

00361
1 ej



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Demografía y Dinámica Poblacional de Cecropia
obtusifolia Bertol (Moraceae) en la Selva de
Los Tuxtlas, México.

T E S I S

Que para obtener el Título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Biología)

p r e s e n t a

MARIA ELENA ALVAREZ-BUYLLA ROCES

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Enero, 1986

México, D. F.



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.

C O N T E N I D O

Pág.

AGRADECIMIENTOS.....	1
RESUMEN.....	111
INTRODUCCION GENERAL.....	1
DESCRIPCION DEL SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO.....	5
CAPITULO I. PATRONES DEMOGRAFICOS DE <u>Cecropia obtusifolia</u> Bertol. EXPLORACION DE FACTORES CAUSALES.....	13
IA. ANTECEDENTES.....	13
1. Supervivencia.....	13
2. Crecimiento.....	21
3. Reproducción.....	23
4. Ecología de árboles pioneros.....	25
IB. OBJETIVOS.....	30
IC. MATERIALES Y METODOS.....	30
ID. RESULTADOS.....	35
1. Estructura de la población.....	35
2. Supervivencia.....	39
2.1 Plántulas.....	39
2.2. Juveniles, pre-reproductivos y reproductivos.....	44
3. Crecimiento.....	48
3.1. Plántulas.....	48
3.2. Juveniles, pre-reproductivos y reproductivos.....	51
4. Reproducción.....	58
IE. DISCUSION.....	72
CAPITULO II. DINAMICA DE SEMILLAS: LLUVIA Y BANCO.....	96
IIA. ANTECEDENTES.....	96
1. Banco de semillas.....	98
2. Mecanismos de latencia.....	102
3. Dispersión.....	103
4. Banco o dispersión.....	107
5. El caso de <u>Cecropia</u>	108
6. Recapitulación.....	113
IIB. OBJETIVOS.....	115
IIC. MATERIALES Y METODOS.....	115
1. Fenología.....	115
2. Lluvia de semillas.....	115

	Pág.
3. Banco de semillas.....	118
4. Depredación de semillas.....	119
IID. RESULTADOS.....	120
1. Fenología de estructuras reproductivas.....	120
2. Lluvia de semillas.....	122
3. Banco de semillas.....	128
4. Dinámica del banco de semillas.....	134
5. Depredación de semillas.....	139
IIE. DISCUSION.....	141
DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES.....	155
BIBLIOGRAFIA.....	165

RESUMEN

Se describen los patrones de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad del árbol pionero Cecropia obtusifolia Bertol. (Moraceae) en 5 ha del mosaico de la selva de Los Tuxtlas, Ver. durante un período anual. En el mismo sitio se analiza la dinámica de poblaciones de semillas de la especie, mediante un monitoreo de su lluvia y banco de semillas y mediante un experimento que evalúa la sobrevivencia de semillas en claros, sitios sucesoriales y parches maduros.

Se marcaron 141 árboles (≥ 50 cm altura) de los cuales 71 fueron no reproductivos, 28 fueron árboles machos y 42 fueron hembras. La sobrevivencia es muy baja durante las etapas de semilla (2-3%) y plántula (≤ 50 cm altura; 0.04%); y las principales causas de mortalidad fueron: depredadores, condiciones limitantes de luz y daños físicos por caída de ramas o movimiento del sustrato de enraizamiento. Los juveniles sobrevivientes, generalmente aquellos que provienen de plántulas establecidas en claros ≥ 100 m², alcanzan una posición no sujeta mediante elevadas tasas de crecimiento (0.32-2.46 cm. año⁻¹ en d.a.p.) llegando a la madurez aproximadamente a los 3 años de edad. La fecundidad promedio aumenta de 1.1×10^6 a 10.5×10^6 semillas hasta antes de morir, aparentemente por senilidad, a los c.a. 30 años. Las tasas de crecimiento decrecen hasta valores promedio de 0.25 cm. año⁻¹ en d.a.p.

En un modelo de flujo numérico de semillas se incorporan los datos de la lluvia y del banco de semillas; así como de la dinámica de disturbio de la selva de Los Tuxtlas. Con ello se prueba que las semillas provenientes de la lluvia tienen una contribución relativa mucho mayor a las cohortes de plántulas, que aquellas semillas que han permanecido en el suelo por más de un año.

Se comparan los patrones demográficos de C. obtusifolia con aquellos de Astrocaryum mexicanum, una palma tolerante del estrato bajo y de Pentaclethra macroloba un árbol persistente del dosel superior, encontrándose importantes diferencias.

La dinámica poblacional de C. obtusifolia se ve afectada por la dinámica de apertura de claros en Los Tuxtlas, que dependiendo de la cantidad de claros $\geq 100 \text{ m}^2$, determina la densidad inicial de juveniles. El rendimiento demográfico de los adultos parece estar afectado por la densidad dentro de cada parche.

INTRODUCCION GENERAL

Se estima que cerca de 1.5 a 4 millones de especies, desde procariontes hasta vertebrados y plantas superiores pueblan la tierra (Grant, 1977). La distribución espacial de cada una de ellas está limitada por factores físicos y bióticos (Krebs, 1978).

La ecología de poblaciones se ha preocupado por entender los factores causales de las tasas reproductivas, de crecimiento y de sobrevivencia que operan en las poblaciones de especies particulares. Ha intentado, pues, definir qué factores determinan la distribución de las especies y explicar los mecanismos de regulación numérica de las poblaciones (Begon y Mortimer, 1981).

El análisis poblacional en plantas tiene sus raíces en trabajos de interés práctico en el área forestal (i.e. Wyatt-Smith, 1958) y agrícola (Snydon, 1980), que se desarrollaron a partir de la década de 1920. Posteriormente, el análisis del ciclo de vida completo de las especies se ha constituido en un enfoque útil para estudiar la ecología y la evolución de las especies vegetales (ver por ejemplo Sarukhán y Harper, 1973; Venable, 1984). Analizando los cambios numéricos a lo largo de los distintos estadios del ciclo de vida de las plantas es posible entender las causas de los cambios espaciales y temporales en el tamaño de una población. Con una perspectiva evolutiva, el conocer en una población las contribuciones numéricas diferenciales individuales, a lo largo del ciclo de vida, permite postular hipótesis acerca de las presiones ambientales que a corto (ecológico) y a largo plazo (evolutivo) están operando en ella.

La demografía es precisamente la herramienta que permite estudiar los cambios numéricos poblacionales, producidos por fecundidades, sobrevivencias y crecimientos diferenciales, a través del ciclo de vida de los organismos. Si además, se investiga

los efectos demográficos de distintos factores ambientales, se pueden conocer las causas de dicho flujo numérico y por lo tanto sus posibles derroteros evolutivos.

El estudio que aquí se presenta forma parte del proyecto general sobre "Demografía y regulación poblacional de árboles tropicales" a cargo del Dr. José Sarukhán del Departamento de Ecología del Instituto de Biología de la UNAM. El objetivo inmediato de este proyecto es "tener un mejor entendimiento de la biología de especies tropicales, los mecanismos de flujos numéricos, los factores que los causan, la naturaleza de las interacciones bióticas que afectan las poblaciones bajo estudio y el papel que juegan éstas en sus respectivas comunidades" (Sarukhán, 1978). A largo plazo se intentan descubrir si existen patrones generales de regulación poblacional para especies biológicamente distintas. Si los hay se pretende investigar cuáles son los factores responsables de dichos patrones y su forma de acción en las poblaciones de árboles tropicales. Se espera, pues, entender qué posibles presiones selectivas hay y cuáles son las respuestas de las plantas a dichas presiones (Sarukhán, 1978).

Estudios recientes han mostrado que los bosques tropicales húmedos son comunidades estructuradas en parches sucesionales de vegetación en continuo cambio espacial y temporal (Van Steenis, 1958; Hartshorn, 1978; Whitmore, 1978; Hallé, et al., 1978; Brokaw, 1982, 1983, 1985a; Martínez-Ramos, 1985). Esta dinámica se da como resultado de disturbios recurrentes (principalmente caída de ramas y árboles) que crean un mosaico heterogéneo de factores ambientales en el que plantas de diferentes especies crecen, sobreviven y se reproducen a diferentes tasas (Brokaw, 1985b; Martínez-Ramos, 1985). Si bien tal estructura no es propiedad única de los bosques tropicales, sino también de las regiones templadas (Rujkle, 1981), las relaciones planta-planta y planta-animal mayormente diversificadas en los primeros, aparentemente han sido promovidas por un ambiente físico y biótico, mas heterogéneo dentro de tal estructura en parches en los trópicos (Orians, 1982).

Se ha postulado (Denslow, 1980; Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1980, 1985; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, en prensa) que dicha dinámica de disturbio natural de las selvas tropicales y el ambiente heterogéneo del mosaico resultante han constituido presiones de selección importantes sobre varios atributos demográficos de las poblaciones de plantas tropicales. Es posible distinguir entre las especies de árboles tres grandes grupos o gremios, con historias de vida contrastantes dentro del ciclo de apertura de claros y de regeneración de la selva alta perennifolia (Martínez-Ramos, 1985):

Pioneros. Únicamente pueden germinar y desarrollarse en claros (generalmente mayores de 100 m^2). Son especies de crecimiento rápido, reproducción temprana y períodos de vida cortos (<50 años).

Nómadas. Germinan en sombra o en claros y disparan su crecimiento y llegan a la madurez al abrirse el dosel (generalmente claros pequeños < 100 m^2). Especies del dosel superior, con crecimiento intermitente, reproducción tardía y períodos de vida largos (>100 años).

Tolerantes. Germinan, se establecen y maduran en la sombra. Especies que permanecen bajo el dosel durante la mayor parte de su ciclo de vida, de crecimiento lento, reproducción tardía y períodos de vida largos (>100 años).

Esto no significa que todas las especies arbóreas de la selva alta perennifolia, se puedan incluir en esta clasificación. Pero sí constituyen 3 rutas de evolución distintas que explotan la disponibilidad de recursos en los claros de diferente manera (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, en prensa).

Con este marco de referencia cabe preguntarse entonces: ¿Cómo se dan los ciclos de desarrollo de los individuos de diferentes especies a lo largo del ciclo de renovación general de la selva? ¿Qué parte del ciclo de vida de las plantas es afectada de forma crítica por el ciclo de renovación de la selva? y ¿Qué factores, producto de dicha dinámica, son los

que directamente afectan el flujo numérico de las poblaciones de árboles en los trópicos húmedos?.

Al estudiar una especie que depende estrictamente de la apertura de claros grandes para perpetuarse en la selva, surgen las siguientes preguntas particulares: ¿Qué factores limitan la germinación de esta especie en claros de cierto tamaño? ¿Cómo los factores medioambientales o bióticos de los sitios abiertos favorecen el crecimiento y reproducción de los individuos de la especie? ¿Cómo se da la disponibilidad de propágulos en los sitios idóneos a el establecimiento de la especie?. Y en un contexto evolutivo ¿Cuál ha sido la historia de fijación de las características de historia de vida de una especie como Cecropia obtusifolia?

Hasta ahora los estudios demográficos de plantas tropicales, excepción hecha del trabajo de Astrocaryum mexicanum (Martínez-Ramos, 1980), se han realizado al margen de la dinámica de regeneración de la selva y de su estructura en mosaico. Por ello, es imposible evaluar el efecto de dicha dinámica en la demografía de los árboles tropicales con los estudios hechos hasta ahora. Todos ellos consideran a las especies bajo estudio creciendo en una selva madura estable y homogénea.

El objetivo central de este trabajo es pues, describir cuantitativamente la historia vital de Cecropia obtusifolia en el contexto de la dinámica de disturbio natural de la selva de Los Tuxtlas.

La tesis está estructurada en dos partes principales anteceditas y precedidas, respectivamente, por la descripción del sitio y especies bajo estudio; y por una discusión y conclusiones generales. La primera parte consiste en la descripción de los patrones demográficos de la especie y la exploración a fuentes de causalidad. La segunda parte se centra en el análisis de la dinámica de las semillas (dispersión y banco de semillas) encaminado a discutir la fuente de nuevos reclutas a la población año con año y su efecto en la dinámica poblacional total.

DESCRIPCION DEL SITIO Y ESPECIE DE ESTUDIO

EL SITIO: La investigación que se presenta se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" (EBT) del Instituto de Biología, UNAM. La EBT comprende un área de reserva de 700 ha de selva. Se localiza en la llamada sierra de "Los Tuxtlas" al SE del Estado de Veracruz, entre los meridianos 95°04' y 95°09' longitud Oeste y los paralelos 18°34' y 18°36' latitud Norte (Fig. 1).

El macizo montañoso de "Los Tuxtlas" es de origen Oligocénico y el material parental lo constituyen principalmente rocas basálticas y andesíticas mezcladas con cenizas volcánicas (Ríos MacBeth, 1952, citado en Lot-Helgueras, 1976).

En los estudios edafológicos realizados en la región se han descrito litosoles en las partes de mayor pendiente, y regosoles y andosoles tropicales en el resto (Chizón, 1984).

El clima en la EBT es cálido húmedo (Af(m)), con temperatura media anual de aproximadamente 25°C y precipitación de 4500 mm al año (Fig. 2). Estos datos corresponden a la Estación Meteorológica de Coyame a 15 km al SE de la EBT. En el capítulo II se muestran datos de temperatura y precipitación registrados en la EBT para los años del estudio.

La vegetación de la mayor parte de la EBT es de Selva Alta Perennifolia (*sensu* Miranda y Hernández-X., 1963). Existen descripciones generales de la vegetación de la región en: Pennington y Sarukhán (1968), Gómez-Pompa (1978) y Rzedowski (1978). Flores (1971), Carabias (1979) y Martínez-Ramos (1985) han estudiado diferentes aspectos de la vegetación en la misma EBT.

Entre las especies arbóreas dominantes del dosel superior (25 a 30 m) se pueden citar a Nectandra ambigens, Brosimum alicastrum, Poulsenia armata, Omphalea oleifera, Pterocarpus rohrii, Cordia megalantha, Spondias mombin. En el estrato medio, Pseudolmedia oxyphyllaria, Quararibea funebris, Stemmadenia

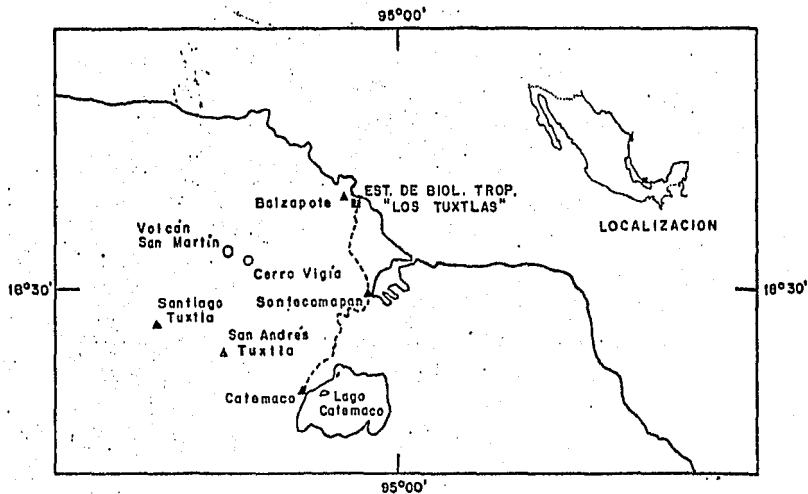


Figura I.- Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (modificada de Piñero *et al.*, 1977).

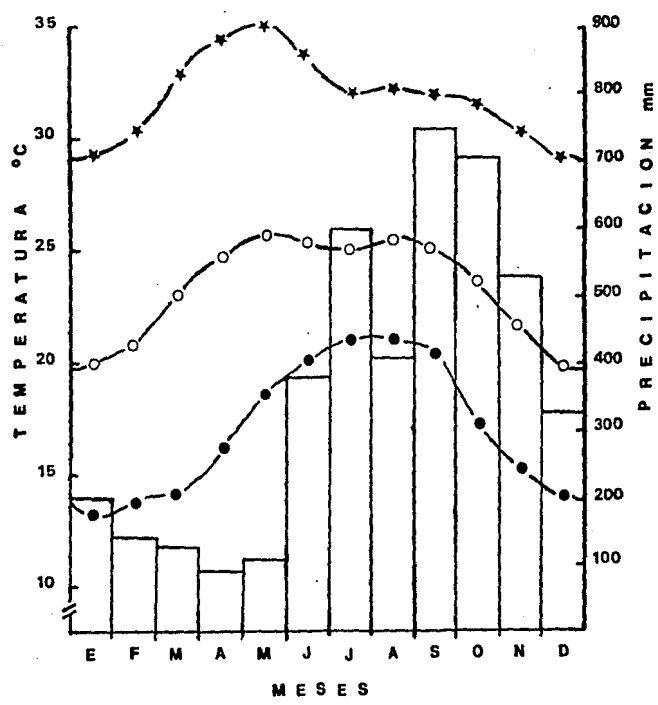


FIGURA 2. Climograma de la estación meteorológica de Coyame, Ver., situada a aproximadamente 25 km al sur de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles". Las barras representan la precipitación media mensual. (*) Temperatura máxima promedio. (●) Temperatura mínima promedio mensual. (○) Temperatura promedio mensual.

donnell-smithii, son de las más abundantes. El estrato bajo está claramente dominado por la palma Astrocaryum mexicanum y Faramea occidentalis (Piñero et al., 1977; Martínez-Ramos, 1980; Ibarra, 1985). Los claros de la selva son colonizados por especies pioneras, de las cuales Heliocarpus spp. y Cecropia obtusifolia son las más importantes. Esta última fue justamente nuestro objeto de estudio. En un listado actualizado se reconocen para la EBT alrededor de 210 especies arbóreas (Ibarra, 1985).

LA ESPECIE: Cecropia obtusifolia Bertol., Fl. Guatimal. 3.9. 1840. La ubicación taxonómica del género está aún en discusión. En ocasiones se le incluye en la familia de las Moraceae (e.g. Croat, 1978), pero Berg (1978) ha ubicado el género en la familia Cecropiaceae con otros 5 géneros de árboles tropicales dioicos.

En el género Cecropia hay especies que constituyen algunos de los elementos florísticos más importantes de las áreas perturbadas de los trópicos del Nuevo Mundo. Estas especies se distribuyen desde las costas de Sinaloa y Tamaulipas en México, hasta el Sur de Brasil en Sudamérica. También se les encuentra en las Islas Antillas (menores y mayores). En México se han reportado tres especies: C. peltata en Oaxaca y Chiapas, C. obtusifolia y C. mexicana (aparentemente es sinonimia de la anterior; Pennington y Sarukhán, 1968). C. obtusifolia se distribuye desde Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Yucatán y Quintana Roo en la costa del Golfo de México y desde el Sur de Sinaloa hasta Chiapas en la del Pacífico. Se le encuentra creciendo en áreas perturbadas derivadas de cualquier tipo de selva (excepto baja caducifolia y espinosa) en altitudes de hasta 800 m.s.n.m. y sobre suelos de drenaje y origen diversos (Pennington y Sarukhán, 1968).

Cecropia obtusifolia, comunmente llamada "chancarro", "guarrumbo" u "hormiguillo" en la región de Los Tuxtlas, es una especie arbórea dioica de 20 a 30 m de alto y 20 a 40 cm de d.a.p. cuando maduro; de tronco cilíndrico, recto y hueco en el

centro. Su corteza es lisa, grisácea a parda con lenticelas abundantes, pardo obscuras dispuestas longitudinalmente en líneas de hasta 8 cm de largo; con cicatrices anulares delgadas y evidentes a lo largo del tronco. Presenta un exudado transparente que cambia a negruzco.

El "chancarro" presenta el modelo arquitectural de Rauh (sensu Torquebiau, 1981; Fig. 3) con tronco monopódico, que porta ramas ortótropas en disposición subverticilada. Las inflorescencias se insertan en las ramas, y raramente en el tronco, en posición lateral. En apariencia la copa de estos árboles es abierta y redondeada.

HOJAS: Simples, en espiral, peltadas, palmado partidas y 20-30 cm de diámetro. Pecíolo de 25-45 cm de largo y 0.5-1 cm de ancho, pubescente, 15-20 sulcado, con exudado transparente al desprenderlo del tallo, negruzco al oxidarse y por el lado del envés y en su base es posible localizar un cuerpo glanduloso, pardo pubescente (cuerpo de Müller). Lámina de 8-11 lobulos oblongos a lanceolados, margen entero, haz verde oscuro, brillante escabroso al tacto y con el envés más pálido, canescente, venación actinodroma, 8-11 venas prominentes por el envés, pardo rojizas o grisáceas. Estípula terminal de 9-17 cm de largo y 2-4 cm de ancho, cónica, verde grisácea o rojiza.

FLOR: Plantas dioicas. Espigas estaminadas de 15-20 cm de largo y 0.8-1 cm de ancho incluyendo el pedúnculo, amarillentas y en conjuntos de (11-)12 (-14) espigas por inflorescencia. Pedúnculo de 6-10 cm de largo y 1-1.5 cm de ancho, guinda, sulcado. Flores de 1.5-1.8 mm de largo, cáliz tubular, translúcido, ápice truncado y 1(-2) estambres exertos; careciendo de pistilo. Espigas pistiladas de 12-21 cm de largo y 0.4-1 cm de ancho, verde grisáceas y en conjuntos de 4(-5) espigas por inflorescencia. Pedúnculo de 5.11 cm de largo 1-1.5 cm de ancho, glabro, sulcado. Flores separadas por una masa de pelos blancos, cáliz tubular, de 1.2-1.8 mm de largo y 0.6-0.8 mm de ancho; careciendo de estambres; pistilo de 1-2 mm de largo, ovario unilocular, estigma simple.

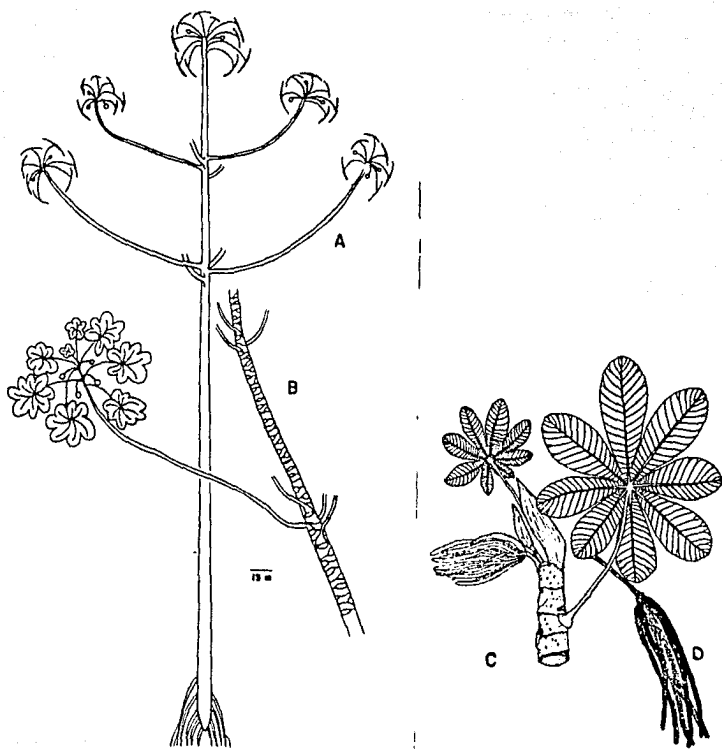


Figura 3. Arquitectura de *Cecropia obtusifolia*, modelo de Rauh. A. Árbol joven portando sus dos primeros pseudovérticilos de ramas pudiendo tener hasta cinco o seis. B. detalle de la inserción de las ramas sobre el tronco; note la talla constante de los entrenudos entre y al nivel de los pseudovérticilos de ramas (tomado de Torouebiau, 1981). C. rama de un individuo macho con racimo de inflorescencias maduras y una yema floral y otra foliar. D. racimo de infrutescencias femeninas (x1) (modificado de Pennington y Sarukhán, 1968).

FRUTO: Infrutescencia de similares dimensiones a la de la inflorescencia, verde amarillenta a pardo obscura, flácida al madurar. Aquenios embebidos y con aproximadamente 3000 semillas por infrutescencia. Semillas de 1-2 mm de largo y 0.8-1.3 mm de ancho, cilíndricas, pardo brillantes.

El alto contenido de resinas y gomas ha impedido el uso industrial o comercial de la madera de C. obtusifolia (Pennington y Sarukhán, 1968). Sin embargo, los campesinos la destinan a diversos fines. Las fibras del tallo se utilizan en la manufactura de cuerdas y la pubescencia de las hojas es fumada por los habitantes de la provincia de Alta Verapáz, en Guatemala. Los troncos se usan para construir balsas o canales de agua (Williams, 1981 citado en Ibarra, 1985) y escaleras domésticas (Lazos y Alvarez-Buylla, 1983). Martínez (1979) le adjudica propiedades similares a las de C. peltata como tónico para el corazón y notable diurético así como en la solución contra afecciones nerviosas, de diabetes y asma. La infrutescencia es comestible, con un sabor similar al del higo (Ibarra, 1985).

De los aspectos ecológicos generales de la especie (y del género Cecropia en general) resalta por su importancia, su asociación con hormigas del género Azteca. Aparentemente las especies del género Cecropia, a excepción de algunas localizadas en islas, elevaciones altas y bajas (una especie) (Janzen, 1973), tienen una fuerte relación mutualista con hormigas del género Azteca. Estas mantienen los árboles libres de bejucos y enredaderas (Janzen, 1969) y pueden protegerlos de algunos herbívoros. Los cuerpos de Müller en la base de las hojas (ver antes pag. 10) que son ricos en glicógeno (Rickson, 1971; citado en Janzen, 1973) son fuente alimenticia para las hormigas. Además los tallos huecos del árbol sirven de sitios de anidamiento, y toleran una pérdida constante de energía a causa de homópteros (insectos que se alimentan de la savia de la planta) que son mantenidos dentro del tronco por las hormigas (Janzen, 1973).

Nota: La descripción general de la especie se tomó de Ibarra, 1985; la bibliografía utilizada y los ejemplares de herbario revisados están citados en su trabajo.

Aún existe mucha discusión en cuanto a la dependencia mutua de las especies de Cecropia y Azteca (ver citas en Janzen, 1973). Sin embargo, aún no han sido realizados experimentos críticos que prueben la dependencia de Cecropia en las hormigas (ver por ejemplo Janzen, 1967). Janzen (1973) ha demostrado, por otro lado, que la existencia de habitats apropiados (y probablemente la ausencia de las hormigas del género Azteca) permite la disolución evolutiva del mutualismo en algunas especies; mientras que en otras, aparentemente, sí existe una dependencia importante entre las cecropias y las hormigas.

CAPITULO I

PATRONES DEMOGRAFICOS DE Cecropia obtusifolia Bertol,
EXPLORACION DE FACTORES CAUSALES.

IA. ANTECEDENTES

Las especies de zonas templadas han recibido mayor atención desde el punto de vista demográfico, que las especies tropicales. Una revisión detallada del estado actual del conocimiento en ecología de poblaciones de plantas puede encontrarse en los libros de Harper (1977) Silvertown (1982) y Dirzo y Sarukhán (1984). En esta tesis me limitaré a puntualizar las evidencias que hasta hoy se tienen sobre la demografía y regulación de poblaciones de árboles tropicales.

La dificultad para conocer la edad de los árboles tropicales de regiones cálido-húmedas por carecer de anillos de crecimiento cronológicamente regulares, (e. j. Borman y Berlyn, 1981), ha limitado los análisis demográfico-históricos de las poblaciones de estas especies (ver Martínez-Ramos *et al.*, manuscrito). A la fecha se han publicado únicamente nueve estudios que abarcan el ciclo de vida completo de especies arbóreas tropicales. De las especies estudiadas tres son palmas del estrato bajo de selvas perennifolias (*sensu* Miranda y Hernández, 1963); las seis restantes son árboles de larga vida del doseel superior en estas comunidades (ver tabla 1). En comparación, existe una multitud de trabajos que analizan la influencia de cierto factor biótico y/o abiótico en la sobrevivencia, crecimiento o reproducción en alguna faceta del ciclo de vida de especies arbóreas de los trópicos. En este primer capítulo expondré la evidencia referente a las etapas: establecidas del ciclo de vida de los árboles: desde el establecimiento de la plántula hasta la maduración de los mismos.

1. Sobrevivencia

El patrón de sobrevivencia encontrado para las especies estudiadas (referidas en la tabla 1) se ajusta al tipo III de

Tabla 1. Estrategia de regeneración (de acuerdo a Martínez-Ramos, 1985) de las especies arbóreas tropicales, para las cuales se tiene un estudio demográfico parcial o completo.

ESPECIE	SITIO	FUENTE
<u>NOMADAS</u> (Arboles del dosel alto)		
<u>Pentaclethra maculoba</u>	Costa Rica	Hartshorn, 1972
<u>Stryphnodendron excelsum</u>	Costa Rica	Hartshorn, 1972
<u>Euterpe globosa</u>	Puerto Rico	Bannister, 1970
<u>Parashorea tomentella</u>	Sabah, Malasia	Wong, 1973
<u>Shorea leptocladus</u>	Sabah, Malasia	Wong, 1973
<u>Shorea leprosula</u>	Sabah, Malasia	Wong, 1973
<u>Dipterocarous caudiferus</u>	Sabah, Malasia	Wong, 1973
<u>Nectandra ambigens</u>	México	Córdova, 1979
<u>Araucaria cunninghami</u>	Nueva Guinea	Enright & Ogden, 1979
<u>Brosimum alicastrum</u>	México	Peters, 1983
<u>Dipteryx panamensis</u>	Costa Rica	Clark & Clark, ms

<u>TOLERANTES</u> (Arboles de estratos bajos)		
<u>Welfia georgii</u>	Costa Rica	Vandermeer <i>et al.</i> 1974
<u>Astrocaryum mexicanum</u>	México	Piñero <i>et al.</i> 1984
<u>Podococus barteri</u>	Camerun	Bullock, 1980
<u>Todoicea maldivica</u>	Seychelles	Savage & Ashton, 1983
<u>Chamaedorea tepejilote</u>	México	Oyama, 1984

las curvas de Deevey (1947). Hay una enorme reducción numérica desde la diferenciación de los óvulos y la formación de las semillas hasta y durante la etapa de plántula.

Son muy escasos los datos sobre la eficiencia de las flores en la producción de semillas. Esta, medida como la proporción de semillas maduras con respecto al número de óvulos, oscila entre 0.00001 y 0.92 (Córdova, 1985). El 68% de las especies estudiadas (n=36) obtienen una fecundación exitosa del 25% o menos de los óvulos producidos y solo en dos especies se han reportado eficiencias de maduración mayores o iguales al 75%. Entre las principales causas que reducen la cosecha potencial de semillas se encuentran: (i) el desarrollo anormal de los óvulos; (ii) la falta de polinización, (iii) la herbivoría de flores ya polinizadas y (iv) la depredación de semillas inmaduras (principalmente por brúquidos) (ver por ejemplo Heithaus, Stashko y Anderson, 1982 y McDade, 1983, citados en Córdova, 1985).

La principal causa de mortalidad de las semillas maduras parece ser la depredación. Estas constituyen la base de la dieta de muchos vertebrados e invertebrados (Willson, 1983). Las evidencias muestran que la depredación de semillas tiene consecuencias demográficas importantes, y posiblemente genéticas si operase una correspondiente fuerte presión de selección para las especies (Janzen, 1978; Silvertown, 1980; Piñero y Sarukhán, 1982; Córdova, 1985). Para dos de las especies estudiadas en Los Tuxtlas se han encontrado porcentajes de depredación mayores al 90% para A. mexicanum y de aproximadamente un 40% para N. ambigens. Mientras que son los roedores los depredadores más evidentes de las semillas de la palma (Sarukhán, 1980; Piñero et al., 1981), depredadores insectos son los que causan mayor daño en las semillas de N. ambigens (Córdova, 1985).

La etapa de plántula constituye una de las etapas establecidas más crítica del ciclo de vida de los árboles tropical

les (Cook, 1979; Harper, 1977; Sarukhán, 1980), encontrándose hasta un 86% de mortalidad (ver tabla 2). La acción de eventos de disturbio, como caída de ramas y/o árboles (Hartshorn, 1972; Vandermeer, 1977; Córdova, 1977; Clark y Clark, manuscrito); y el ataque de parásitos y depredadores (Fox, 1972; Synott, 1975, citados en Sarukhán, 1980; Bullock, 1980; Augspurger, 1983; Savage y Ashton, 1983; Clark y Clark, manuscrito) constituyen las causas más importantes en la mortalidad de plántulas.

La apertura de claros en el dosel, al modificar las disponibilidades de luz y nutrientes, también puede tener un efecto importante en las probabilidades de sobrevivencia de las mismas. Por ejemplo, se ha mostrado para algunas especies que en condiciones de escasez de luz la herbivorfa afecta más la sobrevivencia de las plántulas que en condiciones con más luz (Hartshorn, 1972; Dirzo, 1984a,b; De Steven y Putz, 1984).

Los patrones de sobrevivencia de cohortes de plántulas que se han encontrado se resumen en la tabla 2. Las plántulas; de las dos especies estudiadas en Los Tuxtlas, México (Córdova, 1979 y Piñero et al., 1984) presentan tasas de mortalidad constantes. En estas dos especies los factores de mortalidad no dependen de la edad por lo que, la mortalidad actúa de manera aleatoria con respecto a esta variable. Sin embargo, en el segundo grupo de especies, estudiadas en diferentes selvas de América y Asia, los primeros meses de desarrollo después de la emergencia están sujetos a tasas de mortalidad mayores que las etapas inmediatamente posteriores. Este patrón se puede deber a la existencia de un cambio fisiológico que altera las posibilidades de sobrevivencia de las plántulas a cierto tamaño; o a que las causas de mortalidad que operan antes y después del cambio en la tasa de mortalidad son distintos (Vandermeer, manus crito). Otra posibilidad es que de entrada exista una elevada varianza en el vigor de las plántulas dada por recursos maternos diferenciales (p. ej. recursos en los cotiledones) y que

Tabla 2. Probabilidad de muerte y curva de sobrevivencia de plántulas de árboles tropicales (modificado de Sarukhán, 1980).

ESPECIE	MORTALIDAD (%)					CURVA DE SOBR.	FUENTE
	EDAD DE LAS PLÁNTULAS (MESSES)						
	6	12	18	24	>24		
<i>Nectandra ambigua</i>							Córdova, 1977
1976, cohorte a	63.9	39.6	—	—	—		
1976, cohorte b	49.8	23.8	—	—	—		
<i>Parashorea tomentosa</i>	44.4	29.2	24.2	16.9	—		Liew & Wong, 1973
<i>Shorea gibbosa</i>	78.6	29.1	26.0	20.7	—		
<i>Entandrophragma utile</i>	76.8	—	—	—	—		Synott, 1975
<i>Walffia georgii</i>	56.0*	—	—	—	—		
<i>Dypteris peninsularis</i>	—	—	—	86.5	73.8		Clark & Clark, ms
<i>Shorea perriflora</i>	35.5	14.5	22.6	20.4	—		
<i>Pipterodendron conarrificans</i>	56.5	45.9	—	—	—		Fournier & Sales, 1967
<i>Shorea ovalis</i>	13.9	14.8	16.6	13.3	—		

*Primer estadio (0-2 cm tamaño de la hoja).

las plántulas con menores tasas de crecimiento y/o de recursos maternos mueran y la probabilidad de sobrevivencia del resto sea mayor habiendo un cambio brusco en la curva de sobrevivencia. Además en Welffia georgii se encontró que la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas a 3 m o menos de un adulto de su misma especie, era significativamente mayor que el de aquellas a más de esta distancia. Esto constituye un mecanismo denso-dependiente ya que la probabilidad de que una plántula esté presente cerca de un adulto aumenta al aumentar la densidad total de la población (Vandermeer, 1977). Una situación similar se ha encontrado en A. mexicanum (Sarukhán, et al., en prensa). Finalmente hay un tercer grupo de especies con patrones de sobrevivencia intermedios o distintos a los anteriores. En Dipterodendron costarricense (Fournier & Salas, 1967, en Sarukhán, 1980) a partir de los 7 meses se aceleró la mortalidad debido, aparentemente, al comienzo de la época de secas. En Shorea ovalis en Sabah (Liew y Wong, 1973) y en Koompasia malaccensis (Wyatt-Smith, 1958) en Malasia hay un decaimiento paulatino en la tasa de mortalidad de las plántulas.

No existe ninguna asociación aparente entre los factores causales de la mortalidad de plántulas y su curva de sobrevivencia. Tampoco se puede encontrar relación alguna entre ésta y la forma en que se regeneran las especies en la dinámica de renovación de la selva (ver Tabla 1). Seguramente la época del año en la que se lleva a cabo el estudio y el tiempo relativo de emergencia (para cohortes sucesivas) que se considera, afecta de manera importante el patrón de sobrevivencia que se obtiene. La ausencia de trabajos experimentales y de estudios de la misma especie en diferentes condiciones; así como de especies con distinta forma de regeneración en la misma localidad y condición, para la etapa de plántula, nos impiden evaluar el significado ecológico y evolutivo de los patrones hasta ahora encontrados.

