

UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



SÍNDROMES DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN TRES COMUNIDADES DE BOSQUE MESÓFILO
DE MONTAÑA, EN LA ZONA CENTRO DE VERACRUZ

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN ECOLOGÍA TROPICAL

PRESENTA

TANIA LIZBETH VELÁZQUEZ ESCAMILLA

Comité tutorial:
Dr. Noé Velázquez Rosas
Dr. Juan Carlos López Acosta
Dra. Cecilia Díaz Castelazo

XALAPA, VERACRUZ

JUNIO 2016

El trabajo de investigación titulado: “Síndromes de dispersión de semillas en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña, en la zona centro de Veracruz.”, cuyos resultados se encuentran contenidos en esta tesis, fue realizado por Tania Lizbeth Velázquez Escamilla, como estudiante de la Maestría en Ecología Tropical, en el período agosto/2013-julio/2015 bajo la dirección del Dr. Noé Velázquez Rosas de la Universidad Veracruzana.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizados para tales fines en el futuro.

Tania Lizbeth Velázquez Escamilla

Nombre del estudiante

Candidato

Dr. Noé Velázquez Rosas

Nombre del tutor

Director

®2016

Tania Lizbeth Velázquez Escamilla

Derechos Reservados



UNIVERSIDAD VERACRUZANA
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El presente documento **Síndromes de dispersión de semillas en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña en la zona centro de Veracruz**, realizado por **Tania Lizbeth Velázquez Escamilla**, es aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de **Maestra en Ecología Tropical**.

Para ello, proponemos que el día 03 de junio del presente año, se realice el Pre-examen.

Xalapa, Ver., a 31 de mayo de 2016

COMITÉ TUTORIAL

Director: Dr. Noé Velázquez Rosas

Asesor: Dr. Juan Carlos López Acosta

Asesor: Dra. Cecilia Díaz Castelazo

SINODALES

Presidente (nombre y firma) Dra. María Cristina Mac Swiney González

Secretario (nombre y firma) Jorge Galindo González

Vocal (nombre y firma) Dra. Martha Bonilla Moheno

Ex hacienda Lucas Martín. Privada de Araucarias S/N, Col. Periodistas, C.P. 91019. Xalapa, Veracruz,
México. Tel. (52) (228) 8421700 Ext. Ext. 12644. Fax/Tel. (52) (228) 8108263.

Correo electrónico citro@uv.mx

Quiero dedicar este trabajo:

A mi esposo Xavier y a mi hijo Amaru quienes fueron mi mayor motivación para concluir este trabajo; sin su apoyo, amor y comprensión no hubiese podido lograrlo. Gracias por creer en mí, los amo con todo mi corazón.

Agradezco a:

A la Universidad Veracruzana y al Centro de Investigaciones Tropicales por prestarme las instalaciones para la realización de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo de la beca e maestría (agosto 2013-julio 2015) la cual me permitió subsistir para desarrollar esta investigación.

A los miembros del Comité Tutorial: Dr. Noé Velázquez Rosas, Dr. Juan Carlos López Acosta y Dra. Cecilia Díaz Castelazo por su tiempo, asesoría y conocimientos aportados para que este trabajo fuera más enriquecedor.

Al comité de lectores Dra. María Cristina Mac Swiney González, Dr. Jorge Galindo González y Dra. Martha Bonilla Moheno por su tiempo para revisar el manuscrito y mejorarlo con sus valiosas y atinadas observaciones.

Agradecimientos:

Debo agradecer de manera especial y sincera a mi tutor el Dr. Noé Velázquez Rosas por aceptarme como su alumna, por su asesoramiento, por los catorrazos, los sarcasmos, las bromas y los buenos consejos con los dirigió esta tesis. Porque sin esos buenos momentos no se hubiese logrado esta tesis. Gracias por ser un amigo cuando lo necesitaba y por creer en mi como investigadora. ¡Muchas gracias!

Quiero expresar también mis más sinceros agradecimientos a los miembros de mi comité tutorial: el Dr. Juan Carlos López Acosta por todas sus valiosas observaciones particularmente en la parte estadística de esta tesis; y a la Dra. Cecilia Díaz Castelazo por el tiempo, pero sobre todo por la paciencia de explicarme una y otra vez las redes de interacciones, muchas gracias eres un gran ser humano.

A todos en el Centro de Investigaciones Tropicales que me apoyaron cuando lo necesite. Misael por siempre ayudarme a poner el proyector, a Yurizan por ayudarme con toda esa parte engorrosa del papeleo administrativo, al Dr. Odilón por prestarme la balanza para pesar los frutos y siempre tener el tiempo para atender las necesidades del posgrado.

A los compañeros y buenos amigos del CITRO: Alushe, Mauricio, Samaria, Cesar, Luis, Melania, Elliza, y Cristian (que es del INECOL) gracias por fiestas, las piñatas, los pasteles, el ponche, las pláticas, el cariño. ¡Gracias en verdad por ser tan buenos amigos! Cristian particularmente quiero agradecerte por todo tu apoyo para el entendimiento de “R” que aún no le entiendo verdad, pero muchas gracias.

A Ivón quien fue una ayudante excepcional para la medición de los frutos.

A Iliana por siempre apoyarme en lo que necesitara, por acompañarme a campo, por pesar y medir frutitos y porque siempre tienes comentarios muy acertados, muchas gracias Ili.

A Valeria quién ha sido una amiga excepcional. Hemos pasado grandes momentos juntas, tienes un gran corazón como aquella noche en el Sodoma jajajajajajaja. Tienes un gran corazón, te quiero mucho.

A mi querida amiga Lupita: quiero agradecerte por quedarte hasta tarde pesando y midiendo frutos, por levantarte temprano para colectar frutos, por comer conmigo para discutir acerca de nuestros proyectos; por llevar los lonches que te tocaban tan ricos, por los consejos, por escucharme, por apoyarme, por ser mi planeadora de boda, por compartirme a tu familia, por las risas, las enseñanzas, las canciones durante los muestreos, las críticas, las fiestas, los bailes, el café, la miel, el baby shower y aaaaaaaa son muchas cosas, así que ¡muchas, muchas gracias!. Te quiero muchísimo.

A mi esposo Xavier y mi perra Kala quienes fueron acompañantes fieles de muestreo, por varios fines de semana y vacaciones.

A mis padres Xochitl y Felipe quiero agradecer su apoyo incondicional, sus consejos y todo lo que me han dado y enseñado. Mamá muchas gracias por cuidarme esos meses antes de que naciera Amaru tu compañía fue la mejor que pude haber tenido en esos momentos. Papá muchas gracias por preocuparte por mí y por tus consejos en mis crisis de pareja. ¡Los amo demasiado!

A mis hermanos Pável y Nayeli y no podía faltar a mi sobrina Johari por siempre estar presentes, aunque estemos lejos. ¡Los quiero muchísimo!

A la familia Arochi Arenas, quienes siempre están presentes en mi mente y en mi corazón y que sé que desde lejos nos piensan mucho, además, quiero agradecer por el poyo que nos dieron para realizar esta locura de mudarnos y cambiar de vida, muchas gracias. Los quiero mucho!!!

A Elizabeth, Luis Gerardo y Tonalli que siempre nos han apoyado desde que estamos aquí, y con quien tuve grandes conversaciones acerca del posgrado y siempre me animaron a seguir adelante. Gracias, los quiero!!!.

A los vecinos del Fraccionamiento Lucas Martín, Fabián, Gina, Mónica, Jorge, Claudia, Pollo, Karen, Romel, Elsa, Chucho, Paco y Chely por cuidar a Xavier durante mi estancia en Costa Rica, por ayudarnos siempre, por el apoyo incondicional, la amistad, los buenos momentos, las fiestas y parrandas hasta la madrugada y por todo su cariño el cual nos hace sentirnos en familia. ¡Los quiero mucho!

A Dra. Betsabé Ruiz. Muchas gracias por calmar a la fiera jijijijiji... por apoyarme con eso de los GLM jajajaja, y por querer tanto a mi bebe.

A mi querida amiga Diana “la tortuga” quien me concedió una llave maestra para acceder a muchos artículos desde mi hogar, que gracias eso pude realizar esta tesis. Te quiero mucho

A mi tío Carlos Velázquez quien me ofreció su casa para llegar a estas nuevas áreas y nos dio la oportunidad de establecernos con calma en estas tierras Veracruzanas.

A la familia Mesa Cárcamo quienes han sido nuestra familia desde que estamos en Veracruz, con quienes hemos aprendido muchas cosas y hemos pasado grandes momentos. ¡Los quiero mucho!

RESUMEN

Los bosques mesófilos de montaña (BMM) son comunidades vegetales diversas y heterogéneas, variabilidad que se ha asociado principalmente a los cambios en las condiciones climáticas y topográficas de los diferentes pisos altitudinales. Es sabido que las interacciones biológicas influyen en la estructura y composición de la vegetación, sin embargo, no se ha evaluado el papel de las interacciones como la dispersión de semillas en los cambios estructurales de estas comunidades. El objetivo de este trabajo fue caracterizar los síndromes de dispersión de semillas y la calidad de los frutos, para conocer cuáles son los principales grupos de dispersores en tres comunidades de BMM (Santuario, Cinco Palos y Martinica). Los síndromes de dispersión son el conjunto de adaptaciones de las diásporas y su asociación con su agente dispersor, los cuales permiten hacer generalizaciones acerca de la estructura de las comunidades vegetales para entender mejor su funcionamiento. Se colocaron 10 cuadros en cada sitio de 10x10 y se muestreo toda la vegetación leñosa con DAP \geq 2.5cm. Se colectaron entre 20-50 frutos, del 40% de las especies presentes en cada sitio de estudio y se determinaron las características morfológicas de estos para determinar su síndrome de dispersión. La ornitocoria fue el síndrome de dispersión más frecuente en las tres comunidades y el más importante basado en la abundancia de las especies. En Martinica el 57% de las plantas presentaron el síndrome ornitocoro y disminuyendo con la altitud de los sitios. Estructuralmente encontramos que a nivel dosel los síndromes con mayor porcentaje de especies fueron la sinzoocoria en Cinco Palos, la anemocoria en el Santuario y la ornitocoria en Martinica y a nivel sotobosque la ornitocoria predominó en los tres sitios. Los frutos con mayor peso seco, peso húmedo y azúcar se registraron en Martinica. En las tres comunidades de bosque mesófilo de montaña estudiadas la ornitocoria fue el síndrome de dispersión más abundante, sin embargo, su importancia relativa cambia en función de la densidad de las plantas y estratos. Esto remarca la importancia de las aves en la dispersión de semillas en estos bosques y su posible influencia en los patrones de distribución y reclutamiento de las especies vegetales.

ÍNDICE

| | Página |
|--|--------|
| INTRODUCCIÓN | 1 |
| ANTECEDENTES | 3 |
| Dispersión | 3 |
| Diáspora, | 4 |
| Fruto y semilla | 4 |
| Variabilidad en la calidad y forma de las diásporas | 5 |
| Importancia de la dispersión | 8 |
| Síndromes de dispersión | 9 |
| Patrones de dispersión | 14 |
| Bosque mesófilo de montaña | 15 |
| Composición y estructura | 16 |
| Dispersión de semillas en bosques mesófilos de montaña | 19 |
| JUSTIFICACIÓN | 21 |
| OBJETIVOS | 22 |
| HIPÓTESIS | 23 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 24 |
| Sitios de muestreo | 25 |
| MÉTODO | 28 |
| Muestreo de vegetación | 28 |
| Colecta de frutos | 28 |
| Análisis estadísticos | 30 |
| RESULTADOS | 33 |
| Composición y riqueza de la flora | 33 |
| Estructura de la vegetación | 34 |
| Composición de los síndromes de dispersión | 39 |
| Estructura de las redes planta-síndromes de dispersión | 40 |

| | |
|--|----|
| Importancia de los síndromes de dispersión a partir de su abundancia | 45 |
| Distribución de los síndromes en los estratos de vegetación | 46 |
| Morfología de frutos | 48 |
| DISCUSIÓN | 56 |
| Frecuencia de los síndromes de dispersión. | 56 |
| Distribución de los síndromes de dispersión en los diferentes estratos | 57 |
| Importancia de la ornitocoria en los bosques mesófilos de montaña | 59 |
| Variación en la calidad de frutos | 61 |
| CONCLUSIONES | 64 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 65 |
| ANEXOS | 82 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | Página |
|--|--------|
| Figura 1 Mapa de localización de los sitios de estudio | 25 |
| Figura 2 Forma en que se tomaron el largo y ancho de los frutos. | 29 |
| Figura 3 Riqueza de especies de las diez familias más importantes presentes en cada uno de los sitios de muestreo. | 34 |
| Figura 4 Valores de importancia relativa de la comunidad del Santuario del Bosque de Niebla | 35 |
| Figura 5 Diámetro a la altura del pecho de los tallos muestreados en cada una de las comunidades. | 36 |
| Figura 6 Valores de importancia relativa de la vegetación de Cinco Palos | 37 |
| Figura 7 Valores de importancia relativa de la comunidad de Martinica | 38 |
| Figura 8 Porcentaje de especies que presentan los diferentes síndromes de dispersión en cada una de las comunidades estudiadas | 39 |
| Figura 9 Red planta- síndrome de dispersión de semillas las tres comunidades en conjunto | 41 |
| Figura 10 Red planta-síndrome de dispersión de la comunidad de Santuario del Bosque de Niebla | 42 |
| Figura 11 Red planta-síndrome de dispersión de la comunidad de Cinco Palos | 43 |
| Figura 12 Red planta-síndrome de dispersión de semillas de la comunidad de Martinica | 44 |
| Figura 13 Valores de species strength o fuerza del síndrome de dispersión para toda la comunidad | 45 |
| Figura 14 Porcentaje de especies por síndrome de dispersión en los dos estratos de vegetación, dosel (A) y sotobosque (B). | 47 |
| Figura 15 Porcentaje de especies con frutos carnosos o secos en cada una de las comunidades estudiadas | 49 |
| Figura 16 Valores promedio (\pm error estándar) de peso húmedo (A), peso seco (B) y contenido de humedad (C) de las diásporas en las tres comunidades de muestreo. Las letras minúsculas encima de las barras indican diferencias significativas. | 50 |
| Figura 17 Valores promedio (\pm error estándar) del contenido de azúcar (A) y la relación largo-ancho (B) de las diásporas en las tres comunidades de muestreo. Las letras minúsculas encima de las barras indican diferencias significativas. | 51 |
| Figura 18 Valores promedio (\pm error estándar) del peso húmedo (A), peso seco (B), y contenido de humedad (C) de las diásporas de | 52 |

Hoffmannia excelsa en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas.

- | | | |
|-----------|---|----|
| Figura 19 | Valores promedio (\pm error estándar) de la relación largo-ancho (A) y del contenido de azúcar (B) de las diásporas de <i>Hoffmannia excelsa</i> en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas. | 53 |
| Figura 20 | Valores promedio de las variables peso húmedo (A), peso seco (B) y contenido de humedad (C) de las diásporas de la especie <i>Psychotria gaelottiana</i> en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas. | 54 |
| Figura 21 | Valores promedio de la relación entre largo y ancho (A) y el contenido de azúcar (B) de las diásporas de la especie <i>Psychotria gaelottiana</i> en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias | 55 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | Pagina |
|---|--------|
| Tabla 1 Características de las diásporas según su agente dispersor (Wilson y Traveset, 2000). | 7 |
| Tabla 2 Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas de Dansereau y Lems (1957) | 11 |
| Tabla 3 Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas de van der Pijl (1972) | 13 |
| Tabla 4 Resultados del esfuerzo de muestreo evaluado con el índice Chao1 para los tres sitios de estudio | 33 |
| Tabla 5 Características generales de las redes de dispersión de semillas | 40 |
| Tabla 6 Resultados de la prueba de chi-cuadrado en cada uno de los sitios | 46 |

LISTADO DE ANEXOS

- Anexo 1 Características de las diásporas para caracterizar el síndrome de dispersión
- Anexo 2 Listado de especies presentes en las tres comunidades
- Anexo 3 Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en el Santuario del Bosque de Niebla.
- Anexo 4 Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en la comunidad de Cinco Palos
- Anexo 5 Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en Martinica

INTRODUCCIÓN

La dispersión de semillas es un proceso dinámico que permite el transporte y la liberación de individuos fisiológicamente independientes hacia el hábitat ocupado por su progenitor o a la colonización a nuevos territorios (van der Pijl, 1972; Howe y Smallwood, 1982, Dirzo y Domínguez, 1986; Flores-Vindas, 1999), dando como resultado el establecimiento exitoso de nuevos individuos (Schupp *et al.*, 2010). Este proceso tiene un papel fundamental en el ciclo de vida de las plantas y es un elemento clave en el esclarecimiento de los patrones de distribución y abundancia de especies vegetales (Dalling, 2002). La dispersión de semillas permite mantener la diversidad de un área e interviene en la sucesión, la regeneración y la conservación de los ecosistemas (Wang y Smith, 2002).

En las últimas dos décadas el interés por la dispersión de semillas ha crecido, debido a su influencia en distintos en procesos ecológicos que explican su abundancia y distribución, así como los procesos evolutivos que determinan sus características (Schupp *et al.*, 2010). Conocer el proceso de dispersión de semillas representa un aspecto importante para la conservación de especies de plantas, debido a que permite el movimiento de estas bajo escenarios de presiones contemporáneas como: el cambio climático, el de uso de suelo y la extracción o invasión de especies. Por ello, es importante conocer la variabilidad morfológica y de calidad de las diásporas que exhiben las plantas en diferentes comunidades para su propagación, en particular la relacionada con la dispersión y los vectores disponibles (Bullock, 1995). Además, la dispersión representa uno de los aspectos funcionales de las comunidades (Casanoves *et al.*, 2011) y su estudio brinda elementos para entender la composición local de especies y su recambio espacial y temporal (Levin *et al.*, 2003).

Los estudios comparativos a nivel comunidad intentan conocer los cambios en estructura, composición, características morfológicas o funcionales de las especies que las componen, así como sus causas e implicaciones. Además, este tipo de estudios toman en cuenta las interacciones biológicas como la polinización y la dispersión de semillas cuya evaluación permite un mejor entendimiento de dicha disimilitud (Tabarelli *et al.*, 2003).

Los bosques mesófilos de montaña son una serie de comunidades localizadas principalmente en zonas montañosas donde las nubes se condensan causando lluvias abundantes, alta humedad y niebla durante gran parte del año (Hamilton *et al* 1995; Rzedowski, 1996). Estas comunidades vegetales presentan composiciones y estructuras muy contrastantes, siendo la altitud el principal eje de variación de los atributos de estas comunidades. Muchos autores consideran que la variación en la estructura y composición, en gradientes altitudinales, está asociada a los cambios en las condiciones climáticas y topográficas de los diferentes pisos altitudinales (Meave *et al.*, 1992; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Hamilton, 1995; Rzedowski, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Guariguata y Kattan, 2002; Velázquez *et al.*, 2002; Williams-Linera *et al.*, 2013; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera, 2014). Sin embargo, también se considera que la estructura de la comunidad vegetal es producto de las condiciones físicas locales y de las interacciones entre especies, como la dispersión de semillas (Ohmann y Spies, 1998).

El presente trabajo caracterizó los diferentes síndromes de dispersión a partir de características morfológicas de los frutos, en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña con estructura y composición contrastantes, para conocer los patrones de dispersión en estas comunidades y su relación con la composición y estructura de las comunidades vegetales.

ANTECEDENTES

Dispersión

La capacidad de las plantas para establecerse en un hábitat adecuado es un factor decisivo en la estructuración de las comunidades vegetales (Dalling, 2002). A lo largo del tiempo evolutivo, las plantas han adquirido mecanismos que incrementan la probabilidad de supervivencia de sus semillas y plántulas, las cuales son las etapas más vulnerables en su ciclo de vida (Harper *et al.*, 1970). Uno de estos mecanismos es la dispersión de semillas.

La dispersión ha sido definida como el movimiento unidireccional de un organismo que se aleja de su lugar de origen (Levin *et al.*, 2003); o como la separación de la diáspora (*e. g.* semilla o fruto) de la planta madre, usualmente por agentes como animales, viento, agua, o mecanismos explosivos intrínsecos (Howe y Smallwood, 1982; Wang y Smith, 2002). No obstante, Wang y Smith (2002) distinguen entre el proceso de dispersión y el ciclo de dispersión; el primero se refiere al mecanismo mediante el cual las semillas se mueven de la planta madre; el segundo está integrado por los siguientes procesos: remoción de las semillas de la planta madre, germinación y crecimiento de plántulas, el establecimiento de plantas adultas. En conjunto estas fases influyen en la disponibilidad de frutos y semillas de la siguiente generación.

Las semillas pueden dispersarse por una gran variedad de mecanismos, antes de llegar a su destino final. Dependiendo de la forma en que se mueva la semilla, la dispersión puede ser primaria o secundaria. La dispersión primaria ocurre cuando la diáspora es removida directamente de la planta o cuando ésta cae y posteriormente es removida del suelo. En último caso, la diáspora presenta estructuras adaptativas para ser dispersada por animales que forrajean en el suelo (Vander Wall, *et al.*, 2005). Cualquier movimiento posterior a este tipo de dispersión se le conoce como dispersión secundaria (Greene y Johnson, 1997; Bohning-Gaese *et al.*, 1999). En donde, la diáspora puede ser dispersada por el mismo mecanismo de dispersión primaria o por uno completamente diferente (*e. g.* el entierro de las semillas en las heces por escarabajos estercoleros; Andresen y Feer, 2005).

Diáspora

Se denomina diáspora a la unidad funcional de diseminación, independientemente de las partes que la integren (van der Pijl, 1972; Guàrdia, 2013). Las diásporas de muchas especies presentan estructuras adaptativas que aumentan su probabilidad de ser dispersadas lejos de la planta progenitora (Hughes *et al.*, 1994). Por ello, las unidades de dispersión pueden ser muy variadas abarcando una amplia diversidad morfológica y ornamentación de sus cubiertas. Estas unidades pueden ser esporas, semillas, frutos, estructuras vegetativas especiales, partes de la planta o incluso la planta entera (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991). El término diáspora (del griego: διασπορά= dispersión) permite evitar imprecisiones en la determinación de la estructura de dispersión de las especies vegetales (Chain 2005). Este término se encuentra en la literatura también como propágulo, gérmulo, mígrulo o disemínulo (van der Pijl, 1972; Flores-Vindas, 1999; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991). Existen dos ventajas principales para el uso del término diáspora: evita la necesidad de hacer análisis anatómicos para determinar el origen de las estructuras que funcionan como unidad de dispersión, que por lo general no es la meta de un trabajo ecológico; además, no es necesario el uso de muchos términos botánicos específicos para describir la diversidad morfológica de las estructuras de dispersión (Sólorzano, 1998; Chain, 2005).

Fruto y semilla

Dentro de la variedad de diásporas que se pueden dispersar, el fruto o la semilla son generalmente las estructuras vegetales que son dispersadas. Por lo que es importante definirlas para identificarlas de otras unidades de dispersión. El fruto se define como un ovario maduro, que contiene una o más semillas y que puede incluir partes florales accesorias (Benson. 1959). La pared del ovario del fruto maduro se convierte en el pericarpio, el cual puede ser suculento o seco (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991). Paralelamente, la pared puede ser dehiscente permitiendo que el fruto se abra para exponer o expulsar las semillas o indehiscente, desprendiéndose entonces junto con éstas (Benson, 1959). Los frutos se han clasificado a partir de sus caracteres más importantes tales como: el número de carpelos que los forman, la posibilidad de que se abran o no al madurar o su consistencia

carnosa o seca. Sin embargo, hasta el momento no existe una clasificación universal (Font Quer, 1982). El criterio más aceptado es aquel que los clasifica como simples (subdivididos a su vez en indehiscentes, dehiscentes y esquizocarpos), agregados y compuestos (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991)

La semilla es un óvulo maduro fertilizado (o desarrollado por partenocarpia) que posee un embrión, endospermo (no siempre presente) y cubiertas protectoras (testa y/o tegmen) (Gunn y Dennis, 1976). Las semillas presentan formas y tamaños diversos, la superficie de la cubierta puede ser lisa o esculpida (Benson, 1959). En algunas los tegumentos se alargan para formar un ala papirácea o translúcida (Niembro, 1983); mientras que en otras, están cubiertas por pelos aislados o agregados a manera de una masa algodonosa, también pueden tener un simple penacho de pelos o una excrecencia carnosa (arilo) del funículo o la placenta (Benson, 1959).

Variabilidad en la calidad y forma de las diásporas

Las plantas presentan una gran diversidad de formas y tamaños en las diásporas, siendo esto particularmente notorio en las semillas (Leishman *et al.*, 2000). Las características de tamaño y forma de las diásporas influyen en la probabilidad de ser dispersadas, depredadas, atacadas por patógenos, de enterrarse o de permanecer en una posición superficial y la posibilidad de que la plántula pueda o no enfrentar un ambiente hostil (Harper *et al.*, 1970).

Si la dispersión es un proceso ventajoso para las plantas, es razonable esperar que las diásporas presenten adaptaciones morfológicas (color, peso, tamaño, forma, presencia de apéndices y de material de reserva) que la faciliten (Wilson y Traveset, 2000) y que su variación esté claramente relacionada con su dispersión (Leishman *et al.*, 2000).

El tamaño y el peso de las diásporas de las angiospermas presenta una gran variación, por ejemplo, podemos encontrar semillas polvo de las orquídeas y de algunas especies saprofitas y parásitas, con tamaños aproximadamente $< 10^{-6}$ g (Harper *et al.*, 1970). Estas semillas son dispersadas principalmente por el viento (van der Pijl, 1972). En cambio, encontramos semillas muy grandes como las de los cocoteros las cuales están entre las más

grandes (*ca.* 10^4 g; Harper *et al.*, 1970). Este tamaño y las estructuras de protección favorecen su dispersión a grandes distancias (van der Pijl, 1972). Además, se ha observado que el peso promedio de las diásporas tiende a ser mayor en los bosques tropicales que en los bosques templados y subtropicales (Lord *et al.*, 1997).

Entre las adaptaciones morfológicas en las diásporas que aumentan la probabilidad de ser dispersadas se encuentran estructuras extraovulares y expansiones de la testa (van der Pijl, 1972). Por ejemplo, los vilanos y las brácteas, asociadas a la dispersión por aire, incrementan la resistencia en el viento y reduce la velocidad de caída. Igualmente, las diásporas consumidas por animales tienen apéndices o coberturas que son ingeridas (pulpa, arilos) y posteriormente expulsan las semillas (Wilson y Traveset, 2000; Harper *et al.*, 1970; Leishman *et al.*, 2000). Otras semillas tienen ganchos o adherentes que se pegan o enganchan al exterior de los animales (van der Pijl, 1972; Wilson y Traveset, 2000; Tabla 1).

