



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**Dispersión de semillas de caoba (*Swietenia humilis* Zucc.,
Meliaceae) en el bosque conservado y en fragmentos de
la región de Chamela, Jalisco, México.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

Elizabeth Lezama Estrada

DIRECTOR DE TESIS: DR. LUIS FERNANDO ROSAS PACHECO

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO, 2015



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
 Licenciatura en Biología

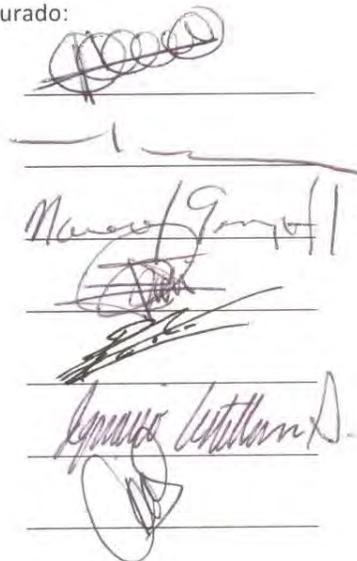
M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR, UAEH

P R E S E N T E

Por este conducto le comunico que el Jurado asignado a la pasante de Licenciatura en Biología **Elizabeth Lezama Estrada**, quien presenta el trabajo recepcional de tesis intitulado **“Dispersión de semillas de caoba (*Swietenia humilis* Zucc., Meliaceae) en el bosque conservado y en fragmentos de la región de Chamela, Jalisco, México”**, después de revisarlo en reunión de sinodales ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Jurado:

- | | |
|-------------------|--|
| PRESIDENTE: | Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega |
| PRIMER VOCAL: | Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández |
| SEGUNDO VOCAL: | M. en C. Manuel González Ledesma |
| TERCER VOCAL: | Biól. Ricardo León Rico |
| SECRETARIO: | Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco |
| PRIMER SUPLENTE: | Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark |
| SEGUNDO SUPLENTE: | Dra. Maritza López Herrera |



Sin otro particular, reitero a usted la seguridad de mi más atenta consideración.

ATENTAMENTE
“AMOR, ORDEN Y PROGRESO”
 Mineral de la Reforma, Hidalgo a 13 de enero de 2015

M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo
Coordinador Adjunto de la Licenciatura en Biología



c.c.p. Archivo



Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería,
 Carretera Pachuca - Tulancingo Km. 4.5, Ciudad del Conocimiento,
 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 exts 2532, Fax 2109
cabralma@uach.edu.mx mcabralperdomo@gmail.com



"No existen más que dos reglas para escribir:

Tener algo que decir y decirlo"

Oscar Wilde

"Escribir es un oficio que se aprende escribiendo"

Simone de Beauvoir



Agradecimientos

Esta TESIS es un esfuerzo en el cual, directa o indirectamente participaron distintas personas opinando, corrigiendo, teniéndome paciencia, dando ánimo, acompañándome en los momentos de crisis y en los momentos de felicidad. Mi más sincero agradecimiento a todas y cada una de las personas que vivieron conmigo este proceso.

A mi SENSEI (Dr. Luis Fernando Rosas Pacheco) por su apoyo, correcciones y dirección de esta tesis. Porque fuiste paciente conmigo, y me explicabas una y otra vez todo lo que no entendía (bueno, algunas veces te desesperaba y te hacía enojar!!) Por enseñarme el maravilloso e interminable camino de la escritura. Como olvidar tus sabias palabras: ¿Cómo aprendes a escribir?, ESCRIBIENDO...

GRACIAS por tus consejos, por TODO lo que me has enseñado (aprendí mucho de ti), por confiar en mí y especialmente por la oportunidad que me brindaste de trabajar bajo tu dirección. SENSEI es un HONOR ser tu primera Tesista!

A los miembros del jurado: Dra. Claudia Elizabeth Moreno Ortega, Dr. Numa Pompilio Pavón Hernández, M. en C. Manuel González Ledesma, Biól. Ricardo León Rico, Dr. Ignacio Esteban Castellanos Sturemark y Dra. Maritza López Herrera por la revisión y aportaciones que hicieron a esta tesis, sin las cuales este trabajo estaría incompleto.

A mi madre (Lila) por estar presente en cada una de las etapas de mi vida, eres la persona que más ha creído en mí y me ha apoyado en TODO (no lo dejes de hacer nunca!!). Juntas hemos pasado buenos y malos momentos, que nos han hecho más fuertes y unidas (tu eres mi sostén y yo el tuyo!).

Mi más grato agradecimiento a la madre que me dio la vida, me cuidó y está presente cuando la necesito.

La fuerza e inspiración para seguir adelante son mis hermanas (Lilita y Meli), espero darles siempre un buen ejemplo. Gracias por los momentos que hemos compartido a lo largo de nuestras vidas y por quererme como su hermana mayor.

A Jorge por brindarme un hogar donde me pudiera sentirme tranquila y por la oportunidad de tener una familia. Te doy las gracias por tu paciencia, tus consejos y por ser lo más cercano a un padre.

A mis abuelitos (Evita y Polin) por cuidarme y quererme tanto. Evita, por lo que me has enseñado y por ser como una GRAN MADRE para mí. Polin, por tus sabios consejos y tu apoyo en las etapas de mi vida.

A mis tíos (Mario, Marcopolo y Jeanine) por ser mi mejor ejemplo a seguir, los admiro. Son personas FUERTES, capaces, trabajadoras, inteligentes, perseverantes (NUNCA SE RINDEN!!), logran SIEMPRE lo que se proponen, dan ayuda sin esperar nada a cambio y son muy nobles. Es un orgullo ser su sobrina.

A mis Padrinos (Marcopolo y Rosi) por confiar en mí y por TODA su ayuda. Espero estén orgullosos de mí, deseo en un futuro regresarles lo que me han brindado.

Al Dr. Pablo Octavio Aguilar por tu apoyo incondicional, por tus innumerables consejos, por escucharme, por enseñarme a creer en mí y especialmente por brindarme un espacio en el laboratorio (Donde fui muy feliz!!). Eres una gran persona con muchas virtudes, estoy agradecida por haber conocido un AMIGO como tú.

Agradezco a mis amigos, por compartir conmigo el proceso de realización de la Tesis. Por su apoyo en los momentos de desesperación (los cuales fueron ¡¡MUCHOS!!), por soportar mis dramas, sus consejo, por darme ánimo, por quitarme el tiempo con largas plática y por los momentos divertidos llenos de risas. GRACIAS: Nancy, Marisol, Pedro, Cristian, Armandis, Gerardo, Yanin, Perry, Luisito y Chepis.

Dedicatoria

A mi Dios por permitirme la dicha de llegar hasta aquí, porque siempre estás presente en mi mente, corazón y oraciones.

A la memoria de mi padre (Alfonso). Papá: desearía que estuvieras compartiendo conmigo esta etapa de mi vida, pero estoy segura que te sientes orgulloso de mí por lo que he logrado.

A Mi familia, TODO lo que hago es por ustedes.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS.....	II
INDICE DE CUADROS.....	III
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
OBJETIVO GENERAL.....	10
OBJETIVOS PARTICULARES.....	11
HIPÓTESIS	12
Área de estudio.....	13
Especie de estudio	15
Caracterización de la dispersión de semillas en campo	17
Curvas de dispersión de semillas	24
RESULTADOS.....	26
Caracterización de la dispersión de semillas en campo	26
Atributos y velocidad terminal de las semillas	28
DISCUSIÓN.....	36
CONCLUSIÓN	42
BIBLIOGRAFÍA.....	43
ANEXO 1. ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS BOSQUES TROPICALES ESTACIONALES SECOS (BTES) CON ÉNFASIS EN SU DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO	56

ÍNDICE DE FIGURAS

F1. Sitio de estudio. Mapa de la región de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Localización de los fragmentos y poblaciones de árboles.....	14
F2. Especie de estudio. Generalidades del árbol de caoba <i>Swietenia humilis</i> (Meliaceae).....	16
F3. Diseño de muestreo para la colecta de las semillas dispersadas en campo.....	19
F4. Caracterización de dimensiones de los atributos de las semillas de <i>Swietenia humilis</i>	20
F5. Ilustración del método utilizado para estimar la velocidad terminal de las semillas colectadas y analizadas.....	23
F6. Curvas de dispersión de semillas en el bosque conservado y en fragmentos.....	32
F7. Curvas de dispersión de semillas por orientación (Norte, Sur, Este y Oeste) agrupadas en condición de hábitat.....	34

INDICE DE CUADROS

C1. Número de semillas dispersadas y colectadas en campo agrupadas por condición de hábitat, población y orientación.....	27
C2. Atributos morfológicos de las semillas agrupados por condición de hábitat y población.....	29
C3. Atributos de las semillas relacionados con la capacidad de vuelo y comparación con el hábitat de procedencia.....	30
C4. Parámetros descriptivos de las curvas de dispersión de semillas por orientación agrupadas en tipo de hábitat.....	35

RESUMEN

Los bosques tropicales estacionales secos (BTES) han experimentado una considerable y acelerada degradación durante los últimos años. En particular, la fragmentación del hábitat reduce y aísla las poblaciones de árboles afectando negativamente la reproducción sexual, el flujo génico y la diversidad genética de la progenie. Asimismo, las consecuencias de la fragmentación pueden reflejarse en la dispersión de semillas, en su capacidad de germinación y en el potencial de establecimiento de plántulas. Con la finalidad de evaluar el efecto de la fragmentación en la dispersión por viento en el árbol de caoba *Swietenia humilis*, en este trabajo se caracterizaron las dimensiones de los atributos de las semillas, se estimó experimentalmente su velocidad terminal y se evaluaron los patrones de dispersión en bosque conservado y en fragmentos del BTES de la región de Chamela, Jalisco, México. Se observó que las semillas de los fragmentos son más grandes, más pesadas y tienen una velocidad terminal (1.37m/sec) mayor a la de las semillas del bosque continuo (1.27m/sec). La dispersión de semillas en campo se ajusta y describe de forma adecuada utilizando un modelo de distribución Log-normal. Con base en este ajuste se observó que en los fragmentos las semillas se dispersan con mayor frecuencia más cerca del árbol fuente (Media=11.62m) que las semillas del bosque continuo (Media=12.72m). Los resultados sugieren que la modificación de las semillas, asociada y atribuible a la transformación del ambiente, esta correlacionada con la disminución de la distancia de dispersión en los fragmentos, 9% menor a la del bosque conservado. El incremento de eventos de dispersión cerca de los arboles fuente puede incrementar la mortalidad denso-dependiente. Dicho proceso aunado al reporte previo de disminución de la diversidad genética de la progenie de *Swietenia humilis* en las poblaciones estudiadas, puede limitar significativamente el potencial de reclutamiento de las semillas y su capacidad para contribuir al restablecimiento de las poblaciones de esta y otras especies de árboles tropicales.

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas se reconoce como uno de los procesos más importantes que afectan el reclutamiento de nuevas plantas, la distribución espacial y la viabilidad a largo plazo de las poblaciones vegetales (Janzen, 1970; Howe, 1984; Asquith, 1999). La dispersión de semillas se asocia en general con una reducción de la mortalidad dependiente de la distancia y/o la densidad. Específicamente los beneficios de la dispersión incluyen: reducción de probabilidad de depredación, menor competencia, mayor tasa de germinación y establecimiento de plántulas en sitios relativamente alejados de la vecindad de la planta fuente (Janzen, 1970 y 1971; Corlett y Turner, 1997; Sánchez-Cordeiro, 1998; Silva y Tabarelli, 2001).

La dispersión de semillas puede ocurrir a distancias cortas y largas en relación con el modo y el agente de dispersión. En la mayoría de las especies de plantas, las semillas se dispersan a distancias relativamente cortas de la fuente de origen, rara vez superior a unas decenas de metros (Nathan y Muller-Landau, 2000; Nathan et al., 2002; Nathan et al., 2008). Los eventos de dispersión a largas distancias son poco frecuentes, pero son cruciales para determinar la estructura genética, la distribución de la población y la colonización de nuevos hábitats (Cain et al., 2000; Nathan y Muller-Landau, 2000; Higgins et al., 2003).