Una forma de evaluar el efecto evolutivo de los distintos patrones de sobrevivencia en plántulas es analizando la variabilidad individual y sus causas en la mortalidad. Sarukhán et al. (1984) encontraron que en cohortes de plántulas de Astrocaryum mexicanum la probabilidad de sobrevivencia es mayor en las plántulas con mayor número de hojas. Probablemente esté operando una selección que tiende a aumentar los recursos maternos aportados hacia las semillas de especies que como esta palma crecen en condiciones de escasez de recursos (por ejemplo la luz). Parece que las plántulas más vigorosas son más resistentes al "stress" lumínico y por lo tanto presentan las mayores probabilidades de sobrevivencia (Sarukhán et al., 1984). Clark y Clark (manuscrito) también encontraron una correlación positiva entre el tamaño inicial y la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas de Dipteryx panamensis en Costa Rica. Sin embargo, hasta ahora ha sido difícil esclarecer si el o los factores causales de la jerarquía de tamaños y vigor en plantas tienen una base genética o no (Sarukhán et al., 1984).

Bullock (1980) en Podococcus barkeri, palma con reproducción vegetativa, encontró que los chupones (individuos nacidos a partir de estolones), siempre presentaron mayores sobrevivencias que los individuos nacidos de semillas. Probablemente, la elevada mortalidad en los primeros estadios encontrada para el resto de los árboles tropicales estudiados esté relacionada con las fuertes presiones de selección sobre los nuevos recombinantes genéticos que representan las plántulas de especies con reproducción sexual (Sarukhán, 1974).

La sobrevivencia de los estadios posteriores al de plántula es mucho mayor. El único trabajo que ha explorado las causas de mortalidad entre infantiles y juveniles es el de Sarukhán et al. (1984), en el que se encontró que para palmas de A. mexicanum sin tronco aún formado (juveniles) y hasta antes de la maduración (individuos inmaduros) la variación en la probabilidad de sobrevivencia se debía, en parte, a la cantidad de área foliar con que contaban los individuos.

En la mayoría de los casos, no se conocen las causas de mortalidad de los árboles maduros. En A. mexicanum, que al parecer no presenta senilidad, se observó que los golpes producidos por la caída de ramas y/o árboles es una causa de muerte importante (1/3 de las muertes) (Piñero et al, 1984; Sarukhán et al, 1984). Se ha observado que, al morir, las palmas tienen un número promedio de hojas menor que las palmas que permanecen vivas. En un estudio de defoliación artificial en esta palma, Mendoza (1980) mostró que una menor área foliar produce mayor riesgo de muerte. Las pérdidas foliares en condiciones naturales pueden ser producto de traumas físicos, o bien de mecanismos patológicos y/o fisiológicos de leténeos aún no entendidos (Sarukhán, 1980). Savage y Ashton (1983) en las Islas Seichelles han observado que en Lodoicea maldívica las hembras tienen una mayor probabilidad de muerte que los machos, por el enorme peso de los frutos maduros, que hacen a la copa muy susceptible de ser doblada y rota.

Las especies estudiadas hasta ahora son especies de larga vida o persistentes (Martínez-Ramos, 1985). Las longevidades reportadas varían de los 74 años para Podococcus barteri en Africa (Bullock, 1980) hasta los 1000 años en Adansonia digitata en Asia (Swart, 1963; en Córdova, 1985). La edad de esta última fue determinada mediante el uso de radioisótopos. En la mayoría de los árboles tropicales, sin embargo, únicamente se extrapolan las tasas de crecimiento diamétrico observadas durante períodos variables hasta los tamaños diamétricos mayores. Haciendo uso de este método Peralta et al. (manuscrito) encontraron que las especies arbóreas de la selva alta en finca La Selva, Costa Rica viven entre 50 y 312 años. La longevidad máxima que ellos reportan es de 470 años. En las especies de palmas la determinación de la edad se ha facilitado por el conocimiento de la tasa de producción de hojas y cicatrices que éstas dejan en el tronco; así como por la buena correlación que se encuentra entre el número de cicatrices, la longitud del tronco y la edad (Sarukhán, 1978; Savage y Ashton, 1983).

2. Crecimiento

Muchos de los trabajos sobre velocidad de crecimiento de árboles tropicales tienen un interés práctico y están enfocados a evaluar el tiempo promedio necesario para el restablecimiento de poblaciones de especies maderables (ver por ejemplo Wong, 1973). Son muy pocos los estudios que han explorado las causas y consecuencias del crecimiento diferencial en los árboles tropicales (Sarukhán, et al., 1984).

La curva de crecimiento de las especies estudiadas es en general de forma sigmoideal (Wong, 1973; Enright y Ogden, 1974). Sin embargo, la velocidad de crecimiento a tamaños o edades diferentes varía ampliamente entre las especies arbóreas de los bosques tropicales húmedos en función de su status sucesional. Las especies de palmas tolerantes estudiadas presentan bajas tasas de incremento en altura ($0.5-3 \text{ cm año}^{-1}$) que aumentan a lo largo del ciclo de vida (Bullock, 1980; Piñero, et al., 1984; Vandermeer, manuscrito). Por ejemplo, Podococcus barteri en África creció anualmente 0.5 cm de los 0 a los 5 cm de altura, de 1 a 1.5 cm de los 5 a 20 cm y de 2 a 3 cm de los 21 cm a los 2 m de alto (Bullock, 1980). Este patrón se asocia probablemente al hecho de que estas especies no dependen necesariamente de la apertura de claros para crecer y reproducirse (Martínez-Ramos, 1985).

Por otro lado, en condiciones estables de la selva las especies de árboles del dosel superior presentan un estado de algargamiento del crecimiento, permaneciendo por períodos prolongados como arbolitos jóvenes. Por ejemplo, la palma del dosel superior Euterpe globosa puede permanecer como plántula hasta por 8 años; (Van Valen, 1975) y Clark y Clark (manuscrito) encontraron que las plántulas de Dypterix panamensis permanecieron supresas en condiciones de sombra durante distintos períodos de tiempo. Sin embargo, se ha observado que las plántulas de dichas especies disparan su crecimiento en sitios abiertos. Por ejemplo, Clark y Clark (manuscrito) encontraron una correlación positiva entre la velocidad de crecimiento y la apertura

del dosel en plántulas de Dypteryx panamensis; y Bannister (1970) reporta también este mismo resultado para Euterpe globosa. Esta estrategia de crecimiento y regeneración se refleja también en la estructura poblacional de estas especies. Por un lado, se ha encontrado una amplia distribución horizontal de plántulas en la selva, indicando que estas no requieren de condiciones especiales para germinar. Por otro lado, en la estructura de tamaños de estas especies se ha encontrado una pobre representación de estadíos intermedios entre las plántulas y los adultos (Hartshorn, 1972; Córdova, 1979; Clark y Clark, manuscrito). Esto indica que las primeras, efectivamente se mantienen supresas en el sotobosque hasta la apertura de un claro en que crecen rápidamente y maduran. Las tasas de crecimiento diamétrico reportadas para estos árboles son de alrededor de 0.2 a 1.2 cm/año dependiendo del tamaño del árbol. La mayoría de estas especies presentan pues un crecimiento intermitente con lapsos de incremento rápido y lento en relación a la apertura y cierre del dosel, respectivamente (Hartshorn, 1972; Enright y Ogden, 1979; Córdova, 1979; Peters, 1983; Clark y Clark, manuscrito).

Lang & Knight (1983) en la Isla de Barro Colorado, Panamá en un estudio de sucesión, encontraron que las especies secundarias (Cordia, Luhea y Spondias) presentaron las mayores tasas de crecimiento diamétrico de todas las especies estudiadas (1.5 cm/año). Bullock (1980) también reporta que la especie secundaria Anthocleista vogelli presentó un incremento en altura hasta del 100% en contraste a las bajas tasas de crecimiento registradas para la palma primaria. Podococcus barteri. Finalmente, Peralta et al. (manuscrito) también encontraron la misma relación entre la velocidad de crecimiento y el status sucesional de las especies estudiadas en Finca La Selva, Costa Rica. Las mayores tasas de crecimiento pertenecen a especies que dependen de claros grandes para regenerarse como Hernandia didymantha (rango = 0.69-14.62 mm/año); Goethalsia meiantha (0.08-13.81 mm/año), Inga cf. pezizifera (0.45-11.96 mm/año), Pterocarpus officinalis (0.35-11.05 mm/año), Inga coruscans (1.36-

10.52 mm/año), Otova novogranatensis (0.88-10.52 mm/año), y Stryphnodendron excelsum (7.45-10.25 mm/año). Como se ve, hay amplios rangos de variación en las tasas de crecimiento individual, encontrándose grandes contrastes entre las tasas mínimas y máximas de incremento diamétrico.

Una de las implicaciones demográficas del crecimiento diferencial en los árboles puede ser su relación con la reproducción de los mismos. Por un lado debe existir un compromiso entre la tasa de crecimiento y la fecundidad individual de los árboles maduros, y por otro la velocidad de crecimiento debe tener relación con la edad a la primera reproducción de las especies.

3. Reproducción

La edad de maduración en las palmas tolerantes estudiadas fluctúa entre 30 y 50 años (Bullock, 1980; Piñero et al., 1982; Savage y Ashton, 1983; Vandermeer, manuscrito); y en los árboles del dosel superior varía de 15 años para Pentaclethra macroloba en condiciones abiertas (Hartshorn, 1972) hasta 120 ó 150 años en Araucaria cunninghami y Pentaclethra macroloba en selva madura, respectivamente (Enright y Ogden, 1979). Esta gran variación en el período prereproductivo dentro de una misma especie entre individuos creciendo en distintas condiciones de luz, refleja la dependencia del crecimiento de estas especies en este factor. También indica que para estos árboles existe una talla mínima independiente de la edad, que puede depender de los recursos disponibles en el sitio de crecimiento, (p. ej. luz y nutrientes requeridos al disparo de la reproducción) en el cual se dispara un "switch" fisiológico iniciándose la producción de estructuras sexuales (Harper, 1977).

Se han encontrado tres patrones diferentes de fecundidad con respecto a la edad en árboles tropicales (Piñero et al., 1984). 1) La fecundidad aumenta linealmente con la edad: Pentaclethra macroloba (Hartshorn, 1972), Podococcus barteri (Bullock, 1980). 2) La fecundidad individual tiene un máximo

a edades intermedias Araucaria cunninghami (Enright y Ogden, 1979) y 3) La fecundidad aumenta hasta un máximo que se mantiene constante para la mayoría de los estadios reproductivos subsecuentes: Astrocaryum mexicanum (Sarukhán, 1980). Usando el tamaño de los individuos en vez de su edad, se encuentran patrones similares. Por ejemplo, Deckenia nobilis y Phoenixophorum bursigianum para el primero y tercer patrón respectivamente (Savage y Ashton, 1973). Sin embargo, al considerar el tamaño, el patrón más común es el aumento exponencial de la fecundidad (Hubbell, 1980; Bullock y Bawa, 1981; Peters., 1983). Tal patrón refleja que la plasticidad en el tamaño juega un papel más importante en definir la fecundidad de los árboles de regiones tropicales húmedas.

Además del número de semillas producidas, con la edad puede variar también la frecuencia de reproducción de los individuos maduros. Por ejemplo, en Astrocaryum mexicanum la mayoría de las palmas maduras pequeñas (al inicio de la etapa reproductiva) se reproducen con una frecuencia anual muy baja mientras que la mayoría de las grandes (a edades reproductivas avanzadas) muestran un ritmo de reproducción anual (Sarukhán et al., 1984). Estos autores plantean un modelo del comportamiento reproductivo de A. mexicanum en relación a la proporción de parches medioambientales favorables y desfavorables.

Una fuente de variabilidad individual en la reproducción de especies dioicas es la presencia de individuos diferenciados en machos y hembras. Lloyd y Webb (1977, citado en Sarukhán, 1984) plantean que las diferencias en crecimiento y sobrevivencia inducidas por el sexo reflejan un costo que está asociado con la reproducción. Así, una alta inversión energética por parte de las hembras llevará a una mayor probabilidad de muerte y/o a una menor tasa de crecimiento. Dicho costo puede reflejarse también en una producción más prolífica de estructuras reproductivas por parte de los machos (Bawa et al., 1982).

La variación individual en el esfuerzo reproductivo puede tener un efecto importante en la estructura genética de la población. Por ejemplo Bullock (1982) encontró una fuerte jerarquía reproductiva entre los individuos de 4 especies arbóreas de los trópicos. Por ejemplo, en una de las 4 especies un sólo árbol aportó el 20% de la producción total de flores producidas en una temporada por toda la población. Sería importante saber si son los mismos árboles, y por lo tanto, los mismos genotipos los que contribuyen con la mayor parte de la producción de semillas (genotipos) año con año. Por ejemplo en A. mexicanum los mismos 58 individuos contribuyeron con más del 43% de las semillas producidas por toda la población durante siete años. Sin embargo, parece que tal jerarquía reproductiva más que tener una base genética está determinada por algún factor medioambiental, porque los individuos prolíficos se encontraron agregados en parches que pudiesen ser ambientalmente favorables (Sarukhán, et al., 1984). Se ha encontrado que los individuos que crecen en claros jóvenes tienen una mayor frecuencia y cantidad de reproducción que aquellos que crecen en sitios de selva madura (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1985). Esto implica que los individuos reproductivamente dominantes cambian al cambiar las condiciones medioambientales del claro, anulándose así los posibles efectos en la estructura genética de la población.

4. Ecología de árboles pioneros

Hasta ahora no ha sido publicado ningún estudio demográfico de árboles pioneros tropicales. Sin embargo, datos demográficos aislados o anecdóticos permiten plantear las características autoecológicas generales de las especies arbóreas secundarias (ver por ejemplo la revisión de Vázquez-Yanes, 1980).

Como se planteó líneas arriba, los árboles pioneros sólo se establecen en claros grandes, por lo que su distribución es agregada y su densidad depende estrechamente de la dinámica de apertura de dichos claros. En general, los árboles pioneros

presentan densidades bajas en las selvas altas perennifolias "vírgenes". Por ejemplo, para Los Tuxtlas Carabias (1980) encontró sólo 8 individuos de Cecropia obtusifolia de 15-20 m de altura por ha. En otras selvas del mundo la densidad de estos árboles es aún menor (Hartshorn, 1978; Heithaus y Fleming, 1978; Hubbell y Foster, 1983). De acuerdo a los datos de Piñero et al., (1977) para Los Tuxtlas, los árboles pioneros presentan un aporte estructural bajo, en relación a especies arbóreas persistentes de los diferentes estratos del dosel. Dentro de los claros este aporte varía, por ejemplo, para el valor de dominancia entre un 10 y un 50%, dependiendo de la edad sucesional de los mismos y de otros factores ambientales favorables a la colonización por los pioneros (Hartshorn, 1978; Martínez-Ramos, 1980).

Al abrirse el dosel de la selva el microclima al nivel del suelo cambia totalmente, y se ha visto que la radiación directa y los cambios de temperatura activan la germinación de las semillas de especies pioneras que se encuentran en el suelo de la selva (Vázquez-Yanes, 1976). Una vez establecidas, las plántulas de estas especies son heliófilas con altos puntos de compensación de luz y altas tasas fotosintéticas máximas (Bazzaz y Pickett, 1980). Varios autores han medido la tasa fotosintética de Cecropia obteniendo un amplio rango de valores de saturación de luz, pero siempre superiores a los de especies tolerantes a la sombra. En promedio, las tasas fotosintéticas y de respiración para los pioneros son de 14.1 y 2.0 moles de $\text{CO}_2/\text{cm}^2\text{hr}$ respectivamente. Dos veces mayores que las tasas promedio registradas para los árboles del dosel superior y 5 y 6 veces superiores a aquellas de las plantas del sotobosque (Lugo, 1970; Stephens y Waggoner, 1970; citados en Bazzaz y Pickett, 1980).

La mayor radiación solar de los claros se asocia a una menor disponibilidad de agua. Hasta ahora no se ha investigado la relación entre el potencial hídrico foliar y las tasas fotosintéticas. Las especies pioneras presentan vasos mayores y de menor resistencia al movimiento del agua que las especies

persistentes. Sin embargo, no se sabe si ésta característica es producto sólo de la baja densidad de las maderas de los pioneros o si es una característica adaptativa a condiciones de baja disponibilidad de agua en las zonas abiertas (Bazzaz y Pickett, 1980).

La acumulación de leño con alto contenido de agua y bajo costo energético, así como las elevadas tasas fotosintéticas de los pioneros se traducen en altas tasas de crecimiento en diámetro y altura (Vázquez-Yanes, 1980). El máximo incremento anual en altura registrado es de 7 m para juveniles de Trema micrantha en Panamá (Brokaw, en prensa). Este mismo autor registró incrementos máximos en altura de 4.9 y 2.5 m al año para Cecropia insignis y Miconia argentea, respectivamente. En general (ver también apartado sobre crecimiento de este capítulo), los pioneros presentan tasas de crecimiento entre 2 y 5 veces mayores que las de especies persistentes y su crecimiento es continuo y no intermitente como el de muchas especies que crecen en las fases maduras (sensu Whitmore, 1975).

El acelerado crecimiento de los pioneros se asocia, además, con la rápida acumulación de nutrientes. Se ha visto que la concentración de nutrientes es mayor en tejidos en crecimiento activo de especies secundarias que en aquellos de especies persistentes (Golley et al., 1975; citado en Bazzaz y Pickett, 1980).

En relación a esto se ha planteado que la sobrevivencia y crecimiento de los pioneros puede ser afectada por la competencia de la toma de nutrientes del suelo (Whitmore, 1975). Más aún, mientras que la mayoría de las especies de selva madura presentan asociación con micorrizas que les facilita la toma de nutrientes de suelo, las pioneras carecen de esta asociación. Janos (1980) plantea que esto se debe probablemente al grado de perturbación de la rizosfera en los sitios de establecimiento de las pioneras.

La forma de crecimiento de los pioneros también es peculiar. En su etapa juvenil captan la luz con un tronco monopó-

dico y pocas hojas megáfilas, desarrollando después ramas ortótropas que forman una amplia capa convexa de hojas que no se traslapan (Brüning, 1977; Ashton, 1978; Hallé, et al., 1978).

Asociada a la rápida tasa de crecimiento de los árboles pioneros está una temprana edad de maduración. Por ejemplo, Carica papaya puede alcanzar su primer evento reproductivo a los 8 meses de germinar en la selva de Los Tuxtlas. En la misma selva Heliconia appendiculata y la misma Cecropia obtusifolia maduran entre los 2 y 5 años de edad (Martínez-Ramos, 1985). Además, estas especies se caracterizan por producir cosechas de semillas copiosas con una dispersión amplia espacial y temporalmente durante un ciclo anual (Fleming, 1979; 1981; Vázquez-Yanes, 1980; Whitmore, 1983). Muchas de estas especies tienen relación con frugívoros dispersores (Fleming, 1979; Fleming y Heithaus, 1981) y otras producen propágulos dispersados por el viento durante la época de secas (Martínez-Ramos, 1985).

La aparentemente elevada proporción de recursos que los pioneros dedican al crecimiento y reproducción puede tener relación con las longevidades relativamente cortas de estas especies (10-50 años, Martínez-Ramos et al., datos no publicados). Esto concuerda además con los altos niveles de herbivoría observados en estos árboles (Coley, 1982; citado en Martínez-Ramos 1985; Núñez-Farfán, 1985; Núñez-Farfán y Dirzo, 1985; De la Cruz y Dirzo, manuscrito). Se ha argumentado que estas especies escapan a los depredadores temporalmente (por ser efímeros e impredecibles al regenerarse en claros) y no por la inversión en compuestos secundarios de defensa (Hartshorn, 1978). Sin embargo, en muchas especies pioneras se encuentran relaciones mutualistas, generalmente con hormigas, que impiden el ataque de herbívoros y la competencia con otras especies (i.e. lianas y enredaderas). Los ejemplos más conocidos son el de Acacia cor-nigera y la hormiga Pseudomyrmex ferruginea (Janzen, 1967); y el del género Cecropia y las hormigas del género Azteca (Janzen, 1973; Downhower, 1975).

También se ha planteado que las semillas de estas especies tienen mecanismos de escape a depredadores (pequeñas y poco apetitosas) y por lo tanto pueden permanecer en el suelo por períodos prolongados (más de 3 años). Paralelamente a esto se han desarrollado en estas especies finos mecanismos de latencia que aseguran su germinación en condiciones adecuadas de crecimiento (Vázquez-Yanes, 1976).

IB. OBJETIVOS

Los objetivos de este primer capítulo son los siguientes:

1. Describir los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción de Cecropia obtusifolia.
2. Evaluar el efecto de algunas características y condiciones ambientales de los claros sobre dichos atributos demográficos.
3. Analizar la relación entre el ciclo de vida de la planta y el ciclo de regeneración natural de la selva.
4. Comparar la demografía de esta especie con la de aquellas de estrategias de regeneración contrastantes (i.e. tolerantes a la sombra y nómadas) que crecen en la misma selva de Los Tuxtlas.

IC. MATERIALES Y METODOS

Cecropia obtusifolia depende estrictamente de claros para germinar y por lo tanto su población se encuentra segregada espacialmente en grupos coetáneos que crecen en parches con distinta edad sucesional. Esto impide que se encuentren sitios pequeños con altas densidades de la especie, en donde se representen todas las etapas de su ciclo de vida y en donde se pueda llevar a cabo un estudio demográfico. En contraste, es necesario considerar grandes extensiones que abarquen todas las fases del mosaico de regeneración de la selva.

En este trabajo se estableció un sitio permanente rectangular de 100 m de ancho por 500 m de largo (Fig. 4). En diciembre de 1983 se marcaron 500 cuadros de 10x10 a lo largo de transectos en dirección E-W. En cada cuadro de 100 m² se localizaron y mapearon con un sistema de coordenadas, todos los individuos de C. obtusifolia mayores o iguales a 0.50 m de altura.

Se distinguieron 4 estadios para las plantas establecidas de esta especie: plántula, juvenil (I y II), prereproductivo y reproductivo o maduro (I, II, III y IV). Para los individuos pertenecientes a cada uno de estos estadios se siguieron programas de marcaje, observación y censo particulares:

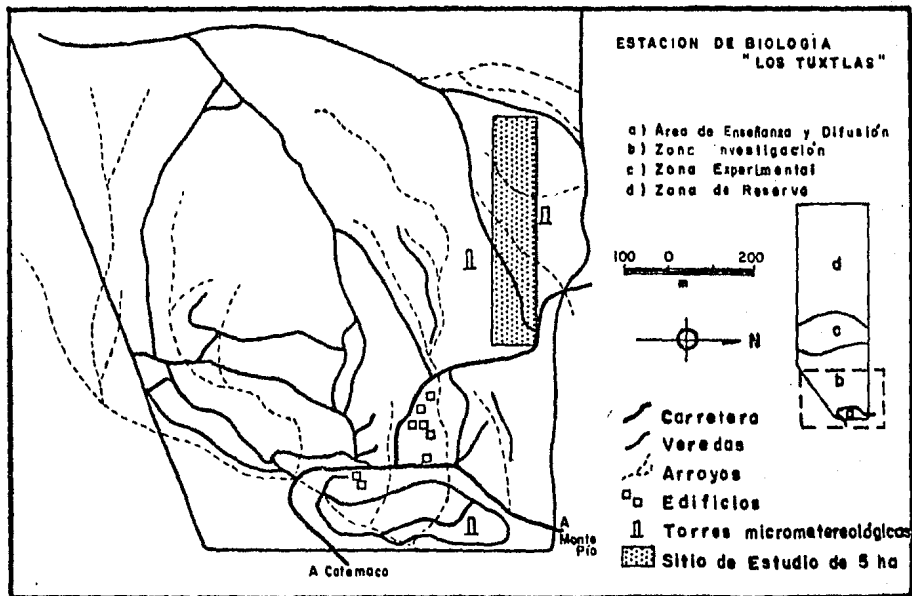


Figura 4. Localización del SITIO DE ESTUDIO DE 5 ha. en la Estación de Biología Tropical de "Los Tuxtlas". (Modificado de Estrada y Trejo, 1980).

Plántulas: Esta etapa se consideró a partir de la emergencia hasta una altura de 0.5 m. Esta altura coincide con el inicio de la lobulación de las hojas que en las plántulas son enteras y lanceoladas. En septiembre de 1983 en un claro de alrededor de un año o menos de edad se establecieron aleatoriamente 6 (25x25 cm) cuadros permanentes de observación en 6 manchones de plántulas de la especie (2 de alta, 2 de media y 2 de baja densidad). Cada cuadro se delimitó con 4 varillas clavadas en el piso o en el tronco en cuyos ángulos interiores corra un cuadro removible con cuadrícula de 2.5 cm². Las plántulas se rodearon con un alambre fino de cobre amarrado a un alfiler clavado cerca de la plántula con el número de registro de la misma. Se hicieron censos mensuales tomando datos de altura total, (al mm más cercano), número de hojas y presencia de cotiledones, sobrevivencia y nuevos reclutamientos. Los censos se continuaron hasta marzo de 1984.

Juveniles: Todos los individuos mayores de 0.5 m de altura del tallo aún no ramificado (con una sola punta) se agruparon en esta categoría, que a su vez fue subdividida en dos: individuos de 0.5 m a 1 m de altura (Juveniles I) e individuos de 1 a 5 m (Juveniles II). Durante el primer censo general (diciembre, 1983) todos los juveniles presentes en las 5 ha se etiquetaron con una numeración progresiva. Con un vernier estándar de plástico se les midió el diámetro (al mm más cercano) a 1.3 m de altura 0 a 10 cm por debajo de la yema apical en aquellos menores a esta altura. En 3 puntos de contacto del vernier sobre el tallo se colocaron marcas con pintura vinílica. La altura se midió con una cinta y/o con la ayuda de una varilla de aluminio de 3 m, colocando una marca justo por debajo de la yema apical de los individuos menores o iguales a 2 m de altura. Se contó el número total de hojas y se anotó la presencia o ausencia de hormigas. Se recensaron a los 4, 7 y 12 meses de la primera medición; se registraron las posibles causas de muerte, el crecimiento y la sobrevivencia.

El 19 de noviembre de 1984 se tomó una marcha del flujo

lumínico incidiendo sobre 25 individuos juveniles de Cecropia: 13 recién muertos (≤ 1 mes) y 12 vivos distribuidos indistintamente en dos claros diferentes. Se numeraron progresivamente los individuos y se hicieron recorridos del 10. al 250. y del 250. al 10. sucesivamente desde las 7:30 A.M. hasta las 3.15 P.M. Para cada medición se colocó horizontalmente un sensor Quantum Li-Cor (Li-1905) sensible a radiación fotosintéticamente activa (RFA:400-700 nm), conectado a un cuántómetro Li-Cor (Li-185A), justo por encima de cada individuo vivo o muerto en pie. Para los individuos muertos y caídos la medición se tomó en el punto de localización correspondiente a la altura registrada para cada individuo inmediatamente antes de su muerte. En todos los casos la lectura se tomaba hasta que la aguja del cuántómetro se estabilizaba.

Prereproductivos y reproductivos: En ambas categorías se incluyeron a los individuos ramificados (con más de una punta). La primera abarcó individuos aún sin estructuras reproductivas que siempre tuvieron troncos con diámetros menores o iguales a 10 cm y la segunda se constituyó de todos los reproductivos separados en 4 subcategorías de 10 cm de diámetro cada una (MI: 10.1-20; MII:20.1-30; MIII:30.1-40 y MIV:40.1-50). Se etiquetaron con numeración progresiva en diciembre 1983 y se tomaron medidas de altura con un clinómetro; y de diámetro (al mm más cercano) con un vernier grande de madera y aluminio marcando con pintura en los puntos de la medición. Para cada planta se obtuvo una estimación del área foliar tomando el número total de puntas (verticilo terminal de hojas, ver descripción de la especie) y de hojas en 5 puntas tomadas arbitrariamente. Se recensaron a los 7 y 12 meses de la primera medición. Si bien se obtuvo una estimación del área foliar total a partir del promedio de área foliar para 57 hojas colectadas, en las correlaciones se utilizó el número de hojas y puntas como estimadores de la misma.

Se obtuvo un índice de cobertura por encima de las copas de los árboles de Cecropia calculado para cada individuo con

el número de copas de otros árboles que cubrieran el 50% o más de la copa del mismo. También se anotó el número de copas contiguas de otros individuos de la especie. Mensualmente a partir de febrero de 1984 y desde la copa de un árbol vecino, se contó el número de yemas y de racimos (inflorescencias maduras y seniles para los machos e infrutescencias inmaduras y maduras para las hembras) en los 70 árboles reproductivos (28 machos y 42 hembras). En un individuo de cada sexo se marcaron y observaron mensualmente durante medio año todas las hojas, yemas, flores y/o frutos de 10 ramas elegidas al azar, para estimar la tasa de producción, maduración y recambio de las distintas estructuras.

Se asignó a cada individuo la edad sucesional del sitio en donde se encontraba creciendo, ya que la germinación de C. obtusifolia coincide con la formación del claro. A su vez, los sitios fueron fechados con la ayuda de Astrocaryum mexicanum Liebm. tal y como se describe por Martínez-Ramos (1985) y Martínez-Ramos et al. (en prep.).

Para estimar el número de semillas por individuo se colectaron 195 infrutescencias, pertenecientes a 11 individuos de distintas edades. Las infrutescencias se midieron (largo total) y se secaron en un horno a 80°C durante 2 días para tomar el peso seco de cada una. Se contó el número de semillas en una fracción de peso conocido de cada infrutescencia y se extrapoló al peso total para obtener el total de semillas por infrutescencia para individuos de las diferentes categorías de tamaño diamétrico. Estos datos se sometieron a un análisis de varianza y de comparación múltiple de medias (cf. tabla 16). Se encontró que solo el promedio de semillas por infrutescencia de los árboles hembras maduros más jóvenes difiere significativamente de aquel del resto de las categorías. Entonces para las hembras de 10-20 cm de diámetro se utilizó el promedio de semillas/infrutescencia obtenida para aquellos colectados de hembras de este tamaño; y el número de semillas de las infrutescencias colectadas de las hembras mayores (20-50 cm diámetro) se promediaron para

obtener un valor común. Para estimar el número de semillas potencialmente producido (sin considerar la caída prematura de las yemas florales) por hembra, se multiplicó el número de semillas/infrutescencia por el número promedio de infrutescencias/racimo y éste a su vez por el total de yemas florales producidas/hembra/año.

10. RESULTADOS

1. Estructura de la Población

Cecropia obtusifolia presentó una densidad de individuos (>50 cm de altura) por ha de 28.2, con un 50% de individuos reproductivos y el otro 50% de individuos inmaduros (tabla 3). Su distribución espacial resultó claramente agregada (Fig. 5). Para los individuos no reproductivos se encontró mayor agregación que para los reproductivos y al considerar a los machos y a las hembras por separado se obtuvo un patrón aleatorio. Este patrón refleja la distribución espacial de los parches de regeneración de C. obtusifolia más que aquella de los machos y hembras, ya que en muchos casos sólo se encontró un individuo de cada sexo por parche (tabla 3). Machos y hembras no se encontraron asociados entre sí ($\chi^2=1.04$; $P<0.1$).

Se encontró una proporción sexual de 1.5 hembras por cada macho, lo que usando una prueba de "G" (Sokal y Rohlf, 1969) ($G=4.03$) resulta significativamente distinta de una relación 1:1 ($P<0.05$).

La fig. 6 muestra la estructura de tamaños por diámetros y alturas troncales y por área foliar (número de puntas y hojas), además de la estructura por edades de la población. En todas ellas se advierte una buena regeneración (preponderancia de categorías inferiores), siendo la distribución diamétrica una típica de la forma "J" invertida. En las distribuciones de tamaño (altura y diámetro principalmente) y edad se nota la preponderancia numérica de una de las categorías intermedias de reproductivos (11-14 años). Esto puede indicar una época de mayor

Tabla 3. Densidad y distribución horizontal de *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. El índice de distribución de Clark & Evans (1954) se basa en distancias al vecino más cercano. Valores menores a 1 indican agregación, iguales a 1 aleatoriedad y mayores a 1 uniformidad. La significancia del índice se obtuvo mediante una prueba de "z" (Poole, 1974). (* $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$).

ESTADIO	DENSIDAD (ind. ha ⁻¹)	INDICE CLARK&EVANS
POBLACION TOTAL (> 0.5 m altura)	28.2	0.5073 ***
NO REPRODUCTIVOS	14.2	0.2008 ***
JUVENILES I	4.8	—
JUVENILES II	6.2	—
PREREPRODUCTIVOS	3.2	—
REPRODUCTIVOS	14.0	0.7720 **
HEMBRAS	8.4	0.9340 *
MACHOS	5.6	0.9627 *



Figura 5. Distribución de individuos de *Cecropia obtusifolia* en sitio de 5 ha de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. (○) individuos no ramificados >50 cm de altura; (△) individuos ramificados no reproductivos; (●) hembras; (■) machos.

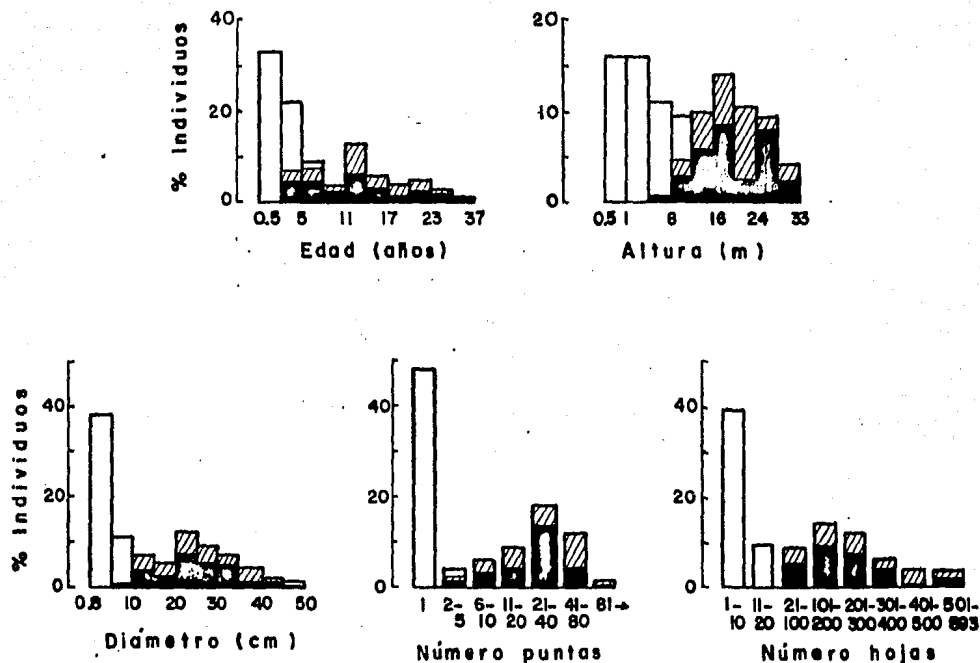


Figura 6. Estructura poblacional de *C. obtusifolia* para 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. (N=141). (□) No reproductivos (N=71); (■) Hembras (N=42); (▨) Machos (N=28).

reclutamiento de la especie, posiblemente debido a la mayor disponibilidad de claros en esos años ($\sim 1971-1974$). En el caso de las ramas y hojas se pueden presentar mayores variaciones dependiendo de las condiciones medioambientales en que crecen los individuos en diferentes momentos. La primera ramificación coincide en un lapso de 3 años (de los 2 a los 5 años de edad) con la primera reproducción, que ocurre cuando los individuos alcanzan una talla de 4 a 12 m de altura y de 5 a 10 cm de diámetro. Una proporción muy pequeña de individuos se encuentran en la categoría de máxima área foliar (más de 80 puntas) y cerca de 50% de los reproductivos tienen entre 20 y 80 ramas, que corresponden a 100-300 hojas en promedio.

Aplicando pruebas de Kolmogorov-Smirnov (Siege), 1980), no se encontró diferencia significativa entre machos y hembras para las distribuciones anteriores, aunque aparentemente las hembras pueden alcanzar longevidades mayores (> 26 años) (ver fig. 6). La "dmax." para la comparación de las distribuciones por altura, número de puntas y número de hojas (19, 20 y 21 respectivamente; $P \leq 0.1$) fue mucho mayor que aquella para la comparación por diámetro y edad (9 y 11 respectivamente; $P > 0.1$).

2. Sobrevivencia

Las mayores probabilidades de mortalidad se concentran en los primeros estadios (plántula-Juvenil II) y aparentemente se asocian a causas físicas, principalmente carencia de luz, traumas físicos por caída de ramas y daños por movimiento del sustrato de enraizamiento (pudrición o movimiento del tronco o ramas).

En la etapa previa a la reproducción sigue habiendo un 11% de muertes, pero una vez que maduran los árboles, la sobrevivencia es casi del 100%. Esta disminuye nuevamente en los estadios mayores en que los árboles mueren aparentemente por senilidad (tabla 4).