Las plantas exhiben un amplio abanico de adaptaciones morfológicas para incrementar el éxito de dispersión por frugívoros (Revilla y Encinas-Viso, 2010). Por ejemplo, las plantas aumentan la cantidad de algún rasgo tal como el tamaño del fruto, la cantidad de pigmento, la longitud de pedúnculos, el desarrollo de pulpa, sustancias atrayentes, contenido de humedad, etc. (Revilla y Encinas-Viso, 2010). Sin embargo, dicho aumento tiene costos, es decir, se desvían recursos que pueden utilizarse para producir más frutos o semillas. Ciertas adaptaciones son más costosas que otras. Por ejemplo, supóngase que existe una cantidad fija de recursos por planta destinada a la producción de mesocarpo. Los frutos con mayor mesocarpo serán los más atractivos para los animales, sin embargo, el número de frutos que se pueden producir será menor (Revilla y Encinas-Viso, 2010). Estas estrategias están diseñadas para atraer al mayor número y variedad de dispersores posibles (Snow, 1971). Por ejemplo, en las comunidades boscosas de zonas templadas y en las del trópico se ha observado que las especies pioneras tienden a presentar semillas más pequeñas que las especies tolerantes a la sombra (Hammond y Brown, 1995; Hewitt, 1998). Esto puede ser una estrategia para asegurar una dispersión exitosa, aumentando el número de semillas por individuo y disminuyendo el tamaño de éstas (Smith y Fretwell, 1974).

McKey (1975) describe dos tipos de estrategias para competir por los agentes dispersores en plantas tropicales. 1) Modelo de baja inversión: las plantas invierten poco en semillas individuales, pero producen muchos frutos durante un largo periodo. Esto atrae a muchos y distintos animales oportunistas dispuestos a utilizar un recurso abundante, pero con limitaciones nutricionales. 2) Modelo de alta inversión: las plantas restringen la producción de frutos con semillas grandes y ricas en pulpa, limitando la dispersión por animales especializados y dispuestos a buscar este recurso con más nutrientes.

Tabla 1. Características de las diásporas según su agente dispersor (Wilson y Traveset, 2000).

| Agente dispersor | Características de la diáspora |
|---------------------------------------|--|
| <i>Dispersión por la planta misma</i> | |
| <i>Gravedad</i> | Indistinta |
| <i>Explosivos</i> | Vainas o cápsulas explosivas |
| <i>dehiscentes</i> | |
| <i>Contracción</i> | Diásporas con cerdas higroscópicas |
| <i>Dispersión abiótica primaria</i> | |
| <i>Agua</i> | Diásporas con cerdas, delgadas, diminutas o con tejido parecido al corcho resistente al hundimiento. |
| <i>Viento</i> | Diásporas diminutas, aladas, con plumas o en forma de globos que aumente la superficie y la resistencia a la caída |
| <i>Dispersión biótica primaria</i> | |
| <i>Hormigas</i> | Diásporas con eliosoma en la cubierta de la semilla |
| <i>Vertebrados (interna)</i> | Diásporas regularmente carnosas, con arilos o nueces |
| <i>Vertebrados (externa)</i> | Diásporas con ganchos o sustancias pegajosas para adherirse |

La calidad del fruto no solo puede variar entre especies sino también entre individuos, por ejemplo, generar diferencias en la composición de la pulpa como la cantidad de azúcar (Hubbell, 1980; McKey, 1975; Snow, 1971). La regulación adaptativa de los frutos y de las características de la semilla establece una relación de costo-beneficio entre la dispersión y el vigor de la plántula (Howe y Smallwood, 1982).

Importancia de la dispersión

Si la supervivencia de una especie dependiera solo del remplazamiento *in situ* de cada individuo que muere, sólo sería necesario que las semillas cayeran al suelo y dieran lugar a un nuevo individuo. Sin embargo, muchas especies están destinadas a la disminución de sus poblaciones y posteriormente a la extinción local, debido a su poca capacidad competitiva. (Harper *et al.*, 1970; Ozinga *et al.*, 2004). Por lo tanto, el desarrollo exitoso de las plántulas de estas especies depende de la posibilidad de escapar del ambiente inmediato de la planta madre. La dispersión brinda un mecanismo para llevar a cabo un recambio espacial y entre más frecuentemente ocurra el ciclo de invasión-colonización-supresión-extinción en cada especie, mayor es la importancia de la dispersión como mecanismo de escape y supervivencia (Harper *et al.*, 1970).

Se ha reconocido que la dispersión de semillas tiene un efecto sobre la estructura de la vegetación y sobre los patrones de diversidad y distribución espacial de las plantas (Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003; Clark *et al.* 2005; Connor y Parker 2005). Sin embargo, a pesar de que teóricamente se puede argumentar que la dispersión afecta la estructura de las comunidades, son limitados los trabajos que integran la información empírica dentro de modelos teóricos que evalúen la influencia de la dispersión en la estructura de las comunidades a largo plazo (Levin y Murrel, 2003). La presencia de una especie en un área determinada suele depender de su habilidad para llegar a ella, es por ello que, la dispersión es un fenómeno determinante de la distribución y estructura de la vegetación (Dirzo y Domínguez, 1986). Las dinámicas de dispersión de semillas que tienen las plantas influyen en procesos como la colonización de nuevos hábitats, lo que permite mantener la diversidad de un área, y tiene implicaciones en la sucesión, la regeneración y la conservación (Wang y Smith, 2002).

Existen tres hipótesis que explican las ventajas de la dispersión i) la hipótesis escape, también conocida como la hipótesis de Janzen-Connell, establece que uno de los principales beneficios de la dispersión es la posibilidad que tienen las semillas y plántulas de escapar de la mortalidad denso-dependiente que ocurre por el ataque de patógenos, la depredación

de semillas, la herbívora y la competencia intraespecífica entre plántulas, directamente debajo de la planta madre (Janzen, 1970; Connell, 1971); ii) la hipótesis de colonización, propone que los hábitats cambian con el tiempo y que la dispersión permite a una planta producir descendencia capaz de aprovechar ambientes abiertos menos competitivos, como las áreas perturbadas (Dirzo y Domínguez, 1986; Sánchez-Garfias *et al.*, 1991; Wenny, 2001) y así aumentar la probabilidad de colonizar nuevos sitios en el mismo u otros hábitats; iii) la hipótesis de la dispersión dirigida, la cual sostiene que las adaptaciones aseguran que las diásporas alcancen sitios específicos (no aleatorios) adecuados para el establecimiento y crecimiento de nuevos individuos (Howe y Samllwood, 1982; Howe, 1986; Shupp *et al.*, 1989). Estas ventajas no son mutuamente excluyentes y muchas plantas se benefician de más de una (Wenny, 2001).

Otra ventaja de la dispersión es la reducción de la competencia entre especies con requerimientos similares de recursos, lo que conlleva al mantenimiento de la diversidad (Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003). Dadas las limitaciones en la dispersión y el reclutamiento, las especies competitivamente inferiores pueden permanecer como fugitivas en áreas no ocupadas por las especies dominantes obteniendo mejores oportunidades de germinación y establecimiento (Guariguata y Kattan, 2002; Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003). Las diferencias en las características de las especies (como su habilidad competitiva en nuevos sitios colonizados) permiten potencialmente, la diferenciación de nichos, la coexistencia ecológica o evolutivamente estable y equilibrada de muchas especies (Levin *et al.*, 2003; Nathan y Muller-Landau, 2000).

Síndromes de dispersión

Las plantas han desarrollado diferentes estructuras morfológicas para facilitar la dispersión de sus semillas utilizando vectores bióticos y abióticos. Este conjunto de adaptaciones y su asociación con el agente dispersor se conocen como síndromes de dispersión (van der Pijl, 1972; Guariguata y Kattan, 2002). Los síndromes de dispersión dan una idea general sobre la naturaleza de las interacciones entre plantas y animales presentes en una comunidad, lo que sugiere condiciones a largo plazo, bajo las cuales las especies vegetales y animales ha

evolucionado (Howe y Westley, 1997; Loiselle y Dirzo, 2002). Además, si se examina la distribución proporcional de las plantas entre los distintos síndromes, se pueden hacer generalizaciones acerca de la estructura de las comunidades vegetales y comprender mejor su funcionamiento (Howe y Westley, 1997; Loiselle y Dirzo, 2002). Sin embargo, la identificación de los síndromes solo tiene un valor predictivo, de manera que son útiles solamente como herramienta general de organización, su determinación no sustituye el estudio del proceso de dispersión (Howe y Smallwood, 1982).

El estudio de la dispersión ha tenido de manera general la finalidad de explicar el valor selectivo de algunos atributos morfológicos en las diásporas (Ridley, 1930; van der Pijl, 1972). No obstante, la presencia de una estructura para la dispersión, no puede predecir inequívocamente el proceso de dispersión por un determinado agente biótico o abiótico (Howe y Smallwood, 1982). Es por ello, que existen clasificaciones de síndromes de dispersión en las que su determinación se basa en la morfología de las diásporas *per se*, y no en el supuesto agente dispersor. Una de estas clasificaciones es la propuesta en 1982 por Lejoly y Mandango (Gordon, 1998), basada en la presencia de marcas y apéndices sobre la superficie de las diásporas. Otra clasificación fue propuesta en 1957 por Dansereau y Lems (Tabla 2), en el que los tipos de diásporas se distinguen de acuerdo con las estructuras aparentes para la dispersión. Esta categorización no toma en cuenta ni los agentes, ni las adaptaciones a cualquier medio de dispersión, es decir, no intenta explicar el valor adaptativo de las diásporas. Por el contrario, establece que no hay correlación obligada entre forma y la función.

Tabla 2. Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas de Dansereau y Lems (1957)

| Tipo básico de dispersión | Síndrome | Descripción de las diásporas |
|---|-----------------|--|
| Autocoria | | |
| Diásporas que no presentan ninguna adaptación obvia para la dispersión por un agente externo | Auxocoria | Depositadas por la planta madre y sin mecanismos de expulsión. |
| | Balocoria | Expulsadas con fuerza de la planta madre. |
| | Barocoria | Caracterizadas por su peso y la carencia de alguna otra estructura. |
| | Esclerocoria | Similares a las de barocoria, pero de menor peso. |
| | Semacoria | Expulsadas por movimientos oscilantes de la planta madre |
| Heterocoria | | |
| Diásporas que presentan apéndices, o que son extremadamente ligeras, o que están provistas con capas carnosas exteriores. | Acantocoria | Con espinas, ganchos o cerdas |
| | Ascocoria | De baja densidad |
| | Ciclocoria | De forma esférica y voluminosa debido a las estructuras accesorias que la componen |
| | Esporocoria | Muy diminutas |
| | Ixocoria | Con superficie viscosa o glandular |
| | Pogonocoria | Con apéndices plumosos, pelos, crestas |
| | Pterocoria | Con apéndices alados escariosos |
| | Sacocoria | Dentro de una cubierta delgada |
| | Sarcocoria | Con capas externas suaves y carnosas |

El sistema más utilizado para determinar los síndromes de dispersión está basado en el agente o vector, típicamente inferido de la morfología de la diáspora (van der Pijl, 1972; Tabla 3). Cada una de las clases de este sistema está relacionada con un vector de dispersión biótico o abiótico y algunas de las clases se encuentran a su vez subdivididas según las características del agente dispersor. Las especies con síndromes de dispersión abióticos incluyen a las plantas que pueden ser dispersadas por aire, por agua (van der Pijl, 1972) o por mecanismos propios de la planta (Chamber y Mac Mahon, 1994). Por otro lado, las especies con síndrome de dispersión biótica o zoocoria, incluyen a todas las plantas cuyas diásporas son movidas por animales. Los animales pueden adquirirlas de forma pasiva (por ejemplo, diásporas con ganchos que se adhieren al pelo o plumas de los animales) o de forma activa cuando alguna parte de la diáspora es el objeto de forrajeo de frugívoros o granívoros (Andresen, 2000).

Las clasificaciones de diásporas basadas en sólo una o dos características visibles como la de Dansereau y Lems (1957) son demasiado simples para su uso en ecología, además de que descuidan características como el color, el sabor, el olor y la función real (van der Pijl, 1972). Sin embargo, no todos los estudios ecológicos sobre la dispersión tienen como objetivo determinar el agente dispersor, es por eso que las clasificaciones de síndromes de dispersión permiten obtener patrones de dispersión y realizar comparaciones entre ambientes y taxones (Dansereau y Lems, 1957).

Tabla 3. Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas de van der Pijl (1972)

| Agente o vector | Síndrome de dispersión |
|--------------------------------|--|
| Abióticos | |
| Viento | Anemocoria |
| Agua | Hidrocoria |
| Dispersión por la planta misma | Autocoria |
| Dispersión por peso | Barocoria |
| Bióticos | |
| Hormigas | Mimercoria |
| Moscas, estercoleros, etc. | Dispersión por invertebrados |
| Mamíferos | Mamalocoria |
| | Exzoocoria (diásporas llevadas en el exterior del cuerpo) |
| | Sinzoocoria (las diásporas son llevadas a otro sitio para consumirlas, pero son olvidadas) |
| | Endozoocoria (el fruto con semillas es consumido) |
| Murciélagos | Quiropterocoria |
| Aves | Ornitocoria |
| | Exzoocoria (diásporas llevadas en el exterior del cuerpo) |
| | Sinzoocoria (las diásporas son llevadas a otro sitio para consumirlas, pero son olvidadas) |
| | Endozoocoria (el fruto con semillas es consumido) |
| Reptiles | Saurocoria |
| Peces | Ictiocoria |

Patrones de dispersión

El rango de mecanismos de dispersión de las plantas varía de lugar a lugar. La frecuencia de los distintos modos de dispersión difiere entre sitios húmedos y secos tanto en escala local como continental (Bullock, 1995). De manera general, las plantas dispersadas por viento son más comunes en hábitats secos, mientras que las especies dispersadas por animales (aves o mamíferos) son más frecuentes en hábitats húmedos (Martínez-Orea *et al.*, 2009). Por ejemplo, es sabido que el 75% de las plantas en bosques húmedos y lluviosos neotropicales que producen frutos carnosos, son dispersadas por animales frugívoros (aves y mamíferos principalmente) (Howe y Smallwood, 1982), lo cual es mayor a lo observado en las zonas templadas (Jordano, 1992). En cambio, en zonas áridas es común encontrar especies con diásporas pequeñas con presencia de alas, comas o vilanos, por lo general ligeras y cuyo vector de dispersión es el viento (Gentry, 1982).

Además, se ha observado que el tamaño de la planta y la forma de crecimiento muestran algunas correlaciones con el modo de dispersión (Wilson y Traveset, 2000). Por ejemplo, el 70% de las especies leñosas y epífitas de los bosques tropicales tienen propágulos ornitocoros, con los porcentajes más altos en el dosel y subdosel (Martínez *et al.*, 2009). Esto concuerda con lo descrito para la vegetación de bosque lluvioso en la región de Chiloé, Chile, donde el 70% de los árboles, el 59% de los arbustos y 72% de epífitas y lianas presentan el síndrome ornitocoro (Armesto y Rozzi, 1989). En cambio, los árboles de dosel, los emergentes y las lianas de bosques secos, suelen ser dispersados por el viento (Gentry, 1982); lo cual es común en las especies que necesitan de mucha luz para germinar y crecer. En la Sierra de Manantlán, Mex., a los síndromes de dispersión entre las formas biológicas de las plantas muestra que los árboles presentan mayor endozoocoria, los arbustos barocoria y las enredaderas anemocoria (Vázquez y Givnish, 1998). La endozoocoria en general es mayor en el bosque de niebla que en bosques caducifolios en donde disminuye la humedad y cambia la composición de especies (Vázquez y Givnish, 1998).

Algunos estudios han demostrado ciertos patrones de dispersión de semillas en diferentes gradientes altitudinales, por ejemplo, han encontrado que en la vegetación andina de la

región central de Chile (2,100 y 3,700 msnm), existe un aumento significativo en síndromes abióticos de dispersión conforme aumenta la altura, lo cual es debido principalmente a la disminución de vertebrados en mayores altitudes (Cavieres, *et al.*, 1999). En esta región, la anemocoria es el síndrome mejor representado en todos los niveles altitudinales; sin embargo, no muestra ninguna tendencia con la altitud. Otro ejemplo, es un estudio realizado en la Sierra de Manantlán, Mex., entre los 1,500-2,500 msnm, el cual mostró que la proporción de especies con endozoocoria incrementa con la altitud, mientras que la proporción de especies pterocorías y exzoocorías disminuye (Vázquez y Givnish, 1998). Este resultado refleja la hipótesis de eficacia de la endozoocoria como mecanismo dispersor de semillas, el cual menciona que la endozoocoria representa una ventaja en bosques tropicales y en localidades lluviosas para los frugívoros que requieren de una proteína de subsidio brindada por los insectos (Givnish, 1998).

Bosque mesófilo de montaña

El bosque mesófilo de montaña (BMM; Miranda, 1947), también conocido como bosque de niebla o bosque tropical húmedo de montaña (Rincón, 2007), engloba a una serie de comunidades vegetales que se localizan en las regiones montañosas de México, donde las nubes se condensan causando lluvias abundantes, alta humedad y niebla durante gran parte del año (Hamilton *et al.*, 1995; Rzedowski, 1996). Se distribuye en 20 estados del país de forma discontinua en los sistemas montañosos (Villaseñor, 2010); obedeciendo a condiciones particulares de altitud, humedad y temperatura, presentes en las laderas de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, así como en ciertas zonas de Chiapas, Guerrero, Jalisco y Michoacán (García-Franco *et al.*, 2008).

Este tipo de vegetación muestra una elevada heterogeneidad tanto florística como estructural, lo que dificulta su delimitación clara con respecto a otros tipos de vegetación (Villaseñor, 2010). Además, altitudinalmente las comunidades de BMM presentan grandes variaciones en las condiciones ambientales a distancias relativamente cortas, lo que provoca comunidades vegetales heterogéneas en composición, fisonomía, estructura y atributos foliares (Williams-Linera *et al.*, 2013, Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), e influye en

los patrones de diversidad de la biota; así el bosque tiene altos niveles de recambio de especies de un sitio a otro (Williams-Linera, 2012).

Composición y estructura

Se ha documentado que en BMM de México existen alrededor de 6,790 especies de plantas distribuidas en 1,625 géneros y 238 familias (Villaseñor, 2010). Este número de especies representa al 82% de las familias, 52% de los géneros y 10 % de las especies reportadas para la flora de todo México (Villaseñor, 2003, 2004). Además, se han registrado 2,361 especies endémicas que integran este tipo de vegetación, lo cual constituye el 20.3% de la flora endémica de México (Villaseñor, 2010), esto refleja la importancia que tienen estas comunidades vegetales como un reservorio de una gran variedad de especies vegetales.

Los bosques mesófilos de montaña se caracterizan principalmente por presentar a nivel de dosel una composición de especies donde predominan árboles caducifolios de clima templado (de afinidad holártica), por ejemplo liquidámbar (*Liquidambar*), encinos (*Quercus*), hayas (*Fagus*) y pinos (*Pinus*), mientras que el sotobosque se conforma por especies de afinidad neotropical perennifolias, como por ejemplo arbustos de las familias Acanthaceae, Rubiaceae y Myrsinaceae, y en las copas de los árboles abundan las epífitas de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae y Araceae (Challenger, 1998; Rzedowski, 2006).

Particularmente los bosques mesófilos de montaña en el estado de Veracruz cubren aproximadamente 135,271 ha y se han registrado aproximadamente 2,028 especies de plantas (Castillo-Campos *et al.*, 2011). Presentan un límite altitudinal inferior de 900 y superior alrededor de 2300 (Castillo-Campos *et al.*, 2011). En particular, el bosque de mesófilo de montaña veracruzano está representado por remanentes, los cuales están inmersos en un paisaje compuesto por campos agrícolas, potreros, cafetales y asentamientos humanos (Williams-Linera, 1993; Williams-Linera, 2013). Debido a su intensa perturbación (cambio de uso del suelo, extracción de especies) su distribución en el

estado se encuentra restringida a cañadas o barrancas protegidas del viento y de la insolación, y es común que descienda hasta la orilla de arroyos y ríos.

La franja de bosque mesófilo de montaña en la zona centro de Veracruz se encuentra entre 1200-2100 msnm en lomeríos con suelos volcánicos, con gran heterogeneidad topográfica y ambiental (García-Franco *et al.*, 2008). Ésta gran variación topográfica y micro ambiental ha favorecido que se presenten considerables diferencias en la composición entre fragmentos de BMM relativamente cercanos (García-Franco *et al.*, 2008). El gradiente ambiental en los hábitats de montaña está relacionado con la altitud y además está influido por la orientación y la topografía (Weaver, 1991). La distribución de las especies y su abundancia relativa a lo largo de un gradiente altitudinal está determinada principalmente por factores ambientales.

Los BMM del centro de Veracruz, dentro del cual se encuentran los sitios de estudio de este trabajo, varían con la elevación tanto en su composición arbórea, como en su dominancia. Asimismo, la ausencia o presencia de especies con diferentes afinidades fitogeográficas a diferentes altitudes puede estar relacionada con la precipitación, con cambios ambientales transitorios o pequeños de no más de unos cuantos cientos de años, o bien que las especies pudieron haber llegado a estas regiones debido a cambios ambientales que ocurrieron en tiempo geológico (Graham, 1976). Se conoce además que el bosque mesófilo en las partes bajas muestra una baja diversidad y cuenta con especies de árboles comunes y ampliamente distribuidos mientras, que estas comunidades en las partes altas son más diversas e incluye bosques de *Fagus* y *Oreomunnea*. Además, los bosques a altitudes bajas son consistentemente más similares entre sí, que aquellos en elevaciones más altas (Williams-Linera *et al.*, 2013).

Fisonómicamente el bosque mesófilo de montaña es un bosque denso, por lo general de 15 a 35 m de alto, aunque su talla puede variar entre límites más amplios y algunos árboles llegan a mediar más de 60 m de altura (Rzedowski, 1996). Por ejemplo, se pueden encontrar bosques con alturas desde 2.5 m como en las partes altas del volcán San Martín Tuxtla en Veracruz (Álvarez del Castillo, 1977) y del cerro Salomón, en Oaxaca (Ishiki, 1988), hasta

bosques con dosel entre 35-40 m de altura, pertenecientes a la especie *Ulmus mexicana*, lo cuales pueden alcanzar hasta 75 m de altura en zonas muy húmedas de Oaxaca y de la Sierra Madre de Chiapas (Miranda, 1952; González-Espinosa *et al.*, 2011). Los diámetros de los troncos son igualmente muy variables, pueden alcanzar 2 m o más, pero en otras ocasiones se mantiene entre 30 y 50 cm (Rzedowski, 1996). El área basal puede variar entre 30-40 y hasta 100 m²ha⁻¹ y la densidad de los árboles desde 500 a más de 5,000 ind ha⁻¹ (Williams-Linera, 2007; Rincón, 2007).

Particularmente las comunidades de BMM de la región centro de Veracruz presentan también un área basal, una densidad y altura del dosel muy variables, dependiendo de la localidad en la que crezcan. De manera general, la estructura de los bosques de niebla en esta zona se caracteriza por presentar un área basal de unos 58 m²ha⁻¹, aunque algunos bosques pueden tener cerca de 100 m²ha⁻¹. La densidad promedio es de 1,035 ind ha⁻¹, de los cuales 600 pueden tener diámetro mayor a 10 cm y 300 mayor a 20 cm (Williams-Linera, 2007). La altura del dosel varía entre 25 y 30 m, pero se han registrado árboles emergentes que alcanzan 40 m de altura en los bosques de Tlalnelhuayocan. Los árboles con diámetro mayor a 70 cm crecen en varias comunidades, pero los árboles con diámetro mayor a 1 m se encuentran en pocos fragmentos y los mayores a 1 m de diámetro del bosque se encuentran solo en comunidades localizadas en la parte más alta de la distribución del bosque, cerca de Chiconquiaco (Williams-Linera, 2007).

En las partes altas de las montañas la estructura y distribución de las comunidades vegetales parecen estar frecuentemente relacionadas con la temperatura u otros parámetros climáticos, mientras que en las partes bajas pueden estar determinados por otros factores bióticos o abióticos (Hamilton y Perrot, 1981). Este patrón sugiere que los límites inferiores y superiores entre comunidades no están necesariamente determinados por los mismos factores.

En general, los cambios fisonómicos y estructurales de los bosques mesófilos de montaña asociados con la altitud pueden deberse al aumento en la precipitación y la humedad (Bruijnzeel *et al.*, 1993). No obstante, Williams-Linera *et al.*, (2013) demuestra que la

variación en la precipitación en un gradiente altitudinal no se correlaciona con la estructura de la vegetación. El área basal, la densidad y el índice de Shannon no presentaron una relación significativa con el gradiente altitudinal. No obstante, la riqueza de especies, géneros y familias tienen un patrón unimodal, en donde la riqueza de taxa aumentó entre 1,250 y 2,000 msnm, con un pico alrededor de los 1,800 y 2,000 msnm y luego disminuye hacia el sitio ubicado a 2,550 msnm (Williams-Linera *et al.*, 2013). Este estudio demuestra la necesidad de investigar qué otros factores, como la dispersión de semillas están influyendo en la estructura de la vegetación.

Dispersión de semillas en bosques mesófilos de montaña

En los bosques de niebla se ha demostrado la importancia de la ornitocoria. En estos bosques la frugivoría y dispersión de semillas por aves son potencialmente importantes en la sucesión del bosque, ya que promueven la dispersión de semillas tanto en áreas abiertas como en los bordes del bosque (Hernández-Ladrón *et al.*, 2012). Por ejemplo, se ha encontrado que las aves dispersan principalmente semillas de especies pioneras, las cuales pueden competir eficientemente con especies dominantes de pastos y helechos para desencadenar procesos de sucesión secundaria (Hernández-Ladrón *et al.*, 2012). Sin embargo, aunque las aves aumenten la dispersión de semillas, se ha demostrado que no es directamente proporcional con el reclutamiento de plántulas en hábitats degradados (Reid y Holl, 2013). En un estudio de realizado en la zona central de Veracruz se registró que 27 de especies de aves dispersan hasta 33 especies de plantas a las zonas de potreros, en donde *Dumetella carolinensis* es el ave que dispersa el mayor número plantas (Baltazar, 2014).

Una investigación acerca de los síndromes de dispersión en especies de la familia Solanaceae presentes en bosques mesófilos de montaña con diferente grado de perturbación en Hidalgo, Méx (Barbosa *et al.*, 2006). Esta investigación muestra que la zoocoria es el síndrome de dispersión más representando en estas plantas, donde el 44% de total de las especies presentaron ornitocoria y el 36% quiropteroocoria (Barbosa *et al.*, 2006). Además, la ornitocoria prevaleció y fue mayor en zonas menos perturbadas y con

mayor humedad, mientras que la quiropteroocoria se encuentra mejor representada en áreas con mayor grado de perturbación y menor humedad (Barbosa *et al.*, 2006). En un estudio de lluvia de semillas, realizado en la zona centro de Veracruz, se registró que en los bosques conservados el síndrome de dispersión con mayor número de especies fue la zoocoria, seguido por la anemocoria y barocoria (Baltazar, 2014).

Lo anterior demuestra la importancia del componente biótico para la dispersión de semillas en los bosques mesófilos de montaña, principalmente la endozoocoria llevada a cabo por las aves (Hernández-Ladrón *et al.*, 2012; Vázquez y Givnish, 1998). Además, de manera general a nivel de estructura los diferentes síndromes de dispersión reflejan una mayor incidencia en los diferentes estratos de la vegetación, lo cual puede estar incidiendo en la estructura de la vegetación.

