

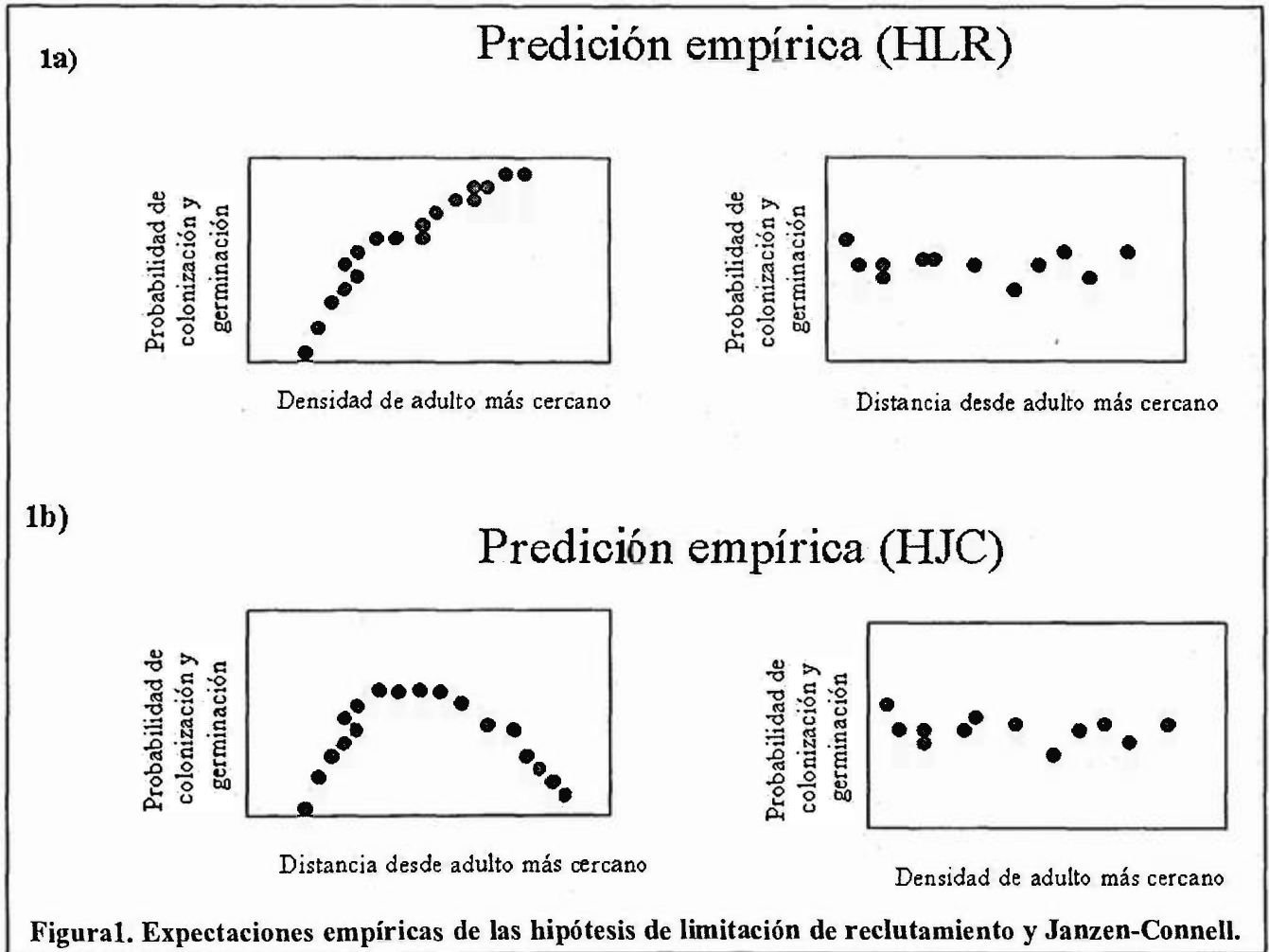
Prueba de las hipótesis de Janzen-Connell y de limitación de reclutamiento en el contexto de la organización de bosques húmedos tropicales

Javier Ruiz

Una meta muy importante en el campo de ecología de comunidades es explicar los mecanismos que mantienen un gran número de especies de árboles co-existiendo en espacios pequeños – la riqueza de especies a escala local. Está bien documentado que los bosques húmedos tropicales son altamente diversos. Por ejemplo, en una hectárea de bosque amazónico puede haber más de 280 especies de madera dura con diámetro a la altura del pecho >10 centímetros (Oliveira and Mori 1999; Valencia et al. 1994). Una riqueza de especies tan alta puede ser encontrada en bosques del sureste de Nicaragua, donde cerca de 240 especies de madera dura han sido contabilizadas en un área de 0.9 hectárea en cuatro localidades de estudio (Vandermeer et al. 2000). Una pregunta que surge de este patrón es: ¿cómo pueden tantas especies coexistir en bosques tropicales? Por más de medio siglo, esta pregunta ha sido el foco de investigación de campo (Chesson 2000; Connell 1971; Connell 1978; Hubbell 1979; Hubbell and Foster 1986; Hubbell et al. 1999; Janzen 1970; Wills and Condit 1999) y teórica (Chave 2004; Chave et al. 2002; Hubbell 2001; Hurtt and Pacala 1995; Nathan and Casagrandi 2004; Tilman 1994). La presente comunicación se enfoca en determinar y comprender cuáles mecanismos podrían ser responsables por esta alta riqueza de especies de árboles y en el desarrollo de métodos para detectar dichos mecanismos en la naturaleza.

