

UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA



*“GERMINACION DE SEMILLAS Y CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS
DE ESPECIES DE ÁRBOLES DISPERSADAS POR PRIMATES Y
PERTENECIENTES A DIFERENTES GRUPOS FUNCIONALES EN
BOSQUE CONTINUO Y FRAGMENTOS DE LA SELVA
LACANDONA, CHIAPAS”*

TESIS

que presenta

EDGAR FRANCISCO AVILA GARCIA

Como requisito para obtener el título profesional de

BIÓLOGO

Director de Tesis: Dr. Víctor Arroyo Rodríguez

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia.

Morelia, Mich. 2011



AGRADECIMIENTOS

Gracias....

A mi familia por su apoyo incondicional para cumplir mis sueños, en especial a mis papas Lino y Eva ya que sin ellos nada de esto hubiera sido posible. A mis queridos hermanos Lino, Jeny y Vladi por estar en los momentos que más se necesitan.

Al amor de mi vida Beatriz por su apoyo y motivación para terminar esta tesis, por estar conmigo en todo momento en especial en los momentos difíciles.

Al Dr. Victor Arroyo Rodriguez director de esta tesis por su apoyo academico, economico, por su paciencia y dedicación para la elaboración de este proyecto. Sobre todo su amistad incondicional.

A la Dra. Kathryn E. Stoner, Dra. Julieta Benítez Malvido y M. en C. Juan Manuel Lobato Garcia, por el apoyo logístico y económico brindado, como parte del proyecto de “Dispersión de semillas por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*) y su impacto sobre la regeneración en fragmentos de bosque de la Selva Lacandona” financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT (CB 2006-1, No. 56799).

A mis asesores, Dra. Yvonne Herrerías Diego, Dr. Tiberio C. Rico Monterrubio, y a la M.C. Marlene Gomez Peralta, por sus valiosos comentarios y el apoyo que me han brindado.

A Rafa y Adolfo por su apoyo para llevar acabo el trabajo de campo y sobre todo por su amistad, también a sus familias por las atenciones y amistad que me brindaron.

A los dueños y ejidatarios de las áreas donde se realizo el proyecto, en especial a “don Juan” y “don Abel” por apoyarnos, cuidar y conservar la selva.

A todas las personas que por falta de memoria y espacio no menciono pero que de alguna forma contribuyeron a la realización de este proyecto, en especial a mis compañeros y amigos. Gracias

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	6
OBJETIVOS.....	15
General.....	15
Específicos.....	15
HIPÓTESIS.....	16
AREA DE ESTUDIO.....	17
Ubicación geográfica.....	17
Fisiografía y suelo.....	18
Clima.....	19
Biodiversidad.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS.....	20
Recolección de semillas.....	20
Especies de estudio.....	21
Recolección de excretas de primates.....	22
Tratamientos.....	23
Variables a medir en las estaciones de estudio.....	25
Análisis de datos.....	26
RESULTADOS.....	28
Germinación de semillas.....	28
Crecimiento de plántulas.....	31
Supervivencia de plántulas.....	36
DISCUSIÓN.....	43

CONCLUSIONES.....	49
LITERATURA CITADA.....	53

Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la selva Lacandona, Chiapas, México. Los sitios Siete, Estación y Playón se localizan dentro del bosque continuo, mientras que los sitios Don Juan, Don Abel y Ejidal se localizan dentro de fragmentos de selva.....	18
Figura 2. Exclusiones para herbívoros.....	24
Figura 3. Ubicación de tratamientos en transectos paralelos al borde.....	24
Figura 4. Ubicación de las estaciones de estudio de borde e interior.....	25
Figura 5. Germinación de semillas (media \pm desviación estándar) de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	28
Figura 6. Germinación total de semillas (media \pm desviación estándar) de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> bajo diferentes tratamientos: semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	29
Figura 7. Germinación de semillas (media y desviación estándar) de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> en estaciones de borde (< 50 m del borde) e interior (> 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	30
Figura 8. Germinación de semillas (media \pm desviación estándar) de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> en sitios de borde (< 50m del borde) y sitios de interior (> 100m del	

borde) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....	31
Figura 9. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> , especies de árboles dispersadas principalmente por primates, en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	32
Figura 10. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>I. vera</i> en dos tipos de bosque en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	32
Figura 11. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>I. vera</i> en estaciones de borde y estaciones de interior en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	33
Figura 12. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>I. vera</i> bajo diferentes tratamientos (E=exclusión; NE=no exclusión) en la Selva Lacandona, Chiapas México.....	34
Figura 13. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>P. latifolia</i> en dos tipos de bosque en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	34
Figura 14. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>P. latifolia</i> en estaciones de borde y estaciones de interior en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	35
Figura 15 Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de <i>P. latifolia</i> bajo diferentes tratamientos (E=exclusión; NE=no exclusión) en la Selva Lacandona, Chiapas, México.....	36
Figura 16. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de <i>I. vera</i> y <i>P. latifolia</i> (especies de árboles dispersadas por primates) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras	

diferentes indican diferencias significativas entre tipos de bosque (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**37**

Figura 17. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato (exclusión=E y no exclusión=NE) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$)**38**

Figura 18. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato (exclusión=E y no exclusión=NE) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$)..... **39**

Figura 19. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato (exclusión = E y no exclusión = NE) en sitios de borde (< 50 m del borde) y sitios de interior (> 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....**40**

Figura 20. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes

tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato (exclusión = E y no exclusión = NE) en bosque continuo (BC) y fragmentos (FF) de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).....41

Figura 21. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato (exclusión = E y no exclusión = NE) en sitios de borde (B, < 50 m del borde) y sitios de interior (I, > 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).42

RESUMEN

Los primates son importantes dispersores de semillas en bosque tropicales. Dispersan tanto especies tolerantes a la sombra, como especies demandantes de luz. Estos grupos funcionales tienen distintos requerimientos de hábitat, y pueden mostrar diferentes respuestas a las alteraciones del hábitat impuestas por la fragmentación. Así, es posible que, en contraste con las especies demandantes de luz (relativamente más resistentes a las condiciones impuestas por la fragmentación), las especies tolerantes a la sombra (más vulnerables), no logren establecerse en paisajes fragmentados. En la presente tesis se evalúa esta hipótesis analizando el porcentaje de germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies de árboles principalmente dispersadas por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*), y pertenecientes a dos grupos funcionales diferentes [una especie tolerante a la sombra (*Posoqueria latifolia*) y una especie demandante de luz (*Inga vera*)], en bosque continuo (BC, n=3 sitios) y fragmentos (FF, n=3) de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. En particular, se colocaron semillas de *P. latifolia* e *I. vera* procedentes de frutos maduros, semillas embebidas en excretas de monos aulladores y semillas embebidas en excretas de monos araña, en sitios de borde (<50m del borde) e interior (>100m), con y sin exclusión, ubicados dentro de FF y BC. La germinación se estimó durante la época de lluvias, y el crecimiento y supervivencia de plántulas se monitorearon durante 9 meses (época de lluvias y época seca). En general, la germinación de semillas fue muy alta (75%), probablemente debido a alta disponibilidad de agua durante la temporada de lluvias, y el hecho de que ambas especies tienen semillas recalcitrantes. Sin embargo, como se esperaba, la germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas fueron mayores en *I. vera* que en *P. latifolia*. Las altas tasas de fotosíntesis y respiración típicas de especies demandantes de luz pueden explicar estos resultados. Contrario a lo esperado, no se encontraron diferencias en germinación de las semillas ni crecimiento de plántulas entre bosques. Sin embargo, al final del experimento *I. vera* creció y sobrevivió mejor en FF; mientras que la supervivencia de *P. latifolia* fue mayor en BC. Además, la supervivencia de *I. vera* en tratamientos sin exclusión fue mayor en borde que en interior, mientras que las plántulas de *P. latifolia* siguieron el patrón opuesto. Estos resultados indican que la supervivencia de especies tolerantes a la sombra, como *P. latifolia*, puede estar limitada en FF, y particularmente cerca de los bordes, donde los efectos de las condiciones ambientales extremas (luz y temperatura), y de algunos herbívoros (e.g. hormigas) pueden ser más acusados. Sin embargo, se necesitan más estudios que evalúen las condiciones ambientales y la abundancia de herbívoros en estos ambientes para probar esta hipótesis. Finalmente, los resultados sugieren que los procesos de desinhibición, fertilización e hidratación de las semillas (probados en esta tesis) no tienen, por sí mismos, un efecto evidente sobre la germinación de semillas, ni sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas. Estos procesos probablemente dependen del proceso de escarificación de las semillas (no probados en esta tesis) que ocurre cuando éstas pasan por el tracto digestivo de los primates. En conjunto, los resultados indican que, aunque los primates pueden contribuir a la regeneración natural de los bosques tropicales mediante la dispersión de semillas, es probable que en paisajes fragmentados el papel de los primates como dispersores de semillas beneficie particularmente a las especies de plantas demandantes de luz, como *I. vera*. Dado que los primates están siendo afectados negativamente por la pérdida y fragmentación del hábitat, estos procesos podrían limitar la regeneración natural de los fragmentos, en especial de los fragmentos más pequeños. Por tanto, la protección y restauración de los fragmentos de selva, y su conexión por medio de corredores (p.ej. cercas vivas, corredores riparios) es fundamental, no sólo para la conservación de los primates, sino para el mantenimiento de procesos ecológicos clave como es la dispersión de semillas.

INTRODUCCIÓN

La deforestación de los bosques es un fenómeno a escala global (Vitousek *et al.* 1997), que afecta en mayor medida los bosques tropicales (Whitmore 1980). Se estima que la pérdida anual de bosques tropicales a nivel mundial varía entre 100 y 150 mil km² (Achard *et al.* 2002), siendo las tasas de deforestación mayores en América, África y el sureste asiático (FAO 2009). Como resultado, actualmente una gran proporción de los bosques tropicales han desaparecido, y los bosques remanentes muestran un alto grado de fragmentación.

La fragmentación de los bosques tropicales produce cambios físicos, biológicos y ecológicos muy importantes dentro de los fragmentos de bosque remanentes (Saunders *et al.* 1991; Fischer y Lindenmayer 2007). La reducción en la cobertura forestal, y los cambios en la estructura espacial del paisaje (p.ej. reducción del tamaño de los fragmentos, incremento del aislamiento entre fragmentos, e incremento de la cantidad de borde; Fahrig 2003), pueden afectar la reproducción de los árboles tropicales mediante cambios en la polinización (Quesada *et al.* 2004), la producción de semillas (Cascante *et al.* 2002), la germinación de semillas (Bruna 1999) y el reclutamiento y supervivencia de plántulas (Benítez-Malvido 1998; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Como consecuencia, el potencial regenerativo de muchos árboles tropicales puede estar limitado dentro de los fragmentos.

La mayoría de las plantas en los bosques tropicales (cerca del 70%) presentan frutos adaptados para ser consumidos por animales (Gentry 1982; Howe y Smallwood 1982). Por esta razón, la desaparición de muchos animales dentro de los fragmentos (p.ej. aves y mamíferos; Andrén 1994, primates; Cowlshaw 1999; Chiarello 2003; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008) puede limitar su

éxito de dispersión y reclutamiento. Esta amenaza es mayor para las especies de árboles con semilla grande, las cuáles son dispersadas principalmente por animales de mayor tamaño, y por tanto, con mayor riesgo de extinción dentro de los fragmentos (p.ej. con mayores presiones de cacería, menores tasas reproductivas, menores tamaños poblacionales; Estrada y Coates-Estrada 1996; Gilbert y Setz 2001; Stoner *et al.* 2007).

Los primates son ampliamente reconocidos como uno de los dispersores más importantes de árboles tropicales de semilla grande (Howe y Smallwood 1982; Chapman y Chapman 1996; Chapman y Russo 2006), y sabemos que pueden tener un papel crucial en la regeneración de bosques fragmentados (ver Chapman y Onderdonk 1998). Sin embargo, su éxito en la dispersión depende en gran medida del lugar donde son depositadas las semillas (Willson y Traveset 2000; Herrera 2002). Las condiciones microclimáticas dentro del bosque pueden ser muy variables, siendo la incidencia de luz y la temperatura particularmente altos en los claros dentro del bosque y cerca de los bordes; particularmente en los fragmentos de bosque más pequeños y con mayor superficie de borde expuesta (Kapos 1989; Camargo y Kapos 1995; González-Di Pierro *et al.* 2010; revisado por Saunders *et al.* 1991).

La respuesta de las especies de plantas a estos cambios ambientales dependerá de los requerimientos de hábitat de cada especie (Denslow 1980). Las especies intolerantes a la sombra o pioneras (de aquí en adelante, especies demandantes de luz), germinan y crecen rápidamente bajo condiciones de luz intensa típicas de claros y bordes; mientras que las especies tolerantes a la sombra, características de bosques viejos, se establecen y crecen lentamente principalmente bajo la sombra del dosel de la selva (Martínez-Ramos y Álvarez-

Buylla 1995). Por esta razón, a medida que disminuye el tamaño de los fragmentos y se incrementa la cantidad total de borde (ver Laurance y Yensen 1991), la densidad de árboles y la riqueza de especies tolerantes a la sombra disminuye, mientras que el reclutamiento de especies demandantes de luz se incrementa (Benítez-Malvido 1998; Bruna 1999; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a; Laurance *et al.* 2006; González-Di Pierro *et al.* 2010).

Los primates pueden dispersar un gran número de especies de plantas (p.ej. Julliot 1996; McConkey 2000; Stevenson 2000; Andresen 2002). De hecho, en los bosques tropicales representan entre el 25 y el 40% de la biomasa de animales frugívoros (Chapman 1995). Los primates dispersan especies tolerantes a la sombra como *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Spondias* spp., *P. latifolia*, así como especies demandantes de luz como *Cecropia obtusifolia*, *Ficus* spp., *Inga vera* spp. (Chaves *et al.* 2010a; González-Di Pierro *et al.* 2010). Sin embargo, puesto que el reclutamiento de especies tolerantes a la sombra puede estar limitado en fragmentos (ver arriba), es posible que dentro de fragmentos de selva el papel de los primates como dispersores de semillas beneficie particularmente a las especies de plantas demandantes de luz, ya que éstas pueden germinar y crecer rápidamente cerca de los bordes y claros dentro de los fragmentos.

Esta cascada de efectos bióticos y abióticos causados por la fragmentación puede originar cambios potenciales en los remanentes de selva, alterando la regeneración natural de la selva (Laurance 1997). Por esta razón, y dado que en la actualidad muchas especies de primates se ven obligadas a vivir aisladas en fragmentos de bosque muy pequeños (Lovejoy *et al.* 1983; Rylands y Keuroghlian 1988; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006b; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007b,

2008; Asensio *et al.* 2009), es crucial mejorar nuestro conocimiento sobre la eficiencia de los primates como dispersores de semillas dentro de ambientes perturbados. Estos estudios son importantes ya que pueden servir para elaborar estrategias de manejo y conservación eficientes que contribuyan a regenerar de manera natural estos bosques alterados.

En este trabajo se probará si la germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas de especies de árboles dispersadas principalmente por primates (con semillas grandes de más de 1 cm de longitud) difiere entre fragmentos y bosque continuo. En particular, se evaluará si existen diferencias entre una especie de árbol tolerante a la sombra y una especie demandante de luz.

ANTECEDENTES

La germinación es el proceso mediante el cual el embrión de la semilla pasa de un estado de reposo o latencia a un estado de actividad. En algunas especies, las semillas permanecen inactivas durante periodos cortos de tiempo, mientras que en otros casos, la germinación puede esperar cientos de años. La germinación en periodos cortos puede aumentar la supervivencia y el crecimiento de plántulas (Verdu y Traveset 2005), sobre todo en condiciones de competencia por luz o nutrientes (Miller *et al.* 1994). Sin embargo, en algunos casos la rápida germinación puede aumentar la mortalidad de plántulas debido a condiciones estacionales desfavorables (p.ej. sequía de verano; Verdu y Traveset 2005).