2.1 Plántulas

En los primeros meses de desarrollo de las plántulas se registran las máximas probabilidades de muerte de todas las etapas

Tabla 4. Probabilidad anual de mortalidad de los individuos de diferentes estadios de Cecropia obtusifolia en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas, entre diciembre, 1983 y diciembre, 1984. Se reporta el porcentaje de individuos muertos bajo las distintas causas de mortalidad: 11 caída de ramas encima, 12 movimiento del sustrato, 2 falta de luz, 3 senectud, 4 desconocida.

ESTADIO	N	Edad** (años)	PROBABIL. MUERTE	CAUSA MUERTE				
				11	12	2	3	4
PLANTULA	131	<0.5	0.999*	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
JUVENIL I	24	<1	0.792	15.8	0.0	78.9	0.0	5.3
JUVENIL II	29	1-4	0.655	5.3	36.8	52.6	0.0	5.3
PREREPRODUCTIVOS	18	1-9	0.111	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0
MADUROS I	20	3-17	0.000	—	—	—	—	—
MADUROS II	29	7-24	0.034	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0
MADUROS III	16	10-36	0.062	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0
MADUROS IV	5	16-37	0.200	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0

* Al cabo de 167 días se murieron todas las plántulas marcadas inicialmente.

** De los parches en que crecen los individuos de Cecropia.

establecidas de C. obtusifolia (casi del 100%). La muerte de las plántulas se origina, aparentemente por una combinación de causas, principalmente de carácter físico, asociadas al débil sistema radicular de las plántulas recién establecidas. En los 6 sitios permanentes la mayoría de las plántulas (70%) se encontraban establecidas sobre troncos caídos y muchas de ellas murieron cuando en el proceso de descomposición de los mismos, se empezó a desgajar la corteza del árbol. La muerte de las últimas plántulas coincidió además con el inicio de la época de secas y aparentemente la falta de agua marchitó a las últimas sobrevivientes. Es importante considerar entonces la época de establecimiento de las diferentes cohortes dentro de un mismo año, ya que ésta probablemente afecta la dinámica de los primeros estadios de desarrollo de C. obtusifolia.

Otro factor que influye en la sobrevivencia de estas etapas es el tamaño del claro en el cual se establecen las plántulas. Parece que el tamaño de claro mínimo para que las plántulas de esta especie puedan sobrevivir es de alrededor de 100 m^2 . A partir de este tamaño, la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas al año de haberse establecido aumenta al incrementarse la superficie del sitio abierto (fig. 7).

Todas las plántulas establecidas dentro de un período de un mes se consideraron de la misma cohorte. Para la cohorte de septiembre (mes 2º) de 1983 hay una tendencia clara de mayor probabilidad de sobrevivencia a mayor tamaño y número de hojas (tabla 5). A los 69 días únicamente los individuos menores a 1 cm de altura y con 0-1 hojas en el primer mes de la emergencia presentan sobrevivencias significativamente menores al resto. A los 167 días se agrupan 3 y 4 categorías para la altura y el número de hojas respectivamente, con una probabilidad de sobrevivencia menor a la del resto de los individuos (tabla 5). Ahora bien, la jerarquía de tamaños puede deberse a pequeñas diferencias en el tiempo de establecimiento dentro del mismo mes, a diferencias de micrositio o a diferencias genéticas o de recursos maternas (p. ej. tamaño de la semilla).

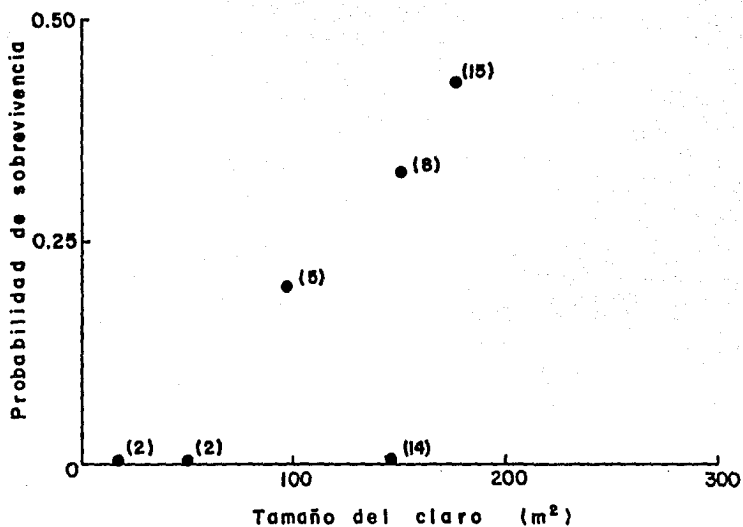


Figura 7. Probabilidad de sobrevivencia de plántulas de *C. obtusifolia* en 5 claros de la selva de Los Tuxtlas, durante el primer año de establecimiento (1983-1984), como función del tamaño del claro. Se reporta 'n' entre paréntesis para cada claro.

Tabla 5. Probabilidad de sobrevivencia para diferentes categorías de altura, número de hojas, número de cotiledones y tiempo de emergencia para las plántulas de *Cecropia obtusifolia* de la cohorte de septiembre de 1983. Se reportan los datos de los 6 sitios juntos. Se muestra el valor de G para las probabilidades de sobrevivencia en cada caso (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$). Las líneas continuas unen probabilidades estadísticamente ($p > 0.05$) iguales en una prueba a posteriori por STP (Sokal y Rohlf, 1969).

CATEGORIAS DE:	PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA AL DIA:		
	N	69	167
ALTURA (cm)			
<1.0	27	0.07	0.00
1.1-2.0	49	0.25	0.02
2.1-3.0	14	0.36	0.00
3.1-4.0	7	0.29	0.14
4.1-5.0	4	0.25	0.25
		G=8.7134*	G=4.0104*
NUMERO DE HOJAS			
0	13	0.00	0.00
1	1	0.00	0.00
2	40	0.25	0.00
3	27	0.22	0.04
4	14	0.29	0.07
>4	6	0.33	0.17
		G=7.8952*	G=7.6096**
COTILEDONES			
0	2	0.00	0.00
1	5	0.40	0.00
2	94	0.21	0.03
		G=0.1914 NS	
MES DE EMERGENCIA			
1°	101	0.22	0.03
2°	20	0.35	0.10
3°	12	0.42	0.08
4°	3	-	0.00
		G=3.1324 NS	G=0.1804 NS

El 70% de las plántulas pierden ambos cotiledones a los 2 meses de haber emergido y aparentemente aquellas que conservan ambos cotiledones durante el primer mes tienen mayores probabilidades de sobrevivir que las que pierden uno o ambos de ellos durante este período, pero las diferencias no son significativas (tabla 5). Los datos para analizar la probabilidad de sobrevivencia de las distintas cohortes en un mismo claro no son suficientes.

2.2 Juveniles, pre-reproductivos y reproductivos

En C. obtusifolia la luz parece ser un factor importante que influye en la sobrevivencia de los juveniles. Se encontró una asociación entre la cantidad de luz y la probabilidad de muerte para 25 individuos (Fig. 8). En promedio, la luz (RFA) que llegaba a individuos que permanecieron vivos de Diciembre 1983 a Diciembre 1984, para cada hora del día fue siempre mayor que para los que murieron en este mismo período. Sin embargo, este factor no parece tener la misma importancia en los individuos ya ramificados. El 88% de ellos se encontraron totalmente expuestos a la luz, indicando que después de pasar cierta altura (5-10 m) la luz deja de ser un factor limitante (tabla 6). No se encontró además relación entre el índice de cobertura y la probabilidad de muerte de los reproductivos, ya que todos los árboles de Cecropia que murieron tuvieron un índice de cero. El porcentaje de árboles maduros de Cecropia maduros con copas contiguas de la misma especie es mayor (tabla 6). Sin embargo, los muertos registrados también pertenecieron a la categoría de cero copas contiguas. Es necesario hacer análisis más detallados y tener mayor número de años de observación para poder establecer las causas de mortalidad en los adultos.

En la tabla 7 se resumen las probabilidades de sobrevivencia para diferentes categorías de edad, tamaño y área foliar. En general, a mayor tamaño (diámetro, altura y área foliar) hay mayor sobrevivencia. Lo mismo sucede para la edad. Sin embargo, hay que hacer notar que mientras que los individuos que murieron pertenecían a las últimas categorías de diámetro y altura

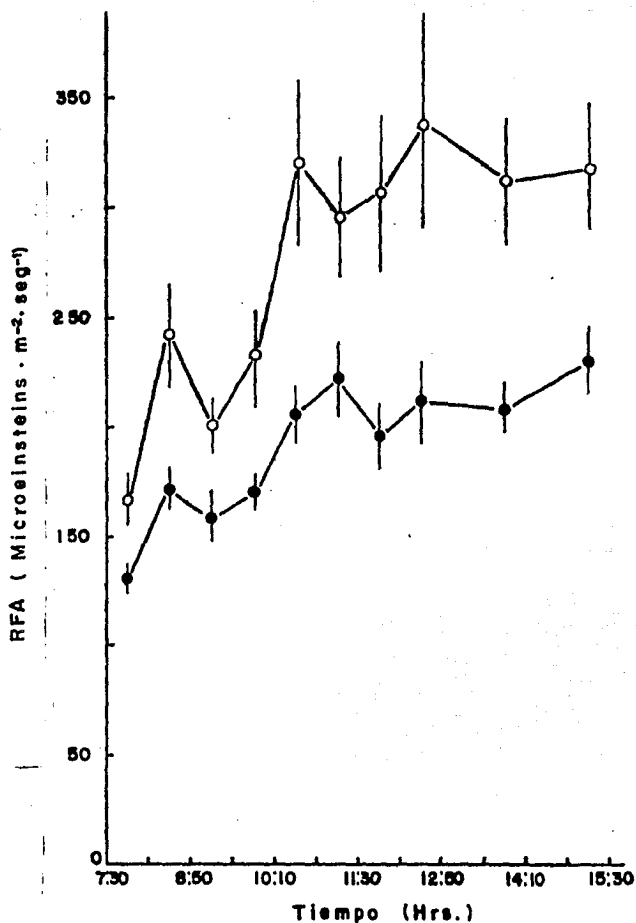


Figura 8. Radiación fotosintéticamente activa que llega a individuos juveniles de *C. obtusifolia* que permanecieron vivos durante Diciembre, 1983-Diciembre, 1984, (o) (n=12) y que murieron en el transcurso del mismo período (●) (n=13). Se reporta el promedio y el error estándar para cada tiempo de lectura.

Tabla 6. Número de árboles de *Cecropia obtusifolia* maduros con distinto número de copas contiguas de la misma especie y de copas superpuestas de cualquier especie. Entre paréntesis se reporta el porcentaje del total de árboles registrados.

NUMERO DE COPAS CONTIGUAS DE <i>Cecropia obtusifolia</i>				NUMERO DE COPAS DE OTRAS ESPECIES CUBRIENDO EL 50% O MAS DE LA COPA DE <i>Cecropia obtusifolia</i>			
0	1	2	3	0	1	2	3
25 (69.4)	7 (19.4)	1 (2.8)	3 (8.3)	32 (88.9)	4 (11.1)	0 -	0 -

Tabla 7. Probabilidad de sobrevivencia para diferentes categorías de tamaño (altura, diámetro, número de puntas y de hojas) y edad en *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. Se muestra el valor de G (**p<0.005) para las probabilidades de sobrevivencia. Las líneas continuas unen valores estadísticamente iguales (p>0.05) en una prueba a posteriori por STP (Sokal y Rohlf, 1969).

CATEGORIAS DE:	N	PROBABILIDAD DE SOBREVIVENCIA	
EDAD (años)			
0.5 - 2	47	0.26	
3 - 4	19	0.26	
5 - 6	11	1.00	
7 - 10	18	0.94	
11 - 14	19	0.95	G=91.95**
15 - 18	10	0.90	
19 - 22	8	1.00	
23 - 26	7	0.86	
26 -	2	1.00	
ALTURA (m)			
0.51 - 1.0	24	0.19	
1.10 - 4.0	24	0.25	
4.10 - 8.0	17	0.94	G=78.61**
8.10-16.0	27	0.93	
16.10-34.0	31	0.97	
24.10-	18	0.89	
DIAMETRO (cm)			
< 5.0	34	0.30	
5.10-10.0	16	0.87	
10.10-15.0	11	1.00	G=262.14**
15.10-25.0	25	0.96	
25.10-35.0	24	1.00	
35.10-50.0	11	0.91	
NUMERO PUNTAS			
1	68	0.44	
2	3	0.33	
3- 5	3	1.00	G=202.51**
6- 10	9	1.00	
11- 40	39	0.92	
41- 99	19	1.00	
NUMERO HOJAS			
1- 5	29	0.25	
6- 10	27	0.44	
11- 20	14	0.86	
21- 60	5	1.00	G=349.34**
61-100	9	1.00	
101-200	19	0.95	
201-400	26	0.92	
401-	12	1.00	

(probabilidades de sobrevivencia < 1), no pertenecían a las categorías de mayor área foliar (número de puntas y hojas) (probabilidades de sobrevivencia = 1), aunque las diferencias no son significativas estadísticamente, es claro pues que los primeros estadíos son los más lábiles; pero dentro de cada uno de ellos hay variabilidad en cuanto a las probabilidades de sobrevivencia. Por ejemplo, en los juveniles y prereproductivos con 1 o 2 ramas la probabilidad de muerte es significativamente mayor a la de prereproductivos con mayor número de ramas. Lo mismo sucede con el número de hojas; dentro de la categoría de los juveniles prereproductivos ($\sim 1-20$ hojas) existe una tendencia a aumentar la probabilidad de sobrevivencia conforme aumenta el área foliar individual. La diferencia es además significativa entre la segunda y tercera categorías. Estos contrastes intraestadíos no son tan claros en la categorización por diámetro, altura y edad y sólo se diferencia claramente la baja probabilidad de sobrevivencia de los árboles menores de 4 años de edad (4 m de altura y 5 cm de diámetro) de aquella (~ 1) de los árboles mayores de esta edad.

3. Crecimiento

3.1 Plántulas

La tasa promedio de crecimiento en altura para las plántulas fue de 1.5 cm mensuales. En la figura 9 se comparan las tasas de crecimiento de tres cohortes sucesivas. Las plántulas de la primera cohorte crecieron significativamente más rápido que la segunda y la tercera, entre las que no hubo diferencia significativa.

Durante los primeros días de desarrollo se encontró una fuerte correlación entre el tamaño de la plántula y el número de hojas, misma que se pierde conforme avanza el desarrollo (tabla 8). Esto posiblemente se debe a que en un inicio el tamaño y el número de hojas están determinados en gran parte por la dotación de recursos maternos y conforme avanza el desarrollo, los factores medioambientales van teniendo una mayor influencia sobre el rendimiento de los individuos.

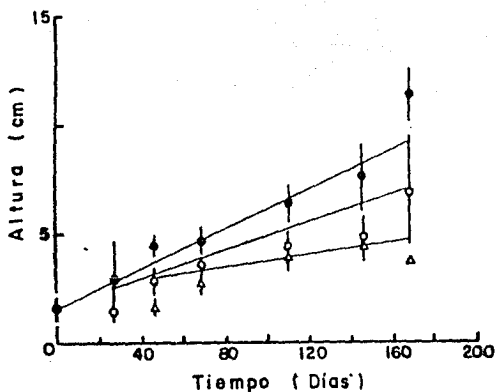


Figura 9. Crecimiento en altura de plántulas de *C. obtusifolia* de tres cohortes: (●) 30 septiembre, 1983 ($r^2=0.9200$; $p < 0.001$); (○) 27 noviembre, 1983 ($r^2=0.9074$; $p < 0.001$); (△) 15 diciembre, 1983 ($r=0.7125$; $p < 0.01$). Se reportan los promedios y errores estándar para cada tiempo. $b_1 = b_2 = b_3$; $p < 0.005$ con una prueba de "t" para comparación de pendientes (Zar, 1974). El día 0 corresponde al inicio de la la. corte.

3.2 Juveniles, prereproductivos y reproductivos

Una vez establecidas las plántulas y habiendo superado los 50 cm de altura, se inicia en C. obtusifolia un período de crecimiento en diámetro y altura muy acelerado, en el que se alcanzan tasas de crecimiento en altura hasta de 2 manuales entre los 1 y 4 años de edad (tabla 9). La tasa de crecimiento comienza a disminuir a los 4 o 5 años coincidiendo con una rápida expansión de la copa (figura 10). En esta misma figura es interesante notar además que el crecimiento en altura cesa antes que el crecimiento diametral. Una vez alcanzada una posición adecuada en el dosel continúa el engrosamiento del tronco. Así pues la planta invierte su energía durante los primeros años en una acelerada elongación apical y después la va derivando a la ramificación, formación de tejido fotosintético y reproductivo reflejándose en un engrosamiento del tronco. Sin embargo, hay que señalar que la superficie fotosintética por cada hoja de un individuo no ramificado es mayor ($\bar{x}=26.97.6 \pm 1023.5 \text{ cm}^2$; $n=20$) que aquella de un individuo ramificado ($\bar{x}=1140.9 \pm 334.8 \text{ cm}^2$; $n=37$). Esto puede compensar en los juveniles el relativamente bajo número de hojas por individuo.

Los datos de crecimiento en diámetro, tomados para el período de Diciembre 1983 a Diciembre 1984, no concuerdan totalmente con los predichos por los modelos de la figura 10 (ver tabla 11), basadas en la asignación de la edad a los árboles de C. obtusifolia utilizando a Astrocaryum mexicanum como indicador de edad de perturbación. La máxima tasa de crecimiento se registró en los individuos de 4 a 6 años (tabla 11). Sin embargo, para la mayoría de las categorías se registró una variación muy elevada (c.v.=40.0 hasta 185.6%). Es necesario considerar un mayor número de individuos y de años de registro para aminorar la variabilidad y detectar los posibles patrones existentes.

Se encontró una correlación significativa entre la velocidad de crecimiento de los juveniles y la cantidad de luz (RFA) que reciben (figura 11). Este factor determina, en parte, la capacidad de acumulación de biomasa en los primeros años de desa-

Tabla 9. Tasa de crecimiento en diámetro de los diferentes estadios en *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas.

ESTADIO	N	TASA DE CRECIMIENTO (DIC, 1983--DIC, 1984)	
		ALTURA ($\bar{X} \pm S$; cm año ⁻¹)	DIAMETRO ($\bar{X} \pm S$; cm año ⁻¹)
JUVENIL I	5	52.5 ± 70.3	0.43 ± 0.26
JUVENIL II	10	90.5 ± 95.9	1.63 ± 3.21
PREREPRODUC.	15	187.0 ± 108.5	1.64 ± 1.02
REPRODUC. I	20	—	1.83 ± 1.45
REPRODUC. II	25	—	1.07 ± 0.94
REPRODUC. III	15	—	0.55 ± 0.41
REPRODUC. IV	4	—	0.53 ± 0.63

* Representa el número de individuos que quedaron vivos de cada estadio después de un año de haberse marcado.

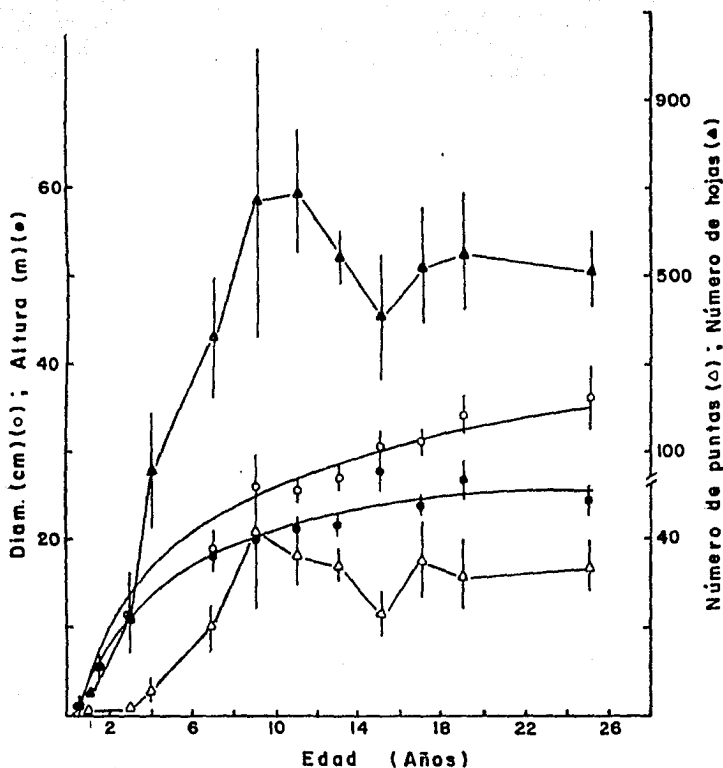


Figura 10. Crecimiento de *C. obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas ($n=141$). Se reportan los promedios y los errores estándar para los individuos agrupados en categorías de edad de dos años. Diámetro (o) ($DIAM=3.85 + 9.7 \ln edad$; $r^2=0.960$, $p < 0.001$); Altura (●) ($ALTU=4.8 + 7.0 \ln edad$; $r^2=0.946$, $p < 0.001$); número de hojas (▲) número de puntas (Δ)

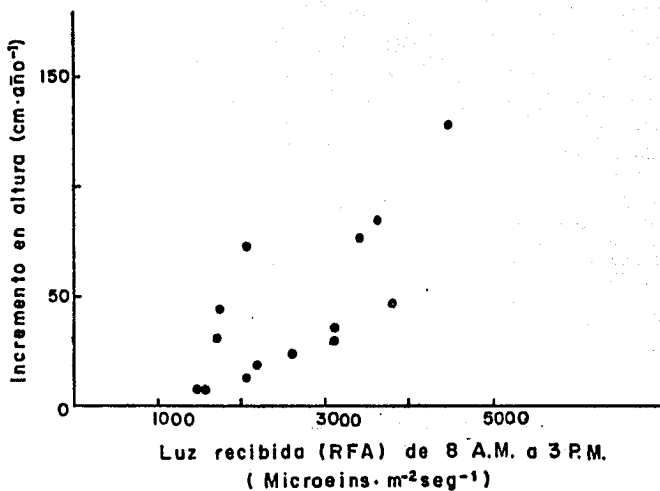


Figura 11. Relación de la tasa de crecimiento en altura y la luz (RFA) que llega a individuos (un día de 8 A.M. a 15.00 pm) juveniles de *C. obtusifolia* en la selva de Los Tuxtias. ($r=0,7005$, $r^2=0,4907$; $p < 0,01$; $N=14$).

rollo de esta especie. Al comparar las tasas de crecimiento de los individuos en claros de distinto tamaño se observa también una tendencia a mayor incremento anual (tanto en altura como en diámetro) conforme aumenta el tamaño del claro. Las máximas tasas registradas son para claros de 150 m² y 200 m². Sin embargo, hay una alta variabilidad individual (ver por ejemplo para claro de 200 m² con 9 individuos un coeficiente de variación del 77%). También hay que hacer notar que los individuos establecidos en sitios sucesionales presentan tasas de crecimiento bastante altas, aunque con variabilidad también muy elevada (tabla 10).

En la tabla 11 se concentran los valores de crecimiento dimetral para diferentes categorías de edad, tamaño y área foliar. En todos los casos, los individuos más pequeños y menos vigorosos presentan las menores tasas de crecimiento y la mayor variación. Sin embargo, el crecimiento de los individuos con una sola rama no es el menor, presentando además una variabilidad muy alta. Esto puede indicar, por un lado, un alto grado de impredecibilidad medioambiental para los individuos con una sola rama, y por otro una asociación de dicha varianza con el amplio rango de número de hojas (0-22) que presentan. La tasa de crecimiento aumenta bruscamente al pasar a la segunda categoría de tamaño y/o foliar. En todos los casos, menos en el de número de ramas, la máxima varianza se presenta entre los individuos de esta categoría. Los altos coeficientes de variación en muchas categorías es tán asociadas a números muy pequeños de individuos (< 5). Sin embargo en algunos casos hay un coeficiente de variación de más del 200% con un considerable número de individuos (>10), reflejando en estos casos el grado de variabilidad real. En la etapa del desarrollo de 1 a 5 m de altura, 1 a 5 cm de diámetro y 6 a 10 hojas se encuentran las máximas varianzas individuales. Estas pueden atribuirse a que dicha etapa coincide con el proceso de clausura del claro por el crecimiento de las plantas produciéndose un ambiente altamente heterogéneo en cuanto a disponibilidad de luz.

Existe una fuerte correlación entre todas las características vegetativas. En general el diámetro explica una mayor propor

Tabla 10. Crecimiento de juveniles de *Cecropia obtusifolia* en claros de distinto tamaño y en sitios sucesionales de la selva de Los Tuxtlas.

SUPERFICIE DEL CLARO (m ²)	EDAD (años)	INCREMENTO ANUAL EN:		N
		ALTURA (m; $\bar{x} \pm s$)	DIAMETRO (cm; $\bar{x} \pm s$)	
Sucesional Claros	> 4	1.28 \pm 0.92	1.78 \pm 1.29	8
100	1	0.60 \pm 0.42	1.16 \pm 0.70	2
125	1	0.75 \pm 0.68	0.88 \pm 0.81	6
150	1-2	2.84 \pm 0.38	3.34 \pm 0.20	3
200	3-4	1.05 \pm 0.81	1.01 \pm 0.63	9

Tabla 11. Tasa de crecimiento en diámetro para diferentes categorías de edad, altura, diámetro, número de ramas y hojas para *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas (DIC, 1983--DIC, 1984).

CATEGORÍAS DE:	N°	TASA DE CRECIMIENTO (cm año ⁻¹)	
		$\bar{x} \pm s$	C.V. %
EDAD (años)			
0 - 2	12	1.60 [±] 2.97 (5.51)**	185.6
2 - 4	14	1.45 [±] 1.05 (3.08)	72.4
4 - 6	11	2.46 [±] 1.47 (1.80)	59.8
6 - 10	17	1.21 [±] 0.99 (1.17)	81.8
10 - 14	18	1.01 [±] 0.90 (0.79)	89.1
14 - 18	9	0.63 [±] 0.61 (0.59)	96.8
18 - 22	8	0.76 [±] 0.53 (0.47)	69.7
22 - 26	6	0.25 [±] 0.23 (0.41)	92.0
> 26	2	0.70 [±] 0.28 (0.41)	40.0
ALTURA (m)			
0.5 - 1.0	5	0.43 [±] 0.26	60.5
1.1 - 5.0	10	1.63 [±] 3.21	196.9
5.1 - 10.0	15	1.67 [±] 1.04	62.2
10.1 - 15.0	15	1.67 [±] 1.51	90.4
15.1 - 20.0	24	1.41 [±] 1.17	83.0
20.1 - 25.0	16	0.71 [±] 0.47	66.2
25.1 - 30.0	8	0.58 [±] 0.56	94.7
30.1 -	3	0.43 [±] 0.23	53.5
DIÁMETRO (cm)			
0.1 - 1.0	3	0.52 [±] 0.50	156.3
1.1 - 5.0	13	1.42 [±] 2.81	200.0
5.1 - 10.0	13	2.01 [±] 1.27	60.0
10.1 - 20.0	19	1.73 [±] 1.31	75.7
20.1 - 30.0	30	1.04 [±] 0.92	88.5
30.1 - 40.0	15	0.55 [±] 0.41	74.5
40.1 - 50.0	4	0.52 [±] 0.63	121.2
Nº RAMAS			
1	29	1.45 [±] 2.01	138.6
2 - 5	4	1.74 [±] 1.96	112.6
6 - 10	9	1.75 [±] 1.51	87.5
11 - 20	12	1.79 [±] 1.30	72.6
21 - 40	24	0.85 [±] 0.83	97.6
41 - 80	17	0.70 [±] 0.46	65.7
81 - 98	2	0.71 [±] 0.71	100.0
Nº HOJAS			
0 - 5	4	0.54 [±] 0.44	81.5
6 - 10	12	1.43 [±] 2.95	206.3
11 - 20	11	1.64 [±] 0.95	57.9
21 - 40	3	1.60 [±] 1.65	103.1
41 - 80	6	1.97 [±] 1.82	92.4
81 - 160	15	1.74 [±] 1.35	77.6
161 - 320	27	0.90 [±] 0.94	104.4
321 - 640	14	0.72 [±] 0.49	68.1
641 -	3	1.00 [±] 0.37	37.0

* Representa el número de individuos que permanecieron vivos hasta diciembre de 1984.

** Valores predichos por el modelo de crecimiento (ver Fig. 10).

ción de la varianza en el resto de las características (altura y área foliar) que la altura. Dicha proporción es siempre superior al 70% (tabla 12). Por esta razón se hicieron análisis de regresión para ajustar modelos lineales a la relación del diámetro con el resto de las características vegetativas. En todos los casos el análisis de varianza es altamente significativo ($p > 0.0001$) (tabla 13). Sin embargo, en algunos casos hay problemas de autoregresión y del comportamiento de los residuos que requieren de análisis ulteriores. También existen diferencias en el grado de significancia de las regresiones entre machos y hembras para diferentes características. Esta puede ser la base para análisis más detallados sobre el dioicismo en esta especie, que se presentarán en trabajos futuros.

Por otro lado, se observa que existe una correlación muy significativa entre el tamaño (altura y diámetro) y la edad de los árboles de Cecropia estimada con la ayuda de Astrocaryum mexicanum. La correlación entre la edad y el área foliar (número de puntas y hojas) es también significativa pero estas características explican una menor proporción de la varianza en edad (63-68%) que el tamaño (71-77%) (tabla 12).

Finalmente, en la misma tabla 12 se observa que al aumentar la edad, tamaño y área foliar disminuye la tasa de crecimiento diamétrica de los árboles de Cecropia; pero la tasa de crecimiento en altura aumenta significativamente, excepto con respecto a la edad. Hay que tomar en cuenta, sin embargo, que el incremento en altura sólo se midió para los juveniles (notar N entre paréntesis), mientras que el crecimiento diamétrico se tomó para todos los individuos de la población que permanecieron vivos después de un año.

4. Reproducción

La edad a la primera reproducción en Cecropia obtusifolia es entre 2 y 3 años, que corresponde a un tamaño de 10 a 15 cm de diámetro. Aparentemente, machos y hembras maduran a la misma edad, sin embargo el árbol más pequeño en fructificación correspondió al sexo femenino (8.4 cm de diámetro y 11 m de altura).

Tabla 12. Correlación entre características vegetativas y entre éstas y la tasa de crecimiento en diámetro y altura para *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. Se reporta N entre paréntesis cuando éste es diferente de 141. Los incrementos en diámetro (INCR DIAM) y en altura (INCR ALTU) son de DIC, 1983 a DIC, 1984. (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.005$, **** $p < 0.001$, NS $p > 0.05$)

X	Y	r ²
DIAM	ALTU	0.8845 ****
DIAM	No. PUNTAS	0.7583 ****
DIAM	LG. No. PUNTAS	0.8800 ****
DIAM	No. HOJAS	0.7108 ****
DIAM	LG. No. HOJAS	0.8149 ****
DIAM	EDAD	0.7725 ****
DIAM	LG. EDAD	0.8035 ****
DIAM	INCR ALTU	0.3270 ****
ALTU	No. PUNTAS	0.6464 (32) ****
ALTU	LG. No. PUNTAS	0.8473 ****
ALTU	No. HOJAS	0.5909 ****
ALTU	LG. No. HOJAS	0.8214 ****
ALTU	EDAD	0.7149 ****
ALTU	LG. EDAD	0.8138 ****
ALTU	A. BASAL	0.7290 ****
ALTU	A. BASAL	0.7552 ****
ALTU	INCR ALTU	0.2340 (32) ***
A. BASAL	No. PUNTAS	0.7503 ****
A. BASAL	No. HOJAS	0.6927 ****
EDAD	No. PUNTAS	0.6796 ****
EDAD	No. HOJAS	0.6315 ****
No. PUNTAS	No. HOJAS	0.9590 ****
DIAM	INCR DIAM	-0.0679 (97) ***
ALTU	INCR DIAM	-0.0559 (97) **
No. PUNTAS	INCR DIAM	-0.0596 (97) **
No. HOJAS	INCR DIAM	-0.0366 (97) *
EDAD	INCR DIAM	-0.0929 (97) ****
INCR ALTU	INCR DIAM	-0.1343 (32) *
No. PUNTAS	INCR ALTU	0.2023 (32) ***
No. HOJAS	INCR ALTU	0.2617 (32) ****
EDAD	INCR ALTU	-0.0302 (32) NS
A. BASAL	INCR ALTU	0.2636 (32) ****

Tabla 13. Regresión lineal de diámetro contra características vegetativas para toda la población y para hembras y machos por separado. Se reporta el estadístico "F" de cociente de varianzas que en todos los casos es significativo ($p < 0.001$), el coeficiente de la regresión (B) y su error estándar (valor entre paréntesis), así como la constante de la regresión (A). Entre paréntesis en la parte superior se reportan los grados de libertad de la "F". (ALTU=altura; PUNT=no. de puntas; HOJAS= no. de hojas; LG ED=logaritmo de la edad; LG PU=logaritmo del número de puntas; LG HO=logaritmo del número de hojas.

Y	TODA POBLAC. (1,139)			HEMBRAS (1,40)			MACHOS (1,26)		
	F	B	A	F	B	A	F	B	A
ALTU	1064.04*	0.69 (0.021)	1.65	51.22*	0.53 (0.074)	6.57	44.55	0.50 (0.075)	6.70
PUNT	435.82	1.34 (0.064)	-3.55	67.94*	1.69 (0.205)	-13.76	29.07	1.72 (0.319)	-12.68
HOJAS	341.71	11.09 (0.630)	-28.20	47.41	11.69 (1.699)	-66.33	22.15?	15.41 (3.274)	-114.12
EDAD	471.83**	0.52 (0.024)	0.66	40.96	0.65 (0.101)	-2.23	22.51*	0.41 (0.009)	3.25
LG ED	568.76*	0.034 (0.001)	0.17	48.26?	0.02 (0.003)	0.52	25.48*	0.02 (0.003)	0.70
LG PU	1019.24*	0.051 (0.032)	-0.04	91.19	0.03 (0.003)	0.57	42.74	0.03 (0.005)	0.57
LG HO	612.07**	0.056 (0.002)	0.75	65.46	0.03 (0.003)	1.65	34.15	0.03 (0.005)	1.56

* Los residuos aumentan con respecto a Y

* Hay autoregresión ($p < 0$)

? Autoregresión incierta

Machos y hembras producen yemas florales axilares que maduran en racimos de 20 y 4 espádices cada uno, respectivamente. Estos miden entre 8 y 30 cm de longitud y pesan entre 2.5 y 7 g para las hembras.

Las características vegetativas que explican mayor proporción de la varianza en el número de yemas florales producidas son el número de puntas y de hojas en los machos; y, estas y el diámetro del tronco en las hembras (tabla 14). Lo mismo sucede con la producción de infrutescencias en ambos sexos (tabla 14). En esta misma tabla se advierte otra diferencia importante entre los sexos. Mientras que en los machos no existe una correlación significativa ($p > 0.05$) entre la altura y la producción de yemas e inflorescencias, en las hembras la correlación entre altura y número de yemas e infrutescencias (maduras e inmaduras) es significativa ($p < 0.001$), explicando más del 50% de su varianza.

Tanto en las hembras como en los machos hay una tendencia a un conflicto entre el crecimiento y la reproducción (tabla 14). Sin embargo, la correlación negativa entre el crecimiento diamétrico y la producción de inflorescencias maduras y frutos inmaduros en machos y hembras respectivamente, no es significativa para los primeros y sí para los segundos. Lo mismo sucede con la cantidad de flores seniles en los machos y de frutos maduros en las hembras (tabla 14).

La edad explica una pequeña, pero significativa proporción de la varianza en la producción de yemas, flores y/o frutos en ambos sexos (tabla 14). Finalmente en esta misma tabla se advierte que las relaciones del incremento diamétrico y total de infrutescencias (ó inflorescencias) inmaduras con el total de yemas producidas no son significativas al considerar machos y hembras juntas, pero sí lo son si se les toma por separado. Esto indica que el comportamiento de ambas relaciones difiere entre los sexos y éstas se cancelan al analizarse juntas.

La tasa de maduración de las yemas a flores es de menos de 26 días para los machos y de menos de 30 para las hembras. De

Tabla 14. Relación de características vegetativas y reproducción en *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. DIAM=diámetro; ALTU=altura; N°PUN=número de puntas; N°HOJ=número de hojas; A BAS=área basal; INC DIAM=incremento en diámetro; ΣYEM= total de yemas; ΣFI=total de infrutescencias inmaduras o inflorescencias para hembras y machos respectivamente; ΣFM=total de infrutescencias maduras o inflorescencias seniles para hembras y machos respectivamente (FEB, 1984 - FEB, 1985). Se reportan los coeficientes de correlación de Pearson para mostrar el sentido de la relación entre las variables (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, NS $p > 0.05$).