En respuesta a la pregunta de por qué existe una alta riqueza de especies de plantas en los bosques tropicales se han formulado dos hipótesis: (1) La hipótesis de Janzen-Connell (HJC) y (2) la hipótesis de limitación de reclutamiento (HLR). Dichas hipótesis se enfocan en la dinámica de dispersión de semillas y reclutamiento de plántulas, aunque ambas hipótesis se encuentran conformando “el paradigma de la estructuración de comunidades por dispersión”, estas hipótesis son fundamentalmente diferentes en relación a la forma en que operan los mecanismos de dispersión. HLR

es parte de la teoría neutral de biogeografía y biodiversidad propuesta por Hubbell (2001). En la teoría de limitación de reclutamiento, es la limitación de dispersión de propágulos lo que determina la dinámica de reclutamiento y moldea la riqueza y abundancia local de especies de árboles. Por ejemplo, en un bosque hipotético que posee solamente una especie de árbol, la probabilidad que un propágulo alcance el sitio de reclutamiento (específicamente, claros de luz; u otro sitio apropiado para la regeneración) es una función de la abundancia local de árboles adultos (Hubbell 2001). A baja densidad de árboles adultos y formación de claros de luz al azar, la probabilidad de colonización es baja, porque no habría suficiente reclutamiento efectivo que conduzca a la transición hacia árboles (Hubbell *et al.* 1999) (Figura 1a). La hipótesis de Janzen-Connell diverge de estas ideas, puesto que propone que enemigos naturales (Ej. depredadores de semillas, patógenos y herbívoros) ocasionarán una mortalidad desproporcionadamente alta de propágulos cerca al árbol congénere más cercano. De tal forma, la sobrevivencia de dichos propágulos será mayor a largas distancias del árbol adulto donde la densidad de enemigos naturales es baja. (Figura 1b) (Connell 1971; Janzen 1970). Este patrón de sobrevivencia de plántulas daría como resultado largas distancias entre adultos congéneres, potencialmente explicando cómo muchas especies pueden coexistir a baja densidades y con largas distancias entre sus individuos adultos. Debido a su convincente elegancia y simplicidad, otras hipótesis formuladas por Daniel Janzen ha formado parte del sentido común en Ecología, pero sin suficiente observación de campo y/o experimentación (Fine *et al.* 2004), algo similar ha ocurrido con la hipótesis de Janzen-Connell. Lamentablemente, el extenso número de publicaciones abordando esta hipótesis necesita ser reexaminado debido a recurrentes inconsistencias. Por ejemplo, en estudios que evalúan los efectos ecológicos la dispersión de semillas sobre la sobrevivencia de plantas,

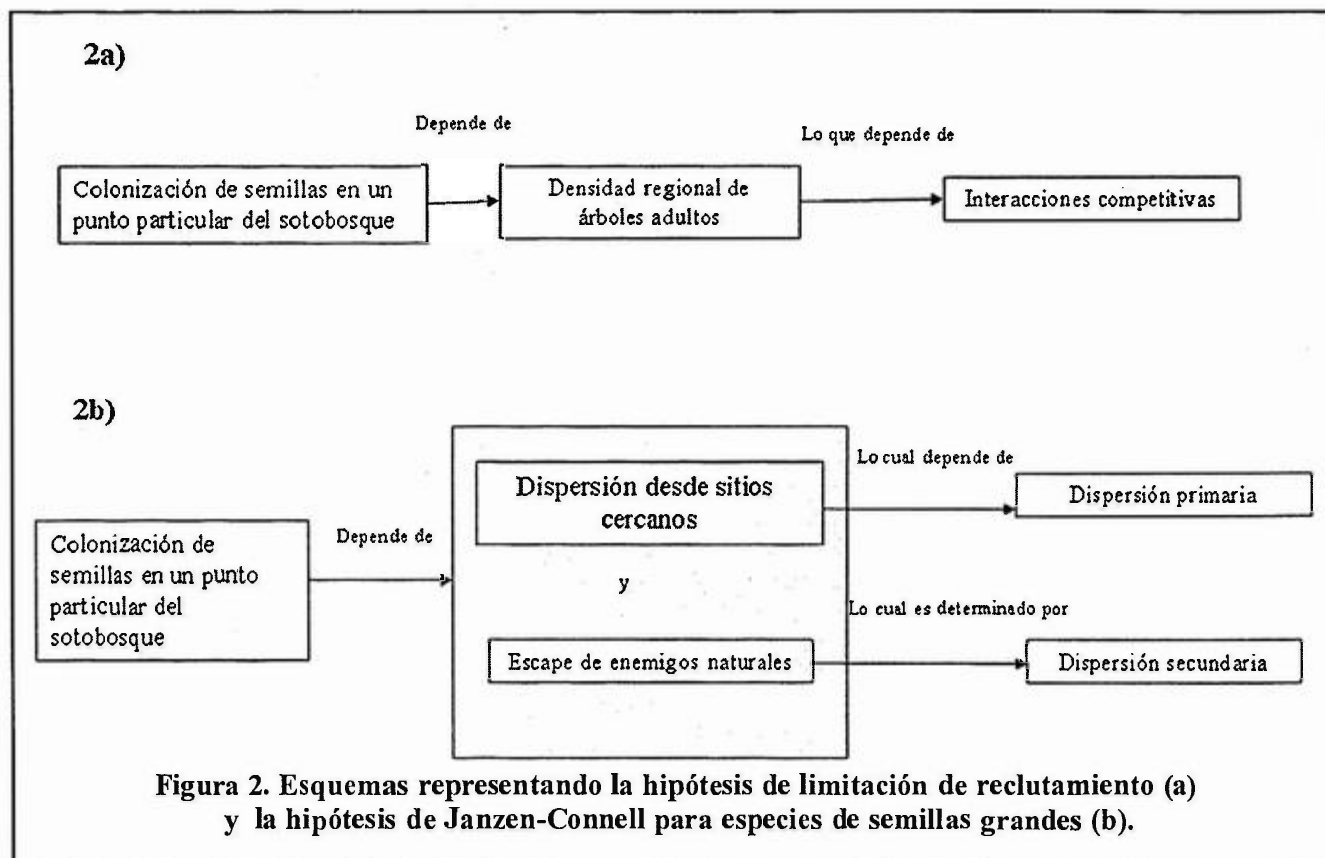


la remoción de semillas es considerada como eventos de dispersión de semillas o de depredación de semillas (Vander Wall et al. 2005) y muchos estudios presentan evidencia que es inconsistente o confusa (Clark and Clark 1984; Hyatt et al. 2003).

En síntesis, los fundamentos de ambas hipótesis son representadas en dos esquemas (Figura 2). Primero, en la HLR la densidad local de adultos determina la dinámica de reclutamiento, ya que la probabilidad que las semillas colonicen un punto en particular del bosque, es principalmente determinado por la disponibilidad de fuentes de semillas, lo que es igual a decir: la densidad de árboles adultos. En la HJC, figura 2b, la probabilidad que una semilla colonice un lugar en el sotobosque depende principalmente de la distancia al árbol congénere más cercano. En ambos casos, la interacción local entre insectos herbívoros, patógenos y mamíferos terrestres están involucrados en el proceso de dispersión y reclutamiento de plántulas. Aunque, en la HLR

el factor que determina abrumadoramente la dinámica de reclutamiento es la escasez regional de fuentes de semillas. Mientras que en la HJC lo que determina abrumadoramente la dinámica de reclutamiento es la proximidad de semillas y plántulas a un árbol adulto en particular y el comportamiento de los dispersores y depredadores de semillas e insectos herbívoros.

