



97  
2ej.

**Universidad Nacional Autónoma  
de México**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Algunos aspectos de la ecología post - dispersión  
de semillas de una especie arbórea,  
Trichilia martiana (Meliaceae). En  
la selva de los Tuxtlas Veracruz.**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
LICENCIADO EN BIOLOGIA  
P R E S E N T A :**

**HILDA MARISELA ILLESCAS RAMOS**

**MEXICO, D. F.**

**1987**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



## **UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso**

### **DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

# INDICE

	Pag.
Agradecimientos.....	i
Presentación.....	ii
Resumen.....	iii
I. Introducción general.....	1
1.1 Dispersión de la semilla.....	2
1.2 Depredación de la semilla.....	8
1.3 Destino de la semilla con respecto a la distancia del árbol progenitor.....	12
1.4 Establecimiento de plántulas.....	15
Objetivos.....	23
II. Materiales y métodos.....	26
Descripción del sitio de estudio.....	27
Especie de estudio (descripción).....	30
Historia natural.....	31
III. Proceso de dispersión.....	35
Introducción.....	36
Materiales y métodos.....	40
Resultados y discusión.....	42

	Pag.
IV. El destino de los propágulos lejos del árbol progenitor.....	48
Introducción.....	49
Materiales y métodos.....	50
Resultados y discusión.....	54
V. Comportamiento de plántulas en diferentes condiciones luminicas.....	69
Introducción.....	70
Materiales y método.....	72
Resultados y discusión.....	73
Consideraciones finales.....	90
Bibliografía.....	92

## PRESENTACION.

El presente estudio resultó de la combinación de dos líneas de investigación sobre temas de ecología de plantas tropicales. La primera, con el nombre de "Dispersión de semillas y establecimiento de un árbol tropical, Trichillia martiana C. DC. (Meliaceae)", estando a cargo del M. en C. Dirk van Dorp del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias de la UNAM. La segunda, es parte de un proyecto general sobre interacciones entre plantas y animales a cargo del Dr. Rodolfo Dirzo, Estación de Biología Tropical " Los Tuxtias" (Instituto de Biología, UNAM).

El presente proyecto se realizó en La Estación de Biología Tropical " Los Tuxtias", en Veracruz, México. En una comunidad de selva alta perennifolia, bajo la dirección del Dr. Rodolfo Dirzo, quien coordina un proyecto extenso y a largo plazo sobre interacciones entre plantas y animales. El interés central de los estudios de interacción planta-animal y en especial entre una planta y sus herbívoros radica, desde el punto de vista fitocéntrico, en encontrar las formas en que los animales afectan la distribución de los organismos en el espacio, así como en definir los mecanismos que regulan o determinan el tamaño de las poblaciones, proporcionando información de los procesos que conducen al cambio evolutivo.

En particular, este estudio, pretende dar información sobre la posible importancia de la dispersión de semillas de un árbol Tropical T. martiana enfatizando sus consecuencias a nivel de las semillas dispersadas y las plántulas de que ella se originan.

Está estructurado de la siguiente forma:

La primera parte, que es la introducción general, contiene una revisión somera de la literatura sobre algunos aspectos de la dispersión de las semillas como son agentes dispersores, tipos de dispersión, importancia de la dispersión, depredación de la semilla antes y después de la dispersión, así como de mecanismos del establecimiento de plántulas.

La segunda parte describe la zona de estudio y la especie con la cual se trabajó, así como los objetivos del trabajo y, por último, la tercera parte describe los resultados de un estudio descriptivo y experimental de campo, que esta compuesto en los siguientes aspectos:

- a) El proceso de dispersión.
- b) El destino de propágulos lejos del árbol progenitor.
- c) Comportamiento de plántulas en diferentes condiciones lumínicas.

## RESUMEN

En el presente estudio se examinó la importancia de la dispersión de semillas de un árbol tropical Trichilia martiana C. DC (Meliaceae) en el establecimiento de plántulas. Se probaron las hipótesis de escape a depredadores (Janzen, 1970) y de colonización (Howe y Smallwood, 1982) a través de diferentes experimentos de campo llevados a cabo en una selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.

Las semillas no dispersadas tienen bajas probabilidades de sobrevivir, mientras aquellas que son dispersadas lejos de la vecindad de la planta madre aumentan su probabilidad de germinar y establecerse como plántulas. Esta especie presenta germinación rápida, lo cual puede constituir un mecanismo de escape a los depredadores de semillas.

Los diferentes ambientes resultantes de la dinámica de formación de claros en la selva, imponen en las semillas probabilidades diferentes de mortalidad, establecimiento y desarrollo a otras fases del ciclo de vida.

Las plántulas y juveniles de T. martiana pueden sobrevivir bajo condiciones de limitantes de luz, aumentando su crecimiento bajo condiciones de elevada luminosidad, tanto los bordes como en el interior de los claros producidos por la caída de árboles. La dispersión de semillas es de alta importancia en la dinámica poblacional de ésta especie, confiriendo ventajas a la colonización de claros y el escape de depredadores.

**CAPITULO 1**  
**INTRODUCCION GENERAL**

## 1.1 DISPERSION DE LA SEMILLA.

La dispersión de semillas representa una de las fases críticas en la historia de vida y dinámica poblacional de los vegetales que se diseminan por propáulos sexuales (Fenner, 1985). La dispersión constituye el medio por el cual la planta materna confiere a su progenie posibilidades de germinar en localidades favorables a su sobrevivencia y crecimiento. Los sitios donde se encuentran las condiciones específicas que requiere una semilla para su germinación, constituyen lo que se ha llamado "sitio favorable" (Harper, 1977). Se considera como sitio favorable a aquel lugar en que la semilla puede encontrar:

- a) El estímulo necesario para romper la latencia.
- b) Las condiciones requeridas para la germinación.
- c) Los recursos suficientes que son necesarios para la germinación y el establecimiento.
- d) Además, en un sitio favorable están ausentes, o presentes en grado mínimo, ciertos riesgos específicos tales como competidores, depredadores y constituyentes tóxicos del suelo.

La dispersión es un evento importante en el ciclo de vida de las plantas. En este proceso, las plantas se benefician de su relación con factores que dispersen sus semillas; siempre y cuando ésta sea ventajosa o de valor adaptativo a la planta (Dirzo & Domínguez, 1986).

Las semillas pueden ser dispersadas en el espacio y en el tiempo (Fleming & Heithaus, 1981). La dispersión en espacio involucra transporte por algún agente externo, ya sea físico

(como el viento o el agua), o biótico (como mamíferos y aves). La dispersión en tiempo se refiere al hecho de que una semilla depositada en la superficie o enterrada en el suelo, puede entrar en condición de latencia por un tiempo largo.

La dispersión en plantas es un proceso pasivo. La semilla sólo puede controlar su dispersión en un sentido limitado, a través de la morfología de los frutos y las semillas que incrementan la probabilidad de ser transportadas por el viento o agua, la adhesión a la piel de animales, o ser ingeridas y expulsadas por frugívoros (Burrows, 1975).

Los diferentes patrones de dispersión encontrados en una población de plantas, son presumiblemente el resultado de selección natural. Estos patrones dependen en principio, de dos funciones que interactúan: la densidad de las semillas dispersadas y la probabilidad de que éstas sobrevivan (Janzen, 1970).

#### Agentes dispersores.

La dispersión, como un evento importante en el ciclo de vida de las plantas, puede ser beneficiada de la relación de las plantas maternas con los animales frugívoros, ya que éstos pueden llevar a las semillas a un lugar favorable para el establecimiento de la prole (van Dorp, 1985; Gómez-Pompa, 1976).

El transporte de la semilla "madura" fuera del árbol progenitor con frecuencia involucra un agente externo como el viento (anemocoria), el agua (hidrocoria) y animales (zoocoria) (van der Pijl, 1972).

Los animales vertebrados como agentes dispersores juegan un papel importante en la dinámica de la vegetación, presentando tres mecanismos diferentes (van der, Pijl 1972): epizoocoria, sinzoocoria, endozoocoria.

- A) Epizoocoria.- Cuando los agentes dispersoras transportan las diásporas adheridas a la piel o a las plumas, por lo general accidentalmente.
- B) Endozoocoria.- Los dispersores ingieren las semillas o los frutos, luego las expulsan a través de la defecación o la regurgitación.
- C) Sinzoocoria.- Las semillas son colectadas y transportadas a un lugar donde se almacenan y consumen.

Existe otro tipo de dispersores secundarios, que son esencialmente los granívoros (hormigas recolectoras, roedores heterómidos y aves granívoras), donde existe la posibilidad de que algunas semillas sean removidas sin daño y de esta manera se lleve a cabo su dispersión (Reichman, 1979). Por ejemplo, las hormigas recolectoras que se alimentan de muy diversos grupos de semillas. Estas frecuentemente llevan al nido frutos completos y semillas con apéndices carnosos (Whitford, Johnson & Ramirez, 1970). La inclusión de semillas en la dieta de las hormigas puede depender del tamaño y forma de la semilla, así como de su abundancia relativa (Brown, Davidson & Reichman, 1979). Las hormigas pueden funcionar como agentes dispersores eficientes, una vez en que el propágulo se han desarrollado mecanismos que evitan o disminuyen significativamente el daño que le infringen (O'Dowd & Hay, 1980). Un ejemplo de esto, sucede cuando la

semilla permanece intacta debido a la dureza de su testa, es depositada en una galería abandonada o es sacada del nido a un sitio favorable a la germinación (Beattie & Culver, 1982).

Es de esperarse que la colonización de nuevos sitios, en la misma comunidad y área general, esté dada por las distintas modificaciones morfológicas y de comportamiento presentes en las estructuras reproductivas de muchas plantas que utilizan diferentes medios de dispersión (por ejemplo, el agua, el viento y los animales (McKey, 1975; Howe & Estabrook, 1977; Heithaus, 1981)). En el cuadro 1.1, se presenta un análisis basado en Howe y Smalwood (1982); modificado por Dirzo & Domínguez, 1986) que presenta las adaptaciones morfológicas para la dispersión en diferentes bosques del mundo. Este cuadro hace evidente que las modificaciones de las plantas para la frugivoría por vertebrados es del 60% en los bosques analizados. En el bosque húmedo existe una evidente tendencia hacia una preponderancia de especies con rasgos la dispersión por animales, mientras que en un bosque tropical seco existe una alta proporción de especies dispersadas por el viento.

En una revisión de los aspectos ecológicos de la dispersión de las semillas, se evalúan tres tipos de supuestas ventajas para la planta, como resultado del movimiento de sus propágulos (Howe y Smalwood, 1982).

a) La hipótesis de escape.

La hipótesis de escape es el modelo clásico de la probabilidad de reclutamiento como una función de la distancia al árbol progenitor (Janzen, 1970; Connell,

Cuadro 1.1 Porcentaje de especies vegetales con adaptaciones morfológicas para diferentes tipos de dispersión de semillas, en diferentes bosques del mundo (tomada de Dirzo y Domínguez, 1986).

Tipo de Bosque	tamaño de la muestra		Porcentaje de especies dispersadas por:				
	No. de especies	No. de sitios	vertebrados	viento	agua	si misma	otros
Templado deciduo	81	3	48.8	21.0	0.00	0.00	30.6
Paleotropical	540	2	53.4	27.1	0.00	0.00	19.6
Neotropical húmedo (>2600 mm año <sup>-1</sup> )	907	5	85.5	10.1	1.00	2.10	1.4
Neotropical Seco (<1800 mm año <sup>-1</sup> )	351	2	53.5	34.8	0.25	6.75	4.5
promedio general (n)	(1879)	(12)	60.30	23.3	0.30	2.20	14.0

1971). Consiste en el escape de las semillas y plántulas de la muerte en las cercanías del progenitor, disminuyendo la mortalidad densodependiente de las semillas y plántulas debido a la depredación, herbivoría o daños causados por patógenos (Janzen, 1982; Augspurger & Kelly, 1984; Herrera, 1982).

b) La hipótesis de colonización.

Esta sugiere que los habitats cambian con el tiempo. Un progenitor tiene ventaja selectiva si es un constante dispersor de semillas, maximizando el periodo de fructificación aun ambiente en el que se da "colonización recurrente de habitats impredecibles" (Rabonowitz & Rapp, 1981; Keeley, 1977).

c) Hipótesis de la dispersión dirigida.

Propone que las semillas son depositadas en microhabitats en las que se maximizan las probabilidades de establecimiento (Smythe, 1970). Por ejemplo, en la dispersión por hormigas, las semillas son llevadas a micrositios favorables (depósitos de basura del nido) para la emergencia de plántulas. En estos micrositios las plántulas pueden encontrar más nutrientes y condiciones de humedad menos severas que en el suelo que rodea a los nidos (Davison & Morton, 1980).

En resumen, las ventajas de la dispersión a un nivel local (Dirzo & Domínguez, 1986) son:

- a) Oportunidad de colonizar sitios potencialmente apropiados.

- b) Reducción de la competencia entre plántulas emparentadas.
- c) Reducción del riesgo de competencia entre el progenitor y progeñie.
- d) Disminución de las causas de mortalidad relacionadas con el progenitor, por ejemplo, alelopatía.
- e) Reducción del riesgo de apareamiento entre parientes.
- f) Reducción del riesgo de la depredación de la progeñie.

## 1.2 DEPREDACION DE LA SEMILLA.

El tamaño potencial de una población está determinado, en parte, por el flujo inmigrante de semillas a un hábitat. Este flujo comprende tres fases: i) la producción de las semillas, ii) el traslado de las mismas desde la planta materna hacia afuera de su vecindad y iii) el banco potencial de semillas en el suelo. En conjunto estas fases definen el patrón de dispersión de una especie (Córdoba, 1985).

La mayoría de las plantas sufren una alta depredación por animales antes y después de la dispersión. La depredación de semillas pre y postdispersión es muy intensa en los trópicos (Janzen, 1969; Ng, 1978). Janzen (1971) discutió los posibles mecanismos involucrados en el patrón de la depredación de semillas, sugiriendo que ésta ha evolucionado bajo niveles químicos, espaciales y temporales.

#### Depredación de la semilla por dispersores.

La división entre dispersores de semillas y depredadores de semillas es muy sutil, puesto que muchos mamíferos y aves juegan ambos papeles. Existen dos tipos de depredador-dispersor; i) aquel que come y digiere la mayoría de las semillas dejando solo una pequeña proporción de ellas viables y ii) aquel que acumula semillas, pero deja una porción de ellas sin recobrar. En ambos casos, si el depredador es el medio dispersor disponible, las semillas que son consumidas pueden ser consideradas como un "pago" ofrecido a el animal por sus servicios en la dispersión de semillas (Fenner, 1985; Janzen, 1971).

#### Depredación predispersión.

La depredación predispersión reduce el tamaño de la cosecha de semillas de una planta. Esta reducción puede ser de dos maneras: Cualitativa y cuantitativa (Dirzo & Domínguez, 1986).

a) Los efectos cualitativos son esperados bajo la suposición de que la conducta del depredador predispersión no es completamente al azar; es decir que el depredador exhiba algún grado de preferencia, ya sea con base en el tamaño y/o calidad de las semillas o de los frutos.

Para un número de especies arbóreas, se ha encontrado una fuerte variación en el tamaño de las semillas, tanto dentro de un mismo individuo, como entre diferentes individuos (Howe & Richter 1982). Por ejemplo, el tamaño de las semillas viables de Rhedia edulis (Gutiferae) presenta una distribución normal con una media de 4.1 g (N= 410) con un rango que va de 0.5 a 8.0 g (Dirzo

y Domínguez 1986).

El peso del arilo por fruto en las semillas de Trichilia martiasna exhiben una variación entre 16 y 339 mg en función de: i) exposición de ramas o individuos al sol o a la sombra y ii) del número de semillas por fruto (1 a 5). Un depredador puede afectar la dispersión si elimina preferentemente semillas que poseen tamaños accesibles al agente dispersor.

El agente dispersor consume preferentemente las semillas de un cierto tamaño en varias especies de plantas (Howe & Smalwood, 1982). En algunos casos como en Virola surinamensis, el dispersor prefiere las semillas pequeñas (Howe & van der Kerckhove, 1980); al dañar el depredador las semillas pequeñas, las hace poco atractivas a las aves dispersoras, trayendo como consecuencia que la sombra de semillas puede ser reducida y que la dispersión sea ineficiente. Por otro lado, si los depredadores dañan a las semillas grandes, el patrón de sombra de semillas puede no verse afectado, puesto que las aves tienden a evitar estas semillas, pero puede afectar la dinámica de plántulas, las cuales parecen ser más vigorosas cuando emergen de semillas grandes.

b) Efectos cuantitativos. Están dados por el número de semillas o frutos que son tomados por el depredador antes de la dispersión. Este efecto determina en esencia, variaciones en el tamaño de la cosecha de semillas, y posteriormente en la de plantas, bajo las siguientes condiciones:

1) Reducción del número de visitas a la planta por los agentes

dispersores.

2) Alteración del tamaño "óptimo" de la cosecha de semillas. En muchas especies, el número de frutos tomados por frugívoros se incrementa con el tamaño de la cosecha de frutos en pie del árbol. Sin embargo, la fracción más alta de semillas dispersadas parece efectuarse sobre individuos con cosechas intermedias (Howe & Van der Kerckhove, 1979). Las cosechas grandes pueden saciar a los agentes dispersores y "desperdiciar" muchas semillas que no son dispersadas. Por el contrario, cosechas pequeñas pueden presentar dificultad para ser encontradas por los dispersores. Así, el efecto cuantitativo del depredador antes de la dispersión puede ser el modificar el tamaño óptimo de la cosecha.

3) Alteraciones del patrón de sombras de semillas. La reducción de la cosecha de semillas implica reducción de la distancia a la cual pueden ocurrir, potencialmente, los sucesos de colonización. Esto sucede principalmente entre especies con síndrome de dispersión por viento, que por lo general presentan una amplia sombra de dispersión. Por el contrario, en especies con dispersión por animales, muestran sombras de dispersión restringidas. Dirzo y Domínguez (1986) ejemplifican las posibles consecuencias de este efecto para un número de especies con diferente patrón de dispersión.

#### Depredación Postdispersión.

Existe una desproporcionada mortalidad de la progenie en la

vecindad inmediata al árbol progenitor, por lo que una ventaja, es conferir a la progenie probabilidad de salir de esta zona de mortalidad. Formalmente, esta situación da la Hipótesis de escape. El escape está determinado por dos procesos interconectados; i) la abundancia de propágulos de la mayoría de las especies decrece leptokúrticamente en relación a la distancia al árbol progenitor y ii) existe un alto riesgo de mortalidad como consecuencia de la alta densidad de propágulos debido a una respuesta densodependiente de los depredadores, o como una consecuencia de la proximidad al árbol progenitor debido a una respuesta a la distancia del árbol madre por parte de los depredadores. Los modelos gráficos de Janzen (1970) ejemplifican esta situación en detalle (Figuras 1.1 y 1.2).