La semilla y la plántula son los estadios más críticos en el ciclo de vida de las plantas, y afecta directamente el potencial de regeneración de los bosques. La germinación está condicionada por muchos factores abióticos (p.ej. disponibilidad de agua, luz, nutrientes y hábitat; Chambers y MacMahon 1994; Forget *et al.* 2005). Las plántulas resultantes también son afectadas por diversos factores bióticos (p.ej. herbivoría, ataque por patógenos y parasitismo; Clay *et al.* 1993; Coley y Barone 1996; Ostfeld *et al.* 1997) y abióticos (p.ej. temperatura y humedad; Whitmore 1984; Welden *et al.* 1991; Latham 1992; Herrera *et al.* 1994) que limitan su crecimiento. Por esta razón, cambios en las condiciones bióticas y abióticas dentro de los fragmentos de bosque pueden afectar la regeneración de las selvas.

La fragmentación de los bosques tropicales puede provocar cambios significativos en las condiciones microambientales. Por ejemplo, Kapos (1989) y Camargo y Kapos (1995) reportan que en la Amazonia central, la luz, la humedad

y la temperatura del aire aumentan significativamente en los remanentes de hábitat en comparación con el bosque continuo, por lo que la humedad del suelo decrece significativamente dentro de los fragmentos. Estos cambios pueden ser mayores cerca de los bordes que al interior del bosque (denominados por este motivo “efectos de borde”), particularmente dentro de los primeros 40 m del borde (Kapos 1989; Camargo y Kapos 1995; Davies-Colley *et al.* 2000). Recientemente, González-Di Pierro *et al.* (2010) también reportan que la luz y la temperatura son mayores en fragmentos de bosque pequeños (<10ha) que dentro del bosque continuo en la selva Lacandona, Chiapas, México.

Los cambios en el microclima pueden afectar la composición y estructura de la vegetación (Saunders *et al.* 1991; Murcia 1995; Laurance *et al.* 2002; González-Di Pierro *et al.* 2010). Por ejemplo, en la Amazonia central se ha observado un incremento en la tasa de mortalidad de árboles cerca de los bordes, particularmente de especies tolerantes a la sombra (Laurance *et al.* 1998). Este incremento en la mortalidad de árboles puede explicar que los fragmentos más pequeños y con forma más irregular (p.ej. con mayor superficie de borde expuesta) presenten menos densidad y riqueza de árboles grandes (DAP > 60 cm), particularmente de especies tolerantes a la sombra (Hill y Curran 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a).

La desaparición de árboles grandes en el dosel permite la entrada de más luz al sotobosque, acentuando los cambios en las condiciones microclimáticas (p.ej. González-Di Pierro *et al.* 2010). De este modo, el reclutamiento de plántulas también es afectado, siendo mayor el reclutamiento de especies demandantes de luz y menor el de especies tolerantes a la sombra cerca de los bordes; particularmente dentro de los fragmentos más pequeños, que al interior de los

fragmentos de bosque de mayor tamaño (Benítez-Malvido 1998; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003). Estas diferencias se deben, como se señaló arriba, a las diferencias en los requerimientos lumínicos entre ambos grupos funcionales, y resultan en comunidades dominadas por especies demandantes de luz dentro de los fragmentos de bosque más pequeños (p.ej. Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a). Además, hay que tener en cuenta que las especies tolerantes a la sombra pueden ser más sensibles a los efectos negativos de la fragmentación, ya que sus poblaciones a menudo son localmente raras y presentan poblaciones muy pequeñas dentro de los fragmentos (Turner *et al.* 1996; Da Silva y Tabarelli 2000; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007a).

Estos cambios microambientales también pueden afectar la germinación de las semillas. Por ejemplo, Bruna (1999) evaluó la tasa de germinación de *Heliconia acuminata* en sitios de bosque continuo y fragmentos de bosque, y observó que la germinación en el bosque continuo es entre tres y siete veces mayor que en los fragmentos. De manera similar, en la selva Lacandona, México, González-Di Pierro *et al.* (2010) encuentran que la germinación de semillas y supervivencia de plántulas de *Ampelocera hottlei* (una especie de árbol tolerante a la sombra) está negativamente relacionada con la luz y la temperatura, siendo la germinación y supervivencia mayores en bosque continuo que en fragmentos de bosque. Por otro lado, en Chile se analizó la tasa de germinación y la viabilidad de semillas de *Lapageria rosea* en fragmentos y en bosque continuo (Henríquez 2004). Este autor encuentra que dentro del bosque continuo existe un mayor porcentaje de germinación, y un mayor porcentaje de semillas viables que en los fragmentos. En general, las semillas del bosque continuo son más grandes y

producen plántulas de mayor tamaño, ya que disponen de más agua y nutrientes, y el ambiente es menos competitivo que en los fragmentos (Henríquez 2004).

Nicotra *et al.* (1999), en un estudio realizado en un bosque tropical de Costa Rica, también demostró la importancia de los claros como determinantes de la germinación y distribución de especies arbóreas. Así mismo, para la misma región, Kobe (1999) sometió las plántulas de árboles tropicales a una gama de ambientes con diferentes intensidades de luz. Este autor demostró que la mortalidad de plántulas es menor en sitios con mayor cantidad de luz. Por otro lado, Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1992) encontraron que para la especie tropical *Cecropia obtusifolia* (árbol demandante de luz) los daños ocasionados por la poca disponibilidad de luz son mayores en el establecimiento y supervivencia de plántulas, que en la germinación de semillas. Es decir, observaron que las tasas de mortalidad por falta de luz fueron mayores en plántulas que en semillas de esta especie.

El aumento en la radiación también puede provocar estrés fisiológico (Lovejoy *et al.* 1986). Las altas temperaturas pueden causar daños en el dosel del bosque provocando que los árboles dejen caer más hojas al sotobosque. La hojarasca puede aumentar los niveles de nutrientes (Facelli 1991) y proteger a las semillas de la desecación en época seca (Fowler 1986). Sin embargo, un aumento desproporcionado de hojarasca, como ocurre a menudo en fragmentos de selva (Didham 1998), puede favorecer la aparición de hongos y patógenos, que pueden atacar las semillas y plántulas (García-Guzmán y Benítez-Malvido 2003; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Igualmente, diversos estudios han demostrado que la profundidad de las capas de hojarasca puede determinar un

comportamiento diferencial en el establecimiento de algunos árboles demandantes de luz (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Dalling *et al.* 1998).

En los fragmentos, la germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas también pueden estar limitados por una mayor incidencia de herbívoros y depredadores (Crawley 1997; Clay *et al.* 1993; Ostfeld *et al.* 1997). Aunque generalmente en los remanentes de selva puede haber una disminución en la densidad de herbívoros (Saunders *et al.* 1991; Estrada *et al.* 2002), en particular de grandes vertebrados (Dirzo y Miranda 1990; Harrington *et al.* 2001; Bustamante *et al.* 2006), algunos organismos menos sensibles a la perturbación de su hábitat como los invertebrados, pueden mantener poblaciones viables en los remanentes, e incluso en ocasiones puede aumentar su abundancia y diversidad (Tschardt *et al.* 2002). Esto puede generar un aumento en la herbivoría dentro de los fragmentos de bosque. En particular, los bordes pueden ser usados como vías de tránsito para herbívoros especialistas. Por ejemplo, Chalfoun *et al.* (2002) observaron un incremento en la depredación de la vegetación en los bordes del bosque, debido a un aumento de depredadores generalistas (p.ej. roedores y cóvidos). Las plántulas en los fragmentos podrían ser más susceptibles a morir después de ser atacadas por herbívoros, principalmente por el estrés que pudieran causar las condiciones climáticas extremas (p.ej. insolación, desecación, inundación). Se ha reportado que las plantas estresadas son más susceptibles a los ataques de los herbívoros (Jones y Coleman 1991).

Los primates están entre los dispersores de semillas grandes más importantes de los bosques tropicales (Howe y Smallwood 1982; Chapman y Chapman 1996; Chapman y Russo 2006). Los servicios de dispersión de semillas

proporcionados por los primates son generalmente únicos y en muchas ocasiones, no pueden ser compensados por otros taxa (ver Clark *et al.* 2001). Los primates desempeñan un papel crucial en la regeneración de los bosques tropicales fragmentados (ver Chapman y Onderdonk 1998) ya que muchas especies presentan un alto rango de tolerancia a las perturbaciones antropogénicas (Cowlshaw y Dunbar 2000). Además de transportar las semillas lejos de los árboles parentales hacia sitios con mayor probabilidad de establecimiento (Willson y Traveset 2000; Herrera 2002), los primates también tienen un efecto positivo importante sobre la germinación de las semillas causado por el paso por el tracto digestivo (Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Robertson *et al.* 2006). Estos efectos incluyen la escarificación, desinhibición y fertilización de las semillas. Mediante la escarificación ácida de la testa de la semilla, la permeabilidad de la testa incrementa, facilitando el intercambio de gases y agua con el medio exterior. Mediante la separación de las semillas y su pulpa (desinhibición), los inhibidores de la germinación son eliminados. Finalmente, el material fecal que rodea a las semillas actúa como fertilizante, mejorando la germinación y el crecimiento de las plántulas (Traveset y Verdú 2002; Robertson *et al.* 2006).

Por ejemplo, Righini *et al.* (2004) evaluaron la tasa de germinación de semillas de *Ficus* estranguladores después de ser defecadas por seis especies de primates: *Papio hamadryas* y *Cercopithecus aethiops*, *Alouatta pigra*, *A. palliata*, *Pan troglodytes* y *Pongo pygmaeus*. Las semillas defecadas por *A. pigra*, *A. palliata* y *C. aethiops* mostraron una tasa de germinación significativamente más alta que las semillas control (de frutos maduros), siendo *A. pigra* la especie que tuvo una menor latencia y más alta germinación. Esto es debido principalmente a

que *A. pigra* presenta el colon de mayor tamaño y el tiempo de digestión es mayor (ver Milton 1981), facilitando la escarificación de las semillas. Así mismo, Valenta y Fedigan (2009) examinaron la germinación de 27 especies de plantas dispersadas por el mono capuchino (*Cebus capuchinus*) bajo tres tratamientos diferentes: (1) semillas defecadas por el mono; (2) semillas únicamente embebidas en las heces del mono; y (3) semillas extraídas directamente de los frutos maduros. Los autores encontraron que la latencia en las semillas solo embebidas en heces fue mayor que las que pasaron por el tracto digestivo del mono capuchino. La sola presencia de heces no tuvo ningún efecto sobre la germinación de las semillas, pero no probaron si el efecto de fertilización de las semillas promovido por la presencia de heces en las semillas tuvo un efecto positivo en el crecimiento y supervivencia de plántulas.

Un aspecto interesante que no ha sido estudiado hasta la fecha, es el efecto diferencial de la dispersión de semillas por primates sobre diferentes grupos funcionales de plantas. Sabemos que aunque los primates son muy importantes para la regeneración de bosques tropicales, la germinación puede ser limitada en fragmentos, ya que muchas de las especies dispersadas son tolerantes a la sombra (Denslow 1987; Whitmore 1989; Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993) y sus semillas (recalcitrantes) no toleran la deshidratación (Roberts 1973; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1984). De hecho, se ha observado que las especies tolerantes a la sombra presentan bajos porcentajes de germinación, a menos que se encuentre bajo la sombra profunda y con alta humedad ambiental, ya que suelen perder su viabilidad si se seca o se calienta por insolación directa (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993). Por esta razón, es posible que, dentro de fragmentos de selva, el papel de los primates como

dispersores de semillas beneficie particularmente a las especies de plantas demandantes de luz, ya que éstas pueden germinar y crecer rápidamente cerca de los bordes y claros dentro de los fragmentos.

En los últimos años se ha registrado una pérdida de aproximadamente el 90% de los bosques tropicales de México, debido principalmente a la deforestación (Flores-Villela y Gerez 1994). Este proceso ha afectado en gran medida la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA) en el estado de Chiapas (Mendoza y Dirzo 1999). Por su gran diversidad de plantas y animales esta región representa un área prioritaria de conservación según la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Arriaga *et al.* 2000).

Dentro de esta región (denominada selva Lacandona), existen dos especies de primates; el mono araña (*Ateles geoffroyi*) y el mono aullador (*Alouatta pigra*). Ambos consumen una gran cantidad de frutos (70% del tiempo de alimentación en *A. geoffroyi*; González-Zamora *et al.* 2009, y 50% del tiempo de alimentación en *A. pigra*; Pavelka y Knopff 2004). Sin embargo, el paso de las semillas por el tracto digestivo de los monos araña es mucho mayor en *A. pigra* (21 h; Estrada y Coates-Estrada 1984; Milton 1984; Righini *et al.* 2004) que en *A. geoffroyi* (5 h; Milton 1981). Por esta razón, es posible que los monos aulladores tengan un mayor efecto sobre la germinación de las semillas que consumen que el mono araña (ver arriba).

Ambas especies han sufrido la pérdida y fragmentación de su hábitat natural en esta región, colocando a estos primates en un riesgo inminente de extinción en México (Estrada *et al.* 2006). De hecho, actualmente ambas especies están consideradas como especies en peligro de extinción (NOM-059-ECOL 2001). En la Reserva de la Biosfera Montes Azules, la densidad de *A. geoffroyi* ha

sido estimada en 2.9 ind/km², mientras que para *A. pigra* es de 14.4 ind/km². En la región de Marqués de Comillas estas densidades han sido estimadas en 9.3 y 13.3 ind/km², respectivamente (Estrada *et al.* 2004).

Puesto que ambas especies pueden contribuir a la regeneración de los fragmentos de selva mediante la dispersión de semillas de muchas especies de plantas, es importante evaluar si las semillas de especies dispersadas principalmente por primates pueden germinar y crecer en fragmentos. En particular, es importante evaluar si existen diferencias entre especies demandantes de luz y especies tolerantes a la sombra.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el porcentaje de germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas de especies de árboles principalmente dispersadas por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*), y pertenecientes a dos grupos funcionales diferentes (una especie tolerante a la sombra y una especie demandante de luz), en bosque continuo y fragmentos de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar las diferencias en germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas entre una especie de árbol tropical tolerante a la sombra y una especie demandante de luz.
- Evaluar si la germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas difiere entre fragmentos de selva y bosque continuo, y/o entre estaciones de borde e interior.
- Analizar si la germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas difiere entre semillas embebidas en excretas de *Alouatta pigra*, semillas embebidas en excretas de *Ateles geoffroyi*, y semillas control (de frutos con pulpa).

HIPÓTESIS

El establecimiento temprano será más limitado en especies tolerantes a la sombra que en especies demandantes de luz, por lo que se espera que la germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas difieran entre especies pertenecientes a distintos grupos funcionales, siendo particularmente mayor en *I. vera* (especie demandante de luz) que en *P. latifolia* (especie tolerante a la sombra).

El establecimiento de especies tolerantes a la sombra estará particularmente limitado en fragmentos y cerca de bordes, por lo que se espera que la germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas difieran entre tipos de bosque y entre sitios de borde e interior. La especie demandante de luz (*I. vera vera*) germinará, crecerá y sobrevivirá mejor en sitios de borde que en interior, y particularmente más en fragmentos que en bosque continuo. En contraste, la especie tolerante a la sombra (*P. latifolia*) seguirá el patrón opuesto.

Debido al efecto de fertilización de las semillas por medio de la materia fecal, así como a los efectos de desinhibición e hidratación de las semillas, la germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas será mayor en semillas embebidas en excretas de primates (mayor en excretas de mono aullador que en excretas de mono araña), que en semillas procedentes de frutos maduros (con pulpa).

ÁREA DE ESTUDIO

Ubicación geográfica

El estudio se llevó a cabo en la selva Lacandona, Chiapas, México, cerca de la frontera con Guatemala, en dos áreas adyacentes separadas por el río Lacantún (16°05'58"N, 90°52'36"W; elevación 10-50 m snm): la región de Marqués de Comillas (RMC, lado este del río), y la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA, lado oeste del río). La selva Lacandona abarca partes de México, Guatemala y Belice, y comprende el mayor remanente de bosque tropical en Mesoamérica y una de las más importantes en el Neotrópico (Dirzo 1994). El trabajo se realizó en tres sitios dentro del bosque continuo (BC) de la REBIMA, (un bosque continuo grande de aprox. 300,000 ha; Gómez-Pompa y Dirzo 1995), y en tres fragmentos (FF) ocupados por monos arañas y monos aulladores (< 100 ha) localizados en RMC (Figura 1). Estos sitios fueron previamente seleccionados para investigar la ecología del comportamiento de los monos, y su papel como dispersores primarios de muchos árboles tropicales (González-Di Pierro *et al.* 2010; Chaves *et al.* 2010a, 2010b).