VARIABLES		HOMBRES + MACHOS (N=70)	MACHOS (N=28)	HOMBRES (N=42)
X	Y			
DIAM	ΣYEM	0.4800 ***	0.5630 **	0.7854 ***
ALTU	"	0.2493 *	0.1976 NS	0.7393 ***
N°PUN	"	0.6669 ***	0.8438 ***	0.8136 ***
N°HOJ	"	0.7285 ***	0.8296 ***	0.7782 ***
A BAS	"	0.4499 ***	0.5010 **	0.7640 ***
INC DIA	"	-0.2139 NS	-0.3391 **	-0.3825 *
EDAD	"	0.2914 **	0.3461 ***	0.5395 ***
ΣFI	"	0.1388 NS	0.9427 ***	0.9346 ***
ΣFM	"	0.2875 **	0.7163 ***	0.9048 ***
DIAM	ΣFI	0.5661 ***	0.5020 **	0.7908 ***
ALTU	"	0.4798 ***	0.0935 NS	0.6793 ***
A BAS	"	0.5508 ***	0.4522 *	0.7933 ***
N°PUN	"	0.5852 ***	0.7450 ***	0.8198 ***
N°HOJ	"	0.4837 ***	0.7237 ***	0.8169 ***
INC DIA	"	-0.2949 *	-0.2671 NS	-0.3473 *
EDAD	"	0.5695 ***	0.4420 *	0.6499 ***
ΣFM	"	0.9281 ***	0.8349 ***	0.9770 ***
DIAM	ΣFM	0.5741 ***	0.4050 *	0.7538 ***
ALTU	"	0.4263 ***	-0.0353 NS	0.6702 ***
A BAS	"	0.5637 ***	0.3856 *	0.7541 ***
N°PUN	"	0.6401 ***	0.6518 **	0.7758 ***
N°HOJ	"	0.5808 ***	0.6747 ***	0.7730 ***
INC DIA	"	-0.2489 *	-0.0725 NS	-0.3198 *
EDAD	"	0.5274 ***	0.2324 NS	0.6307 ***

* Esta cantidad no nos proporciona mucha información ya que representa únicamente el número de flores seniles de los machos que alcanzaron a registrarse antes de caer.

esta forma en censos espaciados en intervalos de un mes las yemas registradas en un mes no se vuelven a registrar al mes siguiente. El número total de yemas registrado en un año (la suma de todos los registros mensuales) resulta por lo tanto un buen estimador de la reproducción anual. Este puede estar ligeramente subestimado para los machos en que las yemas tienen mayor probabilidad de caer o madurar en el intervalo de un mes.

La reproducción (total de yemas producidas en un año) aumenta con el diámetro y la edad de los árboles, tanto en machos como en hembras. Sin embargo, el tamaño explica, en ambos sexos, una mayor proporción de la varianza en la reproducción de los árboles, que la edad (figura 12). Al analizar la gráfica de promedios para categorías de 5 cm de diámetro parece que el aumento en la reproducción con el tamaño es lineal en ambos sexos. Sin embargo, para el caso de los machos parece que la producción de yemas tiende a mantenerse constante o a disminuir, después de cierto tamaño y/o edad si se observan las gráficas de todos los individuos (figura 12a y b para los machos).

Se hicieron análisis de regresión lineal simple y múltiple para plantear un modelo de la reproducción en función del diámetro, el área foliar y la edad, que son las características vegetativas que mejor se correlacionaron con la reproducción (ver tabla 14). En ambos sexos el mejor predictor de la repro-ducción es el número de puntas; pero mientras que en las hembras el diámetro también es buen predictor, en los machos esta variable explica una proporción significativa pero mucho menor de la varianza en la producción de yemas (tabla 15). Otra diferencia importante entre machos y hembras es el grado de relación lineal entre la edad y la reproducción; mientras que en los primeros ésta no es significativa en las segundas sí lo es. En la misma tabla 15 se muestra que los modelos lineales múltiples no mejoran los ajustes. En todos los casos no hubo problemas de autoregresión (ver valores de Durbin-Watson) y los residuos no variaron con ningún patrón respecto a la \bar{y} estandarizada.

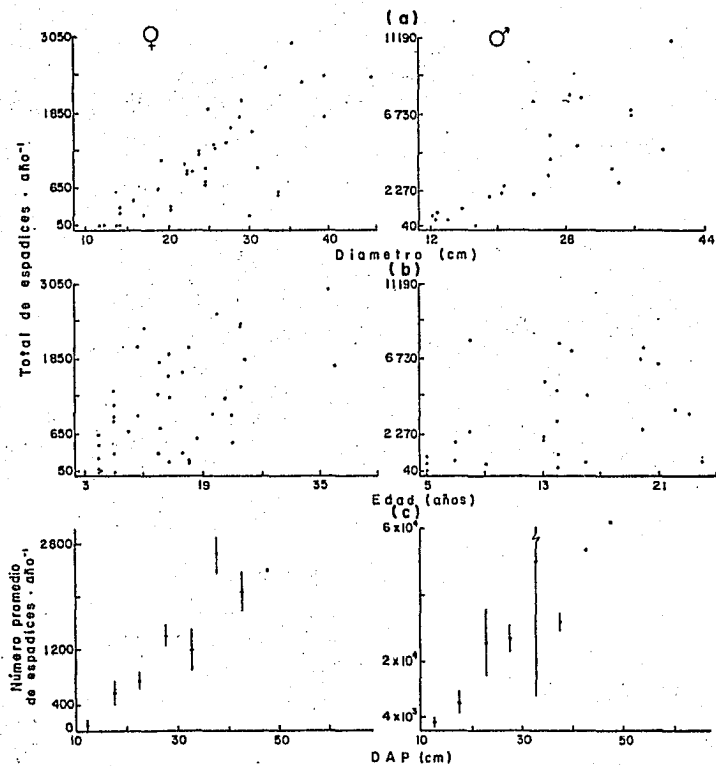


Figura 12. Reproducción de machos (n=28) y hembras (n=42) de *C. obtusifolia* en función de a) diámetro troncal; b) edad y c) Comportamiento promedio para categorías de 5 cm de diámetro; en este caso se reporta el promedio y un error estándar.

Tabla 15. Regresión lineal para el número total de yemas producidas por machos y hembras de *C. obtusifolia* en función de la edad y las características vegetativas. Se reporta el estadístico "F" del análisis de varianza y sus grados de libertad (g.l.); el coeficiente de la regresión (B) y su error estándar entre paréntesis; la constante de la regresión (A) y el estadístico de Durbin-Watson (d.w.). (**p<0.005, ***p<0.001, NS p>0.05).

X	Y	F	g.l.	B ± e. s.	A	d.w.
HEMBRAS						
DIAMETRO	YEMAS	64.418***	(1, 40)	17.792 (2.217)	-183.70	1.95011
Nº PUNTAS	"	78.329***	(1, 40)	8.654 (0.978)	1.52	1.85842
DIAMETRO	"	48.877***	(2, 39)	8.355 (3.182)	-108.47	1.79384
Nº PUNTAS	"			5.467 (1.494)		
DIAMETRO	"	25.123***	(4, 37)	6.691 (3.486)	-166.91	1.80024
ALTURA	"			6.408 (4.417)		
Nº PUNTAS	"			3.634 (3.565)		
Nº HOJAS	"			0.134 (0.425)		
EDAD	"	19.745***	(1, 40)	14.306 (0.575)	0.63	2.23546
MACHOS						
DIAMETRO	YEMAS	12.065**	(1, 26)	45.073 (12.976)	-268.08	1.66179
Nº PUNTAS	"	64.286***	(1, 26)	28.543 (3.560)	-1.13	2.40459
DIAMETRO	"	31.723***	(2, 25)	-84.967 (12.390)	126.99	2.40373
Nº PUNTAS	"			31.151 (5.245)		
DIAMETRO	"	16.679***	(4, 23)	17.310 (21.036)	359.104	2.58475
ALTURA	"			-40.601 (26.437)		
Nº PUNTAS	"			38.783 (19.902)		
Nº HOJAS	"			-1.198 (2.033)		
EDAD	"	4.662NS	(1, 26)	52.101 (24.129)	1.87	1.43972

El número promedio de espádice (potencilaes*) producidas por los individuos en cada categoría diamétrica es de 12 a 42 veces mayor en los machos que en las hembras. En general, para cada categoría diamétrica hay mayor variación en la producción de yemas en los machos que en las hembras.

Un análisis de varianza de un camino mostró diferencia significativa en el número promedio de semillas por infrutescencia entre las hembras de distinta categoría de tamaño. Una prueba a posteriori de comparación múltiple separó al promedio de los individuos más pequeños (MI) (tabla 16). No se pudo discernir si el promedio de MIII y MII provenía o no de la misma población. Probablemente, el promedio menor obtenido para MIII se deba a que las infrutescencias de una de las hembras estaba aún inmadura. Aumentando el tamaño de muestra se anularían este tipo de variaciones y creemos que se agruparían claramente los promedios de semillas para MII, MIII y MIV. Bajo esta consideración se calculó un promedio global para estas tres categorías ($\bar{x}+S= 4611.7+1041.8$) y para MI se dejó el promedio obtenido ($\bar{x}+S= 2727.3+994.8$). Con estos valores se obtuvo un promedio del número de semillas por racimo multiplicando por 4.222 (promedio de infrutescencias/racimo) para MI y por 4.01 para el resto. Así, se estimó el número de semillas producidas por cada hembra multiplicando el número de yemas por 11514.660 (semillas/racimo) para las hembras en MI y por 18492.917 (semillas/racimo) para las hembras en MII, MIII y MIV.

En la figura 13 se muestra la fecundidad de las hembras en función de su edad y tamaño. El diámetro del tronco, una vez más, explica una mayor proporción de la variación en la producción de semillas (64.16%) que la edad (34.85%). Sin embargo, hay que recordar que la estimación de la edad de los árboles tiene errores sistemáticos y aleatorios desconocidos que pueden estar afectando los resultados que se encuentran. A diferencia de la curva del número de espádice y diámetro, la curva de número de semillas y diámetro, más que recta parece tener una forma sigmoidal.

*El número promedio de espádice o infrut. por racimo al que da lugar una yema es igual a 4.

Tabla 16. Número de semillas por infrutescencia en 11 individuos de *Cecropia obtusifolia* en la selva de Los Turtles. Se reporta el análisis de varianza y la comparación múltiple de medias para diferentes categorías de tamaño. Las líneas unen valores iguales estadísticamente ($p < 0.05$). Las pruebas de homogeneidad de varianzas muestran que no hay heterogeneidad ($p < 0.05$). (***) $p < 0.001$.

FUENTE DE VARIANZA	g.l.	S.C.	S.M.C.	F
CATEGORIA DE TAMAÑO	3	120881364.9	40293788.3	39.733***
ERROR	191	193693423.8	1014101.7	
TOTAL	194	314574788.7		

PRUEBA DE COCHRAN (Homogeneidad de varianzas) = 0.3187 ($p = 0.261$)
 PRUEBA DE BARTLETT (Homogeneidad de varianzas) = 2.015 ($p = 0.110$)
 (Zar, 1974)

	CATEG. DE TAMAÑO: MI	MIII	MII	MIV
Nº PROMEDIO SEMILLAS/ESPADICE:	2727.3	4014.9	4690.7	4757.9
PRUEBA A POSTERIORI SCHEFFE: (Sokal & Rohlf, 1969).			_____	_____

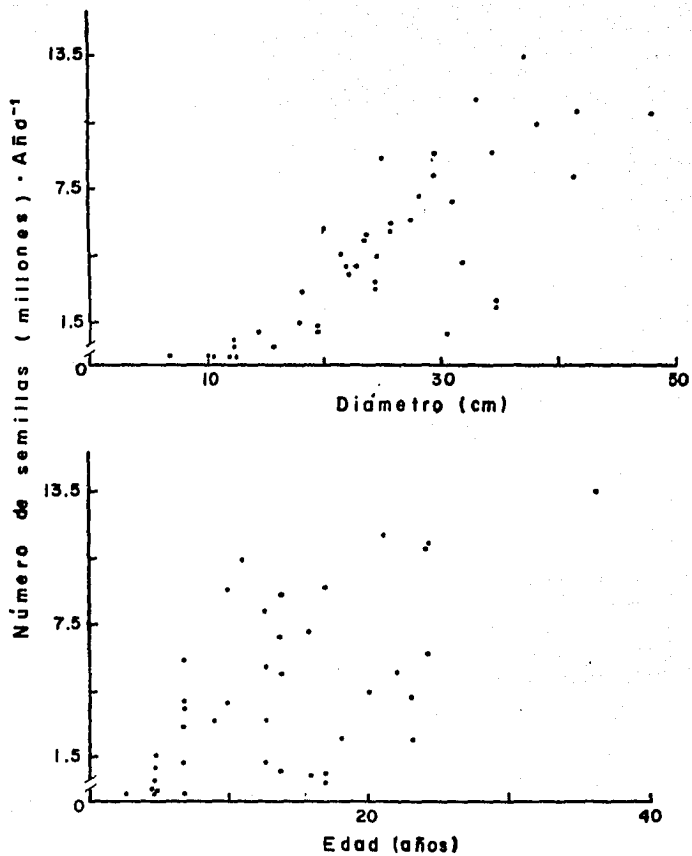


Figura 13. Fecundidad en función de edad y tamaño para las hembras (n=42) de *C. obtusifolia* en Los Tuxtlas.

En la figura 14 se representa la proporción de individuos que se reprodujeron (con al menos 1 yema o racimo) durante 1, 2, 3... 12 meses al año. No hubo ninguna hembra que tuviese yemas durante todo el año y aparentemente están divididas en 2 grupos iguales: las que produjeron durante 6 o menos meses y aquellas que tuvieron yemas durante más de medio año (figura 14a). En contraste, la mayoría (80%) de los machos produjeron yemas durante más de 8 meses al año y un 42% presentó al menos una yema durante los 12 meses del año (figura 14a).

La lenta tasa de maduración de las infrutescencias inmaduras (2 a 3 meses) en las hembras provoca que estas se vayan acumulando en el árbol. La cuarta parte de las hembras presentó al menos un fruto inmaduro durante todo el año. El número de meses promedio con algún fruto inmaduro en pie fue de 8.6 ($S=+3.5$). La presencia de una pequeña proporción de individuos en la categoría de cero meses nos indica que en algunas hembras las yemas producidas se cayeron antes de la maduración (figura 14b).

En las hembras la distribución para los frutos maduros es muy similar que la de las yemas. La ausencia de árboles con frutos maduros todo el año y el relativamente bajo promedio de número de meses con presencia de estas estructuras nos puede estar reflejando que una vez que maduran los frutos son rápidamente removidos por los dispersores diversos (figura 14c).

Para los machos la distribución de la producción de flores maduras es de la misma forma que para las yemas. Sin embargo la pérdida de yemas o la rápida maduración de las mismas provoca que se haya registrado cierta proporción de individuos sin flores durante todo el año y que el porcentaje de machos con flores los 12 meses sea menor que el correspondiente para la producción de yemas (figura 14a y b).

La distribución para las flores seniles en los machos simplemente nos representa el número de individuos que conservan sus flores por distintos períodos. La mayoría pierden las flores rápidamente después de la maduración. Esto se ilustra por

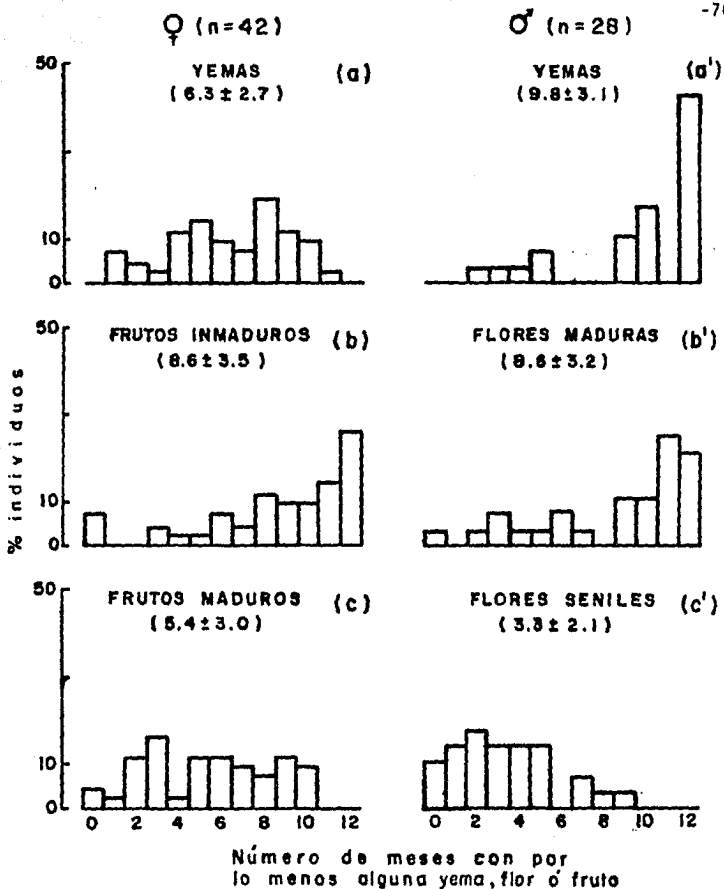


Figura 14. Frecuencia de reproducción en machos y hembras de *C. obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. Entre paréntesis se reporta el número promedio de meses que se reproducen los individuos y su desviación estándar.

Tabla 17. Producción de yemas en árboles de *Cecropia obtusifolia* de febrero, 1984 a febrero, 1985.

LG ₁₀ NUMERO DE YEMAS	PORCENTAJE DE ARBOLES	
	MACHOS (N=28)	HEMBRAS (N=42)
	%	%
1.00 — 1.50	3.6	11.9
1.51 — 2.00	0.0	16.7
2.01 — 2.5	17.8	38.1
2.51 — 3.00	32.1	33.3
3.01 — 3.51	42.9	0.0
3.51 — 4.00	3.6	0.0

la asimetría hacia la izquierda en la distribución de árboles machos para las flores seniles (figura 14c). También esta distribución puede mostrar las diferencias en la actividad reproductiva de los individuos, tanto en su frecuencia de floración mensual como en la tasa de recambio de las inflorescencias.

La mayoría de los machos (80%) produjo más de 324 yemas; mientras que el 66.7% de las hembras produjo menos de este número. Además, mientras que casi el 50% de los machos produjo más de 1000 yemas no hubo ninguna hembra que alcanzara esta producción (tabla 17).

IE. DISCUSION

La superficie de 5 ha considerada en este estudio es apenas suficiente para poder describir la demografía de una especie, que como Cecropia obtusifolia, crece segregada en el espacio. Las semillas se localizan en el suelo de cualquier sitio de la comunidad (ver capítulo II) y tienen una estructura propia de edades en el banco de semillas. Las plántulas y juveniles se encuentran creciendo en claros jóvenes (1-2 años de haberse formado) y los reproductivos se encuentran en parches de vegetación sucesional con distinta edad de perturbación (Martínez-Ramos, 1985).

La estructura de la población de esta especie puede reflejar la estructura y dinámica de perturbación del mosaico de la selva. Por ejemplo, su densidad está íntimamente relacionada con la tasa de renovación de la selva. La selva de Los Tuxtlas tiene una tasa de renovación de 67 años y la densidad de Cecropia es de 13 individuos \leq 10 cm de diámetro por ha (Martínez-Ramos y A.-Buylla, 1986), mientras que las selvas de La Selva, Costa Rica y de IBC, Panamá se renuevan cada 118 y 114 años y presentan densidades de Cecropia (\leq 10 cm d.a.p.) de 1 y 3.3, respectivamente (Hartshorn, 1978; Brokaw, 1982; 1985). Su estructura en forma de "J" invertida refleja la disponibilidad de sitios para el establecimiento de nuevos reclutas y los picos en su estructura son reflejo de épocas de mayor perturba-

ción y disponibilidad de claros adecuados en el sitio muestreado. En la figura 15 se muestra la concordancia que existe entre la estructura de Cecropia en cada una de las 5 ha y la historia de perturbación y estado actual del mosaico dentro de las mismas. En las has 1,2 y 5 con proporciones relativamente altas de claros hay una mayor representación de individuos jóvenes que en las ha 3 y 4 con menor superficie abierta. Por otro lado, en las has 3 y 4 en donde hubo mayor perturbación pasada (mayor proporción de sitios sucesionales) los tamaños intermedios y mayores están mejor representados en la población de Cecropia. Actualmente las tasas máximas de apertura de claros se pueden relacionar con la cercanía al camino (ha 1: ver figura 4) y el aumento en la inclinación del terreno (ha 5) (Martínez-Ramos, et al., en prep.).

La estructura de especies con distinta estrategia de regeneración contrasta en algunos casos con la de Cecropia obtusifolia. Los nómadas, por ejemplo, tienen una muy pobre representación de los tamaños intermedios (Bannister, 1970; Hartshorn, 1972; Córdova, 1979; Clark y Clark, manuscrito) por presentar banco de plántulas que rápidamente se reclutan a la población madura al abrirse un claro. En la misma figura 15 se observa como hay una mayor representación de árboles maduros (≥ 30 cm de diámetro) en la hectárea más estable (ha 3); mientras que en la menos estable (ha 1) es en donde mejor están representados los primeros estadios de estas especies.

La estructura de las especies tolerantes a la sombra que se han estudiado es también de la forma "J" invertida con una alta proporción de individuos jóvenes (Piñero, Sarukhán y González, 1977; Bullock 1980; Vandermeer, manuscrito). Esto indica que para estas especies hay también suficiente disponibilidad de sitios de reclutamiento en la selva, siendo estos generalmente sitios que se encuentran en las fases maduras del bosque (sensu Whitmore, 1975).

La distribución espacial de la especie es también consecuencia de su dependencia en claros para regenerarse. Cuando

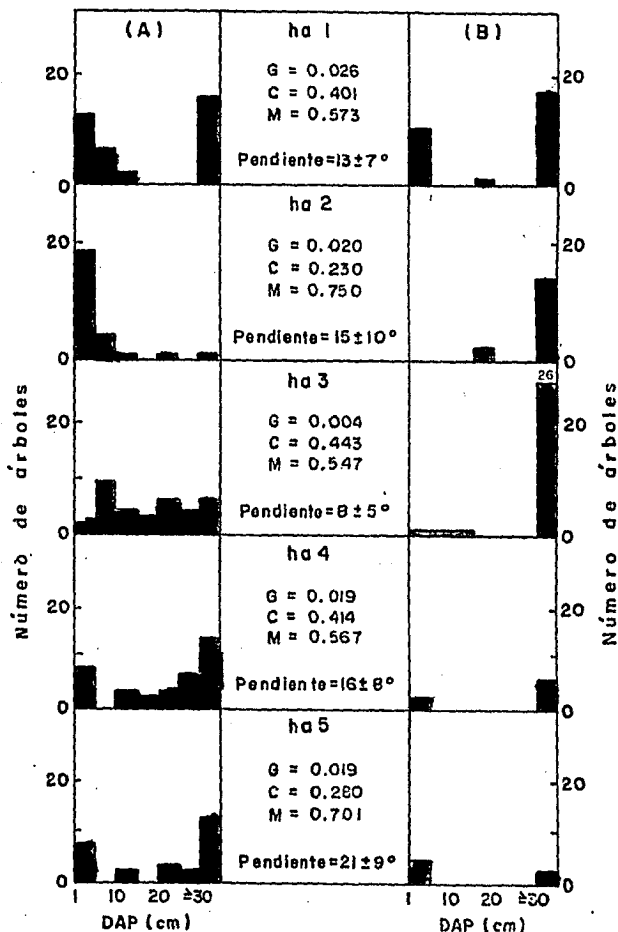


Figura 15. (A) Estructura poblacional de *C. obtusifolia* y (B) de especies nómadas del dosel superior en cada una de 5 ha (de la 1 a la 5; borde al interior de la selva) de la selva de Los Tuxtlas. G- proporción de área en claros; C- proporción de área en construcción y M- proporción de área en estado de madurez (Fuente: Martínez-Ramos et al., no publicado).

un claro se abre, cohortes, en este caso de semillas, se activan y germinan, produciendo un proceso de reclutamiento en ondas (Van Steenis, 1958; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986). El patrón agregado de Cecropia resulta además de una alta disponibilidad de propágulos por claro (ver Capítulo II) que producen altas densidades de plántulas; que después de un proceso de aclareo dan lugar a individuos maduros con un grado menor, pero significativo de agregación (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986). En la figura 16 se muestra el proceso de reclutamiento por ondas en un claro recién abierto y el cambio de la estructura de Cecropia a lo largo de la regeneración. Hay que hacer notar, sin embargo, que dentro de parches de la misma edad (ver corte de población en parches de 6-8 años) hay cierta variación en el tamaño y área foliar de los individuos que resulta de dos fuentes. Por un lado de las características intrínsecas de los individuos y por otro de las variadas condiciones para el establecimiento, crecimiento, sobrevivencia y reproducción que se presentan en diferentes claros (i.e de diferente tamaño, orientación, vegetación circundante y anterior, etc). Dicha variación puede deberse además a nuevas colonizaciones en sitios sucesionales, aunque para esta especie esto no es muy común (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986).

La distribución aleatoria que resulta de considerar a los árboles de diferente sexo por separado habla de la distribución al azar de los claros adecuados para la regeneración de Cecropia ($>100 \text{ m}^2$). Esta suposición de que los claros se abren y se distribuyen aleatoriamente se constata con la distribución de frecuencias de perturbaciones recurrentes obtenida para Los Tuxtlas que se ajusta a una Poisson (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986).

Cada árbol de Cecropia obtusifolia produce entre 138,178 y 13,647,772 semillas cada año. De éstas una proporción muy baja germinan (6.9%). De las plántulas emergidas sólo sobrevive una fracción muy pequeña ($\sim 0.05\%$). La producción de una cantidad tan elevada de entidades genéticamente distintas puede ser en sí misma la causa de una elevada erosión genética en los primeros

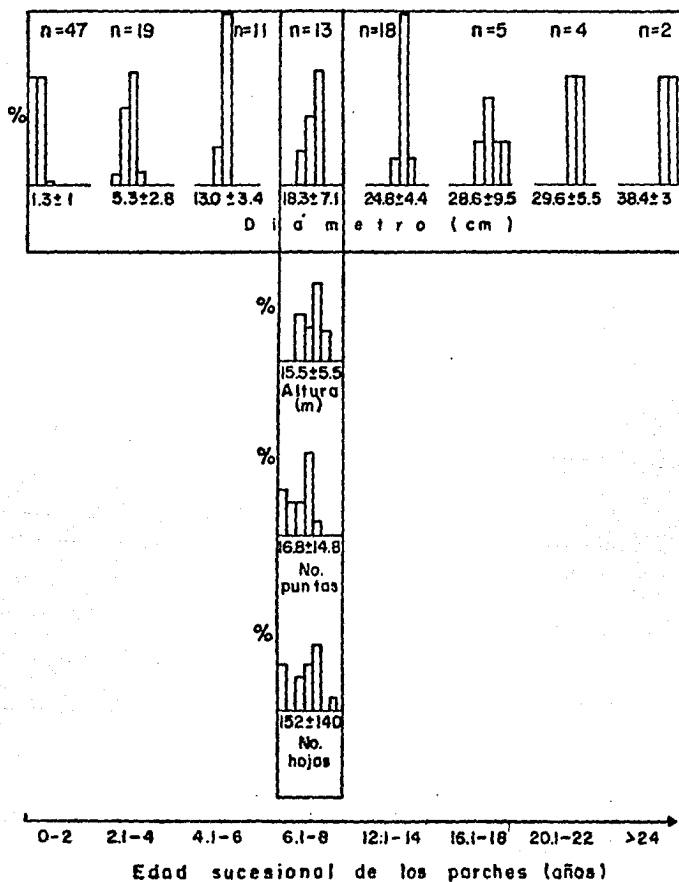


Figura 16. Corte vertical y horizontal de la estructura poblacional de *C. obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. Se reporta el promedio y la desviación estándar. Las categorías son:

Díametro: 1, 1.1-5, 5.1-10, 10.1-20, 20.1-30... (cm)
 Altura: 1, 1.1-5, 5.1-10, 10.1-15, 15.1-20... (m)
 No. puntas: 1, 2-5, 6-10, 11-20, 21-40, 41-80...
 No. hojas: 1-10, 11-20, 21-100, 101-200, 201-300...

estados de la especie (Sarukhán, 1974). La sobrevivencia de las plántulas de Cecropia está afectada por un conjunto de factores, en su mayoría de índole físico. Nuñez-Farfán (1985) también encontró que la caída de ramas y movimiento del sustrato (descomposición y rodamiento de troncos principalmente) son causas importantes de la mortalidad de C. obtusifolia en Los Tuxtlas. No obstante, el hecho de que la probabilidad de muerte disminuya en plántulas con mayor número de hojas hace pensar que la pérdida de área foliar por herbivoría puede afectar de manera importante la sobrevivencia de las plántulas de esta especie. Otros resultados incluyen que hasta un 40% de la mortalidad en plántulas de 20 a 60 cm de altura de C. obtusifolia en dos claros de Los Tuxtlas, se debe a la acción de herbívoros defoliadores y chupadores de savia. Reporta hasta 8 diferentes tipos de daños para el mes de Diciembre en uno de los sitios de estudio; no obstante, existe una gran variabilidad temporal y espacial en la acción de los herbívoros sobre esta especie. Los índices de herbivoría también fueron muy distintos entre los individuos, pudiendo ejercer un efecto diferencial en la mortalidad de los mismos (Nuñez-Farfán, 1985).

La tasa de mortalidad que opera durante los primeros meses de desarrollo (hasta los 11 cm de altura promedio) es significativamente mayor que aquella para los siguientes meses (hasta aproximadamente los 3 m de altura, datos de Nuñez-Farfán, 1985) (figura 17). Este cambio aparentemente brusco, en la probabilidad de sobrevivencia a partir de cierto tamaño de las plántulas se ha observado para otras especies tropicales (Liew y Wong, 1973; Synott, 1973; Vandermeer, manuscrito; Clark y Clark, manuscrito ver tabla 2). Es difícil evaluar la causa de dicho cambio sin tener evidencias experimentales, pero muy probablemente se deba a un cambio fisiológico que opera a cierto tamaño crítico, o a la acción de un conjunto distinto de factores de mortalidad (Vandermeer, manuscrito). Cualquiera de estas dos explicaciones parecen bastante factibles ya que no hay razones aparentes para atribuir el cambio en la tasa de mortalidad a diferencias en las condiciones de los dos claros (este trabajo y el de Nuñez-Farfán) considerados.

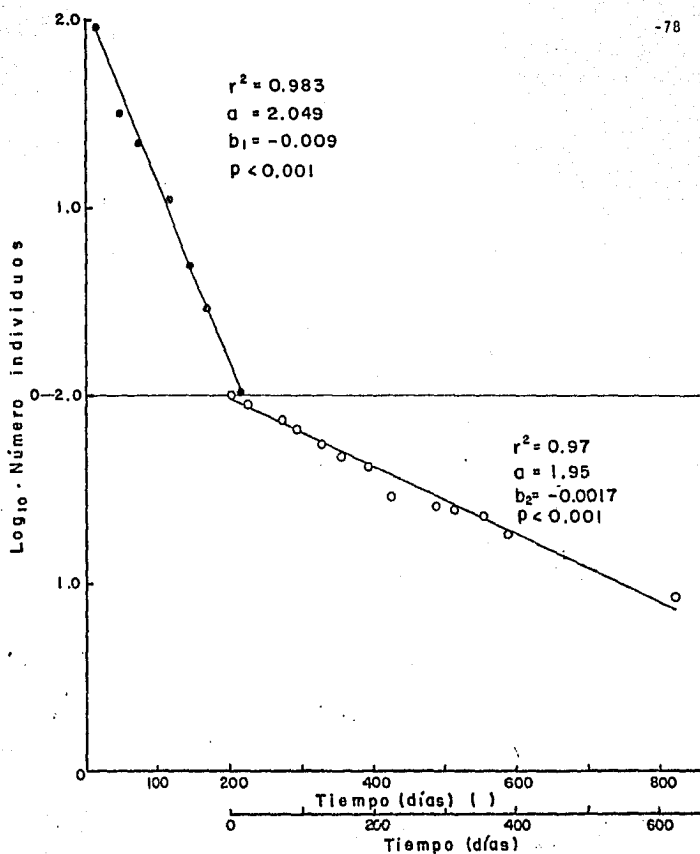


Figura 17. Curva de sobrevivencia para las plántulas de *C. obtusifolia* desde la germinación hasta los 11.3 cm de altura promedio (●) (datos de este trabajo); y a partir de los 27.5 cm hasta los 3 m de altura promedio (○) (modificados de Núñez-Farfán, 1985). $p < 0.05$ en una prueba de "t" para probar $H_1: b_1 > b_2$ (Zar, 1974).

En los primeros meses de desarrollo el vigor de las plántulas, determinado, probablemente en gran parte, por la dotación de recursos maternos parece influir de manera importante en la sobrevivencia y crecimiento de las mismas.

El conjunto de características asociadas al aumento en el tamaño de los claros parecen determinar de forma importante la sobrevivencia de las plántulas y juveniles de Cecropia obtusifolia. Sin embargo, dentro de los claros parece haber heterogeneidad, encontrándose sitios buenos y malos para la germinación, establecimiento y crecimiento de Cecropia. Núñez-Farfán (1985) encontró en dos claros de Los Tuxtlas que C. obtusifolia tiene mayores probabilidades de sobrevivir en la zona de la copa que Heliocarpus appendiculatus; y lo contrario ocurre en la zona de la raíz. La colonización diferencial de las especies dentro de un claro ha sido postulada como causa de la gran riqueza de especies en las selvas tropicales (Orians, 1982; Brandani, et al. ms., citado en Núñez-Farfán, 1985). Las diferencias en la sobrevivencia de estas dos especies pioneras encontradas por Núñez-Farfán (1985) ilustran el hecho de que la heterogeneidad expresada dentro y entre los claros determina, en cierta medida, en este caso por sobrevivencia diferencial de las especies, la composición futura en un punto de la comunidad (Núñez-Farfán, 1985).

De acuerdo con el concepto de "safe site" de Harper (1977) dentro de un claro grande ($>100 \text{ m}^2$) pueden entonces encontrarse una mayor proporción de "safe sites" que dentro de uno pequeño; pero un claro grande en sí no se puede considerar como un "safe site" por su heterogeneidad interna (ver Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, en prensa). Por ejemplo, en un claro grande en Los Tuxtlas (200 m^2) una gran cantidad de plántulas que germinaron justo a un lado del tronco caído fueron aplastadas por éste al irse descomponiendo y rodando por la pendiente del terreno. Es así como eventos aleatorios pueden hacer que ciertos micrositos resulten delétereos para las plántulas de C. obtusifolia. Otros eventos de esta misma naturaleza son la caída de ramas y/o restos del tronco.

Además de la heterogeneidad espacial entre y dentro de los claros, la época del año y el tiempo después de la apertura en que se reclutan las plántulas parecen ser también importantes. En este estudio resultó claro que la primera cohorte registrada presentó mayores tasas de crecimiento que las siguientes.

El tamaño de claro afecta también la sobrevivencia y el crecimiento de los individuos juveniles de C. obtusifolia. Hay una clara relación entre ambos y la cantidad de luz que reciben; pero al analizar la variación de estos parámetros y el tamaño del claro no hay una concordancia perfecta. Esto se debe a que factores como la pendiente y orientación del terreno así como características de la vegetación circundante influyen en el área colonizable, que no siempre coincide con la proyección vertical de la apertura del dosel (Popma et al, manuscrito). Es decir, si hay mayores probabilidades de encontrar "safe sites" para Cecropia en claros mayores de 100 m², pero puede haber claros muy grandes (en este caso uno de 200 m²) en que no se encuentren las condiciones óptimas para crecer. Brokaw (en prensa) en Isla Barro Colorado (IBC) también encontró que en algunos claros grandes C. insignis y otras pioneras estaban ausentes. Además, las condiciones lumínicas dentro de un mismo claro son heterogéneas, se encontró por ejemplo un amplio rango de cantidad de luz (RFA) recibida por distintas plantas dentro de una misma apertura (ver figura 8 que corresponde a individuos en únicamente 2 claros). Bazzaz (1984) ha propuesto que en claros orientados Este-Oeste individuos situados equidistantes a ambos lados del centro del claro pueden recibir irradiación solar diferencial durante un día provocando fluctuaciones diferenciales en la humedad. Ambos factores pueden provocar tasas fotosintéticas distintas en los diferentes individuos, que a su vez se pueden traducir en distintas tasas de crecimiento. También es interesante el hecho de que se encuentren individuos de Cecropia en sitios sucesionales con tasas de crecimiento bastante altas. Probablemente esto se deba a que en estos sitios de cobertura poco densa al abrirse un "hueco" en el dosel se pueden crear condiciones buenas para el establecimiento y crecimiento de la especie.