### 1.3 DESTINO DE LAS SEMILLAS CON RESPECTO A LA DISTANCIA DEL ARBOL PROGENITOR.

La distancia a la que se puede establecer una plántula del árbol progenitor está determinada por la influencia de la depredación sobre las semillas y por la competencia por recursos (que es más intensa en las zonas cercanas al progenitor).

En los árboles tropicales, las semillas y los frutos tienden a caer cerca del árbol progenitor. El número de semillas que caen por unidad de área decrece rápidamente conforme aumenta la distancia a la planta materna. Al mismo tiempo, se incrementa la

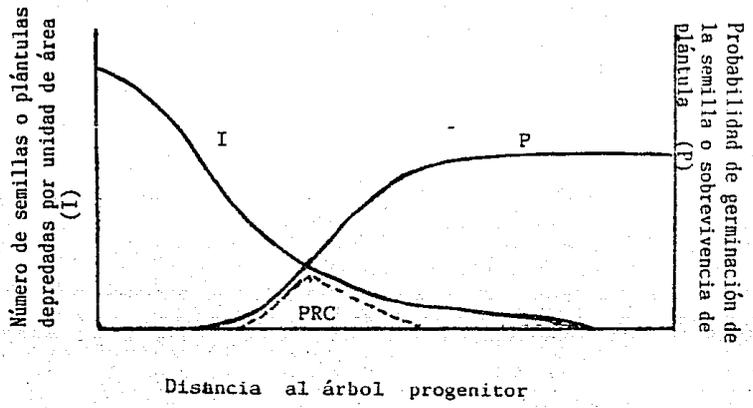


Figura 1.1 Modelo de Janzen que muestra la probabilidad de maduración de una semilla o plántula, en función de la depredación y la distancia del árbol progenitor. El producto de la curva I (número de semillas por unidad de área) y P (probabilidad de maduración de la semilla o plántula) dan una curva de reclutamiento de la población (PRC) cuyo pico es la distancia más probable en la que se establezca un nuevo adulto (tomado de Janzen, 1970).

Figura 1.2 (A) Efecto del incremento en la depredación predispersión (Ia-Ic), sobre la curva de reclutamiento de la población (PRC), cuando los depredadores son sensibles a la distancia.

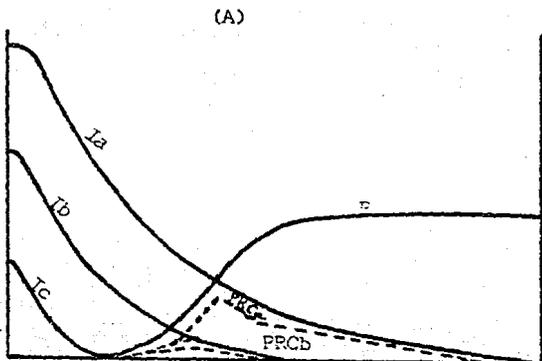
(B) Efecto del incremento en la depredación, cuando depredadores son sensibles a la densidad.

I= número de semillas por unidad de área.

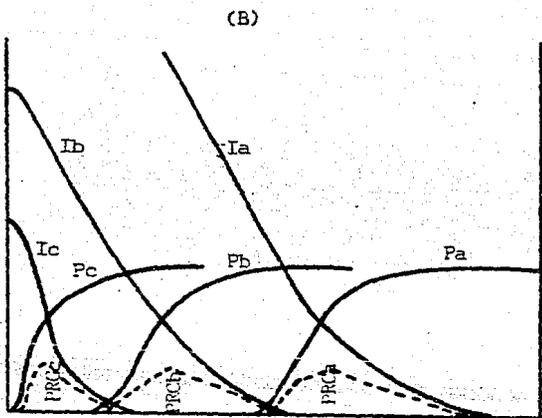
P= probabilidad de germinación de la semilla o sobrevivencia de la plántula.

(tomado de Janzen, 1970)

Número de semillas por unidad de área. (I)



Probabilidad de germinación de semillas o sobrevivencia de plántulas.



Distancia del árbol progenitor

probabilidad de que una semilla escape de un depredador específico. Este fenómeno produce una curva de reclutamiento de plántulas, con un máximo a cierta distancia del árbol progenitor, tal máximo indica el lugar en donde es mayor la probabilidad de que una plántula alcance la edad reproductiva. Este reclutamiento es función del tamaño de la cosecha de semillas y del efecto de los depredadores sensibles a la distancia o a la densidad (Janzen, 1970) (Figura 1.1).

El modelo de Janzen predice que en ausencia de depredadores de semillas especie-específicas, la curva de reclutamiento de plántulas será semejante a la de la sombra de semillas. En el caso de depredadores sensibles a la densidad, el modelo predice un "pico" en la población de plántulas de las áreas de mayor densidad de semillas. (Figura 1.2). Estas respuestas pueden contribuir a estructurar las poblaciones adultas de los árboles, a través de: i) aumentar las distancias medias entre las plantas individuales y ii) disminuyendo la densidad de los adultos nuevos. Así el patrón de distribución espacial de las plantas es dependiente de dos variables interactuantes, la densidad de semillas y su sobrevivencia a través del tiempo relativo a la distancia del árbol progenitor (Janzen, 1970).

Este modelo ha sido encontrado deficiente por Hubell (1980), al analizarlo empírica y analíticamente: en muchas selvas los árboles de un alto número de especies se encuentran en forma agregada y el mayor reclutamiento ocurre en las cercanías del árbol progenitor, a pesar de la depredación por herbívoros. En segundo lugar, la alta variabilidad en la producción

interindividual de semillas hace que la distancia (pico de reclutamiento óptimo) varíe (temporal y espacialmente) y así cualquier regularidad en el espaciamiento de los individuos adultos es indetectable. Bajo estas condiciones, Hubbell (1980) propone el modelo modificado de la Figura 1.3, sugiriendo que el "pico" de reclutamiento ocurre con menor probabilidad debajo del árbol progenitor. Los organismos juveniles encontrados cerca de éste son entonces, el resultado probable de una saciación del depredador.

El modelo de Janzen fue probado por Clark y Clark (1984), siguiendo cohortes de plántulas de Dipterix panamensis (Leguminosae), árbol emergente en finca la selva, Costa Rica, verificando la existencia de un incremento en la distancia mediana de reclutamiento  $\bar{D}$ , a través del tiempo ( $\bar{D}$  = mediana de la distancia entre la progenie individual de una cohorte dada y el progenitor). Este método implica que  $\bar{D}(t)$ , se mantiene constante para cada cohorte, una condición que podría ser violada en la presencia de una variación temporal significativa en la producción de frutos, depredación de semillas, predisposición o grado de dispersión. En el caso de resultados negativos, la hipótesis podría ser rechazada para el tamaño del intervalo específico examinado. La prueba más fuerte de la hipótesis implica comparaciones de  $\bar{D}(t(x))$  con respecto a  $\bar{D}(t(0))$ , siendo  $(x)$  un intervalo específico de tiempo. Si  $\bar{D}(t(x))$  es mayor que  $\bar{D}(t(0))$ , el resultado no rechazaría la hipótesis. Sin embargo, otras fuentes de mortalidad en la progenie pueden producir procesos de espaciamiento similares al producido por patógenos y

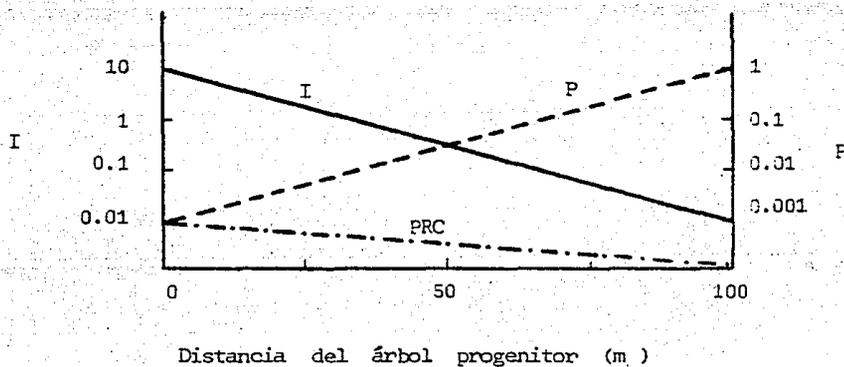


Figura 1.3 Modelo gráfico de reclutamiento con respecto a la distancia Hubell (1980). El modelo supone que al menos algunas semillas escapan a la depredación cerca del árbol progenitor. El producto de la densidad de semillas en la curva (I) y la probabilidad de que las semillas sobrevivan (P), determinan la curva de reclutamiento de la población (PRC).

depredadores. Estos pueden incluir: i) competencia de la progenie, ii) interferencia entre progenitor-progenie, iii) alelopatía y iv) combinación de dos o más de dichos factores.

Clark y Clark (1984) revisaron 24 casos de plantas leñosas en un bosque neotropical, tratando de encontrar patrones de prueba a los modelos de Janzen y Connell. La revisión encontró más evidencias en apoyo que de rechazo a las predicciones de los modelos; la conclusión fue: "Hay una desproporcionada mortalidad de la progenie cerca de los adultos causada por la respuesta densodependiente de los enemigos naturales; una desproporcionada mortalidad de la progenie cerca de los adultos causada por la respuesta a la distancia del progenitor por parte de los enemigos naturales; y 100 % de la mortalidad de la progenie dentro de alguna distancia "crítica" de los adultos". (pag. 786-787 de Clark & Clark, 1984).

#### 1.4 ESTABLECIMIENTO DE PLANTULAS.

La dispersión de semillas lejos del árbol progenitor con frecuencia incrementa las probabilidades de establecimiento de plántulas (Howe & Smallwood, 1982). Para muchas especies tropicales, los claros constituyen un recurso como sitios de alta calidad en el establecimiento de plántulas (Denslow, 1980), por lo que una ventaja de la dispersión sería el incremento de la probabilidad de que una semilla pueda ser depositada en un claro

(Augsburger, 1984; Augsburger & Kelly, 1984).

Una plántula se considera establecida cuando se hace fisiológicamente independiente de las reservas maternas que posee en sus cotiledones.

Una de las adaptaciones más evidentes que influyen al establecimiento de plántulas es el alto contenido de reservas alimenticias en la semilla, tales reservas permiten que la plántula alcance un tamaño crítico con el que es capaz de capturar los recursos externos en competencia con otras plántulas. Las plántulas de varias especies de árboles en la selva pueden permanecer "latentes" por años en condiciones de poca luz antes de que aparezca un claro en el dosel.

La importancia del tamaño de la semilla para el establecimiento de plántulas en sombra es indicado por experimentos llevados a cabo por Grime y Jeffrey (1965) con nueve especies de Norteamérica. Sus estudios demostraron una fuerte relación entre la tasa de mortalidad de las plántulas y peso de las reservas en las semillas (Figura 1.4). Sin embargo, el peso de la semilla no se puede tomar siempre como un indicador de la tolerancia a la sombra. En un estudio reciente sobre los requerimientos de luz de plántulas de 18 especies en un bosque de América Central, Augsburger (1984) encontró que la sobrevivencia en la sombra no está correlacionada con el peso de la semilla.

La habilidad temprana de plántulas jóvenes para competir por la luz está determinada también por su morfología. En uno de los experimentos llevados a cabo por Grime y Jeffrey (1965), cinco especies herbáceas fueron puestas a la sombra y su respuesta

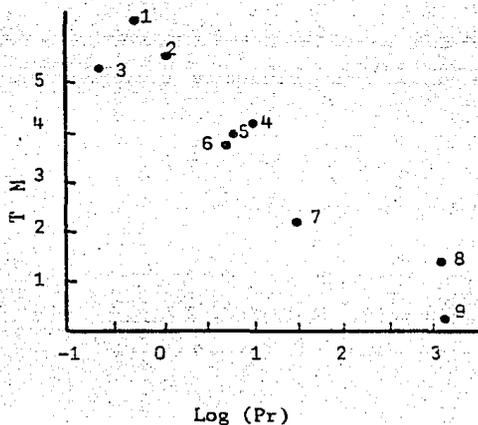


Figura 1.4 Relación entre las tasa de mortalidad (TM) de las plántulas (promedio del número de muertes en 12 semanas bajo condiciones de sombra) y el logaritmo del peso de la reserva de semillas promedio (log Pr) en nueve especies de árboles en Norteamérica. 1) Betula lenta, 2) Rhus glabra, 3) Betula populifolia, 4) Pinus strobus, 5) Lixiodendrom tupilifera, 6) Acer rubrum, 7) Gleditsia triacanthus, 8) Quercus rubra, 9) Castanea mollissima. (tomada de Grime and Jeffrey, 1979).

comparada con controles en condiciones de luz. Las especies de la sombra tendieron a tener un alto grado de plasticidad morfológica en su habilidad de extender los hipocótilos, cotiledones, entrenudos, peciolo o la lámina de sus primeras hojas; las especies en condiciones de luz mostraron una respuesta mucho menos marcada.

La morfología temprana de una plántula está determinada en parte por el tipo de germinación, que puede ser: epigea, hipógea, semihipógea y del tipo Durian (Ng, 1978). En la germinación epigea se elonga el hipocótilo y expone los cotiledones a la luz. Los cotiledones funcionan como hojas verdaderas. En la germinación hipógea los cotiledones aparecen bajo el nivel del suelo y no fotosintetizan, si no que simplemente actúan como órganos de reserva alimenticia. En la germinación Durian los hipocótilos se desarrollan y los cotiledones permanecen ocultos dentro de la cubierta de la semilla. Ng muestra que la germinación epigea tiende a asociarse con semillas pequeñas y la no epigea con semillas grandes. El enlace entre la talla de la semilla y el papel de los cotiledones como órganos de reserva o fotosintéticos, depende del grado de asociación de la planta a condiciones lumínicas para su crecimiento. Las semillas pequeñas, que contienen pocos recursos maternos para las plántulas, poseen cotiledones epigeos fotosintéticos inmediatamente activos después de la germinación. Las semillas grandes llevan a cabo un incremento en peso sin depender fuertemente de los recursos ganados por fotosíntesis, usando los altos contenidos de alimento materno de sus cotiledones,

generalmente no epígeos. Las plántulas epígeas tienden a ser demandantes de luz y las no epígeas son tolerantes a la sombra.

En el presente estudio se intenta esclarecer el papel de diferentes factores interactuantes (bióticos y abióticos) sobre la interfase del ciclo de vida de una planta neotropical que abarca desde las modificaciones que presentan las semillas para la frugivoría y su dispersión, hasta los eventos que determinan el establecimiento de las plántulas.

### OBJETIVOS.

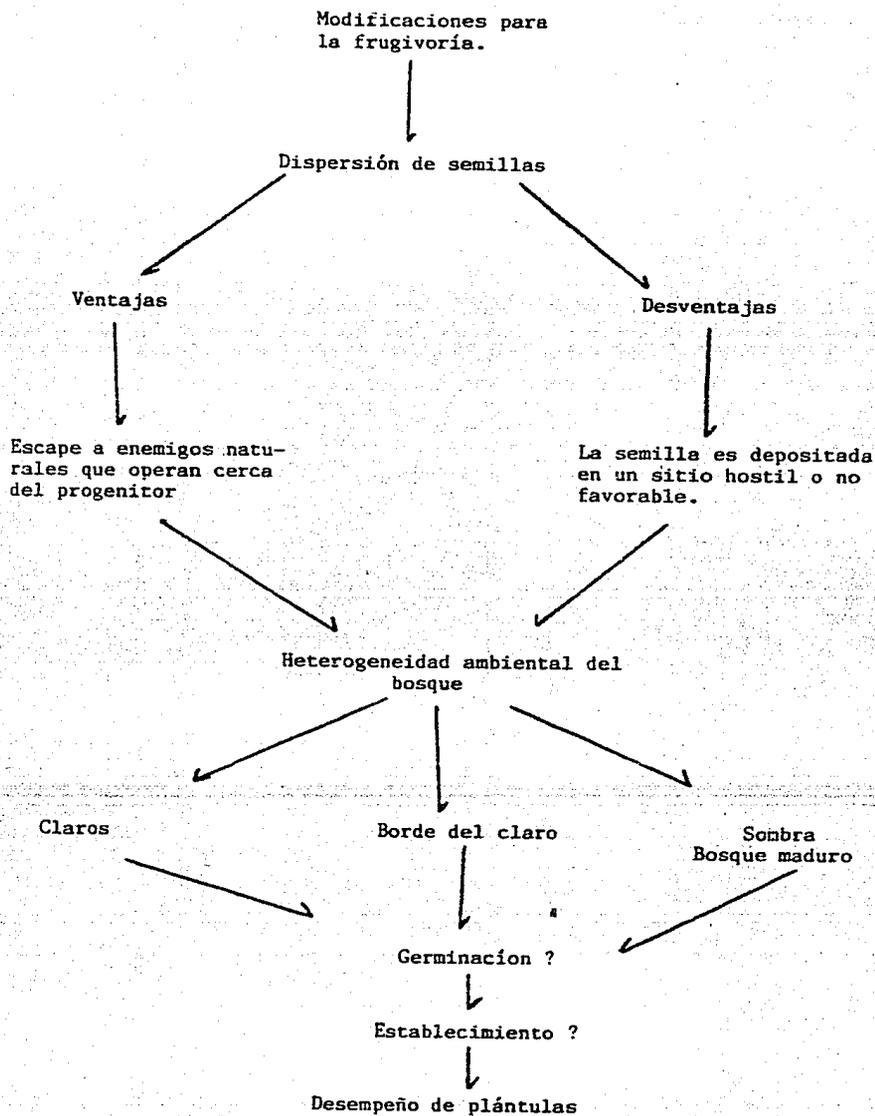
Con este estudio, se pretende contribuir al conocimiento de algunos aspectos de la ecología de la dispersión de árboles tropicales, estudiando el destino de las semillas después de ser depositadas en el suelo, bajo diferentes condiciones ambientales de un bosque tropical húmedo. Para este estudio se usó como material de trabajo a la especie Trichilia martiana, cuyos frutos poseen atributos a la dispersión por aves. Aspectos de la dispersión por aves en esta especie han sido estudiados por van Dorp (1985). Se ha dado un énfasis mayor al estudio de la postdispersión de las semillas relacionando aspectos de germinación y establecimiento de plántulas en un intento de inferir la efectividad e importancia de la dispersión, en el reclutamiento de nuevos individuos a la población.