Esta investigación se enmarca en el paradigma que trata de distinguir entre dos mayores hipótesis utilizando como sistema las especies de bosque húmedo tropical *Dipteryx oleifera* sus enemigos naturales y dispersores de semillas. Las preguntas de investigación y las pruebas de hipótesis evalúan diferentes aspectos relevantes en ecología tropical. Específicamente qué determina el patrón de sobrevivencia de plántulas en bosques húmedos tropicales. De esta forma contribuyen a los esfuerzos para resolver preguntas de mayor relevancia en el campo de ecología de comunidades biológicas.



METODOLOGIA

Sitios de estudio

El estudio se realizó en dos localidades del bosque húmedo tropical del sureste de Nicaragua entre 2002 y 2006. El primer bosque es accesible por medio del río Caño Negro (Lat. 11° 52' N., Long. 83° 58' W., elevación 10-12 msnm.) y es conocido como La Cooperativa La Unión. El segundo sitio es accesible por medio del río Kukra (Lat. 12° 5' N. 83° 53' W., elevación 10-20 msnm), y es conocido como La Bodega. La temperatura promedio para la zona es de 26°C (IRENA 1991). Una descripción completa de ambos sitios puede ser encontrada en Granzow-de-la-Cerda et al (1997).

Especies en estudio

D. oleifera es una especie de dosel de bosque superior común en bosques de bajura de Centro América, Panamá y Venezuela. Un árbol que puede alcanzar alturas máximas de ~50 metros y diámetro a la altura del pecho de ~ 1,500 mm (Clark and Clark 1992). Esta especie posee semillas

grandes ~6x4 centímetros; dispersadas por murciélagos (*i.e. Artibeus jamaicensis*, *Artibeus literatus*, etc.), mamíferos (*i.e. squirrels*, agoutis, pacas, etc.) y marsupiales (Reid 1997). La madera es muy dura lo que le permite a los vástagos resistir daños causados por las ramas caídas desde el dosel del bosque (Clark and Clark 1991).

Murciélagos y roedores

Quince especies de murciélagos fueron capturados cerca y lejos de los individuos adultos de *D. oleifera*, y cerca de árboles percheros de murciélagos en el sitio La Unión. Durante el período de esta investigación, las especies de murciélagos capturadas son presentadas en el cuadro 1. La captura de marsupiales y mamíferos terrestres ha sido extremadamente baja, a como es frecuentemente observada en bosques húmedos tropicales (McClearn *et al.* 1994). Hasta la fecha, las especies capturadas durante el trabajo de campo en La Cooperativa La Unión son: *Proechimys semispinosus*, *Oryzomys s.p.*, *Nyctomys sumichirasti*, *Marmosa mexicana*, *Didelphis virginiana* y *Didelphis alventris*.

Murciélagos vuelan hacia las ramas de *D. oleifera* a inicios de año cuando la especie se encuentra produciendo semillas. Estos murciélagos tienen que volar rápidamente hacia las ramas, tomar una semilla y transportarlas rápidamente hacia sus sitios donde descansan y/o comen. Presumiblemente para evitar ser depredados por sus enemigos naturales (búhos y boas) presentes en las ramas de los *D. oleifera*. Los murciélagos pueden dispersar las semillas ~40 metros desde el árbol adulto y generalmente prefieren perchar en palmas. Las palmas proveen a los murciélagos de protección contra la lluvia y depredadores. Los mamíferos terrestres se encargan de mover las semillas localizadas en el sotobosque, consumen unas semillas y dispersan otras. De esta forma, los mamíferos terrestres actúan como dispersores y consumidores de semillas. En nuestras observaciones de campo hemos notado que los mamíferos terrestres no mueven semillas debajo de los árboles adultos, donde las semillas se encuentran en alta densidad. Es probable que los mamíferos terrestres eviten buscar semillas en las gambas de los árboles adultos porque allí se encuentran boas y serpientes. En cambio, los mamíferos terrestres prefieren mover semillas depositadas por los murciélagos debajo de los sitios donde consumen la fruta.

Método de demografía de semillas

Observaciones de campo han sido conducidas en una parcela permanente de ~6.5 hectáreas establecidas en el año 2002 en el sitio La Unión. Para investigar las hipótesis planteadas

observamos, y experimentalmente evaluamos, patrones de dispersión y sobrevivencia de semillas en 2006. Para evaluar la suerte de las semillas procedimos a pegarles un hilo de nylon de precisión a cada semilla, a medida que fueron encontradas en el sotobosque dentro de un sub-parcela de 3.2 hectáreas de enero a julio 2006. El método consiste de una sedina de nylon entretejida en su propio eje central (producidos por Imperial Thread Inc.); de tal forma que la hebra se desliza desde adentro de la misma sedina cuando la semilla es movida. La punta de la hebra fue adherida con “pega loca” a una semilla y la sedina fue fijada al sotobosque con un palillo dental (Figura 3). Un número fue asignado a cada semilla para anotar la información demográfica. La condición de las semillas fue medida al menos una vez al mes durante siete meses. Las condiciones de las semillas fueron clasificadas como: depredada, inviable (cuando la semilla fue marcada con hilo pero resultó estar con el endospermo inmaduro) y germinadas (o plántulas). Cuando las semillas fueron encontradas depredadas no se les colocó el hilo, aunque sí se coordinó su posición. En esta inspección anotamos el estado de cada semilla en su punto original y cuando la semilla fuese movida seguimos la hebra de hilo al otro extremo de la sedina. En dicho caso se coordinaron las nuevas posiciones del individuo previamente marcado. Aquí, utilizamos este método de marcaje de semilla ya que ha sido una forma exitosa en otras experiencias (DeMattia *et al.* 2004; Witt 2001), el método fue innovado para marcar cientos de semillas.