Aparentemente, especies del mismo género en otras selvas de América necesitan de claros aún mayores para regenerarse (Brokaw 1983; en prensa). Por ejemplo C. insignis en la selva de IBC, Panamá ocupa únicamente claros mayores de 215 m² (Brokaw, en prensa). El mismo autor reporta que los tamaños mínimos de claro son de 376 y 102 m² para la regeneración de Trema micrantha y Miconia argentea, respectivamente. Curiosamente las máximas tasas de crecimiento registradas para Miconia argentea, que se regenera en claros de tamaño similar a los de Cecropia obtusifolia en Los Tuxtlas, coinciden con los de esta última especie. Sin embargo, las máximas tasas registradas para T. micrantha y C. insignis en IBC son 3 y 2 veces superiores, respectivamente, a las registradas para Cecropia obtusifolia en Los Tuxtlas. Con respecto al rango de tasas de crecimiento registradas para otras especies arbóreas ($>1.5 \text{ cm año}^{-1}$), en otras selvas del mundo, las registradas para C. obtusifolia en este estudio son intermedias (ver Bazzaz y Pickett, 1980; Peralta et al, manuscrito).

El patrón de crecimiento obtenido para C. obtusifolia en Los Tuxtlas durante las etapas previas a la reproducción también es distinto al de las tres especies analizadas por Brokaw (en prensa). Mientras que este autor reporta una disminución en la tasa de crecimiento con el tamaño, a partir de 1 m de altura; en C. obtusifolia la tasa de crecimiento en los individuos menores a un metro de altura es baja y aumenta hasta una tasa máxima después de rebasar esta altura, misma que se mantiene más o menos constante hasta los 5 a 10 m de altura (antes de la reproducción). Además, es en la etapa de máximo crecimiento (1-5 m altura, 1-5 cm de diámetro y 6-10 hojas), en la que se presentan las máximas varianzas, reflejándose en ellas el alto grado de heterogeneidad ambiental que se genera en el proceso de clausura del claro durante esta etapa.

A pesar de que aún no tenemos recabados datos para evaluar la importancia de las hormigas en la sobrevivencia y crecimiento de los juveniles de Cecropia, creemos que estas pueden tener un papel importante. Todos los juveniles registrados adquirieron relación con hormigas entre los 80 cm y 1.2 m de altura. La varia-

ción que se encontró en relación a la colonización consiste en: i) en unos casos, la hormiga reina hizo el primer orificio en la base de la yema de la planta y permaneció dentro sin detectar se establecimiento de la colonia inmediatamente (1-2 meses después del primer contacto de la reina con la planta); ii) en otros casos, sí hubo colonización inmediata; y iii) en otros más la hormiga reina abandonó la planta sin haber colonización. Sin embargo se tienen muy pocos datos para evaluar el efecto demográfico de estas variantes. Por el hecho de haberse encontrado relación entre el área foliar y la tasa de crecimiento, y si efectivamente las hormigas Azteca protegen a Cecropia de la herbivorfa (Downhower, 1975), se puede esperar que variaciones en esta relación aparentemente mutualista tengan efecto en los atributos demográficos de la planta. Evaluar esto con certeza requiere de estudios experimentales (ver Janzen, 1967).

Las causas en la variación de las probabilidades de sobrevivencia y del crecimiento de los árboles maduros de C. obtusifolia no están aún claras. Parece que después de pasar cierto umbral de altura (> 10 m) la luz deja de ser un factor importante. Se ha argumentado que los árboles pioneros requieren de altos contenidos de nutrientes para crecer y que la competencia por éstos pudiese afectar la demografía de estas especies (Whitmore, 1975). De esto sólo se tienen hasta ahora evidencias indirectas para un árbol de las selvas Asiáticas. Comptosperma brevipedunculatum creció sólo al 25% de la altura que alcanzó en el mismo lapso de tiempo en una plantación muy poco densa (Whitmore, 1975). Para asemejar esta condición comparamos las tasas de crecimiento y la reproducción de árboles maduros coetáneos en parches de densidad distinta (tabla 18). Aparentemente el patrón que se obtuvo no es muy claro. En los parches de 6-10 y de 11-15 años parece existir una tendencia directa en el crecimiento y la reproducción al aumentar la densidad; y en los parches más viejos, ambos tienden a ser menores al aumentar la densidad. Probablemente esto está reflejando que mientras que en los claros jóvenes es la calidad (p. ej. tamaño principalmente) del claro lo que determina las posibilidades de establecimiento (N) y las tasas de creci-

Tabla 18. Tasa de crecimiento y número total de yemas producidas (FEB, 1984-FEB, 1985) por árboles adultos de *Cecropia obtusifolia* en parches de la selva de Los Tuxtlas con densidades y edades de perturbación distintas. Se reporta el incremento anual promedio en diámetro y el número promedio de yemas producidas con sus respectivos errores estándar entre paréntesis.

EDAD PARCHES (años)	Nº IND	Nº PARCHES	INCR DAP (cm)	EYEM
6 — 10	2	2	0.70 (0.50)	1121 (897)
	1	1	0.76	176
	5	2	1.05 (0.55)	285 (16)
	4	1	2.31 (0.57)	242 (73)
11 — 15	3	3	0.09 (0.05)	921 (479)
	3	1	0.77 (0.23)	825 (211)
	6	1	1.67 (0.44)	405 (127)
16 — 20	1	1	0.60	509
	4	2	0.79 (0.37)	632 (403)
	4	1	0.24 (0.13)	465 (225)
21 — 25	2	2	1.12 (0.35)	643 (198)
	3	1	0.21 (0.21)	376 (123)
	3	1	0.23 (0.09)	430 (241)
> 25	2	1	0.70 (0.20)	590 (148)

miento, en los viejos sí puede ser la interferencia la que afecte el crecimiento y reproducción de los árboles. Creemos que en un análisis de este tipo sin embargo, intervienen demasiadas variables (i.e. distribución de individuos de cada parche, proporciones sexuales dentro de cada parche, calidad del parche, interferencia con otras especies ecológicamente afines, etc) que dificultan el análisis del efecto que la interferencia intraespecífica tiene sobre el rendimiento demográfico de los individuos. Una relación entre el crecimiento y la reproducción de los individuos y su distancia al individuo conspecifico y heteroespecifico mas cercano probablemente resulte más concluyente.

Clasicamente, se ha postulado que la elevada plasticidad de las plantas impide tomar a la edad como una referencia demográfica fiel. En su lugar, el tamaño ha sido considerado como el mejor predictor demográfico en especies vegetales (Harper, 1977, Silvertown, 1983). Sin embargo, en *Cecropia obtusifolia*, y también en *Astrocaryum mexicanum*, estudiado en la misma selva de Los Tuxtlas (Sarukhán, 1978, 1980; Piñero et al., 1984), se ha encontrado una buena correlación entre el tamaño y la edad. El grado de variación en tamaño dentro de una misma cohorte de plantas se debe en parte a la severidad del medio en que crece una especie (Harper, 1977; Sarukhán et al., 1984). El ambiente interno de una selva alta tropical puede considerarse restrictivo en disponibilidad de luz. El hecho de que especies con ecologías tan diametrales como *Cecropia obtusifolia* y *Astrocaryum mexicanum* muestren correlaciones estrechas entre el tamaño y la edad, sugiere entonces que dentro de una selva alta perennifolia, la criba ambiental de sobrevivencia es más fina que en otros ambientes. Esto contrasta por ejemplo, con lo que sucede en ambientes desérticos en que la luz no es un factor limitante y en donde encontramos que aún individuos muy pequeños pueden reproducirse (Venable, comunicación personal).

En los primeros estadfos de *Cecropia* (>50 cm de altura) se expresa un rango amplio de variabilidad en crecimiento. Esta variabilidad coincide además como ya se puntualizó arriba, con las primeras etapas de clausura de los claros en que su heterogenei-

dad interna en cuanto a disponibilidad de luz aumenta por el crecimiento de otras plantas. Dicho rango se va estrechando con la edad; y cuando la mayoría de los individuos han alcanzado el dosel este rango es mínimo ya que las condiciones de crecimiento (principalmente en cuanto a disponibilidad de luz) se hacen muy homogéneas para todos los individuos de Cecropia que han logrado sobrevivir hasta estas etapas (> 10 m de altura). Este momento coincide además con la primera reproducción y con una consecuente disminución en las tasas de crecimiento. En las últimas etapas de Cecropia vuelve nuevamente a aumentar la variabilidad en el crecimiento coincidiendo entonces con la clausura total del parche por el crecimiento y llegada al dosel de los árboles persistentes. Esto ocurre alrededor de los 25-30 años de edad de los árboles en que mueren en pie perdiendo primero el follaje y después las ramas y porciones del tronco poco a poco, dejando en su lugar un pequeñísimo claro en el dosel de la selva. Podemos entonces describir el comportamiento del rango de variación en el crecimiento de los árboles a lo largo del ciclo de vida de esta especie como un reloj de arena cuya base coincide con la etapa correspondiente a individuos de aproximadamente 1 m de altura.

En la figura 18 se muestra la distribución de frecuencias de las tasas de crecimiento para diferentes categorías de tamaño. Esta es siempre asimétrica; con la mayoría de los individuos con las mínimas tasas de crecimiento; pero el rango de variación primero disminuye y después vuelve a aumentar a lo largo del desarrollo de los individuos. En los primeros estadios de desarrollo de Cecropia, hay entonces una restricción ambiental fuerte que provoca que solo aquellos individuos que logran llegar a un tamaño dado y por lo tanto a unas condiciones de luz dadas, están fisiológicamente capacitados para reproducirse. En la reproducción misma se puede expresar una gran variabilidad.

Al margen de la discusión anterior hay que hacer una consideración importante. La estimación de edad en A. mexicanum y en C. obtusifolia, hechas ambas con base en los

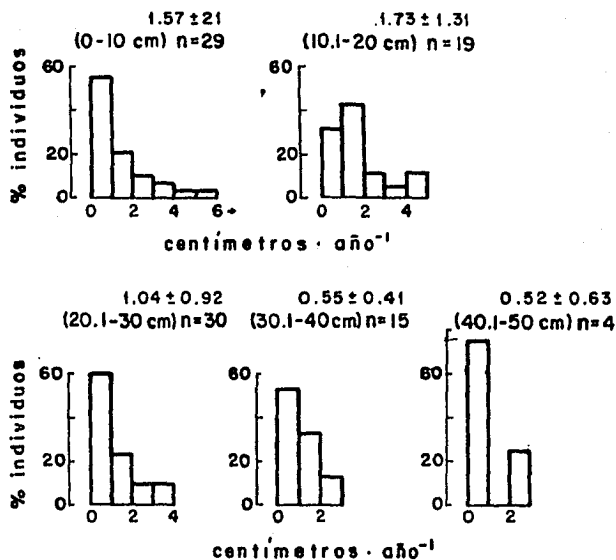


Figura 18. Jerarquía de crecimiento en diámetro para individuos de diferente categoría de diámetro (entre paréntesis) para *C. obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas de diciembre, 1983 a diciembre, 1984. Arriba de n se reporta la tasa de crecimiento promedio y su desviación estándar.

tallos del primero (ver Martínez-Ramos et al., manuscrito) tiene un rango de error de más o menos dos años. Para A. mexicanum esto representa únicamente el 1.5% de su período de vida total, pero para C. obtusifolia representa el 5.7%. Esto puede ser una fuente de error importante en la estimación de la edad en esta especie, que se podría constatar calculando las edades con base en las tasas de crecimiento observadas. Esto sin embargo, presenta otro problema por la ya citada variabilidad en las tasas de crecimiento registradas para un mismo intervalo de tamaño. Probablemente habría que considerar las tasas máximas, esperando que los individuos vivos que observamos son aquellos que presentaron las máximas tasas de crecimiento en los estadios anteriores.

La longevidad máxima registrada para Cecropia obtusifolia con base en las edades de perturbación de los sitios fue de 37 años. Utilizando las tasas máximas de crecimiento se estima una longevidad máxima de 26 años. La longevidad real debe estar seguramente entre estos dos valores. Es mayor que la reportada para otras especies arbóreas pioneras como Carica papaya (Martínez-Ramos, 1985), pero menor que las longevidades registradas para las especies tolerantes o del dosel superior (ver Córdova, 1985).

Cecropia obtusifolia tiene una maduración muy temprana, en comparación con otras especies tropicales. Su edad a la primera reproducción es 10 veces menor a la mínima registrada, que corresponde a la palma Astrocaryum mexicanum (Piñero y Sarukhán, 1982 y ver Córdova, 1985).

El hecho de que Cecropia obtusifolia sea una especie dioica la hace una especie interesante desde el punto de vista demográfico, ya que constituye un sistema excelente para el análisis de la variabilidad en los atributos demográficos en individuos genéticamente distintos; machos y hembras. Constituye en sí mismo un tipo de polimorfismo genético (Ford, 1964, citado en Oyama, 1984).

Las causas de que la proporción sexual en C. obtusifolia sea diferente de 1:1 puede ser de naturaleza distinta: 1) puede estar

genéticamente determinada y mantenerse a lo largo del ciclo de vida, siendo la proporción sexual de las semillas igual a la que se observa en los adultos; 2) puede resultar de sobrevivencia diferencial de machos y hembras en distintos momentos del ciclo de vida de la especie; en este caso, por cada tres hembras sobreviven dos machos. Por la relación encontrada resulta difícil pensar que esté genéticamente determinada, ya que tanto en las formas de herencia del sexo génica como cromosómica más comunes, las proporciones sexuales esperados son 1:1 ó 3:1. Además el hecho de que en los individuos de Cecropia que crecen en el borde de la selva se haya encontrado una proporción de 1.3:1 ($n=85$), que no difiere significativamente de una relación 1:1 ($G=1.697$; $p > 0.1$); hace suponer que la proporción encontrada dentro de la selva no esté fijada genéticamente. Para poder establecer la o las causas de la proporción sexual encontrada es necesario poder determinar el sexo de las plantas antes de su maduración para analizar los posibles cambios en la proporción de sexos y sus causas a lo largo del ciclo de vida de la especie.

Aparentemente no hay diferencia en la sobrevivencia y crecimiento de machos y hembras, porque la estructura de ambos sexos por edad y tamaño no difirieron significativamente entre sí. No obstante, se encontraron diferencias importantes en la relación que guarda el vigor de las plantas y sus tasas de crecimiento con la reproducción en cada uno de los sexos. Tanto en machos como en hembras existe una relación inversa entre la inversión de energía a la reproducción (producción de yemas) y al crecimiento. Sin embargo, una vez que se ha asignado cierta energía a la producción de las yemas en los machos la maduración de éstas en flores deja de tener un efecto inverso significativo en el crecimiento. Probablemente la formación de las flores masculinas ya no requiera de una cantidad de energía suficientemente grande como para afectar significativamente el crecimiento de los árboles. Por el contrario, en las hembras, la transformación en frutos inmaduros (pasando por la polinización) posiblemente es en términos energéticos suficientemente cara como para tener una influencia inversa significativa en el crecimiento de los árboles. Lo mismo sucede para la relación flores seniles-crecimiento en machos y frutos maduros-crecimiento en hembras. Las diferencias energéticas en la producción de flores masculinas y

flores/frutos femeninas no son difíciles de explicar; ya que en estos últimos se forma, además de las semillas, una abundante pulpa rica en carbohidratos (Fleming y Williams, manuscrito). No obstante, es necesario hacer comparaciones del contenido calorimétrico en yemas, flores y/o frutos de machos y hembras así como estimaciones del esfuerzo reproductivo en ambos sexos, para poder sacar conclusiones más firmes.

Otra diferencia importante entre machos y hembras es la relación que se encontró entre la altura y la producción de flores y flores seniles en los machos y de frutos maduros e inmaduros en las hembras. La no significancia encontrada para los primeros nos habla de que la altura de los árboles machos no afecta la maduración floral; y sin embargo esta característica sí es importante en la polinización y maduración de las flores y frutos en las hembras. La clave de esta relación puede estar precisamente en la polinización; tal vez las plantas hembras más altas tienen mayores probabilidades de ser polinizadas que las más bajas y cubiertas por copas laterales. Para investigar bien esta hipótesis habría que hacer observaciones detalladas sobre el mecanismo de polinización de la especie, que hasta ahora se ha pensado que es por viento. En relación a esto es importante mencionar que no se encontró relación significativa entre el porcentaje de semillas vanas y la distancia al macho más cercano ($p > 0.05$). La relación significativa entre altura y producción de frutos maduros para las hembras puede ser simplemente una consecuencia de la relación con la polinización, pero puede también estar reforzada por las mayores probabilidades de dispersión de las hembras más altas, que son también más aparentes para los frugívoros.

Al igual que para otras especies (Sarukhán *et al.*, 1984) en *C. obtusifolia* el diámetro de los árboles resultó un mejor predictor de su reproducción que la edad de los mismos. En párrafos anteriores discutíamos que en esta especie, que depende de aperturas grandes del dosel para regenerarse, la existencia de una buena correlación del tamaño y el diámetro se desprendería de la rapidez con que los árboles necesariamente tienen

que alcanzar cierta posición en el dosel y cierto tamaño para poder reproducirse. Después de la maduración se expresa entonces la plasticidad y la edad ya no explica tanto, como el vigor del árbol, su rendimiento reproductivo. Aparentemente hay un aumento lineal en la fecundidad con el tamaño. Este mismo patrón se ha encontrado para la palma Deckenia nobilis en las islas Seichelés (Savage y Ashton, 1983) y para el árbol del dosel Pentaclethra macroloba en Costa Rica (Hartshorn, 1972).

No sólo la fecundidad de las hembras pequeñas (10-20 cm de DAP), medida esta como la producción anual de yemas, es menor que en aquellas mayores o más viejas; sino que también el número de semillas por yema producida es significativamente menor que en el resto de las hembras. Esto nos da más que un patrón lineal de fecundidad uno exponencial o uno sigmoidal si consideramos que ésta baja en las últimas categorías (esto último es difícil de evaluar por el reducido número de árboles hembras). Un patrón exponencial de la fecundidad con respecto al tamaño ha sido encontrado muy frecuentemente (Hubbell, 1980; Bullock y Bawa, 1981; Peters, 1983).

Para resumir la comparación de los atributos demográficos de Cecropia obtusifolia con los de otras especies de estrategias de vida diferentes, contrastaremos los patrones de sobrevivencia, crecimiento y reproducción, de esta especie con el de Astrocaryum mexicanum y Pentaclethra macroloba. La primera de estas es una palma tolerante que crece en la misma selva de Los Tuxtlas (ver Sarukhán, 1978, 1980; Piñero et al., 1977, 1982a, 1982b; Piñero et al., 1984) y la segunda es la especie dominante del estrato superior de La Selva, Costa Rica, que puede analogarse con Nectandra ambigens de la selva de Los Tuxtlas, Ver. (ver Piñero et al., 1977).

De acuerdo a los tipos de curvas de sobrevivencia propuestos por Deevey (1947) las de estas tres especies se ajustarían a la curva tipo III, con una alta mortalidad de los primeros estadios (figura 19). Este tipo de curva de sobrevivencia se ha reportado para todas las especies arbóreas estudiadas hasta ahora (Harper, 1977; Silvertown, 1983). No obstante, si anali-

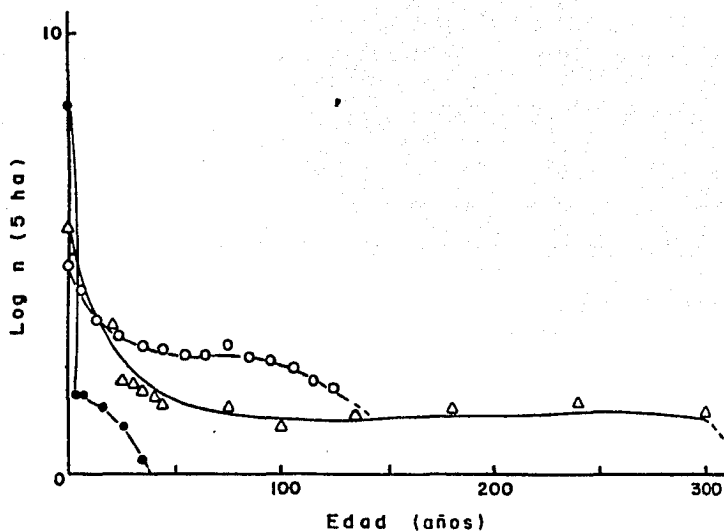


Figura 19. Curvas de sobrevivencia de *C. obtusifolia* (●); *Astrocaryum mexicanum* (○) (datos modificados de Piñero et al., 1984) y *Pentaclethra macroloba* (▲) (datos modificados de Hartshorn, 1972).

zamos las curvas con cuidado resultan aparentes una serie de diferencias biológicamente muy importantes. La reducción numérica del primer estadio (semilla) al segundo (plántula) es de 5 y 6 órdenes de magnitud mayor en C. obtusifolia que en P. macroloba y A. mexicanum respectivamente (Fig. 19). Entonces la producción de semillas en la especie pionera es mucho mayor que en las otras dos especies persistentes, pero hay una reducción numérica tal en Cecropia que su población de plantas establecidas es entre 1 y 2 órdenes de magnitud (según la categoría de edad) menor que aquellas de Pentaclethra y Astrocaryum. Esta última especie es la más abundante de las tres a partir de los 20 años de edad (figura 19). Aunque la especie del dosel superior que se considera no es para la misma selva de Los Tuxtlas, ocurre algo similar si se considera a Nectandra ambigens (Piñero, Sarukhán y González, 1977). Otra diferencia importante entre las 3 especies es la forma con que cambia la tasa de mortalidad a lo largo de sus ciclos vitales. En las dos especies persistentes, después de una elevada tasa de mortalidad en los primeros estadios (principalmente de semillas a plántula y de esta a infantil y/o juvenil), la tasa de mortalidad se hace casi de 0 hasta el momento de la máxima longevidad en que se mueren todas las plantas. Por otro lado, en Cecropia, después de la elevada tasa de mortalidad en el paso de semillas a plántulas y de estas a juveniles se adquiere una tasa más o menos constante de muerte para el resto de las edades. Esta especie tiene además un período de vida casi 4 veces más corto que el de Astrocaryum y casi 10 veces menor que el de Pentaclethra (figura 19).

En la figura 20 se compara la tasa de crecimiento en altura con respecto a la edad de C. obtusifolia y A. mexicanum. Las diferencias resultan obvias; mientras que en la primera especie se alcanza un incremento máximo en los primeros años de vida y después baja bruscamente, en la segunda se llega a una tasa constante entre los 20 y 30 años de edad que se mantiene durante el resto de la vida de la planta. Las diferencias en magnitud son también muy aparentes; ya que los máximos incrementos en Ce-

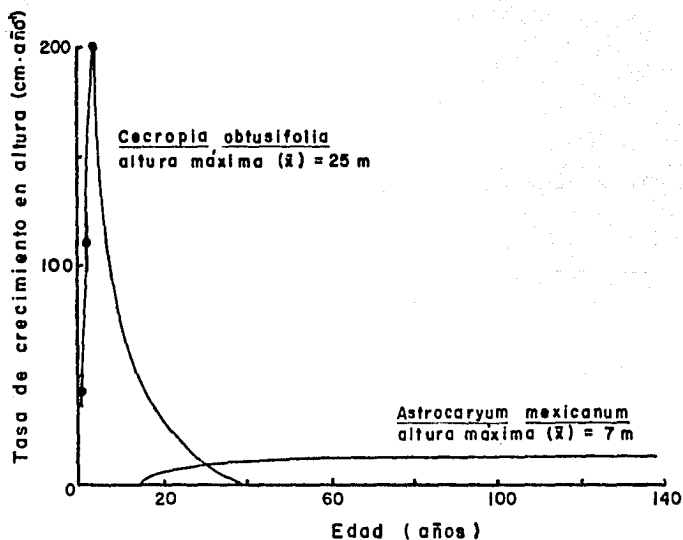


Figura 20. Tasa de crecimiento en altura de *C. obtusifolia* y *Astrocarium mexicanum* en la selva de Los Tuxtlas.
(Datos de Piñero, et al., en prensa)

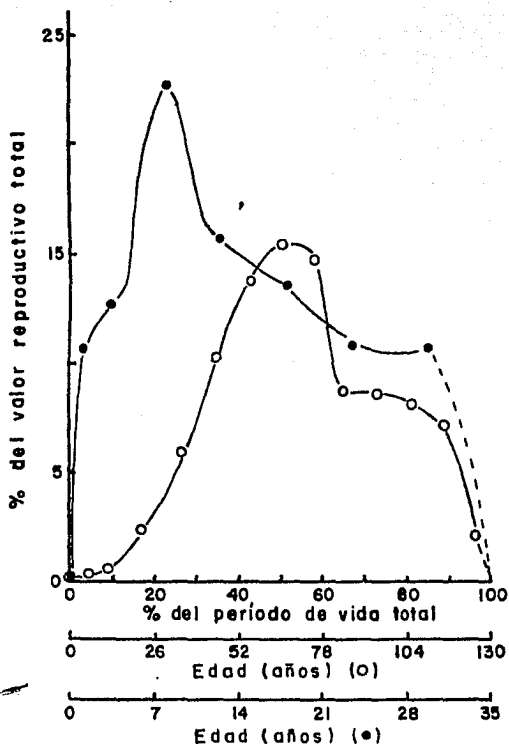


Figura 21. Valor reproductivo de *C. obtusifolia* (●) y *Astrocarium mexicanum* (o) (datos de Piñero et al., 1984) en la selva de Los Tuxtlas.

cropia son 19 veces superiores a los de Astrocaryum. De estas dos diferencias combinadas resulta que la altura promedio máxima alcanzada por el pionero es de 25 m; mientras que para la palma es de sólo 7 m.

El comportamiento reproductivo, a lo largo del ciclo de vida de ambas especies, es también muy distinto. En la figura 21 se ha graficado el porcentaje del valor reproductivo total a lo largo de las proporciones del período de vida total para A. mexicanum (130 años) y para C. obtusifolia (35 años). Hay 3 diferencias fundamentales que distinguen a estos dos patrones. La primera de ellas es en cuanto al momento del ciclo de vida en que se presenta el valor reproductivo relativo mayor. En Cecropia ocurre cuando ha pasado únicamente el 20% de su vida, mientras que en Astrocaryum se presenta justo a la mitad de su ciclo de vida. La segunda diferencia es en cuanto a la magnitud (en número de semillas) de dicho pico. Este es en Cecropia de más de 10×10^6 semillas y de 90 semillas para Astrocaryum. Además en la primera de estas especies este valor reproductivo representa más del 20% del valor reproductivo total, mientras que en la palma representa alrededor del 15%. La última diferencia se refiere al valor reproductivo de los árboles en los últimos estadios. La disminución en estos con respecto al valor máximo es relativamente igual en ambas especies, sin embargo en el árbol pionero la contribución de los individuos a la siguiente generación en el último 15% de su período de vida total es mayor (ver áreas bajo las curvas para ambas especies en el intervalo del 85 al 100% del período de vida) que en la palma A. mexicana.

CAPITULO II

DINAMICA DE SEMILLAS: LLUVIA Y BANCO

IIA. ANTECEDENTES

La existencia de habitats efímeros, cuya duración es menor a la del ciclo de vida total de las especies colonizadoras; encierra un enigma: ¿Cómo es que los propágulos de dichas especies se encuentran disponibles en el momento que se presentan las condiciones adecuadas para su establecimiento?. Los ecólogos han planteado dos posibles explicaciones: 1. La permanencia de las semillas en el suelo durante períodos prolongados de tiempo -escape temporal- y 2. La dispersión continua o frecuente, amplia y homogénea de las semillas -escape espacial- (ver por ejemplo Venable y Lawlor, 1980). Naturalmente, se espera que en las especies se haya fijado o se fije constantemente una combinación balanceada de estas dos soluciones. Y de aquí surge otra interrogante: ¿Qué es lo que determina dicha combinación; es decir, cuáles son los factores medioambientales (físicos y bióticos) que afectan este balance de mecanismos y cuáles son las restricciones biológicas (i.e. genéticas, de desarrollo, etc.) relacionadas a las características vinculadas a dichos mecanismos de escape (i.e. tamaño de la semilla, mecanismos de latencia, etc.) que presentan las especies en cuestión?.

La evolución del balance escape temporal-escape espacial ha sido abordada mediante modelos matemáticos de optimización para especies anuales (específicamente del desierto) dentro del marco conceptual de la teoría de historias de vida. (Cohen, 1966, 1967; Mac Arthur, 1972; Venable y Lawlor, 1980; León, 1985, entre otros). La aplicación directa de estos modelos a especies perennes es limitada.

Para especies perennes sólo se ha evaluado el efecto de la dispersión temporal y espacial en la tasa de crecimiento poblacional (λ) -y por tanto el posible efecto demográfico y selectivo de estos mecanismos, mediante modelos matriciales de proyección poblacional (Horvitz y Schemske, en prensa).

En el terreno empírico hay abundantes trabajos que documentan la existencia de semillas de especies pioneras en el suelo de selvas maduras. Estos estudios están generalmente hechos a nivel de toda la comunidad y enfocados al análisis del potencial florístico de los propágulos latentes en el suelo. De la misma manera, se han hecho estudios que relacionan los diferentes mecanismos de dispersión con el status sucesional de las especies (ver revisión de Whitmore, 1983). Se han descrito mecanismos de latencia de algunas especies pioneras (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984; Whitmore, 1983), que apoyan la idea del escape temporal en estas especies. Por otro lado, la existencia de numerosas interacciones de semilla-dispersores en los trópicos cálido-húmedos ha alimentado la investigación de muchos ecólogos. Hay un sinnúmero de trabajos empíricos que analizan los mecanismos de dispersión y las interacciones con animales antes y después de la diseminación de las semillas en especies particulares, algunas de ellas pioneras, (ver Janzen, 1978; revisión de Howe y Smallwood, 1982). Todos estos trabajos se mueven en el marco conceptual de una relación de coevolución directa entre los vegetales y sus dispersores y/o depredadores. Recientemente Herrera (1984,1985) ha cuestionado este enfoque planteando la existencia de un balance fino entre fuerzas antagónicas producto de multitud de interacciones bióticas y abióticas como base de los patrones de dispersión observados. Esto matiza la aplicación del modelo de selección natural como explicación del patrón de evolución de los caracteres involucrados en las interacciones de las plantas y sus dispersores.

En este apartado vamos a presentar un panorama general de las evidencias empíricas sobre la acumulación en el suelo, latencia y dispersión de las semillas de especies pioneras de las selvas tropicales cálido-húmedas. En seguida haremos un resumen de las evidencias recabadas en cuanto a la dispersión espacio-temporal de la especie del género Cecropia, que coloniza zonas perturbadas de distintas selvas neotropicales. En la discusión de éste capítulo, trataremos de recapitular y enmarcar dicha información empírica dentro de la esfera general de la discusión teórica de los modelos y marcos de referencia evolutivos, propuestos para

interpretar la ecología de la dispersión en el tiempo y en el espacio.

1. Banco de semillas

Los estudios del banco de semillas de las selvas tropicales se han encaminado principalmente a evaluar estáticamente el potencial florístico de los mismos. Generalmente, estos estudios consisten de muestras de suelo de 1 a 12 cm de profundidad en sitios de selva madura, de vegetación secundaria por perturbaciones naturales y en sitios de cultivo y pastoreo o de vegetación perturbada por alteraciones humanas. La estimación del contenido de semillas y su determinación taxonómica se han hecho en estos estudios mediante la técnica de germinación bajo condiciones óptimas de iluminación y humedad (ver Uhl y Clark, 1983; Whitmore, 1983; Pérez-Nasser, 1985). Todos ellos coinciden en que la mayoría (hasta el 90 y el 94% del total de especies e individuos, respectivamente) de las especies cuyas semillas se encuentran viables en el suelo en el momento de los muestreos son especies secundarias, que se establecen generalmente en los sitios abiertos por perturbaciones naturales o artificiales (ver Symington, 1933; Keay, 1960; Bell, 1970; Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Liew, 1973; Cheke, et al., 1979; Hall y Swaine, 1980; Prevost, 1981; Putz, 1983; Uhl y Clark, 1983; Salmerón, 1984; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984, entre otros). El número de especies encontradas representadas en el banco de semillas de diferentes selvas del mundo (profundidades de 1 a 15 cm) oscila entre 13 y 43; y el número de semillas viables por m^2 entre 45 y 862 (Uhl y Clark, 1983; Whitmore, 1983; Pérez-Nasser, 1985). Se ha registrado una densidad de semillas mucho mayor (580-8000 por m^2) en los sitios perturbados, principalmente en aquellos derivados de grandes alteraciones humanas (ver por ejemplo Guevara y Gómez-Pompa, 1972; Kellman, 1974; Uhl y Clark, 1983). En estos sitios la mayoría de las semillas viables corresponden a gramíneas y malezas y en total el número de especies no es superior al registrado en los sitios de selva madura.

En algunos estudios se ha descrito el cambio del contenido de semillas a lo largo del perfil de suelo. La mayoría de las

semillas se recuperan en los primeros 5 cm (ver por ejemplo Brinkman y Vieira, 1971); y aún en otros trabajos se ha encontrado que la mayoría de las semillas se concentran únicamente en el primer cm de suelo (Holthuitzen y Boerboom, 1982). En el único estudio que se han encontrado semillas viables a profundidades mayores de 10 cm es en el de Cheke, et al. (1979), realizado en las selvas del Norte de Tailandia. Sin embargo, Whitmore (1983) argumenta al respecto, que posiblemente la acción de lombrices de tierra, en estas selvas de montaña juega un papel importante en la mezcla del suelo, a diferencia de lo que sucede en las selvas de zonas más bajas en donde estas son muy escasas. Son muy pocos los estudios que han analizado la variación espacial del banco de semillas y sobre todo en relación a las fuentes de dispersión de las mismas. Cheke et al. (1979) encontraron 3 y 23 semillas por m² de Macaranga cecropioides y de Trema orientalis respectivamente, a 175 m del árbol en fructificación más cercano de la especie correspondiente.

El carácter de los estudios citados hasta ahora no permite evaluar la dinámica del banco de semillas en las selvas tropicales. Sin embargo, el hecho generalizado de que en ellos siempre son las pioneras las especies mejor representadas en el suelo y de que sus semillas se pueden encontrar a distancias considerables de los árboles en fructificación, nos habla de tres posibles fuentes de causalidad: ó i) las especies pioneras producen una gran cantidad de semillas dispersadas ampliamente durante la mayor parte del año, aumentando así las probabilidades de ser encontradas en cualquier sitio de la selva; o ii) producen semillas muy longevas con mecanismos de latencia que les permiten permanecer y acumularse en el suelo hasta crearse las condiciones adecuadas para su establecimiento; o iii) finalmente presentan una combinación de ambas posibilidades extremas. Revisaremos primero la evidencia recabada con intención de probar la segunda posibilidad.

El estudio de la longevidad de las semillas almacenadas en condiciones artificiales se ha relacionado con la permanencia de las semillas en el suelo en condiciones naturales. Por ejemplo,

Moreno-Casasola (1976a) encontró que la longevidad fisiológica de las semillas tropicales es en general, menor a la de las se millas de zonas templadas, aunque no hizo comparaciones entre especies primarias y secundarias. Únicamente cabe resaltar el dato de la germinación de semillas del árbol pionero Ochroma lagopus después de 49 años de almacenamiento. A pesar de que no hay datos comparativos, se cree que las especies pioneras generalmente presentan semillas pequeñas con bajos contenidos de hu medad que pueden permanecer vivas después de ciertos períodos de almacenamiento; mientras que las semillas de árboles primarios carecen de latencia natural y pierden la viabilidad rápidamente en condiciones de almacenamiento o en condiciones inadecuadas para su germinación (Moreno-Casasola, 1976b; Whitmore, 1983; Vázquez-Yanes y Orozco -Segovia, 1984). Sin embargo, la longevidad ecológica puede ser mucho menor.

Hasta ahora no hay algún estudio que evalúe la longevidad ecológica de las semillas de alguna especie pionera tropical. Hay algunos estudios que han seguido la germinación de semillas enterradas en condiciones semi-naturales (i.e. frascos y bolsas de polietileno u organza cerrados). Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (1982a) encontraron que la mayoría de las semillas de Piper hispidum en Los Tuxtlas, México, pierden su viabilidad en el suelo después de 1 año de enterramiento en bolsas de polietileno cerradas. Los mismos autores (1982b) reportan, sin embargo, que las semillas de Helicarpus donnell-smithii presentaron altos porcentajes de viabilidad durante 12 meses en las mismas condiciones de enterramiento. Lebrón (1979) en El Verde, Puerto Rico, encontró que semillas de Palicourea riparia (Rubiaceae) pueden permanecer latentes en el suelo por lo menos durante 3 años. Por otro lado, en Surinam semillas de Cecropia obtusa y C. sciadophylla presentaron altos porcentajes de viabilidad después de 48 y 62 meses de enterramiento, respectivamente, en frascos de vidrio cerrados (Holthuijzen & Boerboom, 1982). Uhl y Clark (1983) en Sn Carlos, Venezuela, encontraron porcentajes de viabilidad de más de 25% para un pasto, dos hierbas latifoliadas, dos arbustos y tres árboles pioneros (entre los que está Cecropia ficifolia) después de un año de permanecer en

charolas a 50 cm de la superficie del suelo. Finalmente, Pérez-Nasser (1985) estudió la germinación de semillas de 11 especies secundarias enterradas en bolsas de organza cerradas en la selva de Los Tuxtlas, México. Siguió el comportamiento de germinación cada uno o dos meses durante 460 días y encontró 4 patrones distintos, además de una germinación nula para Ficus insipida y Siparuna nicaraguensis (S. andina sinonimia, Ibarra, 1985). Los patrones encontrados son: i) disminución del porcentaje de germinación con el tiempo hasta valores cercanos a cero; ii) fluctuaciones de dicho porcentaje a lo largo del eje temporal o comportamiento constante e independiente del mismo a niveles de germinación altos; iii) germinación baja y constante a lo largo de todas las recuperaciones y iv) germinación cercana a cero durante los primeros 366 días a partir de los cuales empieza a incrementarse. Este último patrón correspondió únicamente al comportamiento de Belotia campbellii y se atribuye a la prolongada latencia innata que esta especie presenta. La explicación del resto de los comportamientos agrupados en los 3 patrones citados resultan mucho menos claros. Los porcentajes finales de germinación oscilaron para las distintas especies entre el 0 y el 91 (+ 2.8%) que correspondieron a Piper hispidum y Trema micrantha, respectivamente. Este trabajo demuestra, en términos generales, que la viabilidad y los mecanismos de latencia de algunas especies pioneras se conservan por un período de al menos 460 días.