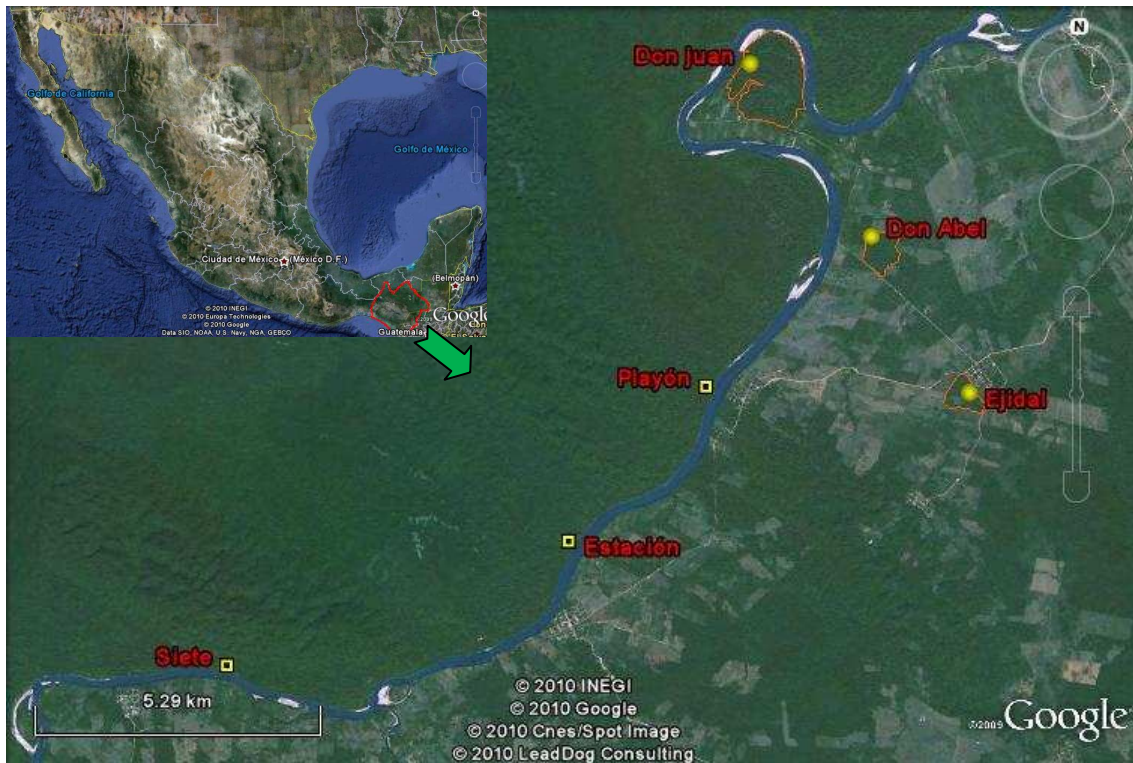


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la selva Lacandona, Chiapas, México. Los sitios Siete, Estación y Playón se localizan dentro del bosque continuo, mientras que los sitios Don Juan, Don Abel y Ejidal se localizan dentro de fragmentos de selva.

Fisiografía y suelo

La fisiografía del área de estudio corresponde a las tierras altas de Chiapas y Guatemala (Raiz 1959). La región presenta variaciones altitudinales que van de los 200 msnm en el Río Lacantún y una altitud máxima de 1,500 msnm en la región norte de la Reserva, en la meseta del Ocotal (Chavelas 1988). Los suelos son delgados, identificados como rendzinas. Estos suelos presentan una alta susceptibilidad a la erosión y al lavado de nutrientes, sobre todo en sitios con mayor pendiente. En esta región predominan las formaciones de roca caliza.

Clima

El clima dentro del área de estudio es cálido y lluvioso, con una precipitación media anual de 2,874 mm y una temperatura media 25 °C, donde la mayor precipitación (88%) se presenta entre los meses de junio y noviembre (Medellín y Equihua 1998).

Biodiversidad

La vegetación que cubre la mayor parte de la región por debajo de los 600 msnm es selva alta y mediana perennifolia con árboles que alcanzan alturas de 45 m (Holdridge *et al.* 1971; Mariaca-Méndez 2002). Esta región se caracteriza por su alta diversidad de especies, ya que mantiene 25% de la biodiversidad total de México (Medellín 1994). Se estima que existen aproximadamente 4,314 especies de plantas vasculares, lo que representa el 19% de la diversidad de plantas de México (Martínez *et al.* 1994). Además, se han registrado 340 especies de aves migratorias y residentes (30% de las especies mexicanas; González-García 1993) y 800 especies de mariposas diurnas (36% del total para el país; De la Maza y De la Maza 1991). Los mamíferos de la región incluyen 117 especies, lo que constituye 27% de las especies terrestres de México (López 1998, Medellín 1994). Además, esta región aún mantiene poblaciones viables de especies de mamíferos extintas en otros paisajes de Mesoamérica (p.ej. jaguar, tapir, mono araña y mono aullador; Vera-Rivera 1990).

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de semillas

Se seleccionaron dos especies de árboles tropicales, una especie tolerante a la sombra (*P. latifolia*) y otra demandante de luz (*I. vera*), que fuesen relativamente abundantes en la zona de estudio e importantes en la dieta de primates en la Selva Lacandona. Para ello se utilizó información sobre dispersión de semillas de monos araña (Chaves *et al.* 2010a) y monos aulladores (González-Di Pierro *et al.* 2010) recopilada en etapas previas al experimento. También se seleccionaron estas especies por estar disponibles durante el periodo de estudio.

Todo el experimento está basado en semillas colectadas al azar de frutos maduros, ya que las excretas de estos primates contienen muy pocas semillas de tamaño grande (A. M. González-Di Pierro, O. Chaves, K. Stoner y J. Benítez-Malvido, datos no publicados), y para este estudio se requería un gran número de semillas (1,080 semillas por especie; ver abajo). Para colectar suficientes frutos, se eligieron de forma aleatoria al menos 10 árboles maternos de cada especie dentro de cada sitio de BC y FS. Para obtener las semillas de cada especie que fueron empleadas en cada uno de los tratamientos (ver abajo), la pulpa de estos frutos fueron removidos manualmente. También se usaron semillas de frutos maduros (con pulpa) como control.

Especies de estudio

Inga vera (especie demandante de luz)

Árbol perennifolio o caducifolio, pertenece a la familia Fabaceae, de 5 a 20 m de altura. Su tronco es recto, con ramas largas. La copa es aplanada, amplia y muy extendida con follaje ralo. Presenta flores de color blanco, con estambres alargados de 5 a 7.5 cm de largo y de 7.5 a 9 cm de ancho. Se pueden encontrar racimos florales (espigas) con entre una y cuatro flores en la base de las hojas. Sus frutos son vainas pardas pubescentes y carnosas, más o menos cilíndricas, de 10 a 15 cm de largo, de 1 a 2 cm de ancho y con un estrechamiento en la punta. Las vainas contienen de una a 10 semillas. El tamaño de las semillas es de 1.6 cm de largo. Las semillas son de tipo recalcitrante, de forma alargada, ligeramente aplanadas, de color verde oscuro y están cubiertas por una pulpa dulce de color blanco. Es una especie demandante de luz que aparece tanto en vegetación primaria como secundaria. Crece tanto en climas tropicales como subtropicales. Se desarrolla principalmente sobre las vegas de los ríos y las cañadas abrigadas. Florece y fructifica durante todo el año, siendo más abundante en otoño. Los principales usos de la madera son: combustible, construcción de viviendas, elaboración de postes, muebles, y artesanía. La corteza, hojas y frutos tienen usos medicinales y las flores se utilizan en la apicultura (Beach 1983).

Posoqueria latifolia (especie tolerante a la sombra)

Árbol perteneciente a la familia Rubiaceae, de 5 a 10 m de altura. Su tronco es ramificado a baja altura, con una copa pequeña. Las hojas son simples y

opuestas, de 5 a 25 cm de largo y de 4 a 15 cm de ancho, elípticas a ovadas, con ápice obtuso o ligeramente acuminado. Presenta flores tubulares largas y de color blanco. Sus frutos son globosos y carnosos, de 4 a 5 cm de diámetro, con una estructura en forma de anillo en la punta, verdes, tornándose amarillos al madurar. Un solo fruto contiene varias semillas, con un tamaño promedio de 1 cm de largo. Las semillas son de tipo recalcitrante, de forma globosa (irregular), de color amarillo claro y están envueltas en una pulpa dulce delgada de color amarillo. Las semillas son dispersadas por animales, principalmente monos que se alimentan de los frutos maduros. Es una especie tolerante a la sombra, típica de bosques primarios. Crece a bajas y elevaciones, en climas húmedos o muy húmedos. Florece y fructifica durante todo el año, principalmente de mayo a julio. Los principales usos de la madera son: fabricación de mangos de herramientas y postes de cercas. La pulpa de los frutos maduros es comestible (Beach 1983).

Recolección de excretas de primates

La colecta de excretas se realizó inmediatamente después de un evento de defecación. Las semillas presentes en las excretas fueron removidas manualmente, y la materia fecal fue conservada en refrigerador hasta contar con la cantidad suficiente de excretas de cada especie de primate para llevar a cabo los experimentos (ver abajo). Para evitar sesgos producidos por las características de las excretas de diferentes grupos e individuos de monos, toda la materia fecal colectada fue mezclada antes de realizar los tratamientos que se describen abajo.

Tratamientos

Las semillas fueron medidas y pesadas, y se sometieron posteriormente a tres tratamientos diferentes (cinco semillas en cada tratamiento): 1) semillas sin pulpa mezcladas con excretas de mono araña; 2) semillas sin pulpa mezcladas con excretas de mono aullador; y 3) semillas procedentes de frutos maduros (con pulpa). Para controlar el efecto de los depredadores de semillas, cada uno de estos tratamientos fueron colocados con y sin exclusión, dando un total de seis tratamientos. Las exclusiones fueron realizadas con maya de criba (apertura de maya de 5 x 5 mm) formando un cilindro de 40 cm de alto y 40 cm de diámetro (Figura 2). Éstas fueron fijadas al suelo con ayuda de alambres galvanizados (Figura 2).

Las semillas mezcladas con excretas de primates se colocaron en bolsas separadas (una para excretas de mono araña y otra para excretas de mono aullador). Con el fin de simular el efecto del paso por el tracto digestivo de estos primates, las semillas mezcladas con excretas de mono aullador permanecieron en la bolsa por un periodo de aproximadamente 21 horas (tiempo de retención de las semillas en el tracto digestivo de estos primates; Estrada y Coates-Estrada 1984; Milton 1984; Righini *et al.* 2004). Las semillas mezcladas con excretas de mono araña sólo se mantuvieron en la bolsa 5 horas (Milton 1981). El efecto de escarificación de las semillas no pudo ser probado en este estudio porque las semillas no pasaron realmente por el tracto digestivo de los primates. Sin embargo, esta simulación prueba, en cierta medida, el efecto de fertilización de las semillas por medio de la materia fecal de ambos primates, así como los efectos de desinhibición e hidratación de las semillas.

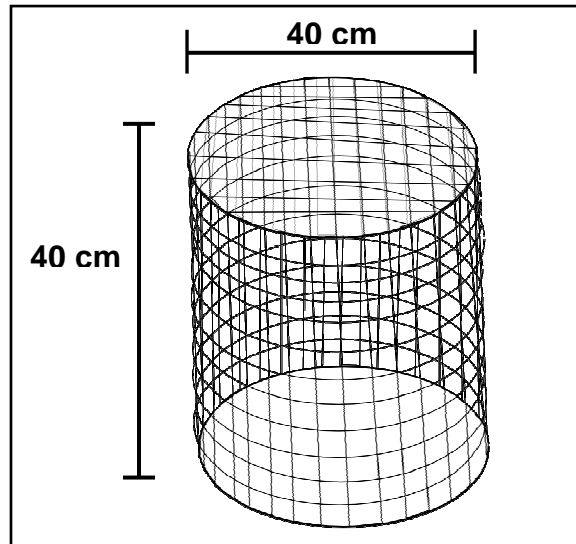


Figura 2. Exclusiones para herbívoros.

Los tratamientos fueron ubicados en transectos paralelos a la línea de borde del BC o FS, de forma aleatoria, y con una separación de 1 m entre sí, (Figura 3). A cada transecto se le denominó “estación de estudio”. Se colocaron 3 estaciones en borde (a 10 m, 30 m y 50 m del borde). Además, se colocaron 3 estaciones paralelas entre sí en el interior (> 100 m del borde), denominadas “estaciones de interior” (Figura 4). En total, se colocaron 1,080 semillas por especie (i.e. 5 semillas x 6 tratamientos x 6 estaciones x 6 sitios).

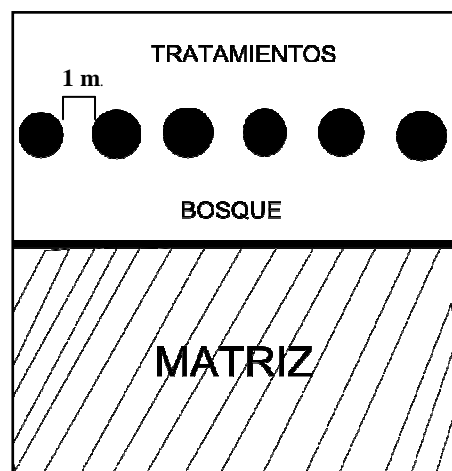


Figura 3. Ubicación de tratamientos en transectos paralelos al borde.

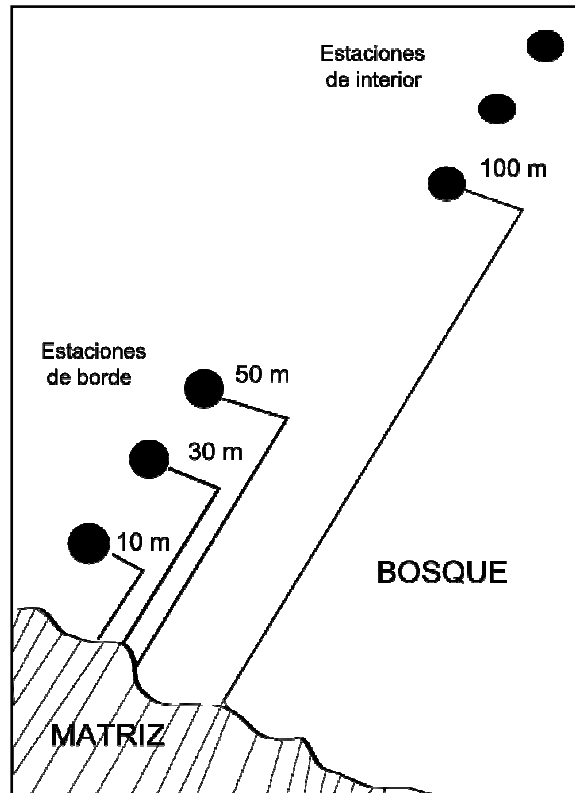


Figura 4. Ubicación de las estaciones de estudio de borde e interior.

VARIABLES A MEDIR EN LAS ESTACIONES DE ESTUDIO

Para ambas especies de plantas, en cada una de las estaciones de estudio se midieron las siguientes variables durante los meses de septiembre, octubre y noviembre (temporada de lluvias) del año 2008: 1) número de semillas germinadas (se consideraron germinadas una vez emergida la radícula); 2) altura de cada plántula (medida con una regla); y 3) número de plántulas muertas y/o removidas.

Estas medidas fueron registradas en cada uno de los sitios cada dos días durante las dos primeras semanas del experimento; dos veces por semana durante la tercera y cuarta semana; y finalmente, una vez por semana durante la quinta y sexta semana. Para poder monitorear el crecimiento y supervivencia de

cada plántula, éstas fueron marcadas con etiquetas de aluminio numeradas. De esta forma, se pudo continuar con el monitoreo de cada una de las plántulas durante el año 2009. En particular, durante los meses de marzo, abril y mayo (temporada seca) de 2009 se midieron: 1) el número de plántulas que lograron sobrevivir; y 2) la altura de estas plántulas. Estas medidas fueron registradas una vez al mes durante tres meses.