JUSTIFICACIÓN

Los bosques mesófilos de montaña (BMM) comprenden una serie de comunidades vegetales muy diversas y heterogéneas en composición, fisonomía, estructura y atributos foliares (Williams-Linera, 2012; Williams-Linera *et al.*, 1996, 2013; Velázquez-Rosas *et al.*, 2002), siendo la altitud el principal eje de variación de los atributos de estas comunidades. Muchos autores consideran que la variación en la estructura y composición de la vegetación, en gradientes altitudinales, está asociada a los cambios en las condiciones climáticas y topográficas de los diferentes pisos altitudinales (Meave *et al.*, 1992; Bruijnzeel *et al.*, 1993; Hamilton, 1995; Rzedowski, 1996; Vázquez y Givnish, 1998; Guariguata y Kattan, 2002; Velázquez *et al.*, 2002; Williams-Linera *et al.*, 2013; Toledo-Garibaldi y Williams-Linera, 2014). Por ejemplo, en los BMM de Veracruz se ha encontrado una relación entre la altitud y la precipitación, ambas variables se relacionan con los cambios en la riqueza de taxa y de especies indicadoras (Williams-Linera *et al.*, 2013). No obstante, no se encontró una correlación entre la estructura de la vegetación y condiciones climáticas, lo cual puede indicar que otros factores como las interacciones, entre ellas la dispersión de semillas, la polinización, herbivoría etc., pueden influir en la distribución, composición y estructura de las comunidades vegetales del bosque mesófilo de montaña. Por ello, en este estudio se caracterizan los síndromes de dispersión de semillas de las especies arbóreas en tres comunidades a distinta altitud y así conocer la relevancia de los posibles dispersores de semillas en comunidades de bosques mesófilo de montaña en Veracruz.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Caracterizar los síndromes de dispersión de semillas en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña a distinta altitud para conocer los patrones de dispersión en estas comunidades, así como su relación con la estructura de la vegetación.

Objetivos particulares

- Determinar la composición y estructura de la vegetación leñosa en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña.
- Caracterizar los síndromes de dispersión de semillas en las comunidades de bosque mesófilo de montaña localizados a distinta altitud.
- Evaluar la importancia de los síndromes de dispersión de semillas en cada uno de los sitios y en los estratos (dosel y sotobosque).
- Evaluar la variabilidad morfológica (forma y peso seco), contenido de humedad y azúcares presentes en las diásporas de las tres comunidades de bosque mesófilo

HIPÓTESIS

a) Los bosques mesófilos se caracterizan por ser comunidades muy heterogéneas en su composición y estructura (Williams-Linera, 2012; Williams-Linera *et al.*, 1996, 2013), por lo que la distribución y frecuencia de los síndromes de dispersión pueden responder de manera diferencial a la abundancia, frecuencia y composición de la flora de cada comunidad. Diversos estudios coinciden que los síndromes mejor representados en ambientes con una alta humedad son los endozocoros y particularmente aquellos dispersados por aves (Vázquez y Givnish, 1998; Armesto y Rozzi, 1989).

- Considerando que los BMM son comunidades donde existe una alta humedad es probable que en las comunidades vegetales estudiadas se presente una mayor incidencia de dispersión con síndromes endozocoros, principalmente la llevada a cabo por aves.

b) En cuanto a la influencia de la estructura vertical de los bosques en la frecuencia de los síndromes de dispersión se ha observado que los árboles emergentes se dispersan preferentemente por medios abióticos (viento y gravedad), mientras que los estratos inferiores se dispersan por zoocoria (Armesto y Rozzi, 1989).

- Por lo anterior, es previsible que los elementos de dosel presenten diásporas que sean dispersadas por vectores abióticos como el viento o barocoria, mientras que en las plantas de sotobosque la dispersión por zoocoria puede ser más importante.

c) En otros estudios se ha documentado que en las plantas existen distintas estrategias de atracción para los dispersores, las cuales están basadas en la modificación de las características y cantidad de frutos (Snow, 1971; McKey, 1975; Hubbell, 1980).

- Considerando que las comunidades de estudio se desarrollan en condiciones ambientales y composiciones distintas, esperamos que la forma, el contenido de azúcar y humedad, peso y tamaño se modifiquen, para atraer a distintos dispersores.

ÁREA DE ESTUDIO

Los sitios de estudio se ubican dentro de la zona del BMM del centro de Veracruz, la cual está localizada principalmente en las áreas montañosas del volcán Cofre de Perote. La zona ocupada por este tipo de vegetación se localiza aproximadamente entre los 1,200 y 2,700 m de altitud, entre las latitudes 19°30'-19°45' N y las longitudes 96° 47'-97°01'W (Williams-Linera, 2007). En la actualidad, este tipo de vegetación se encuentra en fragmentos localizados en barrancas con pendiente pronunciada en donde la topografía ha impedido su destrucción, o está representado por remanentes aislados o conectados por campos agrícolas, cafetales, potreros y asentamientos humanos (Williams-Linera, 2012).

El bosque mesófilo de montaña de esta región presenta un clima templado-húmedo con lluvias durante todo el año. La precipitación anual varía entre los 1,500 y 2,000 mm y la temperatura media anual está alrededor de 18°C (Williams-Linera, 2012). Durante el año se pueden distinguir tres estaciones: a) la seca-fría, que va de noviembre a marzo y se distingue por presentar “nortes”, que es una condición atmosférica que trae aire polar al Golfo de México, causando nieblas, frío y lloviznas; b) la relativamente seca-cálida que va de abril a mayo y presentan las temperaturas máximas más altas, la menor precipitación, la menor cobertura de nubes, aumento en las horas de luz y mayor radiación; c) y la húmeda-cálida que va de junio a octubre y es la temporada donde ocurre la mayor precipitación (Williams-Linera, 2012).

El tipo de suelo predominante en esta zona son los andosoles, resultantes de cenizas volcánicas con una alta capacidad de retener humedad. Son suelos profundos, limosos y muy porosos de color pardo a pardo oscuro, además, de ser ácidos y con un bajo contenido de nutrientes. Sin embargo, debido al elevado contenido de materia orgánica la fertilidad es muy alta (Williams-Linera, 2012).

Sitios de muestreo

Se seleccionaron tres comunidades a distinta altitud de bosque mesófilo de montaña con características de un buen estado de conservación (que no ha habido actividad de extracción intensiva en los últimos 30 años, que presentan árboles con diámetros mayores a 30 cm y que no exista una predominancia de especies secundarias) y con fisonomías y estructuras contrastantes (Fig. 1). Los sitios seleccionados para este estudio fueron:

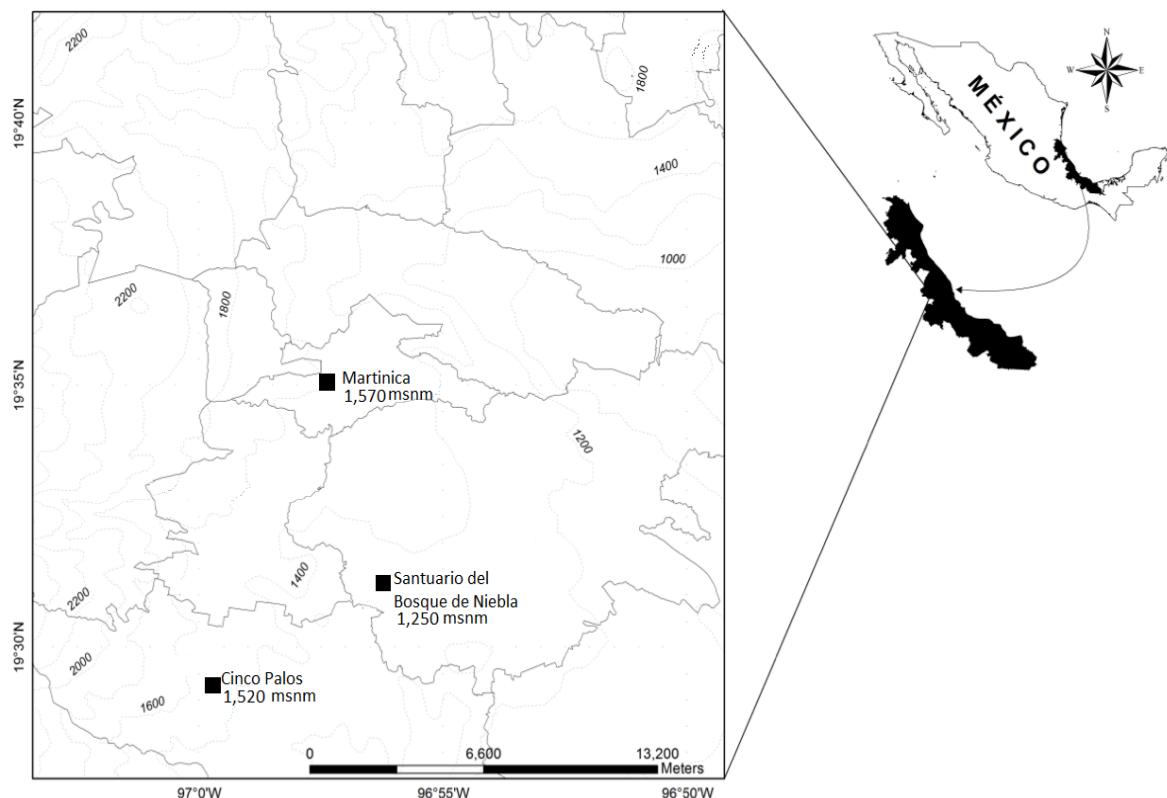


Figura 1. Mapa de localización de los sitios de estudio.

- Santuario del bosque de niebla

Se localiza en el kilómetro 2.5 de la Carretera Antigua a Coatepec, rumbo a Briones, en el municipio de Xalapa y tiene una extensión de 30 hectáreas. Su rango altitudinal es de 1,250 a 1,280 msnm (Williams-Linera, 1993). Presenta una precipitación anual total entre los

1,500 y 2,000 mm y la temperatura media anual está alrededor de 18°C (Williams-Linera, 1993).

Las especies arbóreas más características son: *Carpinus caroliniana*, *Liquidambar macrophylla*, *Quercus germana*, *Turpina insignis*, *Clethra mexicana*, *Quercus xalapensis*, *Ocotea* sp., *Cinnamomum effusum*, *Eugenia xalapensis*, *Lonchocarpus* sp., *Meliosma alba*, *Ilex tolucana*, *Oreopanax xalapensis* y *Quercus acutifolia* (Williams-Linera et al., 1996; Williams-Linera, 2002). Los arbustos más comunes son: *Moussonia deppeana*, *Conostegia xalapensis* y *Palicourea padifolia* (Williams-Linera, 2002).

- Cinco Palos

Cinco Palos es una localidad perteneciente al municipio de Coatepec, en el estado de Veracruz, a una altitud de 1,520 m. Predomina un clima templado-húmedo con una temperatura promedio de 19.2° C y una precipitación anual de 1,926 mm (Luna, 1997).

Dentro de la flora de esta comunidad se encuentran especies como: *Viburnum tiliifolium*, *Liquidambar styraciflua*, *Oreopanax xalapensis*, *Eupatorium* sp., *Clethra schlechtendalii*, *Vaccinium leucanthum*, *Bernardia macrocarpa*, *Alchornea latifolia*, *Cojoba arborea*, *Quercus cortesii*, *Oreomunnea mexicana*, *Ocotea disjuncta*, *Magnolia schiedeana*, *Miconia lonchophylla*, *Trophis cf. cuspidate*, *Cleyera integrifolia*, *Phyllonoma laticuspis*, *Prunus tetradenia*, *Psychotria galeottiana* y *Zanthoxylum melanostictum* (Luna, 1997).

- Martinica

Área natural protegida de 52.3 ha de extensión, localizada dentro del municipio de Banderilla, en un intervalo altitudinal entre 1,570 y 1,620 msnm. Presenta un clima frío-húmedo con una temperatura media anual es de 18°C y una precipitación pluvial media anual de 1,500mm (SEDESMA, 2006).

Las especies características del estrato arbóreo son *Carpinus caroliniana*, *Quercus acutifolia*, *Clethra mexicana*, *Ilex tolucana*, *Liquidambar macrophylla*, *Meliosma alba*, *Ostrya virginiana*, *Q. germana*, *Styrax glabrescens*, *Q. hartwegii*, *Q. laurina* y *Ulmus mexicana*, así como helechos arborescentes del género *Cyathea* en los cauces de cuerpos de agua y en las

zonas mejor conservadas. El estrato medio se caracteriza por la presencia de *Citharexylum mocinnii*, *Perrottetia ovata*, *Rapanea myricoides*, *Rhamnus capreaefolia* y *Turpinia insignis*. En el estrato arbustivo las especies más comunes son *Deppea umbellata*, *Eugenia xalapensis*, *Hamelia patens*, *Hoffmannia excelsa*, *Malvaviscus arboreous*, *Miconia glaberrima*, *Myrica cerifera*, *Picramnia andicola*, *Piper amalago*, *Psychotria galeottiana* y *Randia xalapensis* (SEDESMA, 2006).

MÉTODO

Muestreo de vegetación

Con el objetivo de conocer la riqueza, composición florística y estructura de la vegetación, presente en cada uno de los sitios de muestreo, se colocaron 10 cuadros de 10×10 m (100 m^2), con una separación entre 50 a 100 m. En cada cuadro se registraron todas las especies leñosas con diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m del suelo) ≥ 2.5 cm. A cada uno de los individuos se midió el DAP y dependiendo de su altura se catalogaban como especie de sotobosque aquellos entre 2-5 m de altura y como especies de dosel los que rebasaran ésta medida. Asimismo, de cada especie se colectó una muestra botánica (BCMF, 1996) para su identificación taxonómica. Los ejemplares herborizados se revisaron y se organizaron en morfoespecies para su determinación. La identificación de las especies se llevó a cabo con claves taxonómicas tanto generales como especializadas (Rzedowsky, 2001; Sánchez, 1978; Bailey, 1949; Pennington 1998). Posteriormente, las especies fueron cotejadas con ejemplares del Herbario XAL INECOL y revisadas por los especialistas Miguel Cházaro, Gonzalo Castillo, Francisco Lorea y Mario Vázquez.

Colecta de frutos

Para la determinación de los síndromes de dispersión y de las características morfológicas de las diásporas se colectaron entre 20 y 50 frutos maduros (dependiendo de su disponibilidad) de tres o más individuos reproductivos por especie, a partir de junio 2014 a febrero 2015. Los tres sitios de estudio se visitaban todos los meses. Además de las especies identificadas se colectaron frutos de *Hoffmannia excelsa* en el sitio de Cinco Palos donde no fue registrada parar comparar sus atributos.

A cada uno de los frutos se las determinaron las siguientes características:

- Color
- Estructura de dispersión: tales como brácteas, vilanos, ganchos, etc.

- Longitud: el largo fue medido de la cicatriz del pedúnculo al otro extremo del fruto y el ancho en la parte media de este (Fig. 2). Este dato fue tomado con un vernier digital.

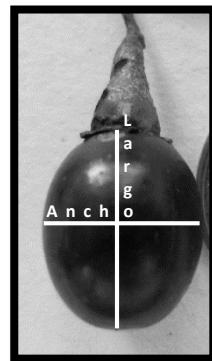


Figura 2. Forma en que se tomaron el largo y ancho de los frutos.

- Peso húmedo: se midió con una báscula analítica
- Contenido de azúcar: se obtuvo sólo a 20 frutos con un refractómetro (Green Tech, RHW25/ATC), exprimiendo la mayor cantidad de jugo posible de cada fruto que permitiera obtener la medición.

A continuación, los frutos etiquetados individualmente y secados un horno (Yamato, DX/402) a 70°C hasta que alcanzaron un peso constante.

- Peso seco: una vez secos los frutos se pesaban nuevamente con la báscula analítica.
- Contenido de humedad: se calculó a partir de la diferencia entre el peso húmedo (m_{hum}) y el peso seco (m_{seco}). Este dato es expresado en porcentaje.

$$\% u = \frac{m_{hum} - m_{seco}}{m_{hum}} \cdot 100$$

- Índice de forma: la relación entre el largo y el ancho.

El tipo de dispersión se determinó a partir de las características morfológicas medidas y observadas en las diásporas colectadas, basados en la clasificación de van der Pijl (1972) y Howe y Westley (1997). Sin embargo, debido a que muchas de las especies identificadas en los tres sitios no fructificaron, las diásporas fueron caracterizadas con bibliografía para identificar el síndrome de dispersión.

Análisis estadísticos

Para evaluar el esfuerzo de muestreo en los sitios de estudio se utilizó estimador Chao1 (Magurran y McGill, 2011), utilizando el programa Estimates 9.1 (Colwell, 2013). Por último, se calculó la similitud florística entre las comunidades a través de índice de Jaccard (Magurran y McGill, 2011).

Estructura de la vegetación

Para el análisis estructural de cada sitio se calcularon y evaluaron las siguientes variables:

- Frecuencia (FR): Es la probabilidad de encontrar una especie en un número determinado de unidades de muestreo (Mostacedo y Fredericksen, 2000).
- Densidad o abundancia (D). Refiere al número de individuos en un área determinada, estimada a partir del conteo del número de individuos en un área dada (Matteucci y Colma, 1982).
- Área basal: Es el área de una sección transversal del tallo o tronco. Se calcula a base del diámetro a la altura del pecho (D), ($AB= 0.7854*D^2$) (Ugalde, 1981).

Asimismo, para conocer la contribución relativa de cada especie en la estructura de la comunidad se calculó el índice de valor de importancia relativa (VIR). Para el cálculo de este valor se transforman los datos de área basal, densidad o abundancia y frecuencia en valores relativos. La suma total de los valores relativos de cada parámetro debe ser igual a 100. Por lo tanto, la suma total de los valores del VIR debe ser igual a 300. (Mostacedo y Fredericksen, 2000).

Redes planta-síndrome de dispersión

Para la evaluación de la importancia de los síndromes de dispersión en el interior de cada comunidad de bosque mesófilo de montaña se utilizó el análisis gráfico de redes bipartitas, con el paquete Bipartite 2.02 (Dormann *et al.*, 2008) implementado en el software estadístico R Studio (R Core Team, 2013). Aunque en este caso no fue con la intención de establecer una red de interacción, si no la de conocer la relación entre las especies de plantas y su síndrome de dispersión. Las redes se construyeron a partir de una matriz de presencia-ausencia, donde las especies de plantas se colocaron en filas y los síndromes de dispersión en columnas.

- Grado de anidamiento y modularidad

El grado de anidamiento se utilizó como una medida para determinar cuántas especies comparten el mismo síndrome de dispersión. Se calculó usando el algoritmo NODF propuesto por Almeida-Neto y colaboradores (2008), implementado en el programa ANINHADO 3.0 (Guimarães y Guimarães, 2006). Los valores de NODF oscilan entre 0 y 100, donde los valores próximos a 100 se refiere a matrices muy anidadas. La significancia de NODF se estimó a partir de un modelo nulo *Er* de Bascompte y colaboradores (2003) a partir de 100 matrices aleatorias.

La modularidad (*M*) identifica los grupos de especies de plantas que están compartiendo un síndrome de dispersión. Este parámetro se detectó con el programa MODULAR (Marquitti *et al.*, 2013), y sus valores oscilan entre 0 a 1/n donde n es el número de módulos. Los valores de *M* cercanos a 1 indican una mayor modularidad en la red. Los parámetros para el algoritmo se definieron de acuerdo a las especificaciones estándar, donde la temperatura inicial se fijó en 2, el factor de iteración en 1.01 y el factor de enfriamiento en 1. La significancia de *M* se estimó generando 100 matrices aleatorias, utilizando el mismo modelo nulo que NODF.

Importancia de los síndromes de dispersión

Para conocer la importancia de los síndromes de dispersión en cada comunidad en función de la abundancia de las plantas, se realizó un análisis de redes con software R Studio (R Core Team, 2013), para este análisis se construyeron matrices abundancia. La función utilizada fue species level de la paquetería Bipartite 2.02 (Dormann *et al.*, 2008) y el parámetro fue el de la fuerza de la especie (species strength).

Para comparar la importancia relativa de los síndromes de dispersión entre las comunidades, se realizó un análisis de modelos lineales generalizados a partir de las frecuencias de cada síndrome con el software R Development (R Core Team, 2013). El modelo utilizado para este análisis fue ($FA \sim S + SD$, poisson ("log")), donde FA es la frecuencia, S el sitio y SD es el síndrome de dispersión. Además, se realizaron los contrastes entre todos los síndromes de dispersión de semillas.

Síndromes de dispersión en la estructura vertical de la vegetación

Para conocer la relación de los síndromes de dispersión y los estratos de la vegetación (sotobosque y dosel), se realizó una prueba de X^2 con el programa de XLSTAT (Addinsoft, 2012). Donde a partir de la forma de vida de las plantas identificadas y del estrato donde se encontraron se clasificaron los síndromes en sotobosque o dosel.

Variabilidad de las características de las diásporas

Para evaluar las diferencias de las características de los frutos (peso húmedo, peso seco, contenido de humedad, forma y contenido de azúcar) entre comunidades se realizaron pruebas de ANOVA para cada atributo medido (previamente se realizó la prueba de Shapiro-Wilks para comprobar la normalidad de los datos). Asimismo, se analizaron los mismos atributos a nivel intraespecífico con las especies *Hoffmannia excelsa* y *Psychotria gaelottiana*. Esto debido a que fueron las únicas especies encontradas con frutos y que estaban presentes en los tres sitios. Los análisis se llevaron a cabo con el programa XLSTAT (Addinsoft, 2012)

RESULTADOS

Composición y riqueza de la flora

En total se registraron 68 especies de plantas en los tres remanentes de bosque mesófilo de montaña muestreados, en un área de 0.3 ha (Anexo 2). En las tres comunidades el esfuerzo de muestreo fue mayor al 80%, registrándose los valores más altos en el Santuario de Niebla y Cinco Palos (Tabla 4). Se encontraron 36 familias, siendo las mejor representadas en los tres sitios, la familia Rubiaceae seguida por Fagaceae y Lauraceae (Fig. 3).

Tabla 4 Resultados del esfuerzo de muestreo evaluado con el índice Chao1 para los tres sitios de estudio

| Sitio | Especies observadas | Chao 1 | % muestreo |
|--------------------------------|---------------------|--------|------------|
| Santuario del Bosque de Niebla | 32 | 34 | 94.7 |
| Cinco Palos | 26 | 28 | 93.3 |
| Martinica | 43 | 53 | 80.1 |

La comunidad con mayor riqueza de especies fue Martinica, ya que se encontraron 43 especies y 27 familias. Las familias con un mayor número de especies fueron Rubiaceae (6), Fagaceae (3) y Leguminosae (3). En el Santuario del Bosque de Niebla se encontraron un total de 32 especies pertenecientes a 19 familias, siendo las familias con mayor número de especies Rubiaceae (4), Piperaceae (4), Myrtaceae (3) y Lauraceae (3). Por último, en la comunidad de Cinco Palos se encontró un total de 26 especies y 18 familias, siendo las más conspicuas en términos de especies Fagaceae (5), Rubiaceae (2) y Melastomataceae (2) (Fig. 3).

Los sitios de muestreo varían mucho en composición florística, la similitud fue menor al 17% entre las tres comunidades. Cinco palos y el Santuario compartieron seis especies (9%), mientras que el Santuario y Martinica 16 especies (18%), Martinica y Cinco Palos solo 13 especies (16%). Sólo cinco especies se encuentran distribuidas en los tres sitios de estudio:

Oreopanax xalapensis, *Quercus sartorii*, *Cinnamomum effusum*, *Psychotria galeottiana* y *Lonchocarpus orizabensis* (Anexo 2).

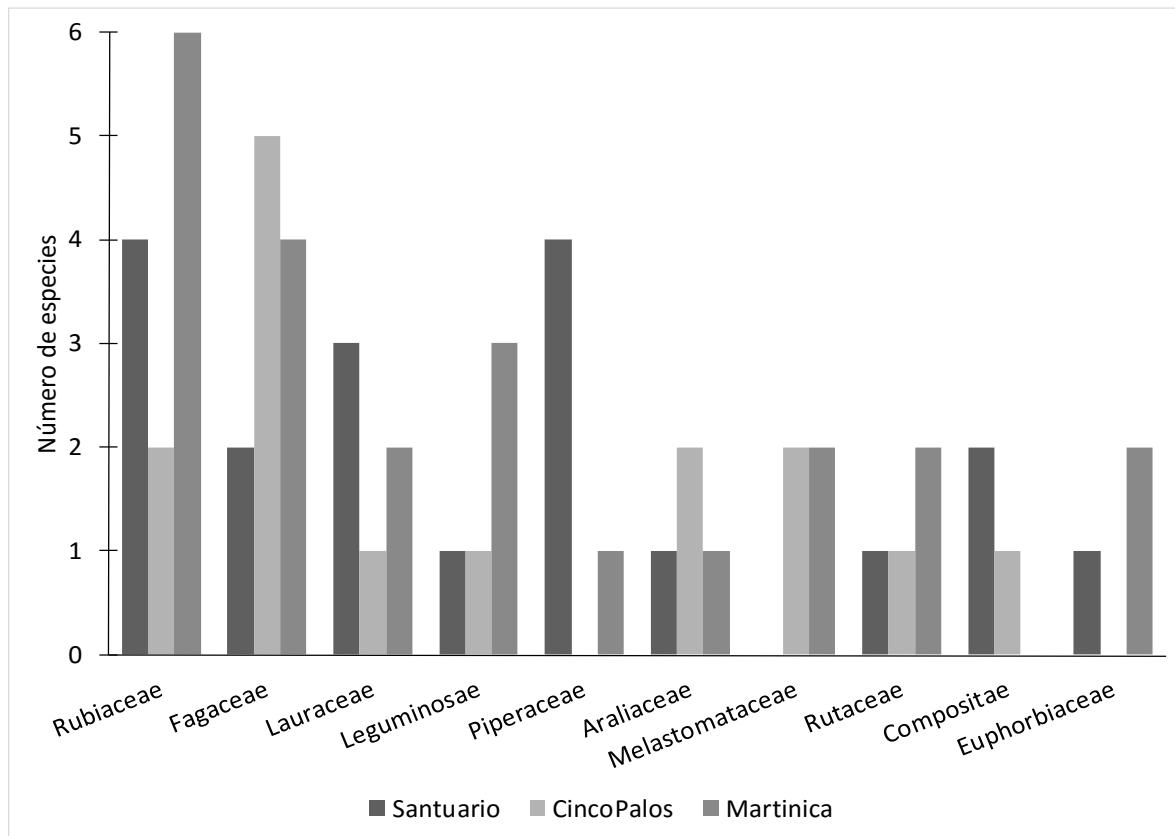


Figura 3. Riqueza de especies de las diez familias más importantes presentes en cada uno de los sitios de muestreo.

Estructura de la vegetación

- Santuario de Bosque de Niebla INECOL

En el Santuario de Bosque Niebla se encontró una densidad de $3,520 \text{ ind ha}^{-1}$, de los cuales el 85.8% se encuentran a nivel de sotobosque (2-5 m de altura). En este mismo estrato el 82.7% de tallos tienen un DAP menor a 5 cm (Fig.5).

El área basal (AB) total fue de $36.9 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$, aportada principalmente por árboles de dosel (79.48 %). Las especies con la mayor AB en el dosel fueron *Quercus sartorii* y *Carpinus*

caroliniana y en el sotobosque fueron *Quercus germana*, *Clethra mexicana* y *Turpinia insignis*.