Otra forma de evaluar la persistencia de las semillas en el suelo de la selva es comparando la tasa de caída de las mismas con la cantidad de semillas que se encuentran en el banco. Cheke et al (1979) hicieron esto en la selva del Norte de Tailandia para algunas especies secundarias y concluyeron que la cantidad de semillas que hay en el suelo es mayor que la registrada en la lluvia anual. Sin embargo, no hicieron una comparación para cada especie y por lo tanto es difícil saber si dicha acumulación probable se debe a la persistencia de las semillas de una o de varias de las especies. Uhl y Clark (1983) hicieron lo mismo para Cecropia ficifolia y obtuvieron un total de 82

semillas por m^2 en el banco y 5 en la lluvia, dando un cociente de 16.4. Los autores concluyen que la longevidad ecológica de las semillas de estas especies debe, por lo tanto, exceder los 15 años.

2. Mecanismos de latencia

Para que las semillas tengan la potencialidad de permanecer vivas en el suelo hasta presentarse las condiciones adecuadas para su germinación, se necesitan dos condiciones imprescindibles: 1. Que presenten longevidades suficientemente prolongadas, -hecho que se discutió arriba- y 2. Que presenten algún mecanismo de latencia, preferentemente acoplado a cierta señal medioambiental, indicadora de las condiciones adecuadas para la germinación y establecimiento de la especie en cuestión.

Para algunos árboles pioneros se ha descrito la existencia de latencia endógena (sensu Harper, 1977) (Quaterman, 1970, citado en Whitmore, 1983; Vázquez-Yánes, 1977, 1981; Whitmore, 1983; Pérez-Nasser, 1985). En otras especies se ha demostrado la existencia de una latencia exógena (según Harper, 1977) con factores desencadenadores de la germinación relacionados con condiciones microclimáticas de los claros, tales como la calidad de la luz y las fluctuaciones de temperatura a nivel del suelo (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1984). Existen para las pioneras básicamente dos tipos de latencia exógena: la fotoblástica y la regulada por la temperatura. El caso de latencia fotoblástica de Cecropia spp. ha sido ampliamente estudiado y será descrito detalladamente más adelante (ver estudios de Valio y Joly, 1979; Vázquez-Yánes, 1980b; Vázquez-Yánes y Smith, 1982). La fotoregulación ha sido descrita para otras pioneras de los géneros Macaranga, Musanga, Trema y Piper y para Chlorophora excelsa (ver revisión de Vázquez-Yánes, 1980 y Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1984). La germinación termoregulada ha sido descrita también para varios árboles pioneros (Vázquez-Yánes, 1976b; Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1982) y generalmente se asocia a la presencia de una cubierta impermeable en las semillas (Vázquez-Yánes y Orozco-Segovia, 1984).

La existencia de mecanismos refinados de latencia en algunas especies es considerada por algunos autores como evidencia del valor adaptativo de dichos mecanismos para el establecimiento de las pioneras en claros (Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Estos mismos autores manifiestan que en especies como Cordia alliodora (Johnson y Morales, 1972; citado en Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984) Pithecelobium recemosus (Laite y Rankin, 1981, citado en Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984) en que no existen mecanismos de latencia especializados, la dispersión puede jugar un papel más importante que la latencia en su colonización de claros.

3. Dispersión

Varios autores coinciden, de manera general, en que la fructificación de los árboles pioneros tropicales es frecuente, aunque no continua, con una producción muy abundante de semillas pequeñas dispersadas por viento o por animales (Van Steenis, 1958; Guevara-Sada, 1974; Whitmore, 1975; Vázquez-Yanes, 1980; Martínez-Ramos, 1985).

Se puede separar a las especies pioneras en dos de acuerdo con el patrón fenológico que presentan. El primer grupo lo comprenden especies dispersadas por viento con picos de máxima fructificación en uno o dos meses de cada año, que coinciden con la época de secas (García-Gutiérrez, 1976; Jackson, 1981; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1982a; Swaine y Hall, 1983). El segundo grupo de especies pioneras constituyen el 93% de todas las especies (Charles-Dominique, en prensa) y corresponde a los árboles dispersados por animales. Estas especies fructifican durante la mayor parte del año sin presentar períodos de mayor actividad reproductiva claramente definidos, (Longman y Jenik, 1974; Vázquez-Yanes, 1976b; Stocker, 1981; Holthuijzen y Boerboom 1982; Whitmore, 1983). Entre los grupos de animales que más comúnmente dispersan las semillas de estas especies están las aves, los murciélagos y algunos mamíferos arborícolas (Vázquez-Yanes et al., 1975; Trejo, 1976; Cruz, 1981; Fleming, 1979; Fleming y Heithaus, 1981; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1982; Estrada et al., 1984; Estrada et al. 1984;

Estrada y Coates-Estrada 1984; Foresta et al., 1984; Charles Dominique, en prensa).

Como sucede en el análisis de la frugivoría tropical en general (Snow, 1971; McKey, 1975) para el caso de las pioneras dispersadas por animales, algunos autores han planteado que las características fenológicas de los individuos y el de sus frutos son producto de una coevolución estrecha con sus dispersores. De esta manera se buscan las características fenológicas y de los frutos que se hayan podido fijar por presión selectiva de los frugívoros; y las características y formas de forrajeo de estos que puedan ser producto de su interacción con la planta en cuestión. Así por ejemplo, la producción escasa, pero frecuente, en las pioneras se asocia con la dispersión de vertebrados pequeños que pueden obtener suficiente energía de visitas regulares diarias a los árboles (Fleming y Williams, manuscrito), Charles-Dominique (en prensa) ha demostrado, por ejemplo, que el murciélago Artibeus lituratus en dos horas de alimentarse de frutos de Cecropia obtusa obtiene de 100 a 150, mg de nitrógeno y 16.6 kcal de azúcares, el 69% de sus requerimientos diarios; y en una noche entera obtiene el doble de sus necesidades mínimas diarias. Este mismo autor distingue inclusive entre frutos y fenologías producto de una presión de selección por aves (frutos ornitócoros) como en C. sciadophylla y frutos quiropterócoros, que resultan de una evolución en interacción con murciélagos como el caso de C. obtusa (ver más adelante). También se acepta generalmente que los frutos de especies pioneras son fuente de energía de carbohidratos para los dispersores, pero no de lípidos y proteínas; y que estas características se deben a la relación de estas plantas con dispersores oportunistas (Snow, 1981). Sin embargo esta aseveración es muy relativa y se han encontrado algunas especies pioneras con altos contenidos de fibras y relativamente bajas concentraciones de carbohidratos solubles. Este es el caso, por ejemplo, de tres especies de Cecropia estudiadas en México, en la Guyana Francesa y en Costa Rica (Estrada et al., 1984b; Charles-Dominique, en prensa; Fleming y Williams, manuscrito). C. obtusa y C. peltata presentaron además bajas proporciones de

proteínas y lípidos; mientras que para C. obtusifolia en Los Tuxtlas el porcentaje de proteínas y lípidos reportados es extremadamente alto, inclusive en comparación con algunas especies primarias (Herbst, 1983; citado en Estrada, et al., 1984b; Fleming y Williams manuscrito).

De acuerdo con Fleming (comunicación personal) las características nutricionales encontradas para las especies de Cecropia estudiadas hasta ahora, coinciden más bien con lo encontrado para diferentes especies de la misma familia de las Moraceae. Entonces, probablemente sí son características fijadas genéticamente, pero no tienen relación evolutiva con los dispersores actuales de cada especie. Esto además coincide con lo encontrado por Janson (comunicación personal), quien reporta, en un estudio del efecto del mono capuchino en las características relacionadas con la dispersión de las plantas, que las propiedades nutricionales de los frutos son poco importantes en la cantidad y calidad de la dispersión. Son sin embargo, características como la visibilidad de los frutos, la densidad, etc, las que más determinan la efectividad de la dispersión de una planta. Aparentemente entonces, para estos casos la calidad nutritiva de los frutos no puede ser el resultado de la acción de selección natural por efecto de los dispersores actuales (Ver también Herrera, 1984):

Como ha sido planteado líneas arriba, para una especie pionera una dispersión amplia y homogénea puede constituir el mecanismo de maximización de la probabilidad de encontrar un sitio adecuado para el establecimiento de sus descendientes (las semillas). Generalmente, se argumenta que la dispersión por una gran cantidad de frugívoros distintos, que generalmente descargan las semillas durante el vuelo, asegura la presencia de los propágulos en los sitios idóneos (Whitmore, 1983; Charles-Dominique, en prensa; Fleming y Williams, manuscrito). Sin embargo, existen características de la misma forma de dispersión de las semillas de las especies pioneras estudiadas, que no indican la existencia de una dispersión tan efectiva como se cree. Por ejemplo, el corto tiempo que tardan las semillas en pasar por el tracto di-

gestivo de los dispersores (Estrada, et al., 1984a; Charles-Dominique, én prensa) y la baja movilidad de algunos de ellos (por ejemplo algunos mamíferos arborícolas) aumentan las posibilidades de que la mayoría de las semillas caigan cerca del árbol progenitor. De hecho, esto ha sido comprobado para algunas especies de pioneras (Fleming y Heithaus, 1981; Brokaw, en prensa; Fleming & Williams, manuscrito). No obstante, para ciertas especies se han encontrado por lo menos algunas semillas a grandes distancias de los árboles en fructificación, tanto en colectas del suelo como en monitoreos directos de la lluvia de semillas (Foster, 1982). Por ejemplo, Ashton (1978) en Malasia germinó árboles pioneros de semillas en el suelo a 500 m adentro de selva madura. Cheke et al., (1979) en Tailandia obtuvieron el mismo resultado con muestras de suelo colectadas a 175 m del árbol pionero en fructificación más cercano. En Ghana, Hall y Swaine (1980) encontraron semillas vivas de Trema orientalis en un sitio en donde no había crecido esta especie por muchos años.

La interacción con frugívoros dispersores puede favorecer a la planta no solamente aumentando sus posibilidades de encontrar claros; sino también aumentando la posibilidad de germinación de las semillas por modificaciones sufridas en el paso por el tracto digestivo de los animales. Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes (comunicación personal), sin embargo, no encontraron diferencia significativa en los porcentajes de germinación de semillas de C. obtusifolia colectadas directamente de los árboles y de aquellas obtenidas de las excretas del murciélago Artibeus jamaicensis. Contradictoriamente, Estrada et al., (1984) reportan que solo el 0.5% de semillas de esta especie, que no habían pasado por el tracto digestivo de algún dispersor, germinaron; a diferencia de un porcentaje de germinación mayor al 50%, obtenido para las semillas ingeridas y defecadas por algún dispersor.

Se cree que los animales que se alimentan de pioneras son básicamente frugívoros dispersores (Charles-Dominique, en prensa). Sin embargo, al igual que en otras especies tropicales estudiadas (ver por ejemplo Janzen, 1977, 1982, 1983; Howe et al.,

1985) seguramente hay un sinnúmero de organismos que interfieren en la relación de las plantas y sus frugívoros dispersores. Este aspecto es un campo virgen en la biología de las pioneras. Por ejemplo, no se tienen más que evidencias aisladas del efecto que los depredadores pre y post-dispersión tienen en las poblaciones de semillas de árboles pioneros.

Finalmente se ha relacionado el patrón de distribución espacial de los árboles pioneros dispersados por animales con la forma en que estos diseminan las semillas. La lluvia de semillas producida por los frugívoros dispersores es heterogénea, constituida por cargas de semillas pequeñas de distintas especies pioneras (Fleming y Heithaus, 1981; Brokaw, en prensa). Para Fleming y Heithaus (1981) además la distribución agregada de muchas especies pioneras resulta de una concordancia entre las posibilidades de deposición y de emergencia de sus semillas cerca del árbol progenitor.

4. Banco o dispersión

Algunos investigadores han dirigido sus esfuerzos en recabar evidencias para evaluar la importancia relativa de las semillas del banco y la lluvia en la regeneración de la selva. Por ejemplo, Hall y Swaine (1980) argumentan que el hecho de que la mayoría de las especies recolectadas del suelo, sean dispersadas por animales implica que estas son más longevas que aquellas con dispersión anemócora que por lo tanto se establecen a partir de la lluvia de semillas. Por su parte, Uhl *et al.* (1981) encontraron en el Amazonas Venezolano, que las especies leñosas son las primeras en aparecer y que por tanto deben germinar de las semillas que se encontraban en el suelo antes de la perturbación; mientras que los pastos, que son colonizadores más tardíos, se originan de semillas de la lluvia. Finalmente, para Putz y Clark (1983) la coincidencia florística entre el banco de semillas de la selva madura y las plántulas establecidas en el suelo perturbado por el desentraizamiento en los claros grandes; y la mayor concentración de plántulas en esta región, son evidencias parciales de que la fuente de semillas de las especies establecidas en los claros grandes es el banco.

5. El caso de Cecropia

Las especies del género Cecropia suelen ser de las más importantes en la colonización de sitios perturbados artificial y naturalmente en las selvas del Nuevo Mundo (Budowski, 1965; Bell, 1970; Boerboom, 1974; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976; Harts-horn, 1978; Uhl et al., 1981; Prevost, 1982). En esta sección recopilaremos la información referente a la permanencia en el suelo, mecanismos de latencia y dispersión de las semillas de estas especies. En las secciones anteriores se ha dado ya parte de esta información y en estos casos solamente haremos nueva referencia a la misma.

El contenido de semillas de Cecropia spp. se ha cuantificado para diferentes selvas de América. Como se observa en la tabla 19 la densidad de semillas de estas especies es sumamente variable y aparentemente no guarda relación con el volumen (profundidad) de suelo considerado. Esto se debe probablemente a que siempre el mayor porcentaje de las semillas se encuentra en los primeros 5 cm de suelo (Holthuijzen y Boerboom, 1982). Es sorprendente la variación encontrada en la densidad de semillas de C. obtusifolia en la misma selva de Los Tuxtlas. Por la naturaleza de los trabajos, es difícil encontrar la causa de dicha variación. Sin embargo, creemos que la fecha de colecta puede ser uno de los factores causales. Salmerón (1984) colectó en julio, fecha en la que comienza el pico de producción de semillas de esta especie; mientras que Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (en prensa) colectaron justo antes de dicho pico (abril), obteniendo una densidad de semillas mucho menor. Por otro lado, las condiciones de germinación de los diferentes estudios también pueden ser fuente importante de variación. Por ejemplo, Salmerón (1984) registró 213.85 semillas por m² en las muestras puestas a germinar en el sitio abierto y 543 en las muestras colocadas en un claro (ver tabla 19).

Hay evidencias de que las semillas de algunas especies de Cecropia pueden permanecer viables en condiciones seminaturales (enterradas dentro de frascos y bolsas cerradas) durante un período de por lo menos 1 a 4 años. (Holthuijzen y Boerboom, 1982;

Tabla 19. Densidad de semillas de diferentes especies de *Cecropia* registradas en el suelo de varias selvas Neotropicales.

ESPECIE DE <i>Cecropia</i>	SITIO	Nº SEMILLAS VIABLES·M ²	PROFUND. (cm)	FUENTE
<i>C. obtusifolia</i>	MEXICO	0-2.6	12	Guevara y Gómez-Pompa, 1976
<i>C. obtusifolia</i>	MEXICO	214-543	15	Salmerón, 1984
<i>C. obtusifolia</i>	MEXICO	140	5	Vázquez-Yanes y Orozco, en prensa
<i>C. sclerophylla</i> +	SURINAM	152	20	Holthuijzen y Boerboom, 1982
<i>C. obtusifolia</i>				
<i>C. sclerophylla</i> +	GUYANA	31.2	15	Prevost, 1981
<i>C. obtusifolia</i>	FRANCESA			
<i>C. inaequalis</i>	PAHAMA	132	10	Putz, 1983
<i>C. ficifolia</i>	VENEZUELA	80	5	Uhl y Clark, 1983

Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Uhl y Clark, 1983; Pérez-Násson, 1985). En el caso de C. obtusifolia y C. obtusa y de C. ficifolia estudiadas en Sarinam (Holthuijzen y Boerboom, 1982) y en el Amazonas Venezolano (Uhl y Clark, 1993), respectivamente, después de 1 a 4 años de enterramiento se obtuvieron porcentajes de germinación superiores al 80%. Sin embargo en todos los experimentos hechos con C. obtusifolia en Los Tuxtlas (Vázquez-Yanes y Smith, 1982; Pérez-Násson, 1985; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, en prensa) se han obtenido porcentajes de germinación que oscilan entre el 1 y el 50% después de aproximadamente un año de enterramiento.

Las semillas de Cecropia pueden germinar inmediatamente después de la maduración en condiciones adecuadas de humedad, luz y temperatura. Soportan temperaturas entre los 16°C y 36°C, pero la óptima al menos para C. obtusifolia, es de 20. a 26°C (Vázquez-Yanes, 1979).

Se ha probado que las semillas de C. obtusifolia y C. glaziori son fotoblásticas y que las condiciones de luz de la selva madura y zonas de vegetación secundaria tienen un efecto inhibitorio de la germinación (Valio y Joly, 1979; Vázquez-Yanes, 1979). Aparentemente es la calidad y no la cantidad de luz, que llega al suelo de la selva, la que regula el mecanismo de latencia en Cecropia. Vázquez-Yanes y Smith (1982) demostraron que la germinación de C. obtusifolia está bajo fotocontrol y es disparada cuando el cociente rojo: rojo lejano (R:RL) de la luz incidente aumenta, debido a una reducción de la cobertura verde. Además, experimentos con tratamientos alternados de luz R y RL indicaron que las semillas de Cecropia necesitan de largos periodos de exposición a luz R para germinar demostrando con esto una fuerte reversibilidad de la estimulación de luz R por la exposición a RL. Estos autores relacionan este hecho con la capacidad de las semillas de detectar aberturas del dosel suficientemente grandes y no germinar por la incidencia de rayos de luz filtrada por huecos pequeños en la cobertura vegetal. El mecanismo fisiológico propuesto es mediante la activación y desactivación de un sistema de fitocromo, de cuya concentración depende el disparo

de la germinación. Este mecanismo ha sido propuesto también para C. glaziori (Valio y Joly, 1979).

Los experimentos citados arriba han sido hechos con semillas recién colectadas de los árboles o semillas colectadas y almacenadas secas en el laboratorio. En un trabajo reciente Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia (en prensa) encontraron que el paso por el tracto digestivo de algunos animales incrementaba el polimorfismo en la respuesta germinativa de las semillas de Cecropia bajo diferentes condiciones de luz. Aparentemente, la transparencia a la luz de la cubierta de la semilla se ve afectada de diferente forma según el destino de la misma. Encontraron una reducción en transparencia de las semillas en el siguiente orden descendiente: recién colectadas (YT), ingeridas por murciélagos (BT), almacenadas en el laboratorio (RT), ingeridas por el mono araña Ateles geoffroyi (MK), ingeridas por Eira barbara (EB), enterradas en bolsas de plástico durante 8 meses (BS) y colectadas del suelo (SL). Mientras que en YT, RT y BT el rojo lejano revierte totalmente el efecto del Rojo, en MK y BS no ocurre esto, probablemente por requerir de períodos de rojo lejano más prolongados. De acuerdo a estos resultados el paso por el intestino de diferentes animales puede afectar diferencialmente el color y transparencia de la cubierta de la semilla y producir una variación más amplia en las respuestas de las semillas de un mismo racimo a las condiciones de luz. Esto implica que los dispersores de esta especie aumentan el polimorfismo fenotípico de las semillas en relación a su respuesta a la luz. El mecanismo fotoblástico se mantiene si las semillas son dispersadas por murciélagos, pero en las semillas dispersadas por otros animales (aún no se ha estudiado el efecto de la dispersión por aves) y en las semillas del suelo este mecanismo se vuelve más impreciso.

Pasemos ahora a recapitular lo que se sabe sobre la dispersión de las especies de Cecropia. En trabajos generales se ha reportado la importancia de los murciélagos (Vázquez-Yanes, et al., 1975), aves (Olson y Blum, 1968; Trejo, 1976) y primates (Estrada et al., 1984a) en la dispersión de diferentes especies de Cecropia. Estrada et al. (1984b) reportan, por ejemplo, a 33 especies de

aves, 13 de mamíferos voladores, arborícolas y terrestres, un reptil y un insecto como posibles dispersores de C. obtusifolia en Los tuxtlas, México. Trejo (1976) para la misma especie y en la misma localidad registró 21 especies de aves diseminadoras, en cuyas excretas se encontraron semillas de C. obtusifolia nueve meses de año. De estas el 86% lo constituyeron aves residentes y solo el 14% fueron migratorias.

En un estudio comparativo de la dispersión de dos especies de Cecropia en Surinam, Charles-Dominique (en prensa) encontró que mientras que C. sciadophylla es principalmente visitada y dispersada por aves diurnas; C. obtusa lo es por murciélagos principalmente. Los frutos de la primera especie se producen sólo de octubre a enero y cambian en su coloración en el proceso de maduración; y C. obtusa fructifica durante todo el año, aunque con picos de octubre a noviembre y de diciembre a enero, y sus frutos conservan la coloración verde en la madurez.

Hasta ahora, el estudio de dispersión más completo que se ha hecho de alguna especie de Cecropia es el de Fleming y Williams (manuscrito) en Costa Rica con C. peltata. Estos autores concluyen en su estudio que esta especie tiene una dispersión muy eficiente, de alta calidad, con una relativamente baja pérdida de semillas y una dispersión de las mismas muy amplia en diferentes tipos de habitats. Desechan así la idea de Mckey (1975) de que la calidad de la dispersión es antagónica con la diversidad de dispersores de una planta. Registran un total de 29 especies visitantes, generalmente de visitas cortas y frecuentes forzadas por la baja tasa de producción de frutos del árbol. Cerca del 50% de los frutos fueron removidos por murciélagos filostómicos, de los cuales 3 especies (Artibeus jamaicensis, A. lituratus y Sturnira lilium) son las más importantes. De las especies diurnas el mono aullador y otras dos especies de monos fueron los principales consumidores. Sin embargo llama la atención la bajísima frecuencia de visita del Alouatta, así como la relativamente larga duración de sus visitas; hechos que unidos al consumo de frutos verdes por esta especie la colocan más que como dispersor como un posible depredador predispersión. Por otro

lado, el hecho de que muchos de los dispersores de C. peltata sean de rutas largas (ver también Estrada et al., 1984b) aumenta las posibilidades de que sus semillas sean excretadas lejos del árbol progenitor.

Existen además evidencias de otra índole que apoyan la idea de la amplia dispersión de varias especies de Cecropia. Los estudios del banco y de la lluvia de semillas, que han encontrado y capturado semillas de estas especies lejos de árboles en fructificación constituyen una de ellas (ver citas de tabla 19 y estudios de la dispersión de varias especies de Cecropia de Uhl y Clark, 1983; Foster, 1982; Brokaw, en prensa; Fleming y Williams, manuscrito).

Se han detectado algunos posibles depredadores de las semillas de Cecropia. Charles-Dominique (en prensa) reportó que el roedor Oecomys bicoolor se come las semillas inmaduras de C. obtusa y C. sciadophylla en la selva de Guyana Francesa. En Los Tuxtlas, se han observado hormigas del género Atta cargando semillas de C. obtusifolia a sus nidos a varias decenas de metros de distancia; pero no se sabe si estas semillas son realmente depredadas o no (Estrada et al., 1984b). Este mismo autor hace notar que aves visitadoras de C. obtusifolia tales como pericos y algunas palomas pueden ser posibles depredadores ya que también utilizan las semillas de tamaño similar de Ficus cotinifolia (Jordan, 1983) y de F. ovalis (Janzen, 1981). Por otro lado, Fleming y Williams (manuscrito) encontraron insectos ligácidos comiendo semillas de C. peltata, que se encontraban sobre el follaje. Perry y Fleming (1980 citado en Fleming y Williams, manuscrito) reportan para la misma especie un 68 a 74% de remoción de semillas por roedores y hormigas en 3-4 días. Fleming y Williams (manuscrito) encontraron resultados muy similares para la misma especie y reportan que las hormigas remueven de 1.2 a 16 veces más semillas que los roedores (Sigmodon hypidus en pastizal y Liomys salvini en selva).

6. Recapitulación

El carácter fragmentario y heterogéneo de la información con

que se cuenta, impide, como en la mayoría de los campos de la ecología evolutiva, plantear un esquema claro del fenómeno. Las preguntas planteadas al inicio de este capítulo han sido poco abordadas y mucho menos resueltas para los árboles pioneros tropicales.

Aparentemente, la única generalización que podemos hacer es la más obvia: los árboles pioneros presentan una combinación de mecanismos de escape en el tiempo y en el espacio, que les permite perpetuarse en los claros abiertos natural o artificialmente. Ahora bien, en cada especie estudiada particularmente se descubren peculiaridades de dicha combinación. Algunas presentan la tendencia innata, otras exógena y probablemente otras no presentan ningún mecanismo de latencia. Ciertas especies son dispersadas por viento y otras por animales; y con estas interactúan un gran número de frugívoros. Es decir, resulta difícil enumerar las características del flujo de semillas, de estas mismas y de las interacciones generadas a este nivel para las llamadas especies pioneras arbóreas de los trópicos cálido-húmedos. A estos aspectos hay que sumar además, las interacciones a nivel de la planta ya establecida (ver capítulo I). Entonces, el camino más adecuado puede ser el intentar entender para cada especie y cada población en particular, cuáles son los mecanismos que regulan el flujo numérico a nivel de las semillas y cuáles interacciones con otros organismos son demográficamente importantes. Es decir, es necesario un enfoque demográfico que permita construir un modelo de flujo numérico con las entradas y salidas al y del banco de semillas (Harper, 1977). Esto, enmarcado en el conocimiento cuantitativo del ciclo de vida completo de la planta, puede permitir evaluar, por ejemplo, cuál es la importancia relativa del banco y de la lluvia de semillas en la regeneración de la población. En última instancia, este tipo de enfoque brinda la posibilidad de evaluar si una fuerza selectiva puede o no actuar a estos niveles (semilla) y en que sentido lo hace. Este tipo de estudios se han hecho para algunas especies de zonas templadas (ver Harper, 1977; Silvertown, 1983). En particular, algunos estudios abarcan experimentos que permiten evaluar la dinámica del banco de semi-

llas en condiciones naturales (Sarukhán, 1974b). Para especies tropicales sólo existe el antecedente del trabajo de Guevara (1977), basado en los diseños experimentales de Sarukhán (1974b), pero que carece de resultados concluyentes por problemas en los tamaños de muestra utilizados.

IIB. OBJETIVOS

En este capítulo se busca cubrir los siguientes objetivos:

1. Discutir aspectos de la reproducción de C. obtusifolia con base en datos fenológicos.
2. Analizar el componente temporal y espacial de la dispersión de C. obtusifolia.
3. Evaluar el banco de semillas de la especie y analizar su dinámica en condiciones naturales.
4. Explorar algunos factores bióticos y abióticos que pueden afectar la dispersión de las semillas y su permanencia en el suelo.
5. Elaborar un modelo de flujo numérico que permita explorar la dinámica de las semillas de la población dentro de la dinámica de regeneración de la selva.

IIC. MATERIALES Y METODOS

1. Fenología

Mensualmente se contó el número total de yemas, racimos de flores y/o frutos inmaduros y maduros en los 70 árboles reproductivos de C. obtusifolia marcados en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. El conteo se hizo desde un árbol cercano al de Cecropia para estar a la misma altura de la copa de la misma.

2. Lluvia de semillas

A fines de marzo de 1984 se colocaron 60 trampas (0.025 m² cada una) para estimar el número de semillas de C. obtusifolia que llega al suelo del mosaico de la selva a lo largo del año. Se quería evaluar el efecto de la edad sucesional, la presencia de C. obtusifolia en fructificación y la composición de los árbo

les del dosel superior en la lluvia de semillas de la especie. Se pusieron 10 trampas en cada uno de dos claros (uno rodeado de árboles de C. obtusifolia en fructificación y otro a más de 100 m de la Cecropia con frutos más cercana); 10 en cada uno de dos sitios sucesionales (uno con y otro sin Cecropias maduras dentro); y 10 en dos sitios maduros (uno con una alta dominancia de Nectandra ambigens y otro con una alta diversidad de especies del dosel) (tabla 20). Las trampas se colocaron a 10 cm del suelo cada 3 m a lo largo de un transecto en los sitios sucesionales y maduros; y distribuidas concéntricamente en el centro y en el borde de los dos claros. Cada trampa midió 0.50 m por lado y consistía de una charola cuadrada de tela de alambre de 1/2 pulgada de abertura y 5 cm de reborde. Encima de la charola se colocó una tela de organza atensándola con seguros en las esquinas.

La tela se cambió mensualmente en cada trampa y las colectas se dejaron secar al medio ambiente. Una vez secas el contenido de cada trampa se tamizó con una criba del No. 10 y otra del No. 30 puestas en serie. El contenido de la última se vertió en una caja de Petri de 10 cm y se revisó al microscopio de disección, haciendo pasar la muestra por una ranura del ancho del ocular con la ayuda de pinzas de relojero. Las semillas de Cecropia obtusifolia se separaron y contaron para cada trampa de cada sitio.

Con las semillas de cada uno de los 6 sitios se hicieron pruebas de germinación en agar bacteriológico al 1% añadiendo 250 partes por millón de ácido giberélico para romper posible latencia secundaria (Vázquez-Yanes, comunicación personal). Se colocaron 2 cajas con 50 semillas cada una de cada sitio (o todas las semillas encontradas si estas eran menos de 100), en una cámara de crecimiento a temperatura constante de 25°C y 18 horas luz/día. La germinación se contabilizó a la semana y el porcentaje final se tomó a las 3 semanas. En cada prueba se colocaron 2 cajas de Petri con semillas colectadas directamente de los árboles y guardadas en el laboratorio como control.

Se optó por la prueba de germinación como prueba de viabilidad, ya que la técnica del tetrazolium (Moore, 1973), resultó muy impráctico por el tamaño de las semillas. Sin embargo, en la

Tabla 20. Composición florística de los sitios de muestreo de la lluvia de semillas. Se consideraron los árboles ≥ 20 cm DAP a 10 m a cada lado del transecto de las trampas o en el borde de los claros según el caso.

ESPECIE	NUMERO DE INDIVIDUOS
SITIO: CLARO CON <i>C. obtusifolia</i> ALREDEDOR (~ 150 m²)	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	4
<i>Heliconia pendiculata</i>	1
SITIO: CLARO SIN <i>C. obtusifolia</i> ALREDEDOR (~ 150 m²)	
<i>Nectandra ambigua</i>	2
<i>Pouteria spicata</i>	1
<i>Brosimum alicestrum</i>	1
SITIO: SUCESIONAL DE <i>C. obtusifolia</i> (~ 600 m²)	
<i>Cecropia obtusifolia</i>	6
<i>Heliconia pendiculata</i>	3
<i>Piper amalago</i>	2
<i>Pseudolmedia oxypetala</i>	1
SITIO: SUCESIONAL DE <i>Boltonia campbellii</i> (~ 600 m²)	
<i>Boltonia campbellii</i>	4
SITIO: MADURO DE <i>Nectandra ambigua</i> (~ 600 m²)	
<i>Nectandra ambigua</i>	5
<i>Brosimum alicestrum</i>	1
SITIO: MADURO DIVERSO (~ 600 m²)	
<i>Brosimum alicestrum</i>	8
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	2
<i>Delonix glomerata</i>	1
<i>Ficus insipida</i>	1
<i>Gouera grandifolia</i>	1
<i>Amphalea oleifera</i>	1

primera colecta se hicieron ambas pruebas encontrándose una concordancia perfecta entre los resultados de las dos.

3. Banco de semillas

Para estimar la cantidad de semillas de C. obtusifolia en el suelo de la selva en condiciones naturales se hicieron dos muestreos del banco de semillas. Uno el 9 de enero, antes de la época de producción de semillas de la especie, y otro el 12 de octubre, después del pico de fructificación. Las muestras se tomaron con un cuadro de 0.0625 m² para la hojarasca y un cilindro de 10 cm de diámetro por 10 cm de profundidad para el suelo. Los muestreos se hicieron en los mismos sitios sucesionales y maduros y en 2 claros distintos elegidos con el mismo criterio que para el registro de la lluvia de semillas. En cada sitio se eligieron 10 puntos de muestreo al azar y una de las muestras de suelo se estratificó en 3 profundidades (0-5, 5-10 y 10-15 cm).

Las muestras se tamizaron al chorro de agua con tamices del No. 10 y del No. 30. El contenido del último se dejó secar a la sombra y se revisó al microscopio siguiendo la misma técnica que para las muestras de la lluvia de semillas.

Las pruebas de germinación se hicieron igual que para las semillas de la lluvia.

Para estimar el número de semillas que caen al suelo y que se encuentran en el banco por m² se siguió el siguiente procedimiento. Para cada sitio se calcularon los promedios de número de semillas por muestra y se convirtieron en número de semillas por m². Para la hojarasca se multiplicó el promedio por muestra por 16, ya que la unidad de muestreo fue de 0.0625 m²; y para el suelo se multiplicó por 127.3, ya que la unidad de muestreo fue de 78,5398 cm². Para los dos sitios sucesionales, los 2 maduros y los 2 claros se promediaron los valores y estos se ponderaron por la proporción de área de las 5 ha en claros (0.041), sucesionales (0.3413) y maduros (0.61768). Finalmente se obtuvo un valor del contenido de semillas por m² para cada sitio y para las 5 ha en promedio:

$$\text{Tot.sem} = [(\bar{X}_{\text{sem/m}^2} \text{ clar}) \cdot (0.041)] + [(\bar{X}_{\text{sem/m}^2} \text{ suc}) \cdot (0.3413)] + \\ \text{en las 5 ha} \quad [(\bar{X}_{\text{Sem/m}^2} \text{ mad}) \cdot (0.61768)] \times 50\,000 \text{ m}^2.$$

Con el fin de estudiar la dinámica del banco de semillas durante un ciclo anual, en junio de 1984 se montó el siguiente experimento. En un claro, en un sitio sucesional y en un sitio maduro se colocaron aleatoriamente 5 cuadros cubiertos con un toldo de plástico transparente de 1.5 x 1.0 m a 1 m del suelo, para evitar el aporte de nuevas semillas. En cada cuadro se colocó una cuadrícula de 16 celdas y se eligieron 6 al azar. En los subcuadros elegidos se sacó un cilindro de suelo de 8 cm de diámetro por 10 de profundidad y se colocó en un sitio una canastilla de tela de alambre de 3 cm de abertura llena de suelo estéril. Directamente sobre la superficie de cada canastilla se esparcieron 100 semillas de Cecropia tomadas de un grupo de semillas recién colectadas y secadas a la sombra, homogenizadas de 10 individuos. Las semillas se cubrieron con 1 cm de suelo.

Bimensualmente se recuperó aleatoriamente una de las canastillas de cada cuadro de los 3 sitios, teniendo un total de 15 recuperaciones cada dos meses. Para separar las semillas de cada canastilla se siguió el mismo procedimiento que con las muestras del banco. Las semillas recuperadas se agruparon en semillas enteras, depredadas (rotas o con un agujero) y germinadas (abiertas con la radícula emergiendo). Las primeras se sometieron a pruebas de germinación para distinguir semillas vivas latentes y semillas muertas. La 6a. y última recuperación se hizo a los 370 días de la siembra (julio, 1985).

Cada 20 días se registró en el campo el número de plántulas emergidas en cada sitio; removiéndolas después de cada registro.

4. Depredación de semillas

Se montó un experimento preliminar para evaluar el impacto de los depredadores sobre las semillas de Cecropia en el suelo.