Las plantas han desarrollado diversas estrategias para dispersar sus semillas lejos de la fuente materna. En general, dichas estrategias incluyen la intervención de animales (zoocoria), mecanismos de autodispersión (autocoria) y la dispersión abiótica; viento y agua (anemocoria e hidrocoria respectivamente) (Van der Pijl 1982; Grime, 1988). Las plantas dispersadas por animales producen frutos carnosos, con aromas y/o colores llamativos que son consumidos y dispersados por aves, mamíferos e insectos (Lorts et al., 2008). Además este modo de dispersión también incluye gran diversidad de semillas con apéndices nutritivos o en forma de gancho, y sustancias pegajosas que promueven la dispersión (Lorts et al., 2008). La autocoria consiste básicamente de dos mecanismos de dispersión, activos y pasivos. Los primeros involucran cambios de presión de tejidos vivos, como el incremento de la turgencia o la explosión de vainas por aumento de hidratación. Los segundos ocurren por el incremento higroscópico del volumen de células muertas que provoca el engrosamiento de las paredes celulares. En ambos casos se genera tensión que al liberarse resulta en la propagación de las semillas y se conoce comúnmente como dispersión balística (Ohkawara y Higashi, 1994). Las semillas y frutos dispersados por agua o hidrocoria, pueden ser pequeños o muy grandes, pero en común presentan apéndices o tejidos que les permiten flotar en el agua o bien dispersarse con ayuda de las gotas de lluvia (Thomas et al., 2005). La dispersión por viento o anemocoria, incluye semillas o frutos comúnmente unisemillados que en general son pequeños y ligeros. Además este tipo de diásporas (unidades de dispersión) tienen estructuras o apéndices (alas, pelos, fibras, brácteas) que les permiten

flotar en el aire, o bien las mantienen en vuelo y de esta manera facilitan su dispersión lejos de la fuente de origen (Augsburger, 1986; Schurr et al., 2005).

La dispersión de semillas por viento se ha estudiado utilizando diferentes métodos de muestreo para registrar la distancia a la que se dispersan las semillas, y diversos enfoques de análisis. En general los métodos pueden dividirse en dos categorías: directos e indirectos (Bullock et al., 2006). Los métodos directos incluyen el seguimiento en tiempo real o la localización postdispersión de propágulos individuales, y la colecta sistemática de semillas dispersadas para determinar cuántas llegan a localidades específicas (Greene y Calogeropoulos 2002; Bullock et al., 2006). En la segunda subcategoría se incluye el uso de trampas en diversos arreglos, círculos concéntricos alrededor de la planta fuente y transectos en diferentes orientaciones (Bullock y Clarke, 2000; Greene y Calogeropoulos 2002; Bullock et al., 2006). Los métodos indirectos incluyen la elaboración de modelos mecanísticos para inferir cuanto se mueven las semillas dispersadas, y el uso de marcadores genéticos que permiten establecer la procedencia de las semillas dispersadas utilizando análisis de parentesco genético (Ouburg et al., 1999; Sork, 1999; Cain et al., 2000; Ennos, 2001; Raybould et al., 2002; Jones et al., 2005; Contreras et al., 2011).

El análisis de los patrones de dispersión se ha abordado utilizando diferentes funciones que describen la forma en que disminuye el número de semillas con la distancia a las plantas fuente: poder inverso, exponencial negativo (Couses et al., 2008), Laplace, Gaussiano inverso, log-normal (Greene et al., 2004), Weibull, t de student bivariada o 2DT (Clark, 1999) y diversas distribuciones combinadas (Nathan y Muller-Lauder, 2000; Bullock et al., 2006). En particular

Greene y colaboradores (2004) han explorado diferentes funciones para describir la dispersión por viento en diversas especies del BTES, y señalan que la función log-normal es adecuada y robusta para representarla forma y magnitud de curvas de dispersión construidas con base en observaciones en el campo.

El viento es un importante agente de dispersión de semillas, especialmente en especies arbóreas de los bosques templados o boreales (Nathan et al., 2002). En contraste, en los ecosistemas tropicales, y en particular en las selvas lluviosas la mayoría (90%) de las especies de plantas presentan semillas que son dispersadas por animales (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Willson et al., 1989; Uriarte et al., 2011; Jara-Guerrero et al., 2011). Sin embargo, en los bosques tropicales estacionales secos (BTES) diversas especies, particularmente árboles y lianas tienen semillas que son dispersadas por el viento (Wikander, 1984; Ibarra-Manríquez et al., 1991; Griz y Machado, 2001; Jara-Guerrero et al., 2011). En los ecosistemas donde ocurre dispersión por viento, los principales factores que determinan la diseminación y distribución espacial de las semillas son: las características físicas de semillas y arboles fuente (Augspurger, 1986), la dirección y velocidad de los vientos así como la humedad relativa (Tackenberg, 2003), y el tipo de hábitat y la cobertura vegetal (Greene y Johnson, 1989).

La pérdida y fragmentación de hábitat son procesos notorios y persistentes que dirigen el empobrecimiento de la biodiversidad (Saunders et al., 1991; Chapin et al., 2000), y en particular afectan negativamente la reproducción sexual de las angiospermas (Aizen y Feinsinger 1994; Ghazoul y MacLeish, 2001; Aguilar et al., 2006 y 2008; Breed et al., 2012a, 2012b y 2013).

La fragmentación del hábitat genera paisajes en mosaico con áreas donde la vegetación nativa ha desaparecido, y parches de diferentes tamaños y formas que se convierten en la fuente de las poblaciones futuras de árboles (Hamilton, 1999). Existe evidencia de que la fragmentación reduce el número de parejas disponibles y la tasa de entrecruzamiento, disminuye la diversidad y disponibilidad de polinizadores, y erosiona la diversidad genética de la progenie en relación al número de donadores de polen en especies de árboles tropicales (Hamilton, 1999; Fahrig, 2003; Lowe et al., 2005; Aguilar et al., 2006 y 2008; Rosas et al., 2011; Breed et al., 2012a, 2012b y 2013; Quesada et al., 2011 y 2013). Asimismo se ha documentado que la fragmentación reduce el número y la capacidad de movimiento de los dispersores en parches aislados, e incrementa la frecuencia de dispersión a cortas distancias y la densidad de semillas cerca de las plantas maternas en especies dispersadas por animales (Bierregaard y Lovejoy, 1989; Moran et al., 2009; Lehouck et al., 2009a y 2009b; Uriarte et al., 2011).

Con base en inferencias genéticas se ha mostrado que la dispersión en ambientes fragmentados está limitada a pequeñas áreas de bosque restringiendo la distribución de árboles de especies raras (Rosseto et al., 2008). Además se ha observado que los árboles de fragmentos de bosque de 1 a 10 ha tienen un solo haplotipo (ADNcp) (Hamilton, 1999). Esta información en conjunto sugiere que los fragmentos de bosque intercambian semillas con baja frecuencia, restringiendo el flujo de genes vía semillas y la probabilidad de reclutamiento debido a la limitación de la dispersión. Sin embargo pocos trabajos han estudiado el proceso de dispersión de semillas por viento en hábitats contemporáneos dominados por la degradación relacionada con actividades antropogénicas (Soons et al., 2005).

Se ha mostrado que la dispersión de semillas en paisajes fragmentados tiene gran relevancia en el mantenimiento de la conectividad genética entre fragmentos remanentes de *Fraxinus excelsior*, una especie arbórea que es dispersada por viento (Bacles et al., 2006). Además, estudios teóricos y empíricos demuestran que la heterogeneidad del paisaje asociada a la fragmentación y la pérdida de hábitat puede reducir la dispersión a cortas y largas distancias en especies dispersadas por viento (Soons et al., 2005; Soons, 2006). Tres estudios específicos han evaluado la dispersión de semillas en *Swietenia macrophylla* (Meliaceae) en la región del Amazonas (Norghauer et al., 2014) y en Quintana Roo, México (Cabral y Kelty, 2009; Alcalá et al., 2014). Puntualmente se reporta que los árboles grandes (diámetro a la altura del pecho, dap) y con alta fecundidad contribuyen proporcionalmente más a la dispersión a largas distancias (>60m) y que el 80% de las semillas cae a distancias entre 20 y 30m del árbol fuente. También se reportan sesgos en la dispersión asociados con la dirección en la que sopla el viento, y que los árboles pequeños en sitios con extracción selectiva tienen sombras de semillas limitadas que se asocian con una elevada pérdida de semillas por depredación. Sin embargo, ninguno de dichos estudios ha examinado la dispersión de semillas en condiciones de hábitat contrastantes.

La información disponible señala que los factores que determinan la dispersión por viento pueden ser modificados por la fragmentación. Estos cambios pueden actuar de forma individual o en conjunto e influenciar a su vez los patrones de la deposición de semillas y el reclutamiento de plántulas de especies dispersadas por viento (Nathan y Muller-Lauder, 2000; Soons et al., 2005). Sin

embargo, la forma en la que ocurren estos cambios y sus consecuencias pueden ser inesperadas o poco evidentes.

Los BTES (ver Anexo 1) se reconocen como uno de los ecosistemas terrestres más amenazados por actividades antropogénicas (Trejo y Dirzo, 2000; Pescador–Rubio, 2002; Sanchez-Azofeifa et al., 2009). Algunas estimaciones indican que para 1990 solo el 27% de la cobertura original del BTES en México se mantenía con una distribución continua (Trejo y Dirzo, 2000). Dado que diversas especies de plantas BTES son dispersadas por el viento (Gentry, 1995; Griz y Machado, 2001; Jara-Guerrero et al., 2011) y que la tasa a la que se degrada y fragmenta este ecosistema a nivel global es acelerada, es relevante estudiar y comprender los efectos de la fragmentación sobre la dispersión de semillas por viento. A su vez, el estudio de la dispersión de semillas en ambientes degradados es fundamental para comprender las consecuencias de la fragmentación sobre el reclutamiento, el papel del flujo génico en la conectividad entre fragmentos, los patrones de distribución de la diversidad genética en las poblaciones y el impacto del deterioro de los bosques en el mantenimiento de las poblaciones de árboles (Rymer et al., 2013).

En particular, es relevante investigar la forma en que la modificación antropogénica del hábitat altera la dispersión de las semillas. Específicamente, en el caso de las especies dispersadas por viento, la manera en que se alteran los atributos de las unidades de dispersión y luego su capacidad de diseminarse.

En este trabajo, se examina como afecta la fragmentación del hábitat las características de las semillas relacionadas con su capacidad de vuelo y la extensión de la dispersión en el árbol (*Swietenia humilis*). Ésta y otras especies de caoba (*Swietenia spp*) son árboles maderables de alto valor comercial, dispersados por viento, amenazados por la sobreexplotación, la deforestación y la fragmentación de su hábitat (Grogan y Barreto, 2005; Camara-Cabrales y Kelty, 2009; Norghauer et al., 2011; Alcalá et al., 2014).

OBJETIVO GENERAL

El objetivo de este trabajo consiste en evaluar los efectos de la fragmentación del hábitat sobre la dimensión de los atributos de las semillas, la velocidad terminal (tasa de descenso constante) de las semillas en condiciones experimentales, y la dispersión de semillas del árbol *Swietenia humilis* (Meliaceae) en el bosque conservado y en fragmentos, en la región de Chamela, Jalisco, México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Caracterizar la dimensión de los atributos de las semillas que están relacionados con la velocidad terminal: tamaño, peso, área del ala, carga alar.
2. Estimar la velocidad terminal de las semillas en condiciones experimentales libres de la influencia del viento para conocer su capacidad de mantearse en vuelo en relación al tipo de hábitat de origen.
3. Describir los patrones de dispersión de semillas, mediante la construcción de curvas de dispersión (ajustadas a un modelo log-normal) con los datos registrados en campo y contrastar la dispersión de semillas del bosque continuo y de los fragmentos.

HIPÓTESIS

Los cambios ambientales vinculados a la fragmentación del hábitat pueden modificar la dimensión de los atributos de las semillas que determinan su capacidad de mantenerse en vuelo (relación entre tamaño y peso), dicho cambio puede a su vez alterar la velocidad terminal y los patrones de dispersión de semillas en relación a lo observado en el bosque conservado.

METODOLOGÍA

Área de estudio

Las poblaciones del árbol de caoba *Swietenia humilis* han sido severamente reducidas y fragmentadas a lo largo de su rango de distribución desde Costa Rica hasta México. En este estudio se analizó la dinámica de dispersión de semillas en poblaciones conservadas y fragmentadas en la región de Chamela, Jalisco. Las poblaciones que se estudiaron se localizan dentro y en el vecindario de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, que cubre un área de 13,000 ha (Noguera et al., 2002) de bosque tropical estacional seco en la costa del pacífico del estado de Jalisco, México (Fig. 1). La temperatura media anual en el área es de 24.6°C, el promedio máximo anual es de 30°C y el mínimo de 19.5°C. El sitio se caracteriza por una marcada temporada seca de noviembre a mayo con una precipitación media anual de 735 mm (Jaramillo et al., 2011) que en su mayoría (80%) ocurre de julio a octubre (temporada de lluvias). La vegetación del sitio se caracteriza por un denso bosque tropical deciduo que se distribuye en dos tipos principales de hábitat: el bosque seco y la vegetación asociada al cauce de ríos y arroyos estacionales (Lott et al., 1987; Lott, 1993). Los mismos tipos de vegetación se presentan en el área circundante a la reserva donde se localizan árboles de *Swietenia humilis* en fragmentos de tamaño variable entre 0.1 y 4 ha (Sánchez-Azofeifa et al., 2009).