Específicamente, los objetivos a cubrir son los siguientes:

- 1) Explorar la hipótesis de que depredadores y patógenos matan un enorme número de semillas cerca del árbol progenitor.
- 2) Probar la hipótesis de que las semillas dispersadas tienen más probabilidad de encontrar ambientes favorables para establecerse que aquellas que caen directamente debajo del árbol progenitor.

- 3) Definir cuál es el desempeño de las plántulas bajo condiciones ambientales contrastantes de la selva (sol y sombra), en el supuesto que la dispersión puede depositar a las semillas en estos ambientes.

El siguiente diagrama de flujo muestra la fenomenología involucrada en el presente estudio y los componentes conceptuales del mismo.



**CAPITULO II**  
**MATERIALES Y METODOS**

#### Descripción del Sitio de Estudio.

El trabajo de campo se desarrolló en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", dependiente del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. La Estación comprende un área 700 ha de vegetación tropical. Está localizada al sureste del estado de Veracruz, México ( $95^{\circ} 07'$  y  $95^{\circ} 09'$ , longitud W, y  $18^{\circ} 34'$  y  $8^{\circ} 36'$  de latitud N) (Lot-Helgueras, 1976). (Figura 2.1).

La vegetación de la estación se define técnicamente como Selva Alta Perennifolia (Miranda & Hernandez-X., 1963); es decir, un bosque siempre verde con árboles por arriba de los 30 m de altura y extremadamente diverso. Característicamente, la parte baja del bosque presenta una comunidad rica en especies de plántulas de un gran número de árboles y lianas, así como varias especies de helechos y hierbas.

La precipitación promedio anual es de 4725 mm, con una época "seca" comprendida entre abril y mayo en la cual la precipitación es alrededor de 200 mm. Además de la época principal de lluvias (julio- septiembre), existe otro período en el invierno (noviembre - febrero) que contribuye con un 15 % del total de la precipitación anual. Estas lluvias invernales son ocasionadas por la presencia de los "nortes", que son masas de aire polar, que en su trayectoria colectan humedad del Golfo de México y la depositan en esta zona (Figura 2.2). Las temperaturas medias mensuales van de  $17^{\circ}$  C (enero) a  $29^{\circ}$  C (junio).

Una descripción mas detallada de la geología, vegetación, suelo y orografía se encuentra en los trabajos de Lot-Helgueras

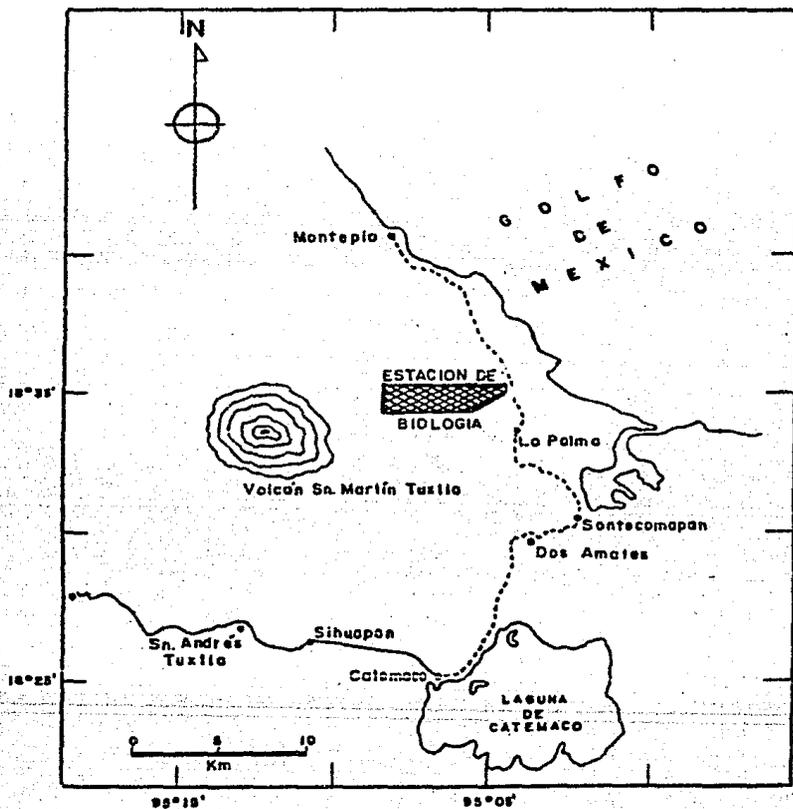


Figura 2.1 Localización de la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas (tomado de Lot-Helgueras, 1976)

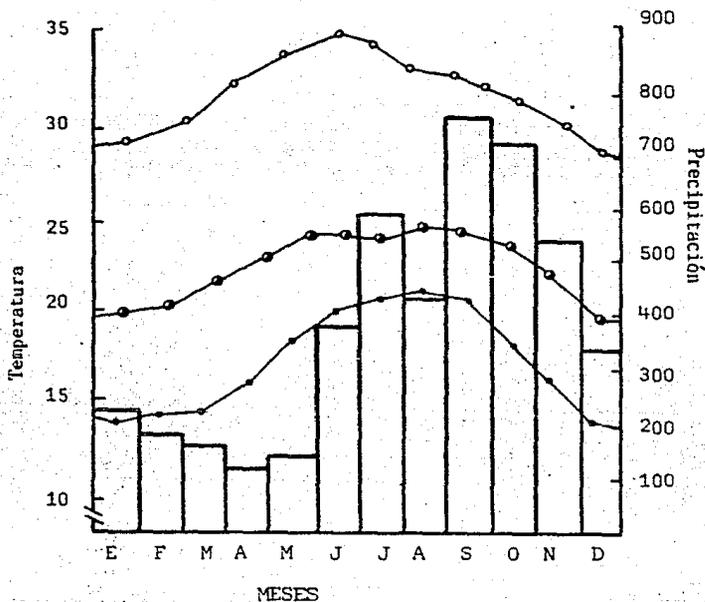


Figura 2.2 Diagrama ambotérmico de la estación meteorológica Coyame, Ver., situada a 25 km al Sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles".

Las barras representan la precipitación media anual.

(\*) temperatura máxima promedio

( ) temperatura mínima promedio mensual

(o) temperatura promedio mensual

(tomada de Soto, 1976).

(1976), Gómez-Pompa (1978), Flores (1971), Rico-Bernal (1972), Carabias (1979), Martínez (1980), Ibarra-Manríquez (1985), de la Cruz & Dirzo (en prensa).

La especie de estudio.

Descripción botánica (tomada de Ibarra-Manríquez, 1985).

Trichilia martiana. Especie perteneciente a la familia Meliaceae, es un árbol de 14-20 m de altura y 40-70 cm de d.a.p., con contrafuertes tubulares, de hasta 1.5 m de alto y 3-6 por tronco. Tronco sinuoso, ligeramente acanalado. Corteza lisa, café pardo grisácea. Copa abierta e irregular.

Las hojas son compuestas, impariplanadas, en espiral de 15-35 cm de largo incluyendo el peciolo, folíolos de 7-9 por hoja, de 5-13 cm de largo y 2.5-8 cm de ancho, elípticos, ovoides u obovados, opuestos o alternos.

Especie dioica, con flores estaminadas con el cáliz de 1-2 mm de largo y 1.5-2.3 mm de ancho, verde amarillento, unido en su base, 5 lóbulos pequeños, agudos, pubescentes; pétalos 5, de 3-4 mm de largo y 1-1.8 mm de ancho, amarillos pálidos; estambres 10, filamentos unidos en 1/4 o 1/2 de su largo, tecas pardas, sin ovulos. Flores pistiladas con el perianto similar al descrito en las estaminadas, pero las tecas sin polen; pistilo de 1.3-1.7 mm de largo, ovario pubescente, 2-3 locular, estigma plano, amarillento.

La infructescencia mide de 6-16 cm de largo. Cápsula de 8-13 mm de largo y 6-11 mm de ancho, bivalvada, lisa a ligeramente

verrugosa, elipsoide o esférica, anaranjada y (1-)2-3(-4)(-5)(-6) semillas por fruto. Semillas de 5-8 mm de largo, 4-7 mm de ancho y 3-5.5 mm de grueso, subesféricas a hemiesféricas, triangulares en sección transversal, café, con manchones café-amarillos o verdosos, cubiertas por un arilo rojizo.

Fenología: especie que produce hojas verde pálidas cuando florece de junio-agosto.

#### Historia natural.

Trichilia martiana es una especie arbórea común en el sotobosque de la selva húmeda tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, que no alcanza el dosel superior; es tolerante a la sombra (Martínez, 1985), sus cosechas varían de 100 a 30,000 frutos. Los frutos consisten en una cápsula que expone las semillas rodeadas casi completamente por el arilo. El arilo es comido por aves frugívoras, las cuales regurgitan o defecan la semilla intacta. Por los hábitos de las aves visitantes es posible que las semillas sean depositadas y germinen en una gran diversidad de condiciones ambientales (Ver cuadro 2.1).

Las semillas germinan en menos de 10 días en la sombra. La emergencia de plántulas es Durian (con los cotiledones actuando como órganos de reserva, manteniéndose bajo la cubierta de la semilla mientras se forman las primeras hojas eófilas; el tamaño de la plántula es mayor a los 6 cm, presentando una dependencia alta de los recursos maternos durante el crecimiento inicial. Tiene una distribución que va de Veracruz a Oaxaca (México),

Cuadro 2.1 PRINCIPALES FRUGIVOROS QUE VISITAN A Trichilia martiana  
(van Dorp com. pers.)

FAMILIA (Especie)	CONDICION	ABUNDANCIA	HABITAT
TROGONIDAE			
( <u>Trogon callaris</u> )	residente	común	a, s
TYRANNIDAE			
( <u>Tityra semifasciata</u> )	residente	común	a, s
MUSCICAPIDAE			
( <u>Mniotiltus unicolor</u> )	migratorio local	no común	s, a
( <u>Turdus assimilis</u> )	migratorio local	no común	s, a
( <u>Melospiza mustelina</u> )	migratorio	común	s, a
RAMPHASTIDAE			
( <u>Ramphastos sulfuratus</u> )	residente	común	s, a, za
( <u>Pteroglossus torquatus</u> )	residente	común	s, a, za
( <u>Aulacorhynchus prasinus</u> )	migratorio local	no común	s, a

s=acahual o vegetacion secundaria

za=zonas abiertas

s=selva

además de Belice a Brasil; (ver figura 2.3). Las poblaciones que crecen en la Estación los Tuxtlas fructifican anualmente con una inestable variación en la cantidad de frutos producidos cada año (obs. pers.). Así mismo, existe una alta variación temporal en el periodo de fructificación, por ejemplo, en 1984 T. martiana fructificó de Noviembre a Febrero y en 1986 de Enero a Abril.

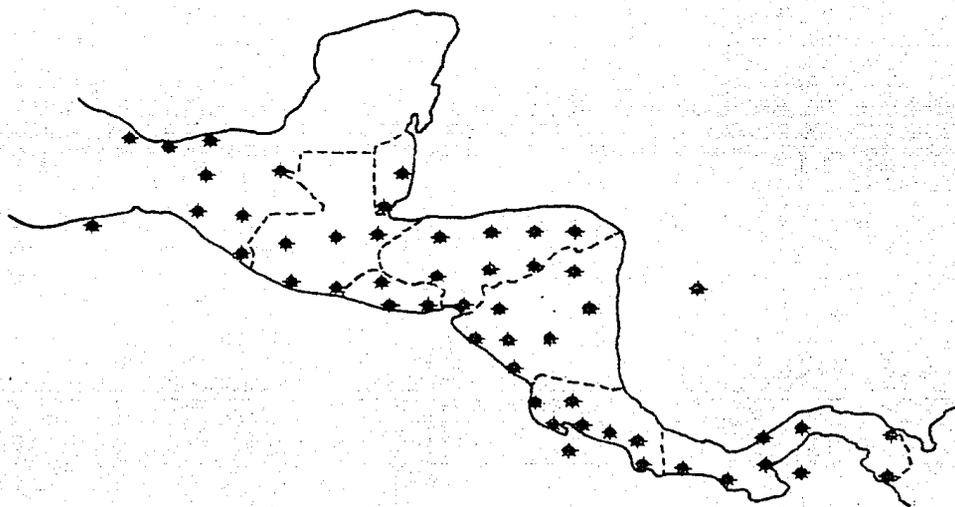


Figura 2.3 Distribución de Trichilia martiana en América Central  
(tomada de Pennington, 1981)

CAPITULO III  
EL PROCESO DE DISPERSION EN Trichilia martiana.

## INTRODUCCION.

La comparación de las características asociadas a la fructificación de diferentes especies de plantas revelan una amplia variedad de posibles caminos para atraer a los agentes dispersores, tales como el color del fruto, el contenido nutricional de la pulpa del fruto o el arilo de las semillas, el tamaño de la cosecha de semillas, etc. (McKey, 1975; Herrera, 1981; Snow, 1981).

El patrón de dispersión de cada especie está dado por la interacción de distintas fases que son: 1) la maduración de las semillas, todavía como parte de la planta madre, 2) el traslado de éstas desde su progenitor hasta el área en donde caen y 3) su movilidad dentro del reservorio de propágulos del suelo (Córdova, 1985).

Trichilia martiana presenta características en sus frutos, que ajustan a un síndrome de dispersión llamado endozoocoria (van der Pijl, 1972). van Dorp (1985) documentó la interacción entre un gremio de aves y los frutos de T. martiana, sugiriendo que las aves actúan como el medio de dispersión principal de sus semillas. El encontró que la sombra de semillas abarca una extensión espacial menor a los 25 m de distancia del árbol progenitor (Figura 3.1). La densidad de semillas depositadas localmente decae rápidamente conforme se consideran distancias cada vez más lejanas del centro de la copa, desde unas 40 hasta 2 semillas por m (van Dorp, 1985).

La principal causa de mortalidad en las semillas de árboles tropicales parece ser la depredación predispersión por varios

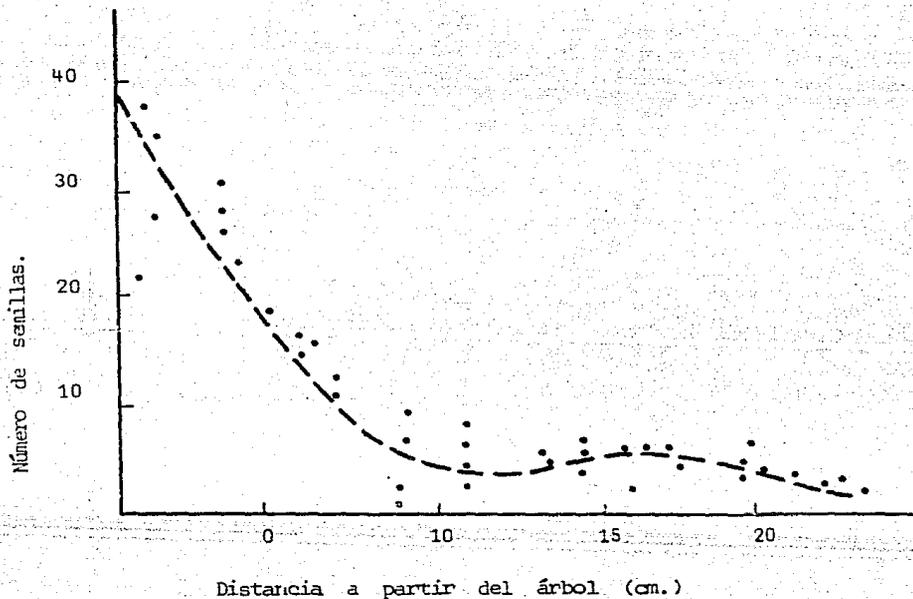


Figura 3.1 Curva del número de semillas de Trichilia martiana entre la distancia del tronco del árbol hacia la copa (tomado de van Dorp, 1985).

insectos (ver Heithaus, Stashko & Anderson, 1982; O. Andrade, com. pers.) y la depredación postdispersión por muchos vertebrados e invertebrados (Wilson, 1983). Esto se ha observado en tres especies estudiadas en los Tuxtlas. Por ejemplo, para Astrocaryum mexicanum se registró una depredación por roedores mayor del 90% (Sarukhán, 1980; Piñero et al., 1981) y para Nectandra ambigens se registró una depredación por insectos mayor del 40% (Córdova, 1985). En el cuadro 3.1, se muestran valores de la depredación de semillas en la vecindad inmediata de árboles maternos de varias especies arbóreas de los Tuxtlas. Los datos indican que la depredación de las semillas está repartida entre dos grupos de herbívoros: insectos (Coleoptera y Díptera) y vertebrados (Rodentia). Existiendo además, una gran variabilidad interespecífica en los niveles de depredación (4-97 %), con un promedio general cercano a 20 % (Dirzo en prensa).

Para Cecropia obtusifolia no se sabe con certeza qué porcentaje de las semillas es removido y qué porcentaje es depredado (Alvarez-Buylla, 1986). La depredación postdispersión in situ de esta especie está sesgada por la remoción, pero no muerte, de una proporción no conocida de semillas en el suelo por parte de vertebrados (aves, roedores) o insectos (hormigas). Es probable que, como resultado de un episodio de dispersión secundaria de relevancia quizá comparable a la dispersión convencional, algunas de las semillas removidas sean depositadas (almacenadas) intactas en otro sitio donde podrían germinar y establecerse (Dirzo & Domínguez, 1986).

Cuadro 3.1 Niveles de depredación de semillas de árboles en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz  
(tomado de Dirzo en prensa)

Especie	Arboles revisados	no. de semillas	% de depredación	Herbívoros
<i>Abula pansamensis</i>	5	1770	97.0	Vertebrados (roedores)
<i>Cacrobia plusifolia</i>	2	578	6.0	Vertebrados (roedores) Insectos (coleopteros y dipteros)
<i>Cynbostalum baillonii</i>	2	985	5.0	Vertebrados (roedores)
<i>Dussia mexicana</i>	2	516	5.6	Vertebrados (roedores)
<i>Eugenia</i> sp.	2	608	61.0	Insectos (coleopteros y dipteros)
<i>Licaria</i> sp.	6	632	14.7	Insectos (coleopteros y dipteros)
<i>Osphalea oleifera</i>	8	443	4.0	Vertebrados (roedores)
<i>Pseudolmedia oxycoryllaria</i>	5	747	5.0	Vertebrados (roedores)

En el presente capítulo se exploran las consecuencias de la dispersión de semillas en la vecindad inmediata de las plantas maternas, verificando la hipótesis de que patógenos y depredadores matan un gran número de semillas y plántulas cerca del árbol progenitor (Janzen, 1970 ; Connell, 1971).