Las especies más abundantes y frecuentes en el Santuario de Bosque de Niebla fueron *Psychotria galeottiana* y *Carpinus caroliniana*. Asimismo, de acuerdo con el valor de importancia relativa las especies dominantes en este sitio son: *Quercus germana*, *Psychotria galeottiana*, *Carpinus caroliniana* y *Quercus sartorii* las cuales suman en conjunto el 46.5 % del valor de importancia relativa total (Fig.4).

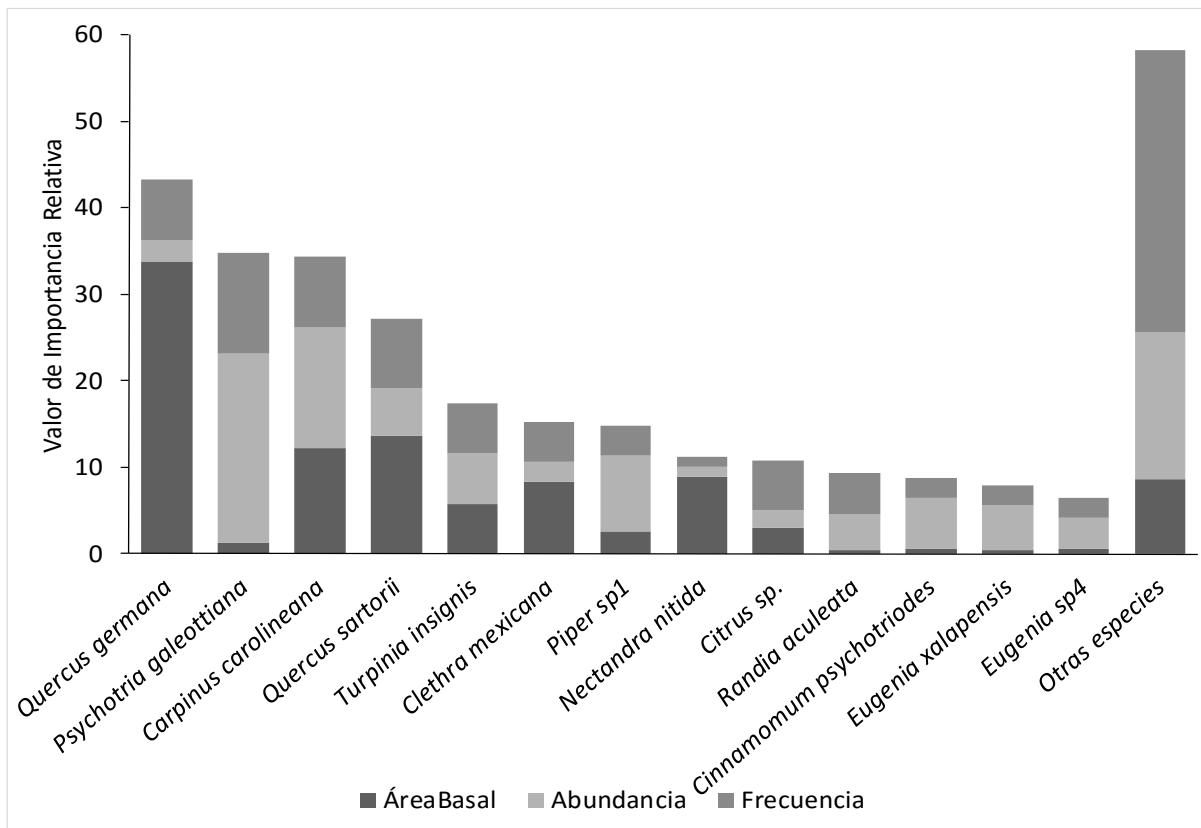


Figura 4. Valores de importancia relativa de la comunidad del Santuario del Bosque de Niebla

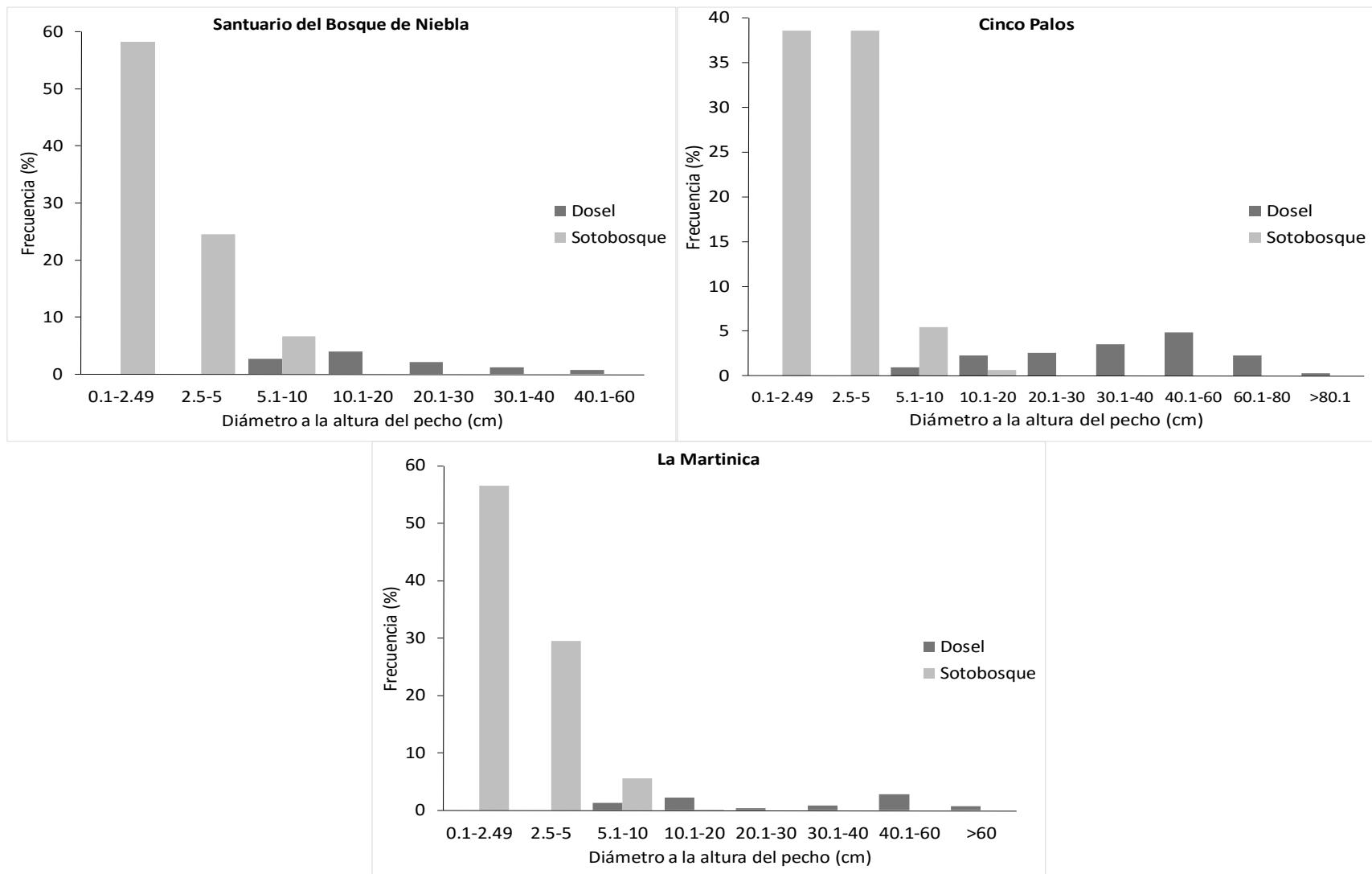


Figura 5. Diámetro a la altura del pecho de los tallos muestreados en cada una de las comunidades.

- Cinco Palos

La comunidad Cinco Palos posee una densidad de $2,730 \text{ ind ha}^{-1}$, y nuevamente la mayor aportación (80.5%) está dada por árboles de sotobosque. El 77% de los individuos que tienen tallos menores a 5 cm de DAP, están presentes en el sotobosque, y solo el 10.6% se encuentran entre el 20 y 80 cm de DAP. Las especies con DAP mayor a 80 cm fueron *Quercus lancifolia* y *Oreomunnea mexicana* (Fig. 5).

El total del área basal en Cinco Palos es de $80.2 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$, aportada principalmente (94.9%) por árboles de dosel, donde la especie *Oreomunnea mexicana* contribuye con 78.16 % del total. Las especies más abundantes en este sitio fueron *Oreomunnea mexicana* y *Conostegia arborea*, las cuales en conjunto suman el 72.16% de la abundancia total. Estas mismas especies fueron las más frecuentes e importantes según el índice de valor de importancia quienes en conjunto suman casi el 60 % del total (Fig. 6).

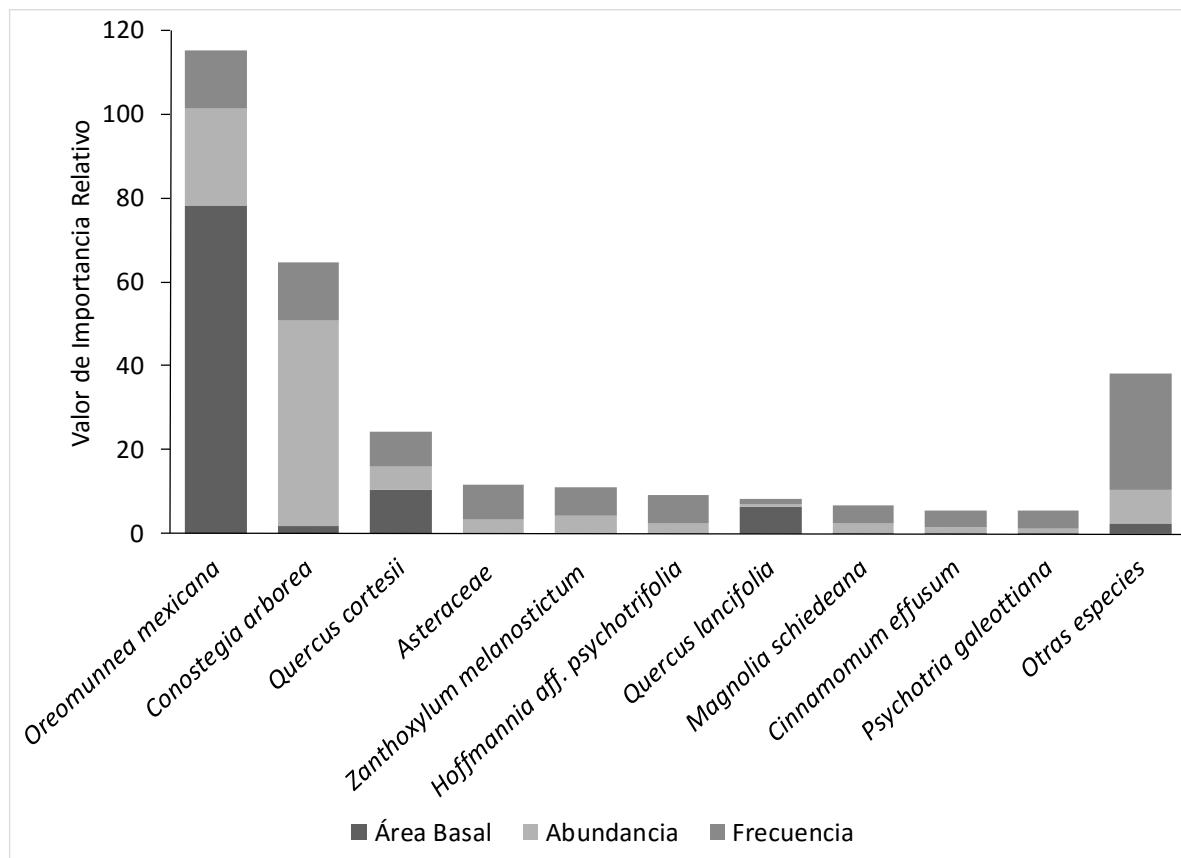


Figura 6. Valores de importancia relativa de la vegetación de Cinco Palos

- Martinica

La comunidad de Martinica fue la más rica en cuanto número de especies y tuvo la mayor densidad de individuos ($5,060 \text{ ind ha}^{-1}$), en comparación con los otros sitios de muestreo. El 87% de los individuos corresponden al estrato de sotobosque, de los cuales el 86% tienen un diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 5 cm. Solo el 5% del total de individuo poseen DAP entre 20 y 60 cm (Fig. 5). El área basal de esta comunidad fue de $70.7 \text{ m}^2 \text{ha}^{-1}$, donde la mayor aportación (83.02%) está dada por árboles de dosel siendo *Quercus sartorii* y *Quercus lancifolia* las especies con mayor atribución al AB (el 50.39%).

Las especies más abundantes fueron: *Cinnamomum psychotrioides* (16.6%), *Randia aculeata* (11%) y *Carpinus caroliniana* (10.2%). Las especies más frecuentes fueron *Psychotria galeottiana*, *Cinnamomum psychotrioides* y *Randia aculeata*. Las especies dominantes según

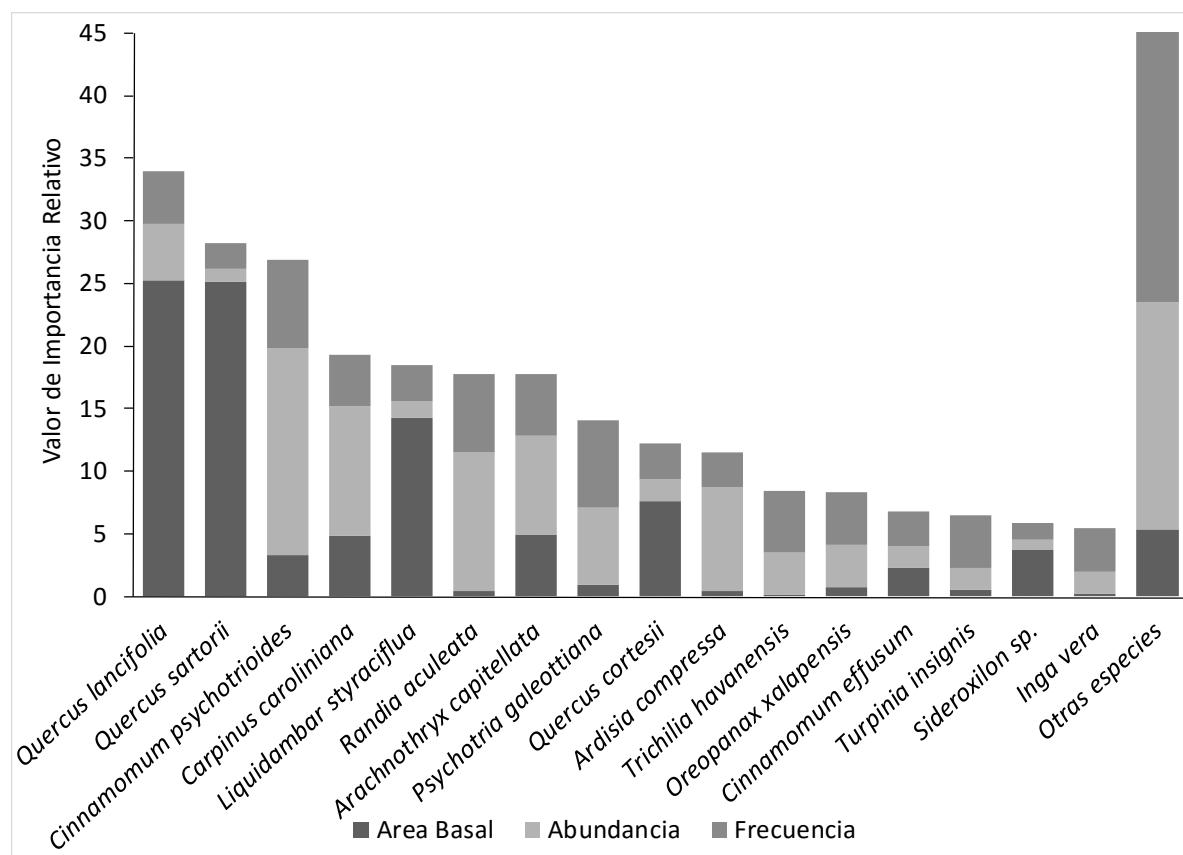


Figura 7. Valores de importancia relativa de la comunidad de Martinica

el valor de importancia relativa fueron *Quercus lancifolia* (11.3%), *Quercus sartorii* (9.4%) y *Cinnamomum psychotrioides* (8.9%) (Fig. 7)

Composición de los síndromes de dispersión

No registraron diferencias significativas en la frecuencia de los síndromes de dispersión entre sitios ($\chi^2= 1.25$, g.l.= 1, $p=0.26$), pero sí entre los síndromes de dispersión ($\chi^2= 104.23$, g.l.= 7, $p<0.001$). En los tres sitios la ornitocoria presentó el mayor número de especies y fue significativamente más alto que los demás ($\chi^2> 2.03$, $p < 0.05$). También la sinzoocoria fue significativamente más alta que la exzoocoria ($\chi^2 =6.87$, $p < 0.05$) (Fig. 8).

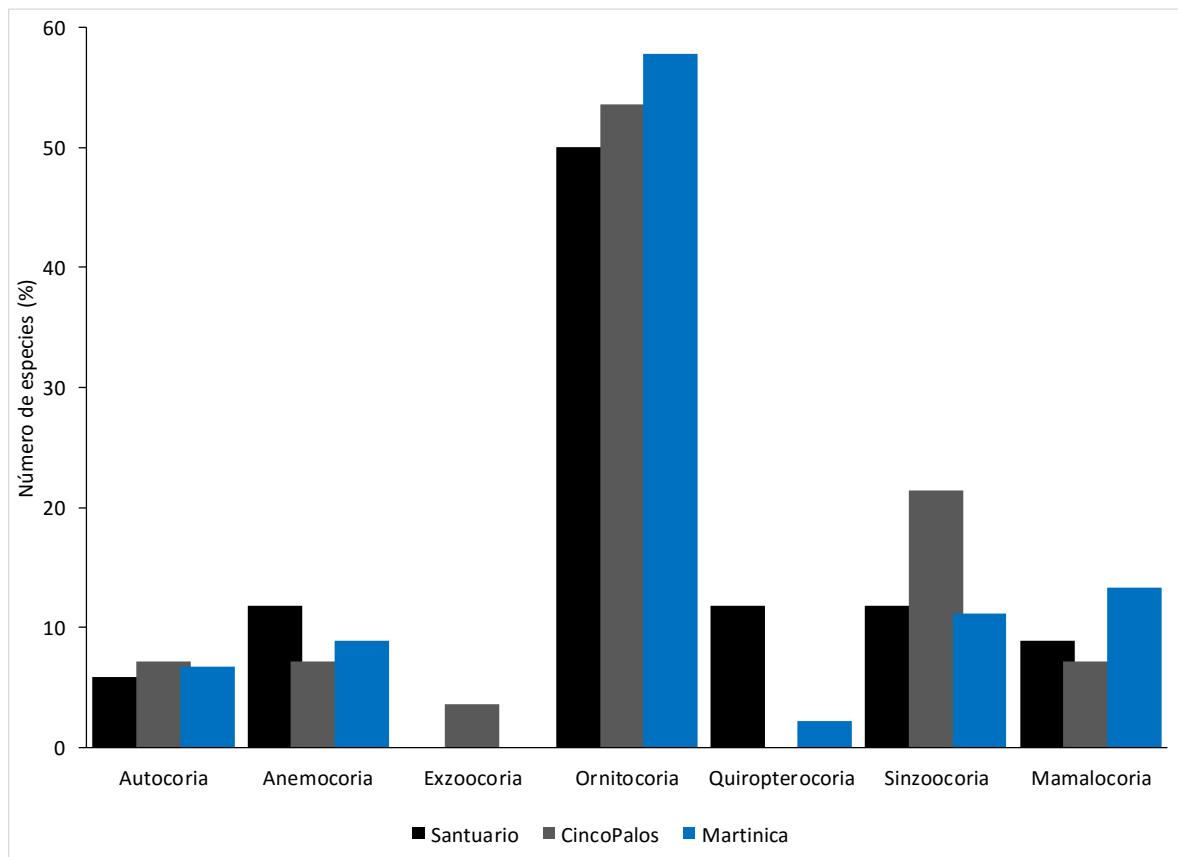


Figura 8. Porcentaje de especies que presentan los diferentes síndromes de dispersión en cada una de las comunidades estudiadas.

En el Santuario del Bosque de Niebla el 50% de las especies registradas muestran el síndrome ornitocoro y el 35.28% se dispersan principalmente por anemocoria, quiropteroocoria y sinzoocoria. Cabe destacar que esta comunidad tiene el mayor número

de especies que son dispersadas por murciélagos. La comunidad de Cinco Palos presentó una mayor incidencia de especies con ornitocoria (53.5%), y un 21.4 % presenta como síndrome de dispersión la sinzoocoria, siendo éste sitio donde está mejor representado este síndrome. En la comunidad de la Martinica al igual que las demás el mayor número de especies se dispersan por aves (57.7 %) y el 13.3% mamalocoria (Fig. 9).

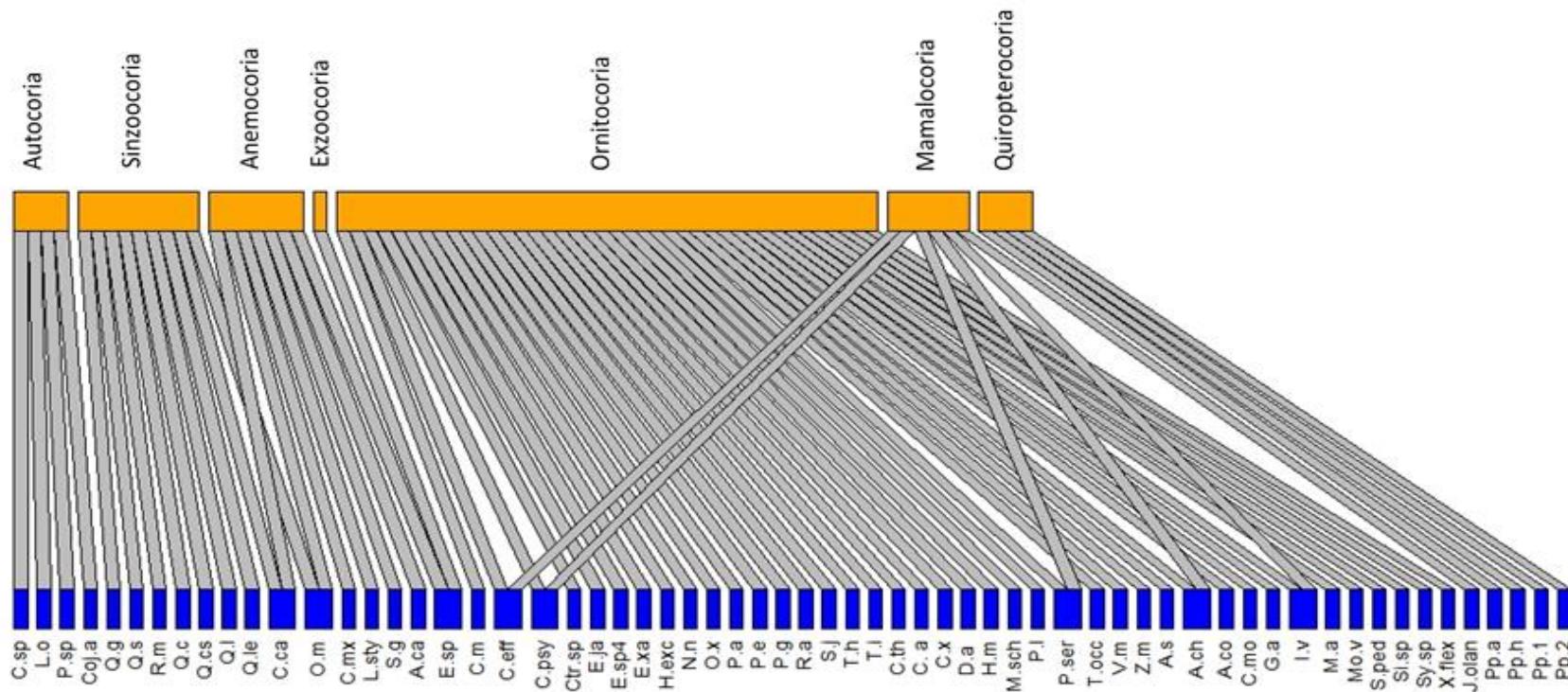
Estructura de las redes planta-síndrome de dispersión

En total se graficaron cuatro redes ecológicas resultantes entre las especies de plantas y síndromes de dispersión (redes planta-síndrome de dispersión) una para cada sitio y otra con las especies de plantas de los tres sitios llamada red de bosque mesófilo de montaña. Estas redes muestran gráficamente a ocho especies que presentan más de un síndrome de dispersión, de las cuales cinco pueden dispersarse por aves o por mamíferos (*Cinnamomum effusum*, *Cinnamomum psychotrioides*, *Prunus serótina*, *Annona cherimola* e *Inga vera*), dos por anemocoria o sinzoocoria (*Carpinus caroliniana* y *Oreomunnea mexicana*) y una por anemocoria y exzoocoria (*Eupatorium sp.*)

El grado de anidamiento de todas las redes planta-síndrome de dispersión (NODF) fue bajo y no fueron significativamente anidadas (ver Tabla 5), lo que reafirma lo observado en las redes, donde, un número elevado de especies de plantas no presentan más de un síndrome de dispersión. El grado de modularidad de todas las redes fue de intermedio a alto, sin embargo, no fueron significativamente modulares, excepto la comunidad del Santuario del Bosque de Niebla, es decir, en esta comunidad existen grupos de plantas que se especializan en un tipo de dispersión (Tabla 5).