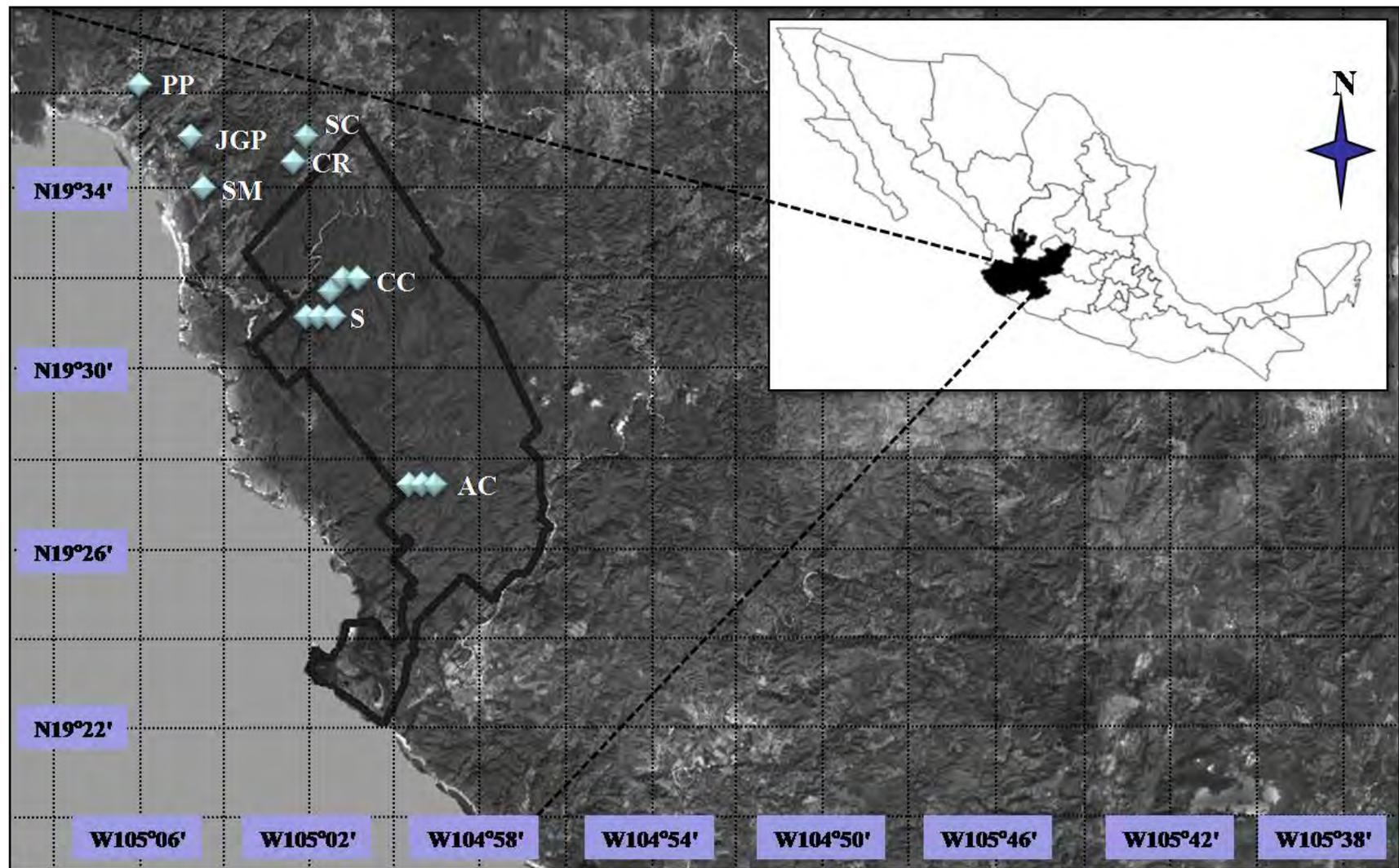


Figura 1. Mapa de la ubicación geográfica de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala (polígono), en el estado de Jalisco, México. Los rombos azules indican la localización de las poblaciones de árboles en el bosque conservado [Arrollo Colorado (CC), Arrollo Hornitos y Eje Central (S) y Arrollo careyes (AC)] y en los fragmentos [Punta Pérula (PP), Juan Gil Preciado (JGP), San Mateo (SM), Santa Cruz (SC) y Ranchitos (CR)].

Especie de estudio

El árbol de caoba *Swietenia humilis*, Zuccarini (Meliaceae) se distribuye en la región costera del océano pacífico de Centroamérica a México. Es un árbol económicamente importante, por la gran cantidad de productos maderables que pueden obtenerse de él (White et al., 2002). Es considerada una especie amenazada por la reducción y fragmentación de su hábitat y por la explotación de su madera. Los árboles de *Swietenia humilis* miden entre 5 y 20m de altura y 40 a 60 cm de diámetro (Rosas et al., 2011). Es una especie monoica con flores blancas unisexuales (es decir, flores femeninas y masculinas en el mismo árbol) en inflorescencias que son polinizadas principalmente por abejas pequeñas (*Trigona spp.*, *Apidae*) (Rosas et al., 2011). El período de floración ocurre entre abril y mayo (Lott et al., 2002). Es un árbol auto-incompatible que requiere de entrecruzamiento con otros individuos para la producción de frutos y semillas. Los frutos son cápsulas leñosas de 8 a 16 cm de largo y de 10 a 12 cm de diámetro y en la temporada seca se abren para liberar numerosas semillas aladas que miden entre 6 y 7cm de largo (White et al., 2002). Estas semillas son dispersadas por el viento (semillas anemócoras) y se clasifican en el grupo de semillas aerodinámicas dispersadas por su movimiento de autogiro (Augspurger, 1986) (Fig. 2).

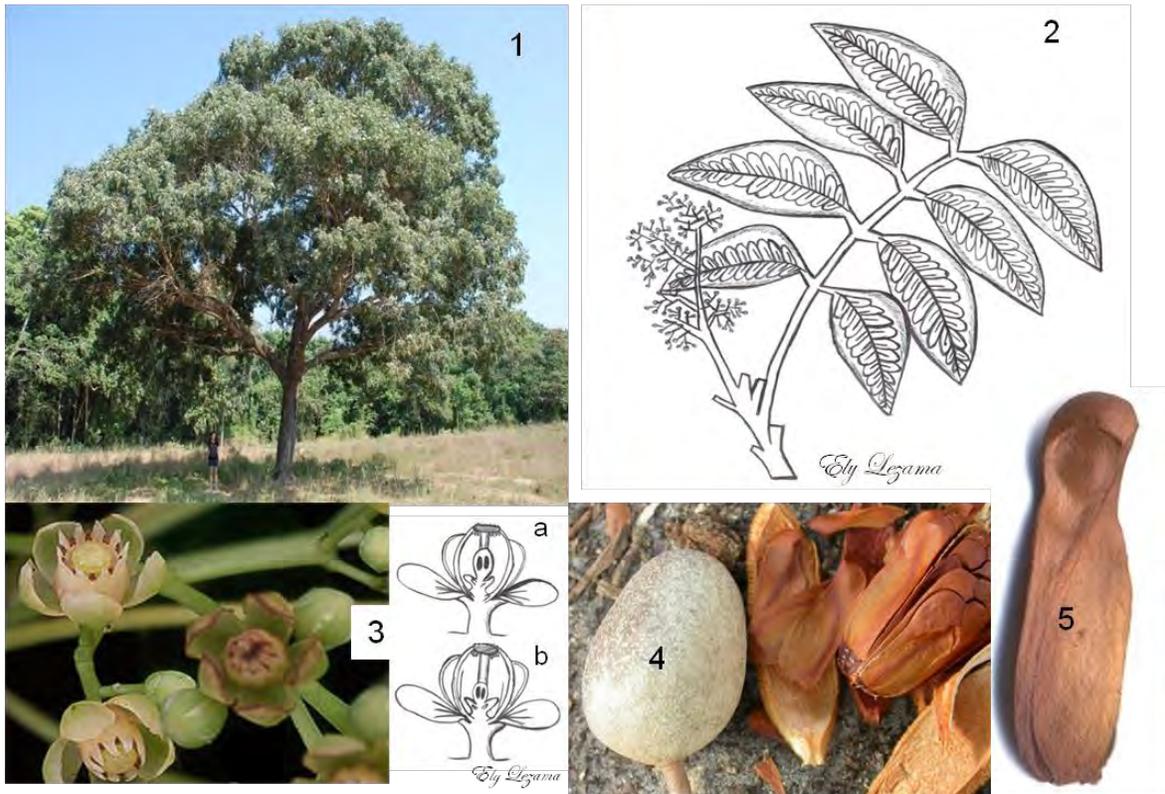


Figura 2. Árbol de caoba *Swietenia humilis*. 1) Árbol adulto, 2) hoja compuesta e inflorescencia, 3) flores unisexuales (a) femenina y (b) masculina, 4) fruto cerrado y dehiscente con semillas, 5) semilla alada dispersada por el viento.

Caracterización de la dispersión de semillas en campo

Para caracterizar los patrones de dispersión de semillas se localizaron árboles reproductivos en dos condiciones de hábitat contrastantes: (1) bosque continuo o conservado (sitios de bosque con cobertura vegetal continua) y (2) fragmentos (sitios aislados con elementos remanentes de vegetación original). En las dos condiciones de hábitat se localizaron grupos de árboles de *Swietenia humilis* que fueron nombrados según el sitio donde se encontraban. En el bosque conservado se ubicaron tres poblaciones: Arroyo Colorado (CC), Arroyo Careyes (AC) y Arroyo Hornitos y Eje Central (S), y cinco poblaciones en fragmentos: Ranchitos (CR), Juan Gil Preciado (JGP), Santa Cruz (SC), San Mateo (SM) y Punta Pérula (PP) (Fig. 1). En total para cada condición de hábitat fueron seleccionados 11 árboles fuente (dap > 30cm) que produjeron y dispersaron semillas, de 2 a 5 árboles por población en el bosque continuo y de 2 a 3 árboles en cada fragmento.

Las semillas dispersadas de cada árbol se colectaron a lo largo de cuatro transectos lineales de 2m de ancho por 100m de largo orientados hacia los puntos cardinales (Norte, Sur, Este y Oeste), utilizando una brújula y tomando como referencia de origen cada árbol fuente (Fig. 3). En un estudio previo se ha señalado que este método de muestreo es adecuado para resolver el efecto de la anisotropía (sesgo en la dirección del viento y la brisa marina) sobre la dispersión de semillas en la región de Chamela (Contreras et al., 2011).

El muestreo de semillas incluyó la búsqueda directa, la colecta, el registro de la orientación y distancia al árbol fuente para cada una y todas las semillas que se encontraban dentro de los transectos. Con base en este diseño de colecta se examinaron detalladamente 800m² por cada árbol fuente. Por tanto, el esfuerzo de muestreo incluyó un área total de 17600m².

Los árboles incluidos en el muestreo se encuentran relativamente aislados de otros árboles reproductivos a distancias de entre 30 y 50m. Esta condición permite suponer que las semillas colectadas en los transectos, al menos la mayoría, se originan y pueden asignarse a cada árbol fuente. Es decir, que la probabilidad de contaminación con semillas de otros árboles fuente es relativamente pequeña. Esta condición constituye un supuesto común a los estudios de dispersión de semillas en campo, que como tal debe considerarse con las respectivas precauciones y restricciones. Sin embargo, de manera paralela a este estudio se realiza un estudio basado en análisis genético de parentesco que permitirá confirmar la precisión de la caracterización de los patrones de dispersión presentados en este trabajo.

El trabajo de campo, se realizó con el consentimiento del permiso de colecta de la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (Oficio: SGPA/DGGFS/ 712/2767/11) de febrero a abril de 2011. Este periodo comprende un evento puntual de dispersión de semillas. La producción y maduración de semillas de *Swietenia humilis* es anual y ocurre principalmente durante la temporada de lluvias, seguido de la dispersión que ocurre aproximadamente a la mitad de la temporada seca. El período de lluvia (junio-noviembre) que ocurre

entre cada evento reproductivo y de dispersión remueve las semillas depositadas la temporada previa. Por lo tanto, las semillas que se colectan después de un evento reproductivo incluyen únicamente las que se producen y dispersan en dicho período.