En un sitio sucesional se colocaron 40 cajas de Petri de 8 cm de diámetro con 50 semillas secas y recién colectadas de C. obtusifolia. Cada metro a lo largo de dos transectos en cruz se colocaron 2 cajas, una descubierta y otra cubierta con tela de plástico de 2 mm de abertura. Durante los 4 días siguientes de haberse colocado las cajas se contó el número de semillas enteras por caja y se observó la presencia de posibles depredadores.

IID. RESULTADOS

1. Fenología de estructuras reproductivas

Los árboles de Cecropia obtusifolia producen yemas florales durante todo el año, pero tanto las hembras como los machos presentan picos de producción marcados. Ambos sexos presentan dos picos que coinciden temporalmente. El primero durante el mes de marzo y el segundo, menos marcado que el anterior, en los meses de junio hasta agosto y hasta septiembre en machos y hembras respectivamente (Fig. 22).

La periodicidad en la producción de flores maduras masculinas coincide con la de las yemas. Esto se debe a que la tasa de maduración de las flores en los machos es muy rápida. Además es notable que el número de flores registradas a lo largo de todo el año es mucho menor que el de yemas (Fig. 22). Esto puede estar dado, o por la rápida maduración y caída de las flores antes de ser detectadas o por la pérdida de las yemas antes de su maduración. Es frecuente encontrar en el suelo de la selva yemas masculinas y probablemente se deba a que sus pedicelos son muy delgados y débiles.

En las hembras la producción de frutos inmaduros* está desfasada un mes con respecto a la de las yemas y la cantidad de estas últimas es menor que la de frutos inmaduros a lo largo de la mayor parte del año. Esto es reflejo, por un lado, de que la caída de yemas es muy baja, menor que para los machos, y por otro lado, de que los frutos inmaduros permanecen como tales por largos períodos de tiempo (más de un mes), presentando tasas de maduración muy lentas. La alta cantidad de frutos inmaduros (y por tanto de flores), en relación a las yemas producidas, nos habla además de una elevada eficiencia de polinización de esta especie.

La producción de frutos maduros está desfasada un mes con respecto a quella de frutos inmaduros; y la cantidad de estos últimos es en todos los registros de 2 a 9 veces mayor. (Fig. 22b).

*En el caso de la fenología al hablar de frutos nos estamos refiriendo a racimos de espádices o infrutescencias. Cada racimo, que se origina de una yema, en las hembras produce en promedio 4 espádices o infrutescencias (ver descripción de especie y Cap. I).

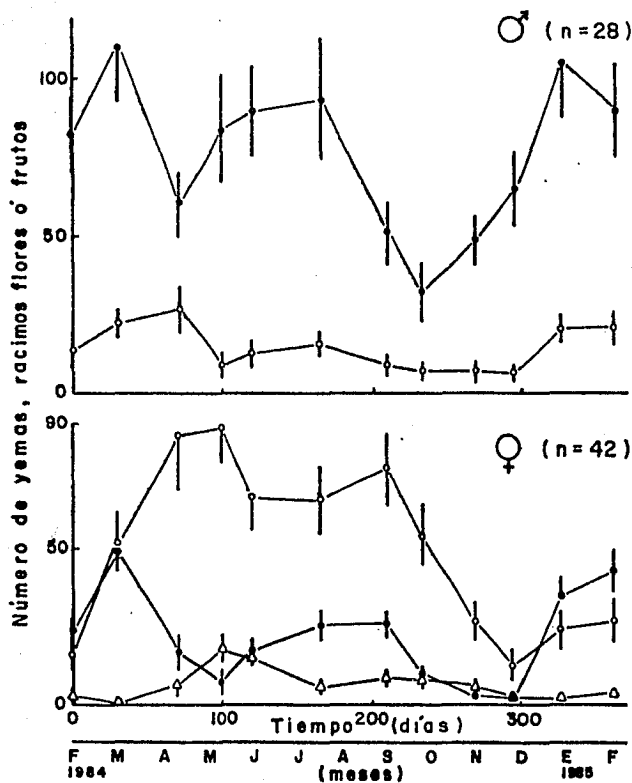


Figura 22. Fenología de estructuras reproductivas de machos y hembras de *C. obtusifolia* (1984-1985) en la selva de Los Tuxtlas. Se reporta el promedio y el error estándar para cada fecha. (●)-yemas; (o)-inflorescencias maduras o infrutescencias inmaduras y (Δ)-infrutescencias maduras.

La diferencia en la cantidad total de frutos inmaduros (25,318) y maduros (3,557) producidos en un año no se puede usar como indicador del porcentaje de remoción por frugivorfa por la acumulación de los primeros. Para estos fines podemos comparar la cantidad de frutos maduros y de yemas (11,100), que en las hembras presentan pedicelos gruesos y no caen al suelo frecuentemente antes de la maduración. Considerando un 30% de yemas caídas en promedio para 4 cohortes del árbol marcado, queda un 48% de diferencia entre yemas y frutos maduros que se puede atribuir a la remoción de estos últimos por frugívoros dispersores antes de ser registrados. Para cada registro, la comparación se debe hacer entre la cantidad de yemas producidas y la cantidad de frutos maduros producidos dos meses después, considerando el tiempo para la apertura de las yemas y la maduración de los frutos (Fig. 22). Por ejemplo, la diferencia entre yemas registradas en marzo y los frutos maduros registrados en mayo nos dará una idea de la proporción de dichas yemas que al madurar fueron removidas. Bajo esta consideración parece que la cantidad de remoción es menor cuanto menor es la producción y viceversa. Es decir la diferencia de yemas y frutos maduros (2 meses después) es muy pequeña (poca frugivorfa) cuando la producción de las primeras es baja (Fig. 22b y Fig. 23). Esto puede ser evidencia de que la tasa de frugivorfa en Cecropia obtusifolia depende de la disponibilidad de frutos.

2. Lluvia de semillas

Analizaremos ahora la mecánica del proceso de dispersión de C. obtusifolia: ¿Cómo se presenta espacialmente en el mosaico de la selva y cómo se presenta temporalmente a lo largo de un ciclo anual?

En la Fig. 23 se muestra que hay una concordancia perfecta entre la periodicidad de disponibilidad de frutos maduros y la caída de las semillas al suelo de la selva. Independientemente de los pasos intermedios entre la producción de las semillas y su llegada al suelo (i.e. remoción por frugívoros, paso por el tracto digestivo de los mismos, caída y posible acumulación a diferentes niveles del dose), a partir de esta evidencia pode-

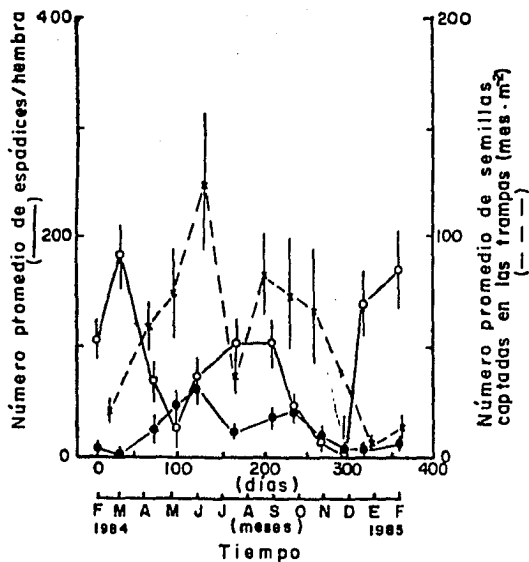


Figura 23. Fenología de yemas (o) y frutos maduros (●) y estacionalidad de la lluvia de semillas (x) de *C. obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas. Se reporta el promedio y el error estándar para cada registro (n=42 hembras y n=60 trampas de semillas).

mos plantear que en promedio la cantidad de semillas recién dispersadas en el suelo del mosaico de la selva a lo largo del año bien se puede predecir a partir de la disponibilidad de frutos maduros en los árboles de C. obtusifolia.

Cecropia obtusifolia tiene una dispersión muy eficiente. La probabilidad de encontrar al menos una semilla recién dispersada de la especie en cualquier cuarto de m^2 del suelo de la selva, es casi de 1 durante la mayor parte del año (Fig. 24). Sin embargo, la lluvia de semillas de Cecropia no es homogénea espacialmente. Si analizamos la distribución de frecuencias del número de semillas por trampa acumuladas durante un año, observamos que es claramente asimétrica. La mayoría de las trampas reciben pocas semillas y hay algunas que reciben cargas muy grandes de semillas. La proporción S^2/\bar{x} (un indicador del grado de agregación) para el número de semillas por trampa fue extremadamente alta (295.1) (Fig. 25). Esta agregación en la lluvia de semillas tiene relación con la forma de dispersión de la especie en forma de cargas fecales después de haber sido ingeridas por los frugívoros.

Como se esperaba, el sitio sucesional y el claro con árboles en fructificación de C. obtusifolia, recibieron durante todo el año las mayores cargas de semillas de la especie de los 6 sitios monitoreados (tabla 21). Un análisis de varianza no paramétrico (Zar, 1974) para el número de semillas anuales por trampa entre los 6 sitios resultó significativo ($p < 0.05$). Una prueba de comparación múltiple a posteriori (Wilcoxon y Wilcox, en Zar, 1974) mostró que el número de semillas colectadas en el sitio sucesional (1917 semillas m^{-2} año $^{-1}$) fue significativamente mayor que aquel colectado en el claro rodeado de C. obtusifolia (1132 semillas m^{-2} año $^{-1}$). El resto de los sitios recibió una cantidad de semillas significativamente menor ($\bar{x}_{i.d.s.} = 267.59$ semillas m^{-2} año $^{-1}$) y no se encontró diferencia significativa entre ellas ($p > 0.05$) (tabla 21). Estos resultados sugieren que C. obtusifolia presenta una curva de dispersión leptocúrtica de cola larga, ya que los sitios cercanos a los árboles en fructificación recibieron más semillas que aquellos sitios lejos de ellos.

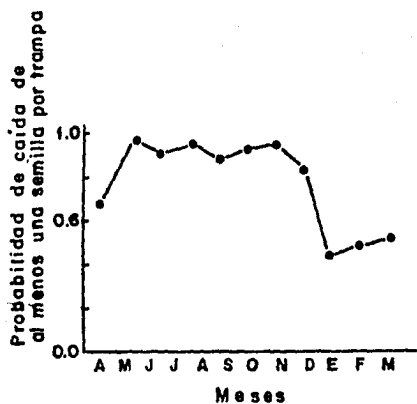


Figura 24. Probabilidad de encuentro de semillas de C. obtusifolia en el suelo de 5 ha de la selva de Los Tuxtlas (n=60).

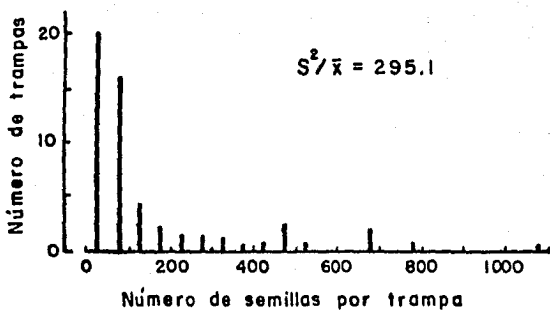


Figura 25. Distribución de frecuencias del número de semillas de C. obtusifolia por trampa acumuladas en un año (n=60).

Tabla 21. Número total de semillas caídas por m^2 en 6 sitios de la selva de Los Tuxtlas de abril de 1984 a abril de 1985. Se muestra el resultado de una comparación múltiple de Wilcoxon y Wilcox (Zar, 1974) para los distintos sitios. CC- Claro con *C. obtusifolia* maduras alrededor; CN- Claro sin *C. obtusifolia*; SC- Sitio sucesional con *C. obtusifolia*; SN- Sitio sucesional sin *C. obtusifolia*; MD- Sitio maduro diverso; MN- Sitio maduro de *Nectandra ambigua*. Se reporta el número total de semillas. La línea une valores estadísticamente iguales ($p > 0.05$). Entre paréntesis se reporta el promedio de germinación y su desviación estándar para todas las colectas (N=11).

1917	1132	338	292	229	209
SC	CC	SN	MN	MD	CN
(0.33 \pm 0.18)	(0.38 \pm 0.21)	(0.60 \pm 0.18)	(0.56 \pm 0.26)	(0.70 \pm 0.29)	(0.62 \pm 0.27)

En la misma tabla se reporta el porcentaje de germinación para las semillas colectadas en cada uno de los seis sitios. Dicho porcentaje fue mayor en todos aquellos sitios lejanos a una fuente de semillas de Cecropia obtusifolia, y menor en el claro y en el sitio sucesional con árboles de la especie en fructificación. En estos dos sitios cierta proporción de las semillas debe caer al suelo directamente, mientras que en los sitios las semillas necesariamente tienen que ser dispersadas por los fructívoros. Habría que hacer experimentos para probar una relación de causalidad entre ambos hechos.

Dentro de cada sitio hay además variación en la estacionalidad de la caída de semillas. El segundo pico de caída de semillas en el claro con C. obtusifolia alrededor, está casi dos meses desfasado con respecto al pico correspondiente al sitio sucesional de C. obtusifolia. En el resto de los sitios los picos en la estacionalidad de la lluvia de semillas son también en el verano, pero menos marcados, siendo la lluvia mucho más homogénea que en los dos sitios anteriores (Fig. 26).

Una vez dispersadas las semillas de C. obtusifolia, su destino después de llegar al suelo de la selva dependerá de las condiciones del sitio en donde caigan. Si la semilla cae en un sitio abierto con condiciones adecuadas para la germinación y establecimiento, ésta tendrá cierta probabilidad de ser reclutada como plántula a la población. Si la semilla llega a un sitio inadecuado para germinar permanecerá latente en el suelo incorporándose al banco de semillas de la especie.

3. Banco de semillas

Se encontró un gran número de semillas de C. obtusifolia en condiciones naturales del suelo de la selva. Este, en promedio fue igual en la colecta de octubre, después del pico de producción de frutos ($\bar{x} \pm d.s. = 1789 \pm 1909$ semilla/m²), que en la de enero ($\bar{x} \pm d.s. = 1790 \pm 1699$ semilla/m²). Sin embargo, hay una gran heterogeneidad espacial en el contenido de semillas en el suelo. Un análisis de varianza no paramétrico (Zar, 1974) mostró diferencias significativas en el contenido de semillas entre los

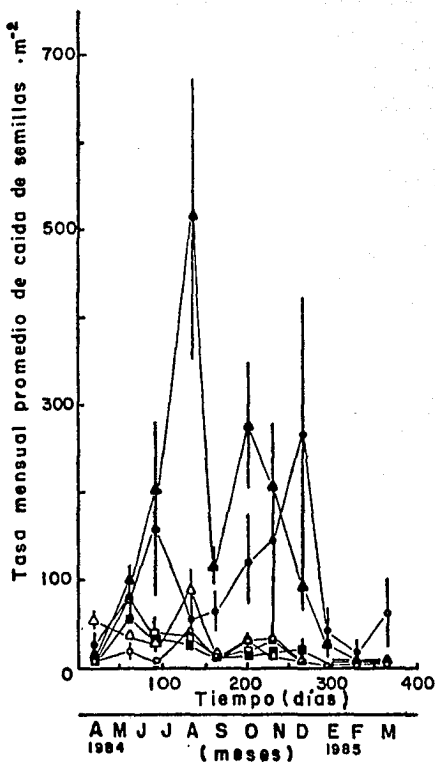


Figura 26. Lluvia de semillas en los distintos sitios de muestreo: Claro con (●) y sin (○) *C. obtusifolia* maduras; sitio sucesional con (▲) y sin (△) *C. obtusifolia* maduras; sitio maduro diverso (■) y sitio maduro de *Nectandra ambigua* (■). Se reporta el promedio y el error estándar para cada sitio y cada registro (n = 10).

seis sitios para ambas colectas ($p < 0.05$). Una prueba a posteriori de comparación múltiple de rangos (Wilcoxon & Wilcoxon, en Zar, 1974) mostró, como se esperaba, que los sitios cercanos a Cecropia en fructificación tienen, en total, una mayor cantidad de semillas en el suelo (CC y SC, ver tabla 22) que el resto de los sitios. Mientras que en la colecta de enero la cantidad de semillas en el suelo para estos dos sitios fue distinta estadísticamente, para la colecta de octubre el análisis no distinguió entre los dos valores. El orden entre estos dos sitios además se invirtió en la colecta de octubre en que se encontró un mayor número de semillas en el sitio sucesional que en el claro. Esto probablemente responde a la variabilidad individual del comportamiento reproductivo y fenológico (ver Fig. 26). Probablemente las diferencias entre los sitios con rodeados de individuos de Cecropia se deben a los distintos comportamientos fenológicos de los individuos en cada uno de los dos sitios y en cada una de las fechas de la colecta. En ambas colectas, el resto de los sitios presentó un menor número de semillas de la especie, siendo, el sitio sucesional de Belotia el más pobre en semillas de C. obtusifolia.

El patrón espacial del banco de semillas de Cecropia es muy similar al patrón espacial de su lluvia de semillas. Los sitios cercanos a hembras maduras de la especie recibieron en las trampas y presentaron en el suelo un contenido mayor de semillas de Cecropia, que el resto de los sitios (tabla 21 y 22).

El contenido de semillas en la hojarasca fue significativamente mayor en el sitio SC. El valor para el sitio CC, sin embargo, se agrupó en el análisis con aquel de los sitios MD y SN y con los sitios CN, MN y MD en las colectas de enero y octubre respectivamente (tabla 22). Esto tiene relación con el hecho de que en los claros probablemente la cantidad de hojarasca es menor que en los sitios sucesionales. Además las hojas de Cecropia también pueden interceptar descargas fecales y después caer al suelo.

A pesar de que el número total de semillas encontradas en el suelo de la selva en enero y en octubre son muy similares entre sí, la proporción de semillas viables es mayor en la colecta

Tabla 22. Número de semillas por m² de hojarasca y/o suelo en 6 sitios de la selva de Los Tuxtlas y en dos fechas de colecta. Se muestran los resultados de una comparación múltiple de Wilcoxon y Wilcox (Zar, 1974) para los diferentes sitios. Las líneas continuas unen valores iguales estadísticamente ($p > 0.01$); discontinuas ($p > 0.001$). Debajo de las líneas se reporta el número de semillas viables por m². (Ver tabla 21 para clave de sitios).

	ENERO, 1984						OCTUBRE, 1984					
	163	93	88	66	29	27	366	134	120	74	69	13
HOJARASCA	SC	CC	MD	SN	CN	MN	SC	CC	CN	MN	MD	SN
	6.9	5.7	8.0	26.8	27.8	11.8	6.0	6.0	2.5	14.9	8.7	30.8
	4393	3157	968	891	662	204	3985	3959	955	573	280	204
SUELO	CC	SC	MD	MN	CN	SN	SC	CC	MN	CN	MD	SN
	0.9	3.6	4.0	7.1	11.5	6.3	12.0	11.1	56.0	17.6	28.2	32.8
	4486	3320	1056	918	691	270	4351	4093	1029	693	349	217
HOJARASCA + SUELO	CC	SC	MD	MN	CN	SN	SC	CC	MN	CN	MD	SN
	1.0	3.8	4.3	7.3	12.2	11.5	11.5	10.9	53.1	15.0	24.4	32.7

ta de octubre (24.6 ± 16.3) que en la de enero (6.7 ± 4.5). En ambas los porcentajes de germinación menores se registraron para los sitios de claro y sucesional con C. obtusifolia (tabla 22), al igual que en el caso de las semillas provenientes de la lluvia.

La distribución de semillas en el perfil de suelo no es uniforme. El 77% de estas se encuentra en los primeros 5 cm del suelo y a más de 10 cm sólo se encuentra un 2% de las semillas (Fig. 27). Además, de estas últimas no germinó ninguna, mientras que los porcentajes de germinación para las dos primeras capas fueron de 6.7 y 6.0 (las colectas estratificadas se hicieron sólo en enero) en promedio, respectivamente. Los porcentajes promedio de germinación de las semillas recuperadas de la hojarasca y del suelo fueron muy similares para ambas colectas 12.99 ± 9.88 y 15.93 ± 15.93 ($n=12$) respectivamente.

Aparentemente la cantidad de semillas por m^2 que cae en un año al suelo de la selva (573) es mucho menor a la que se encuentra en el banco de semillas antes (1328) o después (1303) de la dispersión. Sin embargo no todas las semillas que llegan al suelo en la lluvia anual, ni todas las que se encuentran en el banco de semillas son viables. De las semillas colectadas en las trampas de un 29.1% a un 76.7% fueron viables. En la tabla 21 se muestra entre paréntesis el porcentaje de germinación para cada sitio. De las semillas colectadas del suelo una proporción menor estuvo viable (del 0.87 al 46%) encontrándose como se señaló anteriormente, un porcentaje promedio de germinación mayor para las colectadas en octubre que para aquellas colectadas en enero (tabla 22).

Considerando el número de semillas viables únicamente, encontramos que la cantidad de semillas por metro cuadrado que cae anualmente (253) al suelo de la selva es ligeramente menor que la encontrada en el suelo después del pico de fructificación de Cecropia (281); y cuatro veces mayor que aquella encontrada en enero (63). Esto indica de cierta manera que no hay una acumulación muy grande de semillas viables en el suelo de la selva. La mayoría de las semillas del banco de Cecropia obtusifolia por lo tanto están muertas.

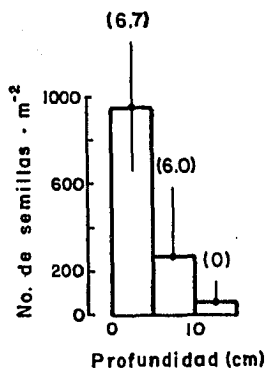


Figura 27. Contenido de semillas de *C. obtusifolia* a diferentes profundidades (n=12 muestras). Se reporta el promedio y el error estándar. Entre paréntesis se reporta el porcentaje de germinación.

Para evaluar cuál es la probabilidad de sobrevivencia de las semillas en el suelo y cuál el porcentaje de estas que se pierden por diferentes causas, se realizó un experimento de la dinámica del banco de semillas.

4. Dinámica del banco de semillas

Los resultados del experimento de dinámica del banco de semillas se resumen en las figuras 28, 29 y 30 para el claro, el sitio sucesional y el sitio maduro, respectivamente. En los tres sitios el porcentaje de semillas removidas fue muy alto. De estas no se sabe que proporción fueron depredadas o dispersadas de manera secundaria. Sin embargo, de las semillas recuperadas una proporción importante presentaron daños por depredadores. Como se observa en la Fig. 31 estos fueron desde orificios en la parte central de las semillas hasta fragmentación total, aparentemente por rotura después de haberse perforado o por masticación directa.

En los tres sitios la proporción de semillas recuperadas y de éstas el porcentaje de semillas vivas latentes bajó bruscamente después de los dos primeros meses de haberse sembrado. Al final del experimento sólo el 3.75% de las semillas en el sitio sucesional y el 2.2% en los otros dos sitios, permanecieron latentes en el suelo. Las mayores pérdidas por germinación ocurrieron en todos los casos durante los primeros meses después de la siembra. Sin embargo, algunas semillas siguieron germinando durante todo el año en los tres sitios.

Se pueden detectar algunas diferencias en la dinámica del banco de semillas en los tres sitios experimentales. Las mayores pérdidas por germinación ocurrieron en el claro. El porcentaje global de germinación en el campo en este sitio fue de 4.4%, mientras que en el sitio sucesional y en el maduro fué de 2.2% y 0.53% respectivamente. También en el claro se detectó el mayor porcentaje de remoción de semillas, aunque la proporción de semillas dañadas por depredación encontrada fue menor para este sitio que para los otros dos. Del sucesional se recuperaron más semillas en las 6 colectas del ciclo anual, que en los otros dos sitios. Finalmen-

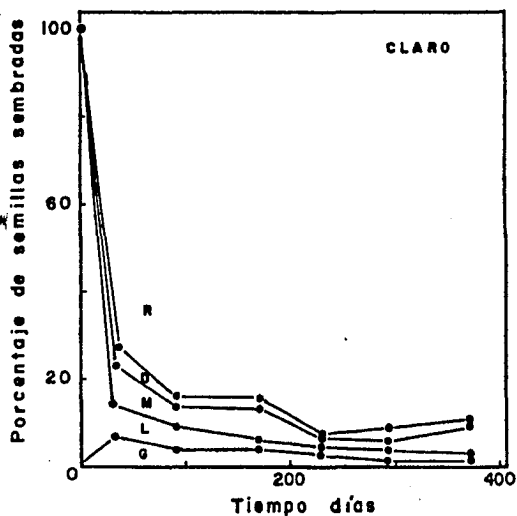


Figura 28. Dinámica de la población de semillas de *C. obtusifolia* introducidas en el suelo de un claro de la selva de Los Tuxtlas. G- fracción de semillas que germinaron; L- semillas en latencia; M- semillas recuperadas no viables; D- semillas recuperadas depredadas y R- semillas removidas.

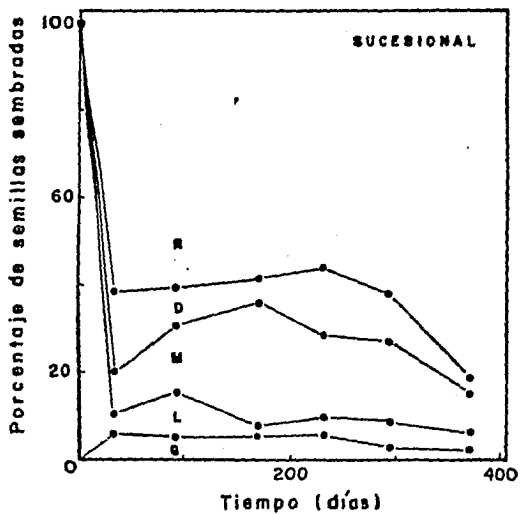


Figura 29. Dinámica de la población de semillas de *C. obtusifolia* introducidas en el suelo de un sitio sucesional (10-15 años de edad) de la selva de Los Tuxtlas. (ver figura 28 para significados de letras).

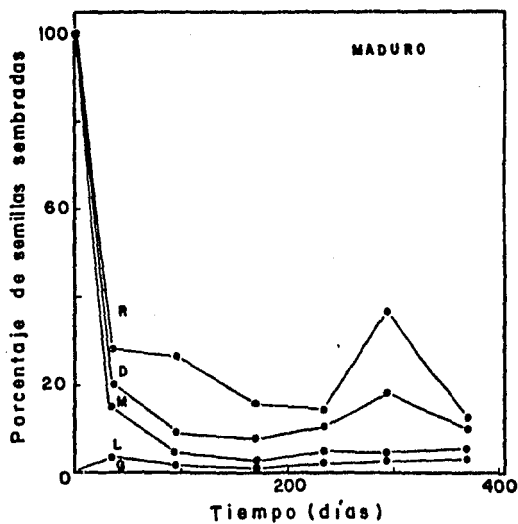


Figura 30. Dinámica de la población de semillas de *C. obtusifolia* introducidas en el suelo de un sitio maduro de la selva de Los Tuxtlas. (ver figura 28 para significado de letras).

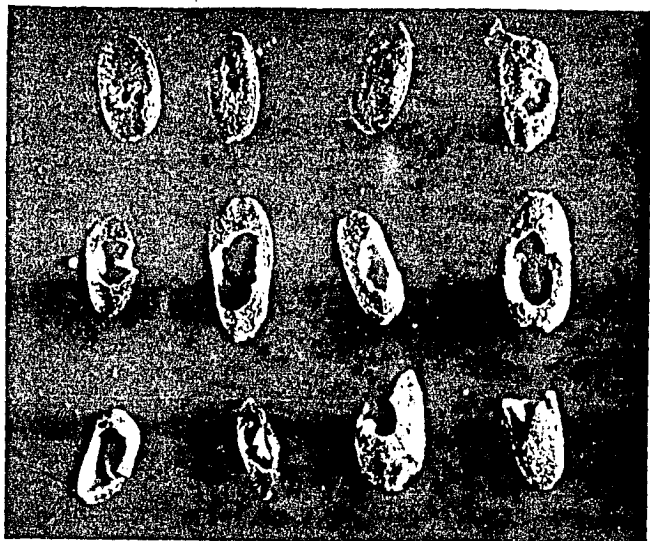


Fig. 31. Semillas de Cecropia obtusifolia con diferentes grados de daño por ataque de depredadores, las cuales fueron colectadas del suelo de la selva en los experimentos de dinámica del banco de semillas. El tamaño de las semillas oscila entre 1.6 y 2.5 mm longitud.

te el porcentaje de semillas latentes recuperadas bajó paulati-
namente en el claro, mientras que en los otros dos sitios se
presentan fluctuaciones en dicho porcentaje a lo largo del año.

Estas evidencias apuntan hacia la posibilidad de que las
semillas de Cecropia obtusifolia estén sujetas a presiones de
depredación importantes.

5. Depredación de semillas

De las semillas colectadas en las trampas del 2.1% al 18.2%
para los diferentes meses estuvieron dañadas por depredadores.
Como ya se planteó en el apartado anterior, una proporción impor-
tante de las semillas sembradas en el experimento de dinámica
del banco también fueron recuperadas con daños por depredadores.

De las semillas puestas en el experimento de depredación
al cuarto día se recuperaron el 4% y el 72% de las colocadas en
cajas descubiertas y cubiertas con malla, respectivamente (Fig.
32). La depredación de semillas en las cajas abiertas ocurrió
a una tasa muy elevada; al día siguiente de haberse colocado
sólo quedaba el 45% de las semillas. Probablemente esto se de-
bió a la facilidad con que los depredadores tuvieron acceso a
las semillas. En las cajas con mallas se encontraron más semi-
llas depredadas dentro de las cajas y se llegaron a observar
hormigas y semillas atrapadas en la malla. Probablemente, de
haber dejado estas cajas durante un lapso más prolongado las
semillas hubiesen sido depredadas poco a poco por las hormigas,
u otros depredadores suficientemente pequeños para introducirse
en las cajas.

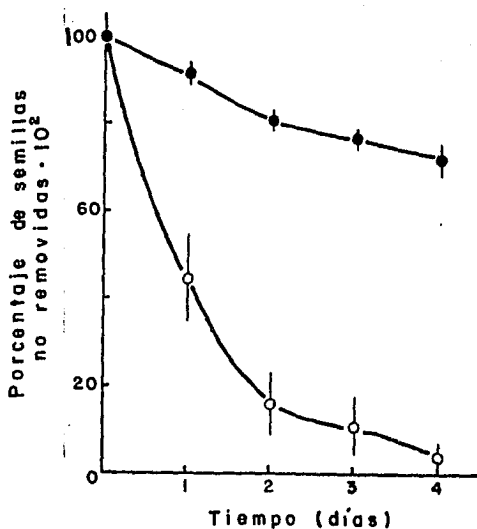


Figura 32. Depredación de semillas de *C. obtusifolia* colocadas en cajas de Petri cubiertas con malla de 2 mm (●) y totalmente descubiertas (○) en un sitio sucesional de la selva de Los Tuxtlas. Se reporta el promedio y error estándar para 20 cajas. (Cada caja con 50 semillas inicialmente).

IIE. DISCUSION

El enfoque demográfico y el carácter particular del estudio que se presenta, nos permitirá discutir y matizar algunas de las generalizaciones planteadas acerca de la biología de las semillas de las especies pioneras.

La fenología reproductiva de Cecropia obtusifolia se apega al patrón general propuesto para las especies pioneras con dispersión zoocora (Whitmore, 1983). Sin embargo, su reproducción no es constante durante todo el año sino que presenta 2 picos claros de máxima disponibilidad de estructuras reproductivas (femeninas y masculinas) y por tanto, de semillas. Además parece que la variabilidad individual en el comportamiento fenológico no es suficientemente grande como para anular el patrón estacional y aunque existe cierta varianza interindividual en la cantidad de frutos producidos en distintos momentos a lo largo del año, la mayoría siguen el mismo comportamiento fenológico que se observa a nivel poblacional. Aparentemente, la estacionalidad en la producción de flores y frutos en hembras y machos no tiene relación con la variación en la temperatura y precipitación a lo largo del año (figura 33). Sin embargo, la producción de yemas y la precipitación mensual tienden a presentar una mayor concordancia con estos factores. Fleming y Williams (manuscrito) encontraron un sólo pico fenológico mucho más marcado en la reproducción de C. peltata en Costa Rica. Esta especie fructifica únicamente de mayo a septiembre, que coincide con la época de lluvias en la selva estacional (pp anual de 1660 mm) de Santa Rosa. Estos mismos autores encontraron, además, que la variación en la humedad entre distintos sitios afectó significativamente la producción de frutos en C. peltata. En los sitios húmedos algunas hembras fructificaron inclusive durante la época de secas. En contraste, la fructificación en las selva húmedas de El Verde, Puerto Rico ocurre durante la época de secas, en la cual, la precipitación mensual oscila alrededor de los 100 mm (Silander, 1979; citado en Fleming y Williams, manuscrito). Fleming y Williams (manuscrito) atribuyen dicha diferencia a que en una selva no estacional como la de El Verde, Puerto Rico, la polinización por viento, el crecimiento vegetativo y la efectividad de la dispersión se

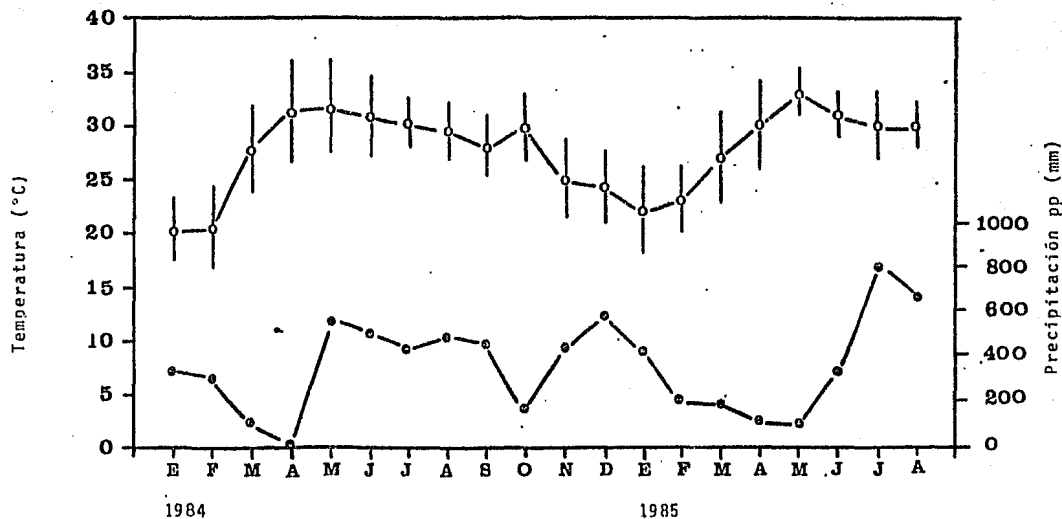


Figura 33. Marcha de la temperatura (promedio diario mensual a las 12 pm y desv. est.) y precipitación en la Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas.

maximizan reproduciéndose en secas; mientras que en una selva estacional, como la de Santa Rosa, Costa Rica, la severidad de la época de seca (pp mensual < 200) obliga a los árboles a permanecer vegetativa y reproductivamente quiescentes durante ésta época. Surge entonces la siguiente pregunta: ¿Porqué algunas especies de Cecropia en selvas no estacionales como la de El Verde, de Puerto Rico (Frankie et al., 1974) y México (este trabajo) fructifican a lo largo de todo el año con o sin estacionalidad en el tamaño de las cosechas y no presentan sus picos de fructificación en la época de secas?. Fleming y Williams (manuscrito), simplemente concluyen que en ausencia de restricciones estacionales (como en selvas húmedas de México y Costa Rica) las especies de Cecropia pueden reproducirse a lo largo de todo el año; contradiciendo la argumentación utilizada para explicar la diferencia entre las selvas de el Verde y de Santa Rosa. Aparentemente lo que ocurre es que no está claro el mecanismo de relación entre la precipitación y la fenología de estas dos especies de Cecropia.

En C. obtusifolia el pico de disponibilidad de frutos coincide además con la época de mayor actividad de frugívoros migratorios en Los Tuxtlas (Trejo, 1976). Sin embargo, hay que resaltar que sólo el 14% de las aves que consumen las semillas de la especie son migratorias (Trejo, 1976); y que entre los dispersores más importantes están los murciélagos (Estrada et al., 1984; Fleming y Williams, manuscrito), que son animales residentes. Esto restringe las posibilidades de explicar el patrón fenológico de C. obtusifolia en Los Tuxtlas por una presión selectiva por parte de los dispersores migratorios.

Por otro lado, Fleming y Williams (manuscrito) argumentan que no es la evasión de competencia por frugívoros de otras especies que atraen gran número de dispersores, la causa del comportamiento fenológico de C. peltata en Costa Rica. Ellos reportan que hay varias de estas especies de árboles cuya producción de frutos se sobrepone con la de C. peltata.