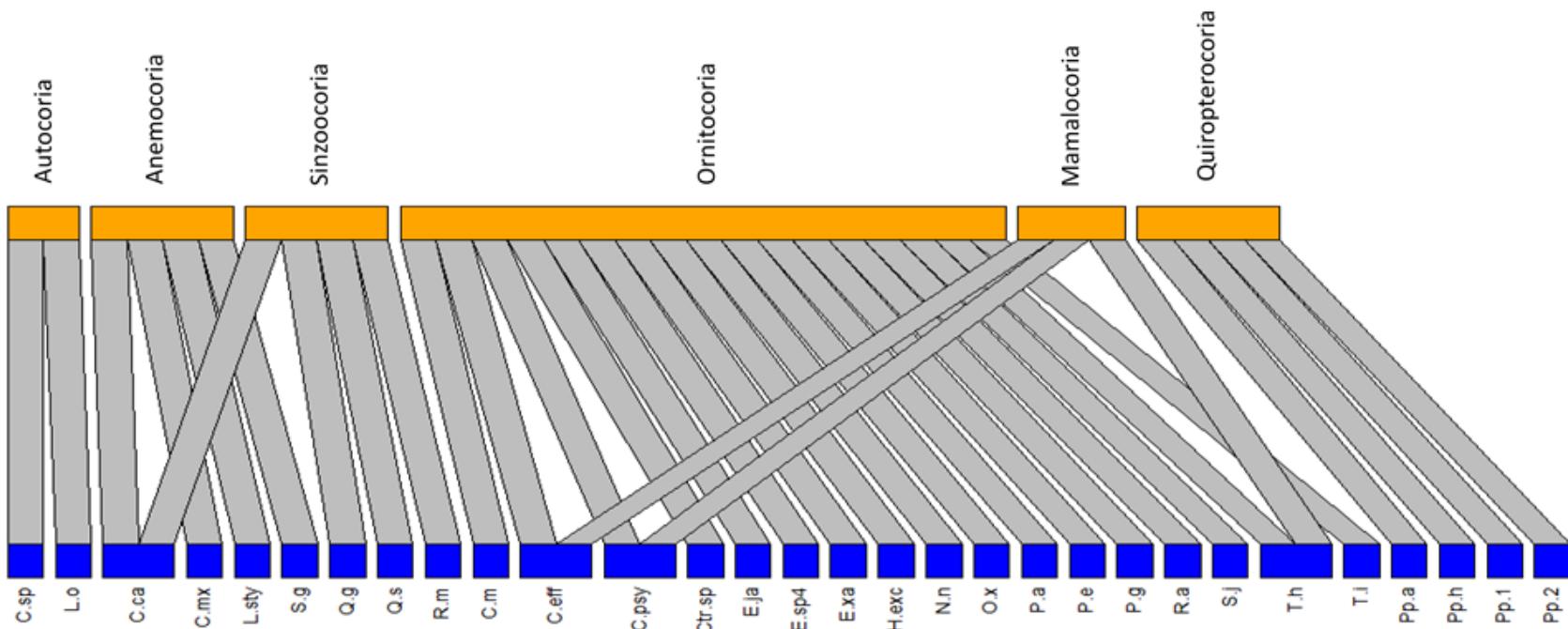
Tabla 5. Características generales de las redes de dispersión de semillas

| Red | NODF | p | Número de módulos | Modularidad | p |
|------------------------|-------------|----------|--------------------------|--------------------|----------|
| Bosque Mesófilo | 10.90 | 0.98 | 5 | 0.579 | 0.300 |
| Santuario | 8.11 | 0.97 | 5 | 0.620 | >0.001 |
| Cinco Palos | 11.51 | 0.94 | 5 | 0.575 | 0.200 |
| Martinica | 13.13 | 0.81 | 5 | 0.543 | 0.700 |



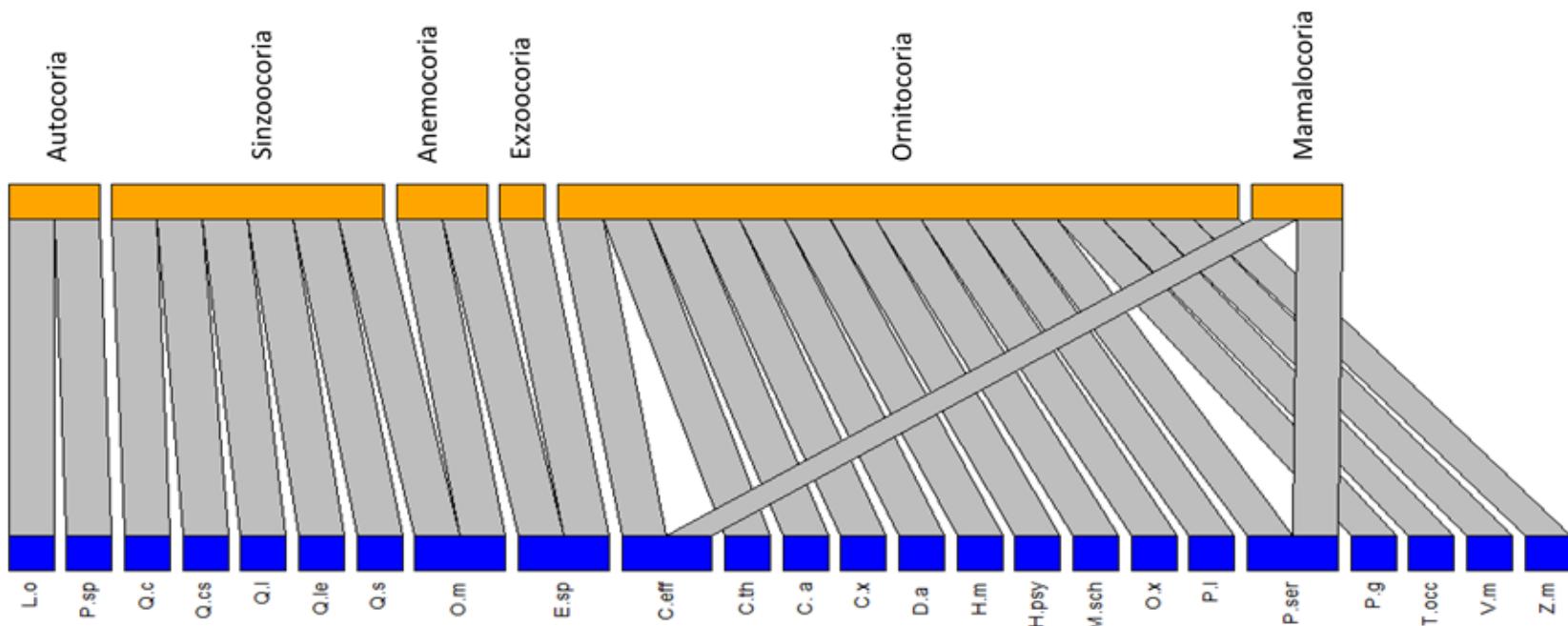
**Carpinus caroliniana (C.ca), Cestrum miradorensense (C.m), Cinnamomum effusum (C.eff), Cinnamomum psychotrioides (C.psy), Citrus sp. (Ctr.sp), Clethra mexicana (C.m) Cnidosculus sp. (C.sp), Eriobotrya japonica (E.ja), Eugenia sp4 (E.sp4), Eugenia xalapensis (E.xa), Hoffmannia excelsa (H.exc), Liquidambar styraciflua (L.sty), Lonchocarpus orizabensis (L.o), Nectandra nitida (N.n), Oreopanax xalapensis (O.x), Picramnia antidesma (P.a), Piper amalago (Pp.a), Piper hispidum (Pp.h), Piper sp.1 (Pp.1), Piper sp.2 (Pp.2), Psychotria erythrocarpa (P.e), Psychotria galeottiana (P.g), Quercus germana (Q.g), Quercus sartorii (Q.s), Randia aculeata (R.a), Rapanea myricoides (R.m), Senecio grandifolius (S.g), Syzygium jambos (S.j), Trichilia havanensis (T.h), Turpinia insignis (T.i), Cleyera theoides (C.th), Conostegia arborea (C. a), Conostegia xalapensis (C.x), Dendropanax arboreus (D.a), Eupatorium (E.sp), Hedyosmum mexicanum (H.m), Magnolia schiedeana (M.sch), Oreomunnea mexicana (O.m), Parathesis sp. (P.sp), Phyllonoma laticuspis (P.I), Prunus serótina (P.ser), Quercus corrugata (Q.c), Quercus cortesii (Q.cs), Quercus lancifolia (Q.l), Quercus leiophylla (Q.le), Turpinia occidentalis (T.occ), Viburnum microcarpum (V.m), Zanthoxylum melanostictum (Z.m), Amyris sylvatica (A.s), Annona cherimola(A.ch), Arachnothryx capitellata (A.ca), Ardisia compressa (A.co), Citharexylum mocinoi (C.mo), Cojoba arborea(Co.a), Gaultheria acuminata (G.a), Inga vera(I.v), Juglans olanchana (J.lolan), Malvaviscus arboreus (M.a), Mollinedia viridiflora (Mo.v), Saurauia pedunculata (S.ped), Sideroxilon sp. (Si.sp), Symplocos sp. (Sy.sp), Xylosma flexuosa (X.flex).

Figura 9. Red de dispersión de semillas las tres comunidades en conjunto solo representadas con la presencia y ausencia.



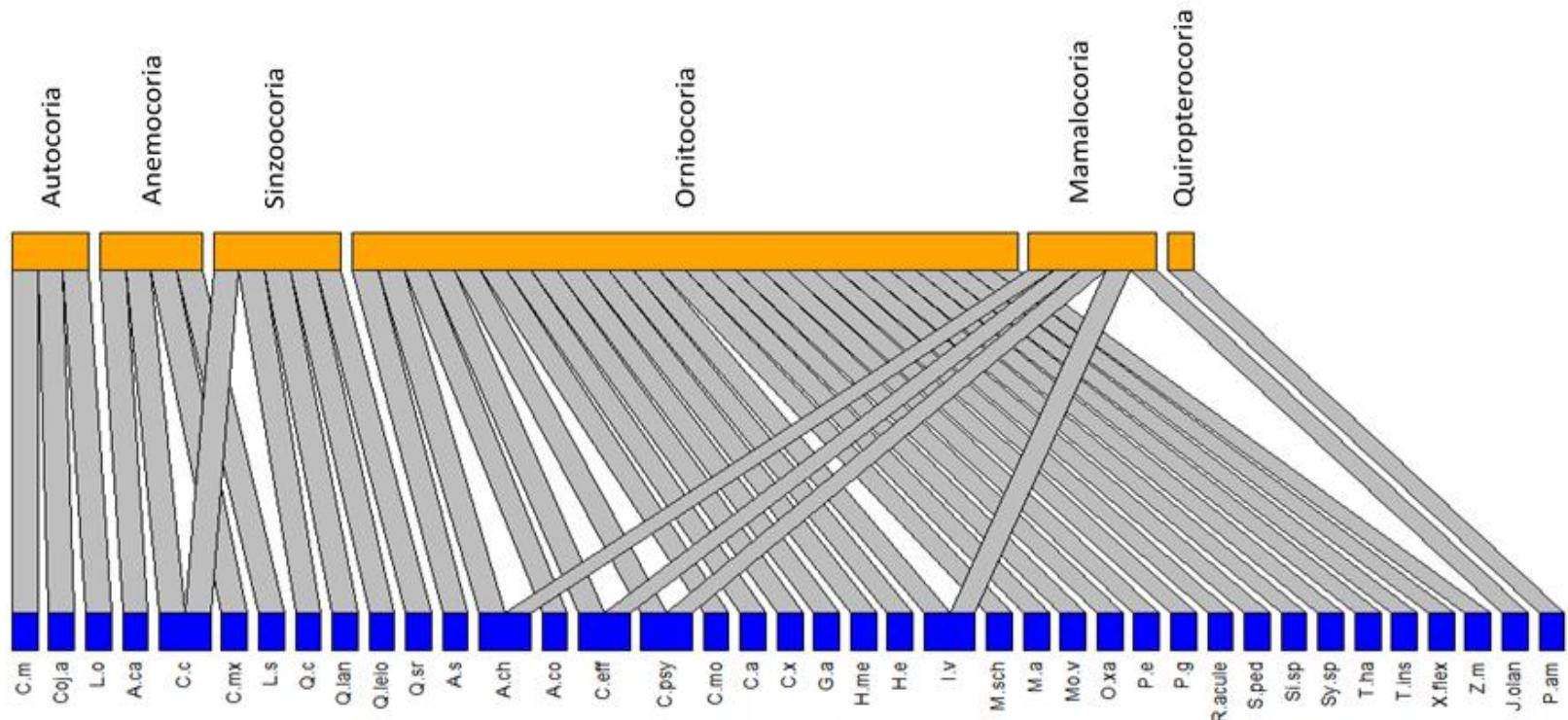
** *Carpinus carolineana* (C.ca), *Cestrum miradorensis* (C.mx), *Cinnamomum effusum* (C.eff), *Cinnamomum psychotrioides* (C.psy), *Citrus* sp. (Ctr.sp), *Clethra mexicana* (C.m), *Cnidosculus* sp. (C.sp), *Eriobotrya japonica* (E.ja), *Eugenia* sp4 (E.sp4), *Eugenia xalapensis* (Exa), *Hoffmannia excelsa* (H.exc), *Liquidambar styraciflora* (L.sty), *Lonchocarpus orizabensis* (L.o), *Nectandra nítida* (N.n), *Oreopanax xalapensis* (O.x), *Picramnia antidesma* (P.a), *Piper amalago* (Pp.a), *Piper hispidum* (Pp.h), *Piper* sp.1 (Pp.1), *Piper* sp.2 (Pp.2), *Psychotria erythrocarpa* (P.e), *Psychotria galeottiana* (P.g), *Quercus germana* (Q.g), *Quercus sartorii* (Q.s), *Randia aculeata* (R.a), *Rapanea myricoides* (R.m), *Senecio grandifolius* (S.g), *Syzygium jambos* (S.j), *Trichilia havanensis* (T.h), *Turpinia insignis* (T.i),

Figura 10. Red de dispersión de semillas del Santuario del Bosque de Niebla



***Cinnamomum effusum* (C.eff), *Cleyera theoides* (C.th), *Conostegia arborea* (C. a), *Conostegia xalapensis* (C.x), *Dendropanax arboreus* (D.a), *Eupatorium* (E.sp), *Hedyosmum mexicanum* (H.m), *Hoffmannia aff. psychotrichifolia* (H.psy), *Lonchocarpus orizabensis* (L.o), *Magnolia schiedeana* (M.sch), *Oreomunnea mexicana* (O.m), *Oreopanax xalapensis* (O.x), *Parathesis sp.* (P.sp), *Phyllonoma laticuspis* (P.l), *Prunus serotina* (P.ser), *Psychotria galeottiana* (P.g), *Quercus corrugata* (Q.c), *Quercus cortesii* (Q.cs), *Quercus lancifolia* (Q.l), *Quercus leiophylla* (Q.le), *Quercus sartorii* (Q.s), *Turpinia occidentalis* (T.occ), *Viburnum microcarpum* (V.m), *Zanthoxylum melanostictum* (Z.m).

Figura 11. Red de dispersión de semillas de la comunidad de Cinco Palos



***Amyris sylvatica* (A.s), *Annona cherimola* (A.ch), *Arachnothryx capitellata* (A.ca) *Ardisia compressa* (A.co), *Carpinus caroliniana* (C.c), *Cinnamomum effusum* (C.eff), *Cinnamomum psychotrioides* (C.psy), *Citharexylum mocinoi* (C.mo), *Clethra mexicana* (C.mx), *Cnidoscolus multilobus* (C.m), *Cojoba arborea* (Coj.a), *Conostegia arboreae* (C.a), *Conostegia xalapensis* (C.x), *Gaultheria acuminata* (G.a), *Hedyosmum mexicanum* (H.me), *Hoffmannia excelsa* (H.e), *Inga vera* (I.v), *Juglans olanchana* (J.olam), *Liquidambar styraciflua* (L.s), *Lonchocarpus orizabensis* (L.o), *Magnolia schiedeana* (M.sch), *Malvaviscus arboreus* (M.a), *Mollinedia viridiflora* (Mo.v), *Oreopanax xalapensis* (O.xa), *Piper amalago* (P.am), *Psychotria erythrocarpa* (P.e), *Psychotria galeottiana* (P.g), *Quercus cortesii* (Q.c), *Quercus lancifolia* (Q.lan), *Quercus ileiophylla* (Q.leio), *Quercus sartorii* (Q.sr), *Randia aculeata* (R.acule), *Saurauia pedunculata* (S.ped), *Sideroxylon sp.* (Si.sp), *Symplocos sp.* (Sy.sp), *Trichilia havanensis* (T.ha), *Turpinia insignis* (T.ins), *Xylosma flexuosa* (X.flex), *Zanthoxylum melanostictum* (Z.m).

Figura 12. Red de dispersión de semillas de Martinica

Importancia de los síndromes de dispersión a partir de su abundancia

El índice “species strength” del análisis de redes mostró diferencias en el grado de importancia de los síndromes de cada comunidad. No obstante, la ornitocoria es el síndrome de dispersión de semillas de mayor importancia, pero en diferente grado en cada uno de sitios. Particularmente, en la comunidad del Santuario del Bosque de Niebla los valores más altos fueron en los síndromes: ornitocoria (15.5) quiropteroocoria (4.0) y anemocoria (3.5). En Cinco Palos fueron la ornitocoria (14), sinzoocoria (5.5) y en La Martinica fue predominante la ornitocoria (23.5), sinzoocoria (4.5), anemocoria (3.5). y mamalocoria (3.5).

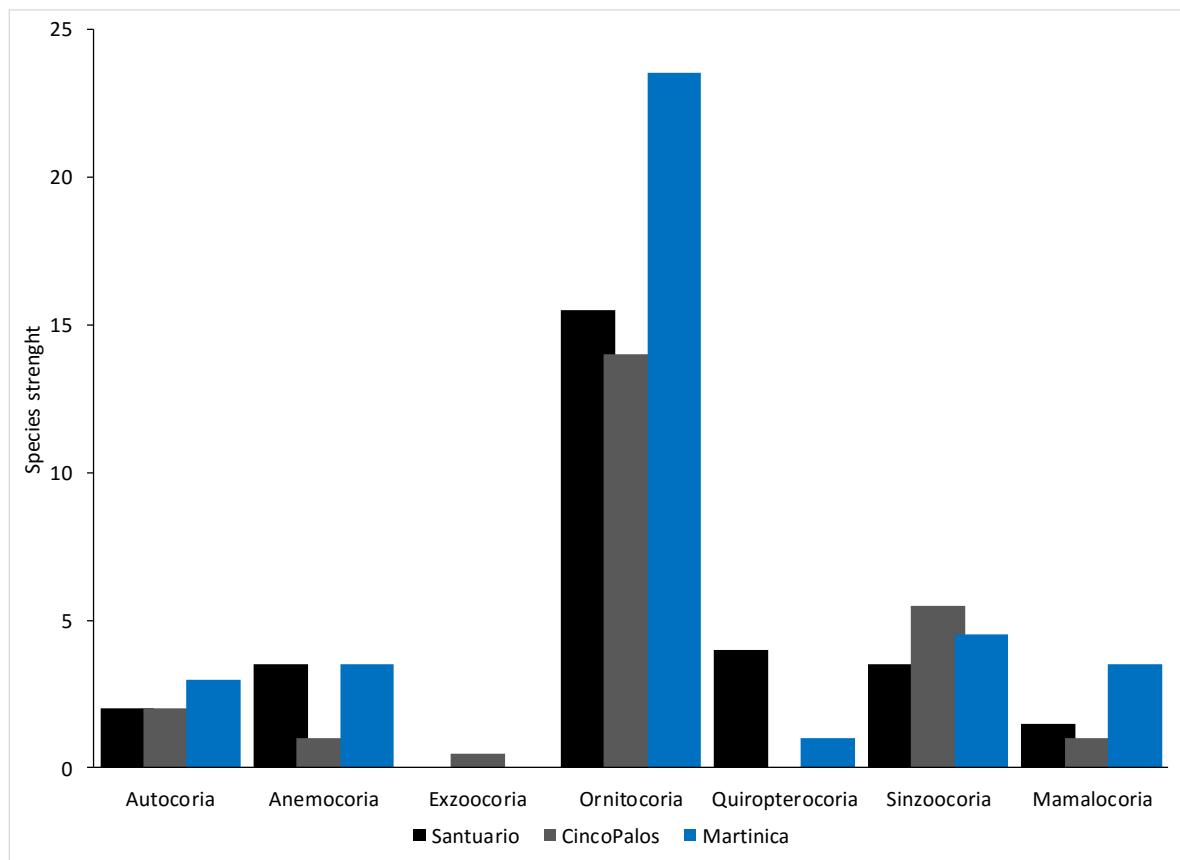


Figura 13. Valores de species strength o fuerza del síndrome de dispersión para toda la comunidad.

Los valores de este índice en las distintas comunidades muestran diferencia en cuanto a las frecuencias de los síndromes en cada sitio. Por ejemplo, la ornitocoria presenta valores de importancia mayor en el Santuario (14) que en Cinco Palos (13) (Fig.13), lo que difiere a lo registrado con la frecuencia de especies por síndrome (Fig. 8). Asimismo, en la sinzoocoria

los valores de species strength muestran una mayor importancia en Martinica (4.5), que para el Santuario (3.5) siendo exactamente lo inverso para el caso de la frecuencia. Otro caso particular fueron la autocoria y la anemocoria, los cuales muestran diferentes grados de importancia (species strength) en los tres sitios que difieren de los observado al solo considerar la frecuencia de estos síndromes.

Distribución de los síndromes en los estratos de vegetación

La frecuencia de los síndromes de dispersión está asociada significativamente con los estratos ($\chi^2= 49.358$, g.l. =6, $p<0.0001$). La ornitocoria, quiroptecocoria, mamalocoria y la autocoria son más abundantes en el sotobosque; mientras que en el dosel, la sinzoocoria y la anemocoria y la ornitocoria. Los tres sitios de manera independiente mostraron valores similares donde existe una asociación significativa de los estratos con los síndromes de dispersión (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados de la prueba de chi-cuadrado en cada uno de los sitios

| Sitio | χ^2 , g.l.=6 | <i>p</i> |
|-------------|-------------------|----------|
| Santuario | 24.714 | <.0001 |
| Cinco Palos | 17.271 | 0.004 |
| Martinica | 16.020 | 0.007 |

En general, en el dosel el 37.5 % de las especies presentan el síndrome sinzoocoro y el 30% ornitocoria. En este mismo estrato en el Santuario de Bosque de Niebla el 23.6% de las especies muestreadas se dispersan por sinzoocoria y anemocoria, mientras que solo el 8.8% de las especies se dispersan por aves. En Cinco Palos 21.4% de las especies de dosel se dispersan por sinzoocoria siendo la comunidad que mejor representa este síndrome en este estrato y sólo un 10.7% se dispersa por aves. La comunidad de Martinica presenta el mayor número de tipos de dispersión en el dosel (6), donde a diferencia de las demás comunidades el mayor número de especies se dispersan por aves (13.3%) y solo el 11.1% se dispersan por sinzoocoria (Fig. 14 (A)).

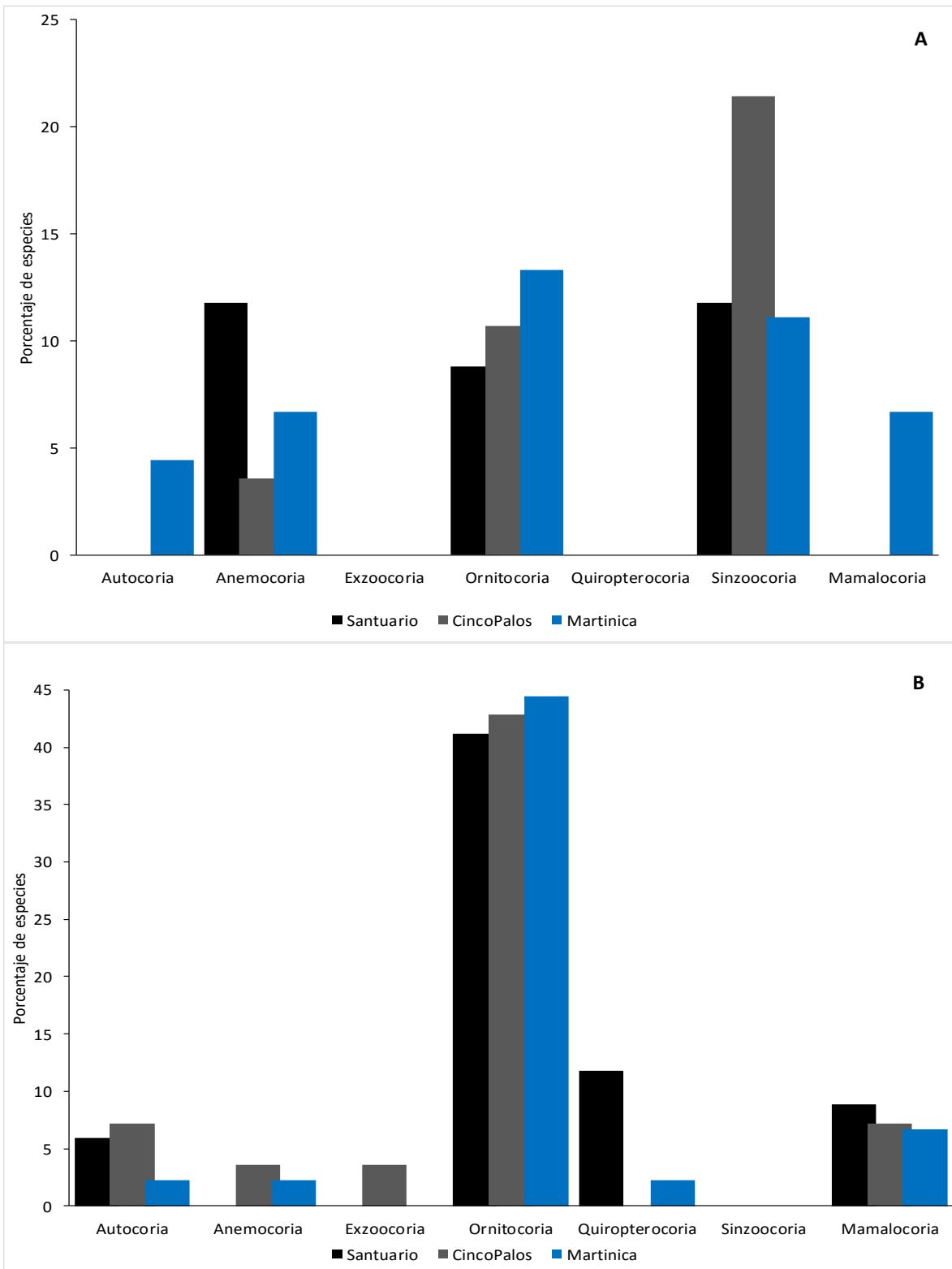


Figura 14. Porcentaje de especies por síndrome de dispersión en los dos estratos de vegetación, dosel (A) y sotobosque (B).

De manera general, el 68.66% de las especies que se encuentran en el estrato del sotobosque presentan ornitocoria como principal síndrome de dispersión. El 8.95% de las especies son dispersadas por quiropteroocoria y exzoocoria, síndromes presentes solo en este estrato. El sotobosque del Santuario del Bosque de Niebla está representado por tres tipos de síndromes de dispersión, el que tiene un mayor número de especies es la ornitocoria con 41.2% de estas, siguiéndole la quiropteroocoria con 11.8% y la mamalocoria con el 8.8% de las especies. En Cinco Palos al igual que en todas las comunidades el mayor número de especies presentan ornitocoria (42.9%), posteriormente el 14.24% de las diásporas en este estrato son dispersadas por autocoria y mamalocoria. La comunidad de Martinica tiene el mayor número de especies con el síndrome ornitocorico (44.4%) y 6.7 por mamalocoria (Fig.14 (B)).

Morfología de frutos

En total se colectaron 1,756 frutos de diferentes especies en las tres comunidades (Santuario 750, Cinco Palos 390 y Martinica 616) de las cuales el 71.42% fueron carnosos y el 28.5% secos (Fig.15). Los resultados de las variables medidas en los frutos colectados en cada una de las comunidades varían ampliamente entre sitios. Los frutos con un mayor peso húmedo y seco se registraron en Martinica ($F_{(2, 1464)} = 15.021$ $p < 0.0001$; $F_{(2, 1673)} = 14.696$ $p < 0.0001$) (Fig.16 A y B). Asimismo, la relación largo-ancho mostró diferencias significativas, siendo mayor en las diásporas presentes en el Santuario y menores en los demás sitios ($F_{(2, 1694)} = 18.331$; $p < 0.0001$) (Fig. 17 B). Las variables contenido de humedad y de azúcar no mostraron diferencias significativas (Fig.16 C; Fig. 17 A), aunque en el caso del contenido de humedad fue mayor en el Santuario y en el contenido de azúcar en Martinica.