Análisis de datos

Se analizaron estadísticamente las siguientes variables de respuesta: número total de semillas germinadas, número de plántulas que sobrevivieron al final del experimento, y altura de las plántulas en cada uno de los muestreos. Los factores analizados fueron la especie, el tratamiento, el tipo de bosque y las estaciones (borde e interior). Para evaluar el efecto de estos factores sobre la germinación de semillas y supervivencia de plántulas se realizaron análisis de devianza usando modelos lineales generalizados (GLM). Como es sugerido para variables de respuesta de tipo conteo, se fijó un error tipo Poisson, y una función liga tipo Log (Crawley 2002). Para evitar sesgos en germinación debidos al efecto de la depredación de semillas (i.e. las semillas depredadas no pueden germinar), el análisis de germinación sólo se realizó con base a los tratamientos con exclusión, ya que en estos tratamientos la depredación fue mínima (Guzmán-Romero 2010).

Para identificar el impacto de los factores descritos arriba sobre el crecimiento de las plántulas se realizó un análisis de varianza de medidas repetidas. El factor “plántula” fue anidado dentro del “tipo de bosque” como un

factor aleatorio dentro del modelo. En todos los modelos se consideraron además las interacciones dobles y triples entre factores. Todos los análisis se llevaron a cabo con el programa JMP versión 7.0.

RESULTADOS

Germinación de semillas

En general, el 75% de las semillas germinaron. La germinación difirió significativamente entre especies de plantas (ESPECIES: $\chi^2 = 71.3$, g.l. = 1, $p < 0.0001$; Figura 5), siendo mayor en *I. vera* (media \pm desviación estándar, $95.7 \pm 7.1\%$) que en *P. latifolia* ($54.1 \pm 19.9\%$). La germinación fue similar en bosque continuo ($78.2 \pm 6.0\%$) y fragmentos ($71.7 \pm 13.6\%$), tanto en general (TIPO DE BOSQUE: $\chi^2 = 1.9$, g.l. = 1, $p = 0.173$) como al analizar cada especie por separado (ESPECIE*TIPO DE BOSQUE: $\chi^2 = 0.99$, g.l. = 1, $p = 0.32$; Figura 5).

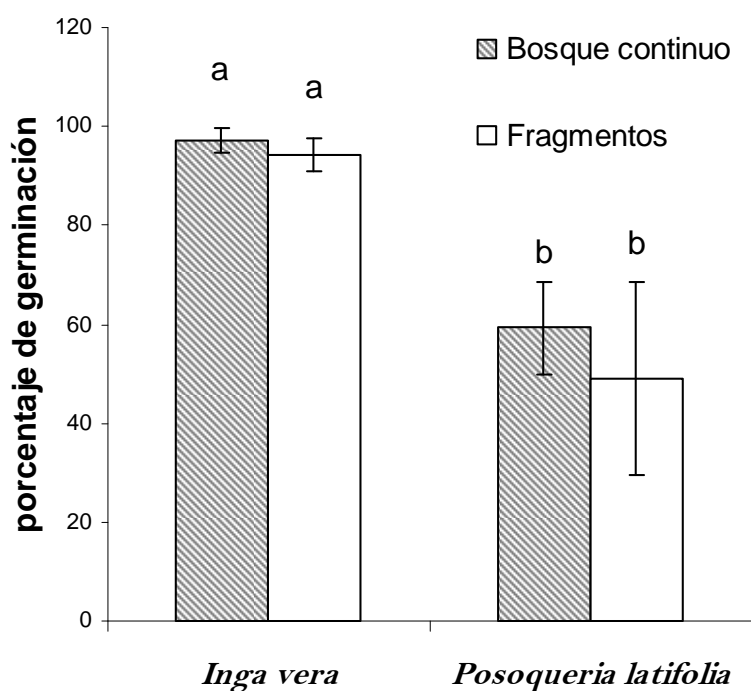


Figura 5. Germinación de semillas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

La germinación difirió significativamente entre tratamientos (TRATAMIENTO; $\chi^2 = 6.6$, g.l. = 2, $p = 0.038$), siendo mayor en semillas procedentes de frutos maduros ($82.8 \pm 15.2\%$), que en semillas embebidas en excretas de mono araña ($68.9 \pm 10.4\%$) o saraguato ($73.1 \pm 7.3\%$) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). El efecto de los tratamientos sobre la germinación difirió significativamente entre especies (ESPECIES* TRATAMIENTO; $\chi^2 = 6.5$, g.l. = 2, $p = 0.038$). Únicamente en *P. latifolia* se encontraron diferencias en germinación entre tratamientos (Figura 6), siendo mayor la germinación de semillas procedentes de frutos maduros que las embebidas en excretas de monos (araña o saraguato) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$)

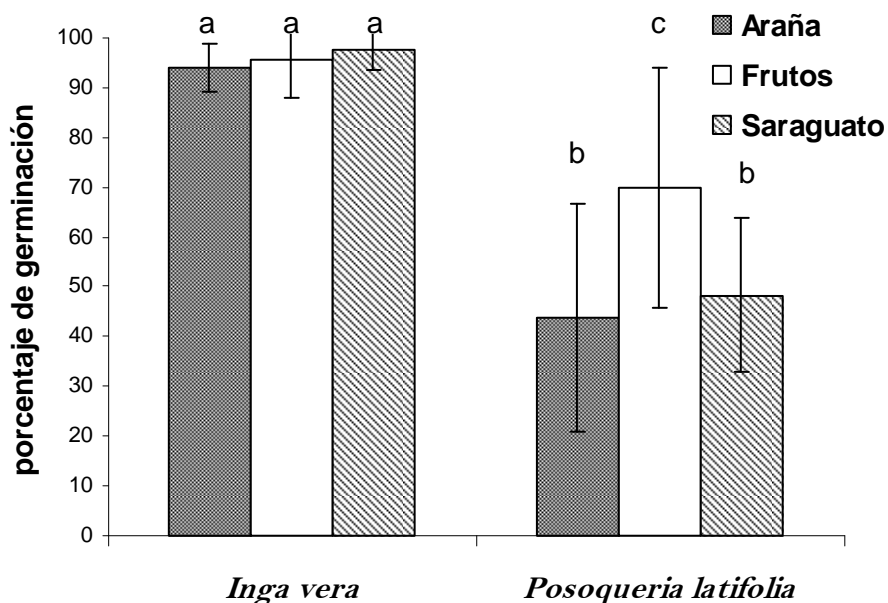


Figura 6. Germinación total de semillas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* bajo diferentes tratamientos: semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

La proporción de semillas germinadas tendió a ser mayor en estaciones borde que en interior (ESTACION; $\chi^2 = 3.3$, g.l. = 2, $p = 0.07$; Figura 7). El efecto

de la estación sobre la germinación tendió a diferir entre especies (ESPECIES*ESTACIÓN; $\chi^2 = 2.8$, g.l. = 1, $p = 0.095$), siendo la germinación de semillas de *P. latifolia* mayor en estaciones de borde ($64.1 \pm 20.6\%$) que en interior ($43.7 \pm 20.6\%$) (prueba de contraste, $p < 0.05$; Figura 7).

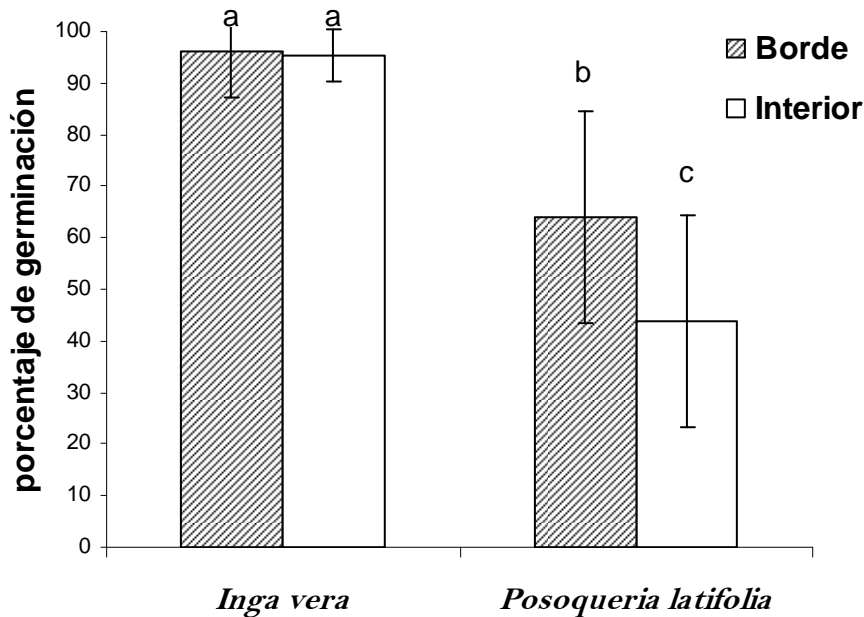


Figura 7. Germinación de semillas (media y desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* en estaciones de borde (< 50 m del borde) e interior (> 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto de la estación y el tipo de bosque sobre la germinación de semillas tendió a diferir entre especies (TIPO DE BOSQUE*ESTACION* ESPECIES; $\chi^2 = 3.2$, g.l. = 1, $p = 0.075$). En particular, la germinación de semillas fue similar en borde e interior en ambos bosques y para ambas especies (pruebas de contrastes, $p > 0.05$), excepto para *P. latifolia* en fragmentos, donde se observó una mayor germinación en borde que en interior (prueba de contraste, $p < 0.05$; Figura 8).

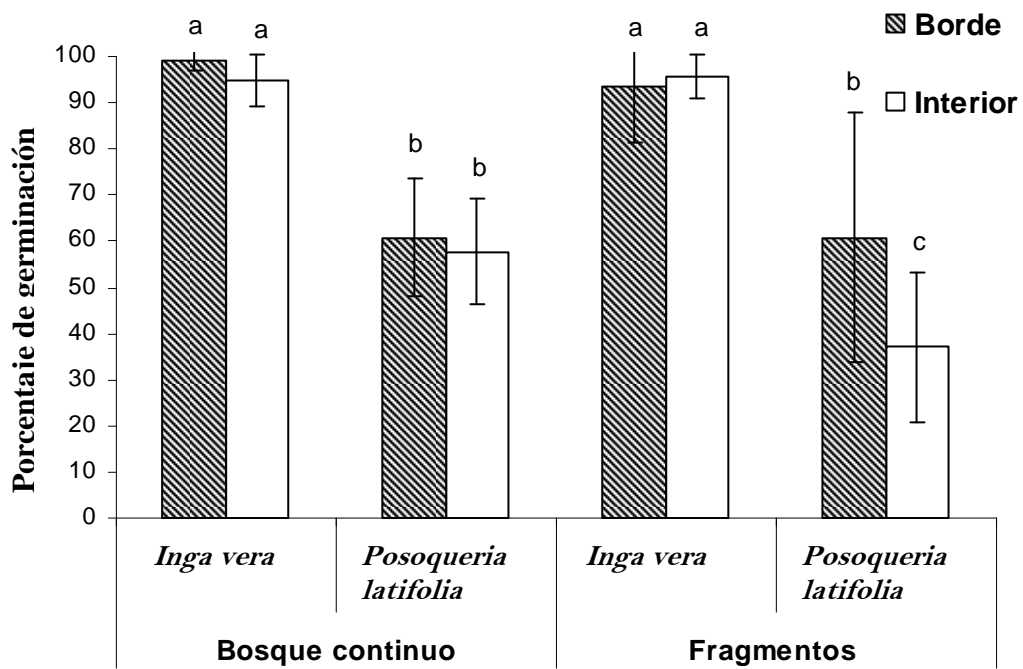


Figura 8. Germinación de semillas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* en sitios de borde (< 50 m del borde) y sitios de interior (> 100 m del borde) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

Crecimiento de plántulas

El crecimiento total de las plántulas al final del experimento (9 meses) varió entre 6 y 14 cm, siendo también mayor en *I. vera* ($10.1 \pm 2.74\%$) que en *P. latifolia* ($1.7 \pm 2.34\%$). Figura 9.

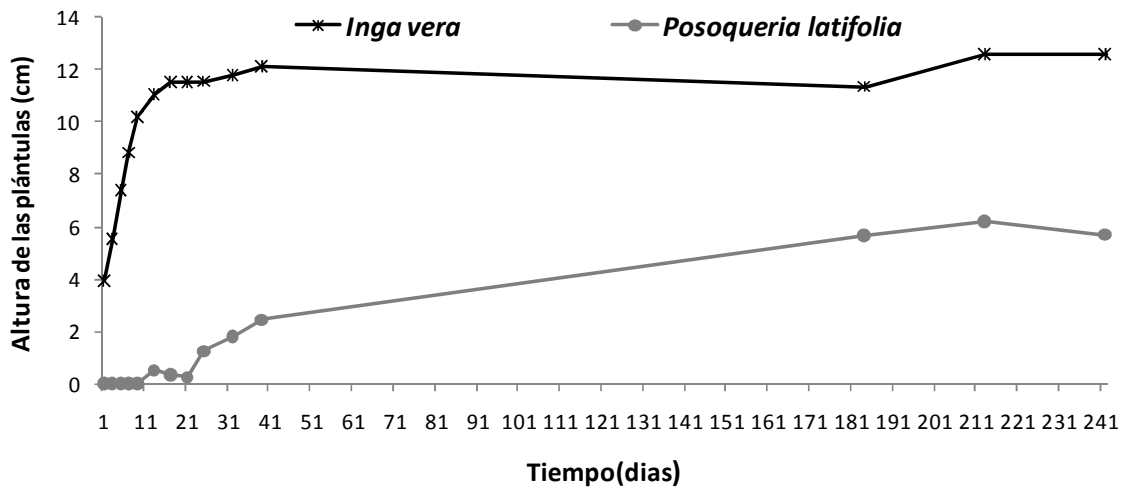


Figura 9. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *I. vera* y *P. latifolia* especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Inga vera

En general, la tasa (i.e. velocidad) de crecimiento no difirió entre tipos de bosque (BOSQUE; $\chi^2 = 0.03$, g.l. = 1, $p = 0.84$; Figura 10). Sin embargo, esta tendió a ser en FF durante los últimos días (días 183 al 239; Figura 10).

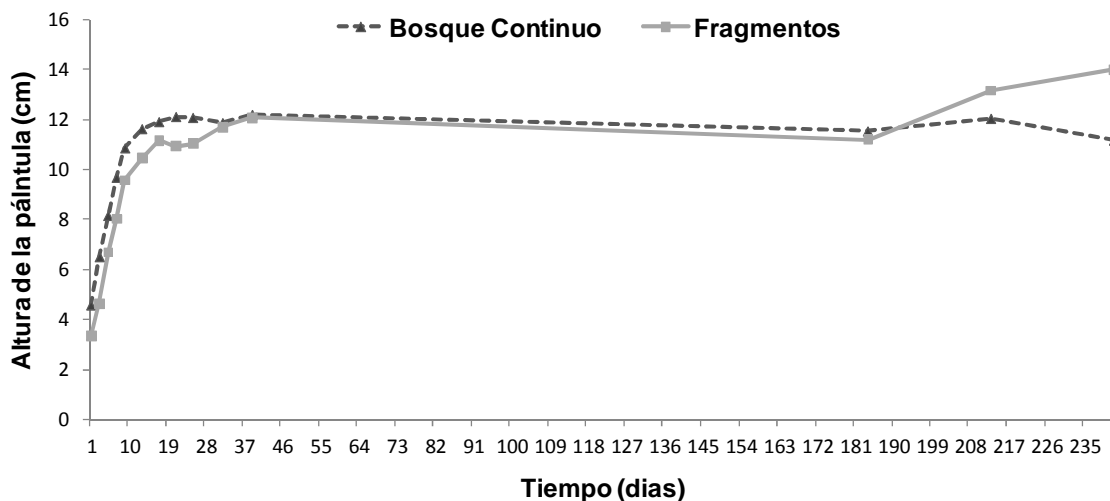


Figura 10. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *I. vera* entre dos tipos de bosque de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

De igual forma, la tasa de crecimiento fue similar entre estaciones (borde e interior) (ESTACIÓN; $\chi^2 = 0.089$, g.l. = 1, $p < 0.77$), aunque tendió a ser mayor en borde durante días 22 al 36 (Figura 11).