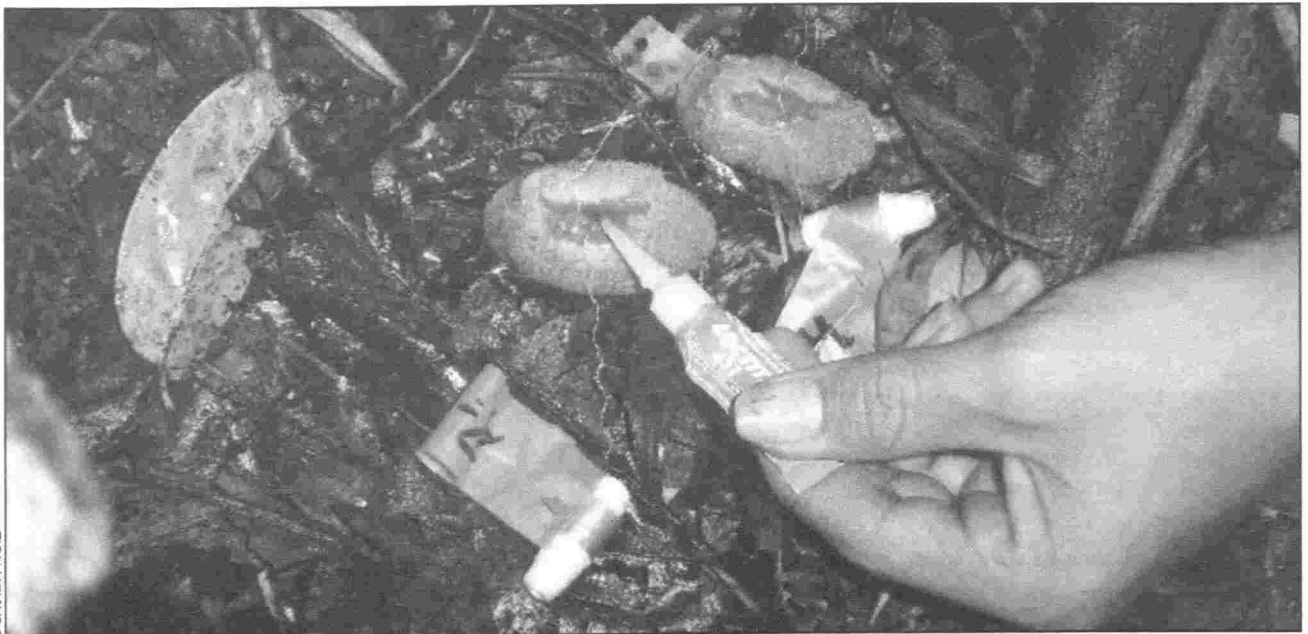


Figura 3. Método de marcaje de semillas con una sedina de nylon. El método se utiliza para evaluar la suerte que corren las semillas después de que son movidas en el sotobosque.

Método para evaluar demografía de plántulas

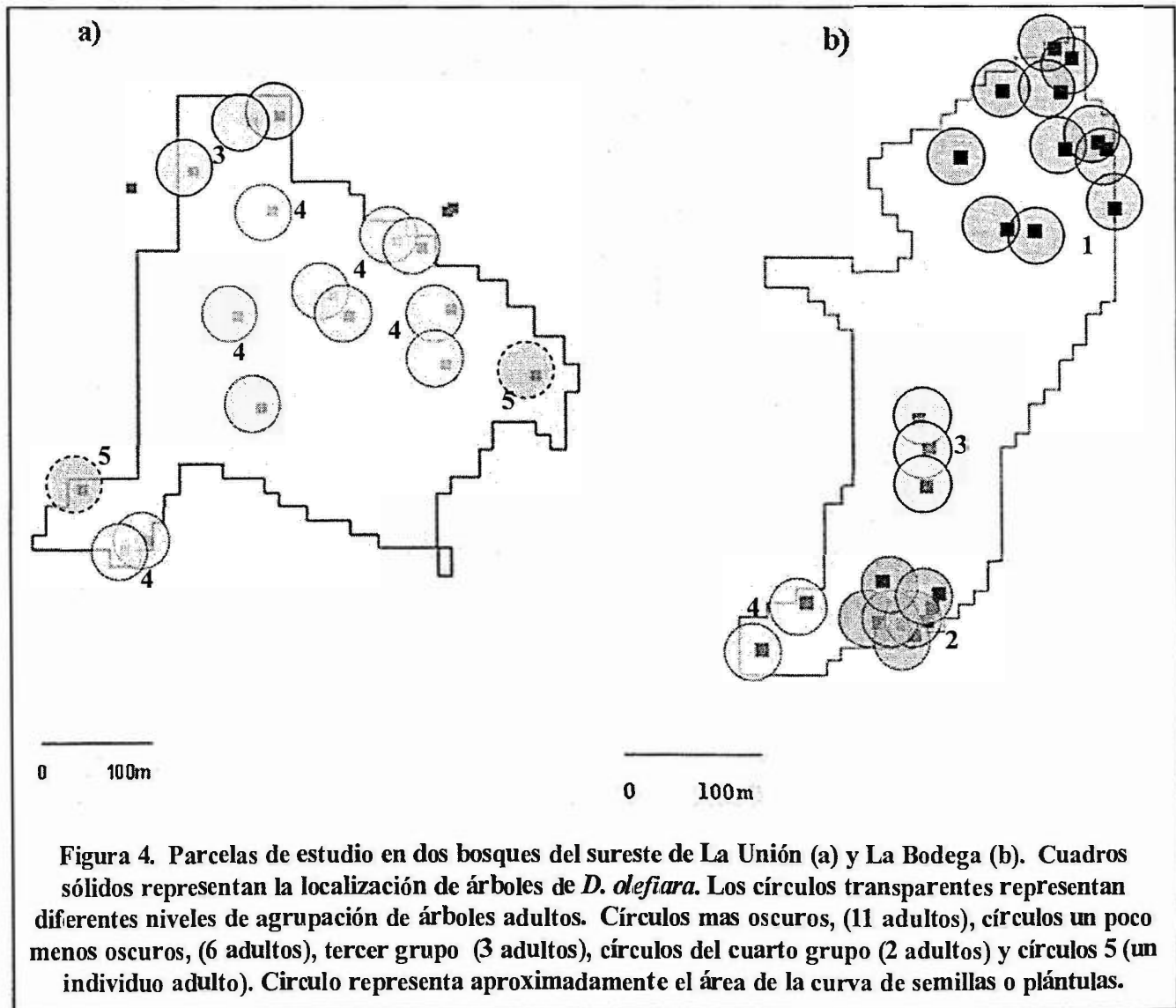
Las alturas de plántulas fueron medidas para todas las plántulas a medida que fueron encontradas entre 2002 y 2005 en el sitio La Bodega y 2002-2006 en el sitio La Unión. Una placa de aluminio con un número fue asignada a cada plántula para realizar mediciones repetidas. Las condiciones de las plántulas fueron clasificadas en vivas o muertas; las plántulas muertas fueron consideradas fallecidas cuando presentaban hojas y tallos secos y sin tejido fotosintético. Cada plántula fue considerada ser la progenie del adulto congénere más cercano.