A nivel intraespecífico, las especies presentes en los tres sitios registraron diferencias significativas entre pisos altitudinales en diferentes variables. Por ejemplo, los valores promedio más altos significativamente del peso húmedo y peso seco de la especie *Hoffmannia excelsa* se registraron en Martinica ($F_{(2, 147)} = 20.066$, $p < 0.0001$; $F_{(2, 147)} = 14.397$ $p < 0.0001$; respectivamente, Fig.18 A y B). En el caso del contenido de azúcar el valor promedio más alto se registró en el Santuario ($F_{(2, 57)} = 25.179$ $p < 0.0001$) (Fig.19 B). El resto

de las variables no mostró diferencias significativas, sin embargo, el contenido de humedad y la relación largo-ancho fue mayor en Cinco Palos (Fig. 18 C y Fig. 19 A).

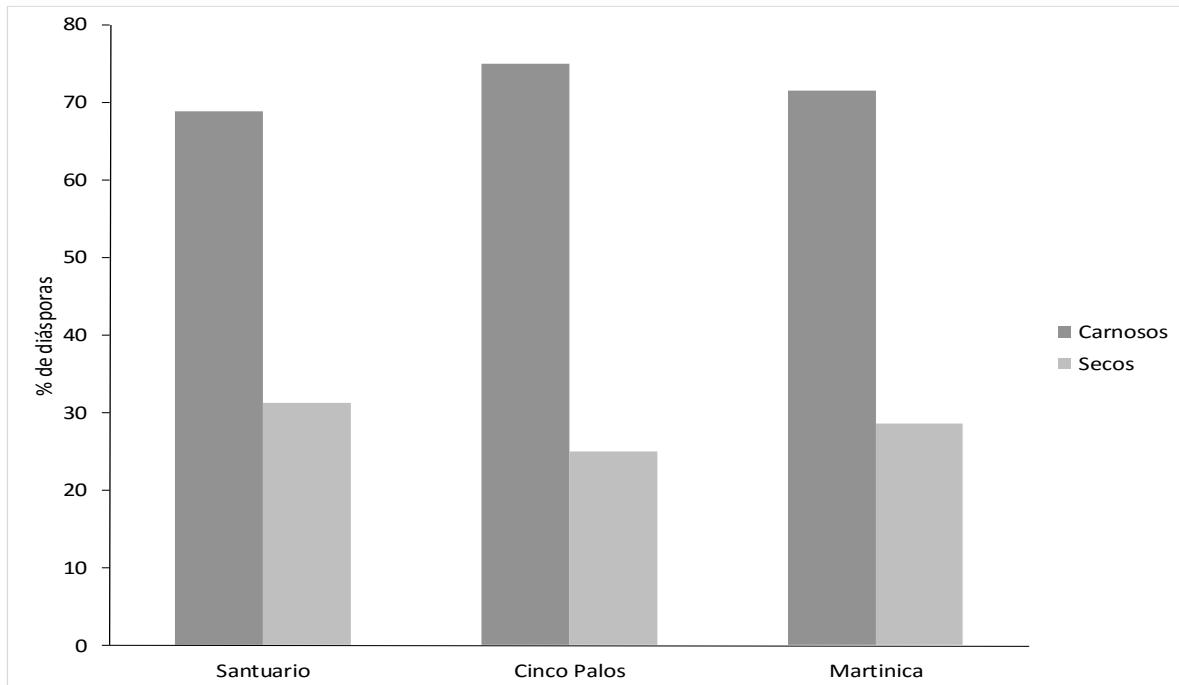


Figura 15. Porcentaje de especies con frutos carnosos o secos en cada una de las comunidades estudiadas.

Psychotria gaelottiana mostró diferencias significativas para peso seco y la relación largo-ancho, las cuales son mayores en el Santuario, ($F_{(2, 105)} = 12.86$ $p < 0.0001$; $F_{(2, 105)} = 15.14$ $p < 0.0001$) (Fig.20 B y Fig.21 A). Además, la comunidad de Cinco Palos presentó el valor promedio más alto en cuanto al contenido de humedad de las diásporas ($F_{(2, 105)} = 7.968$ $p = 0.001$) (Fig. 20 C). El peso húmedo no mostró diferencias significativas; sin embargo, los valores promedios presentan una tendencia a disminuir conforme aumenta la altitud (Fig.20 A). En cuanto al contenido de azúcar las diásporas con mayor contenido de este se encuentran en Martinica (Fig.21 B).

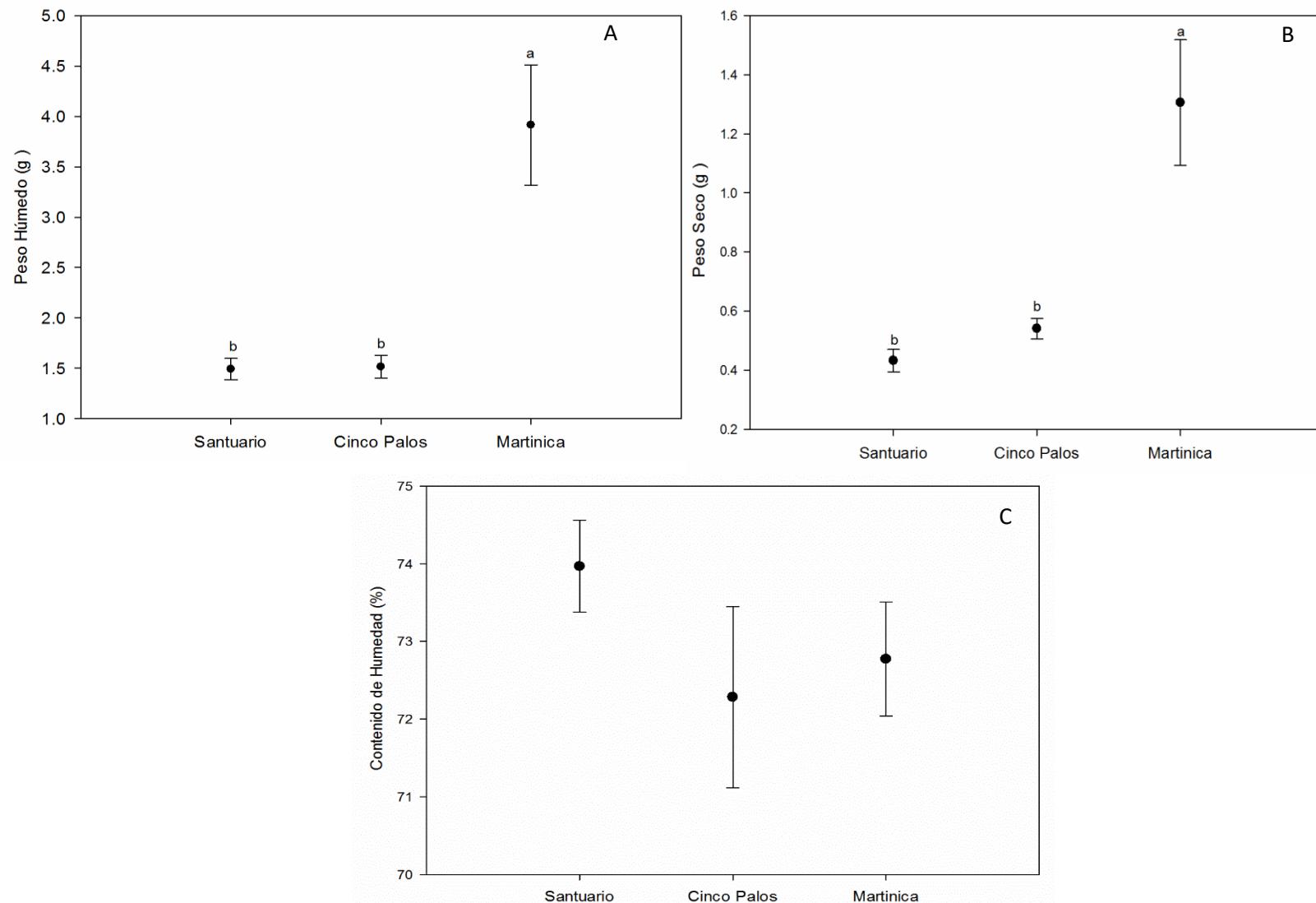


Figura 16 Valores promedio (\pm error estándar) de peso húmedo (A), peso seco (B) y contenido de humedad (C) de las diásporas en las tres comunidades de muestreo. Las letras minúsculas encima de las barras indican diferencias significativas.

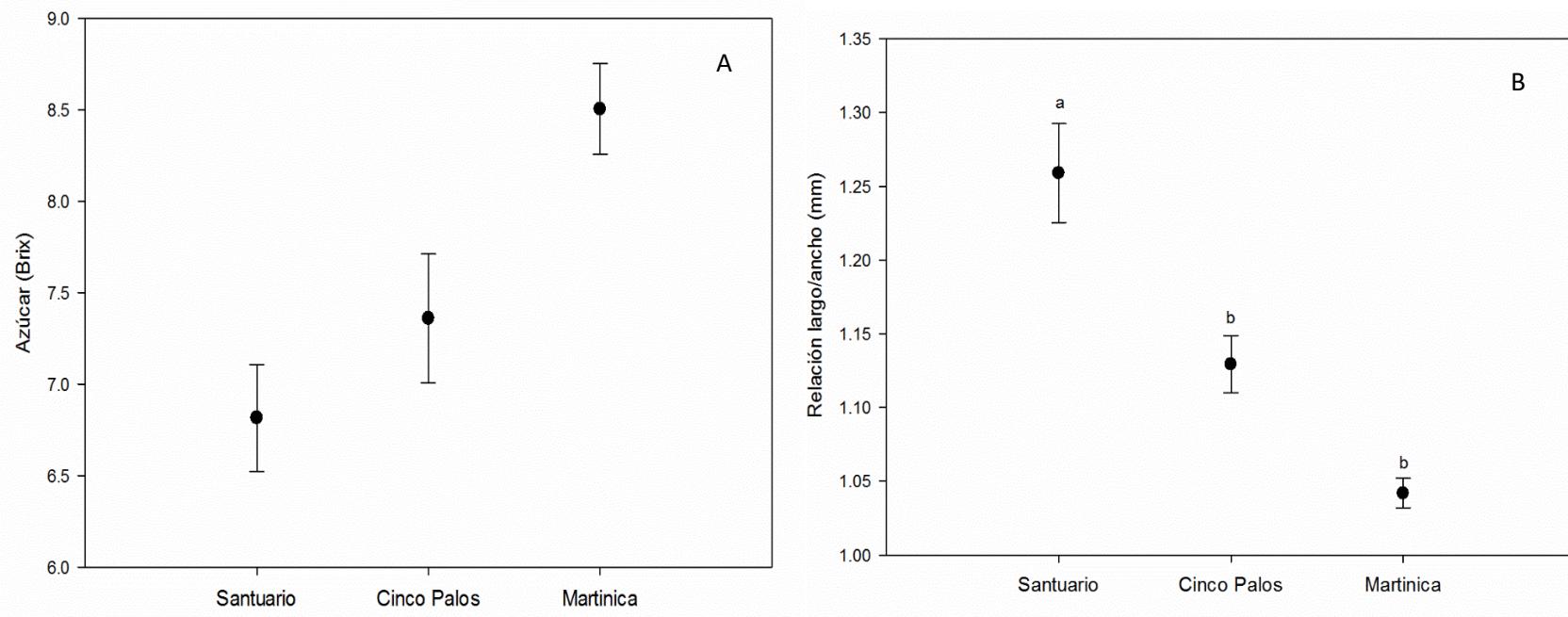


Figura 17. Valores promedio (\pm error estándar) del contenido de azúcar (A) y la relación largo-ancho (B) de las diásporas en las tres comunidades de muestreo. Las letras minúsculas encima de las barras indican diferencias significativas.

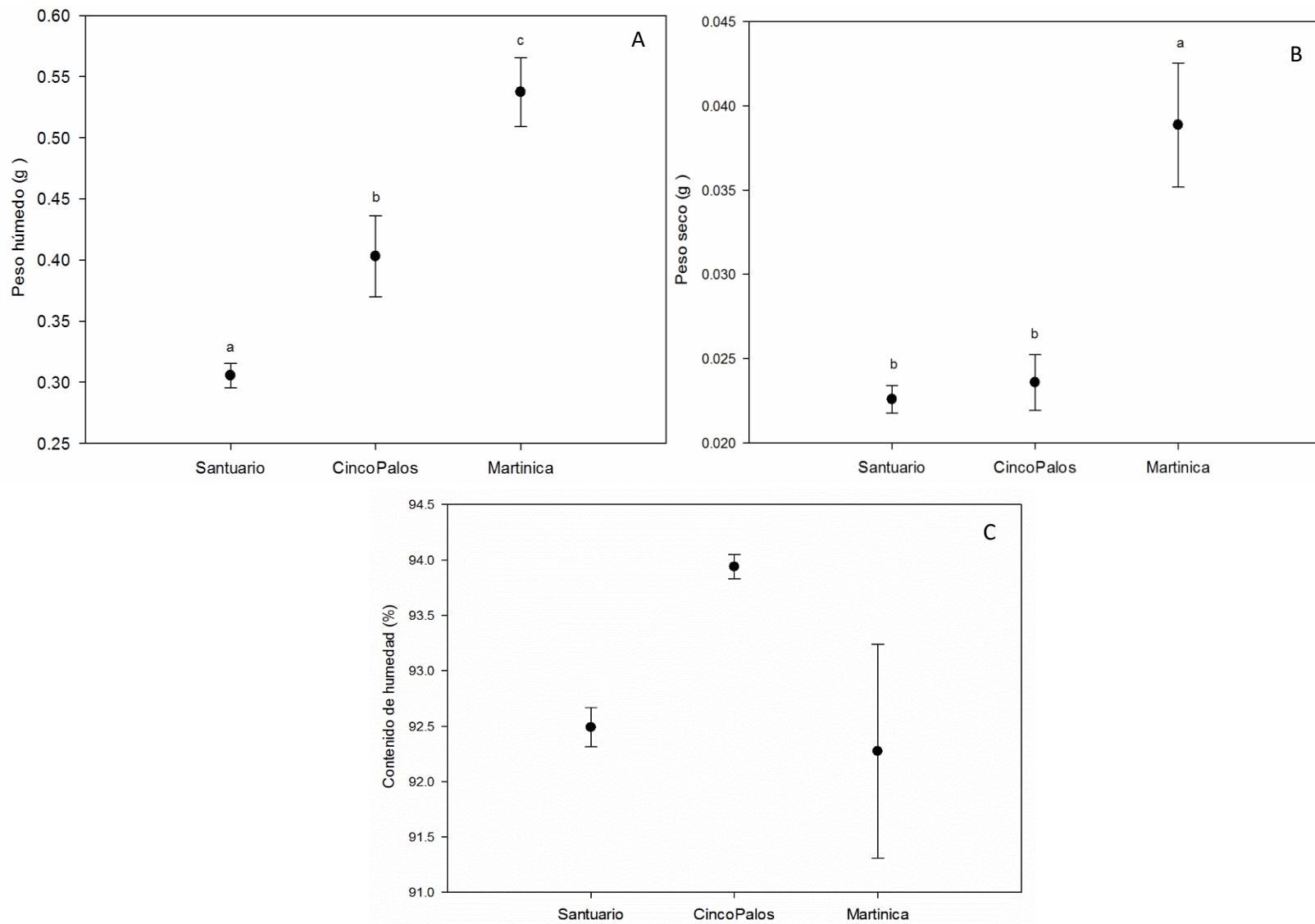


Figura 18. Valores promedio (\pm error estándar) del peso húmedo (A), peso seco (B), y contenido de humedad (C) de las diásporas de *Hoffmannia excelsa* en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas.

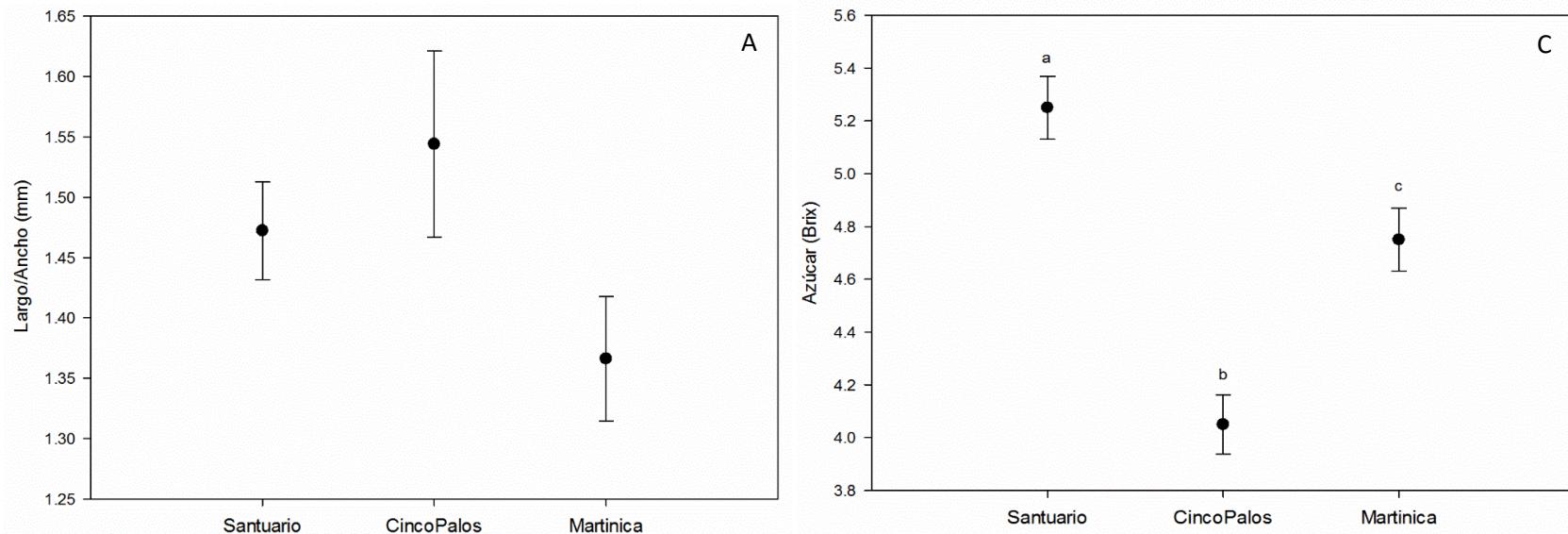


Figura 19. Valores promedio (\pm error estándar) de la relación largo-ancho (A) y del contenido de azúcar (B) de las diásporas de *Hoffmannia excelsa* en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas.

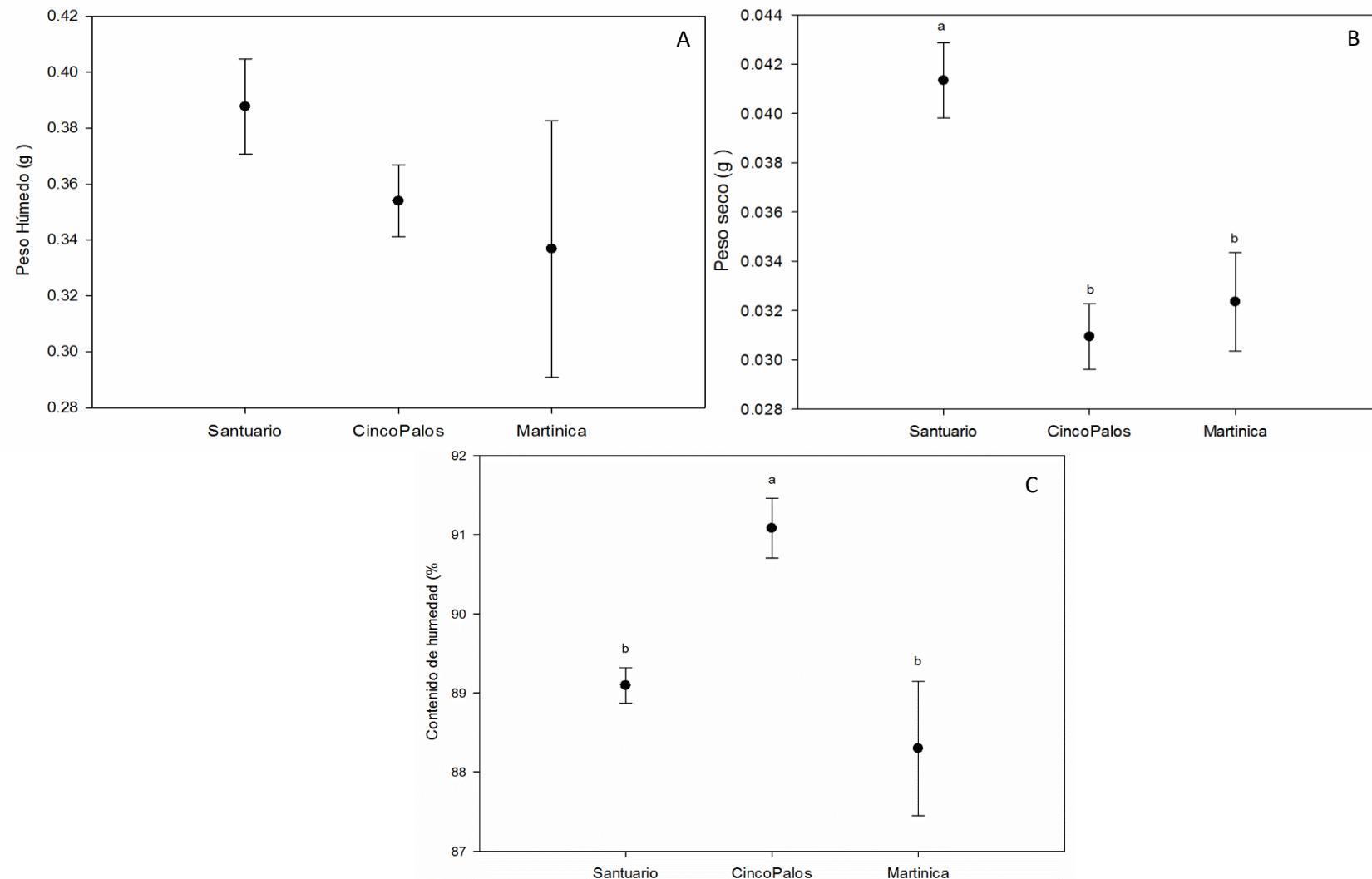


Figura 20. Valores promedio de las variables peso húmedo (A), peso seco (B) y contenido de humedad (C) de las diásporas de la especie *Psychotria gaelottiana* en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias significativas.

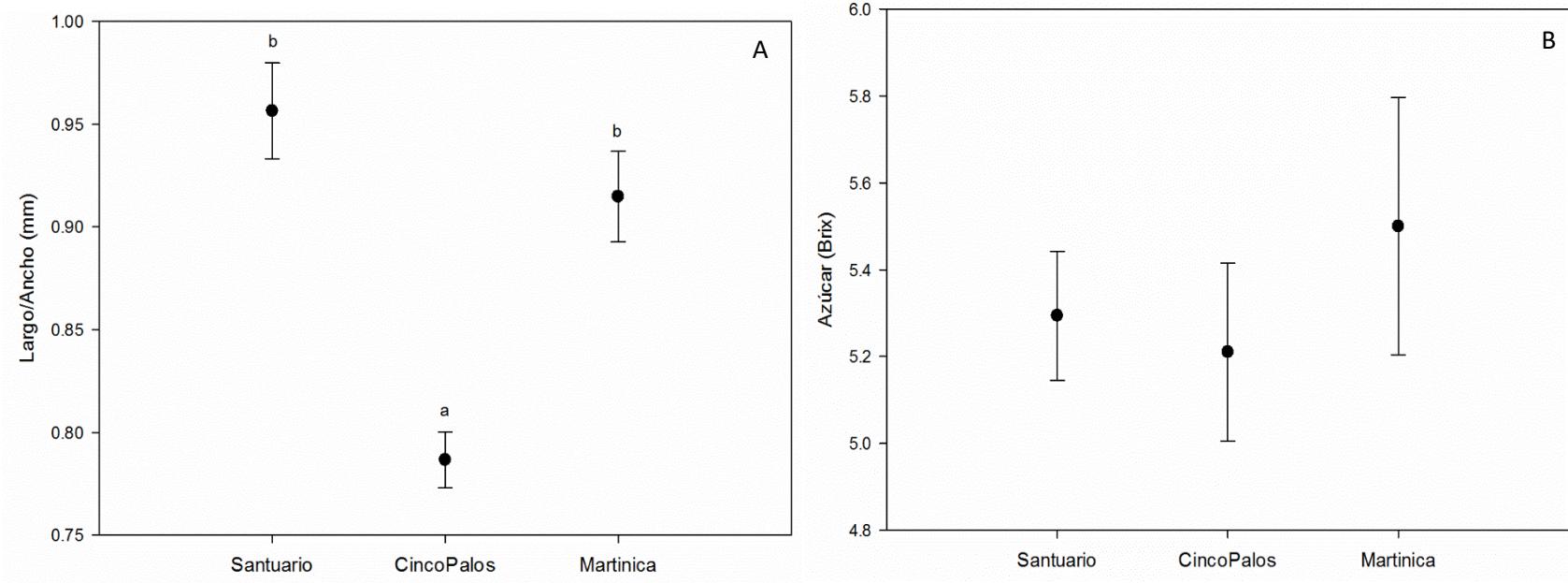


Figura 21. Valores promedio de la relación entre largo y ancho (A) y el contenido de azúcar (B) de las diásporas de la especie *Psychotria gaelottiana* en las tres comunidades de muestreo. Las barras muestran el error estándar y las letras minúsculas encima de estas las diferencias

DISCUSIÓN

En general, los resultados de esta investigación demuestran que la presencia de los síndromes de dispersión es similar entre comunidades, a pesar de que los tres remanentes de bosque mesófilo de montaña presentan una composición florística y estructura (DAP, AB, frecuencia y abundancia) muy heterogéneas. En las tres comunidades se encontró que la mayoría de las especies exhiben síndromes de dispersión zoocoros, principalmente por aves. Sin embargo, tanto la frecuencia como la importancia de cada síndrome de dispersión se modifican en función de la estructura de cada comunidad.

