1079.78	4.93	0.02
Cobertura(log)+Tratamiento + Distancia(log)	6	-533.94	1079.93	5.09	0.02
Cobertura(log)	3	-537.09	1080.20	5.35	0.02
Tratamiento	4	-536.32	1080.66	5.82	0.02
Modelo nulo	2	-538.90	1081.81	6.97	0.01

Tabla 3. Modelos logísticos con series de tiempo de la tasa de germinación de *Brosimum alicastrum* clasificados según los valores de AICc. Se muestran los grados de libertad (g.l.), los valores logLik, la diferencia de AICc (Δ AICc) y pesos de Akaike. Se incluyeron las variables Tratamiento y Tiempo, y la interacción entre éstas.

Modelo	g.l.	logLik	AICc	Δ AICc	Pesos de Akaike
Tratamiento+Tiempo	6	-145.23	303.68	0.00	0.74
Tratamiento*Tiempo	7	-145.17	305.99	2.31	0.23
Tratamiento	5	-150.48	310.99	7.31	0.02
Null	5	-533.45	311.81	8.13	0.01

Tabla 4. Modelos logísticos con series de tiempo de la tasa de supervivencia de plántulas de *Brosimum alicastrum* durante 10 meses (junio 2014 a marzo 2015) clasificados según los valores de AICc. Se muestran los grados de libertad (g.l.), los valores logLik, la diferencia de AICc (Δ AICc) y pesos de Akaike. Se incluyeron las variables Tratamiento y Tiempo, y la interacción entre éstas.

Modelo	g.l.	logLik	AICc	Δ AICc	Pesos de Akaike
Tiempo	5	-528.41	1067.10	0.00	0.70
Tratamiento*Tiempo	9	-525.41	1069.69	2.58	0.19
Tratamiento+Tiempo	7	-528.13	1070.79	3.69	0.11
Null	4	-549.46	1107.11	40.01	0.00

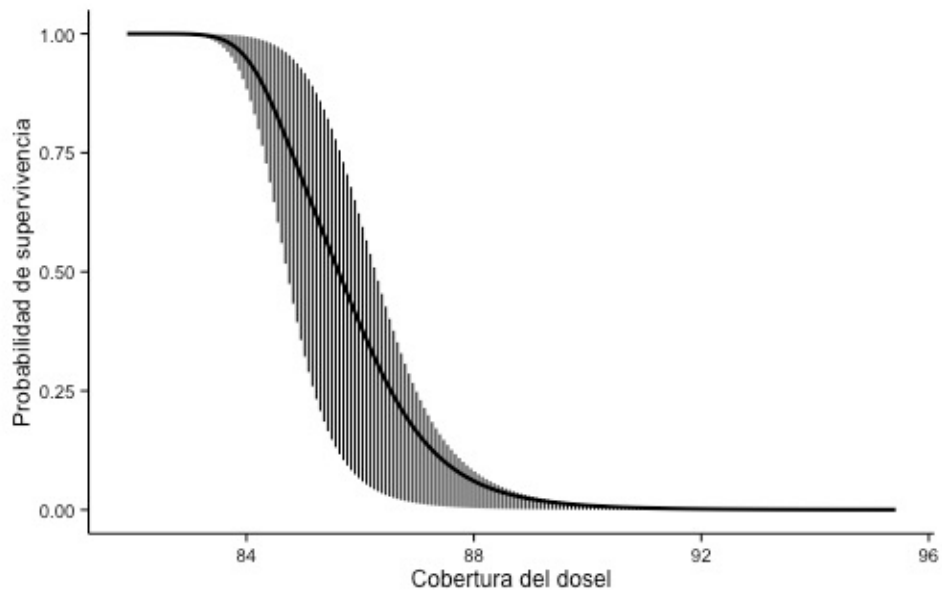


Figura 1. Curva del efecto de la cobertura del dosel de la selva sobre la supervivencia de plántulas de *Brosimum alicastrum* a los 10 meses predicha por el modelo generalizado lineal mixto (logit link). Los cobertura fue significativa por debajo de 0.1 ($X^2=4.12$, $gl=1$, $p=0.06$).