El número de individuos adultos de *D. oleifera* fue localizado dentro de las parcelas de estudio. Un mapa a escala

(x, y) de todos los árboles de *D. oleifera* dentro de las áreas de estudio fue utilizado para establecer un gradiente de abundancia de árboles adultos (1, 2, 3, 4, 6 y 11 individuos respectivamente (Figura 4). Durante el proceso de selección de dichas áreas se consideró la cercanía entre los individuos adultos y el grado de traslape entre sus copas.

Comparación de las hipótesis

Debido a que la probabilidad de arribo de semillas y plántulas es distinta en ambas hipótesis, será posible realizar una prueba de hipótesis entre HLR y HJC utilizando los análisis de regresiones múltiples. El objetivo es determinar si la variación en la variable dependiente (eje y) (surte de semillas, sobrevivencia de plántulas) se correlaciona con el número de





© JAVIER RUIZ

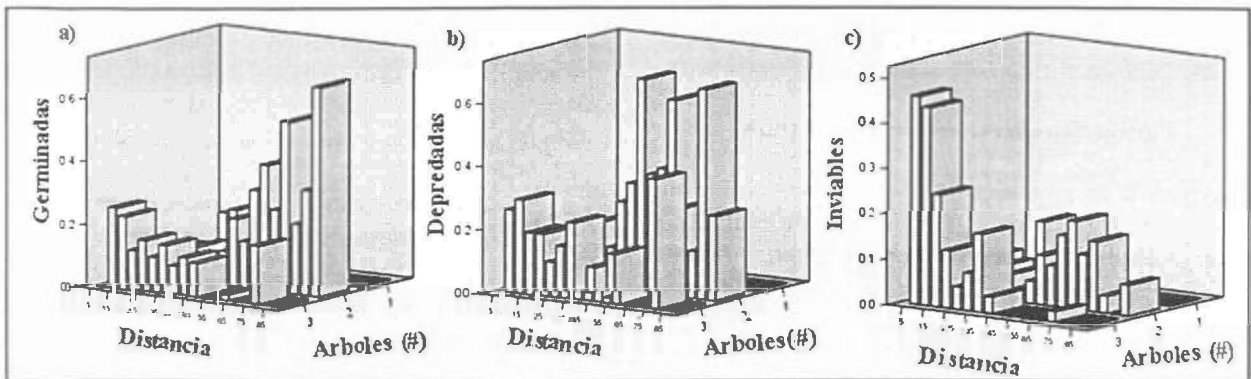


Figura 5. Media ponderada de la proporción de la suerte de semillas de *D. oleifera* (y) como una función de la distancia al árbol adulto congénere más cercano (x) y el número de árboles adultos en el sitio La Cooperativa La Unión. La sumatoria de las proporciones por intervalo de distancia y local abundancia de árboles totaliza a uno (Figuras 5, 6 y 7). Tamaño de la muestra es de 3,529 semillas en 2006.

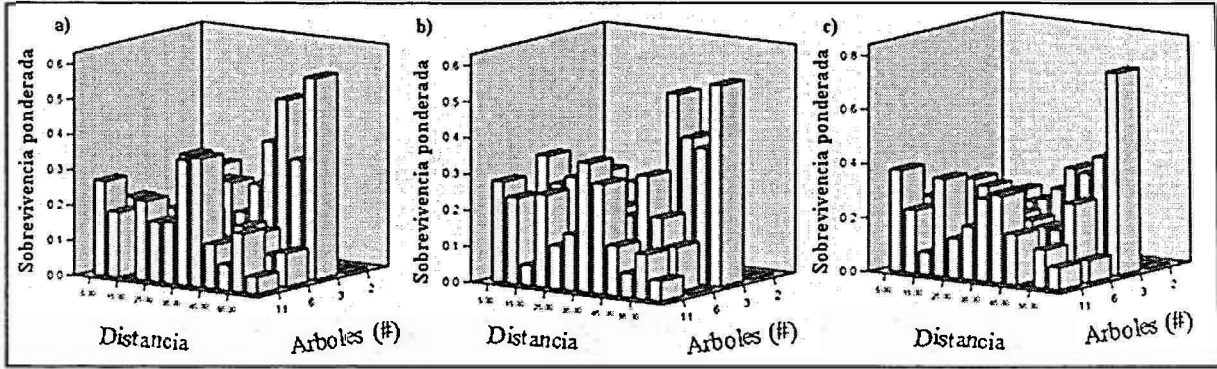


Figura 6. Media ponderada de los porcentajes de sobrevivencia de plántulas de *D. oleifera* (y), como una función de la distancia al árbol congénere más cercano en metros (x) y el número de árboles de *D. oleifera* (z) en cuatro áreas con diferentes densidades de árboles de *D. oleifera* en el sitio La Bodega. Los datos fueron colectado en una parcela de aproximadamente 6.5 hectáreas en el bosque húmedo tropical del sureste de Nicaragua. a) Corresponde a la sobrevivencia de plántulas para el periodo 2002-2003, b) periodo 2003-2004 y c) periodo 2004-2005. A lo largo de esta investigación se marcaron 1,532 plántulas de *D. oleifera*.

árboles adultos de *D. oleifera* (eje x) o la distancia al árbol congénere más cercano (eje z). Naturalmente, podría ser el caso que ambas HLR y HJC sean operativas, en dicho caso ambos coeficientes de regresión serán significativas y la pregunta entonces será “¿cuál de las dos hipótesis es más importante en el tiempo y espacio?”

RESULTADOS

Suerte de semillas

La suerte de semillas se correlaciona con la distancia al árbol adulto más cercano (semillas dañadas), además con el número de árboles (semillas germinadas y semillas inviables) en el año 2006 en el sitio La Unión (Figura 5 y tabla 2).

Patrón de sobrevivencia de plántulas

Sobrevivencia de plántulas de *D. oleifera* para los años 2002-2005 se correlaciona con el número de adultos congéneres en el sitio La Bodega (Figura 6 y tabla 2). Sobrevivencia de plántulas de *D. oleifera* para los años 2002-2006 en el sitio La Unión se presentan en Figura 7 y tabla 2.