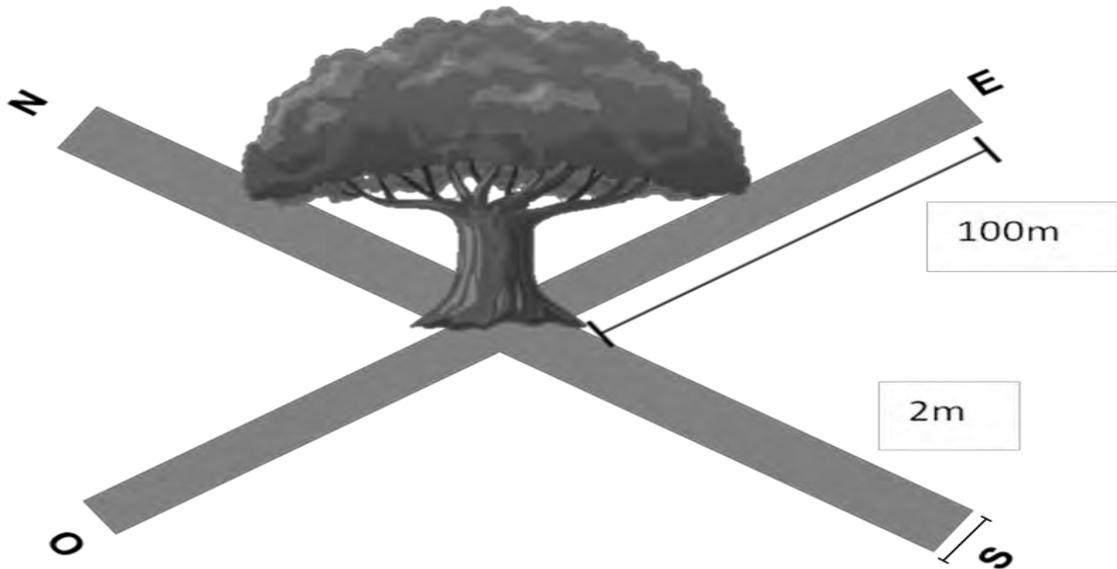


Figura 3. Diseño de muestreo de las semillas de *Swietenia humilis* a lo largo de cuatro transectos lineales de 100m de largo por 2m metros de ancho en dirección Norte, Sur, Este y Oeste.

Atributos y velocidad terminal de las semillas

En esta sección se evaluaron los atributos de las semillas relacionados con la carga alar y la velocidad terminal, con la finalidad de explorar la influencia del hábitat de procedencia sobre estos atributos y su relación con la capacidad de vuelo. Se utilizaron 866 semillas que constituyen una submuestra representativa del total de semillas dispersadas y colectadas en campo en el bosque conservado y en los fragmentos. Para cada una de las semilla se midieron los siguientes caracteres: longitud (mm) de la sámara (conjunto de la semilla más el ala), ala y semilla, así como ancho (mm) basal, medio y apical del ala (Fig. 4), y peso (g) de la sámara y de la semilla por separado. El registro de las dimensiones y peso de las semillas se realizó utilizando un vernier (Mitutoyo CD-6 CSX) y una balanza digital (Ohaus Adventurer-Pro) respectivamente.

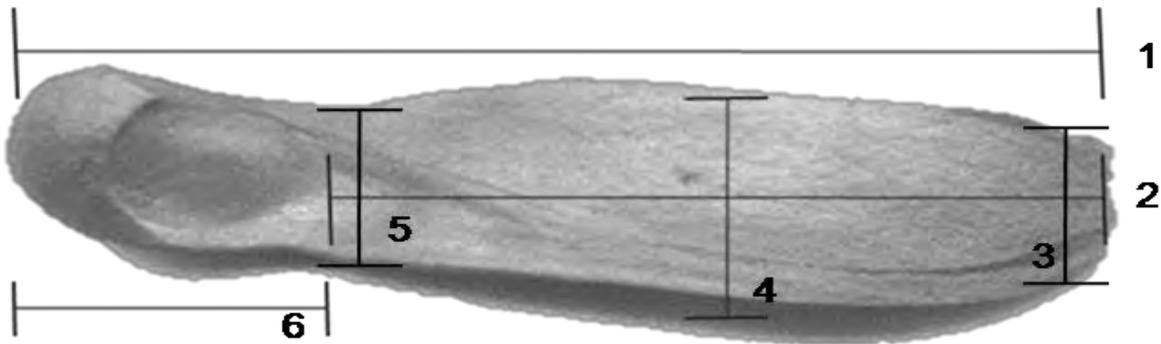


Figura 4. Dimensiones de las semillas de *Swietenia humilis*. Se midió 1) longitud total de la sámara, 2) longitud del ala, 3) ancho apical, 4) ancho medio, 5) ancho basal, y 6) longitud de la semilla.

Con base en las medidas obtenidas se calcularon el área del ala (mm^2) y la carga alar (g/mm^2). Para estimar el área del ala se utilizaron las medidas 2, 3, 4 y 5 (Fig.4). Específicamente se calcularon las áreas de dos trapecios ($A = \frac{(B+b).h}{2}$) contrapuestos en su base mayor utilizando la longitud del ala ($h/2$) y las dimensiones del ancho medio (B), apical (b) y basal (b') del ala. Luego se sumaron las áreas de los dos trapecios para obtener una aproximación del área total del ala. Posteriormente se calculó la carga alar de cada semilla (g/mm^2) con base en la relación del peso de la sámara (g) entre área del ala (mm^2).

Finalmente se estimó la velocidad terminal (m/s) de las semillas. La velocidad terminal se ha utilizado como un descriptor de las propiedades aerodinámicas de las semillas dispersadas por el viento. En general, la velocidad terminal se ha caracterizado y relacionado con la capacidad de dispersión de las semillas (Greene y Quesada, 2005), y su estudio se ha realizado sistemáticamente en ambientes cerrados libres de viento que reducen o evitan la turbulencia vertical (Green, 1980; Greene y Johnson, 1989; Greene y Johnson, 1990; Greene y Johnson, 1993; Greene y Quesada, 2005; Heydel et al., 2014).

La metodología implementada en esta sección consistió en dejar caer cada semilla ($n= 866$) en tres ocasiones desde una altura de 5m en el interior de un edificio libre de corrientes de aire. En cada ensayo se registró el periodo (tiempo en segundos) que iniciaba cuando la semilla en caída libre empezaba a girar y que finalizaba con el aterrizaje (Fig. 5).

En este período la velocidad de las semillas no varía y representa la velocidad terminal o tasa de descenso constante, que para cada semilla se calculó usando el promedio de los tres ensayos realizados por muestra.

Los atributos de las semillas relacionados con la velocidad terminal, y la velocidad terminal misma se agruparon por condición de hábitat con la finalidad de explorar (Pruebas de t) si las semillas de los fragmentos difieren de las semillas que se producen en el bosque conservado.

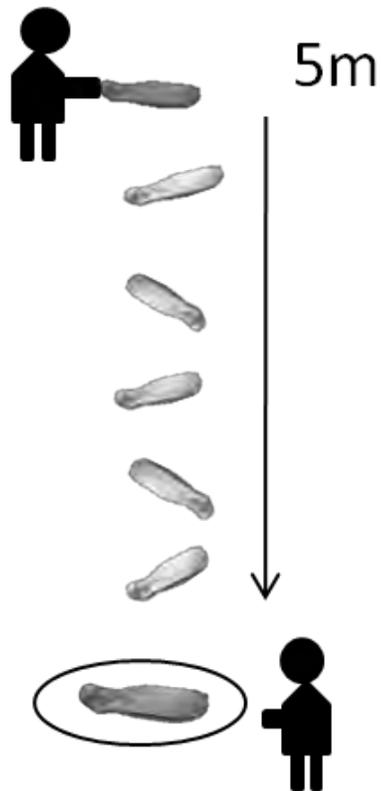


Figura 5. Esquema que ilustra el método utilizado para estimar la velocidad terminal de las semillas de *Swietenia humilis*. Las semillas se dejaron caer desde una altura de 5m en un ambiente sin corrientes de aire registrando la velocidad de descenso constante de cada semilla en tres ocasiones.

Curvas de dispersión de semillas

Con la finalidad de construir las curvas de dispersión de semillas primero se calculó la densidad de semillas en relación a la distancia al árbol fuente (número de semillas en cada metro a lo largo de cada uno de los cuatro transectos de 100m realizados a partir del árbol fuente). Se asumió que la distancia a la que se depositan las semillas dispersadas tiene una distribución log-normal y se calculó la mediana de la distancia (L = parámetro de la escala) y la desviación estándar del logaritmo de las distancias registradas (S = parámetro de la forma) (Greene et al., 2004). Los mismos parámetros se calcularon para la dispersión de semillas agrupadas por condición de hábitat (bosque continuo y fragmentos) y por orientación de transecto (Norte, Sur, Este y Oeste).

En segundo lugar y con base en los datos observados de densidad/distancia y con los valores estimados de los parámetros L y S se construyó la curva esperada de dispersión de semillas utilizando la función log-normal:

$$f(x) = \left[\frac{1}{\sqrt{2\pi}} * Sx^2 \right] e^{(-\ln(\frac{x}{L}))^2} / 2S.$$

Donde x es la distancia recorrida por cada semilla.

Con la finalidad de explorar la aptitud del modelo log-normal para describir los patrones de dispersión observados, se evaluó la correlación (i.e., Pearson, $p < 0.05$) entre los valores observados y esperados del número de semillas/distancia para los datos agrupados en bosque conservado y en fragmentos. También se realizó una prueba de Chi cuadrada para explorar si la dispersión de semillas es simétrica con respecto a la orientación. Es decir, si la dispersión tiene sesgos relacionados con la dirección (Norte, Sur, Este y Oeste) en la que ocurre y ello se refleja en un patrón de anisotropía.

Finalmente, para explorar el efecto del tipo de hábitat en la dinámica de dispersión se utilizó una prueba de Wilcoxon/Kruskal-Wallis (JMP 4.04., SAS, 2001), para contrastar la magnitud de los parámetros que describen las curvas de dispersión en el bosque conservado y en los fragmentos.

RESULTADOS

Caracterización de la dispersión de semillas en campo

En las dos condiciones de hábitat se colectaron un total de 3948 semillas dispersadas. De este total, 2101 semillas son del bosque continuo y 1847 corresponden a semillas de los fragmentos. Los datos de este muestreo indican una clara asimetría en el número de semillas que se dispersan hacia los cuatro puntos cardinales (Cuadro 1). El valor calculado de Chi cuadrada para las dos condiciones de hábitat ($X^2_{\text{Bosque Conservado}} = 289$, $X^2_{\text{Fragmentos}} = 291$) indica que la frecuencia observada de dispersión en las cuatro orientaciones difieren significativamente de la frecuencia esperada bajo el supuesto de dispersión simétrica proporcional ($\chi^2_{(3)} = 7.815$, $P = 0.05$). Es decir, que la dispersión de semillas en ambas condiciones de hábitat no es simétrica con relación a la orientación en la que ocurre.

En general y en ambas condiciones de hábitat se observó que las semillas se dispersan con mayor frecuencia hacia el este. También se observó (Cuadro 1) que en los sitios aislados pero no en el bosque continuo un importante número de semillas se dispersan en dirección norte.

Cuadro 1. Número de semillas colectadas en campo en dos condiciones de hábitat, bosque continuo y fragmentos. Se presenta la cantidad de semillas totales y agrupadas por condición de hábitat, población, árbol fuente y orientación (Norte, Sur, Este y Oeste). Arrollo careyes (AC), Arrollo Colorado (CC), Arrollo Hornitos y eje Central (S), Ranchitos (CR), San Mateo (SM), Juan Gil Preciado (JGP), (Punta Pérula (PP) y Santa Cruz (SC).

Condición	Población	Árbol fuente	Norte	Sur	Este	Oeste	Total por población
Bosque continuo	AC	3	124	133	110	93	460
	CC	3	30	120	83	78	311
	S	5	146	279	638	267	1330
Total por orientación			300	532	831	438	
Total por condición							2101
Fragmentos	CR	2	126	67	202	103	498
	SM	2	98	21	61	2	182
	JGP	2	75	21	24	36	156
	PP	3	42	22	134	31	229
	SC	2	274	154	252	102	782
Total por orientación			615	285	673	274	
Total por condición							1847
Número total de semillas colectadas			915	817	1504	712	3948

Atributos y velocidad terminal de las semillas

En esta sección se incluyeron un total de 866 semillas, 433 para cada una de las condiciones de hábitat. Los datos revelan que hay mayor variación en los atributos de las semillas (magnitud de la \pm D.E.) dispersadas en los fragmento en comparación con las semillas del bosque continuo (Cuadro 2). El área del ala, el peso de la sámara, la carga alar y la velocidad terminal, son caracteres que están directamente relacionados con la capacidad de vuelo de las semillas. Los resultados indican que las dimensiones de estos atributos son en general significativamente mayores ($P < 0.0001$) en las semillas de los fragmentos en contraste con las semillas del bosque continuo (Cuadro 3). Estos datos revelan que los atributos de las semillas se modifican marcadamente en los fragmentos aislados, y además que las semillas que se producen en esta condición son más grandes, pesadas y tienen mayor velocidad terminal que las semillas del bosque.

Cuadro 2. Atributos de las semillas agrupados en condición de hábitat y por población. Se incluye el promedio y la desviación estándar (\pm D.E.) de los atributos por hábitat. Arrollo careyes (AC), Arrollo Colorado (CC), Arrollo Hornitos y eje Central (S), Ranchitos (CR), San Mateo (SM), Juan Gil Preciado (JGP), Punta Pérula (PP) y Santa Cruz (SC). (*mm y **g).