#### MATERIALES Y METODO.

El estudio consistió en la colocación de los transectos en sitios definidos por la presencia de un árbol reproductivo de T. martiana. Los individuos reproductivos se seleccionaron considerando que el terreno dentro de la selva fuese lo más plano posible y que no hubiera superposición de copas de árboles vecinos conespecíficos. Un total de cinco árboles se eligieron bajo estas condiciones, a los cuales se les midió la altura total y el perímetro del tronco a la altura del pecho (P.A.P.). De los sitios se tomó la orientación del transecto correspondiente (en dirección a los radios más largos de la copa), la pendiente del terreno en orientación del transecto (cuadro 3.2).

Se trazaron dos transectos por árbol. Para delimitar los transectos se colocaron cuerdas de tal manera que partían del tronco extendiéndose a lo largo de la proyección de la copa. La longitud total de cada transecto fue 1.5 veces la distancia entre el tronco y el borde de la copa en su radio mayor, teniendo un metro de ancho. Se tomó esta distancia puesto que fuera de la proyección de la copa en el suelo las semillas ya no eran detectables.

Cuadro 3.2 Medidas de altura, P.A.P., para cada árbol, con sus respectivos transectos.

	ARBOL 1	ARBOL 2	ARBOL 3	ARBOL 4	ARBOL 5
Altura	16.5 m.	17 m.	14.5 m.	19.5 m.	20 m.
P.A.P.	1.3 m.	1.10 m.	1.04 m.	1.31 m.	1.10 m.
Transecto # 1					
Distancia	8 m.	18 m.	12 m.	10 m.	11 m.
Orientación	75o_ al Este	90o_ al Oeste	50o_ al Oeste	40o_ al Noreste	25o_ al Oeste
Pendiente	+ 40 cm.	0	- 5.2 m.	- 1.80 m.	+ 1.20 m.
Transecto # 2					
Distancia	8 m.	11 m.	12 m.	10 m.	10 m.
Orientación	20o_ al Este	50o_ al Este	30o_ al Oeste	30o_ al Oeste	10o_ al Este
Pendiente	- 50 cm.	+ 5 cm.	- 5.2 m.	- 1.5 m.	+ 3.5 m.

Para realizar los registros a lo largo de los transectos se utilizó un cuadro portátil de un metro cuadrado reticulado en 25 subcuadros de 20 x 20 cm. Los subcuadros fueron usados para conocer el lugar exacto de localización de cada semilla y su posible destino posterior. Dentro de cada cuadro se hizo un registro del lote de semillas separandolas en las siguientes categorías: semillas depredadas, semillas intactas y semillas germinadas. Estos registros se hicieron diariamente durante seis días.

#### RESULTADOS Y DISCUSION.

Por lo general, en los cinco sitios los agentes de mortalidad en las semillas fueron los insectos y los patógenos. Se observó que al caer una semilla debajo de la copa, independientemente de la distancia, la semilla es depredada inmediatamente por curculiónidos (no identificados). Al parecer estos ovipositan en la semilla. Las larvas se alimentan activamente y no dejan la semilla hasta que, por lo general, han consumido el embrión y el material de reserva, emergiendo como adulto. Otra causa de mortalidad de igual magnitud es la infección por microorganismos ya que el insecto, al entrar y salir de las semillas, las deja expuestas al ataque de patógenos.

También se encontró que hubo depredación y remoción de semillas por roedores. Algunas semillas, aproximadamente el cinco por ciento se encontraron con muescas producidas por mordidas de ratones, estas semillas fueron posteriormente

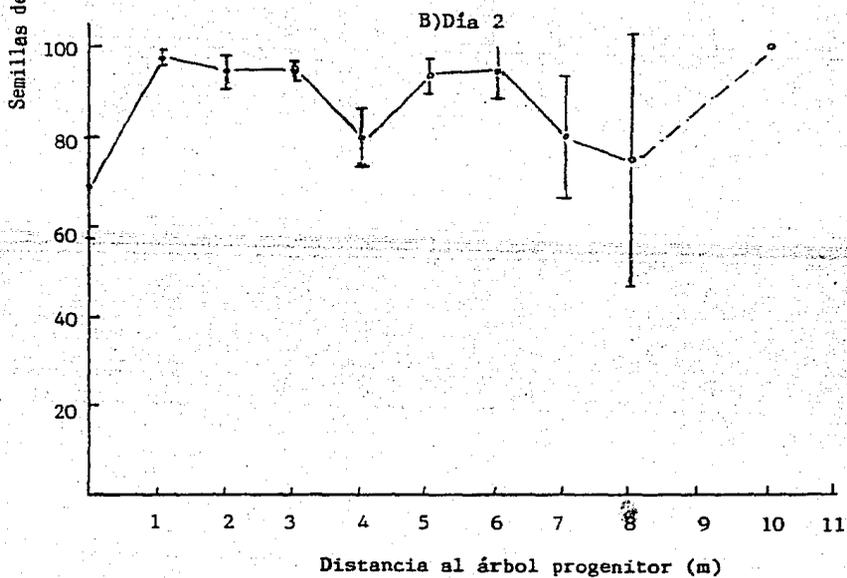
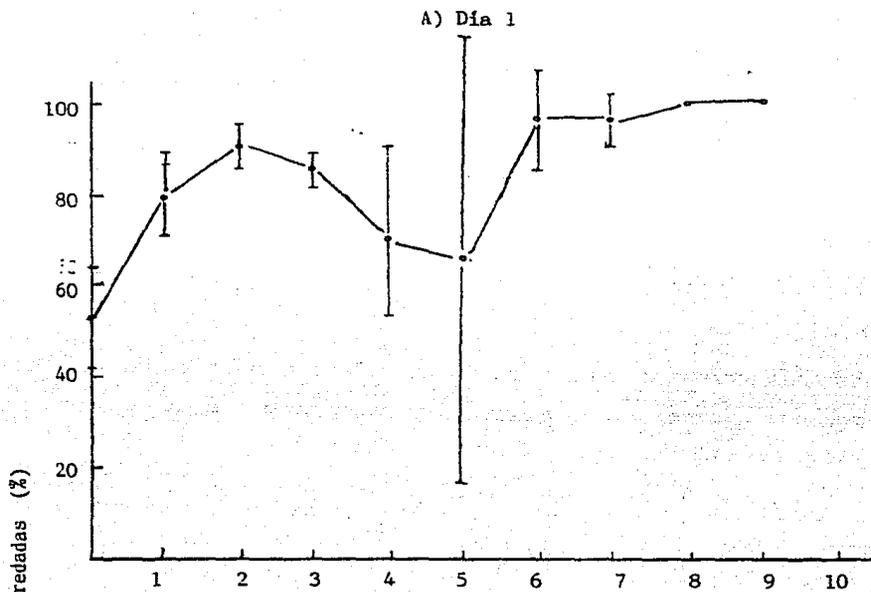
infectadas por microorganismos. Aproximadamente un uno por ciento fueron removidas de los sitios de localización original, de las cuales no se conoce su destino.

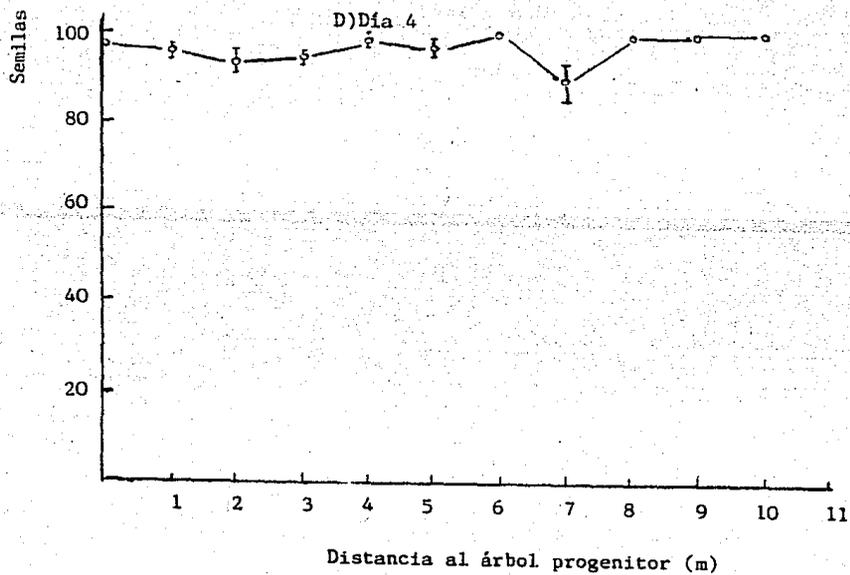
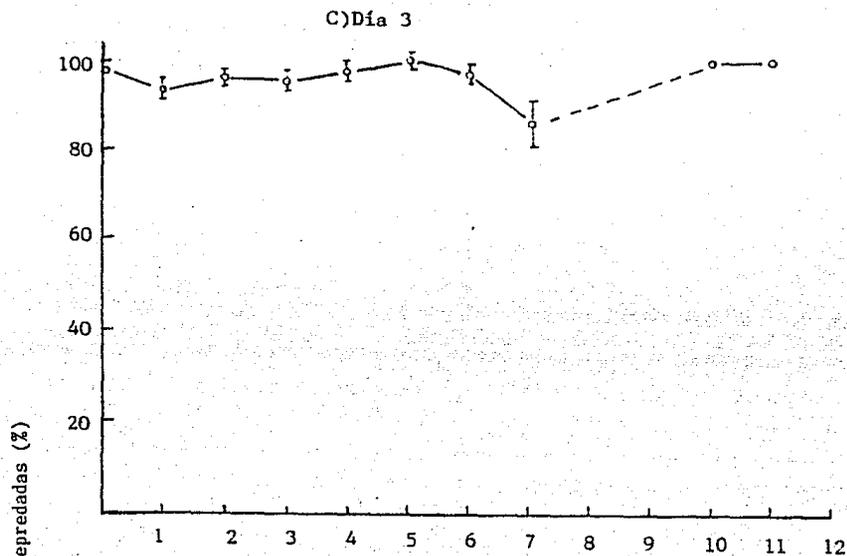
La longitud de cada transecto fué suficiente, puesto que más allá de la proyección de la copa en el suelo no se encontraron semillas, lo que indica que las semillas encontradas ahí cayeron por gravedad o que fueron regurgitadas o defecadas in situ por aves.

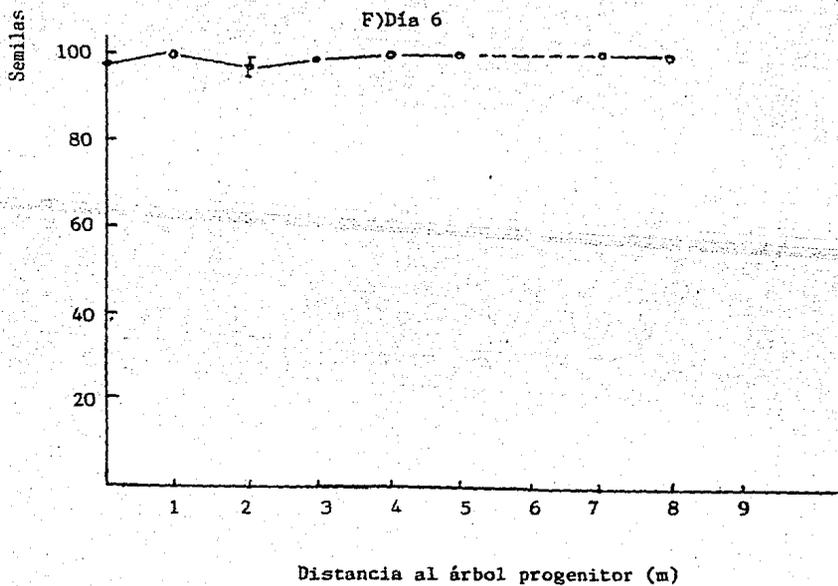
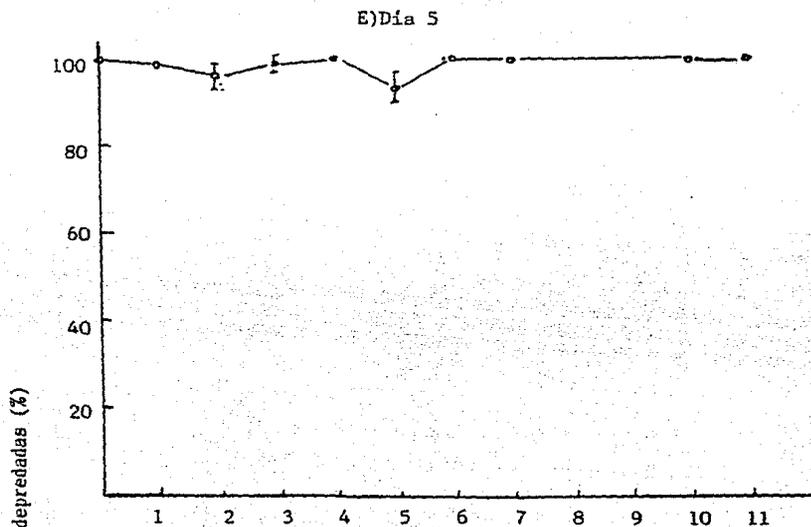
En el lapso de los seis días de registro no germinó ninguna semilla por lo explicado en el párrafo anterior. El período de registro, fue solo de seis días, porque cuando se realizó este estudio era época de lluvias y las semillas depredadas fueron degradadas con una rapidéz sorprendente (de uno a dos días). Por ejemplo, una semilla intacta que se registraba el primer día, al segundo día presentaba huellas de depredación y al tercer día ya estaba en proceso de degradación. Por ello los seis días fueron suficientes para darnos idea de lo que ocurría con las semillas que se encontraban debajo de la copa del árbol padre. Los nuevos ingresos se tomaron como semillas intactas y eran seguidos en los días subsecuentes. Se puede asegurar, que no germina ninguna semilla durante la época de fructificación debajo de la copa del árbol progenitor (obs. pers.).

Para presentar los resultados, se juntaron los datos de los dos transectos por árbol, obteniendo el porcentaje de semillas depredadas por metro cuadrado de superficie bajo cada árbol y sacando el promedio para todos los árboles (Figura 3.2 A-F). Lo más evidente de estas figuras, es, por una parte, el elevado

Figura 3.2. Porcentaje de semillas depredadas por segmentos de un metro de cada árbol y el promedio ( $\pm 2$  E. E.) de depredación a todos los árboles. Las gráficas muestran el cambio en esta variable a través de la distancia del tronco del árbol progenitor hacia la parte externa de la proyección de la copa. Los datos se presentan independientemente para cada día (de 1 a 6).







porcentaje de depredación para todos los árboles, durante todos los días. Los datos en promedio señalan que con la excepción del primer día de registro y las distancias más cercanas (en que el nivel de daño es del orden de 50-70 %), los porcentajes de depredación se mantienen cercanos al 100 %. Las oscilaciones en el daño, con valores menores al de una fecha anterior se explican por la continua incorporación de semillas al suelo, a partir del árbol progenitor. El otro aspecto sobresaliente es que los altos niveles de daño se mantienen así, prácticamente a cualquier distancia dentro del ámbito de un radio y medio de la máxima proyección de la copa del árbol dispersor.

En el cuadro 3.3 se muestra el número de semillas encontrado por metro cuadrado en los transectos de todos los árboles y el porcentaje de semillas depredadas de cada total para todos los días de observación. En el último renglón de este cuadro se incluyeron los valores del coeficiente de correlación de Spearman bajo la hipótesis de que no existe alguna relación entre la distancia del árbol progenitor y el nivel de depredación de las semillas. La hipótesis es rechazada ( $P > 0.05$ ) en el rango de distancias estudiadas. Por lo que hace a los agentes causales de los daños detectados en las semillas, se encontró que los insectos produjeron el 70 % de las muertes, los patógenos el 24%, y los roedores el 5 %, solo el 1 % de las semillas fueron aparentemente removidas por roedores o aves. En particular palomas que bajan al suelo a comer semillas, las cuales más que dispersoras secundarias parecen ser depredadoras (obs. pers.) ya que las semillas son trituradas en sus mollejas (Trejo, 1976).

Cuadro 2.3 El porcentaje promedio de semillas depredadas de *L. maritima* por día, valores de todos los árboles marcados, más el coeficiente de correlación de Spearman (r.s) para cada día, correspondiente a la evaluación distancia vs el porcentaje de depredación.

Distancia (m)	Día 1		Día 2		Día 3		Día 4		Día 5		Día 6	
	n	% depr. media $\pm$ d.s.	n	% depr. media $\pm$ d.s.	n	% depr. media $\pm$ d.s.	n	% depr. media $\pm$ d.s.	n	% depr. media $\pm$ d.s.	n	% depr. media $\pm$ d.s.
1	49	52.4 $\pm$ 38.0	62	68.9 $\pm$ 40.2	97	97.7 $\pm$ 3.3	101	97.3 $\pm$ 3.8	77	100.0 $\pm$ 0.0	45	97.2 $\pm$ 2.8
2	29	79.7 $\pm$ 18.8	32	97.8 $\pm$ 2.0	104	93.1 $\pm$ 6.1	81	97.1 $\pm$ 3.0	72	99.3 $\pm$ 1.2	40	100.0 $\pm$ 0.0
3	47	91.2 $\pm$ 12.4	50	94.9 $\pm$ 6.8	139	96.3 $\pm$ 3.0	65	94.1 $\pm$ 8.8	67	95.8 $\pm$ 2.9	39	97.1 $\pm$ 2.9
4	36	85.2 $\pm$ 9.1	38	95.2 $\pm$ 5.2	111	95.9 $\pm$ 5.3	102	95.3 $\pm$ 5.0	78	98.5 $\pm$ 1.8	43	98.5 $\pm$ 2.1
5	27	70.0 $\pm$ 36.7	37	79.4 $\pm$ 13.2	103	98.1 $\pm$ 2.4	60	98.9 $\pm$ 2.2	58	100.0 $\pm$ 0.0	20	100.0 $\pm$ 0.0
6	23	65.4 $\pm$ 23.0	22	93.6 $\pm$ 9.0	100	100.0 $\pm$ 0.0	50	96.9 $\pm$ 2.5	35	93.3 $\pm$ 9.4	33	100.0 $\pm$ 0.0
7	1	96.3 $\pm$ 5.2	18	94.6 $\pm$ 9.4	54	97.5 $\pm$ 4.3	29	100.0 $\pm$ 0.0	9	100.0 $\pm$ 0.0	5	10.0 $\pm$ 0.0
8	9	95.8 $\pm$ 5.9	10	80.0 $\pm$ 20.0	19	86.7 $\pm$ 7.4	15	90.0 $\pm$ 10.0	1	100.0 $\pm$ 0.0	1	100.0 $\pm$ 0.0
9	2	100.0 $\pm$ 0.0	3	75.0 $\pm$ 25.0	4	0.0 $\pm$ 0.0	1	100.0 $\pm$ 0.0	0	—	2	100.0 $\pm$ 0.0
10	5	100.0 $\pm$ 0.0	0	—	1	0.0 $\pm$ 0.0	1	100.0 $\pm$ 0.0	0	—	—	—
11	—	—	1	100.0 $\pm$ 0.0	1	100.0 $\pm$ 0.0	1	100.0 $\pm$ 0.0	2	100.0 $\pm$ 0.0	—	—
12	—	—	—	—	1	100.0 $\pm$ 0.0	—	—	1	100.0 $\pm$ 0.0	—	—
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
rs	0.09 n.s.		0.29 n.s.		0.1 n.s.		0.18 n.s.		0.138 n.s.		0.19 n.s.	