Frecuencia de los síndromes de dispersión

De manera general, los síndromes de dispersión no cambiaron entre comunidades, a pesar de que la composición florística fue variable, ya que entre las tres comunidades la similitud fue menor al 17%. Esto podría sugerir que las condiciones ambientales entre los tres sitios son similares y de manera general favorecen que las especies presenten diásporas zoocoras, tal como se ha registrado en muchos bosques húmedos del trópico (Snow, 1971; Givnish, 1997; Wang y Smith, 2002). En las tres comunidades estudiadas la ornitocoría fue el síndrome con mayor frecuencia de especies, mientras que los otros síndromes más frecuentes cambian en cada comunidad. Por ejemplo, la comunidad del Santuario del Bosque de Niebla posee un mayor porcentaje (11.76%) de plantas con síndrome quiropterocorio que los otros sitios. Esto particularmente debido al número de especies del género *Piper* y a la abundancia de *Piper sp.1*, plantas que se dispersan por murciélagos. La quiropterocoria es un síndrome preferentemente utilizado por plantas que se encuentran en zonas abiertas o con un mayor grado de perturbación (Barbosa *et al.*, 2006) como lo es el género *Piper* (Chadzon y Williams, 1988), lo cual puede hablar de un sitio con un mayor grado de perturbación. Además, en este sitio existe una mayor proporción (11.76%) de especies que se dispersan por anemocoria, donde dos de estas especies (*Carpinus caroliniana* y *Clethra mexicana*) tienen valores altos de importancia relativa, debido a su abundancia y aportación de área basal. La alta proporción de especies de plantas que se

dispersan por viento se relaciona con la disminución de nutrientes en el suelo y con una mayor apertura del dosel (Ozinga *et al.*, 2004)

En Cinco Palos sinzoocoria fue el segundo síndrome con mayor frecuencia de especies. Los frutos con este síndrome de dispersión son nueces con recubrimientos duros (van der Pijl, 1972; Howe y Westley, 1997), tales como los frutos de los encinos, plantas que presentaron un mayor número de especies en este sitio. Otra especie con este síndrome es *Oreomunnea mexicana*, la cual es dominante por su área basal (78.6%) y frecuencia. En esta comunidad se presentó el mayor valor promedio de área basal (80.2 m²ha), aportado principalmente por árboles de dosel, característica que representa a un bosque maduro, el cual puede proveer de refugio para muchos animales, como mamíferos (García-Estrada *et al.*, 2002; Arroyo *et al.*, 2013). Esta característica puede favorecer la zoocoria, principalmente la sinzoocoria.

En La Martinica la mamalocoria es presentada por el mayor número de especies de los tres sitios (13.33%). Esta comunidad se caracterizó por una alta densidad plantas leñosas (5060 ind ha⁻¹), 87% de los individuos se encuentran en el sotobosque. En este estrato existe una mayor abundancia de especies con frutos carnosos, los cuales pueden proveer de alimento a muchas especies de animales. Esta abundancia en el componente animal se asocia con comunidades vegetales con estructuras complejas y con una alta proporción de especies leñosas donde encuentran refugio, facilitando principalmente la dispersión de diásporas con capas externas suaves y carnosas (Martínez-Delgado *et al.*, 1996; Cortés *et al.*, 2000; Chad *et al.*, 2001; Griz y Machado, 2011). Como los casos de *Inga vera*, *Annona cherimola*, *Cinnamomum spp.* y *Juglans olanchana*.

Distribución de los síndromes de dispersión en los diferentes estratos

Los fragmentos de bosque estudiados presentaron una relación entre la frecuencia de los síndromes de dispersión y los estratos de vegetación, predominando la dispersión por animales en el sotobosque. En cambio, en el dosel los principales síndromes de dispersión fueron sinzoocoria y anemocoria.

El tipo de diásporas que utilizan el viento como vector de dispersión las cuales predominaron en el estrato de dosel de las comunidades estudiadas, son generalmente muy pequeñas, o con estructuras especializadas como alas o plumas, que les permite usar las corrientes de viento para dispersarse. Por lo que las especies del dosel donde la velocidad del viento es mayor son favorecidas para la dispersión de sus semillas. Sin embargo, la eficiencia del viento como dispersor depende de la altura y densidad de la vegetación adyacente (Ozinga *et al.*, 2004). En los bosques mesófilos de montaña, este tipo de diásporas son liberadas principalmente en la temporada seca-cálida (Williams-Linera, 2003). En esta temporada la velocidad del viento es mayor y el dosel se encuentra más abierto, permitiendo la penetración del aire y haciendo más efectiva la dispersión de semillas (Givnish, 1999; Tackenberg, 2001; Nathan *et al.*, 2002).

La sinzoocoria otro de los síndromes dominantes en el dosel, es un tipo de dispersión realizada por aves y pequeños mamíferos, los cuales presentan la conducta de almacenar semillas en escondites para las temporadas donde no hay este recurso y posteriormente algunas son olvidadas (van der Pijl, 1972; Howe y Smallwood, 1982). Un ejemplo son las especies del género *Quercus*, encontradas en los tres sitios, las cuales presentan un fruto en forma de nuez, que pueden ser colectado directamente de la planta o al caer en el suelo y posteriormente ser removido.

El sotobosque presentó en su mayoría síndromes de dispersión zoocoora, la cual puede ser favorecida por las condiciones ambientales de mayor humedad y poco viento presentes en este estrato favorecen la dispersión (Givnish, 1999). Los síndromes de dispersión más frecuentes en este estrato fueron la ornitocoria, la quiropteroocoria, la exzoocoria y la mamalocoria. La mayor frecuencia de especies con síndrome ornitocoro en el sotobosque puede ser resultado de una mayor concentración de follaje, lo cual reduce la mortalidad por depredación y enfermedades de las aves (Terborgh, 1977); y a su vez por el número de especies con diásporas carnosas, alta productividad de recursos en variedad y cantidad (Gentry, 1982; Bullock, 1995). Esto coincide con los resultados de esta investigación donde entre el 50 y 60% de las especies que producen frutos carnosos en los sitios de estudio se encuentran en este estrato.

La quiropteroocoria fue otro de los síndromes de dispersión abundantes en el sotobosque. Dentro de los mamíferos, los murciélagos son dispersores más importantes (Fleming y Sosa, 1994; Villa-Ramírez, 1966; van der Pijl, 1957, 1972). La presencia de este tipo de dispersión en este estrato se relaciona más con la forma de vida que presentan las especies de plantas que con una ventaja para la dispersión a través de los murciélagos ya que los murciélagos pueden dispersar semillas de árboles, arbustos, trepadoras, epífitas y hierbas (Galindo-González, 1998)

Importancia de la ornitocoria en los bosques mesófilos de montaña

Los remanentes estudiados de bosque mesófilo de montaña presentaron una mayor frecuencia de especies con síndromes de dispersión endozoocora, siendo, la ornitocoria el síndrome predominante en las tres comunidades. Esto concuerda con lo reportado por varios autores (Gentry, 1982; Givnish, 1998, Martínez-Orea, *et al.*, 2009) quienes argumenta que la endozoocoria es favorecida en localidades y temporadas con mayor humedad.

En ésta investigación más del 50% de las plantas de los tres sitios tuvieron frutos carnosos, que en conjunto tienen más del 60% de las abundancias relativas de los sitios. Este patrón concuerda con reportado por Gentry (1982). En general, en los bosques húmedos tropicales el 90% de las plantas producen frutos carnosos (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Jordano, 2000). Este patrón ha sido explicado por los altos niveles de humedad y nutrientes del suelo, los cuales podrían mantener los altos costos de producción de los componentes bioquímicos de la pulpa y los procesos fisiológicos para la producción de frutos (Gentry, 1982; Milewski, 1986). Esto podría impactar en el número de aves presentes en el bosque mesófilo de montaña y su impacto en la dispersión de semillas en las comunidades estudiadas.

Otra hipótesis que se han planteado para explicar la alta frecuencia de aves en los bosques húmedos tropicales, está relacionada con el incremento de insectos herbívoros, quienes proporcionan una “proteína de subsidio” para las aves (Snow, 1976; Givnish, 1999). Ya que muchas de las especies de aves no son exclusivamente frugívoras, debido a la variación en disponibilidad de los frutos los insectos son otra fuente de alimento. La abundancia de

insectos es alta en los BMM, debido a que las condiciones de alta humedad estimulan una mayor producción de rebrotos, lo cual incrementa la herbivoría en las hojas jóvenes (Coley, 1983) y la disponibilidad de proteína de subsidio para las aves.

Asimismo, se ha encontrado que en los remanentes de bosque mesófilo de montaña estudiados la producción de hojas en el sotobosque es continua durante todo el año (Williams-Linera, 2003) y la mayor abundancia de insectos herbívoros se presenta en la época de lluvias (Williams-Linera y Herrera, 2003), en la que además inicia la llegada de aves migratorias (C. Tejeda comunicación personal, 12 de junio, 2015). La coincidencia de estos dos factores, (la abundancia de insectos como de aves) puede estar incrementando el papel de las aves en la dispersión en esta época en la cual además fructifican muchas especies del sotobosque (Williams-Linera, 2003).

El bosque mesófilo de montaña es uno de los ecosistemas con la mayor diversidad de avifauna (Escalante *et al.*, 1993). En México, en este tipo de vegetación se han registrado alrededor de 1700 especies de aves (Fjeldsa y Krabbe, 1990; Escalante *et al.*, 1993) con altos porcentajes de endemismos (Brown y Kappelle, 2001). Particularmente, Veracruz es el estado con el mayor número de especies registradas en este ecosistema (139 spp; Hernández-Baños *et al.*, 1995) y es considerado como corredor migratorio de muchas especies de aves (Pronatura sur A. C., 2013). El incremento en la abundancia de aves migratorias en áreas o rutas de migración influye selectivamente en el tiempo de producción de frutos (Snow, 1971) y la abundancia de dispersores puede ser un factor de selección natural que favorece la producción de frutos (Janzen, 1967). Esto puede explicar la importancia de la ornitocoria como síndrome de dispersión predominante en las tres comunidades estudiadas. No obstante, en los remanentes estudiados de bosque mesófilo, la información sobre la diversidad y abundancia de aves es reducida, solo existe un estudio sistemático para el Santuario del Bosque de Niebla, en el que se comprueba la importancia de 27 especies de aves (residentes y migratorias) para la dispersión de 33 especies de plantas hacia la zona de potreros, pero no explica su importancia en la estructura y composición de los bosques conservados (Baltazar, 2014). Sin embargo, en los sitios

restantes no existe información similar, la cual sería de suma importancia para conocer el papel de las aves en el proceso de dispersión de semillas.

Variación en la calidad de los frutos

Los resultados de las características medidas en los frutos, muestran que sus características físicas cambian entre sitios. Aunque solo el peso húmedo y el peso seco mostraron diferencias significativas, mientras que el contenido de azúcar y la relación de largo-ancho del fruto mostraron una tendencia a variar con la altitud. Estos cambios pueden ser una estrategia de las plantas en cada sitio para atraer a grupos dispersores particulares (Howe y Smallwood, 1982); sin embargo, nuestros resultados no son concluyentes en este sentido. A pesar de esto se observó que en el caso de Martinica el peso húmedo y peso seco fueron significativamente más altos que los registrados en los otros dos sitios. Esto sugiere que las diásporas de Martinica presentan una mayor calidad para los dispersores, lo cual podría explicar de manera parcial el incremento de la importancia de la ornitocoria registrado en este sitio (Fig. 13), lo cual coincide con lo reportado por Snow (1981) para bosques tropicales.

Las condiciones ambientales son fundamentales para las características de las diásporas. El peso húmedo, el peso seco y el contenido de azúcar son características de los frutos que pueden ser afectadas por la fertilidad del suelo y factores ambientales. Por ejemplo, sabemos que la precipitación favorece el desarrollo de frutos carnosos; la lluvia y la humedad aumentan con la altitud en los bosques mesófilos (Brujinzeel *et al.*, 1993), esto puede afectar la producción de frutos carnosos en los diferentes sitios y por lo tanto a los grupos de agentes dispersores. Williams-Linera (2013) encontró que en los bosques mesófilos de la zona centro de Veracruz la precipitación incrementa con la altitud. Martinica el sitio más alto (1600 msnm) de este estudio fue el que presentó frutos de mayor peso húmedo y peso seco. Además, en este lugar se encontraron los frutos con mayor contenido de azúcar, aunque no hubo diferencias significativas entre sitios, puede que la variación en los atributos medidos en los frutos se deba a cambio en la precipitación de los distintos sitios de muestreo.

Además, las diferencias en las características medidas en los frutos puede ser debido a otros factores tales como, la composición del bosque, presiones de selección o a las características de la planta como la forma del desarrollo, tamaño de la plántula, área foliar, tolerancia a la sombra, etc. (Leishman *et al.*, 2000). Los tres remanentes presentaron diferente composición florística, particularmente en Cinco Palos las especies dominantes son especies que producen frutos secos, lo cual influye en la abundancia y tipo de dispersores que hay en este sitio. En contraste, la comunidad del Santuario la mayoría de la composición del bosque muestreada presentó frutos carnosos o con arilos carnosos.

Debido a que la composición florística de cada sitio fue particular, hubo pocas especies presentes en los tres sitios; sin embargo, se logró comparar las diásporas de dos especies con frutos carnosos. A este nivel encontramos que los frutos de *Hoffmannia excelsa* fueron significativamente mayores en peso húmedo y peso seco en la comunidad más alta (Martinica). No obstante, el contenido de azúcar no presentó ningún patrón aparente con la altitud. Esto puede ser resultado de las variaciones microclimáticas y de disponibilidad de nutrientes presentes en cada sitio estudiado, lo que influye en la calidad de los frutos. Lo anterior, debe afectar al mismo tiempo la abundancia y las características visuales de los frutos para la atracción de los animales, por lo que existirían diferentes gremios de dispersores en cada sitio (Snow 1971; Mackey, 1975; Howe y Smallwood, 1982).

Las diásporas de *Psychotria gaelottiana* presentaron un patrón diferente, ya que el peso seco y el peso humedad fue mayor en la comunidad del Santuario y el contenido de humedad en la comunidad de Cinco Palos. Aunque, la colección de frutos fue durante la misma temporada en los tres sitios, cada uno de estos puede tener características miroclimáticas particulares y la disponibilidad de nutrientes puede ser diferente. Además, los requerimientos nutrimentales de cada especie de planta pueden variar en cada lugar y la disponibilidad de estos puede variar no sólo entre sitios, también temporalmente. Lo anterior puede afectar directamente a las plantas produciendo frutos con diferentes características.

Los resultados de este estudio muestran que existe una variación en las características inherentes a los frutos y que el contenido de agua y azúcar de frutos disponibles varía según el sitio, lo que puede limitar o generar movimiento a los frugívoros, favoreciendo la dispersión de semillas por ciertos grupos de vertebrados. Los movimientos de los vertebrados pueden ocurrir en respuesta a cambios en las condiciones microclimáticas, y a variaciones espacio-temporales en la abundancia de recursos disponibles (Stiles, 1980). Particularmente los frugívoros responden a las características de las plantas como el tamaño de la fruta (Wheewright, 1985; Lomáscolo *et al.*, 2008) y calidad ((Mackey, 1975; Snow, 1971) moviéndose en respuesta a la variación espacio temporal (Loiselle y Blake 1991; Carlo *et al.*, 2003).

CONCLUSIONES

- En los tres remanentes de bosque mesófilo de montaña estudiados el componente animal fue el más importante para la dispersión de la mayoría de las especies de plantas leñosas.
- Las aves podrían ser el vector de dispersión más importante en las tres comunidades.
- La dispersión zoocora fue más frecuente en el estrato de sotobosque, debido a la protección y abundancia de especies con frutos carnosos.
- La importancia de los animales para la dispersión de semillas en estos bosques resalta la necesidad de entender con mayor detalle las interacciones de dispersión de semillas, los patrones de distribución de deposición y su impacto en el reclutamiento de las especies vegetales. Esto es muy importante en sitios fragmentados, como los bosques mesófilos de montaña, en los cuales la dispersión suele ser una de las interacciones afectadas por los procesos de fragmentación.
- A nivel comunitario solo hubo cambios en el peso húmedo y seco y forma de los frutos, pero a nivel intraespecífico (en las dos especies analizadas) hubo cambios en todas las características evaluadas, las cuales podrían influir en la atracción de dispersores.
- Es importante recordar que los síndromes solo permiten visualizar de manera general los patrones de dispersión que existen entre comunidades; por ello, es relevante evaluar la eficacia de los agentes de dispersión y su impacto en las poblaciones de plantas, en la composición y estructura del bosque, así como de procesos ecosistémicos y servicios ambientales que proveen, con el propósito de generar estrategias de conservación y restauración del bosque mesófilo de montaña.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Addinsoft, S. A. R. L. 2012. XLstat 2012: Leading Data Analysis and Statistical Solution for Microsoft Excel. Addinsoft SRL.

Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes, P.R., Loyola, R.D. y Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* (in press: doi: 10.1111/j.0030-1299.2008.16644.x)

Álvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biótica*, 2: 3-54.

Andresen, E. 2000. Ecological roles of mammals: the case of seed dispersal. En: A. Entwistle y N. Dunstone (Eds.), Future priorities for the conservation of mammalian diversity: Has the panda had its day? (11-16 pp). Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Andresen, E. y Feer, F. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En: P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds.), Seed Fate (331-350 pp). CAB international, Walingford, UK.

Armesto, J. J. y Rozzi, R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloé: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. *Journal Biogeography*, 16:219-226.

Arroyo, C. E., Riechers, P. A., Naranjo, E. J. y Rivera-Velázquez G. 2013. Riqueza, abundancia y diversidad de mamíferos silvestres entre hábitats en el Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. *Therya*, 3: 647-676.

Baltazar, H. S. 2014. La importancia de la dispersión de semillas en la recuperación del bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología A.C. Xalapa Veracruz.

Barbosa, L., Velázquez, A. y Mayorga-Saucedo, R. 2006. Solanaceae composition, pollination and seed dispersal syndromes in Mexican Mountain Cloud Forest. *Acta Botanica Brasilica*, 3:599-613.

Bascompte, J. y Jordano, P. 2006. The structure of plant animal mutualistic networks. En: M. Pascual y J. A. Dunne (Eds.), Food webs as complex adaptative networks: living structure to dynamics (143–159 pp). Oxford University Press, New York.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. y Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 100: 9383–87

BCMF (British Columbia Ministry of Forests). 1996. Techniques and procedures for collecting, preserving, processing, and storing botanical specimens. Providence of British Columbia Ministry of Forest Research Program, Victoria, B. C. Work, 39 pp.

Blake, J. G., Stiles, F. G. y Loiselle B. A. 1990. Birds of La Selva: habitat use, trophic composition, and migrants. En: A. Gentry (Ed.), Four neotropical forests (161-182 pp). Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.

Bohning-Gaese, K., Gaese, B.H. y Rabemanantsoa, S.B. 1999. Importance of primary and secondary seed dispersal in the Malagasy tree *Commiphora guillaumini*. Ecology, 80: 821–832.

Brown, A.D. y Kappelle, M. 2001. Introducción a los bosques nublados del Neotrópico: una síntesis regional. En: M. Kapelle, y A.D. Brown (Eds.). Bosques nublados del neotrópico (25-40 pp). Inbio, Santo Domingo de Heredia.

Bruijnzeel, L. A, Waterloo, M. J., Proctor, J., Kuiters, A. T. y Kotterink, B. 1993. Hydrological observations in montane rain forests on Gunung Silam, Sabah, Malyasia, with special reference to the “Massenerhebung” effect. Journal of Ecology, 81: 145-167.

Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (Eds.), Seasonally Dry Tropical Forest (227-303 pp). Cambridge University Press, Cambridge.

Carlo, T. A., Collazo, J.A. y Groom, M. 2003. Avian fruit preferences across a Puerto Rican forested landscape: pattern consistency and implications for seed removal. Oecologia, 134: 119-131

Casanoves, F., Pla, L. y Di Rienzo J. A. 2011. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Catalán, H. C., López-Mata, L. y Terrazas T. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña Guerrero, México. Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica, 74: 209-230.

Cavieres, L. A., Papic, C. y Castor, C. 1999. Variación altitudinal en los síndromes de dispersión de semillas de la vegetación andina de la cuenca del río Molina, Chile Central (33°S). Guayana Botanica, 56: 115-123.

Chad, E. L., Clark, T. W. y Derting, T. L. 2001. Food selection by the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) on the basis of energy and protein contents. Canadian Journal of Zoology 79:562-568

Chain, G. A. 2005. Síndromes de dispersión en el mosaico vegetacional de la región de Nizada (Oaxaca), México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Distrito Federal, México, 59 p

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. UNAM Agrupación Sierra Madre, S. C. México, D.F., 847 pp.

Challenger, A. y Soberón, J. 2008. Los ecosistemas terrestres de México. En: J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente (Eds.), Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 607 pp.

Chambers, J. J. y MacMahon J. A. 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.

- Chazdon, R. L., Williams, K., y Field, C. B. 1988. Interactions between crown structure and light environment in five rain forest *Piper* species. *American Journal of Botany*, 75: 1459-1471.
- Clark, C. J., Poulsen, J. R., Bolker, B. M., Connor, E. F., y Parker, V. T. 2005. Comparative seed shadows of bird, monkey, and wind-dispersed trees. *Ecology*, 86: 2684-2694.
- Coley, P. D. 1983. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecology Monographs*, 53: 209-234.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 9.1. ERL purl.oclo.org/estimates.
- CONABIO. 2010. El Bosque Mesófilo de Montaña en México: Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la biodiversidad, México, D.F., 197 pp.
- Connell, J. H. 1971. On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest. En: P. J. Boer y G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of Population* (298-310 pp). PUDOC.
- Cortés, A., Rosenmann, M. y Bozinovic, F. 2000. Water economy in rodents: evaporative water loss and metabolic water production. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73: 311-321.
- Dalling, J. 2002. Ecología de semillas. En: M. R. Guariguata y G. H. Kattan (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales* (345-375 pp). Asociación De Editoriales Universitarias de América Latina y el Caribe-GTZ. Costa Rica.
- Dansereau, P. y Lems, K. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institute Botanique de l'Université de Montreal*, 71:1-52.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: A. Estrada y T. H. Fleming (Eds.). *Frugivores and Seed Dispersal* (237-249). Springer, Netherlands.

Dormann, C.F., Gruber, B., Fründ, J. 2008. Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News* 8: 8–11.

Escalante, P., Navarro-Sigüenza, A. G. y Peterson, A. T. 1993. A geographic, ecological and historical analysis of land bird diversity in Mexico. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distributions* (279-304 pp). Oxford University Press, New York.

Fjeldsa, J. y Krabbe, N. 1990. *Birds of the high Andes*. Museum Tusculanum.

Fleming, T. H. 1988. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. University of Chicago Press, Chicago, 365 pp.

Fleming, T. H. y Sosa, V. J. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy*, 75: 847-851.

Fleming, T. H. y Williams, C. F. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in *Cecropia peltata* (Moraceae) in Costa Rica tropical dry forest. *Journal Tropical Ecology*, 6: 163-178.

Flores-Villela, O. y Gérez, P. 1988. *Conservación en México: síntesis sobre vertebrados terrestres, vegetación y uso de suelo*. INIREB, Jalapa, Veracruz.

Flores-Vindas, E. M. 1999. *La Planta: Estructura y Función. Volumen II. Libro Universitario Regional*, San José.

Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*, 52: 260-299.

Foster, S. A. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis. *Botanical Review*, 52: 260-299.

Galindo-González, J. 1998. Dispersión de semillas por murciélagos: su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical. *Acta Zoológica de México*, 73: 57-74

García-Estrada, C., Romero-Almaráz, M. L. y Sánchez-Hernández, C. 2002. Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of Southeastern Morelos, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.):153-168.

García-Franco, J. G., Castillo-Campo, G., Mehltreter, K., Martínez, M. L. y Vázquez, G. 2008. Composición Florística de un Bosque Mesófilo del Centro de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 83: 37-52.

Gentry A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. En: *Evolutionary Biology* (1-84 pp). Springer, U.S.

Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1-84

Givnish, T. J. 1998. Adaptative plant evolution on islands: classical patterns, molecular data, new insights. En: Grant P. (Ed). *Evolution on Islands* (281-304 pp). Oxford University Press, Oxford.

Givnish, T. J. 1998. Sun and shade adaptations: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.

Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 87:193-210.

González-Espinosa, M., Meave, J.A., Lorea-Hernández, F.G., Ibarra-Manríquez, G. y Newton, A.C. 2011. *The Red List of Mexican Cloud Forest Trees*, Fauna and Flora International Cambridge, Reino Unido.

Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plan species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany*, 60:427-431.

Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plant species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany*, 60:417-431.

- Graham, A. H. 1976. Studies in neotropical paleobotany. II. The Miocene communities of Veracruz, México. *Annals Missouri Botanical Garden*, 6: 787-842
- Greene, D.F. y Johnson, E.A. 1997. Secondary dispersal of tree seeds on snow. *Journal of Ecology*, 85: 329–340.
- Griz, L. M. y Machado, I. C. S. 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.
- Guàrdia, R. 2013. La dispersión de las semillas. *Investigación y Ciencia*, 446: 40-41.
- Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. 2002. Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional, Cartago.
- Guevara, S. y Laborde, J. 1993. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences from local species availability. En: T.H. Fleming y A. Estrada (Eds.), *Frugivory and Seed Dispersal: Ecological and Evolutionary Aspects* (339-349 pp). Kluwer Academic Publishers, Belgium.
- Guimarães, P. R. y Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*. 21: 1512-1513. [PDF]
- Gurnell, J. 1993. Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry*, 66: 291–315.
- Guzmán-Grajales, S. M. y Walker, L. R. 1991. Differential seedling responses to litter after Hurricane Hugo in the Luquillo Experimental forest, Puerto Rico. *Biotropica*, 23:407-414.
- Hamilton, L. S., Juvik, J. O. y Scatena, F.N. 1995. Tropical Montane Cloud Forest. Springer Verlag, New York.
- Hammond, D. S. y Brown V. K. 1994. Seed size of woody plants in relation to disturbance, dispersal, and soil type in wet neotropical forest. *Ecology*, 76:2544-2561.

Harper, J. L., Lovell, P. H. y Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology, Evolution y Systematics*, 1: 327-356.

Harper, J.L., Lovell, P. H. y Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 327-351.

Hernández-Baños, B., Peterson, A.T., Navarro-S, A.G. y Escalante-Pliego, P. 1995. Bird faunas of the humid montane forests of Mesoamerica: biogeographic patterns and priorities for conservation. *Bird Conservation International*, 5: 251-277.

Hernández-Ladrón I., Rojas-Soto, O., López-Barrera, F., Puebla-Olivares, F. y Díaz-Castelazo, C. 2012. Dispersión de semillas por aves en un paisaje de bosque mesófilo en el centro de Veracruz, México: Su papel en la restauración pasiva. *Revista Chilena de Historia Natural*, 85:89-100.

Hewitt, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 114:432-440.

Howe, H. F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: D.R. Murray (Ed.), *Seed Dispersal* (123-189 pp). Sidney, NSW: Academic Press.

Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-28

Howe, H. F., y Westley, L. C. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. En: M. J. Crawley. *Plant Ecology* (262-283 pp). Blackwell Scince, Oxford.

Hubbell, S. P. 1980. Seed predation and coexistence of tree species in tropical forest. *Oikos*, 35: 214-229.

Hughes L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M. R., Rice, B., Rodgerson, L. y Westoby, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 82: 933-950.

INEGI. 2005. Conjunto Nacional de Uso de Suelo y Vegetación a escala 1:250,000 Serie III, DGG-INEGI, México.

Ishiki I., M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis, Maestro en Ciencias (Especialidad en Botánica). Colegio de Postgraduados. Chapingo, Estado de México.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *The American Naturalist*, 104: 501-528.

Janzen, D. H., Miller, G. A., Hackforth-Jones, J., Pond, C. M., Hooper, K. y Janos, D. P. 1976. Two Costa Rican bat-generated seed shadows of *Andira inermis* (Leguminosae). *Ecology*, 57: 1068-1075.