Condición	Población	Longitud sámara *	Longitud ala *	Longitud semilla *	Ancho ala *	Área ala (mm ²)	Peso sámara **	Peso ala **	Peso semilla **	Carga alar (g/mm ²)
Bosque continuo	AC	82.3	59	23.3	23.1	1215.6	0.58	0.16	0.41	0.00047
	CC	83.7	60.8	22.9	22.8	1218.6	0.60	0.16	0.43	0.00047
	S	82.5	61	21.5	21.8	1185.5	0.57	0.15	0.41	0.00048
Promedio (\pm D.E.)		82.8 (4.8)	60.3 (4.5)	22.6 (1.4)	22.6 (1.6)	1206.6 (117.7)	0.58 (0.04)	0.16 (0.02)	0.41 (0.03)	0.00048 (0.000045)
Fragmentos	CR	97.4	71.7	25.6	22.6	1429.2	0.78	0.21	0.58	0.00056
	SM	83.1	59.8	23.3	23.2	1184.4	0.66	0.19	0.47	0.00059
	JGP	73.3	53.2	20.2	25	1160.4	0.60	0.17	0.43	0.00053
	PP	87.2	64.9	22.4	23.6	1319.6	0.66	0.18	0.48	0.00052
	SC	88.9	65.6	23.3	22.8	1305.6	0.64	0.19	0.45	0.00051
Promedio (\pm D.E.)		86 (10.3)	63.1 (7.9)	23 (2.6)	23.4 (1.6)	1279.8 (180.5)	0.67 (0.10)	0.19 (0.02)	0.48 (0.08)	0.00054 (0.000040)

Cuadro 3. Atributos de las semillas relacionados con la velocidad terminal, agrupados por condición de hábitat. Se incluye el resultado de la comparación (prueba de t) de los atributos entre tipo de hábitat.

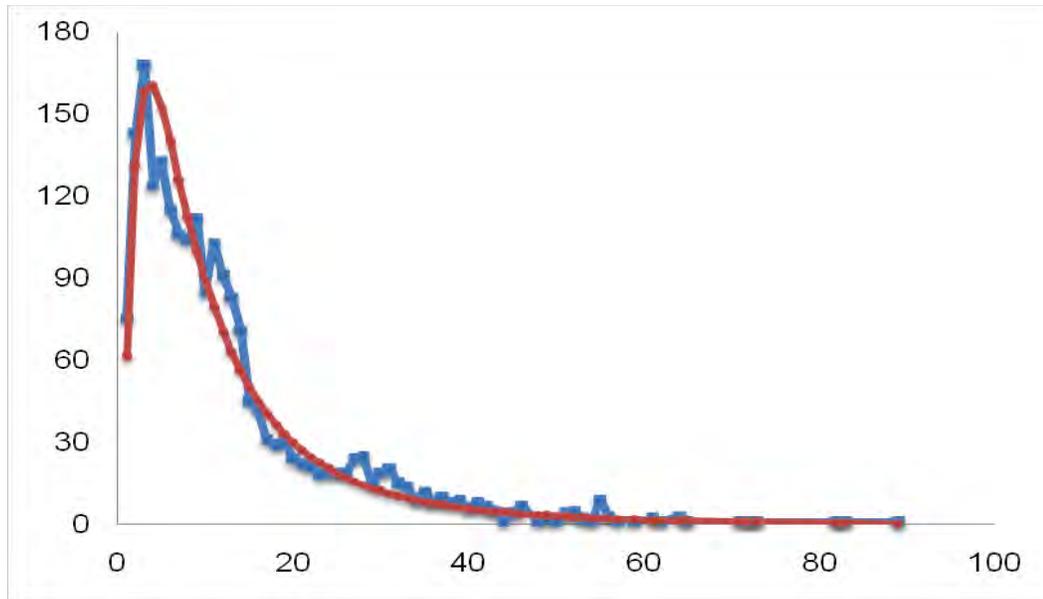
Atributos	Bosque conservado	Fragmentos	t	P
Área del ala (mm ²)	1206.56	1279.82	4.57	<0.0001
Peso de la sámara (gr)	0.58	0.67	9.53	<0.0001
Carga alar (g/mm ²)	0.00048	0.00054	5.92	<0.0001
Velocidad terminal (m/s)	1.27	1.37	5.60	<0.0001

Curvas de dispersión de semillas

Se registró la distancia de dispersión de un total de 1847 semillas de árboles aislados y 2101 semillas de árboles del bosque conservado. Las curvas de dispersión por condición de hábitat indican que la mayoría las semillas se depositan entre 0 y 25m de distancia del árbol fuente. El 90% y 86.3% de las semillas caen en este rango de distancia en los fragmentos y en el bosque conservado respectivamente. La distancia máxima de dispersión registrada fue de 100m (un solo caso) en los fragmentos y de 89m (un solo caso) en el bosque continuo (Fig. 6).

No. de semillas

Bosque conservado



Fragmentos

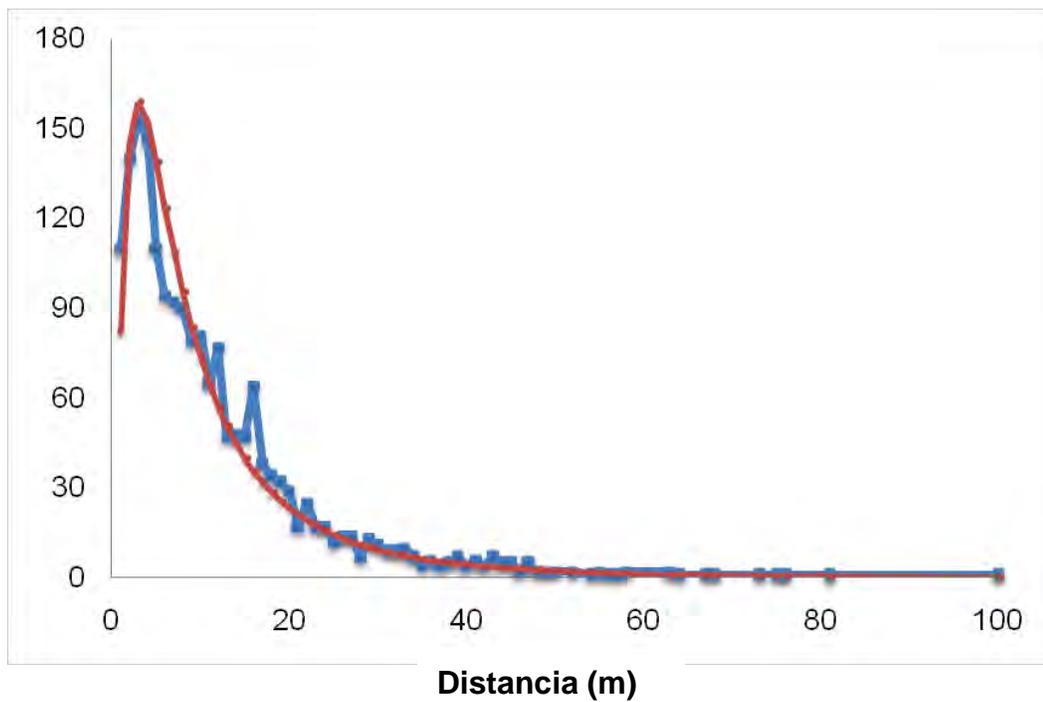


Figura 6. Curvas de dispersión de semillas en dos tipos de hábitat contrastantes, en bosque conservado (arriba) y en fragmentos (abajo). En ambas gráficas se muestran las curvas de dispersión observadas en campo (azul) y las esperadas bajo el modelo log-normal (rojo).

Las curvas de dispersión de semillas por orientación ilustran en general una clara anisotropía que está relacionada con la dirección en la predominantemente sopla el viento (Contreras et al., 2011) en la región de estudio (Fig. 7). En sentido amplio las curvas ilustran lo que se ha señalado ya cuantitativamente en el Cuadro 1.

En general se observó una correlación positiva ($r \geq 0.9$, $p < 0.001$) entre la distancia de dispersión observada y la esperada bajo el modelo log-normal. Lo cual señala que esta función es adecuada para describir y contrastar los patrones de dispersión observados. La distancia promedio [media acotada* (\pm D.E.) y mediana] de dispersión fue de 11.62m (± 11.09) y 8m para semillas de los fragmentos y de 12.72m (± 11.74) y 9m para semillas de árboles del bosque continuo (Cuadro 4). El análisis de la comparación de la dispersión entre hábitats (prueba de rangos de Wilcoxon/Kruskal-Wallis) muestra que la distancia a la que se dispersan las semillas en el bosque conservado no es significativamente mayor a la observada en los árboles aislados ($Z = 0.71$, $P = 0.355$).

*Media acotada: Consiste en calcular el promedio de los datos, excluyendo un porcentaje (ejem 20%) de los valores en el extremo superior e inferior.

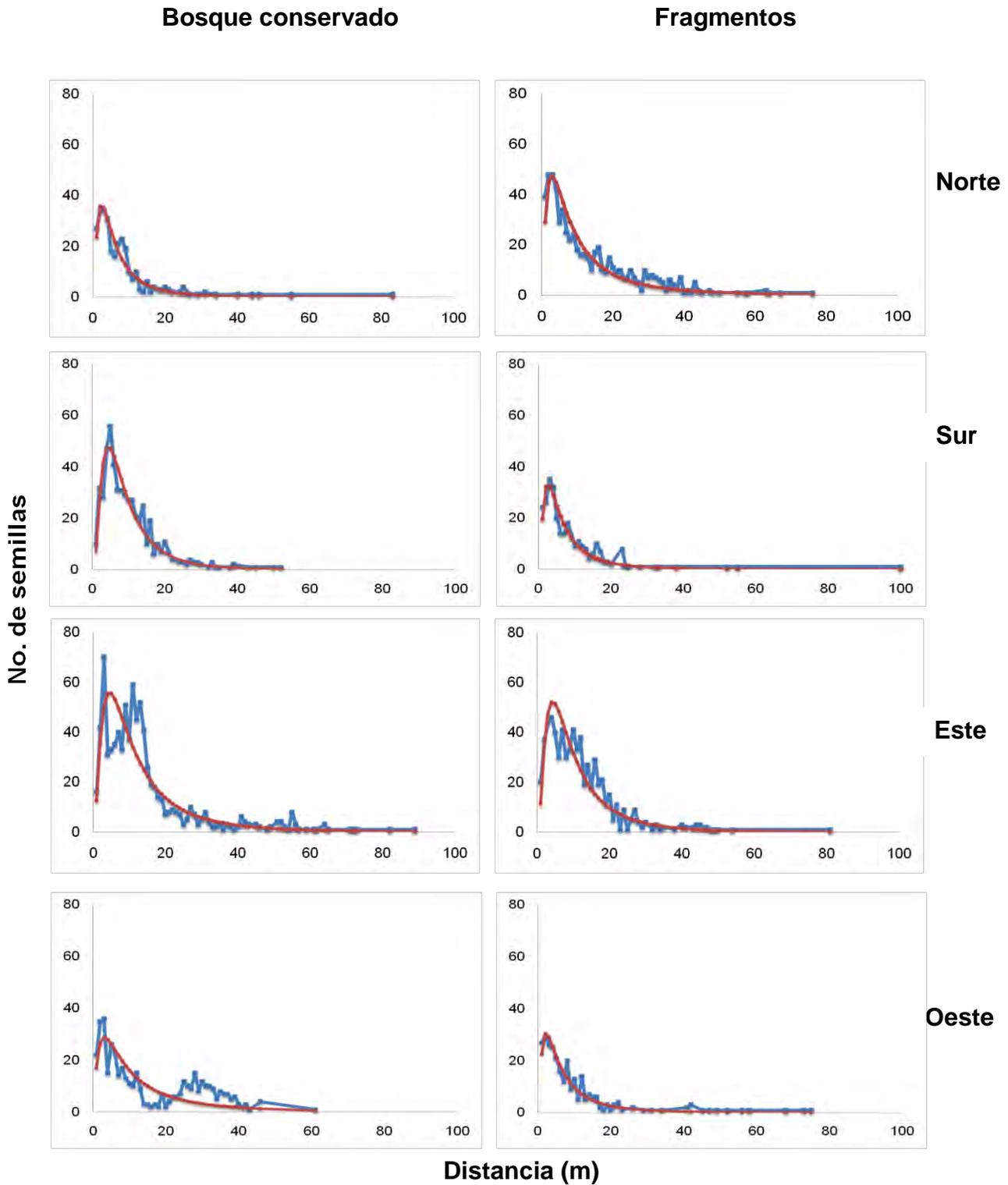


Figura 7. Curvas de dispersión de semillas por orientación (Norte, Sur, Este y Oeste), agrupadas en bosque conservado (izquierda) y en fragmentos (derecha). En azul se muestran la distancia de dispersión observada en campo y en rojo la dispersión esperada bajo el modelo Log-normal.

Cuadro 4. Estadísticos descriptivos de las distancias de dispersión (Media acotada (\pm D.E) y Mediana) y numero de semillas por condición de hábitat y por orientación (Norte, Sur, Este y Oeste) en condición de hábitat.