A partir de los resultados obtenidos en este estudio se puede observar que no hay esperanza de que sobrevivan las semillas a cualquier distancia debajo de la copa del árbol progenitor. Los resultados de este estudio, apoyan el argumento propuesto por Janzen (1970) y Connell (1971), en el sentido de que el riesgo de muerte en la cercanía de la copa del árbol progenitor es cercano al 100 %. Algo parecido se encontró con Virola surinamensis (Myristicaceae) en Costa Rica (Howe et al., 1985); los insectos matan una gran cantidad de semillas cerca de los árboles en fructificación y sólo las semillas que fueron dispersadas fuera de la copa, a una distancia mayor de 20 m, tuvieron mayor oportunidad de sobrevivir. En Virola surinamensis ocurre una ventaja de la dispersión de semillas en tan solo pocos metros, sugiriendo que la dispersión de semillas implica un "escape" a los depredadores, ya que al ser depositada una semilla lejos de la copa del árbol progenitor es menos probable que insectos o roedores la encuentren (Howe & Vande Kerckove, 1980). Los propágulos de Virola surinamensis que son dispersadas tienen mayor probabilidad de sobrevivir y crecer al estado de plántulas y fases posteriores del ciclo de vida (Howe et al., 1985).

Debido a los resultados encontrados en este capítulo, se planteó, como extensión, un estudio experimental para investigar el destino de las semillas de Trichilia martiana que se depositan fuera y lejos de la copa del árbol progenitor.

**CAPITULO IV****EL DESTINO DE LOS PROPAGULOS LEJOS DEL ARBOL PROGENITOR**

## INTRODUCCION.

En varias especies de árboles tropicales, la dispersión de semillas incrementa la capacidad del establecimiento de plántulas (Howe & Smallwood, 1982; Howe & Schupp, 1985; Vandermeer, 1977; Fleming & Heithaus, 1981). Para muchas de estas especies los claros son un recurso crítico como sitio de establecimiento para plántulas (Denslow, 1980). Un claro es producido por la caída de ramas y árboles que forman huecos en el dosel, son internamente heterogéneos, por lo que se ven como un mecanismo determinante en la composición y estructura de las selvas (Brokaw, 1984). Por esto una ventaja de la dispersión es el incremento de la probabilidad de que una semilla pueda germinar y establecerse fuera de la copa del árbol progenitor (Augspurger, 1983; Augspurger & Kelly, 1984; Howe et al., 1985; Martínez & Alvarez-Buylla, 1986) en un sitio favorable (Harper, 1977).

El establecimiento de plántulas está determinado por el impacto de depredadores en las semillas; las condiciones de luz, humedad y temperatura; traumas físicos por caída de ramas; daños por movimientos del sustrato de enraizamiento; así como la habilidad intrínseca de la plántula por sobrevivir donde la semilla fue dispersada (Richards & Williamsom, 1977 ; Martínez, 1985).

Las semillas de Trichilia martiana, como se mostró en el capítulo anterior, tienen un alto riesgo de muerte bajo la copa del árbol progenitor. Aquí se plantea la hipótesis de que la dispersión confiere ventajas a la semilla de escapar a sus depredadores. Considerando esta hipótesis y dado que

apartemente la regeneración de T. martiana no depende de manera obligada de los claros del dosel (Martínez, 1985), es decir, puede establecerse en condiciones limitantes de luz en la selva madura o bajo altos niveles lumínicos de los claros. Con base en estas características, se realizó un estudio experimental, consistente en introducir semillas fuera de la copa del árbol progenitor, en tres condiciones contrastantes de la selva en donde las semillas podrían ser dispersadas, en función al hábito de frugívoros que visitan a Trichilia martiana: (cuadro 1.2): a) sombra (bosque maduro); b) borde de claro; c) claro (ver Brokow, 1982; Martínez, 1985).

#### MATERIALES Y METODOS.

Para realizar este estudio se necesitaron numerosas semillas de Trichilia martiana. En el suelo de la selva se encuentran en pequeñas cantidades, regurgitadas o sin arilo (semillas "maduras"). Se encuentran más fácilmente debajo de la copa del árbol progenitor, pero la mayoría de las semillas encontradas (> 95%) están depredadas in situ por insectos, o por roedores, o parasitadas. Por lo tanto, se decidió obtener las semillas directamente del árbol progenitor. Se realizó un experimento con el fin de observar si existen diferencias en la calidad de las semillas ya regurgitadas (semillas "maduras") y aquellas de frutos cerrados "inmaduras" en los árboles. Tal experimento fue necesario para asegurar que nuestros resultados no son afectados

por utilizar semillas "inmaduras", ya que fue imposible trabajar con semillas "maduras".

El experimento se realizó de la siguiente manera: Se colectaron del piso de la selva 100 semillas regurgitadas "maduras" que no tuvieran signos de ataque por patógenos y sin señales de estar depredadas. Para obtener las semillas "inmaduras" se colectaron frutos, a los que posteriormente se les removió la cápsula y el arilo. Las semillas colectas se sembraron de la siguiente manera: en cinco charolas de plástico se colocaron 20 semillas de cada tipo (colectadas del suelo y de los árboles), a las cuales se pusieron posteriormente en un vivero dentro de la selva. Las semillas se sembraron el día 12 de enero de 1985. Las semillas germinaron en menos de 20 días, obteniéndose los resultados que se muestran en el cuadro 4.1.

Se utilizó una prueba de "t", para comparar los promedios de germinación acumulada en la última fecha, no se encontraron diferencias significativas en la germinación entre ambos tipos, por lo que se concluye que el uso de semillas "inmaduras" no constituye una fuente de error en los experimentos que a continuación se detallan.

#### Diseño experimental.

Para este estudio se establecieron 150 sitios de observación permanente dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas; 50 sitios en la condición de sombra (selva madura), 50

Cuadro 4.1 Experimento piloto de germinación comparativo entre semillas "maduras" (M) e "inmaduras" (I). Los datos corresponden al número de semillas germinadas en diferentes fechas de registro.

Fecha Muestra	23-01-85		28-01-85		4-02-85		18-02-85		11-03-85		23-04-85	
	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I	M	I
1	20	19	20	19	20	19	20	16	20	16	20	16
2	17	17	17	19	15	19	14	19	14	19	12	15
3	18	19	17	20	17	20	14	20	13	19	13	19
4	18	20	20	20	20	20	20	20	20	20	19	17
5	19	20	20	20	19	19	19	17	18	16	18	16
media	18.4	19.0	18.8	19.6	18.2	19.4	17.4	18.4	17.0	18.0	16.4	16.6
d.s.	1.0	1.1	1.5	0.5	1.9	0.5	2.3	1.6	3.0	1.7	3.3	1.4

sitios en la condición borde de claro y 50 sitios en la condición de claro. Cada sitio consistió de un área de un metro cuadrado, en el cual se colocaba para cada registro, un cuadro portátil de un metro cuadrado reticulado en subcuadros de 20x20 cm, que siempre se colocaba en la misma posición y permitía por lo tanto, la relocalización de las semillas. En cada sitio se sembraron al azar 10 semillas de Trichilia martiana, dentro de los 25 subcuadros del metro cuadrado (se tomó como referencia la densidad de semillas a una distancia de 10 m de la copa del árbol progenitor sobre el suelo). Estas semillas se sembraron el día 24 de enero de 1985, se les siguió su destino durante dos meses, registrando las semillas que germinaron, las que permanecieron intactas, las deprimadas y las desaparecidas (removidas). A las plántulas establecidas ya no dependientes de las reservas maternales de la semilla, se les colocó una etiqueta numerada y cada hoja fué marcada con un anillo de plástico de color para poder ser observadas en el transcurso del tiempo. Las plántulas se siguieron a lo largo de nueve meses, a intervalos aproximadamente de un mes, registrándose la sobrevivencia y algunos parámetros de crecimiento que fueron los siguientes:

- altura, medida de la base del tallo hasta el ápice, hasta el centímetro más cercano.
- número de hojas por plántula (no se consideraron las hojas perdidas).

- área foliar por plántula ( $\text{cm}^2$ ); se estimó a partir de mediciones de largo y ancho de las hojas, utilizando una regresión lineal del largo por ancho vs. área foliar obtenida de un medidor electrónico de áreas fotométrico (Li-cor). La regresión obtenida fué lineal ( $r= 0.957$ ), altamente significativa ( $P<0.01$ ) y se describe por la siguiente ecuación:

$$\text{Area foliar} = 0.26 + (0.26)(\text{largo} \times \text{ancho})$$

- área foliar consumida ( $\text{cm}^2$ ); se dibujaron in situ las hojas que presentaron daño por herbívoros en la lámina foliar y se midió el daño a partir de estos dibujos con el medidor fotométrico de áreas (Li-cor).

#### RESULTADOS Y DISCUSION.

El destino de las semillas dispersadas.

En el cuadro 4.2, se muestra el destino de las semillas en distintas condiciones ambientales. Se observa que las semillas presentaron un patrón similar de comportamiento en las tres condiciones de "sitio de dispersión". Se observaron cinco destinos posibles: 1) germinar, 2) no germinar y permanecer intactas, 3) ser depredadas por roedores e insectos, 4) ser parasitadas por microorganismos y desaparecer (removidas). La

Cuadro 4.2 Destino de las semillas bajo las tres condiciones de dispersión experimental (%). Los destinos detectados fueron: I =semillas intactas, G =semillas germinadas, D = semillas depredadas, P = semillas con patógenos, DS = semillas desaparecidas (removidas). Los datos corresponden a tres fechas (t1-t3) de registro.

		DESTINO DE SEMILLAS EN %							
		t 0	t 1		t 2		t 3		
		24 ene.	4 feb.		19 feb.		12 marz.		
Selva	I 100%		G	52.2	G	38.6	G	25.6	
			I	0.0	I	0.0	I	0.0	
			D	0.6	D	0.0	D	0.0	
			P	0.6	P	0.0	P	0.0	
			DS	46.8	DS	61.4	DS	74.4	
Borde de claro	I 100%		G	28.4	G	18.6	G	12.6	
			I	0.0	I	0.0	I	0.0	
			D	0.4	D	0.0	D	0.0	
			P	1.8	P	0.0	P	0.0	
			DS	69.4	DS	82.4	DS	87.4	
Claro	I 100%		G	51.0	G	31.4	G	22.0	
			I	0.0	I	0.0	I	0.0	
			D	0.4	D	0.0	D	0.0	
			P	0.8	P	0.0	P	0.0	
			DS	46.8	DS	68.6	DS	78.0	

forma en que se sembraron las semillas, en sitios planos, permite asegurar con mucha confianza que no ocurrió desplazamiento (y desaparición) de semillas por arrastre ya fuera por agua o gravedad. Estos cinco destinos se presentaron en el primer registro. Los destinos principales fueron germinar (27-51 %) o desaparecer por remoción (47-69 %).

En el tiempo 2, sólo se presentaron dos destinos: las semillas que permanecieron germinadas y las que desaparecieron. Las semillas intactas no fueron ya detectadas en este registro, ya que todas germinaron o desaparecieron antes de diez días. A este tiempo, también las semillas depredadas y con patógenos ya no se detectaron, puesto que las semillas atacadas previamente se degradaron sin dejar rastros. En el tiempo 3 también se presentaron sólo dos categorías: germinadas y desaparecidas.

Se observa que en el borde del claro se encuentra una mayor proporción de semillas desaparecidas (69 %), de las cuales no se sabe su destino ( $X^2; P < 0.01$ ). Se podría especular que los sitios abiertos constituyen un sitio más propicio para la depredación de semillas. No obstante, aun dentro del claro existen sitios con diferente riesgo de muerte. Por ejemplo, la mayor remoción ocurrió en el borde del claro y no en el centro de este. Probablemente esto se debió, a que los claros son visitados por aves rapaces que depredan a roedores, aves frugívoras y aves granívoras (Aguirre, 1976), es por eso que hay mayor remoción en el borde del claro.

Aunque los roedores pueden ser considerados básicamente depredadores (Hally & Kelson, 1959), otras consecuencias de su

actividad alimenticia sobre las semillas pueden convertirlas en dispersores secundarios. Por ejemplo, las semillas pueden pasar por el tubo digestivo siendo evacuadas en las heces, o bien pueden ser movidas a otros sitios sin ser consumidas actuando como agentes dispersores (Smythe, 1970). En efecto, los roedores pueden realizar la dispersión secundaria de semillas por acarreo y almacenamiento de frutos y semillas, o por ingestión de frutos y semillas que más tarde son evacuadas intactas; la eficiencia de los roedores como dispersores de semillas depende de la cantidad de semillas ingeridas (Smythe, 1970; Dirzo & Domínguez, 1986).

El destino de las plántulas establecidas.

#### Sobrevivencia de plántulas.

Las curvas de sobrevivencia de las plántulas en los distintos tratamientos muestran tasas de mortalidad constantes (Figura 4.1). La mayor sobrevivencia ocurrió en el claro y la menor en la selva madura, mientras que en el borde del claro ocurrió una mortalidad intermedia ( $\chi^2$ ;  $P < 0.001$ ). Estos resultados sugieren, que los claros representan para T. martiana sitios a salvo en los terminos planteados por Harper (1977). Posiblemente la mayor disponibilidad de recursos (luz y nutrientes) de los claros, es un factor crítico para el establecimiento de nuevos individuos como se ha sugerido para otras especies arbóreas de selva alta perenifolia (Harsthor, 1978, 1980; Bazzas & Pickett, 1980; Brokaw, 1984; Martínez, 1985).

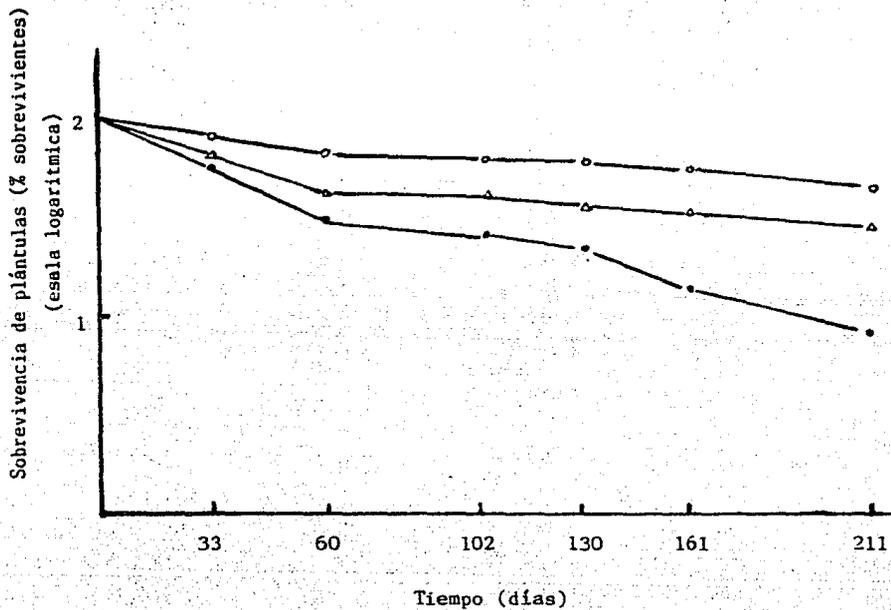


Figura 4.1 Sobrevivencia de plántulas log de Trichilia martiana en tres condiciones de dispersión experimental (o) claro, (Δ) borde de claro, (•) selva

Por otra parte, se ha demostrado que para algunas especies que en condiciones de escasez de luz la herbivoría afecta más la sobrevivencia de las plántulas que en condiciones de buena luminosidad (Dirzo, 1984; De Steven & Putz, 1984).

El patrón que se encontró en las plántulas de Trichilia martiana en distintas condiciones ambientales referente a la herbivoría foliar se presenta en el cuadro 4.3. Las plántulas en la condición de claro presentaron menor herbivoría que las de la selva madura (Prueba de G;  $P < 0.05$ ). Nótese que de los primeros registros al último, aumento el nivel de herbivoría, correspondiendo con la época de lluvia.

#### Crecimiento de plántulas.

Al comparar las curvas de crecimiento de las plántulas en altura en las tres diferentes condiciones ambientales (Figura 4.2), se observó que los valores más altos se presentaron en las plántulas creciendo en el claro, luego en las del borde de claro y por último en las de selva.