DISCUSION

Suerte de semillas

El patrón de dispersión de semillas inviables depende de la distancia al individuo árbol más cercano y del número de árboles congéneres. Este patrón sugiere que el proceso de

movimiento de semillas inviables es muy eficiente y se correlaciona con el número de árboles adultos. Lo cual es fácil de pensar si se considera que los murciélagos, dispersores de estas semillas, utilizan como ámbito áreas con mayor número de árboles productores de semillas. Además que, desde el punto de vista de los murciélagos, mover semillas inviables podría ser energéticamente económico, ya que las semillas inviables son más livianas que las semillas viables. El patrón de depredación de semillas viables por mamíferos terrestres presenta evidencia en favor de la hipótesis de Janzen-Connell. Específicamente, la depredación de semillas es menor lejos de los árboles adultos congéneres (Figura 5b). La germinación se correlacionó con las dos variables (distancia y densidad); lo cual sugiere que de haber mayores efectos de distancia o número de árboles adultos de *D. oleifera* sobre las plántulas, éste podría ser observado durante el reclutamiento de plántulas (≥ 1 año).

Sobrevivencia de plántulas, fragmentación de bosques y eventos históricos

Los resultados de los análisis de regresión multivariada para la sobrevivencia de plántulas surgieron un fuerte efecto de árboles congéneres sobre la sobrevivencia de plántulas durante 2002-2005 en el sitio La Bodega (Figura 6). Es decir, la probabilidad de que una plántula se establezca en el sotobosque depende del arribo de semillas a un sitio de reclutamiento en el bosque, lo cual dependen de la abundancia de árboles adultos y de la producción de semillas. Estos son resultados muy contundentes en favor de la hipótesis de

limitación de reclutamiento en el sitio La Bodega. Aunque quizás el factor que contribuye con mayor importancia al patrón de LRH es el proceso de fragmentación del bosque en La Bodega. Ha sido ampliamente documentado que el proceso de fragmentación de bosques afecta negativamente a las poblaciones de mamíferos terrestres (Stoner et al. 2007). Por ejemplo, el “secuestro” de la migración e inmigración desde y entre parches de bosques reduce la probabilidad de reproducción de mamíferos terrestres. La reducción de los dispersores de semillas produciría una reducción en la

dispersión de semillas lejos de los árboles de *D. oleifera*. En La Bodega, muchas plántulas permanecieron bajo o cerca de los árboles adultos *D. oleifera* a bajas densidades. Estas condiciones de baja densidad de plántula abajo de los árboles adultos podrían ser la razón por la cual no se observó el efecto de Janzen-Connell. Además es plausible considerar que debido a que el huracán Juana dañó el bosque de la Bodega con gran severidad, los árboles se encuentran con copas muy dañadas y por ello la producción de semilla es baja. Al no haber alta producción de semilla los enemi-

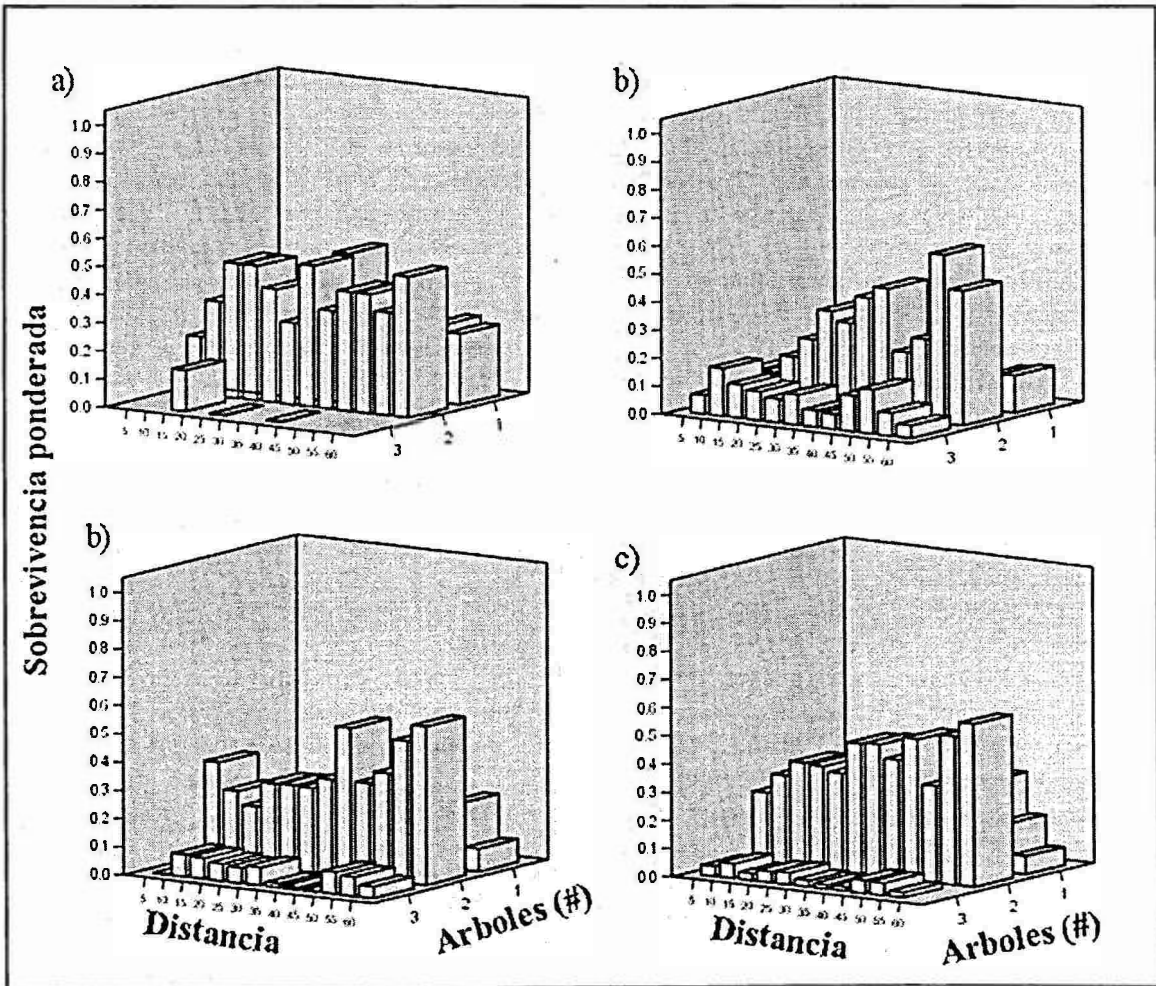


Figura 7. Media ponderada de los porcentajes de sobrevivencia de plántulas de *D. oleifera* (y), como una función de la distancia al árbol congénere más cercano en metros (x) y el número de árboles de *D. oleifera* (z) en cuatro áreas con diferentes densidades de árboles de *D. oleifera* en el sitio La Unión. Los datos fueron colectados en una parcela de aproximadamente 6.5 hectáreas en el bosque húmedo tropical del sureste de Nicaragua. a) corresponde a la sobrevivencia de plántulas para el periodo 2002-2003; b) al periodo 2003-2004; c) al periodo 2004-2005, y d) al periodo 2005-2006. A lo largo de esta investigación se evaluó la demografía de ~4,445 plántulas de *D. oleifera*.

gos naturales y dispersores no podrán encontrar las pocas semillas dispersas por gravedad bajo el árbol madre. Esto pondría ser la razón por la cual no existe evidencia a favor de HJC sino para la HLR en el sitio La Bodega.