Condición	Media acotada (\pm D.E.)	Mediana	Número de semillas
Bosque Conservado	12.72 (11.74)	9	2101
<i>Norte</i>	8.27 (8.93)	6	300
<i>Sur</i>	10.14 (7.67)	8	532
<i>Este</i>	14.22 (13.17)	11	831
<i>Oeste</i>	10.14 (7.67)	8	438
Fragmentos	11.62 (11.09)	8	1847
<i>Norte</i>	13.64 (12.56)	9	614
<i>Sur</i>	8.49 (9.23)	6	285
<i>Este</i>	11.86 (9.58)	10	673
<i>Oeste</i>	9.71 (11.79)	6	275

DISCUSIÓN

Los resultados indican que la fragmentación del hábitat se correlaciona con un incremento en el peso y tamaño de las semillas, dicha modificación disminuye el tiempo que estas pueden permanecer en vuelo y ello se refleja en un incremento de la frecuencia con que las semillas se dispersan cerca del árbol fuente en los fragmentos.

Modificación de los atributos de las semillas

El incremento del tamaño y peso de las semillas de *Swietenia humilis* que se produce en ambientes fragmentados es una modificación fenotípica que probablemente es resultado de diversos factores físicos y bióticos que actúan de manera independiente o en combinación. Una posibilidad es que los árboles de los fragmentos experimenten condiciones ambientales donde la disponibilidad de recursos como luz, espacio y nutrientes no representan una restricción como probablemente si ocurre en el bosque conservado donde estas y otras variables ambientales son relativamente más limitadas. En estas condiciones, los árboles de los fragmentos liberados de dicha restricción podrían producir no solo más frutos sino además frutos con semillas más grandes que los árboles del bosque conservado. Diversos estudios han documentado asimetrías en la producción de frutos en ambientes contrastantes. Un ejemplo que ilustra esta situación es el de *Dinizia excelsa* un árbol tropical del Amazonas, donde se ha reportado que los árboles en ambientes fragmentados producen en promedio hasta tres veces más semillas que los árboles en el bosque continuo (Dick *et al.*, 2003), pero no frutos o

semillas más grandes. Una búsqueda sobre el tema indica que no hay reportes sobre la modificación de las dimensiones de frutos y semillas dispersadas por viento en ambientes fragmentados. Los resultados de esta sección indican que la modificación de los atributos de las semillas en los fragmentos se refleja no solo en los estimadores promedio, sino en la diferencia en la variación registrada (D.E. Cuadro 2) para cada atributo (en algunos casos del doble) en el bosque continuo vs los fragmentos.

Otro variable que podría explicar el cambio en los atributos de las semillas es la presión de la depredación de semillas. Los árboles del bosque, en contraste con los de fragmentos podrían experimentar una mayor presión de depredación y consumo de semillas por parte de enemigos naturales. Entre otros se pueden incluir depredadores de frutos, semillas y hongos patógenos que atacan a los frutos desde su iniciación hasta etapas posteriores de desarrollo. Se ha registrado que los árboles de *Swietenia humilis* (Rosas, manuscrito en proceso) del bosque continuo en Chamela presentan tasas de depredación de frutos por coleópteros que pueden afectar hasta el 50% del total de frutos iniciados. En contraste, los arboles de los fragmentos aislados rara vez presentan daño o depredación de frutos. Una observación semejante se ha registrado en el árbol tropical *Samanea saman*, donde la probabilidad de depredación de semillas por escarabajos fue significativamente mayor en las poblaciones continuas (30%) que en árboles aislados (20%) (Cascante et al., 2001). Bajo esta circunstancia es probable que la presión de selección asociada a la depredación de frutos/semillas en el bosque conservado esté relacionada con la maduración de frutos de tallas pequeñas. En contraste, la relajación de la depredación de semillas en los árboles aislados

podría relacionarse con la producción de frutos y semillas más grandes. Este es un tema que sin dudas representa un desafío de investigación relevante e interesante que puede contribuir a comprender las variables ambientales que determinan los atributos de las semillas y su dispersión.

Velocidad terminal de las semillas

La modificación del tamaño y peso de las semillas tiene consecuencias directas sobre la tasa de descenso y su capacidad para mantenerse en vuelo. Esta modificación asociada al aislamiento de los árboles se refleja en un incremento de 7.9% en la velocidad terminal de las semillas de los fragmentos. Es decir, las semillas más grandes y pesadas de los fragmentos tienen mayores velocidades terminales y por tanto se mantienen menos tiempo en vuelo. La variación en la forma, diseño y biomasa de las semillas dispersadas por el viento se ha relacionado con la capacidad de vuelo y de dispersión de las semillas. Dicha relación se ha estudiado contrastando semillas de especies (34 de 16 familias) de árboles tropicales (Augspurger 1986, 1988) y de especies (19) de la familia Asteraceae (Andersen 1993), por citar algunos ejemplos. Una conclusión general es que la variación interespecifica en peso y biomasa de los diferentes tipos de semillas puede variar entre 14 y 94%, mientras que la variación en la carga alar o en la tasa de descenso puede variar en ordenes de magnitud (11 a 126 %). Esta información indica que los atributos de las semillas pueden haber evolucionado debido a la selección sobre la capacidad de dispersión de las diferentes especies. Sin embargo, hasta donde se ha explorado en la literatura, no hay reportes de modificación intraespecifica de atributos de las semillas relacionada con la

fragmentación de los bosques tropicales, ni de sus consecuencias en la dispersión. La magnitud de la variación inter-habitat en las dimensiones y capacidad de vuelo de las semillas (aprox 8%) de *Swietenia humilis*, podría ser suficiente para limitar su capacidad de dispersión.

Curvas de dispersión de semillas

La mayor parte (80%) de los eventos de dispersión ocurren a distancias de 0 a 20m de los arboles fuente, pero también a mayores distancias (>50m) en ambas condiciones de hábitat. Estas distancias son relativamente menores pero concuerdan en general con lo reportado en estudios de dispersión de semillas en arboles de *Swietenia macrophylla* (80% de dispersión a 30m de árboles fuente y dispersión máxima a >60m ver Norghauer et al., 2011 y Álcala et al., 2014), que son más grandes y altos que los de *Swietenia humilis*. Lo cual podría explicar las diferencias de magnitud en la distancia de dispersión. Cuando se contrastaron los patrones de dispersión de semillas en campo, se advirtió que la distancia promedio en los fragmentos (11.62m) es 8.6% menor en contraste con la distancia de dispersión en el bosque conservado (12.72m). Esta diferencia es en escala lineal, semejante en magnitud a la recién mencionada modificación de la velocidad terminal de las semillas. Sin embargo, probablemente debido a que la evaluación de la dispersión en campo involucra la variación natural multifactorial (imposible de controlar) del proceso, esta divergencia no se ve reflejada en diferencias estadísticamente significativas entre las distancias de dispersión asociadas a las dos condiciones de hábitat.

Si la alteración de los atributos de las semillas se correlaciona con mayor frecuencia de dispersión cerca del árbol fuente, y ello resulta en un incremento de la mortalidad denso dependiente de plántulas (Janzen, 1970 y 1971), entonces la fragmentación del hábitat podría tener consecuencias negativas en el reclutamiento de nuevos individuos en estas condiciones (Rymer *et al.*, 2013). La extracción selectiva árboles de *Swietenia macrophylla* en el sureste Mexicano se asocia con baja capacidad de dispersión y con una elevada pérdida de semillas por depredación (Álcala *et al.*, 2014). Es decir, puntualmente la reducción de la dispersión puede tener consecuencias que afectan directamente el éxito reproductivo de los individuos remanentes en ambientes alterados. En el caso de *Swietenia humilis*, se puede plantear que la alteración de los patrones de apareamiento y la reducción de la diversidad genética que resultan de la fragmentación (Rosas *et al.*, 2011; Breed *et al.*, 2012; Quesada *et al.*, 2013) pueden afectar negativamente la probabilidad de establecimiento y el desempeño de la progenie que se produce en los fragmentos, donde la capacidad de dispersión de las semillas se ha reducido.

Es indispensable realizar estudios para comprobar las especulaciones y las ideas asociadas a estos planteamientos. Entre las estrategias que pueden visualizarse con este objetivo, sin duda es necesario confirmar con base en análisis genéticos de parentesco los patrones de dispersión de semillas en campo (en proceso), realizar experimentos donde se evalúe la relación entre densidad y mortalidad denso-dependiente de plántulas, así como contrastar el desempeño temprano de la progenie que se produce en las dos condiciones de hábitat. Para

realizar estos ejercicios en condiciones experimentales, se requiere germinar una muestra suficiente de semillas provenientes de ambas condiciones de hábitat. En este trabajo se han realizado ensayos de germinación cuya información es relevante en relación a las condiciones que permiten obtener una muestra lo suficientemente grande de plántulas, así como los parámetros indicadores de su desempeño.

CONCLUSIÓN

En este trabajo se encontró que los atributos de las semillas de los árboles de *Swietenia humilis* procedentes de los fragmentos se modifican en general incrementando su peso y su tamaño. Esta modificación de las semillas incrementa a su vez la velocidad de descenso, un atributo que determina su potencial de vuelo y que se correlaciona con la capacidad de dispersión. Conforme a esta observación, también se encontró que en comparación con el bosque conservado, las semillas de los fragmentos muestran una tendencia a dispersarse con mayor frecuencia cerca del árbol fuente. Las consecuencias de la modificación de la dispersión por viento en ambientes fragmentados no se conocen, sin embargo, la evidencia disponible permite suponer que los efectos de la fragmentación sobre los atributos de las semillas y su dispersión pueden impactar negativamente los primeros estadios de regeneración natural de esta especie amenazada.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, R., L. Ashworth, L. Galetto y M. A. Aizen. 2006. Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*. 9:968-980.
- Aguilar, R., M. Quesada, L. Ashworth y Y. Herrerias-Diego. 2008. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*. 17:5177-5188.
- Aizen, M. A., y P. Feinsinger 1994. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*. 75:330-351.
- Alcalá, R. E., R. L. Alonso y G. Gutiérrez-Granados. 2014. Seed shadow of *Swietenia macrophylla* remnant trees in a Mexican rain forest: Implications for forest management. *Botanica Sciences*. 92:599-605.
- Andersen, M. C. 1993. Diaspore morphology and seed dispersal in several wind-dispersed Asteraceae. *American Journal of Botany*. 80:487-492.
- Arizmendi, M. C., L. Márquez-Valdelamar y J. F. Ornelas. 2002. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. En: *Historia Natural de Chamela*. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 297-230.
- Asquith, N. M., J. Terborgh, A. E. Arnold y C. M. Riveros. 1999. The fruits the agouti ate: *Hymenaea courbaril* seed fate when its disperser is absent. *The Journal of Tropical Ecology*. 15:229-235.
- Augsburger, C. K. 1986. Morphology and dispersal potential of Wind- dispersed diaspores of Neotropical trees. *American Journal of Botany*. 73:553-363.

- Augsburger, C. K. 1988. Mass allocation, moisture content, and dispersal capacity of wind-dispersed tropical diaspores. *New Phytologist*. 108:357-368.
- Bacles C. F. E., A. J. Lowe y R. A. Ennos. 2006. Effective seed dispersal across a fragmented landscape. *Science*. 311:628.
- Bierregaard, R. O., y T. E. Lovejoy. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica*. 19:215-241.
- Breed, M. F., K. M. Ottewel, M. G. Gardner, M. H. K. Marklund, E. E. Dormontt y A. J. Lowe. 2013. Mating patterns and pollinator mobility are critical traits in forest fragmentation genetics. *Heredity*. 48:1-7.
- Breed, M. F., M. H. K. Marklund, K. Ottewell, M. G. Gardner, J. B. C. Harris y A. J. Lowe. 2012a. Pollen diversity matters: revealing the neglected effect of pollen diversity on fitness in fragmented landscapes. *Molecular Ecology*. 21:5955-5968.
- Breed, M. F., M. G. Gardner, K. M. Ottewell, C. M. Navarro y A. J. Lowe. 2012b. Shifts in reproductive assurance strategies and inbreeding costs associated with habitat fragmentation in Central American mahogany. *Ecology Letters*. 15:444-452.
- Bullock, J. M., K. Shea, O. Skarpaas. 2006. Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology*. 186:217-234.
- Bullock, J. M., y R. T. Clarke. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modeling the tail of the curve. *Acta Oecologica*. 124:506-521.
- Bullock, S. H., 2002. *Jacarantia mexicana* A. D. C. (Caricaceae). Bonete. En: *Historia Natural de Chamela*. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 155-158.