Las plántulas en condiciones de libre exposición crecieron más que las de sombra a todo lo largo del estudio, y no hubo mucha diferencia entre plántulas de claro y plántulas en la condición borde de claro. Se puede apreciar que los valores superiores siempre se presentaron en la condición de claro y los valores inferiores en la selva madura; el patrón de crecimiento en las tres condiciones es semejante. Al aplicar un análisis de varianza de una vía, usando los datos del último registro, se encontró que existen diferencias estadísticamente significativas

Cuadro 4.3 Herbivoría (área foliar consumida  $cm^2$ ) en plántulas de *T. martiana*, en tres condiciones ambientales a lo largo de ocho meses

SELVA							
Intervalo de clase	17-abril	20-mayo	21-junio	27-julio	26-agosto	16-oct.	15-dic.
0.00 - 10.01	85	45	12	7	5	2	2
10.02 - 20.02	1	4	8	4	6	5	3
20.03 - 30.04	1	2	2	3	2	1	1
30.05 - 40.05	2	2	6	3	4	1	
40.06 - 50.07			1	2	1	1	
50.08 - 60.08			1			1	
60.09 - 70.10				1		2	
70.11 - 80.12							
80.13 - 90.13					1		
X	4.05	7.28	16.33	25.08	25.65	30.69	15.73
d.e.	1.63	2.63	3.51	4.88	0.55	6.67	3.52

BORDE DE CLARO							
Intervalo de clase	17-abril	20-mayo	21-junio	27-julio	26-agosto	16-oct.	15-dic.
0.00 - 10.01	38	20	11	10	3	2	2
10.02 - 20.02	1	1	1	1	3	3	
20.03 - 30.04	1	2	3	3	3	3	3
30.05 - 40.05			2	2	1	2	3
40.06 - 50.07			1	1	1	1	3
50.08 - 60.08					1	1	
60.09 - 70.10		1	1	1			
70.11 - 80.12		1					
80.13 - 90.13					1		
X	1.22	10.13	16.46	17.44	25.62	25.42	28.29
d.e.	0.26	3.49	4.17	5.69	7.91	4.92	6.14

CLARO							
Intervalo de clase	17-abril	20-mayo	21-junio	27-julio	26-agosto	16-oct.	15-dic.
0.00 - 10.01	49	38	30	24	21	16	15
10.02 - 20.02	1	1	3	3	6	5	4
20.03 - 30.04			1	3	1	2	4
30.05 - 40.05		1	1	2		1	
40.06 - 50.07				1		3	3
50.08 - 60.08						1	1
60.09 - 70.10			1				
70.11 - 80.12			1	1			
80.13 - 90.13			1	1			
X	2.81	5.98	12.25	14.14	7.62	15.21	15.71
d.e.	0.96	1.45	4.81	4.66	2.63	6.5	7.22

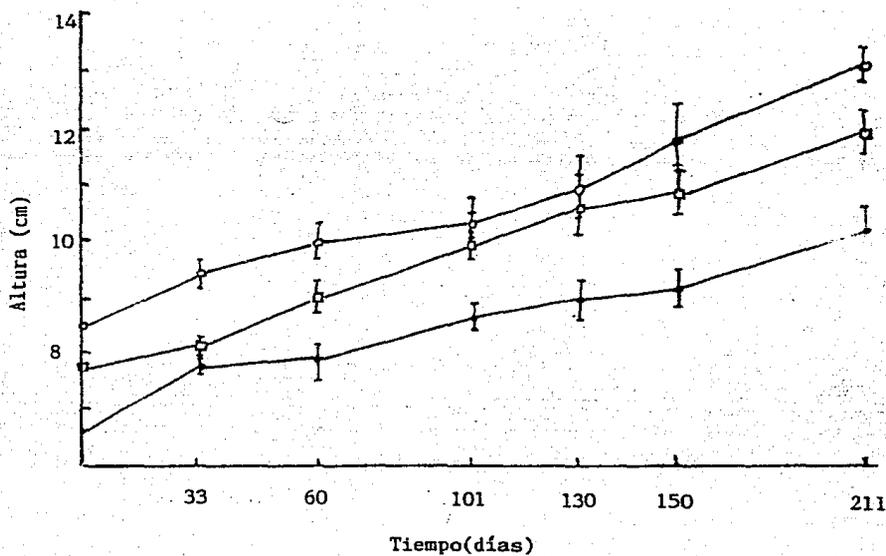


Figura 4.2 Crecimiento promedio en altura ( $\pm 2$  E.E.) en las tres condiciones de dispersión experimental: claro (°), Borde de claro (■), selva (\*).

entre las tres condiciones ( $P < 0.05$ ) (cuadro 4.4). Una prueba a posteriori, comparación de medias por Mínima Diferencia Significativa (Snedecor & Crokan, 1981) mostró que los tres tratamientos tuvieron efectos significativamente diferentes. Por lo tanto, el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas de esta especie se maximiza en los claros. Este patrón se ha detectado en la mayoría de las especies hasta ahora estudiadas (Harsthorn, 1972; Córdova, 1979). Por ejemplo, las plántulas de Dipteryx panamensis permanecieron suprimidas en condiciones de umbría durante distintos períodos. Sin embargo, se ha observado que las plántulas de dicha especie disparan su crecimiento en sitios abiertos, existiendo una correlación positiva entre la velocidad de crecimiento y la apertura del dosel (Clark & Clark, manuscrito en prensa: in Alvarez-Buylla, 1986). Zagorin (1982) encontró que para Omphalea cardiophylla (= O. oleifera) y Psychotria chiapensis en condiciones lumínicas limitantes, se reduce su adecuación al estar bajo presión competitiva y defoliación.

#### Area foliar.

El crecimiento de la plántula en términos de área foliar total por planta está determinado por el número de hojas y el área de cada hoja. El cambio a través del tiempo del área foliar, en las tres condiciones ambientales se muestra en la Figura 4.3. En la cual se observa un valor promedio considerablemente mayor en el caso de la condición de claro; esta superioridad se hace aún más evidente conforme pasa el tiempo. El patrón de incremento de área foliar es indistinguible para las

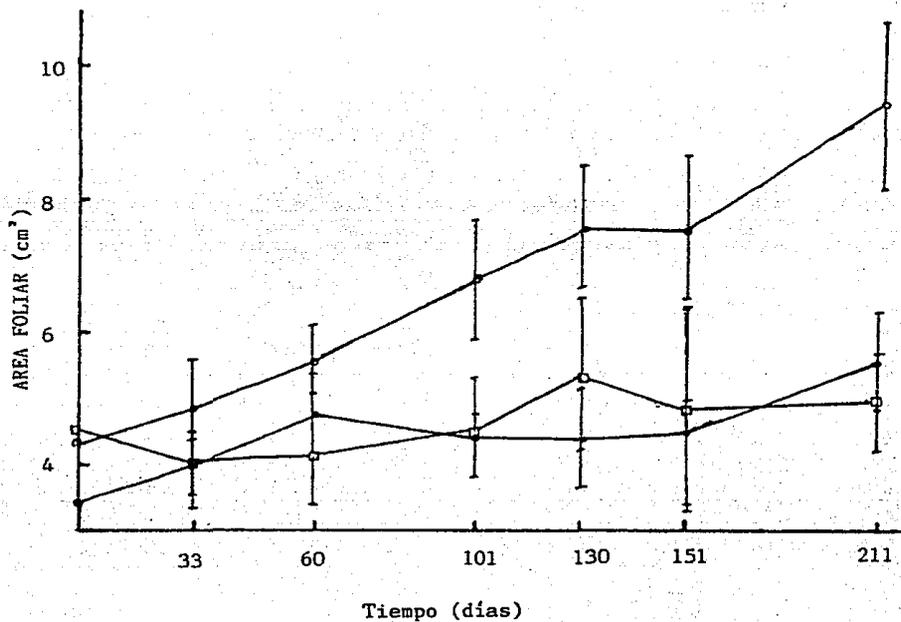


Figura 4.3 Crecimiento promedio en área foliar ( $\pm 2$  E. E.) en tres condiciones de dispersión experimental: claro (o), borde del claro (□), selva (•).

condiciones de borde de claro y de selva madura, el área foliar no cambió a través de tiempo. Al comparar estadísticamente los resultados para el registro final (cuadro 4.4). Se encontró una diferencia altamente significativa ( $P < 0.01$ ), debido al excesivo crecimiento en área foliar de las plántulas del claro.

Al comparar el número de hojas presentes para las plántulas en las tres condiciones (figura 4.4). Se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ), al aplicar un análisis de varianza de una vía, usando los datos del último registro (cuadro 4.4). Al realizar la prueba de mínima diferencia significativa, se nota que el desempeño más pobre ocurre en las plántulas de selva madura ( $P < 0.05$ ), mientras que y que aquellas de claro y borde de claro no difieren entre sí. Esto sugiere que en la selva la menor área foliar está en parte determinada por el reducido número de hojas por planta; por el pequeño tamaño de las hojas, o por ambas razones. Mientras que la pequeña área foliar de las plántulas del borde de claro debe estar fundamentalmente determinada por el pequeño tamaño de las hojas. La respuesta diferencial exhibida por las plántulas de las tres condiciones sugiere la necesidad de un estudio ecofisiológico en detalle.

Finalmente se estableció un "Índice Compuesto de Rendimiento de las plántulas", en el que se multiplicó el incremento en altura, el número de hojas y el área foliar. El comportamiento temporal de este índice se muestra en la Figura 4.5. Los patrones sugeridos al analizar las variables en forma independiente muestran ahora un claro gradiente de rendimiento de claro > borde de claro > selva madura, el cual corresponde al

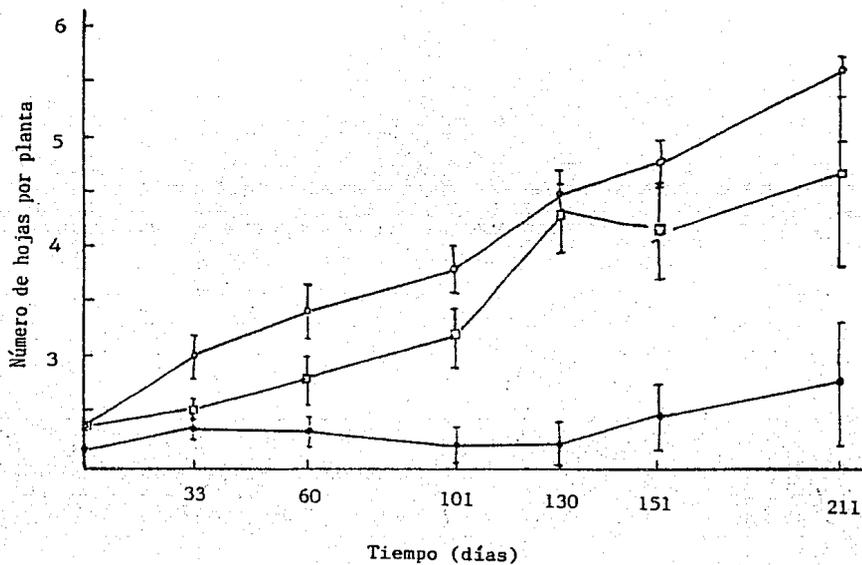


Figura 4.4 Número de hojas promedio ( $\pm 2$  E. E.) en plántulas de Trichilia martiana, en tres condiciones de dispersión experimental: claro (○), borde del claro (□), selva (●).

Quadro 4.4 Resumen de ANOVA para distintas variables en la última fecha de registro para plántulas de *I. martiana* en tres condiciones ambientales (claro, borde de claro y selva)

Fuente de variación	SC	GL	CM	F
ALTURA				
Tratamientos	11.57	2	5.79	4.68 *
Error	18.55	15	1.24	
Total	30.12	17		
Area foliar				
Tratamientos	12.24	2	6.12	7.15 **
Error	12.84	15	0.86	
Total	25.08	17		
Número de hojas				
Tratamientos	5.72	2	2.86	5.39 *
Error	7.96	15	0.53	
Total	13.68	17		
** P < 0.01 * P < 0.05				

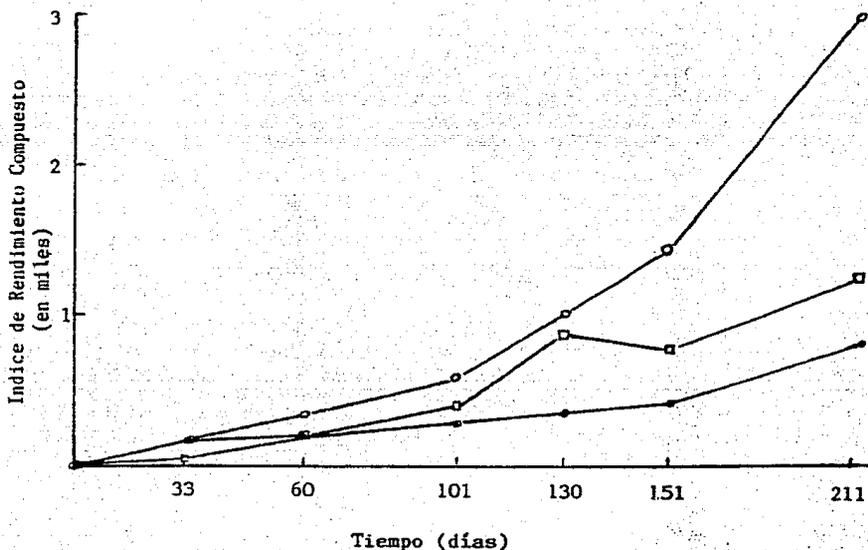


Figura 4.5 Índice compuesto de desempeño (Incremento de altura x número de hojas x área foliar) para plántulas de Trichilia martiana en tres condiciones de dispersión experimental: claro (O), borde de claro (□), selva (•).

mismo gradiente de luminosidad esperado en las tres condiciones investigadas. Estos resultados concuerdan con los estudios realizados en los trópicos que sugieren que los claros (alta disponibilidad de luz) aumentan la regeneración de especies reconocidas como tolerantes a la sombra (Fetcher et al., 1983).

Con respecto a la dispersión, los resultados de este experimento sugieren que en contraposición a lo observado con las semillas depositadas en la vecindad inmediata del árbol progenitor, la dispersión de Trichilia martiana lejos del árbol progenitor puede ser exitosa y que el éxito de propágulos varía dependiendo del sitio en que el dispersor deposita la semilla.

**CAPITULO V**  
**COMPORTAMIENTO DE PLANTULAS EN DIFERENTES CONDICIONES LUMINICAS**

## INTRODUCCION.

Uno de los factores que juega un papel importante en el proceso de regeneración y dinámica de las selvas es la luz (Harsthorn, 1978; Martínez, 1985). Las especies tropicales varían en sus requerimientos de luz, por lo que es posible destacar atributos de los ciclos de vida de los árboles, posiblemente evolucionados con los claros, que son importantes para conocer la sucesión cíclica de las selvas (Whitmore, 1983; Martínez, 1985). Se distinguen varios grupos de árboles, ecológicamente contrastan en cuanto a sus requerimientos de luz (Richards, 1952; Whitmore, 1975; Harsthorn, 1980) que son: especies tolerantes a la sombra, especies demandantes de luz y especies no tolerantes a la sombra. En una revisión más reciente sobre este tema Martínez (1985). Distingue tres grupos para definir los atributos de los ciclos de vida de especies arbóreas, que son las siguientes:

**Pioneras.** Únicamente pueden germinar y desarrollarse en claros (generalmente mayores de 100 m). Son especies de crecimiento rápido, reproducción temprana y períodos de vida corta (< 50 años).

**Nomadas.** Germinan en sombra o en claros, disparan su crecimiento y llegan a la madurez al abrirse el dosel (generalmente claros pequeños < 100 m). Especies del dosel superior, con crecimiento intermitente, reproducción tardía y períodos de vida larga (> 100 años).

**Tolerantes.** Germinan, se establecen y maduran en la sombra. que permanecen bajo el dosel durante la mayor parte del ciclo de

vida, de crecimiento lento, reproducción tardía y períodos de vida larga (> 100 años. Como es el caso de Trichilia martiana.

Se han hecho estudios al respecto. Algunos tratan de los requerimientos de luz de las semillas y plantas de especies tropicales (Augsburger, 1984; Fetcher et al, 1983; Howe et al., 1985), dando patrones generales, pero dan para especies individuales. Otras, abordan el estudio de la sobrevivencia de plantas y su crecimiento en claros o debajo del dosel, indicando que la mayoría de las plántulas se benefician en claros (Nicholson, 1960; Garwod, 1979; Augspurger, 1984; Brokaw, 1982). Harsthorn (1978) estimó que la mayoría de especies arbóreas de una selva alta de Centroamérica (>75 %) requieren, en alguna etapa de su vida, de los claros para perpetuarse en la comunidad. Bajo esta tónica, es de esperar que los agentes dispersores tengan alguna influencia en la ecología de algunas especies en particular, y de la comunidad en general. En el capítulo anterior se ilustraron las posibles consecuencias de la dispersión (experimentalmente) a sitios de luminosidad contrastante. En el presente capítulo se explora, como extensión del anterior, la heterogeneidad temporal a que están sujetas las semillas dispersadas en el mosaico de heterogeneidad espacial de la selva de los Tuxtlas. En esencia, el estudio consiste en una serie de trasplantes de plántulas germinadas y establecidas experimentalmente en cierta condición (luz/sombra) a otro ambiente contrastante, después de un período de exposición a un ambiente previo. Por ejemplo, si una semilla es dispersada a un claro pequeño, y después de un tiempo se cierra el claro, cabría

la pregunta ¿ Cuáles son las consecuencias, en términos del rendimiento de las plántulas de una especie que, como ésta, es tolerante a la sombra ?.

En la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Trichilia martiana se encuentra en el bosque maduro (debajo del dosel) aunque se encontraron algunos árboles en claro. Los árboles de esta especie presentan frutos que poseen de una a cinco semillas. Se encontró, que existen diferencias en el peso de los frutos (mg) dependiendo del número de semillas. Para frutos con una semilla ( $175 \pm 28$ ), con dos semillas ( $335 \pm 46$ ), con tres semillas ( $487 \pm 62$ ), y con cuatro semillas ( $633 \pm 89$ ). Con base en esto se realizó un experimento para observar si existen diferencias en la germinación y establecimiento de semillas de árboles de claro y selva, trasplantados a distintas condiciones. Los árboles de claro producen frutos con mayor número de semillas que aquellos de selva madura.

#### MATERIALES Y METODOS.

Para realizar este estudio se colectaron frutos de árboles en claro y en selva, a estos frutos se les removió la cápsula y el arilo, separando las semillas en cuatro categorías, según el número de semillas por fruto (1,2,3 y 4 semillas por fruto).

Se usaron 200 semillas viables para cada categoría y para cada origen (sol=claro, sombra=selva maduro). Se sembraron diez semillas por charola y/o por bolsa, las cuales fueron introducidas a un vivero dentro de la selva. La siembra se

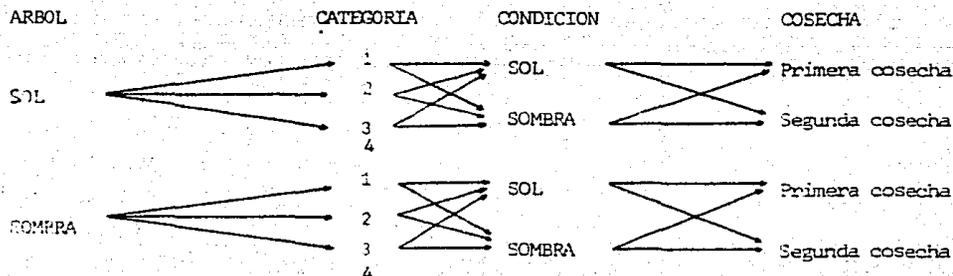
realizó el 20 de enero de 1985. La sobrevivencia de éstas, se observó durante tres meses. Posteriormente las que llegaron al estadio de plántulas, fueron trapiantadas a bolsas de plástico (una plántula por bolsa). A la mitad de las semillas de cada categoría con origen en claro se puso en un vivero dentro de la selva y la otra mitad se introdujo a un en claro. Lo mismo se realizó con las plántulas con origen en selva (Figura 5.1). Estas plántulas se siguieron a lo largo de ocho meses, durante los cuales se registró la sobrevivencia y el crecimiento. Se tomaron en cuenta los siguientes parámetros de crecimiento: altura, número de hojas y área foliar por planta. La mitad de las plántulas sobrevivientes se cosecharon en junio y el resto en diciembre. A las plantas cosechadas se les tomó los pesos frescos y secos de tallo, hojas y raíz para cada plántula.