Por otro lado, los resultados para el sitio La Unión presentan evidencia en favor de la hipótesis de limitación de reclutamiento al inicio del estudio. El bajo número de plántulas sugiere que el reclutamiento de dichas plantas podría haber sido al azar en 2002-2003. Aunque se observó un efecto de la densidad de árboles adultos en áreas con dos individuos adultos. Estos resultados cambian en favor de la hipótesis de Janzen-Connell a medida que las plántulas se establecen lejos del árbol adulto más cercano 2003-2004. Pero, durante los últimos dos periodos de mediciones la evidencia es a favor de ambas hipótesis 2004-2006. Durante este periodo ocurrieron dos años de alta producción de semillas. Las semillas fueron dispersas en más del 90% del área de la parcela de estudio, por esa razón muchas plántulas se establecieron lejos de los árboles adultos. Estudios anteriores sugieren que el mecanismo biológico que controla la mortalidad de plántulas cerca del árbol adulto congénere más cercano son los insectos herbívoros (Ruiz et al. *en revision*). Los resultados aquí presentados sugieren un efecto negativo de la densidad de árboles adultos sobre la sobrevivencia de plántulas. Aunque, la sobrevivencia de plántulas fue mayor en áreas con niveles intermedios de árboles adultos (dos árboles).

El efecto del huracán Joan no fue severo sobre la estructura vertical del el bosques del sitio la Unión. El relieve, en específico un cerro cercano al bosque de la Unión pudo haber amortiguado los vientos huracanados (Granzow-de-la-Cerda et al. 1997). Hemos observado que los árboles de *D. oleifera* se encuentran con copas amplias que producen relativamente mayor número de semillas que los árboles en la Bodega. Además, el bosque de la Unión presenta una alta conectividad y una buena representación de mamíferos terrestres y murciélagos dispersores de semillas (Figura 5a). En resumen, estos resultados sugieren que en dependencia de la historia del bosque en estudio, una u otra, o ambas hipótesis, podrían ser operativas. Más investigación es necesaria para comprender las razones históricas que expliquen estos distintos patrones de regeneración de plántulas de *D. oleifera* en dos sitios del bosque del sureste de Nicaragua.

Dinámica de reclutamiento y teoría de bosques húmedos tropicales.

Específicamente los resultados sugieren: 1) a nivel de árbol adulto existe alguna evidencia para aceptar la HLR y la HJC para semilla y plántulas en el sitio La Unión, aunque los resultados no son muy conclusivos en este contexto. 2) Existe suficiente evidencia para concluir que la densidad de árboles adultos se correlaciona con la dinámica de establecimiento de plántulas en el sitio La Bodega, la fundación de la hipótesis de limitación de reclutamiento. El análisis cuantitativo de esta investigación y previos estudios sugieren que ambas hipótesis son operativas en dos bosques que presentan diferentes intensidades de daño causado por un evento tan destructivo como el huracán Juana.

Muller-Landau et al. (2004) han notado que la suma de estas teorías provee un mejor marco de trabajo para comprender los mecanismos que controlan la riqueza de especies en las comunidades de bosques húmedos tropicales. La evidencia presentada aquí además sugiere un nuevo punto de discusión científica: durante la evaluación de la hipótesis de Janzen-Connell y la hipótesis de limitación de reclutamiento es importante considerar la historia de bosques, especialmente la ocurrencia de eventos de deforestación y devastaciones naturales masivas y el proceso de fragmentación de bosques.

AGRADECIMIENTOS

Apoyo financiero para esta investigación provino de la beca para instituciones de pregrado de la Fundación Nacional de Ciencias (DEB-0135350) otorgada a Douglas H. Boucher; Rackham International Grant (University of Michigan) otorgada a Javier Ruiz, Block Grant (EEB- University of Michigan) otorgada a Javier Ruiz, beca de la Fundación Internacional de Ciencias, Suiza (D-3939-1), otorgada a Javier Ruiz y la beca del Instituto Internacional (University of Michigan) otorgada a Javier Ruiz. A John Vandermeer, Inigo Granzow-de-la-Cerda, Ivette Perfecto y Cheryl Ingram por sus comentarios a versiones iniciales de este trabajo. Al personal de CIDCA-Bluefields por apoyo logístico, al colectivo del Proyecto Biodiversidad/URACCAN en Bluefields por apoyo en muchas formas.

CUADROS

Especie	Habito alimenticio
<i>Artibeus intermedius</i>	Frugívoro
<i>Artibeus jamaicensis</i>	Frugívoro
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro
<i>Artibeus phaeotis</i>	Frugívoro
<i>Artibeus watsoni</i>	Frugívoro
<i>Carolia perspicillata</i>	Frugívoro
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoro
<i>Carolia castanea</i>	Frugívoro
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugívoro / Pollinívoro
<i>Myotis nigricans</i>	Insectívoro
<i>Phyllostomus discolor</i>	Insectívoro
<i>Trachops cirrhosus</i>	Insectívoro
<i>Vampyressa nymphaea</i>	Chupador de sangre
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectívoro
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	Nectívoro

Cuadro 1. Especies de murciélago identificadas dentro del área de estudio en el sureste de Nicaragua. Hábitos alimenticios fueron obtenidos de Reid (1997)