- Cain, M. L., B. G. Milligan y A. E. Strand. 2000. Long distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*. 87:1217-1227.
- Camara-Cabrales, L., y M. J. Kelty. 2009. Seed dispersal of Big-Leaf Mahogany (*Swietenia macrophylla*) and its role in natural forest management in Yucatan Peninsula, México. *Journal of Tropical Forest Science*. 21:235-245.
- Cascante, A., M. Quesada, J. A. Lobo y E. A. Fuchs. 2002. Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conservation Biology*. 16:137-147.
- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, S. Lavorel, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack y S. Diaz, 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405:234-242.
- Clark, J. S., M. Silman, R. Kern, E. Macklin y J. HillerRisLambers. 1999. Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests. *Ecology*. 80:1475-1494.
- Contreras, S. J. M., D. F. Greene y M. Quesada. 2011. A field test of inverse modeling of seed dispersal. *Botany*. 98:698-703.
- Corlett R. T., y I. M. Turner. 1997. Long-term survival in tropical forest remnants in Singapore and Hong Kong. En: *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*. Laurence W. F., y R. O. Bierregaard (eds). University Press. Chicago. Pp. 333-346.
- Cotler, H., E. Duran y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitios en el bosque tropical caducifolio. En: *Historia Natural de Chamela*. A. Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 17-22.

- Couses, R., C. Dytham, R. Law. 2008. Dispersal in plants: a population perspective. Oxford University Press. P. 221
- Dick, C. W., E. G. Etchelecu y F. Austerlitz. 2003. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. *Molecular Ecology*. 12:753-764.
- Dirzo, R., H. S. Yung, H. A. Money y G. Ceballos. 2011. Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation. Island Press. Washington, USA. Pp.4-408.
- Durán, A. E., P. Balvanera, E. Lott, G. Ségura, A. Pérez-Jiménez, A. Islas y M. Franco. 2002. Estructura, composición y dinámica de la vegetación. En: Historia Natural de Chamela. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 443-455.
- Ennos, R. A., 2001. Inferences about spatial processes in plant populations from the analysis of molecular markers. En: Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context. Silvertown, J. y J. Antonovics (eds). Blackwell Science. Oxford. Pp. 45-71.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 34:487-515.
- García-Oliva. F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. En: Historia Natural de Chamela, A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 3-10.
- Gentry, A. H., 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Journal Evolutionary Biology*. 15:1-84.

- Gentry, A., 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Seasonally Dry Tropical Forests. Bullock, S. H., H. A. Mooney y E. Medina (eds). Cambridge University Press. Pp.146-194.
- Ghazoul, J., y M. MacLeish. 2001. Reproductive ecology of tropical forest trees in logged and fragmented habitats in Thailand and Costa Rica. *Plant Ecology*. 153:335-345.
- Green, D. S., 1980. The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *American Journal of Botany*. 67:1218-1224.
- Greene, D. F., C. D. Canham, K. D. Coates y P. T. Lepage. 2004. An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology*. 92:758-766.
- Greene, D. F., y C. Calogeropoulos. 2002. Measuring and modeling seed dispersal of terrestrial plants. En: *Dispersal Ecology*. Bullock, J., R. Kenward y R. Hails (eds). Blackwell Press. Oxford. Pp. 3-23.
- Greene, D. F., y E. A. Johnson. 1989. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology*. 70:339-347.
- Greene, D. F., y E. A. Johnson. 1990. The aerodynamics of plumed seeds. *Functional Ecology*. 4:117-125.
- Greene, D. F., y E. A. Johnson. 1993. Seed mass and dispersal capacity in wind-dispersed diaspores. *Oikos*. 67:69-74.
- Greene, D. F., y M. Quesada. 2005. Seed size, dispersal and aerodynamic constraints within the Bombaceae. *American Journal of Botany*. 92:998-1005.
- Grime J. P., J. G. Hodgson, y R. Hunt. 1988. *Comparative plant ecology*. Unwind Hyman, London. Pp.742.

- Griz, L. M. S., y I. C. S. Machado. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 17:303-321.
- Grogan, J., y P. Barreto. 2005. Big-Leaf mahogany on CITES Appendix II: Big challenge, big opportunity. *Conservation Biology*. 19:973-976.
- Hamilton, M. B., 1999. Tropical tree gene flow and seed dispersal. *Nature*. 401:129.
- Herrera J. M., y D. García. 2010. Effects of Forest Fragmentation on Seed Dispersal and Seedling Establishment in Ornithochorous Trees. *Conservation Biology*. 24:1089-1098.
- Heydel, F., S. Cunze, M. Bernherdt-Romermann y O. Tackenberg. 2014. Long-distance seed dispersal by wind: disentangling the effects of species traits, vegetation types, vertical turbulence and wind speed. *Ecological Research*. 29:641-651.
- Higgins, S. I., R. Nathan y M. L. Cain. 2003. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal?. *Ecology*. 84:1945-1956.
- Howe H. F., 1984. Implications of seed dispersal by animals for tropical reserve management. *Biological Conservation*. 30:261-281.
- Howe, H. F., y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 13:201-228.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfias, y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemocoros en una selva cálido-húmeda de México. *Biotropica* 23:242-254.

- Janzen D. H., 1970. Herbivores and the number of species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104:501-528.
- Janzen D. H., 1971. The fate of *Scheelea* fruits beneath the parent tree: predispersal attack by bruchids. *Principles*. 15:89-101.
- Jara-Guerrero, A., M. De la Cruz y M. Méndez. 2011. Seed dispersal spectrum of woody species in South Ecuadorian dry forest; Environmental correlates and the effect of considering species abundance. *The Journal of Tropical Biology and Conservation*. 43:722-730.
- Jaramillo, V. J., A. Martínez-Yerízary y R. L. Sanford Jr. 2011. Primary Productivity and Biogeochemistry of Seasonally Dry Tropical Forests. En: *Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation*. R. Dirzo, H. S. Yung, H. A. Money y G. Ceballos (eds). Island Press. Washington. USA. Pp. 109-128.
- Jones, F. A., J. Chen, G. J. Weng y S. P. Hubbell. 2005. A genetic evaluation of seed dispersal in the Neotropical tree *Jacaranda copaia* (Bignoniaceae). *The American Naturalist*. 166:543-555.
- Lehouck, V., T. Spanhove, L. Colson, A. Adringa-Davis, N. J. Cordeiro, and L. Lens. 2009a. Habitat disturbance reduces seed dispersal of a forest interior tree in a fragmented African cloud forest. *Oikos*. 118:1023-1034.
- Lehouck, V., T. Spanhove, S. Demeter, N. E. Groot, y L. Lens. 2009b. Complementary seed dispersal by three avian frugivores in a fragmented Afromontane forest. *Journal of Vegetation Science*. 20:1110-1120.

- Linares-Palomino, R., A. T. Olivera-Filho y R. T. Pennington. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism, and Biogeography of Woody Plants. En: Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation, R. Dirzo, H. S. Yung, H. A. Money y G. Ceballos (eds.). Island Press. Washington, USA. Pp. 3-21.
- Lorts, C. M., T. Briggeman, y T. Sang. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. *Journal of Systematics and Evolution*. 46:396-404.
- Lott, E. J., 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region Jalisco, México. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*. 148:1-60.
- Lott, E. J., S. H. Bullock, y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica*. 19:228-235.
- Lott, E. J. 2001. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. En: *Historia Natural de Chamela*. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 89-102.
- Lowe, A. J., D. Boshier, M. Ward, C. F. E. Bacles, y C. Navarro. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity*. 95:255-273.
- Miranda, A., 2002. Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela. En: *Historia Natural de Chamela*, A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 359-368.

- Moran, C., C. P. Catteral, y J. Kanowski. 2009. Reduced dispersal of native plant species as a consequence of the reduced abundance of frugivore species in fragmented rainforest. *Biological Conservation*. 142:541-552.
- Nathan, R., F. M. Schurr, O. Spiegel, O. Steinitz, A. Trakhtenbrot y A. Tsoar. 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*. 23:638-647.
- Nathan, R., G. G. Katul, H.S. Horn, S.M. Thomas, R. Oren, R. Avissar, S.W. Pacala y S.A. Levin. 2002. Mechanisms of long-distance dispersal of seed by wind. *Letters to Nature*. 418:409-413.
- Nathan, R., y H. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*. 15:278-285.
- Noguera, F. A., J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada. 2002. Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 3-568.
- Norghauer, J. M., C. A. Nock y J. Grogan. 2011. The importance of tree size and fecundity for wind dispersal of Big-Leaf Mahogany. *Plos One*. 6:e17488.
- Ohkawara K., y S. Higashi. 1994. Relative importance of ballistic and ant dispersal in two diplochorous *Viola* species (Violaceae). *Acta Oecologia* 100:135-140.
- Ouborg, N. J., Y. Piquot y J. M. van Groenendael. 1999. Population genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology*. 87:551-568.

- Pescador-Rubio, A., A. Rodríguez-Palafox y F. A. Noguera. 2002. Diversidad y estacionalidad de Arthropoda. En: Historia Natural de Chamela. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 183-202.
- Quesada, M., F. Rosas, R. Aguilar, L. Ashworth, V. M. Rosas- Guerrero, R. Sayago, J. A. Lobo, Y. Herrerías-Diego y G. Sánchez-Montolla. 2011. Human Impacts on Pollination, Reproduction, and Breeding Systems in Tropical Forests Plants. En: Seasonally Dry Tropical Forests Ecology and Conservation. R. Dirzo, H. S. Yung, H. A. Money y G. Ceballos (eds.). Island Press. Washington, USA. p. 173-194.
- Quesada, M., Herrerías-Diego, Y. Lobo, J. A. Sánchez-Montoya, G. Rosas, F. y R. Aguilar. 2013. Long-term effects of habitat fragmentation on mating patterns and gene flow of a tropical dry forest tree, *Ceiba esculifolia* (Malvaceae: bombacoideae). American Journal of Botany. 100:1095-1101.
- Ramírez-Bautista, A., y A. García. 2002. Diversidad de la herpetofauna de la region de Chamela. En: Historia Natural de Chamela. A, Noguera, J. H. R. Vega, A. N. A. García y M. Quesada (eds). Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 251-256.
- Raybould, A. F., R. T. Clarke, J.M. Bond, R. E. Welters y C. Gliddon. 2002. Inferring patterns of dispersal from allele frequency data. En: Dispersal Ecology. Bullock, J. M., R. E. Kenward y R. Hails (eds). Blackwell Science. Oxford. Pp. 89-111.
- Rosas, F., M. Quesada, J. A. Lobo y V. L. Sork. 2011. Effects of habitat fragmentation on pollen flow and genetic diversity of the endangered tropical tree *Swietenia humilis* (Meliaceae). Biological Conservation. 144:3082-3088.

- Rosseto, M., R. Kooyman, W. Sherwin y R. Jones. 2011. Dispersal limitations, rather than bottlenecks or habitat specificity, can restrict the distribution of rare and endemic rainforest trees. *American Journal of Botany*. 95:321-329.
- Rymer, P. D., M. Sandiford, S. A. Harris, M. R. Billingham y D. H. Boshier. 2013. Remnant *Pachira quinata* pasture trees have greater opportunities to self and suffer reduced reproductive success due to inbreeding depression. *Heredity*. 73:1-10.
- Sánchez-Azofeifa., M. Quesada, P. Cuevas-Reyes, A. Castillo y G. Sánchez-Montoya. 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, México. *Forest Ecology and Management*. 258:907-912.
- Sánchez-Cordero V., y R. Martínez-Gallardo. 1998. Postdispersal fruit and seed removal by forest-dwelling rodents in a lowland rainforest in Mexico. *The Journal of Tropical Ecology*. 14:139-151.
- SAS. 2001. JMP User's Guide, release 4.0.4. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs, y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5:18-32.
- Schurr, F. M., W. J. Bond, G. F. Midgley y S. L. Higgins. 2005. A mechanistic model for secondary seed dispersal by wind and its experimental validation. *Journal of Ecology*. 93:1017-1028.
- Silva, M. G., y M. Tabarelli. 2001. Seed dispersal, plant recruitment and spatial distribution of *Bactris acanthocarpa* Martius (Arecaceae) in a remnant of Atlantic forest in northeast Brazil. *Acta Oecologica*. 22:259-268.

- Soons, M. B. 2006. Wind dispersal in freshwater wetlands: Knowledge for conservation and restoration. *Applied Vegetation Science*. 9:271-278.
- Soons, M. B., J. H. Messelink, E. Jongejans y G. W. Heil. 2005. Habitat fragmentation reduces grassland connectivity for both short-distance and long-distance wind-dispersed forbs. *Journal of Ecology*. 93:1214-1225.
- Sork, V. L., J. Nason, D.R. Campbell y J.F. Fernandez. 1999 Landscape approaches to historical and contemporary gene flow in plants. *Trends in Ecology and Evolution*. 14:219-224.
- Tackenberg, O., 2003. Modeling long distance dispersal of plant diaspores by wind. *Ecological Monographs*. 73:173-189.
- Thomas, J. R., D. J. Gibson y B. A. Middleton. 2005. Water dispersal of vegetative bulbils of the invasive exotic *Dioscorea oppositifolia* L. in southern Illinois. *The Journal of the Torrey Botanical Society*. 132:187-196.
- Trejo, I., y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*. 94:133-142.
- Uriarte, M., C. D. Canham, J. Thompson, J. K. Zimmerman y N. Brokaw. 2005. Seedling recruitment in a hurricane-driven tropical forest: light limitation, density-dependence and the spatial distribution of parent trees. *Journal of Ecology*. 93:291-304.
- Van der Pijl, L., 1982. *Principles of Dispersal in Higher Plants*. Springer-Verlag. New York.