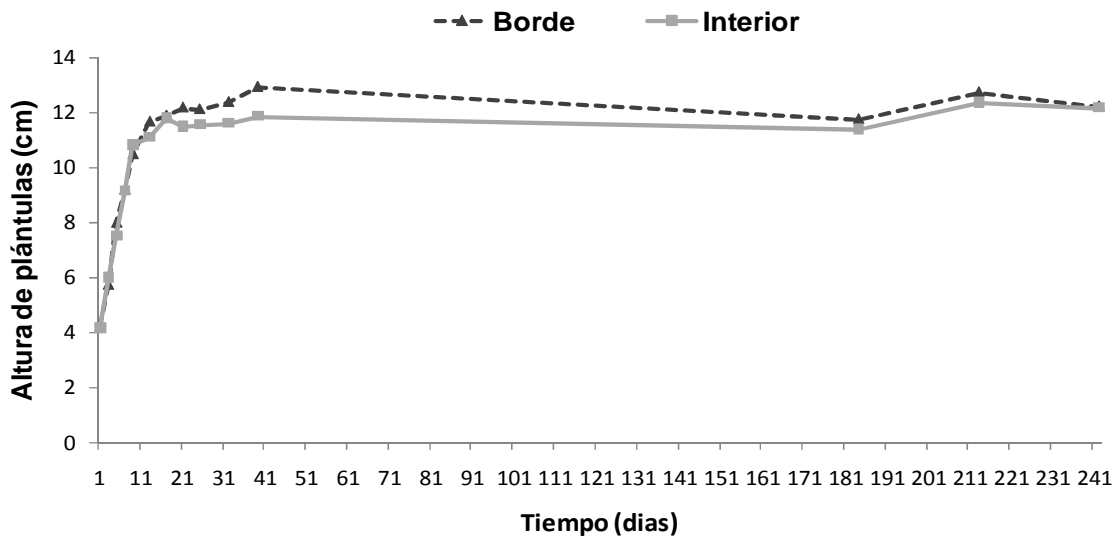


Figura 11. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *I. vera* entre estaciones de borde y estaciones de interior de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

En general, la tasa crecimiento no mostro diferencias significativas entre tratamientos (TRATAMIENTO; $\chi^2 = 2.099$, g.l. = 5, $p = 0.07$), pero tendió a ser mayor dentro de los tratamientos con exclusión que sin exclusión durante la mayor parte del muestreo (Figura 12).

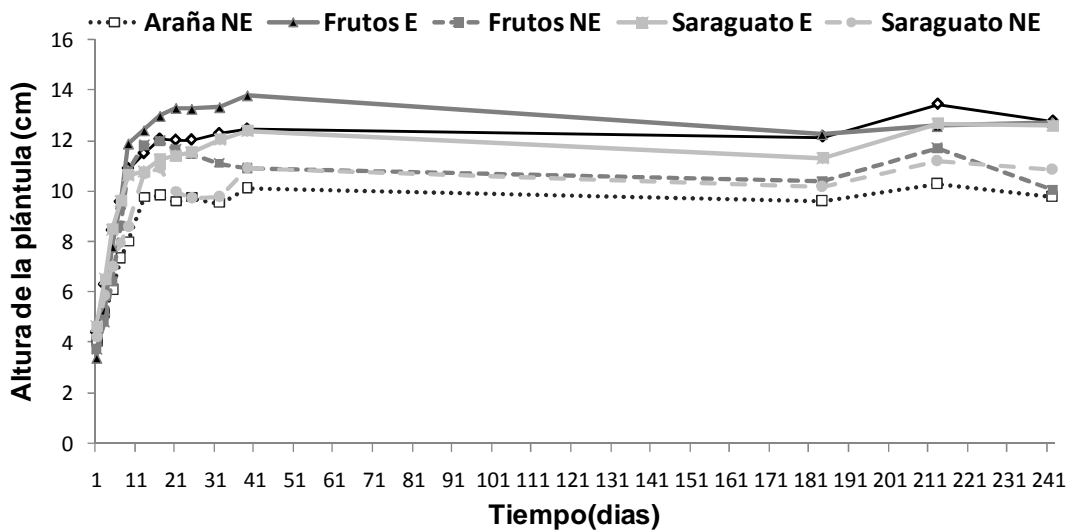


Figura 12. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *I. vera* bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) de semillas de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

P. latifolia

La tasa de crecimiento no presentó diferencias significativas entre ambos tipos de bosque (BOSQUE; $\chi^2 = 0.73$, g.l. = 1, $p = 0.41$; Figura 13).

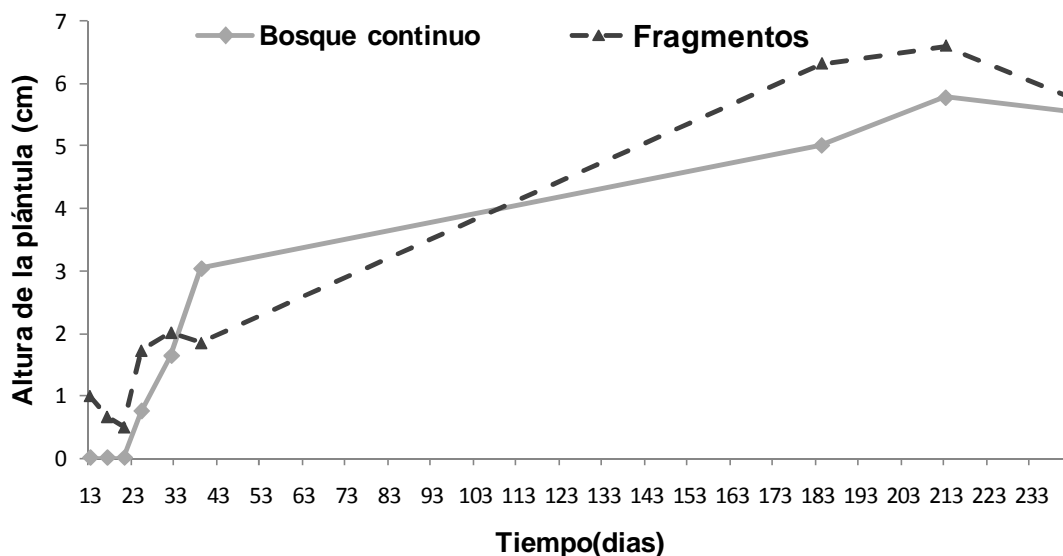


Figura 13. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *P. latifolia* entre dos tipos de bosque de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

De igual manera, entre las estaciones (borde e interior) la tasa de crecimiento no presento diferencias significativas (ESTACIÓN; $\chi^2 = 0.0628$, g.l. = 1, $p < 0.8062$; Figura 14).

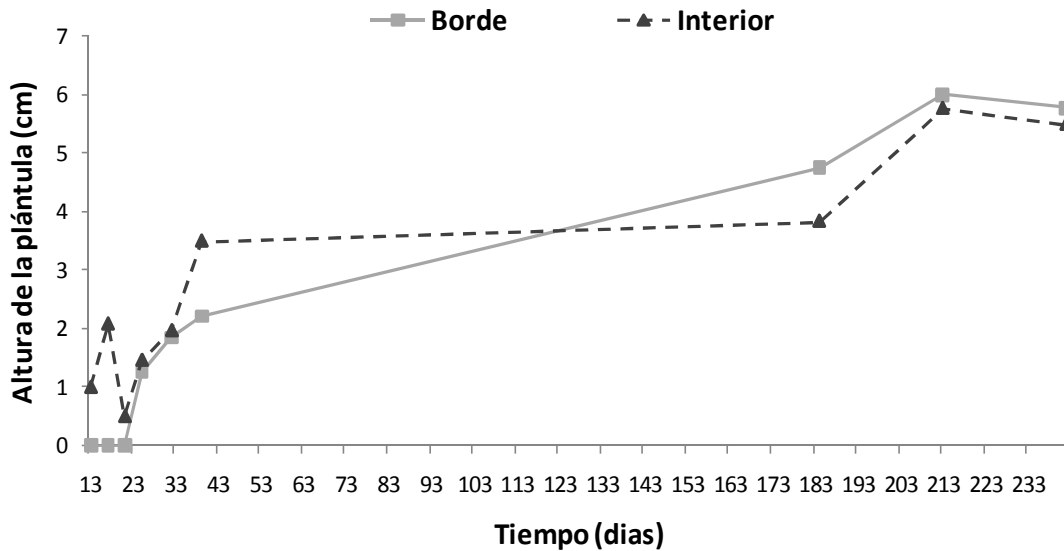


Figura 14. Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *P. latifolia* entre estaciones de borde y estaciones de interior de especies de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

En general, la tasa de crecimiento no mostro diferencias significativas entre tratamientos (TRATAMIENTO; $\chi^2 = 0.4845$, g.l. = 5, $p = 0.7855$). Sin embargo, el tratamiento de frutos con exclusión tendió a ser mayor, en particular en los últimos días del muestreo (días 183 al 237; Figura 15).

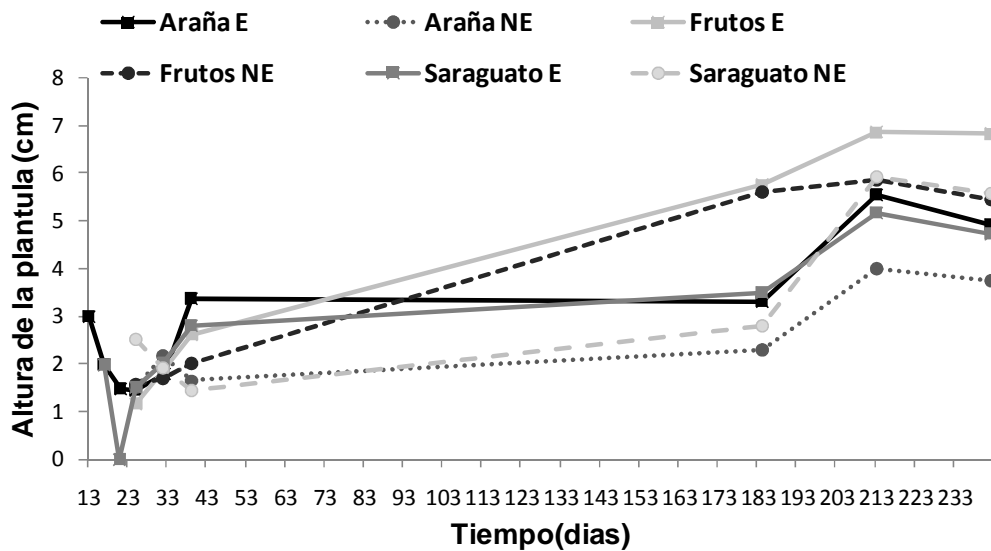


Figura 15 Tasa (i.e. velocidad) de crecimiento de plántulas de *P. latifolia* bajo diferentes tratamientos (E = exclusión; NE = no exclusión) de semillas de árboles dispersadas principalmente por primates en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

Supervivencia de plántulas

En general, la supervivencia de plántulas al final del estudio (aprox. 9 meses) fue mayor el *I. vera* (68%) que *P. latifolia* (52%). La supervivencia de plántulas difirió entre las dos especies (ESPECIES; $\chi^2 = 20.1$, g.l. = 1, $p < .0001$), siendo mayor para *I. vera* ($62.9 \pm 14.9\%$) que para *P. latifolia* ($44.6 \pm 33.5\%$). La supervivencia de plántulas fue significativamente distinta entre tipos de bosque (TIPO DE BOSQUE: $\chi^2 = 11.0$, g.l. = 1, $p = 0.0009$), siendo mayor la supervivencia en bosque continuo ($66.6 \pm 7.7\%$) que en fragmentos ($43.3 \pm 18.0\%$). El efecto del tipo de bosque sobre la supervivencia de plántulas difirió entre especies (ESPECIES*TIPO DE BOSQUE; $\chi^2 = 14.5$, g.l. = 1, $p = 0.0001$; Figura 16). En particular, la supervivencia de plántulas de *I. vera* no difirió entre tipos de bosque, mientras que la supervivencia de plántulas de *P. latifolia* fue

significativamente mayor en bosque continuo ($69.8 \pm 23.0\%$) que en fragmentos ($19.4 \pm 19.5\%$) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 16).

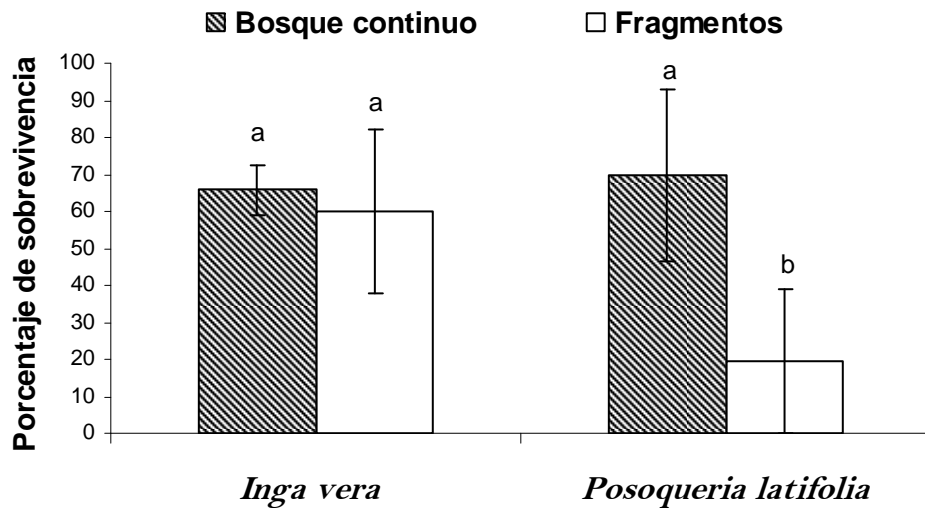


Figura 16. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tipos de bosque (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

La supervivencia de plántulas difirió significativamente entre tratamientos (TRATAMIENTO; $\chi^2 = 90.2$, g.l. = 5, $p < 0.0001$), siendo mayor para los tratamientos con exclusión (E) de frutos maduros ($75.8 \pm 19.9\%$), semillas embebidas en excretas de saraguato ($69.0 \pm 22.3\%$) y semillas embebidas en excretas de mono araña ($59.7 \pm 21.9\%$) en comparación con los tratamientos sin exclusión (NE) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). El efecto de los tratamientos en la supervivencia de plántulas difirió significativamente entre especies (ESPECIES*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 22.6$, g.l. = 5, $p = 0.0004$). En particular la supervivencia de plántulas tendió a ser mayor para *I. vera* en los tratamientos con exclusión (E) en comparación con las plántulas de *P. latifolia* (Figura 17).

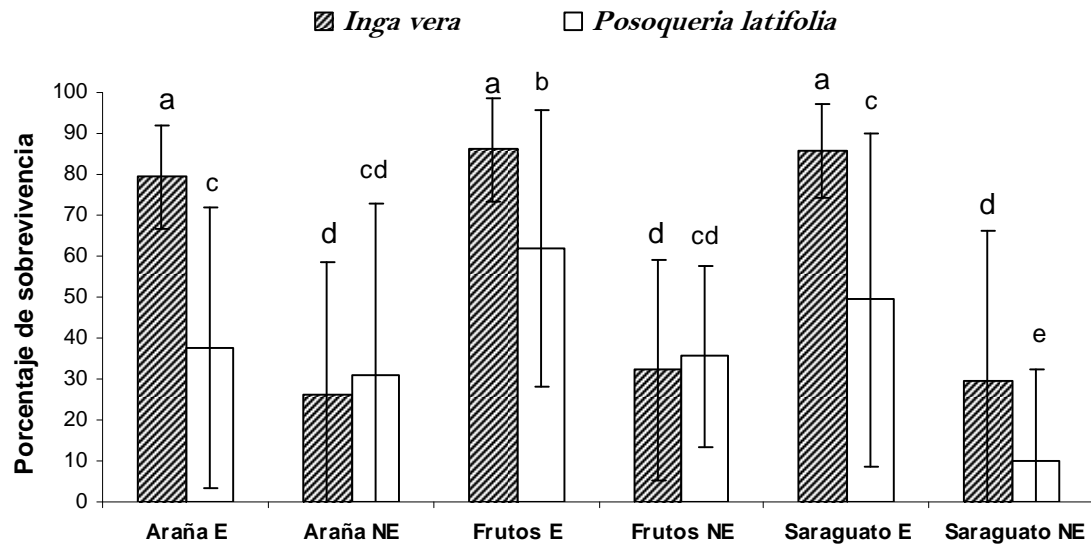


Figura 17. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, (exclusión = E y no exclusión = NE) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto de los tratamientos sobre la supervivencia de plántulas fue significativamente distinta entre los dos tipos de bosque (TIPO DE BOSQUE*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 41.6$, g.l. = 5, $p < 0.0001$; Figura 18). La supervivencia de plántulas en los tratamientos con exclusión (E) tendió a ser mayor dentro del bosque continuo, mientras que en los tratamientos sin exclusión (NE) la supervivencia tendió a ser mayor dentro de los fragmentos, excepto en los tratamiento con excretas de mono araña sin encierro (NE) donde la mayor supervivencia de plántulas se encontró dentro del bosque continuo ($27.3 \pm 2.3\%$) en comparación con los fragmentos ($25.3 \pm 43.8\%$) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 18).