Jordano, P. 2000. Fruits and frugivory. En: M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities* (125-162 pp). CAB international, Walingford, UK

Jurado, E., Westoby, M. y Nelson, D. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perenniability of central australian plants. *Journal of Ecology*, 79: 811-830.

Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T. y Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: M. Fenner (Ed.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities* (31–57 pp). CAB international, Walingford, UK

Levin, S. A. y Murrell, D. J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematic*, 34: 549-574.

Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. y Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34:575-604.

Loiselle, B. A. y Blake, J. G. 1991. Temporal variation on birds and fruits along and elevation gradients in Costa Rica. *Ecology*, 72: 180-193

Loiselle, B., y Dirzo, R. 2002. Plant–animal interactions and community structure. En: Chazdon R. L. y T. C. Whitmore (Eds.) Foundations of tropical forest biology: classic papers with commentaries (269-338 pp). University of Chicago Press, Chicago.

Lomáscolo, S. B., Speranza, P. y Kimball, R. 2008. Correlated evolution of fig size and colour supports the dispersal syndromes hypothesis. *Oecologia* 156:783–796.

Lord, J. M., Egan, J., Clifford, T., Jurado, E., Leishman, M., Williams, D. y Westoby M. 1997. Larger seeds in tropical floras: consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. *Journal of Biogeography*, 24: 205-211.

Lord, J. M., Egan, J., Clifford, T., Jurado, E., Leishman, M., Williams, D. y Westoby, M. 1997. Larger seeds in tropical floras: consistent patterns independent of growth form and dispersal mode. *Journal of Biogeography*, 24: 205-2011.

Luna, I., Almeida, L., Villers, L. y Lorenzo, L. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 48: 35-63.

Luna, M. V. E. 1997. Estudio de vegetación y flora del municipio de Coatepec, Veracruz. Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 163 p.

Magurran, A. E. y McGill B. J. 2011. *Biological Diversity, Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press, New York.

Marquitti, F.M.D., Guimaraes, P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F. 2013. MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets. arXiv:1304.2917.

Martínez-Delgado E., Mellink, E., Aguirre-Rivera, J. R. y García-Moya, E. 1996. Removal of piñon seeds by birds and rodents in San Luis Potosí México. *The Southwestern Naturalist*, 41:270-274.

Matteucci, S. D. y Colma, A. 1982. Metodología para el Estudio de la Vegetación. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington.

McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Coevolution of animals and plants. University of Texas Press, Austin, 159 p.

Meave, J., Soto, M., Calvo, L., Paz, H. y Valencia S. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica, 52: 31-77.

Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación de la Cuenca del Río de las Balsas. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 8: 95-113.

Miranda, F. 1952. La Vegetación de Chiapas. Ediciones del Gobierno del Estado, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

Molofsky, J. y Augspurger, C. K. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73: 68-77.

Mostacedo, B. y Fredericksen, T. S. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia.

Nathan, R. y Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-285.

Nathan, R. y Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-285.

Navarro-Sigüenza, A. G., Gómez de Silva, H., Gual-Díaz, M., Sánchez-González, L. A. y Pérez-Villafaña M. 2014. La importancia de las aves del bosque mesófilo de montaña de México. En: M. Gual-Díaz, y A. Rendón-Correa (comps.), *Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo* (279-304 pp). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

Niembro, R. A. 1983. Caracterización morfológica y anatómica de semillas forestales. Departamento de Bosques, Universidad Autónoma de Chapingo. Chapingo, México. 211 pp.

Ohman, J. L. y Spies, T. A. 1998. Regional gradient analysis and spatial patterns of woody plant communities of Oregon forests. Ecological Monographs, 68: 151–182.

Ozinga, W. A., Bekker, R. M., Schaminée, J. H. y Van Groenendaal J. M. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. Journal of Ecology, 92: 767-777.

Perea, R. 2012. Dispersión y predación de semillas por la fauna: implicaciones en la regeneración forestal de bosques templados. Ecosistemas, 21: 224-229.

Pijl, L. van der. 1957. The dispersal of plants by bats (Chiropterochory). Acta Botanica Neerlandica, 6: 291-315.

Pijl, L. van der. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer-Verlag, New York.

Pronatura sur A.C. 2013. Aves migratorias en su travesía por México. Recuperado de <http://www.pronatura-sur.org/web/nota.php?id=30>

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>

R Core Team. 2013. R: A language and Environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <http://www.R-project.org>

Reid, J. L. y Holl, K. D. 2013. Arrival ≠ Survival. Restoration Ecology, 21:153-155.

Revilla, T. A. y Encinas-Viso, F. 2010. Ecología y evolución de la endozoocoria. En: H. P. de Vladar y R. Cipriani (eds.), Modelos y simulaciones biológicas: ecología y evolución (101-135 pp). Createspace, <http://tomrevilla.sdf.org/files/endozoocoria.pdf>.

Ridley, H. N. 1930. The Dispersal of Plants Throughout the World. Reeve and Company, Asheford, Kent, UK.

Rincon, G. A. A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis, Biólogo. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

RStudio. 2013. RStudio: Integrated development environment for R. <http://www.rstudio.org/>

Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Botánica Mexicana*, 35: 25-44.

Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Sánchez-Garfías, B., Ibarra-Manríquez, G. y González-García, L. 1991. Manual de identificación de frutos y semillas anemocoros de árboles y lianas de la Estación “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F.

Schupp, E. W., Jordano, P., y Gómez, J. M. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188: 333-353.

Schupp, E.W., Howe, H.F., Augspurger, C.K. y Levey, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical

Secretaría de Desarrollo Social y Medio Ambiente (SEDESMA) 2006. Programa de manejo del área natural “La Martinica”. Xalapa, Veracruz México.

Smith, C. C. y Fretwell S. D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108: 499-506.

Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *American Naturalist*, 104: 25-35.

Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit eating by birds. *Ibis*, 113: 194-202

Snow, D. W. 1976. The web of adaptation: bird studies in the American tropics, Crown.

Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica*, 13: 1-14.

Solórzano, S. 1998. Variación morfológica de las estructuras reproductivas de las lianas de la Estación de Biología Chajul, Chiapas, y de la Estación Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Stiles, F. G. 1980. The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. *Ibis*, 122: 322-343.

Stiles, F. G. 1985. Conservation of forest birds in Costa Rica: problems and perspectives. En: A. W. Diamond y T. Lovejoy (Eds.), *Conservation of tropical forest birds* (141-168 pp). International Council on Bird Preservation, Cambridge, England.

Tabarelli, M., Vicente, A. y Barbosa, D. C. A. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of Woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 53: 197-210.

Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*, 58:1007-1019.

Toledo, T. 2009. El bosque de Niebla. *Biodiversitas*, 83: 2-6.

Toledo, V. M. y Ordóñez, M. J. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: a review of terrestrial habitats. En: T. P. Ramamoorth, R. Bye, A. Lot y J. Fa (Eds.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution* (757-777pp). Oxford University Press, Nueva York.

Toledo-Garibaldi, M. y Williams-Linera, G. 2014. Tree diversity patterns in successive vegetation types along an elevation gradient in the Mountains of Eastern Mexico. *Ecological Research*, DOI 10.1007/s11284-014-1196-4.

Ugalde, A. L. A. 1981. Conceptos básicos de dasometría. Turrialba, Costa Rica.

Vander Wall, S. B., Forget, P.-M., Lambert, J. E. y Hulme P. E. 2005. Seed fate pathways: filling the gap between parent and offspring. En: P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds.), *Seed Fate* (1-8 pp). CAB international, Walingford, UK.

Vázquez, G. A. y Givnish, T. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology*, 86: 999-1020.

Vázquez-Yanes, C., Orozco, A., Francois, G. y Trejo, L. 1975. Observations on the seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, México. *Biotropica*, 7:73-76.

Velázquez-Rosas, N., Meave, J., Vázquez-Santana, S. 2002. Elevational variation of leaf traits in montane rain forest tree species at La Chinantla, southern México. *Biotropica*, 34:534–546.

Villa-Ramírez, B. 1966. Los murciélagos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F., 491 pp.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia*, 28: 160-167.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. *Diversity and Distributions*, 10: 113-123.

Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Wang, B. C. y Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 379-385.

Weaver, P. L. 1991. Environmental gradients affect forest composition in the Luquillo mountains of Puerto Rico. *Interciencia*, 16: 142-151.

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

Wenny, D. G. 2005. Post-dispersal seed fate of some cloud forest tree species in Costa Rica. En: P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme y S. B. Vander Wall (Eds.), *Seed Fate* (351-362 pp). CAB international, Walingford, UK.

Williams-Linera G, Pérez-García I. y Tolome J. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal en el centro de Veracruz, México. *La ciencia y el Hombre*, 23: 149-161.

Williams-Linera G. 2007. El bosque de niebla del Centro de Veracruz: ecología, historia y destino en tiempos de fragmentación y cambio climático. CONABIO, Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.

Williams-Linera, G. 1993. Soil seed banks in four lower montane forest of México. *Journal of Tropical Ecology*, 9: 321-337.

Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1825-1843.

Williams-Linera, G. 2003. Temporal and spatial phenological variation of understory shrubs in a tropical montane cloud forest. *Biotropica*, 35: 28-36.

Williams-Linera, G. y Herrera, F. 2003. Folivory, herbivores and environment in the understory of a tropical montane cloud forest. *Biotropica*, 35: 67-73.

Williams-Linera, G., Manson, R. H. y Insunza, E. 2002. La fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso de suelo en la región oeste de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques*, 8:71-89.

Williams-Linera, G., Toledo-Garibaldi, M. y Gallardo, C. 2013. How heterogeneous are the cloud forest communities in the mountains of central Veracruz, México?. *Plant Ecology*, 214:685-701.

Wilson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107: 261-280.

Wilson, M. F., Rice, B. L. y Westoby, M. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. *Journal of Vegetation Science*, 1:547-560.

Wilson, M.F. y Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: M. Fenner (Ed.). *Seeds: The ecology of Regeneration in Plant Communities* (85-110 pp). CAB International, Wallingford.

Zelikovaa, T. J., Dunnb, R. R. y Sanders, N. J. 2008. Variation in seed dispersal along an elevational gradient in Great Smoky Mountains National Park. *Acta Oecologica*, 34:155-162.

ANEXOS

Anexo 1

Características de las diásporas para caracterizar el síndrome de dispersión (Howe y Westley, 1997; van der Pijl, 1972)

| Agente dispersor | Diáspora | | | Otras características | Síndrome |
|--|-----------------------------------|-----------------------------|--|------------------------------|-----------------|
| | Color | Aroma | Forma | Recompensa | |
| <i>Dispersión primaria por la planta misma</i> | | | | | |
| Gravedad | Varios | Ninguno | Indistinto | Ninguna | |
| Explosivos dehiscentes | Varios | Ninguno | Vainas o cápsulas explosivas | Ninguna | Autocoria |
| Contracción | Varios | Ninguno | Cerdas higroscópicas en mayor o menor humedad | Ninguna | |
| <i>Dispersión abiótica primaria</i> | | | | | |
| Agua | Varios, usualmente verdes o cafés | Ninguno | Cerdas, delgados, diminutos o tejido parecido al corcho resistente al hundimiento. | Ninguna | Hidrocoria |
| Viento | Varios, usualmente verdes o cafés | Ninguno | Diminutas, aladas, con plumas o en forma de globos que aumente la superficie y la resistencia a la caída | Ninguna | Anemocoria |
| <i>Dispersión primaria por insectos</i> | | | | | |
| Hormigas | Indistinguible | No percibido por lo humanos | Presentan eliosoma en la cubierta de la semilla | Aceites | Mimercoria |

Características de las diásporas para caracterizar el síndrome de dispersión (Howe y Westley, 1997; van der Pijl, 1972)

Características de las diásporas para caracterizar el síndrome de dispersión (Howe y Westley, 1997; van der Pijl, 1972)

| Agente dispersor | Diáspora | | | | Otras características | Síndrome |
|--|---|----------------------------------|---|---|---|-----------------|
| | Color | Aroma | Forma | Recompensa | | |
| <i>Dispersión primaria por vertebrados</i> | | | | | | |
| Aves recolectoras | Verde o café | Ninguno | Semillas redondeadas sin alas o nueces | La semilla | | |
| Mamíferos recolectores | Café | Débil o aromático | Nueces con recubrimientos gruesos y duros indehiscentes | La semillas | | Sinzoocoria |
| Aves altamente frugívoras | Negro, azul, rojo, verde o morado | Ninguno | Semilla con un largo arilo o drupas; regularmente dehiscentes; semillas>10 mm de largo | Pulpa rica en lípidos y proteínas | Las diásporas cuando están maduras son más coloridas. Algunas pueden presentar órganos accesorios coloridos | Ornitocoria |
| Frugivoría no especializada en aves | Negro, azul, rojo, anaranjado o blanco | Ninguno | Semillas con un arilo de tamaño medio o corto, bayas o drupas; semillas< 10 mm de largo | Varios; regularmente azúcar o almidón | | |
| Mamíferos frugívoros arbóreos | Café, verdes, blancos, anaranjado o amarillos | Aromáticos | Semillas con arilos o drupas regularmente compuestas dehiscentes | Arilo o pulpa rica en proteínas, azúcar o almidón | | Mamalocoria |
| Mamíferos frugívoros terrestres | Café o verdes | Ninguno | Duros indehiscentes > 50 mm de largo | Pulpa rica en lípidos | | |
| Dispersión externa | Indistinguible | Ninguno | Cerdas | Ganchos, cerdas o sustancias pegajosas | Ninguna | Exozoocoria |
| Murciélagos | Verdes, blancos o amarillo pálido | Aromas a humedad, agrio o rancio | Varias, regularmente largas y colgantes | Pulpa rica en lípidos o almidón | Jugosos y de fácil digestión | Quiropterocoria |

Anexo 2

Listado de especies presentes en las tres comunidades

| Familia | Especies | Santuario | Cinco Palos | Martinica |
|-----------------|----------------------------------|-----------|-------------|-----------|
| Actinidiaceae | <i>Saurauia pedunculata</i> | | | X |
| Altingiaceae | <i>Liquidambar styraciflua</i> | X | | X |
| Adoxaceae | <i>Viburnum microcarpum</i> | | X | |
| Annonaceae | <i>Annona cherimola</i> | | | X |
| Araliaceae | <i>Oreopanax xalapensis</i> | X | X | X |
| | <i>Dendropanax arboreus</i> | | X | |
| Asteraceae | <i>Asteraceae</i> | | X | |
| Betulaceae | <i>Carpinus caroliniana</i> | X | | X |
| Chloranthaceae | <i>Hedyosmum mexicanum</i> | | X | X |
| Clethraceae | <i>Clethra mexicana</i> | X | | X |
| Compositae | <i>Sin/ident.</i> | X | | |
| | <i>Senecio grandifolius</i> | X | | |
| | <i>Eupatorium</i> | | X | |
| Ericaceae | <i>Gaultheria acuminata</i> | | | X |
| Euphorbiaceae | <i>Cnidosculus sp.</i> | X | | X |
| | <i>Gymnanthes longipes</i> | | | X |
| Fagaceae | <i>Quercus corrugata</i> | | X | |
| | <i>Quercus cortesii</i> | | X | X |
| | <i>Quercus germana</i> | X | | |
| | <i>Quercus lancifolia</i> | | X | X |
| | <i>Quercus leiophylla</i> | | X | X |
| | <i>Quercus sartorii</i> | X | X | X |
| Juglandaceae | <i>Oreomunnea mexicana</i> | | X | |
| | <i>Juglans olanchana</i> | | | X |
| Lauraceae | <i>Cinnamomum effusum</i> | X | X | X |
| | <i>Nectandra nitida</i> | X | | |
| | <i>Cinnamomum psychotrioides</i> | X | | X |
| Leguminosae | <i>Inga vera</i> | | | X |
| | <i>Lonchocarpus orizabensis</i> | X | X | X |
| | <i>Cojoba arborea</i> | | | X |
| Magnoliaceae | <i>Magnolia schiedeana</i> | | X | X |
| Malvaceae | <i>Malvaviscus arboreus</i> | | | X |
| Melastomataceae | <i>Conostegia arborea</i> | X | | X |
| | <i>Conostegia xalapensis</i> | | X | X |
| Meliaceae | <i>Trichilia havanensis</i> | X | | X |
| Monimiaceae | <i>Mollinedia viridiflora</i> | | | X |

| Familia | Especies | Santuario | Cinco Palos | Martinica |
|------------------|--------------------------------------|-----------|-------------|-----------|
| Myrtaceae | <i>Eugenia sp4</i> | X | | |
| | <i>Eugenia xalapensis</i> | X | | |
| | <i>Syzygium jambos</i> | X | | |
| Piperaceae | <i>Piper hispidum</i> | X | | |
| | <i>Piper sp2</i> | X | | |
| | <i>Piper sp1</i> | X | | |
| | <i>Piper amalago</i> | X | | X |
| Pentaphylacaceae | <i>Cleyera theoides</i> | | X | |
| Phyllonomaceae | <i>Phyllonoma laticuspis</i> | | X | |
| Pricamniaceae | <i>Picramnia antidesma</i> | X | | |
| Primulaceae | <i>Rapanea myricoides</i> | | | X |
| | <i>Parathesis sp.</i> | | | |
| | <i>Ardisia compressa</i> | | | |
| Rosaceae | <i>Eriobotrya japonica</i> | X | X | |
| | <i>Prunus serotina</i> | | | |
| Rubiaceae | <i>Arachnothryx capitellata</i> | | | X |
| | <i>Deppea umbellata</i> | | | X |
| | <i>Hoffmannia excelsa</i> | X | | X |
| | <i>Hoffmannia aff. psychotrichia</i> | | X | |
| | <i>Psychotria erythrocarpa</i> | X | | X |
| | <i>Psychotria galeottiana</i> | X | X | X |
| | <i>Randia aculeata</i> | X | | X |
| Rutaceae | <i>Citrus sp.</i> | X | | |
| | <i>Amyris sylvatica</i> | | | X |
| | <i>Zanthoxylum melanostictum</i> | | X | X |
| Salicaceae | <i>Xylosma flexuosa</i> | | | X |
| Sapotaceae | <i>Sideroxylon sp.</i> | | | X |
| Solanaceae | <i>Cestrum miradorense</i> | X | | |
| Staphyleaceae | <i>Turpinia insignis</i> | X | | X |
| | <i>Turpinia occidentalis</i> | | X | |
| Symplocaceae | <i>Symplocos sp</i> | | | X |
| Verbenaceae | <i>Citharexylum mocinoi</i> | | | X |
| Sin identificar | | 1 | 1 | 2 |

Anexo 3

Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en el Santuario del Bosque de Niebla.

| Especie | PH gr | PS gr | CH % | L/A | Az Brix | S # |
|-------------------------------|-------|-------|-------|------|---------|--------|
| <i>Quercus germana</i> | 10.86 | 4.61 | 56.77 | 1.30 | | |
| <i>Psychotria galeottiana</i> | 0.39 | 0.05 | 86.77 | 0.94 | 5.43 | 1.90 |
| <i>Carpinus caroliniana</i> | 0.02 | | | 2.12 | | |
| <i>Quercus sartorii</i> | 2.57 | 1.60 | 38.09 | 1.18 | | |
| <i>Turpinia insignis</i> | 1.55 | 0.40 | 73.50 | 0.87 | 8.85 | 3.27 |
| <i>Clethra mexicana</i> | 0.02 | | | 0.74 | | |
| <i>Randia aculeata</i> | 0.87 | 0.19 | 74.74 | 1.08 | | |
| <i>Eigenia xalapensis</i> | 1.58 | 0.68 | 56.48 | 0.92 | | |
| <i>Eugenia sp4</i> | 0.88 | 0.37 | 59.45 | 0.90 | | |
| <i>Piper hispidum</i> | 2.24 | 0.69 | 69.73 | 4.70 | | |
| <i>Cinnamomum effusum</i> | 1.27 | 0.58 | 55.86 | 1.26 | | |
| <i>Hoffmannia excelsa</i> | 0.31 | 0.02 | 92.49 | 1.45 | 5.25 | 103.11 |
| <i>Cestrum miradorensense</i> | 0.29 | 0.06 | 79.15 | 0.84 | | |
| <i>Senecio grandifolius</i> | | | | 1.14 | | |
| <i>Picramnia antidesma</i> | 0.57 | 0.10 | 82.49 | 0.29 | 6.88 | 1.67 |
| <i>Psychotria erytrocarpa</i> | 0.54 | 0.12 | 78.31 | 0.87 | | |
| Especies extras | | | | | | |
| <i>Xylosma flexuosa</i> | 0.49 | 0.11 | 78.38 | 0.36 | 11.81 | 2.57 |
| <i>Malvaviscus arboreus</i> | 0.82 | 0.15 | 82.27 | 0.73 | | |

*PH peso húmedo, *PS peso seco, *CH contenido de humedad, *L/A relación entre largo y ancho, *Az contenido de azúcar y *S semillas

Anexo 4

Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en la comunidad de Cinco Palos

| Especie | PH gr | PS gr | CH % | L/A | Az Brix | S # |
|-------------------------------|-------|-------|-------|------|---------|------|
| <i>Conostegia arborea</i> | 0.22 | 0.02 | 88.78 | 0.82 | 7.88 | |
| <i>Conostegia xalapensis</i> | 0.93 | 0.15 | 83.35 | 0.84 | 10.75 | |
| <i>Hoffmannia excelsa</i> | 0.40 | 0.02 | 93.94 | 1.56 | 4.05 | |
| <i>Parathesis sp.</i> | 1.10 | 0.13 | 88.33 | 0.84 | 5.09 | |
| <i>Phyllonoma laticuspis</i> | 0.05 | 0.01 | 87.85 | 0.84 | 9.19 | 2.50 |
| <i>Prunus serotina</i> | 0.64 | 0.24 | 61.77 | 0.97 | 16.22 | |
| <i>Psychotria galeottiana</i> | 0.35 | 0.03 | 91.08 | 0.78 | 5.21 | |
| <i>Turpinia occidentalis</i> | 1.31 | 0.34 | 75.23 | 0.74 | 4.83 | |
| <i>Hedyosmum mexicanum</i> | 9.14 | 1.35 | 85.32 | 1.71 | | |
| <i>Quercus cosrtesii</i> | 2.42 | 1.41 | 41.51 | 1.17 | | |
| <i>Quercus sartorii</i> | 1.85 | 1.21 | 32.62 | 1.29 | | |
| <i>Quercus lancifolia</i> | 2.69 | 1.39 | 45.20 | 1.52 | | |
| Especies extras | | | | | | |
| <i>Trichilia avanensis</i> | 1.08 | 0.26 | 75.96 | 0.91 | 4.67 | |

*PH peso húmedo, *PS peso seco, *CH contenido de humedad, *L/A relación entre largo y ancho, *Az contenido de azúcar y *S semillas

Anexo 5

Valores promedio de las variables medidas en las diásporas de las diferentes especies presentes en Martinica

| Especie | PH gr | PS gr | CH % | L/A | Az Brix | S # |
|----------------------------------|-------|-------|-------|------|---------|--------|
| <i>Cinnamomum psychotrioides</i> | 1.14 | 0.50 | 55.99 | 1.27 | | 11.42 |
| <i>Randia aculeata</i> | 0.77 | 0.18 | 72.60 | 1.18 | | |
| <i>Arachnothryx capitellata</i> | | 0.01 | | 0.92 | | |
| <i>Psychotria galeottiana</i> | 0.34 | 0.03 | 88.30 | 0.18 | 5.50 | |
| <i>Turpinia insignis</i> | 1.32 | 0.32 | 76.18 | 0.93 | 12.01 | |
| <i>Trichilia havanensis</i> | 1.24 | 0.35 | 56.68 | 0.84 | | |
| <i>Cinnamomum effusum</i> | 0.76 | 0.29 | 63.88 | 1.27 | 7.10 | |
| <i>Clethra mexicana</i> | | 0.01 | | 0.69 | | |
| <i>Xylosma flexuosa</i> | 0.32 | 0.06 | 80.26 | 1.00 | 8.00 | 2.36 |
| <i>Conostegia arboreae</i> | 0.29 | 0.03 | 89.06 | 0.86 | 7.40 | 158.67 |
| <i>Hoffmannia excelsa</i> | 0.54 | 0.04 | 92.27 | 1.27 | 4.75 | 132.11 |
| <i>Conostegia xalapensis</i> | 0.68 | 0.11 | 83.16 | 0.92 | 9.44 | |
| <i>Juglans olanchana</i> | 54.79 | 21.62 | 60.61 | 1.17 | | |
| <i>Symplocos sp.</i> | 0.79 | 0.20 | 75.20 | 0.96 | 10.25 | 1.00 |
| Especies extras | | | | | | |
| <i>Rapanea myricoides</i> | 0.040 | 0.02 | 39.25 | 0.98 | | |

*PH peso húmedo, *PS peso seco, *CH contenido de humedad, *L/A relación entre largo y ancho, *Az contenido de azúcar y *S semillas

CURRICULUM VITAE

DATOS PERSONALES:

Nombre: Tania Lizbeth Velázquez Escamilla

Fecha de nacimiento: 29/noviembre/1985

FORMACIÓN PROFESIONAL:

Licenciatura:

Nombre de la Tesis: Estructura y Composición de la vegetación leñosa de la isla La Cocina Jal., México.

Asesor: Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez

Maestría:

Nombre de la Tesis: Síndromes de dispersión de semillas en tres comunidades de bosque mesófilo de montaña, en la zona centro de Veracruz.

Asesor: Dr. Noé Velázquez Rosas

BECAS PARA FORMACIÓN PROFESIONAL:

Beca CONACYT Nacional 2013 segundo periodo para estudios de posgrado nivel Maestría

Beca Mixta 2014 – marzo 2015 para Movilidad en el extranjero

CURSOS/TALLERES DE CAPACITACIÓN:

Septiembre 2010. Curso de Capacitación para guías del Jardín Botánico del IBUNAM

Febrero 2011. Curso de Introducción al uso de Microsoft Access 2010

EXPERIENCIA PROFESIONAL:

Octubre 2010-diciembre2011. Educador Ambiental. Jardín Botánico de Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Diciembre2007-febrero 2008. Asistente técnico en un campamento tortuguero Tomatal, Oaxaca México. Universidad Benito Juárez de Oaxaca

EXPERIENCIA EN INVESTIGACIÓN:

Febrero 2009-mayo 2009 Investigación, conservación y manejo de ecosistemas naturales. Centro de Investigación y Gestión Ambiental A.C. Oaxaca. Oaxaca, México

ESTANCIAS/VIAJES DE INVESTIGACIÓN:

Enero-febrero 2015 Curso intensivo de campo Ecología Tropical y Conservación, Costa Rica

PARTICIPACIÓN EN TALLERES, CONGRESOS Y SIMPOSIA:**NACIONALES (México)**

Noviembre 2008. Participación con la presentación de cartel en el Congreso Mexicano de Ecología, en la ciudad de Mérida, Yucatán “Estructura y composición de la vegetación leñosa de la isla La Cocina Jal. México”

Noviembre 2011. Participación con la presentación de cartel en la Reunión Nacional “Perspectivas para el desarrollo de los Jardines Botánicos Mexicanos Escenarios para el 2020”

ARTÍCULOS DE DIFUSIÓN/DIVULGACIÓN DE LA CIENCIA

Velázquez-Escamilla T.2015. Semillas Viajeras. ¿Cómo ves? UNAM, 17:188