Las plántulas de la categoría 4 no fueron cosechadas, puesto que la mayoría murió, independientemente de su origen (sol o sombra).

## RESULTADOS Y DISCUSION.

### Semillas.

Las semillas de árboles de claro presentaron el mismo comportamiento a lo largo de los tres meses de registro. No se detectaron diferencias significativas, en el último registro, para las cuatro categorías (Prueba de  $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ). Lo mismo se encontró en las semillas que provenían de árboles en la selva



**Figura 5.1** Esquema del estudio que se realizó para investigar el desempeño de las plántulas de diferentes orígenes en diferentes condiciones. Las semillas de árboles creciendo en claro, se separaron por categorías, a las cuales se trasplantaron en selva y en claro. Finalmente muestras de cada condición de trasplante se cosecharon a dos fechas diferentes.

(cuadro 5.1). También se hizo una comparación de la sobrevivencia de semillas con origen en claro y con origen en selva. Para ello se aplicó una prueba de  $\chi^2$ . Sin embargo no se encontraron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ).

Se compararon las pendientes de las curvas de sobrevivencia de semillas (Zar, 1984) y se encontró que no existen diferencias estadísticas en el comportamiento de las curvas de semillas con origen en selva y semillas con origen en claro ( $F < 0.05$ ).

#### Plántulas.

##### Crecimiento en altura.

La Figura 5.2 muestra la comparación de las curvas de crecimiento en los tratamientos de sol y sombra con origen en selva. En ella se observa que los valores más altos corresponden al tratamiento de las plántulas en claro. Se encontraron diferencias significativas al comparar el crecimiento de las plántulas de selva transferidas a claro, al realizar una prueba de  $t$  ( $P < 0.05$ ).

Entre las plántulas de las tres categorías de número de semillas por fruto, con origen en selva que se establecieron en claro no hubo diferencia significativa al realizar una prueba de  $\chi^2$  ( $P < 0.05$ ). Lo mismo se encontró para plántulas de selva que se establecieron en selva, independientemente de la categoría a la que pertenecían. Lo mismo se observa para las plántulas provenientes de sol que permanecieron en sol y las plántulas transferidas a sombra (Figura 5.3).

Cuadro 5.1. Sobrevivencia de semillas de distintas categorías de árboles de selva y de claro

Arboles de selva

5-febrero

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	9.05	9.80	9.70	8.10
D.E.	1.02	0.40	0.64	1.86
C.V.	11.03	4.08	6.67	23.06
E.S.	0.08	0.03	0.05	0.14
n.	182.00	195.00	195.00	162.00

13-febrero

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	6.05	6.90	6.35	5.10
D.E.	2.57	2.50	2.00	2.77
C.V.	42.61	36.34	31.61	54.37
E.S.	0.23	0.21	0.18	0.27
n.	127.00	138.00	127.00	106.00

11-marzo

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	5.30	6.00	5.45	4.00
D.E.	2.05	2.68	1.93	2.55
C.V.	38.71	44.70	35.54	64.22
E.S.	0.20	0.25	0.18	0.29
n.	106.00	118.00	109.00	80.00

22-abril

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	3.60	3.70	3.50	1.00
D.E.	2.24	3.30	2.72	1.54
C.V.	62.36	89.13	77.98	154.00
E.S.	0.26	0.38	0.33	0.34
n.	72.00	74.00	70.00	20.00

## Continuacion

## Arboles de claro

5-febrero

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	8.25	8.95	9.35	9.25
D.E.	2.32	2.17	0.79	1.08
C.V.	28.13	24.34	8.47	11.78
E.S.	0.17	0.16	0.06	0.08
n.	185.00	179.00	187.00	185.00

18-febrero

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	6.58	6.28	7.90	7.00
D.E.	22.83	3.46	1.84	2.46
C.V.	4.36	55.39	23.30	35.28
E.S.	0.24	0.31	0.15	0.21
n.	137.00	125.00	158.00	141.00

11-marzo

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	5.25	5.70	6.65	5.75
D.E.	2.64	2.93	2.10	2.60
C.V.	50.35	51.47	31.64	45.30
E.S.	0.26	0.27	0.18	0.24
n.	105.00	114.00	133.00	115.00

22-abril

	cat. 1	cat. 2	cat. 3	cat. 4
Media	3.00	4.20	4.70	3.95
D.E.	2.62	2.99	2.79	2.74
C.V.	87.55	71.26	59.46	69.55
E.S.	0.34	0.33	0.29	0.31
n.	60.00	84.00	94.00	79.00

Figura 5.2 Incremento en altura de plántulas de Trichilia  
martiana con origen en selva y creciendo en distintas  
condiciones:

- (•) plántulas con una semilla por fruto en condición  
claro
- (◦) plántulas con dos semillas por fruto en condición  
claro
- (◻) plántulas con tres semillas por fruto en  
condición claro
- (×) plántulas con una semilla por fruto en la  
condición selva
- (∇) plántulas con dos semillas por fruto en la  
condición selva
- (△) plántulas con tres semillas por fruto en la  
condición selva

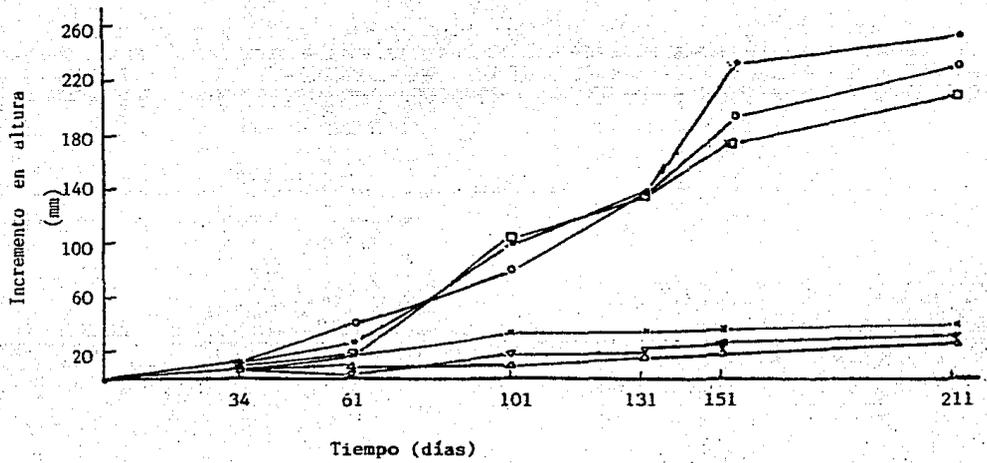
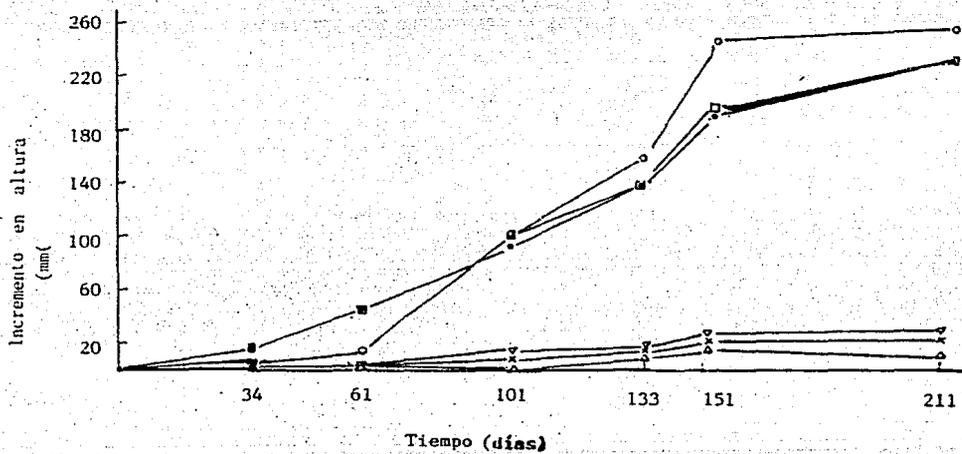


Figura 5.3 Incremento en altura de plántulas de Trichilia  
martiana, con origen en claro y creciendo en distintas  
condiciones:

- (•) plántulas con una semilla por fruto en la  
condición claro
- (◦) plántulas con dos semillas por fruto en la  
condición claro
- (◻) plántulas con tres semillas por fruto en la  
condición claro
- (<) plántulas con una semilla por fruto en la  
condición selva
- (∇) plántulas con dos semillas por fruto en la  
condición selva
- (Δ) plántulas con tres semillas por fruto en la  
condición selva



#### Número de hojas.

El crecimiento analizado como el número de hojas acumulado por individuo en los tratamientos de sol y sombra para las plántulas con distinto origen, se muestra en las Figuras 5.4 y 5.5. Las plántulas con origen en selva o claro transplantadas al claro, presentaron significativamente un mayor número de hojas que las que se crecieron bajo sombra. Las plántulas, de ambos orígenes, no difirieron estadísticamente entre sí ( $P > 0.05$ ), en relación a las categorías del número de semillas por fruto ( $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ).

Estos resultados, indican que el vigor de las plántulas depende básicamente de las condiciones limitantes y no del origen de la semilla, ni de la cantidad de reservas maternas dispuestas en las semillas. Las plántulas provenientes frutos con de una semilla, tienen un mismo rendimiento que aquellas provenientes de frutos con dos o tres semillas.

#### Área foliar.

Las plántulas con origen en claro bajo distintos tratamientos se muestran en la Figura 5.6, en la cual se observa que el incremento en área foliar es mayor para las plántulas transplantadas a sol que las plántulas transplantadas a la sombra con una diferencia significativa (Prueba de  $t$ ;  $P < 0.05$ ). No se encontraron diferencias entre las diferentes categorías de semillas por fruto para las plántulas de cada tratamiento (prueba de  $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ).

En el caso de plántulas con origen en selva (Figura 5.7)

Figura 5.4 Incremento del número de hojas para plántulas de Trichilia martiana con origen en claro y creciendo en distintas condiciones:

- (●) plántulas con una semilla por fruto en la condición claro
- (○) plántulas con dos semillas por fruto en la condición claro
- (□) plántulas con tres semillas por fruto en la condición claro
- (×) plántulas con una semilla por fruto en la condición selva
- (▽) plántulas con dos semillas por fruto en la condición selva
- (△) plántulas con tres semillas por fruto en la condición selva

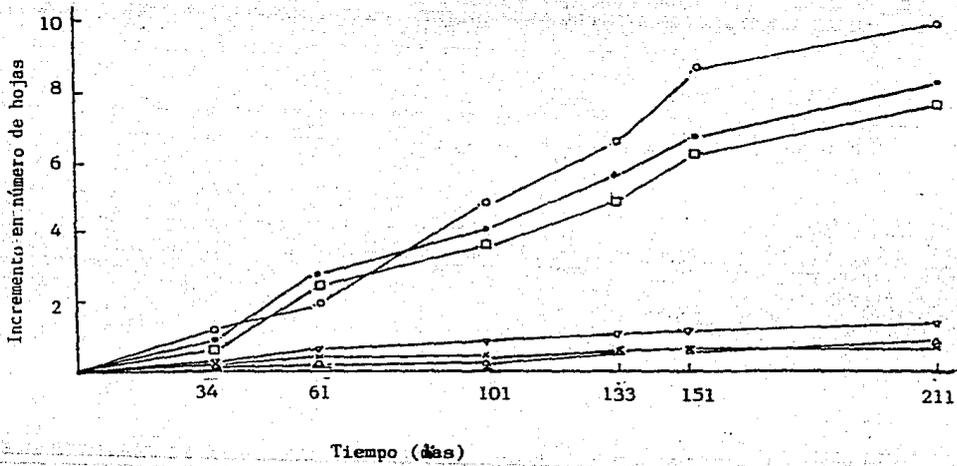
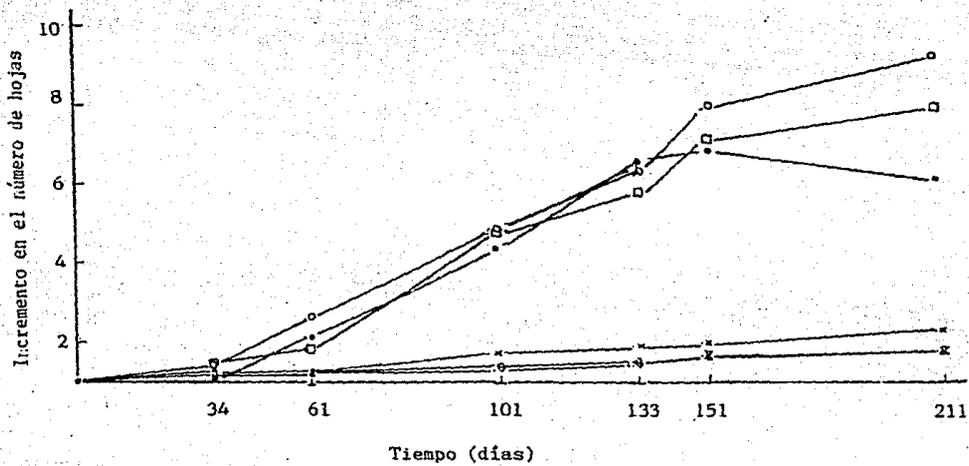


Figura 5.5 Incremento del número de hojas para plántulas de Trichilia martiana con origen en selva y creciendo en distintas condiciones:

- (•) plántulas con una semilla por fruto en la condición claro
- (◦) plántulas con dos semillas por fruto en la condición claro
- (◻) plántulas con tres semillas por fruto en la condición claro
- (×) plántulas con una semilla por fruto en la condición selva
- (▽) plántulas con dos semillas por fruto en la condición selva
- (△) plántulas con tres semillas por fruto en la condición selva



trasplantadas a claro y selva se encuentran diferencias significativas a  $P < 0.10$ . Con respecto al origen de las plántulas en función del número de semillas por fruto, no se encontraron diferencias significativas entre aquellas de selva transplantadas a selva ( $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ), pero sí en aquellas transplantadas a sol ( $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ).

Los resultados de este estudio indican que el origen de las semillas (sol o sombra) no tiene un efecto detectable sobre el desempeño de las plántulas. El factor crítico es el lugar a donde éstas han sido dispersadas. Los claros son un recurso crítico como sitio de establecimiento para plántulas de T. martiana.

Por lo tanto, parecería que una ventaja de la dispersión es el incremento de la probabilidad de que una semilla pueda encontrar un sitio "no hostil" donde puede establecerse como plántula (Augspurger, 1984; Augspurger & Kelly, 1984; Howe et al, 1985). Un sitio "no hostil" correspondería a claro en el dosel. Una semilla de Trichilia martiana que no se disperse, parecería estar destinada a morir.

#### Análisis de biomasa.

En el cuadro 5.2 se puede observar el total del peso seco promedio de las plántulas en los tratamientos en sol y bajo sombra. En la primera cosecha se observan diferencias entre las plántulas de la condición sol y las plántulas en la condición sombra; las plantas que se desarrollaron en sol fueron significativamente más pesadas que las de sombra ( $\chi^2$ ;  $P < 0.05$ ). Similarmente, en la segunda cosecha se muestra que las plántulas

Figura 5.6 Incremento del área foliar para plántulas de Trichilia martiana con origen en selva y creciendo en distintas condiciones:

- (•) plántulas con una semilla por fruto en la condición claro
- (○) plántulas con dos semillas por fruto en la condición claro
- (◻) plántulas con tres semillas por fruto en la condición claro
- (×) plántulas con una semilla por fruto en la condición selva
- (▽) plántulas con dos semillas por fruto en la condición selva
- (△) plántulas con tres semillas por fruto en la condición selva

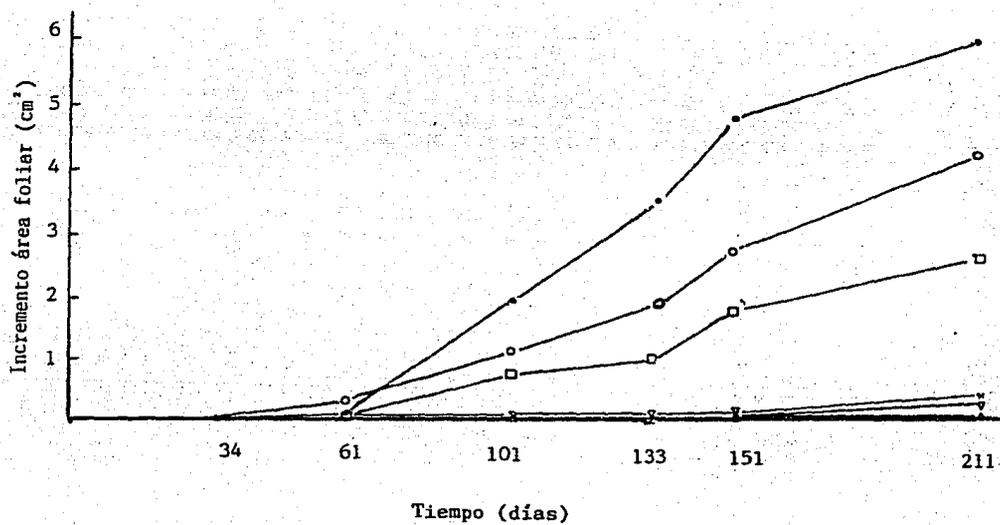
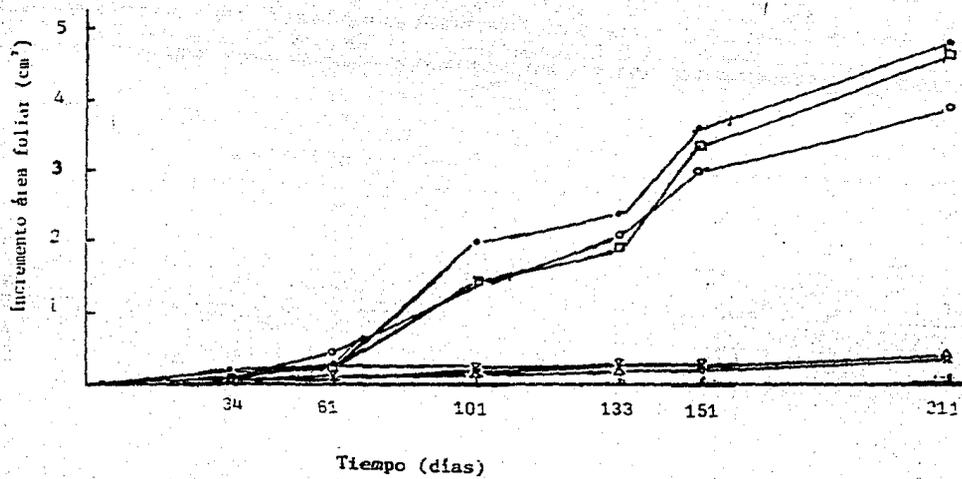


Figura 5.7 Incremento del área foliar para plántulas de Trichilia martiana con origen en claro y creciendo en distintas condiciones:

- (•) plántulas con una semilla por fruto en la condición claro
- (◦) plántulas con dos semillas por fruto en la condición claro
- (◻) plántulas con tres semillas por fruto en la condición claro
- (×) plántulas con una semilla por fruto en la condición selva
- (▽) plántulas con dos semillas por fruto en la condición selva
- (△) plántulas con tres semillas por fruto en la condición selva



Cuadro 5.1 Peso seco total (PST) de la primera y segunda cosecha de *T. martiana* con distinto origen, en distintas condiciones ambientales.