White, G. M., D. H. Boshier, y W. Powell. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99:2038-2042.

Wikander, T., 1984. Mecanismos de dispersión de diásporas de una selva decidua en Venezuela. *Biotropica* 16:276-283.

Willson, M. F., A. K. Irvine y N. G. Walsh. 1989. Vertebrate dispersal syndromes in some Australian and New Zealand plant communities, with geographic comparisons. *Biotropica*. 21:133-147.

ANEXO 1. ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS BOSQUES TROPICALES ESTACIONALES SECOS (BTES) CON ÉNFASIS EN SU DISTRIBUCIÓN EN MÉXICO

Los bosques tropicales estacionales secos (BTES) o bosque tropicales caducifolios (BTC), se definen como ecosistemas típicamente dominados por árboles de hoja caduca (Sánchez-Azofeifa et al., 2009). Se caracterizan por presentar una marcada estacionalidad de época seca y una húmeda durante el año. La época seca dura de 4 a 6 meses, y durante este periodo la precipitación no excede los 100 milímetros; en esta época las plantas de los BTES se despojan de sus hojas caducas (Dirzo et al., 2011). En la época húmeda la vegetación se torna exuberante debido a que las plantas producen nuevas hojas; las lluvias duran de 6 a 8 meses, con un rango de precipitación mínima de 712mm y una máxima de 1650mm. Estos bosques presentan una temperatura media anual entre los 24 y 27°C. (Jaramillo et al., 2011). En la región de Chamela Jalisco, México la temperatura media anual es de 24.6 °C, la temperatura máxima es de 30°C y la mínima de 19.5°C. Los valores máximos de temperatura se presentan entre junio y septiembre y los mínimos entre abril y mayo. La precipitación media anual es de 788mm (García-oliva et al., 2002), y el 80% se concentra en los meses de máxima precipitación agosto y septiembre (Cotler et al., 2002).

Los periodos de sequía y humedad provocan que la vegetación se adapte a condiciones climáticas cambiantes, determinando de esta manera los patrones fenológicos tan distintivos de las plantas de estos bosques (Dirzo et al., 2011). Dicha estacionalidad ambiental representa una combinación única de desafíos

para la biota que habita en los BTES, y en consecuencia da lugar a una serie de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamientos especiales en plantas animales, hongos, organismos del suelo y probablemente microorganismos. La estacionalidad climática en conjunto con la estacionalidad de los organismos y sus funciones ecológicas, determinan los procesos del ecosistema (Productividad, agua, ciclo de nutrientes entre otros) que caracterizan los BTES (Dirzo et al., 2011).

Distribución de los BTES

Los BTES se distribuyen de forma dispersa y cubren aproximadamente el 42% de los bosques tropicales del planeta (Sánchez-Azofeifa et al., 2009). Estos bosques se encuentran mejor representados en la región Neotropical y el Caribe, y se pueden localizar importantes extensiones en Asia, África (Madagascar) y Oceanía (Dirzo et al., 2011). En los trópicos del nuevo mundo, los BTES se distribuyen desde el noroeste de México hasta el norte de Argentina y suroeste de Brasil en áreas separadas de diferente tamaño (Linares-Palomino et al., 2011). Algunos autores han señalado que cubren el 47% (656.195 kilómetros cuadrados) del área forestal en los Neotrópicos (García-Oliva et al., 2002).

En México el bosque tropical estacional seco, es conocido también como selva baja caducifolia, bosque caducifolio tropical y como bosque tropical seco. Ocupa el 31% de la superficie boscosa del país (García-Oliva et al., 2002). De acuerdo a Rzedowski, (1978-1990; en Trejo y Dirzo, 2000), los BTES en México cubrían cerca del 14% del territorio total (Aproximadamente 270,000 kilómetros cuadrados); sin embargo estimar una extensión y condición actual de estos bosques, resulta complicado e incierto; dada la confusión en la nomenclatura y clasificación de la vegetación (Trejo y Dirzo, 2000).

Los BTES en México se distribuye principalmente en la Costa del Pacífico y la Península de Yucatán. También cubren grandes extensiones continuas desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, siguiendo las vertientes de los Ríos de Santiago y Balsas y hacia la depresión central de Chiapas, a través del Istmo de Tehuantepec. Los BTES se distribuyen, también al sur de Tamaulipas, sureste de San Luis Potosí, norte de Veracruz noroeste de Querétaro, y una fracción de Campeche (Noguera et al., 2002).

Diversidad Biológica

Los BTES son importantes reservorios de alta diversidad biológica. Su diversidad de formas de vida y grupos funcionales de plantas y animales, así como una marcada concentración de especies endémicas se relacionan con una alta diversidad beta (Dirzo et al., 2011; Sánchez-Azofeifa et al., 2009). Es decir, que hay una alta tasa de cambio en la diversidad de especies entre diferentes comunidades de este ecosistema.

La diversidad florística de los BTES de México es alta y alberga un número considerable de especies endémicas, el 60% de las especies presentes en los BTES son exclusivas de México (Trejo y Dirzo, 2000). En la región de Chamela Jalisco, se han registrado 125 familias de plantas, estas familias son en general las más comunes para este tipo de bosques. Las familias con mayor número de especies son Leguminosae con 160 especies (14%), Euphorbiaceae con 94 especies (8.2%). Estas dos familias comprenden el 22.2% de toda la flora. Le siguen en importancia Compositae (62 especies), Gramineae (57 especies), Convolvulaceae (40 especies), Malvaceae (39 especies), Solanaceae (29 especies), Rubiaceae (29 especies), Acanthaceae (27 especies), Bromeliaceae (26 especies), Cucurbitaceae (23 especies), Verbenaceae (23 especies), Y Boraginaceae (22 especies) (Lott et al., 2002).

La flora de Chamela comprende 555 géneros. Los géneros con mayor número de especies son Ipomea (26), Tillandsia (17), Croton (16), Mimosa (13), Cyperus (13), Acalypha (13), Solanum (12), Lonchocarpus (12), Phyllanthus (11), Euphorbia (11), Cordia (11), Acacia (11), Senna (10). La flora de Chamela es

pobre en Pteridiofitas, con solo 13 especies de Helechos y plantas relacionadas (Lott et al., 2002).

La diversidad de formas de vida de plantas incluye arbóreas con una altura aproximada de 8 a 12 metros (Lott et al., 2002). Los árboles son componentes estructurales dominantes, junto con las cactáceas arborescentes comprenden tan solo 21.6% de la flora total (Durán et al., 2002). Las familias con más especies arbóreas son Leguminosae y Euphorbiaceae (Durán et al., 2002), seguidos de Anacardiaceae, Meliaceae, Bombacaceae, Fabaceae, Sterculiaceae, Ebenaceae, Elaeocarpaceae, Mimosaceae, Clusiaceae y Anacardiaceae (Quesada et al., 2011). Asimismo también hay formas de vida arbustivas, que comprenden el 20.7% de la flora del bosque de la región de Chamela (Durán et al., 2002), que son individuos leñosos con ramas o troncos desde o cerca de la base, o individuos de baja estatura y tallo sencillo. Las familias más representativas son Leguminosae, Euphorbiaceae, Malvaceae, Rubiaceae, Cactaceae, Compositae, Acanthaceae, Solonaceae (Quesada et al., 2011). Las formas epifitas y hemiepifitas incluyen 210 especies, lo que comprende al 18.2% de la flora (Durán et al., 2002); son representadas en las familias Bromeliaceae, Loranthaceae y Orchidaceae. En los BTES de la región de Chamela, hay también formas de vida como lianas y trepadoras, representadas en las familias Bignoniaceae, Asclepiadaceae, Compositae, Leguminosae, Discoraceae entre otras (Quesada et al., 2011).

Los BTES representan un gran valor natural por su diversidad y por poseer gran cantidad de especies endémicas (a nivel de género y especie) o exclusivas o más numerosas en áreas continentales. En los BTES de México casi un tercio de las especies de vertebrados, son endémicas, además presentan adaptaciones fisiológicas, ecológicas y de comportamiento, para afrontar la fuerte estacionalidad del clima. En los BTES de la región de Chamela albergan un importante diversidad de especies de fauna que participan en un sin número de procesos ecológicos, y ayudan a mantener el equilibrio de estos bosques. En el BTES de Chamela, setenta especies conforman el grupo de mamíferos terrestres y están agrupados en ocho ordenes, 21 familias y 59 géneros. El orden Chiroptera es el más numeroso con 34 especies, siete familias y 25 géneros, seguido de carnívora con 16, cuatro y 15 y por rodentia con 13, cuatro y 12 respectivamente. De las especies endémicas ocho son roedores, cuatro son murciélagos y el resto pertenecen al orden Didelphimorphida, insectívora, Carnívora y Lagomorpha (Miranda, 2002).

Los BTES presentan una gran diversidad de herpetofauna, la región de Chamela alberga 19 especies, 12 géneros y 5 familias de anfibios; así también 65 especies, 56 géneros y 22 familias de reptiles. El número de especies registradas en la región de Chamela, representa 6.6% de anfibios, 9.1% de reptiles y en conjunto, el 8.4% de la herpetofauna de México. De las especies de anfibios y reptiles reportadas en Chamela, 58 son endémicas de México, 38 se distribuyen solo en las costa del pacifico y tres de ellas solo se reconocen en los BTES de Chamela (Ramírez-Bautista y García, 2002).

El bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, se caracteriza por presentar un alto endemismo avifaunístico, con un 18% de especies presentes en este tipo de ambientes. En esta región se han registrado 270 especies de aves, distribuidas en 189 géneros, 51 familias y 21 órdenes. Algunas especies son endémicas como *Fropus cyanophygius*, *Deltarhynchus flammulatus*, *Cyanocorax sanblasianus* y *Vireo hypochryseus*; y por lo tanto, son particularmente sensibles a la degradación ambiental. Otras 20 son consideradas como endémicas o cuasiendémicas de México y presentan al menos parte de sus ámbitos de distribución dentro de las selvas secas del oeste del país (Arizmendi et al., 2002).

Pescador–Rubio et al., 2002, mediante un listado de especie reportan que se han registrado hasta ese año, 1877 especies de artrópodos en la región de Chamela. De estas, 14 especies corresponden a la clase Arachnida y 1863 a la clase Hexapoda. De los arácnidos, nueve especies de cinco géneros pertenecen al orden Acari, y una a Pseudoscorpiones y cuatro especies de dos géneros a Scorpiones. Las especies de Hexapoda están agrupadas en 15 órdenes, 121 familias y 969 géneros. El orden con mayor número de especies registradas es coleóptera con 739, siguiéndole Lepidoptera con 583, Hymenoptera con 257, Psocoptera con 116, Collembola con 66, Isoptera con 30, Orthoptera con 25, Trichoptera con 16, Mantodea con ocho, Hemiptera con siete, Blattaria y Diptera con seis, Embioptera con dos y Homoptera y Strepsiptera con una especie respectivamente.

Estado de conservación de los BTES

Los BTES son reconocidos como uno de los ecosistemas más amenazados del mundo, por las actividades productivas del hombre (Pescador-Rubio, 2002). La deforestación es la principal causa de destrucción de este tipo de ecosistemas, debido al establecimiento de áreas para usos en agricultura y ganadería, así como la explotación de los recursos del suelo y servicios que ofrecen estos bosques, para fines económicos por parte de las sociedades humanas.

La acelerada pérdida de cobertura vegetal de estos bosques ha ocasionado que en la actualidad, se encuentren restringidos en áreas pequeñas y aisladas. La disminución del área de estos bosques afecta principalmente a plantas y animales que requiere de áreas amplias y con disponibilidad de recursos y nutrientes. Esta destrucción del hábitat también afecta de manera negativa procesos ecológicos importantes para el mantenimiento de los ecosistemas, tales como la dispersión de semillas y la polinización (Quesada et al., 2011). En consecuencia la destrucción de los ecosistemas, está causando la desaparición / extinción local o regional, debido a que muchos de los organismos no son capaces de expandir sus poblaciones en áreas perturbadas (Sánchez-Azofeifa, 2009; Dirzo et al., 2011).

Además debido a la degradación gradual y continua de los BTES, estos ecosistemas pierden rápidamente su identidad y se convierten fisionómicamente y ecológicamente en asociaciones secundarias, como matorrales y pastizales, que limitan la regeneración del bosque original. Trejo y Dirzo (2000), mencionan que para ese año cerca del 30% total de los bosques tropicales es en México, fueron

alterados, convirtiéndolos en tierras de cultivo y en general para actividades agrícolas y estiman una tasa de deforestación anual de 1.4%. Para prevenir esta tendencia es necesario promover la conservación y un uso racional de este tipo de bosque (Pescador-Rubio, 2002). En particular es indispensable realizar estudios que ayuden a entender los efectos de la degradación de estos ecosistemas en su diversidad, estructura y funcionamiento.

(La literatura citada en esta sección, se incluye en la bibliografía).