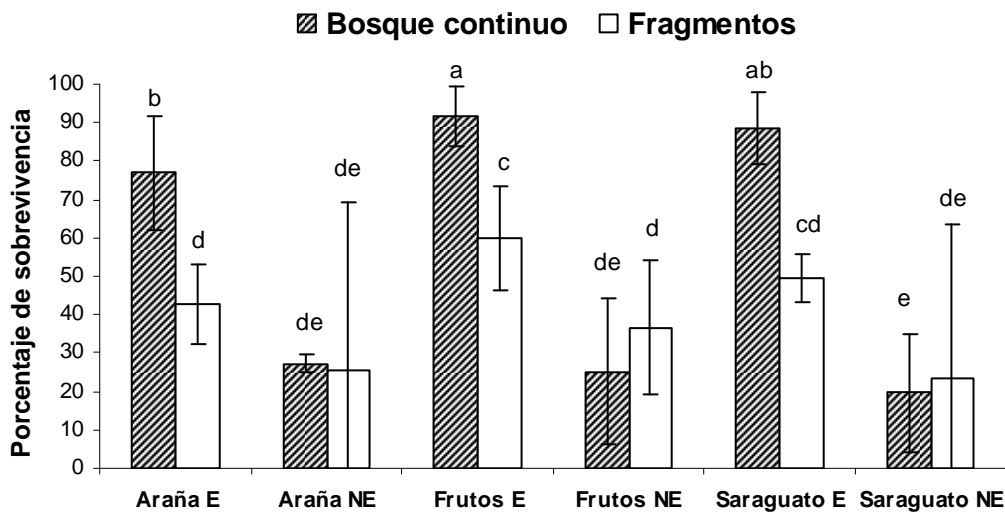


Figura 18. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, (exclusión = E y no exclusión = NE) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto de los tratamientos en la supervivencia también difirió entre estaciones (ESTACION*TRATAMIENTO; $\chi^2 = 14.1$, g.l. = 5, $p = 0.014$). En general, la mayor supervivencia de plántulas tanto en borde como en interior fue dentro de los tratamientos con exclusión (E) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 19). En particular, la mayor supervivencia fue mayor dentro de la estación borde en los tratamientos de excretas de mono araña con exclusión (E) y frutos maduros sin exclusión (NE). Sin embargo, la mayor supervivencia en la estación interior fue en los tratamientos de excretas de mono araña sin exclusión (NE), excretas de saraguato con exclusión (E) y frutos maduros con exclusión (E) (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 19).

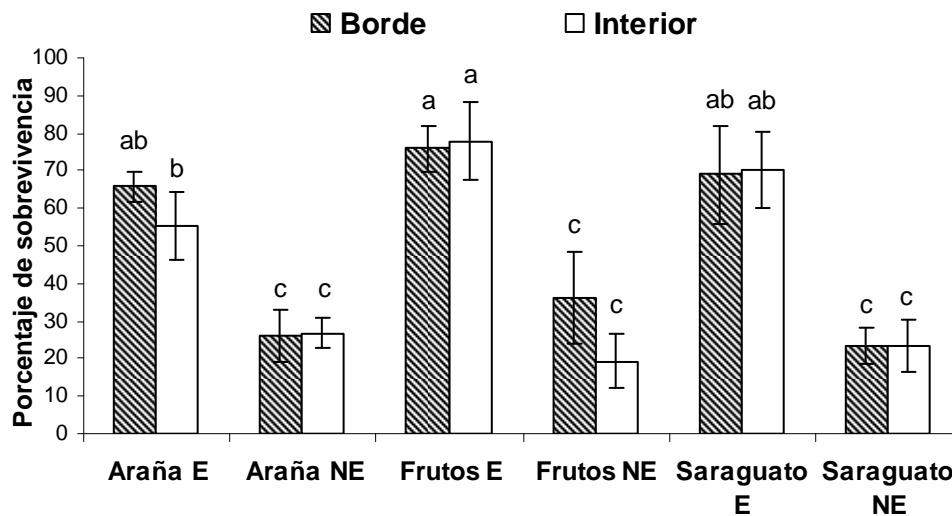


Figura 19. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, (exclusión = E y no exclusión = NE) en sitios de borde (< 50 m del borde) y sitios de interior (> 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$).

El efecto del tipo de bosque sobre los tratamientos en la supervivencia de plántulas difirió significativamente entre especies (ESPECIE*TRATAMIENTO*BOSQUE; $\chi^2 = 17.9$, g.l. = 5, $p = 0.003$). En general, la supervivencia de plántulas tendió a ser mayor para *I. vera* en comparación con *P. latifolia* en los tratamientos con exclusión (E) tanto del bosque continuo como en los fragmentos, mientras que en los tratamientos sin exclusión (NE) la supervivencia tendió a ser mayor en las plántulas de *P. latifolia* en particular dentro del bosque continuo, excepto en el tratamiento con excretas de saraguato donde no hubo supervivencia (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 20).

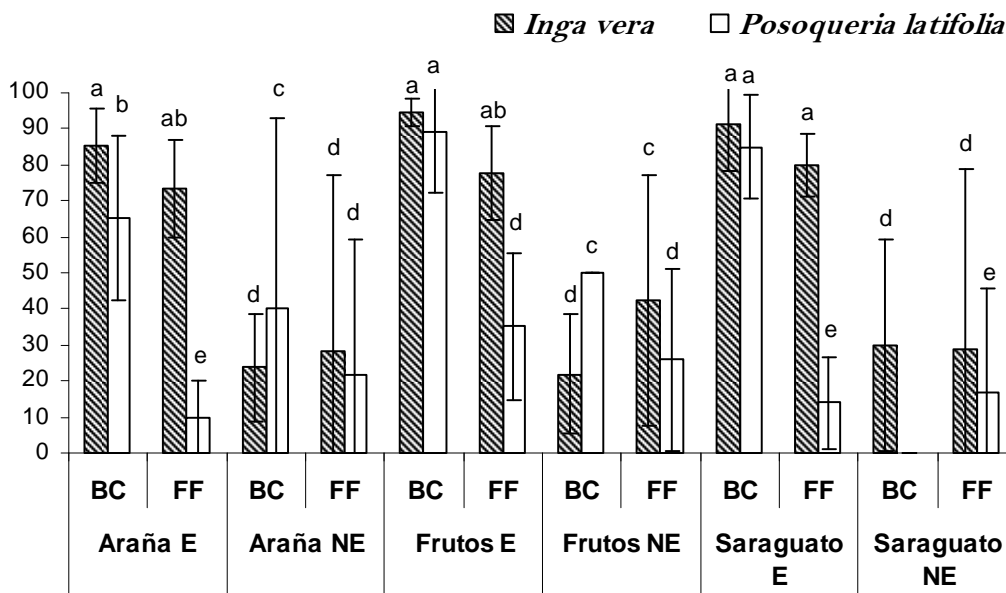


Figura 20. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, (exclusión = E y no exclusión = NE) en bosque continuo y fragmentos de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). BC= Bosque continuo FF= Fragmentos.

El efecto de la estación sobre los tratamientos en la supervivencia de plántulas difirió significativamente entre especies (ESTACIÓN*TRATAMIENTO*ESPECIE; $\chi^2 = 30.1$, g.l. = 5, $p < .0001$). En general, la supervivencia de plántulas tendió a ser mayor en *I. vera* que *P. latifolia* en los tratamientos con exclusión (E) tanto en el borde como en el interior (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 21). En los tratamientos sin exclusión (NE) la supervivencia tendió a ser mayor en las plántulas de *I. vera* en la estación borde excepto en el tratamiento de frutos maduros sin exclusión (NE) donde la mayor supervivencia fue en las plántulas de *P. latifolia*, mientras que en la estación interior la mayor supervivencia fue de plántulas de *P. latifolia*, excepto en el tratamiento de frutos maduros sin exclusión donde fue mayor la supervivencia de plántulas de *I. vera* (pruebas de contrastes, $p < 0.05$; Figura 21).

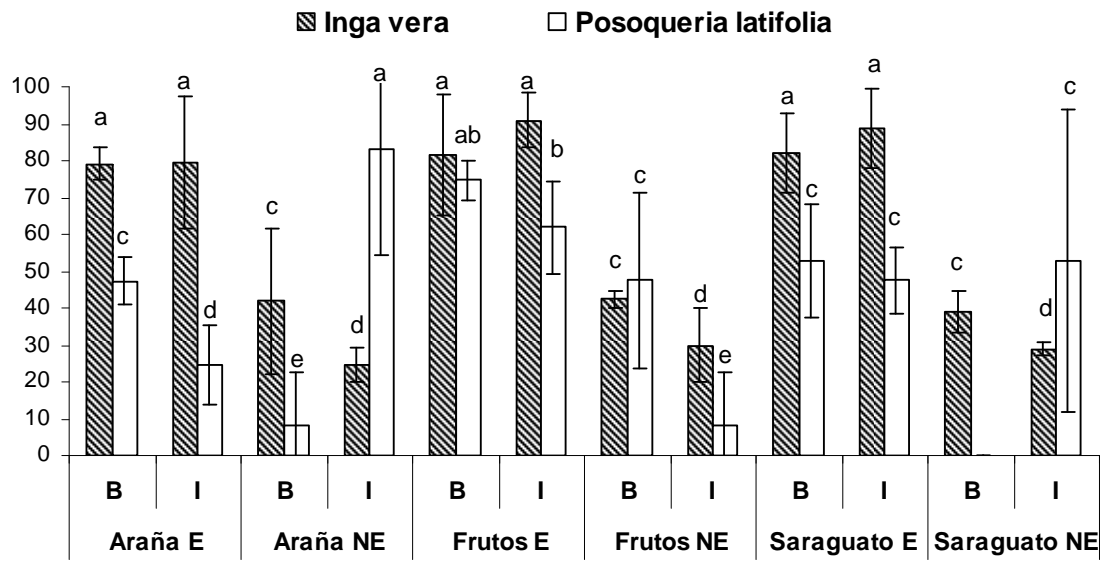


Figura 21. Supervivencia de plántulas (media \pm desviación estándar) de *I. vera* y *P. latifolia* (especies de árboles dispersadas por primates) en los diferentes tratamientos; semillas de frutos maduros, y semillas embebidas en excretas de mono araña o de saraguato, (exclusión = E y no exclusión = NE) en sitios de borde (< 50 m del borde) y sitios de interior (> 100 m del borde) en bosques de la selva Lacandona, Chiapas, México. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (pruebas de contrastes, $p < 0.05$). B= borde I=interior

DISCUSIÓN

La presente tesis demuestra que la germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas de *I. vera* (especie demandante de luz) y *P. latifolia* (especie tolerante a la sombra) están afectadas por una compleja red de factores. En general, la germinación de semillas fue alta (75%), seguramente debido a la abundancia de agua durante la temporada de lluvias, y el hecho de que ambas especies tienen semillas recalcitrantes. Sin embargo, la germinación fue mayor en *I. vera* que en *P. latifolia*. El crecimiento total de las plántulas al final del experimento también fue mayor en *I. vera* que en *P. latifolia*, al igual que su supervivencia (*I. vera*=68%; *P. latifolia*=52%). Estos resultados son consistentes con la hipótesis de trabajo, y apoya un gran número de estudios que indican que las especies demandantes de luz son más resistentes a condiciones ambientales extremas, como las que ocurren en paisajes fragmentados (Benítez-Malvido 1998; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a; Laurance *et al.* 2006). Las especies demandantes de luz germinan y crecen más rápido que las especies tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos 1994), particularmente en ambientes con abundante luz, como el que se presenta en claros de bosques y fragmentos de selva (Kapos 1989; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia 1993; Camargo y Kapos 1995; González-Di Pierro *et al.* 2010). El rápido crecimiento de estas especies se debe principalmente a sus altas tasas de fotosíntesis y respiración, en comparación con las especies tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos 1985). Por tanto, dado que ambas especies son principalmente dispersadas por primates, es posible que dentro de fragmentos de selva el papel de los primates como dispersores de

semillas beneficie particularmente a las especies de plantas demandantes de luz como *I. vera*.

En general, durante las primeras etapas del desarrollo (i.e., germinación de semillas y crecimiento de plántulas) las plantas presentan una menor probabilidad de sobrevivir, sobre todo en condiciones de competencia por luz y nutrientes (Miller *et al.* 1994). De hecho, se ha reportado que la supervivencia de plantas es mayor en las especies que tienen una germinación temprana (Verdu y Traveset 2005). Nuestros resultados son consistentes con esta idea, ya que *I. vera* germinó más rápidamente que *P. latifolia*. La rápida germinación de *I. vera* no es sorprendente, ya que se ha reportado que las semillas de esta especie germinan aproximadamente después de dos semanas de ser depositadas en el suelo (Brewbaker *et al.* 1983). Esto permitió que sus semillas fueran menos depredadas o removidas en los sitios de estudio, en comparación con *P. latifolia* (*I. vera*=4.3% de semillas removidas, *P. latifolia*=35.7%; Guzmán-Romero 2010).

En contraste con lo esperado, la germinación de semillas fue similar en ambos tipos de bosque (continuo y fragmentado), tanto en *I. vera* como en *P. latifolia*. Aunque se ha reportado que la germinación de semillas de especies tolerantes a la sombra puede ser mayor en bosque continuo que en fragmentos (*Heliconia acuminata*; Bruna 1999; *Ampelocera hottlei*, González-Di Pierro *et al.* 2010), durante este estudio se observó que el agua era abundante en ambos tipos de bosque. De hecho, dos de los tres fragmentos de estudio se inundaron al inicio del experimento (época de lluvias). El hecho de que ambas semillas son recalcitrantes, y que el agua era abundante en ambos tipos de bosques, puede explicar que la germinación de semillas fuese alta en ambos tipos de bosque.

El crecimiento de plántulas tampoco difirió entre tipos de bosques pero, al final del experimento, el crecimiento de *I. vera* tendió a ser mayor en fragmentos que en bosque continuo. Esto apoya la idea de que las especies demandantes de luz se establecen mejor en fragmentos de selva que en bosque continuo (Benítez-Malvido 1998; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a), y por tanto, que los primates podrían tener un impacto diferencial sobre el establecimientos de plantas pertenecientes a diferentes grupos funcionales. Sin embargo, es necesario llevar a cabo un monitoreo a más largo plazo para poder probar esta hipótesis.

Aunque la germinación y crecimiento de plántulas no difirió significativamente entre tipos de bosque, la supervivencia de plántulas fue mayor en bosque continuo que en fragmentos. Estas diferencias se debieron principalmente al hecho de que *P. latifolia* sobrevivió mejor en bosque continuo que en fragmentos. El bajo porcentaje de supervivencia de plántulas de *P. latifolia* dentro de los fragmentos es consistente con la hipótesis planteada, y con otros estudios que demuestran que la supervivencia de especies tolerantes a la sombra está limitada dentro de los fragmentos de selva (Turner *et al.* 1996; Da Silva y Tabarelli 2000; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007a). Este resultado podría ser explicado por las condiciones ambientales extremas presentes dentro de los fragmentos (elevada luz y temperatura), así como por el efecto de los herbívoros (Crawley 1997; Clay *et al.* 1993; Ostfeld *et al.* 1997), que pueden ser más comunes en fragmentos (e.g. hormigas; Tscharrntke *et al.* 2002). Sin embargo, más estudios que evalúen las condiciones ambientales y la abundancia de herbívoros en los sitios de estudio son necesarios para probar esta hipótesis.