Var. Dep.	Dist (β)	Num (β)	Dist (p)	Num (p)	R
SDU07	0.0023	-0.0007	0.0123	0.2014	0.2270
SIU07	-0.0020	0.0010	0.0013	0.0068	0.4940
SGU07	-0.0003	-0.0003	0.0123	0.0270	0.4380
PU02-03	0.0007	-0.0499	0.1813	0.0068	0.3232
PU03-04	0.0014	0.0106	0.0000	0.2962	0.3917
PU04-05	0.0012	-0.0169	0.0000	0.0313	0.3943
PU05-06	0.0014	-0.0169	0.0000	0.0004	0.5034
PB02-03	8.86E-005	-0.0050	0.6300	0.0000	0.3420
PB03-04	-1.1E-005	0.8220	0.9550	0.0000	0.3530
PB04-05	3.86E-005	-0.0060	0.8690	0.0000	0.2940

Cuadro 2. Resultados de las regresiones multivariadas para la suerte de semillas y sobrevivencia de plántulas en dos bosques del sureste de Nicaragua. Cada línea representa los resultados de un modelo de regresión. La primera columna corresponde a las variables dependientes, "SDU07" = semillas dañadas

en Unión 2007, "SIU07" = semillas inviables en al Unión 2007, SGU07 = semillas germinadas en la Unión 2007, PU02-03 = plántulas en la Unión 2002-2003, 2003-2004, 2004-2005, PB02-03 = plántulas en la Bodega 2002-2003, 2003-2004, 2004-2005 y 2006. Coeficientes betas (β) para distancia (Dist), número de árboles (Num); y el coeficiente de regresión "R". Valores en negritas representan probabilidades estadísticamente significativas ($p < 0.05$). Los parámetros de cada modelos fueron independientemente evaluados estadísticamente (ANOVA) y presentan un $p < 0.05$.

LITERATURA CITADA

- Chave J (2004) "Neutral theory and community ecology". *Ecology Letters* 7:241-253
- Chave JH, Muller-Landau HC, Levin SA (2002) "Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity". *The American Naturalist* 159:1- 23
- Chesson P (2000) "Mechanisms of maintenance of species diversity". *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31:343 - 366
- Clark DA, Clark DB (1984) "Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model". *The American Naturalist* 124:769-788
- Clark DA, Clark DB (1992) "Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest". *Ecological Monographs* 62:315-344
- Clark DB, Clark DA (1991) "The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest". *Journal of Ecology* 79:447-457
- Connell JH (1971) "On the roles of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest". Proceedings of the *Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in Population*, Oosterbeek, 1970 (eds. P. J. Den Boer and G. R. Grandwell):pp. 298-312
- Connell JH (1978) "Diversity in tropical rain forest and coral reefs". *Science* 199:1302-1310
- DeMattia EA, Curran LM, Rathcke BJ (2004) "Effects of small rodents and large mammals on neotropical seeds". *Ecology* 85:2161-2170
- Fine PVA, Mesones I, Coley PD (2004) "Herbivores promote habitat specialization by tree in amazonian forests". *Science* 305
- Granzow-de-la-Cerda I, Zamora N, Vandermeer JH, Boucher DH (1997) "Biodiversidad de especies arbóreas en el bosque tropical húmedo del Caribe Nicaragüense siete años después del huracán Juana". *Revista de Biología Tropical* (Costa Rica) 45:1409-1419
- Hubbell SP (1979) "Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest". *Science* 203:1299-1309.
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Monographs in Population Biology 32 Princeton University Press, Princeton, NJ:pp. 375
- Hubbell SP, Foster RB (1986) "Biology, chance and history and the structure of tropical forest tree communities". *Community Ecology* (eds. J. Diamond & T. J. Case). Harper & Row, New York:pp. 314-329.
- Hubbell SP et al. (1999) "Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a neotropical forest". *Science* 283:554-557
- Hurtt GC, Pacala SW (1995) "The consequences of recruitment limitation: reconciling chance, history and competitive differences between plants". *Journal of Theoretical Biology* 176:1-12

- Hyatt LA et al. (2003) "The distance dependence prediction of the Janzen-Connell hypothesis: a meta-analysis". *Oikos* 103:590-602
- IRENA (1991) "Diagnóstico de los recursos naturales no renovables". In: *Generalidades sobre la Costa Atlántica*. Internal Report (IRENA) Vol II:9-14
- Janzen DH (1970) "Herbivores and the number of tree species in tropical forest". *The American Naturalist* 104:501-528
- McClearn D, Kohler J, McGowan KJ, Cedeno E, Carbone LG, Miller D (1994) "Arboreal and terrestrial mammals trapping on Gigante Peninsula, Barro Colorado Nature Monument, Panama". *Biotropica* 26:208-213.
- Muller-Landau HC et al. (2004) Seed dispersal and density-dependent seed and seedling survival in *Trichilia tuberculata* and *Miconia argentea*. *Tropical Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Network of Large-Scale Forest Dynamics Plots*, edited by E. C. Losos, R. Condit, J. V. LaFrankie, and E. G. Leigh.:340-362
- Nathan R, Casagrandi R (2004) "A simple mechanistic model of seed dispersal, predation and plant establishment: Janzen-Connell and beyond". *Journal of Ecology* 92:733-746
- Oliveira AA, Mori SA (1999) "A central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on poor soils". *Biodivers Conserv* 8:1219-1244
- Reid FA (1997) *A field guide to the mammals of central america and southeast Mexico*. Oxford University Press:pp. 334
- Ruiz J, Boucher DH, Ingram-Flores CL, Chaves LF (*en revision*) Spider presence correlates with low herbivory, low seedling mortality and seedling growth in the tropical rain forest tree *Dipteryx oleifera*. *Plant Ecology*
- Stoner KE, Riba-Hernandez P, Vulinec K, Lambert JE (2007) "The role of mammals in creating and modifying seedshadows in tropical forests and some possible consequences of their elimination". *Biotropica* 39:316-327
- Tilman D (1994) "Competition and biodiversity in spatially structured habitats". *Ecology* 75:2-16
- Valencia R, Balslev H, Paz y Miño G (1994) "High tree alpha diversity in Amazonian Ecuador". *Biodivers Conserv* 3:21-28
- Vander Wall SB, Kuhn KM, Beck MJ (2005) "Seed removal, seed predation, and secondary dispersal". *Ecology* 86:801-806
- Vandermeer JH, Granzow-de-la-Cerda I, Boucher DH, Perfecto I, Ruiz J (2000) "Hurricane disturbance and tropical tree species diversity". *Science* 290:788 -791
- Wills C, Condit R (1999) Similar non-random processes maintain diversity in two tropical forests. *Proc. R. Soc. Lond.* 266:1445-1452
- Witt E (2001) *Seed Dispersal by Small Terrestrial Mammals in Shaded Coffee Farms in Chiapas, Mexico*. M. Se. Thesis. Univeristy of Michigan. USA