PRIMERA COSECHA		SEGUNDA COSECHA	
	PST		PST
<hr/>			
Condición Claro-Claro		Condición Claro-Claro	
1 semilla por fruto		1 semilla por fruto	
media	0.37	media	3.71
d.e.	0.18	d.e.	1.46
c.v.	48.51	c.v.	39.35
e.s.	0.06	e.s.	0.52
<hr/>			
Condición Claro-Claro		Condición Claro-Claro	
2 semillas por fruto		2 semillas por fruto	
media	0.55	media	3.50
d.e.	0.18	d.e.	1.44
c.v.	32.39	c.v.	41.14
e.s.	0.06	e.s.	0.48
<hr/>			
		Condición Claro-Claro	
		3 semillas por fruto	
		media	2.94
		d.e.	1.34
		c.v.	45.76
		e.s.	0.60
<hr/>			
Condición Claro-Selva		Condición Claro-Selva	
1 semilla por fruto		1 semilla por fruto	
media	0.10	media	0.09
d.e.	0.03	d.e.	0.02
c.v.	26.35	c.v.	22.22
e.s.	0.00	e.s.	0.01
<hr/>			
Condición Claro-Selva		Condición Claro-Selva	
2 semillas por fruto		2 semillas por fruto	
media	0.09	media	0.08
d.e.	0.00	d.e.	0.02
c.v.	0.23	c.v.	25.00
e.s.	0.00	e.s.	0.01
<hr/>			

Continúa....

## Continuación

PRIMERA COSECHA		SEGUNDA COSECHA	
	PST		PST
Condición Claro-Selva 3 semillas por fruto media	0.09	Condición Claro-Selva 3 semillas por fruto media	0.10
d.e.	0.02	d.e.	0.03
c.v.	22.97	c.v.	30.00
e.s.	0.01	e.s.	0.01
Condición Selva-Selva 1 semilla por fruto media	0.10	Condición Selva-Selva 1 semilla por fruto media	0.24
d.e.	0.01	d.e.	0.17
c.v.	0.10	c.v.	73.50
e.s.	0.00	e.s.	0.05
Condición Selva-Selva 2 semillas por fruto media	0.10	Condición Selva-Selva 2 semillas por fruto media	0.14
d.e.	0.02	d.e.	0.02
c.v.	17.42	c.v.	17.14
e.s.	0.01	e.s.	0.01
Condición Selva-Selva 3 semillas por fruto media	0.11	Condición Selva-Selva 3 semillas por fruto media	0.09
d.e.	0.01	d.e.	0.03
c.v.	12.65	c.v.	33.33
e.s.	0.01	e.s.	0.02
		Condición Selva-Claro 1 semilla por fruto media	2.72
		d.e.	1.45
		c.v.	53.33
		e.s.	0.59
Condición Selva-Claro 2 semillas por fruto media	0.29	Condición Selva-Claro 2 semillas por fruto media	5.79
d.e.	0.16	d.e.	0.71
c.v.	56.26	c.v.	12.26
e.s.	0.07	e.s.	0.36
Condición Selva-Claro 3 semillas por fruto media	0.57	Condición Selva-Claro 3 semillas por fruto media	3.18
d.e.	0.31	d.e.	0.83
c.v.	55.07	c.v.	25.78

en la condición de sol, independientemente del origen, tuvieron una mayor producción de peso seco en comparación con los de la sombra.

Con estos resultados se encontró que las plántulas de Trichilia martiana expuestas a la luz acumulan una mayor cantidad de biomasa total en todas las categorías, lo que indica de nuevo la gran ventaja adquirida por éstas.

Dado que las diferentes estructuras de la plántula se pesaron por separado, se pueden ofrecer, los siguientes comentarios. Parece ser que durante el desarrollo del experimento, las plántulas en claro dirigieron altas cantidades de fotosintatos a todas sus estructura, debido a que las hojas, el tallo con ramas y la raíz muestran valores superiores a los de la sombra.

El mayor porcentaje de acumulación de biomasa se encontró en las estructuras foliares, esto en las dos condiciones experimentales. En las plántulas colocadas bajo el sol, se registró mayor porcentaje de acumulación en el tallo con ramas y estructuras foliares, mientras que en los de exposición a la sombra, el mayor porcentaje correspondió a las estructuras foliares y a la raíz.

Por lo tanto, podemos concluir que la dispersión de semillas de Trichilia martiana hacia los claros implica una mayor probabilidad de sobrevivir con respecto a aquellas que caen debajo del dosel cerrado, por lo que se ve la importancia de los claros en la regeneración de las especies y la importancia potencial de los dispersores. Así, por el hecho de ser una

especie tolerante a la sombra, es capaz de formar plántulas cuando está bajo el dosel. Las cuales crecen lentamente y esperan la formación de un claro para crecer rápidamente, ya que en la sombra las plántulas de Trichilia martiana crecen lentamente y presentan alta mortalidad al contrario de las que se encuentran en claro. Esto mismo fue encontrado por Garwood (1979) en un estudio realizado en Barro Colorado, las plántulas que ella estudió emergieron más rápido en los claros que en la selva madura.

## CONSIDERACIONES FINALES.

Se ha reconocido ampliamente que los bosques húmedos tropicales representan una de las expresiones más exuberantes de vida en este planeta. La abundancia y diversidad de polinizadores, frugívoros y herbívoros (tanto invertebrados como vertebrados) es evidencia de la riqueza de interacciones bióticas operando en estos sistemas.

En el presente trabajo, se ha abordado tan solo una de tales interacciones, la dispersión de semillas, evaluando para una especie arbórea sus consecuencias en el establecimiento de nuevas plántulas de Trichilia martiana.

Con los resultados obtenidos en este estudio, se puede aseverar que las semillas de T. martiana que caen debajo de la copa del árbol progenitor no tienen oportunidad de sobrevivir y establecerse. Las semillas que son dispersadas lejos de la planta materna tienen probabilidad diferente de establecerse en función del hábitat en el que crecen.

Se concluye que la dispersión de semillas es un proceso importante en el ciclo de vida de esta especie. Tal parece que involucran dos tipos de ventajas que interactúan entre sí, como resultado del movimiento de sus semillas (Howe y Smallwood, 1982): i) escape a depredadores (hipótesis de Janzen (1970)) y ii) colonización de hábitats favorables (hipótesis de Howe y Smallwood (1982))

Se concluye también que la probabilidad de transición de semilla a plántula es muy baja, siendo la depredación de semillas la causa principal de la mortalidad.

Considero que estudios demográficos de largo plazo, que abarquen el ciclo de vida completo de una especie de árbol tropical, podrían ponderar el impacto regulatorio de los fenómenos estudiados en la dinámica de toda la población.

## BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Buylla, M. A. 1986. Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol (Moraceae) en la Selva de los Tuxtlas, Mexico. Tesis de Maestría. Fac. de Ciencias. UNAM, México.
- Aguirre, L. G. 1976. El papel de algunas aves en la dinámica que se establece entre las zonas abiertas al cultivo y a la ganadería y la selva alta perennifolia en Balzapote, Veracruz. Tesis profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Augsburger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, Platypodium elegans, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. J. of Ecol. 71: 759-772.
- Augsburger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology 65: 1705-12.
- Augsburger, C. K. and C. K. Kelly. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions. Oecologia 61: 211-217.
- Bazzac, F. A., and S. T. A. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession; a comparative review. Ann. Rev. Ecol. Syst 11: 287-310.

- Beattie, A. J. and D. C. Culver. 1982. Inhumation: how ants and other invertebrates help seeds. *Nature* 297: 627.
- Brokaw, N. V. L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11: 158-160.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gaps phase regeneration in a tropical forest. *Ecol.* 66: 682-687.
- Brown, J. H., D. W. Davidson and O. J. Reichman. 1979. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. *Am. Zool.* 19: 1129-1143.
- Burrows, F. M. 1975. Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytol.* 75:405-418.
- Carabias, J. 1979. Análisis de la vegetación de la Selva Alta Perennifolia y comunidades derivadas de esta en una Zona Cálido-Húmeda de México, Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Clark, A. D. and B. D. Clark. 1984. Spacing Dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell Model. *Am. Nat.* 124(6) 769-788.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. Pages 298-312 in P.J. Den Boer and G. Gradwell, editors. Dynamics of populations. PUDOC, Wageningen, The Netherlands.

- Córdova, C. B. 1979. Efectos de la densidad, distancia del árbol progenitor y la depredación en el crecimiento y sobrevivencia de plántulas de Nectandra ambigens (Blake). Tesis profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En : Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Volumen II. A. Gómez Pompa; y S. del Amo (eds.). Edit. Alhambra Mexicana, México, D. F.
- Davison, D. W. and S. R. Morton. 1984. Dispersal adaptations of some Acacia species in the Australian arid zone. *Ecology* 65: 1038-1051.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12 (2) Supplement: 47-55.
- de la Cruz M. y R. Dirzo. A survey of the standing levels of herbivory on seedlings from a Mexican Rain Forest. *Biotropica*. ( En prensa).
- De Stevens, D. and F. E. Putz. 1984. Impact of mammals on early recruitment of a tropical canopy tree, Dipteryx panamensis, in Panamá. *Oikos* 43: 207-216.
- Dirzo, R. Estudios sobre interacciones planta-herbívoro en "Los Tuxtles", Veracruz. In press.

- Dirzo, R. 1984. Insect-plant interactions: some ecophysiological consequences of herbivory. In Medina H. A. Mooney & C. Vázquez-Yanes (eds.). Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Dr. W. Junk Pub., The Hague.
- Dirzo, R. and C. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. In estrada and Fleming (eds.). Dr. Junk Publishers.
- Fenner, M. 1985. Seed Ecology. Chapman and Hall. New York.
- Fetcher N., B.R. Strain and S. F. Oberbauer. 1983. Effects of light regime of the growth, leaf morphology, and water relations of seedling of two species of tropical trees. *Oecologia* 58: 314-319.
- Fleming, T. H. and Heithaus, E. R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica* 13 (supplement): 45-53.
- Flores, J. S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro el Vigía de la estación de Biología Tropical Los Tuxtles, Veracruz. Tesis profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Garwood, N. C. 1979. Seedling germination in a seasonal tropical forest. Ph. D. Dissertation. University of Chicago. Chicago Illinois.
- Gómez-Pompa, A. 1978. La vegetación de Veracruz. CECSA, México.

- Grime, J. P. and D. W. Jeffrey. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* 53: 621-642.
- Guevara, S. y A. Gómez-Pompa. 1976. Determinación del contenido de semillas en muestras de suelo superficial de una selva tropical de Veracruz, México. In: Gómez-Pompa, A. et., al. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. CECSA, CNEA, INIREB, México, D.F.
- Hall, E. R. and K. R. Kelson. 1959. The mammals of North America. Vols. I and II. The Ronald Press Company. New York.
- Harstshorn, G. S. 1972. Ecological life history and population dynamics of Pentaclethra macroloba a tropical wet forest dominant and Stryphodendron excelsum, an occasional associate. Ph. D. Dissertation, University of Washinton, Seattle.
- Harsthorn, G. S. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics. Pages 617-638 in P. B. Tomlinson and M. H. Zimmerman, editors. Tropical trees as living systems. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts, USA
- Harsthorn, G. S. 1980. Neotropical Forest dynamics. *Biotropica* 12 (suppl.): 23-30.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, New York, New York, USA.

- Heithaus, E. R. 1981. Seed predation by rodents on three ant-dispersed plants. *Ecology* 62: 136-153.
- Heithaus, E. R., E. Stashko and R. K. Anderson. 1982. Cumulative effects of plant-animal interactions on seed production by Bauhinia unguolata, a neotropical legume. *Ecol.* 63(5): 1294-1302.
- Herrera, C. M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones?. *American Naturalist* 118: 896-907.
- Herrera, C. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersal. *Ecol.* 63: 773-785.
- Howe, H. F., and G. F. Estabrook. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. *American Naturalist* 111: 817-832.
- Howe, H. F., and W. Richter. 1982. Effects of seed size on seedling size in Virola surinamensis: a within and between tree analysis. *Oecologia* (Berlin) 53: 347-351.
- Howe, H. F. ; E. W. Shupp 1985 and L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). *Ecology* 66: 781-791.
- Howe, H. F., and J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.

- Howe, H. F. and G. A. Vande Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical trees. *Ecol.* 60: 180-189.
- Howe, H. F. and G. A. Vande Kerckhove. 1980. Nutmeg dispersal by tropical birds. *Science* 210: 925-927.
- Howe, H. F., E. W. Schupp and L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66(3): 781-791.
- Hubell, S. P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. *Oikos* 35: 214-229.
- Ibarra-Manriquez, G. 1985. Estudios priliminares sobre la Flora Leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis profesional (Biología) Fac Ciencias, UNAM, México.
- Janzen, D. H. 1969. Seed-eaters versus seed size, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *American Naturalist* 104: 501-528.
- Janzen, D. H. 1971. Seed predation by animals. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 465-492.
- Janzen, D. H. 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology* 63: 1887-1900.

- Keeley, J. E. 1977. Seed production, seed population in soil and seedling production after fire for two congenere pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecol.* 58: 820-829.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En Gómez-Pompa, A. et al., (eds.). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sincológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional (Biología) Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. et al., (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M. and E. Alvarez-Bullía. 1986. Seed dispersal gap dynamics and tree recruitment: the case of Cecropia obtusifolia at los Tuxtlas, México. In: Estrada and Fleming (eds). Frugivores and seed dispersal. Dr. Junk Publishers.

- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. In: LD Gilbert, P Raven (eds), Coevolution of Animals and Plants. University of Texas Press. Austin.
- Miranda, F. y E. Hernandez-X. 1963. Los tipos de Vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México. 28: 29-178.
- Nicholson, A. J. 1960. Dynamics of insect population. A. Rev. Ent. 3:107-136.
- Ng, F. S. P. 1978. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: Tropical trees as living systems. Tomlinson, P. B. y Zimmermann, M. H. (eds.). Cambridge University Press. London.
- O'Dowd, D. J. and M. E. Hay. 1980. Mutualism between harvester ants and a desert ephemeral, seed escape from rodents. Ecol. 61:531-540.
- Pennington, T. and D. H. Taylor. 1981. Flora Neotropica, monograph # 28.
- Piñero, D. J., J. Sarukhán and Alberdi. 1981. The cost of reproduction in a tropical palm. J. of Ecology 70: 473-482.
- Rabonowitz, D. and J. K. Rapp. 1981. Dispersal abilities of seven sparse and common grasses from a Missouri prairie. Am. J. Bot. 68: 616-624.
- Reichman, O. J. 1979. Desert granivore foraging and its impact on seed densities and distributions. Ecol. 60: 1085-1092.

- Richars, P. W. 1952. The tropical rain forest. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Richards, P. and G. B. Williamson. 1977. Treefalls and patterns of understory species in a wet tropical forest. *Ecology* 56: 1226-1229.
- Rico-Bernal, M. 1972. Estudios de la sucesión secundaria de la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas. Tesis profesional (Biología) Fac. de Ciencias UNAM, México.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems. In: Demography and Evolution in Plant Populations O. Solbrig (ed.) Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp: 161-188
- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Nat.* 104: 25-35.
- Snedecor, W. G. and G. W. Cochran. 1981. Statistical Methods. The Iowa State University Press, USA.
- Snow, D. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis* 113:194-202.
- Snow, D. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13: 1-14.
- Soto, E. M. 1976. Algunos aspectos Climáticos de agregación de "Los Tuxtlas". En Gómez-Pompa, A. et al., (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. CECSA, CNEA, INIREB. México, D.F.

- Trejo, P. L. 1976. Diseminación de semillas por aves en "Los Tuxtlas", Veracruz. En: Gómez-Pompa, A. et al., (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. CECSA, CNEA, INIREB> México, D.F.
- Vandermeer, J. 1977. Notes on density dependence in Welfia georgii Wendl. ex Burret (palmae), a lowland rain forest species in Costa Rica. Brenesia 10/11: 9-15.
- van der Pijl, L. 1972. Principles of dispersal in Higher plants. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. En: Gómez-Pompa, A. et al., (eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Alhambra, México.
- Whitford, W. G., P. Johnson and J. Ramirez. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal system. In: LD Gilbert, P Raven (eds), Coevolution of Animals and Plants. university of Texas Press. Austin.
- Whitmore, T. C. 1975. Tropical Rain Forests of far East. Clarendon Press, Oxford, England.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seeds in tropical rain forest. Forestry Abstracts. Commonwealth Forestry Bureau 44: 767-779.
- Wilson, M. F. Plant reproductive ecology a Wiley Interscience Publication. Jonh Wiley and Sons. New York.

- Zagorin, H. B. 1982. Sobre la reducci6n de la Adecuaci6n de Pl6ntulas Tropicales por Herbivoría: una Evaluaci6n Experimental. Tesis Ins. Inves. Biomédicas. UNAM, México.
- Zar, H. J. 1984. Bioestadistical Analysis. Second edition. Prentice-Hall, New Jersey.