En general, las diferencias en germinación de semillas, y crecimiento y supervivencia de plántulas entre estaciones de borde e interior no fueron tan marcadas como se esperaba. Esto pudo deberse a que los bordes estudiados son bordes viejos (más de 20 años de edad), y la abundante vegetación que presentaban pudo disminuir las diferencias en las condiciones ambientales entre borde e interior. Sin embargo, se observaron algunos resultados interesantes que merecen ser discutidos aquí. En primer lugar, llama la atención que la germinación de *P. latifolia* fue mayor en borde que en interior. Otros estudios han demostrado que las especies tolerantes a la sombra, como *P. latifolia*, pueden germinar mejor cerca de claros, donde la mayor luz y/o temperatura pueden activar la germinación (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995). La supervivencia de plántulas fue similar entre sitios de borde e interior, pero únicamente en los tratamientos con exclusión. Esto puede ser explicado por el hecho de que las exclusiones protegieron las plántulas del impacto de herbívoros grandes, así como del efecto negativo que tiene el incremento de la hojarasca cerca de los bordes (Didham 1998). Sin embargo, la sobrevivencia de las plántulas expuestas a las condiciones naturales de los sitios (i.e. sin exclusión) siguió el patrón esperado; las plántulas de *I. vera* sobrevivieron más en borde que en interior, mientras que las plántulas de *P. latifolia* siguieron el patrón opuesto. Estos dos últimos patrones pueden estar relacionados con los requerimientos de hábitat de cada especie: las especies demandantes de luz sobreviven mejor bajo condiciones de luz intensa típicos de claros y bordes, mientras que las especies tolerantes a la sombra, características de bosques viejos, sobreviven mejor bajo la sombra del dosel de las selva (Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla 1995; Benítez-

Malvido 1998; Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003; Hill y Curran 2003; Arroyo-Rodríguez y Mandujano 2006a).

Contrario con nuestra hipótesis, los tratamientos con semillas embebidas en excretas de primates (tanto de mono aullador como de mono araña) no incrementaron la germinación de semillas, ni el crecimiento o supervivencia de plántulas. Esto es similar a lo reportado por Valenta y Fedigan (2009), quienes demuestran que la sola presencia de excretas de primates no favorece la germinación de 18 especies de semillas consumidas por el mono capuchino (*Cebus capuchinus*) en Costa Rica. Estos autores encuentran que únicamente las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los primates germinaron más rápido (Valenta y Fedigan 2009). Por tanto, es probable que los procesos de desinhibición, fertilización e hidratación de las semillas probados en la presente tesis no tengan un efecto evidente sobre las semillas que no han sido escarificadas durante su paso por el tracto digestivo de los primates (Traveset y Verdú 2002; Samuels y Levey 2005; Robertson *et al.* 2006). La escarificación ácida es un proceso determinante ya que, no solo facilita la rotura de la testa por el embrión, sino que también aumenta su permeabilidad, favoreciendo así el intercambio de agua y gases (Howe y Estabrook 1977; Traveset y Verdú 2002). Así, dado que ninguna de las semillas utilizadas en este estudio estaban escarificadas, la permeabilidad de las semillas y la capacidad del embrión de romper la testa probablemente fueron similares entre tratamientos. Además, las lluvias frecuentes durante las primeras etapas del experimento probablemente lavaron las semillas, diluyendo los nutrientes que pudiesen existir alrededor de las semillas embebidas en excretas. Por tanto, este estudio sugiere que la desinhibición, fertilización e hidratación de las semillas no tienen, por sí mismos,

un efecto evidente sobre la germinación de semillas, ni sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas. Estos procesos probablemente dependen del proceso de escarificación de las semillas, ya que existen numerosos estudios que demuestran que las semillas excretadas por primates germinan mejor que las semillas procedentes de frutos maduros (*A. pigra*, *A. palliata* y *C. aethiops*: Righini *et al.* 2004; *Cebus capuchinus*: Valenta y Fedigan 2009; *Ateles geoffroyi*: Chaves *et al.* 2010a).

CONCLUSIONES

Este estudio demuestra que la germinación de semillas de *I. vera* (especie demandante de luz) y *P. latifolia* (especie tolerante a la sombra) ambas especies de árboles principalmente dispersadas por primates (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*) fue muy alta (75% en total), tanto en bosque continuo, como en fragmentos de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

La germinación de semillas, y el crecimiento y supervivencia de plántulas fueron mayores en *I. vera* que en *P. latifolia*. Las altas tasas de fotosíntesis y respiración típicas de especies demandantes de luz, pueden explicar estos resultados (Martínez-Ramos 1985). La mayor y más rápida germinación de semillas de *I. vera* puede favorecer su supervivencia, ya que disminuye la depredación y/o remoción de sus semillas en los sitios de estudio (Guzmán-Romero 2010).

Contrario a lo esperado en este estudio, no se encontraron diferencias en germinación de semillas ni crecimiento de plántulas entre bosque continuo y fragmentos. Sin embargo, al final del experimento (9 meses), los resultados sugieren que, como se esperaba, *I. vera* crece y sobrevive mejor en fragmentos de selva; mientras que la supervivencia de *P. latifolia* fue significativamente mayor dentro del bosque continuo que en fragmentos. Esto apoya la idea de que la supervivencia de especies tolerantes a la sombra está limitada dentro de los fragmentos de selva (p.ej. Arroyo-Rodríguez *et al.* 2007a), mientras que las especies demandantes de luz se establecen mejor en fragmentos de selva que en bosque continuo (p.ej. Benítez-Malvido 1998).

Al analizar las diferencias entre estaciones de borde (< 50 m del borde) e interior (> 100 m), se encontró que la supervivencia de las plántulas expuestas a las condiciones naturales de los sitios (i.e. tratamientos sin exclusión) siguió el patrón esperado: la supervivencia de plántulas de *I. vera* fue mayor en borde que en interior, mientras que las plántulas de *P. latifolia* siguieron el patrón opuesto.

Los resultados de la presente tesis sugieren que los procesos de desinhibición, fertilización e hidratación de las semillas no tienen, por sí mismos, un efecto evidente sobre la germinación de semillas, ni sobre el crecimiento y supervivencia de plántulas. Estos procesos probablemente dependen del proceso de escarificación de las semillas (no probados en esta tesis) que ocurre cuando éstas pasan por el tracto digestivo de los primates (*A. pigra*, *A. palliata* y *C. aethiops*: Righini *et al.* 2004; *Cebus capuchinus*: Valenta y Fedigan 2009; *Ateles geoffroyi*: Chaves *et al.* 2010a).

Sabemos que los primates pueden contribuir a la regeneración natural de los bosques tropicales mediante la dispersión de semillas. Sin embargo, dado que, como demuestra este estudio, el establecimiento y la supervivencia de especies tolerantes a la sombra pueden estar limitados en fragmentos, es probable que en paisajes fragmentados el papel de los primates como dispersores de semillas beneficie particularmente a las especies de plantas demandantes de luz, como *I. vera*. Esto es muy importante para los procesos de regeneración de selvas fragmentadas, ya que el establecimiento de estas especies puede generar las condiciones microambientales apropiadas (p.ej. mayor sombra y humedad) para que posteriormente se establezcan especies tolerantes a la sombra, típicas de bosques maduros. Sin embargo, un monitoreo a más largo plazo y con un mayor número de especies es necesario para evaluar de manera más precisa el

papel diferencial que pueden tener los primates en el establecimiento de especies pertenecientes a diferentes grupos funcionales.

Numerosas evidencias indican que los primates están siendo afectados negativamente por la pérdida y fragmentación del hábitat (Cowlshaw y Dumba 2000; Marsh 2003), y los primates Neotropicales, como los monos aulladores y monos araña, no son la excepción (Estrada *et al.* 2006; Arroyo-Rodríguez y Dias 2009). La reducción de las poblaciones de primates en la selva Lacandona podría limitar la regeneración natural de los fragmentos, en especial de los fragmentos más pequeños, ya que en estos fragmentos las poblaciones de primates suelen ser más pequeñas o incluso pueden estar ausentes (p. ej. Estrada y Coates-Estrada 1996; Arroyo-Rodríguez *et al.* 2008). Sin embargo, recientes evidencias indican que en paisajes altamente fragmentados, los primates que habitan fragmentos pequeños pueden moverse a través de la matriz en busca de recursos suplementarios, utilizando recursos de fragmentos muy pequeños (< 0.3 ha), y de elementos importantes del paisaje como son los árboles aislados, las cercas vivas y los corredores de vegetación que hay en la orilla de los ríos (Pozo-Montuy y Serio-Silva, 2008; Asensio *et al.* 2009; Chaves *et al.* 2010b). Por tanto, la protección y restauración de estos elementos es crucial. Estos elementos del paisaje incrementan su conectividad, favoreciendo el movimiento de primates y otros mamíferos entre fragmentos, y fomentando así la regeneración natural de paisajes fragmentados. Por supuesto, para que estos elementos sean atractivos para los primates, y puedan contribuir a su supervivencia, es fundamental que contengan especies arbóreas importantes dentro de la dieta de los primates. Árboles del género *Ficus*, *Cecropia*, *Bursera*, y *Brosimum*, entre otros (ver Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez 2007; Chaves *et al.* 2010b) son muy

importantes en la dieta de monos araña y monos aulladores, y pueden crecer y sobrevivir bien en estos elementos del paisaje. Así, se recomienda enriquecer los fragmentos más pequeños, las cercas vivas y los corredores riparios con estas especies. Asimismo, es común encontrar estos árboles aislados en la matriz del paisaje, por lo que se recomienda su protección. En conjunto, estrategias de manejo como las enlistadas aquí son urgentes, no sólo para la conservación de los primates, sino para el mantenimiento de procesos ecológicos clave como es la dispersión de semillas.

LITERATURA CITADA

- Achard, F., H. D. Eva, H. J. Stibig, P. Mayaux, J. Gallego, T. Richards y J. P. Malingreau. 2002. **Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forest.** Science 297: 999-1002.
- Álvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos 1992. **Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia* a Neotropical pioneer tree an evaluation of the climax pioneer paradigm for tropical rain forests.** Journal Ecology 80: 275-290.
- Andren, H. 1994. **Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review.** Oikos 71: 355-366.
- Andresen, E. 2002. **Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation pattern on the fate of dispersed seeds.** Biotropica 34: 261-272.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores). 2000. **Lacandona.** En: regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México D.F. pp. 537-540.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006a. **The importance of tropical rain forest fragments to the conservation of plant species diversity in Los Tuxtlas, Mexico.** Biodiversity and Conservation 15: 4159-4179
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006b. **Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*.** International Journal Primatology 27: 1079-1096.

- Arroyo-Rodríguez, V., A. Aguirre, J. Benítez-Malvido y S. Mandujano. 2007a. **Impact of rain forest fragmentation on a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* Liebm. at Los Tuxtlas, Mexico.** Biological Conservation 138: 198-206.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, J. Benítez-Malvido y C. Cuende-Fantón. 2007b. **The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments.** Biotropica 39: 760-766
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano y J. Benítez-Malvido. 2008. **Landscape attributes affecting patch occupancy by howler monkeys (*Alouatta palliata mexicana*) in fragmented landscapes at Los Tuxtlas, Mexico.** American Journal of Primatology 70: 69-77.
- Arroyo-Rodríguez, V. y PAD. Dias. 2009. **Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review.** American Journal of Primatology 71: 1-16
- Asensio, N., V. Arroyo-Rodríguez, J. Dunn y J. Cristóbal-Azkarate. 2009. **Conservation value of landscape supplementation for howler monkeys living in forest patches.** Biotropica 41: 768-773.
- Beach, J. 1983. ***P. latifolia* (Boca de Vieja, Guayaba de Mico, Fruta de Mono).** En Janzen, D. H. (editor). **Costa Rica Natural History.** University of Chicago Press, Chicago. Pp. 307–308.
- Benitez–Malvido, J. 1998. **Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest.** Conservation Biology 12: 380-389.

- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. **Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia**. Conservation Biology 17: 389–400.
- Bruna, E. M. 1999. **Seed germination in rain forest fragments**. Nature 402: 139.
- Bustamante, R.O., A. A. Grez y J. A. Simonetti. 2006. **Efectos de la fragmentación del bosque maulino sobre la abundancia y diversidad de especies nativas**. En: Grez A. A., J. A. Simonetti y R. O. Bustamante. (Eds.). **Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas**. Editorial Universitaria. Santiago, Chile, pp. 83-97.
- Camargo, J. L. y V. Kapos. 1995. **Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest**. Journal of Tropical Ecology 11: 205-221.
- Cascante, A., M. Quesada, J. J. Lobo y E. A. Fuchs. 2002. **Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman***. Conservation Biology 16: 137-147.
- Chalfoun, A. D., F. R. Thompson y M. J. Ratnaswamy. 2002. **Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis**. Conservation Biology 16: 306–18.
- Chambers, J. C. y J. A. MacMahon. 1994. **A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems**. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 263-292.
- Chapman, C. A. 1995. **Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications**. Evolutionary Anthropology 4: 74-82.

- Chapman, C. A. y L. J. Chapman. 1996. **Frugivory and the fate of dispersed and non-dispersed seeds of six African tree species**. *Journal of Tropical Ecology* 12 (4): 491-504.
- Chapman, C. A. y D. A. Onderdonk. 1998. **Forests without primates: primate/plant codependency**. *American Journal of Primatology* 45: 127-141.
- Chapman, C. A. y S. E. Russo. 2006. **Primate seed dispersal: linking behavioral ecology with forest community structure**. En: Campbell C. J., F. Fuentes, K. C. MacKinnon, M. Panger y S. Bearder. (Eds.). **Primates in perspective**. Oxford University press. pp. 510-525.
- Chavelas, J. 1988. ***Spondias mombin* L. arboles útiles de la parte tropical de América del Norte**. Comisión Forestal de América del Norte. Washington, DC, E.U.A. 3: 140-150.
- Chaves, O. M., K. E. Stoner, V. Arroyo-Rodríguez, J. Benítez-Malvido, A. Estrada. 2010a. **Effectiveness of spider monkeys (*Ateles geoffroyi vellerosus*) as seed dispersers in continuous and fragmented rainforests in southern Mexico**. *International Journal of Primatology* (en prensa).
- Chaves, O. M., K. E. Stoner, V. Arroyo-Rodríguez. 2010b. **Feeding behavior of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in continuous and fragmented rainforests in Southern Mexico**. *International Journal of Primatology* (aceptado)
- Chiarello, A. G. 2003. **Primates of the brazilian atlantic forest: The influence of forest fragmentation on survival**. En: Marsh L. K. (Ed.). **Primates in fragments: ecology and conservation**. Kluwer Academic/ Plenum Publishers, New York, pp. 99-121

- Clark, C. J., J. R. Poulsen y V. T. Parker. 2001. **The role of arboreal seed dispersal groups on the seed rain of a lowland tropical forest.** Biotropica 33: 606-620.
- Clay, K., S. Marks y G. P. Cheplick. 1993. **Effects of insect herbivory and fungal endophyte infection on competitive interactions among grasses.** Ecology 74: 1767-1777.
- Coley, P. D. y J. A. Barone. 1996. **Herbivory and plant defenses in tropical forest .** Annual Review of Ecology and Systematics 27:305-335.
- Comision Nacional para el Conocimiento de la Biodiversidad. (CONABIO) <http://www.conabio.gob.mx> (Accesada en Noviembre de 2008).
- Cowlshaw, G. 1999. **Predicting the pattern of decline of African primate diversity: an extinction debt from historical deforestation.** Conservation Biology 13: 1183–1193.
- Cowlshaw, G. y R. Dunbar. 2000. **Primate conservation biology.** The University of Chicago Press, Chicago. 479 pp.
- Crawley, M. J. 1997. **Plant-herbivore dynamics.** En: Crawley M. J. (Ed.). **Plant Ecology.** Blackwell Science, Cambridge Massachusetts. pp. 401–474.
- Crawley, M. J. 2002. **Statistical computing. An introduction to data analysis using S-Plus.** John Wiley & Sons, Chichester.
- Cristóbal-Azkarate, J., V. Arroyo-Rodríguez. 2007. **Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation.** American Journal of Primatology 69: 1013-1029

- Dalling, J. W., S. P. Hubbel y K. Silvera. 1998. **Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees.** Journal of Ecology 4: 674-689.
- Da Silva, J. M. C. y M. Tabarelli. 2000. **Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil.** Nature 404:73-74.
- Davies-Colley, R. J., G. W. Payne y M. Van Elswijk. 2000. **Microclimate gradients across a forest edge.** New Zealand Journal of Ecology 24: 111-121.
- Denslow, J. S. 1980. **Gap partitioning among tropical rainforest trees.** Biotropica 12: 47-55.
- Denslow, J. S. 1987. **Tropical rain forest gaps and tree species diversity.** Annual Review of Ecology and Systematics 18: 432-452.
- Didham, R. K. 1998. **Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments.** Oecologia 116: 397–406.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. **Contemporary Neotropical defaunation and forest structure, function, and diversity: a sequel to John Terborgh.** Conservation Biology 4: 444-447.
- Dirzo, R. 1994. **Diversidad de la flora mexicana.** Agrupación Sierra Madre, Mexico.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1984. **Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico.** American Journal of Primatology 6: 77-91.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1996. **Tropical rain forest fragmentation and wild populations of primates at Los Tuxtlas, Mexico.** International Journal of Primatology 17: 759–783.

- Estrada, A., A. Rivera y R. Coates-Estrada. 2002. **Predation of artificial nests in a fragmented landscape in the tropical region of Los Tuxtlas, Mexico.** Biological Conservation 106: 199-209.
- Estrada, A., S. Van Belle y Y. García del Valle. 2004. **Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys along the Río Lacantún, Chiapas, Mexico.** Neotropical Primates 12: 70-75.
- Estrada, A., P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Luecke. 2006. **Overview of the Mesoamerican primate fauna, primate studies, and conservation concerns.** En: Estrada A., P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Luecke. (Eds.). **New Perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation.** Kluwer Academic Plenum Publishers, New York, New York. pp. 1–22.
- Facelli, J. M. 1991. **Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure.** Botany Review 57: 1–32.
- Fahrig, L. 2003. **Effects of habitat fragmentation on biodiversity.** Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 34: 487-515.
- FAO. 2009. **Situación actual de los bosques del mundo.** Organización de la Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma, Italia.
- Fischer, J. y D. B. Lindenmayer. 2007. **Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis.** Global Ecology and Biogeography 16: 265-280.
- Fleury, M. y M Galetti. 2006. **Forest fragment size and microhabitat effects on palm seed predation.** Biological Conservation 131: 1-13.
- Flores, V. O. y P. Gerez. 1994. **Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo.** Comisión Nacional para el

Conocimiento y Uso de la Biodiversidad / Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 439 pp.

Forget, P. M., J. Lambert, P. Hulme y S. B. Vander Wall. 2005. **Seed fate, predation, dispersal and seedling establishment.** CAB International Publishing, Oxon, UK. 410 pp.

Fouler, N. L. 1986. **Microsite requirements for germination and establishment of tree grass species.** American Midland Naturalist 115: 131-145.

García-Guzmán, G. y J. Benitez-Malvido. 2003. **Effects of litter on the incidence of leaf fungal pathogens and herbivory in seedlings of the tropical tree Nectandra ambigua.** Journal of Tropical Ecology 19: 171-177.

Gentry, A. H. 1982. **Patterns of neotropical plant species diversity.** En: Hecht, M. K., B. Wallace y E. T. Prance. (Eds.). **Evolutionary Biology:** vol 15. New York and London, Plenum Press. 1-84 pp.

Gilbert, K. A. y E. A. Setz. 2001. **Primates in a fragmented landscape: six species in Central Amazonia.** En: R. O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T. E. Lovejoy y R. Mesquita (Eds.). **Lessons from Amazonia. The ecology and conservation of a fragmented forest.** Yale University Press. New Haven. pp. 262-270.

Gómez-Pompa, A. y R. Dirzo. 1995. **Análisis histórico y perspectivas de las áreas naturales protegidas de México.** Revista Universidad de Guadalajara. México. pp. 17-21.

González-Di Pierro, A., J. Benítez-Malvido, M. Mendez, I. Zermeño, V. Arroyo-Rodríguez, K. E. Stoner, A. Estrada. 2010. **Effects of the physical environment and primate gut passage on the early establishment of an**

- old-growth forest tree species (*Ampelocera hottlei*) in fragmented tropical rain forest.** *Biotropica* (en prensa).
- González-Zamora, A., V. Arroyo-Rodríguez, O. M. Chávez, S. Sánchez-López, K. E. Stoner y P. Riba-Hernandez. 2009. **Diet of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) in mesoamerica: current knowledge and future directions.** *American Journal of Primatology* 7: 1-13.
- Guzmán-Romero, Beatriz. 2010. **Depredación y remoción de semillas dispersadas por *Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi* en bosque continuo y fragmentos de la selva lacandona, chiapas.** Director: Victor Arroyo Rodriguez. Tesis de licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Mich.
- Harrington, G. N., A. N. D. Freeman, y F. H. J. Crome. 2001. **The effects of fragmentation of an Australian tropical rain forest on populations and assemblages of small mammals.** *Journal of Tropical Ecology* 17: 225-240.
- Henríquez, C. A. 2004. **Efecto de la fragmentación del hábitat sobre la calidad de las semillas en *Lapageria rosea*.** *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 177-184.
- Herrera, C. M., P. Jordano, L. Lopez-Soria y J. A. Amat. 1994. **Recruitment of a mast-fruiting, bird-dispersed tree: bridging frugivore activity and seedling establishment.** *Ecological Monographs* 64: 315–344.
- Herrera, C. M. 2002. **Seed dispersal by vertebrates.** En: Herrera C. M. y O. Pellmyr. (Eds.). **Plant–animal interactions: an evolutionary.** Blackwell Publishing, Oxford. pp. 185–208.

- Hill, J. L. y P. J. Curran. 2003. **Area, shape and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation.** Journal of Biogeography 30: 1391-1402.
- Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang y J. A. Tosi. 1971. **Forest environments in the tropical life zone.** Pergamon Press, Oxford.
- Howe, H. F. y G. F. Estabrook. 1977. **On intraespecific competition for avian dispersers in tropical trees.** American Naturalist 111: 817-832.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. **Ecology of seed dispersal.** Annual Review of Ecology and Systematics 13: 201-228.
- Jones, C. G. y J. S. Coleman. 1991. **Plant stress and insect herbivory: toward an integrated perspective.** En: Mooney, H. A., W. E. Winner, E.J. Pell y E. Chu. (Eds.). **Response of plants to multiple stresses.** Academic Press, San Diego. pp. 249–280.
- Julliot, C. 1996. **Seed dispersal by red howling monkeys (*Alouatta seniculus*) in the tropical rain forest of French Guiana.** International Journal of Primatology 17: 239-258.
- Kapos, V. 1989. **Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon.** Journal of Tropical Ecology 5: 173-185.
- Kobe, R. K. 1999. **Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth.** Ecology 80: 187-201.
- Latham, R. E. 1992. **Co-occurring tree species change rank in seedling performance with resources varied experimentally.** Ecology 73: 2129–2144.

- Laurance, W. F. y E. Yensen. 1991. **Predicting impacts of edge effects in fragmented habitats**. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- Laurance, W. F. 1997. **Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest fragments in tropical Australia**. En: Laurance W. F. y R. O. Bierregaard (Eds.). **Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities**. University of Chicago Press, Chicago Illinois, USA. pp. 71-83.
- Laurance, W. F., L. V. Ferreira, J. M. Rankin-de Merona, S. G. Laurance, R. W. Hutchings y T. E. Lovejoy. 1998. **Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities**. *Conservation Biology* 12: 460–464.
- Laurance, W. F., T. E. Lovejoy, H. L. Vasconcelos, E. M. Bruna, R. K. Didham, P. C. Stouffer, C. Gascon, R. O. Bierregaard, S. G. Laurence y E. Sampaio. 2002. **Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation**. *Conservation Biology* 16: 605–618.
- Laurance, W. F., F. William, B. C. Croes, L. Tchignoumba, S. A. Lahm, A. Alonso, M. E. Lee, P. Campbell y C. Ondzeano. 2006. **Impacts of roads and hunting on central African rainforest mammals**. *Conservation Biology* 20: 1251–1261.
- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, J. M. Rankin y H. O. R. Schubart. 1983. **Ecological dynamics of tropical forest fragments**. En: Sutton, S. L., T. C. Whitmore y A. C. Chadwick. (Eds.). **Tropical rain forest: ecology and management**. British Ecological Society and Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom. pp. 377- 384.

- Lovejoy, T. E., R. O. Bierregaard, A. B. Rynalds, J. R. Malcolm, C. E. Quintela, L. E. Harper, K. S. Brown Jr., A. H. Powell, H. O. R. Shu-bart y M. B. Hays. 1986. **Edge and other effects of isolation on Amazonia forest fragments.** En: Soule M. E. (Ed.). **Conservation biology: the science of scarcity and diversity.** Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. pp. 257-285.
- Mariaca-Méndez, R. 2002. **Marqués de Comillas, Chiapas: procesos de inmigración en el trópico húmedo de México.** Tesis Doctoral, Universidad Iberoamericana, México.
- Martínez, E., C. Ramos y F. Chiang. 1994. **Lista Florística de la Lacandona, Chiapas.** Boletín de la Sociedad Botánica de México 54: 99-175.
- Martínez-Ramos, M. y A. Soto-Castro. 1993. **Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest.** Plant Ecology 107-108: 299-318.
- Martínez-Ramos, M. y E. Álvarez-Buylla. 1995. **Ecología de poblaciones de plantas en una selva húmeda de México.** Boletín de la Sociedad Botánica de México 56: 121-153
- Marsh LK. 2003. **Primates in fragments: ecology and conservation.** Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York.
- McConkey, K. R. 2000. **Primary seed shadow generated by gibbons in the rain forests of Barito Ulu, Central Borneo.** American Journal of Primatology 52: 13-29.
- McEuen, A. B. y L. M. Curran. 2004. **Seed dispersal and recruitment limitation across spatial scales in temperate forest fragments.** Ecology 85: 507–518.

- Medellín, R. A. 1994. **Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México.** Conservation Biology 8: 788–799.
- Medellín, R. A. y M. Equihua. 1998. **Mammal species richness and habitat use in rainforest and abandoned agricultural fields in Chiapas, Mexico.** Journal of Applied Ecology 35: 13–23.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. **Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot.** Biodiversity and Conservation 8: 1621–1641.
- Milton, K. 1981. **Food choice and digestive strategies of two sympatric primate species.** The American Naturalist 117: 496–505.
- Milton, K. 1984. **The role of food-processing factors in primate food choice.** En: Rodman P. S. y J. G. H. Cant. (Eds.). **Adaptation for foraging in nonhuman primates.** Columbia University Press, New York. pp. 249-79.
- Miller, R., W. Birmachu, F. Gerster, S. Gibson, L. Imbertson, M. Reiter, L. Scribner, M. Tomai, C. Weeks y T. Wagner. 1994. **Cytokine induction by imiquimod, preclinical results and pharmacology.** Chemotherapie Journal 4: 148–150.
- Murcia, C. 1995. **Edge effects in fragmented forests: implications for conservation.** Trends in Ecology and Evolution 10: 58-62.
- Nicotra, A. B., R. L. Chazdon y S. V. B. Iriarte. 1999. **Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests.** Ecology 80: 1908-1926.
- Ostfeld, R. S., R. H. Manson y C. D. Canham. 1997. **Effects of rodent on survival of tree seeds and seedlings invading old fields.** Ecology 78: 1531-1542.

- Pavelka, M. S. M. y K. H. Knopff. 2004. **Diet and activity in black howler monkeys (*Alouatta pigra*) in Southern Belize: does degree of frugivory influence activity level?** *Primates* 45: 105-111.
- Pons, T. L. 2000. **Seed responses to light.** En: Fenner M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.** University of Southampton, UK. pp. 237-260.
- Pozo-Montuy G. y J.C. Serio-Silva. 2007. **Movement and resource use by a group of *Alouatta pigra* in a forest fragment in Balancán, Mexico.** *Primates* 48:102–107.
- Probert, R. J. 2000. **The role of temperature in the regulation of seed dormancy and germination.** En: Fenner M. (Ed.). **Seeds: the ecology of regeneration in plant communities.** University of Southampton, UK. pp. 261-291.
- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo Y Herrerías, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas y K. A. Salazar. 2004. **Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat pollinated bombacaceous trees.** *Biotropica* 36: 131-138.
- Raíz, E. 1959. **Landforms of Mexico: mass, mapa con texto, escala 1:3'000,000.** Cambridge.
- Rhigini, N., J. C. Serio-Silva, V. Rico-Gray y R. Martinez-Mota. 2004. **Effect of different primate species on germination of *Ficus (Urostigma)* seeds.** *Zoo Biology* 23: 273–278.
- Roberts, E. H. 1973. **Predicting the storage life of seeds.** *Seed Science and Technology* 1: 499-514.

- Robertson, A. W., A. Trass, J. J. Ladley y D. Kelly. 2006. **Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhibition effect.** *Functional Ecology* 20: 58-66.
- Rylands, A. B. y A. Keuroghlian. 1988. **Primate populations in continuous forest and forest fragments in central Amazonia.** *Acta Amazonica* 18: 291-307.
- Samuels, I. A. y D. J. Levey. 2005. **Effects of gut passage on seed germination: Do experiments answer the questions they ask?** *Functional Ecology* 19: 365–368.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. **Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review.** *Conservation Biology* 5: 118-32.
- Stevenson, P. R. 2000. **Seed dispersal by woolly monkeys (*Lagothrix lagothricha*) at Tinigua National Park, Colombia: dispersal distance, germination rates, and dispersal quantity.** *American Journal of Primatology* 50: 275-289.
- Stoner, K. E., K. Vulinec, J. Wright y C. A. Peres. 2007. **Hunting and plant community dynamics in tropical forest: a synthesis and future directions.** *Biotropica* 39: 385-392.
- Traveset, A. y M. Verdú. 2002. **A meta-analysis on the effect of gut treatment on seed germination.** En: Levey, D., W. Silva y M. Galetti. (Eds.). **Frugivory and seed dispersal: ecological, evolutionary and conservation issues.** CAB International, Wallingford, UK pp. 339-350.
- Tscharntke, T., I. Steffan-Dewenter, A. Kruess y C. Thies. 2002. **Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes.** *Ecological Application* 12: 354-363,

- Turner, I. M., K. S. Chua, J. S. Ong, B. C. Soong y H. T. W. Tan. 1996. **A century of plant species loss from an isolated fragment of lowland tropical rain forest.** Conservation Biology 10: 1229–1244.
- Valenta, K. y L. M. Fedigan. 2009. **Effects of gut passage, feces, and seed handling on latency and rate of germination in seeds consumed by capuchins (*Cebus capucinus*).** American Journal of Physical Anthropology 138: 486–492.
- Vazquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1984. **Ecophysiology of seed germination in the tropical humid forest of the world: a review.** En: Medina, E., H. A. Mooney y C. Vazquez-Yanes. (Eds.). **Physiological ecology of plants in the wet tropics.** Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands pp. 37-50.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco-Segovia. 1993. **Patterns of seed longevity and germination in the tropical rainforest.** Annual Review of Ecology and Systematics 24: 69–87.
- Verdú, M. y Traveset A. 2005 **Early emergence enhances plant fitness: a phylogenetically controlled meta-analysis.** Ecology 86: 1385–1394.
- Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco y J. M. Melillo. 1997. **Human domination of earth's ecosystems.** Science 277: 492-499.
- Welden, C. W., S. W. Hewett, S. P. Hubbell y R. B. Foster. 1991. **Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest.** Ecology 72: 35–50.
- Vera-Rivera, J. 1990. **Situación actual del conocimiento faunístico de la Reserva de la Biosfera Montes Azules: una reflexión sobre la problemática de su investigación.** En: Camarillo, J. y F. Rivera (Eds.).

- Areas Naturales en México y especies en extinción.** Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, Mexico. pp. 259-266.
- Whitmore, T. C. 1980. **The conservation of tropical rain forest.** En: Soulé M. E. y B. A. Wilcox. (Eds.). **Conservation biology and evolutionary ecological perspective.** Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts. pp. 303-313.
- Whitmore, T. C. 1984. **A new vegetation map of Malasia at scale 1:5 million.** Journal of Biogeography 11: 461–471.
- Whitmore, T. C. 1989. **Canopy gaps and the two major groups of forest trees.** Ecology 70: 536-538.
- Willson, M. F. y A. Traveset. 2000. **The ecology of seed dispersal.** En: Fenner M. (Ed.). Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. 2a. Edition. CAB International, Wallingford, UK pp. 85-110.