Finalmente, el hecho de que en C. obtusifolia se haya encontrado evidencia de que la remoción de frutos es baja cuando la producción también lo es, permite plantear la hipótesis de que

La estacionalidad en la producción tiene otras causas y la tasa de frugivoría depende de la disponibilidad de frutos en un momento dado. Para poder probar estas y otras hipótesis relacionadas con la causalidad de la fenología reproductiva de Cecropia, se necesitarán observaciones y cuantificaciones detalladas sobre la remoción relativa de frutos por cada uno de los frugívoros en distintos tiempos. También es necesario plantear experimentos que permitan evaluar el efecto de factores fisiológicos y ecológicos (relacionados por ejemplo con disponibilidad de agua u otros factores medioambientales).

En comparación a las estimaciones de lluvia de semillas obtenidas para otras especies del género Cecropia, la lluvia anual de semillas estimada para C. obtusifolia es mucho mayor. En Los Tuxtlas, registramos un promedio de 573 semillas caídas por m² durante un año; mientras que Uhl y Clark (1983); Brokaw (en prensa) y Fleming y Williams (manuscrito) obtuvieron estimaciones anuales de 5, 47 y 16.5 (selva húmeda), respectivamente. Para poder discutir estos datos vale la pena hacer un paréntesis para analizar la metodología utilizada por estos autores y compararla con aquella utilizada en Los Tuxtlas (ver metodología en este Capítulo). Uhl y Clark (1983) estimaron la lluvia de C. ficifolia colocando 10 charolas (área total de muestreo = 1.2 m²) con suelo estéril dentro de la selva y exponiéndolas en condiciones abiertas a germinación después de 1 año. La estimación del número de semillas caídas se hizo con base en el número de plántulas que germinaron después de un año. Esta estimación dista mucho de la cantidad real de semillas de la especie que pueden llegar al suelo de la selva durante un año, porque hay una serie de fuentes de "salida" (muerte, germinación, remoción, depredación) de semillas operando durante el tiempo antes de que se haga la estimación. Además, como se muestra en el trabajo de Salmerón (1984), diferentes condiciones de germinación pueden arrojar estimaciones distintas del contenido de semillas viables. Fleming y Williams sí hicieron un conteo directo de las semillas que caen al suelo, mediante 60 trampas colocadas aleatoriamente con respecto a las cecropias maduras (47 m² de área de muestreo), pero sólo contaron las semillas caídas en períodos de 7 días consecutivos

de cada mes (de julio 1983 a julio 1984). Finalmente, Brokaw colocó 150 trampas (21 m^2 de área total de muestreo) unicamente dentro de claros, sin atender a la ubicación de los individuos de Cecropia maduros; y las colectó mensualmente, durante 4 meses.

Con estos antecedentes, es claro que la cantidad de semillas obtenidas por Uhl y Clark (1983) puede ser una subestimación. La metodología de Fleming y Williams podría tener el problema, poco probable, de una lluvia de semillas muy heterogénea dentro de cada mes. Y en cuanto al trabajo de Brokaw (en prensa) el problema es la falta de cuantificación de la lluvia de semillas en sitios sucesionales y maduros y el corto período considerado.

Los valores más bajos obtenidos por Fleming y Williams y por Brokaw se pueden atribuir, sin embargo, a una menor densidad poblacional o una menor fructificación de Cecropia en sus respectivos sitios de estudio; y sobre todo para el caso de Brokaw, a que la lluvia de semillas en los claros fue se menor a la promedio de toda la selva. Esto último, sin embargo, no fue lo que observamos en Los Tuxtlas, ya que la heterogeneidad de la lluvia atendió más bien a la ubicación de las Cecropias maduras y no al estado sucesional del parche. Así pues, la reproducción restringida a una época del año de C. peltata en Santa Rosa, Costa Rica; así como la aparentemente menor fecundidad promedio de ésta (500,000 semillas, de acuerdo a Silander, 1979; en Fleming y Williams, manuscrito), pueden explicar la menor tasa anual de caída de semillas de esta especie, en comparación a la de C. obtusifolia en Los Tuxtlas. Por otro lado, la diferencia observada entre la lluvia de esta última especie y la de C. insignis en IBC (Brokaw, en prensa), se puede atribuir a la menor densidad de ésta y/o a la localización de los árboles de C. insignis maduras con respecto a los claros.

Además de la magnitud de la lluvia de semillas (número promedio de semillas que cae al suelo por unidad de superficie) otras características de la dispersión pueden también variar: su homogeneidad espacial y temporal y su amplitud. En C. obtusifolia la lluvia de semillas es altamente heterogénea, pero la probabilidad de encontrar al menos una semilla en cualquier

cuarto de metro cuadrado de la selva durante todo el año es superior a 0.4 y durante 7 meses es cercana a 1. Además en los sitios lejanos a individuos de Cecropia maduras (aprox. 50-100 m) hay un escaso pero constante aporte de semillas de la especie. Esto ha sido comprobado indirectamente para otras especies del mismo género y para otras especies pioneras en estudios generales (por ejemplo Foster, 1982; ver citas introducción de este capítulo). Brokaw (en prensa) encontró una probabilidad de caída de semillas (0-0.3) de Cecropia menor que la encontrada por Foster (1982) en selva madura de la misma IBC, dentro de los claros que él estudió. Esta diferencia se puede deber a los hábitos de los dispersores, y como se demuestra en este estudio de C. obtusifolia, también a la cercanía de los árboles maduros. En relación a lo primero y contrario a lo esperado, Schemske y Brokaw (1981) encontraron que los frugívoros de pioneros (p. ej. murciélagos) raramente se encontraban cruzando o dentro de los claros. Más aún, si los dispersores defecan principalmente mientras que perchan (Phillips, 1910; en Brokaw, en prensa), la ausencia de perchas en los claros desprovistos de vegetación puede ser otra causa de la existencia de una menor lluvia de semillas en estos sitios, en comparación a los sitios de selva madura. Augspurger (citado en Brokaw, en prensa) ha obtenido resultados concordantes. Encontró que dentro de los claros la caída de semillas dispersadas por animales, por unidad de superficie, es menor que dentro de la selva madura en IBC. Además encontró una relación inversa para las semillas de dispersión anemócora, atribuyéndola a las corrientes de aire y/o al aerodinamismo de las semillas que las "dirigen" hacia los claros.

La dispersión de C. obtusifolia es heterogénea espacial y temporalmente. Las causas principales de dicha heterogeneidad son la variación temporal en la fructificación de la población, la distribución de las hembras maduras; y el comportamiento de forrajeo de los dispersores en relación a la ubicación de los individuos de Cecropia en fructificación y a los parches de vegetación con distinto desarrollo sucesional. Sin embargo, no conocemos el destino de aproximadamente un 80% (porcentaje de semillas que se pierden desde antes de la apertura de las yemas hasta llegar a

ser semillas en el suelo de la selva) de las semillas que potencialmente (estimadas por el número de yemas florales que producen las hembras de las cuales c.a. 37% caen al suelo antes de abrir) se producen. Estas pérdidas pueden deberse en parte a factores que operan antes de la dispersión (infertilidad, baja eficiencia en la polinización y depredación) y que ameritan estudios futuros.

La densidad de semillas viables de C. obtusifolia encontrada en éste estudio es superior a la reportada para la mayoría de las especies del mismo género estudiadas en otras selvas de América. Además se encuentra entre el número de semillas germinadas en el sitio abierto y en el claro, que Salmerón (1984) reporta, para la misma especie y en la misma localidad (ver tabla 19). Esto puede indicar que probablemente el contenido de semillas en el suelo, sobre todo durante y después del pico de fructificación que es cuando Salmerón (1984) colectó el suelo es superior al encontrado en este estudio. Una posible causa de la relativamente baja densidad de semillas viables encontradas pueden ser la manipulación a que se sometieron las muestras de suelo para separar las semillas. Posiblemente durante este proceso algunas semillas fueron muertas o iniciaron el proceso germinativo, mismo que fue interrumpido al secar las muestras. Este efecto se podría evaluar repitiendo las muestras y teniendo colectas testigo en las que se estimase el contenido de semillas viables mediante la germinación en condiciones óptimas inmediatamente después de la colecta. No obstante Vázquez-Yanes y Orozco (en prensa) atribuyen la baja germinabilidad de las semillas del suelo a la alteración del mecanismo de reversión del fitocromo por incidencia de luz R y RL alternadas, al alterarse la transparencia y absorvancia de la cubierta de la semilla en su contacto con el suelo.

Una serie de evidencias indirectas parecen sugerir que las semillas de C. obtusifolia no permanecen en el suelo de la selva de Los tuxtlas por períodos muy prolongados de tiempo: El patrón espacial de la lluvia de semillas coincide con el del banco de semillas; lo que indica que la cantidad y distribución actuales de las semillas por la lluvia (que como ya vimos depende en gran

medida de la ubicación actual de las hembras en fructificación), explican la cantidad y distribución actuales de las semillas en el suelo. Una segunda evidencia es que la mayor parte de las semillas se encuentran superficialmente y de aquellas recuperadas a más de 5 cm no se registró ninguna semilla viable (ver también citas de la introducción). Si el período de permanencia de las semillas fuese muy prolongado, estas se podrían ir acumulando vivas a lo largo del perfil conforme se dá el proceso de descomposición de hojarasca y formación de suelo. En tercera instancia, el porcentaje de viabilidad registrado en la colecta de suelo varios meses después del pico de fructificación (enero) fue cuatro veces menor que el registrado en la colecta hecha en octubre, a finales de la época de máxima producción.

Ahora bien, la longevidad de las semillas en el suelo y sus causas de mortalidad sólo se explicaron mediante el experimento de dinámica del banco, que si bien nos sirve como un indicador tiene aún muchas fallas técnicas que corregir. Tanto la muerte fisiológica (o posiblemente por ataque de patógenos) como la depredación y remoción (posible depredación) provocaron fuertes reducciones en el contenido inicial de semillas en todos los casos. Las fallas técnicas que pueden estar implícitas en estos resultados son las siguientes: El movimiento de las semillas a causa de movimiento del suelo por viento o corrientes de agua. Esto fue descartado porque el suelo colocado dentro de las canastas era fácilmente diferenciable del resto y no se detectó ni dispersión del suelo fuera de las canastas, ni disminución en el nivel del suelo dentro de las mismas. Como las semillas se cubrieron con una capa de suelo su movimiento tuvo que deberse necesariamente a algún factor extrínseco (i.e. algún animal). Por otro lado, tanto en este como en el experimento de depredación se recuperaron numerosas semillas con claras huellas de ataque por depredadores. Posiblemente estos son principalmente hormigas y pequeños roedores, que han sido ya identificados como depredadores de otras especies de Cecropia (Fleming y Williams, manuscrito). No obstante, la alta densidad ($12,500/m^2$) de las semillas en el experimento en relación a la encontrada en condicio-

nes naturales (hasta $500/m^2$, ver Salmerón, 1984), puede estar acelerando y aumentando la tasa de depredación y ataque de patógenos normales. Esto puede ser mediante la mayor facilidad de localización de grupos densos de semillas de Cecropia por parte de los depredadores y mediante la mayor facilidad y rapidez de contagio por patógenos de semillas cercanas. Pero no hay que olvidar que a pesar de que en términos promedios las condiciones experimentales son muy densas, la lluvia de semillas de C. obtusifolia es muy heterogénea (ver también Fleming y Heithaus, 1981; Brokaw, en prensa) y muy bien podemos encontrar grupos densos de semillas que llevadas a número por m^2 nos darían cifras similares a las experimentales. De cualquier manera, sería interesante evaluar experimentalmente el efecto de la densidad de semillas en las tasas de depredación y muerte de las mismas en el suelo.

Así las cosas, podemos plantear que las altas tasas de supervivencia (hasta 50%) reportadas para semillas de Cecropia en otros estudios (Holthuijzen y Boerboom, 1982; Uhl y Clark, 1983; Pérez-Násser, 1985) bien se pueden atribuir a la exclusión parcial o total de las semillas de sus depredadores u otros factores de mortalidad.

Las elevadas varianzas que se registraron en los porcentajes de germinación, recuperación y remoción de las semillas nos impide sacar conclusiones claras a partir de comparaciones entre los diferentes sitios en que se montó el experimento. Una de las únicas diferencias claras, además de la obvia mayor germinación en el claro, es la relativamente baja depredación y remoción de semillas en el sitio sucesional. Una hipótesis que se puede plantear para explicar este hecho es el saciamiento de los depredadores de Cecropia por la alta disponibilidad de semillas en este sitio con abundantes hembras de la especie que provocan una lluvia muy densa de semillas en sus cercanías (sitio SC, ver sección de resultados). Tanto ésta como muchas otras hipótesis requieren de experimentos posteriores.

También sería importante profundizar en el estudio de los cambios que sufre la semilla en su contacto con el suelo, para poder entender las causas de la pérdida de su capacidad germi-

nativa en los casos que no son depredadas (ver por ejemplo Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, en prensa).

Para poder evaluar la importancia relativa (en su contribución a cohortes de plántulas) de las semillas que caen anualmente al suelo de la selva (lluvia) y de aquellas que permanecen latentes en el banco por más de un año vamos a sintetizar los datos obtenidos para C. obtusifolia en un modelo de flujo numérico.

En primera instancia hay que tener en cuenta que la selva en que crece Cecropia no es un medio homogéneo, sino que es un mosaico de ambientes en el que podemos distinguir arbitrariamente al menos tres tipos de parches por su status sucesional (ver Whitmore, 1978). Para cada especie, sin embargo, el grado de heterogeneidad será distinto y afectará de diferente manera sus distintas partes del ciclo de vida.

Para fines de analizar la dinámica de las semillas de C. obtusifolia vamos a suponer la existencia de 4 tipos de parches en la selva: a) claro grande ($\geq 100 \text{ m}^2$), en donde, supongamos también que todas las semillas de la especie que llegan, pueden germinar; b) claro pequeño ($\leq 100 \text{ m}^2$), c) sitios sucesionales y d) sitios maduros, en donde (cualquiera de estos tres) no pueden germinar las semillas de Cecropia y si lo hacen mueren inmediatamente.

Antes de comenzar con la explicación del diagrama de flujo de la figura 34 hay que mencionar que si bien la reproducción, germinación y muerte de las semillas en C. obtusifolia son continuas, el modelo que vamos a elaborar será discreto. Por razones prácticas vamos a considerar eventos anuales como si fuesen discretos.

Iniciamos con las semillas que han permanecido latentes en el suelo inmediatamente después de que ha ocurrido la lluvia de semillas y con la germinación del año 0. Así, el banco de semillas (0) estará constituido por las semillas que se encuentran en el suelo de claros pequeños, sitios sucesionales y maduros (las semillas que llegaron a un claro grande o pasaron a él por la dinámica de perturbación de la selva ya se incorporaron al flujo numérico de las plantas establecidas). Al cabo de un año las se

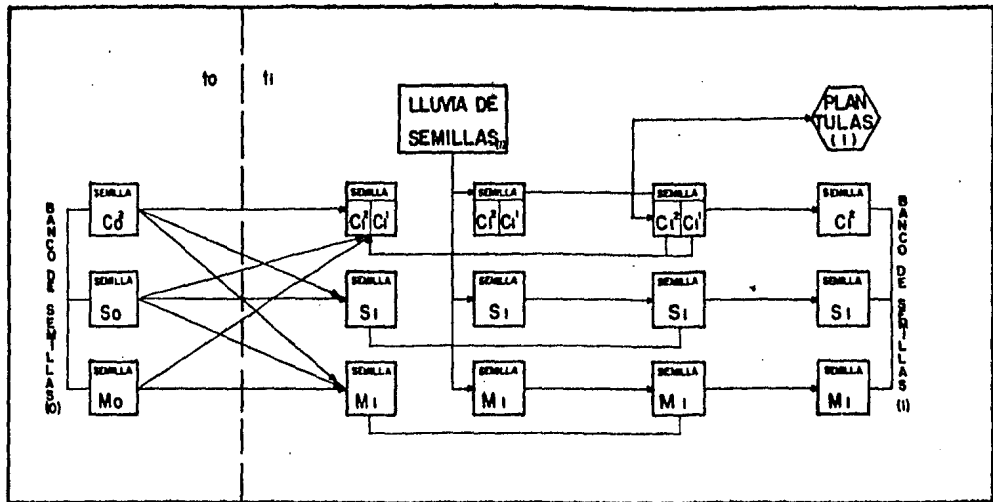


Figura 34. Diagrama de flujo numérico para las semillas de *C. obtusifolia* en el mosaico de regeneración de la selva (C1-claros 100 m²; C2-claros 100 m²; S- sitios sucesionales y M- sitios maduros). SEMILLAS*= Semillas de lluvia de año 1. (ver texto y ecuaciones para ampliar información).

millas en cada uno de estos sitios pueden sobrevivir o no con una probabilidad dada. Dependiendo de la dinámica del ciclo de renovación de la selva las semillas del banco pueden pasar a condiciones distintas (Martínez-Ramos, 1985); y pueden incrementarse por la lluvia de semillas (figura 34). En el diagrama se esquematiza primero el flujo según las probabilidades de sobrevivencia de las semillas en el suelo de cada uno de los distintos parches y según las probabilidades de transición de los diferentes parches entre sí. Después se ilustra la entrada por lluvia de semillas a los distintos tipos de parches y finalmente se ilustra la germinación y la conformación del nuevo banco de semillas al cabo de un año. Entonces la cantidad de semillas en el suelo de distintos tipos de parches al cabo de un año se pueden definir de acuerdo a las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned}
 S(C_11) &= S*(C_1^1) + S(Su_0) * p(Su_0 - C_11) * p(\text{Sobr. Sem/Su}) \\
 &+ S(M_0) * p(M_0 - C_1^1) * p(\text{Sobr. Sem/M}) \\
 &+ S(C_02) * p(C_02 - C_01) * p(\text{Sobr. Sem/C}) \dots (1)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 S(C_12) &= S*(C_12) + S(Su_0) * p(Su_0 - C_12) * p(\text{Sobr. Sem/Su}) \\
 &+ S(M_0) * p(M_0 - C_12) * p(\text{Sobr. Sem/M}) \dots (2)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 S(Su_1) &= S*(Su_1) + S(Su_0) * p(Su_0 - Su_1) * p(\text{Sobr. Sem/Su}) \\
 &+ S(C_01) * p(C_01 - Su_1) * p(\text{Sobr. Sem/C}) \\
 &+ S(C_02) * p(C_02 - Su_1) * p(\text{Sobr. Sem/C}) \dots (3)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 S(M_1) &= S*(M_1) + S(Su_0) * p(Su_0 - M_1) * p(\text{Sobr. Sem/Su}) \\
 &+ S(M_0) * p(M_0 - M_1) * p(\text{Sobr. Sem/M}) \\
 &+ S(C_02) * p(C_02 - M_1) * p(\text{Sobr. Sem/C}) \dots (4)
 \end{aligned}$$

donde:

$S(X_t)$ = semillas en parche "X" y tiempo "t" en el suelo

C^1 = claro grande ($\leq 100 \text{ m}^2$)

C^2 = claro pequeño

Su = sitio sucesional

M = sitio maduro

$p(X_0 \rightarrow Y_t)$ = probabilidad de que un parche tipo "X" pase a ser parche tipo "Y" del tiempo "0" al tiempo "t".

$p(\text{Sobr. Sem}/X)$ = probabilidad de sobrevivencia anual de las semillas en el suelo, que están en el parche tipo "X"

$S^*(X_t)$ = número de semillas de la lluvia que caen al parche tipo "X" en el tiempo "t".

De todas las semillas en el suelo de la selva, al cabo de un año, aquéllas que por sobrevivencia en el banco y/o por la dinámica de apertura de la selva, o por la lluvia, se hayan encontrado en un claro grande ($\leq 100 \text{ m}^2$) son las que germinaron y se incorporan al flujo numérico de los individuos establecidos como plántulas.

Entonces la probabilidad de que cualquier semilla de la selva germine es:

$$p(G) = \frac{S(C_1 1)}{S_1} \dots (5)$$

donde: S = número total de semillas en el suelo de la selva dado por la suma de $S(C_1 1)$, $S(C_1 2)$, $S(Su_1)$ y $S(M_1^1)$.

a su vez:

$$\frac{S(C_1 1)}{S_1} = \frac{S^*(C_1 1)}{S_1} + \frac{A}{S_1} \dots (6)$$

donde: A = número de semillas que sobrevivieron y quedaron en claros grandes (ver ecuación (1))

Con esta ecuación podemos comparar la probabilidad que tienen las semillas de la lluvia y del banco de germinar.

El banco de semillas del siguiente año quedará entonces constituido por:

$$B_1 = S - S(C_1) \dots (7)$$

Antes de aplicar el modelo a los datos obtenidos para Cecropia obtusifolia en las 5 ha de selva hay que explicitar las suposiciones implícitas en dicho modelo:

1. Todas las semillas en un claro grande germinan al cabo de un año.
2. Todas las semillas vivas del banco de semillas tienen la misma probabilidad de germinar independientemente de su edad.
3. Los claros son colonizables por esta especie sólo durante el primer año, a partir del segundo se les considerará sucesionales (ver Brokaw, en prensa).
4. No hay dispersión secundaria.

A continuación presentamos los datos obtenidos para C. obtusifolia en las 5 ha consideradas, y los resultados del cálculo de las ecuaciones (1) a (6):

En la época de menor producción de semillas de Cecropia se hizo un muestreo de suelo* y se obtuvieron los siguientes números de semillas vivas:

$$S(C_0,1) = 33,250$$

$$S(C_0,2) = 103,075$$

$$S(Suo) = 1,288,408$$

$$S(Mo) = 1,729,504$$

El total de semillas caídas en la lluvia de semillas por m² del año siguiente para los diferentes parches fue:

$$S*(C_1,1) = 335,246.6$$

$$S*(C_1,2) = 1,039,278.4$$

$$S*(Su_1) = 19,240,788.0$$

$$S*(M_1) = 8,045,282.0$$

*Representaría al contenido de semillas después de que ha transcurrido casi un año del inicio de la época de fructificación del año anterior.

Las probabilidades de sobrevivencia en los distintos parches, de acuerdo a los experimentos del banco de semillas fueron:

$$P(\text{SobrSemEC}) = 0.022$$

$$P(\text{SobrSemES}) = 0.375$$

$$P(\text{SobrSemEM}) = 0.022$$

Finalmente, las probabilidades de transición de los diferentes tipos de parches de acuerdo a los datos obtenidos por Martínez Ramos et al. (no publicados) para el ciclo de renovación de la selva en las 5 ha de Los Tuxtles, fueron:

$$P(C^1 - S) = 0.2109 \quad P(M - C^2) = 0.0318$$

$$P(C^2 - C^1) = 0.0480^* \quad P(S - S) = 0.6030$$

$$P(C^2 - S) = 0.6537 \quad P(S - C^1) = 0.0480$$

$$P(C^2 - M) = 0.1354 \quad P(S - C^2) = 0.1490$$

$$P(M - M) = 0.9579 \quad P(S - M) = 0.2000$$

$$P(M - C^1) = 0.0103$$

*Esta es la probabilidad de que un claro chico se agrande como esto es generalmente posible cuando algún pionero o algún árbol del borde del claro de alrededor se cae, se le asignó la misma probabilidad que $P(S - C^1)$.

Los resultados son:

$$S(C_1) = 335,246.6 + 2319.9 + 108.8 = /338,066.3/$$

$$S(C_2) = 1,039,278.4 + 7199.0 + 1210 = /1,047,687.4/$$

$$S(Su_1) = 19,240,788 + 68422.4 + 154.3 + 1482.4 = /19,310,847.1/$$

$$S(M_1) = 8,045,282 + 9,663.1 + 36,447.2 + 307.0 = /8,091,699.3/$$

$$S_1 = S(C_1) + S(C_2) + S(Su_1) + S(M_1) = /28,788,300.1/$$

$$P(G) = \frac{S(C_1)}{S_1} = \frac{334,246.6}{28,788,300.1} + \frac{2819.7}{28,788,300.1}$$

$$P(G) = 0.01165 + 0.00010 = /0,01175/$$

⇒ De cada aproximadamente 18 semillas que germinan en un año t , 1 proviene del banco de semillas de hace más de un año y 17 provienen de la lluvia de ese año t .

Estos resultados, sin embargo, son únicamente un ensayo numérico con algunos datos obtenidos. Para poder evaluar el efecto de los diferentes aspectos involucrados en el modelo (dinámica de la selva, sobrevivencia de semillas en el suelo, ect.) es necesario transformarlo en un modelo matricial de proyecciones lineales, que nos permita hacer predicciones. No obstante, los resultados obtenidos muestran que el banco de semillas es muy dinámico y la disponibilidad de las mismas para colonización de nuevos parches se alimenta de la abundante y frecuente lluvia de semillas año con año. Esto implica que perturbaciones extensas que abatan fuertemente la posibilidad de nuevos aportes de semillas* pueden reducir, si no es que provocar la desaparición de las poblaciones de esta especie pionera. Esto ciertamente cuestiona la visión clásica sobre el posible impacto de grandes perturbaciones de la selva alta perennifolia, las cuales plantean que estas tendrán grandes impactos sobre las poblaciones de especies primarias, pero que se dará un proceso de "cicatrización" con el establecimiento de especies pioneras. (i.e. Gómez-Pompa, et al. 1972).

*Hecho que concuerda con la observación de que C. obtusifolia está ausente de áreas con una vieja historia de perturbación y de áreas aisladas y lejos de árboles de la especie (obs. personal).

DISCUSION Y CONCLUSIONES GENERALES

La dinámica de una población se resume en muertes y nacimientos, migraciones e inmigraciones (Krebs, 1978). Suponiendo que las dos últimas son negligibles, los cambios en el tamaño de una población se deben a los patrones de sobrevivencia (muertes) y fecundidad (nacimientos) que operan en ella. Un resumen cuantitativo de estos cambios, demográficos se obtiene con el uso de diagramas de flujo numérico. En la tabla 23 se muestra el correspondiente a Cecropia obtusifolia en las 5 ha estudiadas durante 1983-1984 en Los Tuxtlas.

Un análisis global del flujo numérico permite calcular la tasa de incremento poblacional (de individuos establecidos mayores o iguales a 50 cm de altura) para C. obtusifolia: $N_2/N_1 = 0.9720$; en donde $N_2 = 139$ y $N_1 = 143$. Este resultado contradice las suposiciones de que especies secundarias o colonizadoras de habitats abiertos poseen tasas de crecimiento poblacional muy alejadas de valores de 1 (equilibrio poblacional) en cualquier intervalo de tiempo (ver por ej. Martínez-Ramos, 1985).

Valores cercanos al equilibrio ($\lambda = 1.0040$) se han encontrado también para poblaciones de la palma tolerante Astrocaryum mexicanum (Piñero et al., 1984) dentro de la misma comunidad. Surge entonces la pregunta: ¿Qué factores regulan los tamaños poblacionales de estas y otras especies en la selva de Los Tuxtlas?. El análisis de las curvas de sobrevivencia (figura 19) sugiere que el grado de pérdida numérica de los primeros estadios (semillas y plántula) del ciclo de vida parece determinar de manera crucial el tamaño poblacional en las fases adultas de las poblaciones de árboles tropicales (ver también Harper, 1977). Este patrón de sobrevivencia se ha atribuido a la erosión genética que opera en los primeros estadios de los árboles al interactuar con diferentes factores de mortalidad (p. ej. depredadores, micrositios inadecuados, etc). La calidad, intensidad y forma de acción de dichos factores en cada una de las especies debe ser, sin embargo, de naturaleza distinta.

Tabla 23. Supervivencia y transición de los individuos de *C. obtusifolia* mayores de 50 cm de altura en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas de diciembre, 1983 a diciembre, 1984. N° IND=número de individuos; N° SOBR=número de sobrevivientes; N° MTOS=número de muertos; N° I_{i-j}=número de individuos que pasan de la categoría "i" a la "j"; N° I_{i-i}=número de individuos que permanecen en la misma categoría; ?=individuos de sexo desconocido; H=hembras; M=machos; JUV = juvenil ; PREREP=prereproductivo; MAD= maduro.

ESTADIO	N° IND (DIC 1983)			N° SOBR			N° MTOS			N° I _{i-j}			N° I _{i-i}			N° VOS INGRESOS			N° IND (DIC 1984)		
	TOT	?	H M	?	H M	?	H M	?	H M	?	H M	?	H M	?	H M	?	H M	TOT	?	H M	
JUV I	24	24	0 0	5	0 0	19	0 0	4	0 0	1	0 0	27	0 0	28	28	0 0					
JUV II	31	31	0 0	11	0 0	20	0 0	4	0 0	7	0 0	19	0 0	26	26	0 0					
PREREP	16	16	0 0	13	0 0	3	0 0	3	0 0	10	0 0	5	0 0	15	15	0 0					
MAD I	20	1	11 8	1	11 8	0	0 0	0	2 2	1	8 6	3	0 0	18	4	8 6					
MAD II	32	0	21 11	0	21 10	0	0 1	0	2 1	0	18 9	0	2 2	31	0	20 11					
MAD III	15	0	8 7	0	8 6	0	0 1	0	0 0	0	8 6	0	2 1	17	0	10 7					
MAD IV	5	0	3 2	0	3 1	0	0 1	0	0 0	0	3 1	0	0 0	4	0	3 1					
TOTAL	143	72	43 28											139	69	44 26					

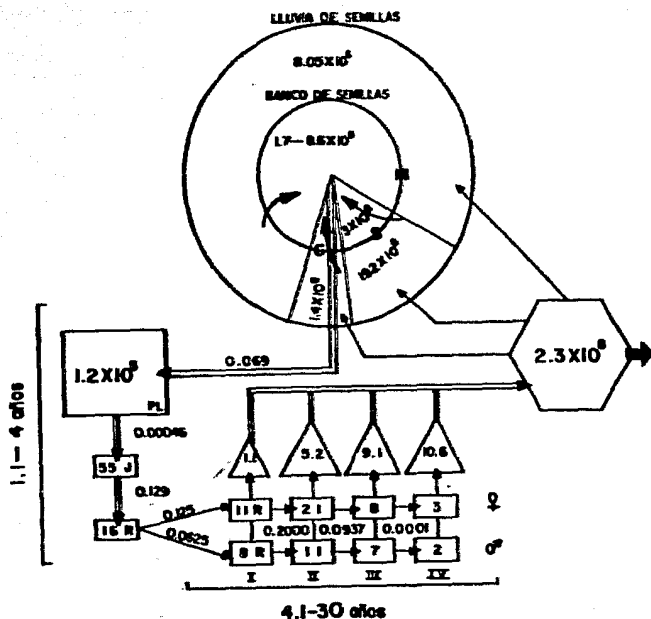


Figura 35. Diagrama de flujo numérico a lo largo del ciclo de vida de *Cecropia obtusifolia* en 5 ha de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Los círculos concéntricos representan el banco y la lluvia de semillas de la especie repartidos en el mosaico de regeneración de las selvas (M- maduro, S- sucesión y C- claro). Los números dentro de las figuras representan números de individuos (rectángulos) y semillas (en el resto); y los números sobre las flechas representan las probabilidades de transición entre los estadios (PI- Plántula J- juvenil, P- prereproductivo y R- reproductivo). La flecha de salida en el pentágono representa las pérdidas de semillas por abortos, depredación, predispersión y dispersión fuera del sitio de estudio. En los triángulos se reporta la fecundidad promedio anual para cada estadio de hembras en millones de semillas.

En C. obtusifolia, tanto la probabilidad de transición de semilla a plántulas como de ésta a juvenil I, son muy bajas (figura 35). En las semillas la depredación parece ser la causa primordial de mortalidad (Cap. II). En las plántulas los principales factores que afectan su sobrevivencia son: 1) eventos traumáticos aleatorios; 2) el vigor inicial; 3) el tiempo relativo de emergencia (con respecto a otras cohortes de plántulas y/o a otras plántulas individuales) y 4) la calidad del micrositio en cuanto a disponibilidad de luz (Cap. I). Es justamente en esta etapa del ciclo de vida de la especie en la que se dan las mayores pérdidas numéricas relativas (figura 35). Probablemente es en este nivel en el que se ejerce el efecto regulador y/o controlador de la población por la restricción de sitios adecuados al establecimiento de individuos potencialmente reproductivos (claros $\geq 100 \text{ m}^2$). El tamaño de los claros no controla tanto la germinación de las semillas sino el crecimiento y sobrevivencia futura de las plántulas germinadas. La anterior aseveración, se apoya por: (i) en claros muy pequeños ($\sim 20 \text{ m}^2$) se obtienen porcentajes de germinación mayores del 90% (Cano, datos no publicados), además de que es común observar abundantes plántulas de Cecropia establecidas en claros recientes muy pequeños ($\leq 60 \text{ m}^2$) y (ii) se ha probado que el crecimiento y sobrevivencia de los juveniles están fuertemente determinados por la disponibilidad de luz (RFA) y las pérdidas numéricas en este estadio y la probabilidad de transición al siguiente (figura 35) se deben primordialmente a este factor (ver Cap. I).

Durante el transcurso de los primeros años (2-5) de clausura del claro se crea un ambiente altamente heterogéneo en cuanto a disponibilidad de luz; mismo que se traduce en un amplio rango de tasas de crecimiento individual, pero que en promedio son las máximas presentadas durante todo el ciclo de vida de la especie. Al alcanzar aproximadamente los 10-15 m de altura, los árboles de Cecropia se ramifican coincidiendo con una disminución en las tasas promedio de crecimiento y con el inicio de la reproducción. La probabilidad de transición (para el año de estudio) de individuos prereproductivos a árboles femeninos re-

sultó del doble que aquella a árboles masculinos (figura 35). Sin embargo, la relación sexual en la población considerada no es de 2:1, sino de 1.5:1. La explicación de ésta y de las diferentes probabilidades de transición a árboles de los 2 sexos permanece aún oscura.

La probabilidad de transición del primero al segundo estado reproductivo es bastante alta; dada en parte por una relativamente alta tasa de crecimiento y por una baja probabilidad de mortalidad, que a su vez coinciden con una reproducción esporádica y escasa (figura 35). Esta aumenta en frecuencia y cantidad con la edad, tanto en machos como en hembras, dándose en ambos una concomitante reducción en las tasas de crecimiento y probabilidades de transición (figura 35).

Como resultado del establecimiento en los claros, C. obtusifolia tiene una distribución espacial estructurada en parches (Cap. I). Para los árboles adultos el número de individuos por parche varió de 1 a 5 en las 5 ha estudiadas. Al parecer, tanto el crecimiento como la reproducción de los individuos están afectados por la densidad intraespecífica de los parches. Así, la presencia de un claro determina el establecimiento de individuos coetáneos de Cecropia, pero una vez establecidos, la misma agregación provoca interferencia entre los mismos. En contraste, en especies con atributos poblacionales distintos, como la palma tolerante Astrocaryum mexicanum cuyos adultos se reparten uniformemente en el espacio, la interferencia intraespecífica actúa a niveles distintos. La germinación de A. mexicanum ocurre bajo cualquier sitio de la selva y la interferencia se establece, más bien, entre las plántulas y los individuos juveniles o adultos cercanos (Sarukhán y Martínez-Ramos, datos no publicados).

La muerte de los árboles de Cecropia coincide con la clausura casi total del claro original debido al crecimiento y expansión de las copas de árboles persistentes. Esta situación ocurre entre los 25 y los 30 años después de la apertura del claro y germinación de los individuos.

En términos generales entonces, el régimen de apertura de claros (incluyendo la tasa promedio de renovación de la selva y la distribución de frecuencias del tamaño de los claros) parece determinar la densidad inicial de Cecropia (a través de la influencia que el tamaño del claro tiene sobre el crecimiento y sobrevivencia de las plántulas y juveniles), pero una vez alcanzada la fase reproductiva, el rendimiento demográfico de los árboles se ve afectado aparentemente por factores denso-dependientes intraespecíficos dentro de cada parche.

La copiosa y frecuente reproducción de los árboles femeninos de Cecropia, así como la dispersión de sus semillas por diversos frugívoros (ver citas introducción capítulo II) dan como resultado una amplia lluvia de semillas, estacional y heterogénea que se incorpora al suelo de la selva durante todo el año (figura 35). Al parecer, existe una fuerte presión de depredación que es balanceada por un constante aporte de nuevas semillas. Bajo el régimen de disturbio actual las semillas recién dispersadas tienen una contribución relativa mucho mayor en el reclutamiento de cohortes de plántulas, que aquellas semillas del banco que tienen más de un año de edad (ver figura 34). Se puede plantear entonces que la colonización de habitats efímeros ha sido resuelta en esta especie preponderantemente mediante un mecanismo de escape espacial. Surge entonces la pregunta: ¿Porqué en los estudios previos se ha hecho tanto énfasis en los mecanismos de latencia de ésta y otras especies pioneras como mecanismos adaptativos de escape temporal de largo plazo?. Estas investigaciones y la interpretación de sus resultados han estado dirigidas fundamentalmente por dos evidencias:

1. Las semillas de las especies pioneras presentan una prolongada longevidad fisiológica, y
2. Las semillas de las especies pioneras conservan su capacidad de respuesta germinativa a medios adecuados en condiciones de laboratorio.

Ambas parecieran indicar que el escape temporal fuera un mecanismo importante en la colonización de sitios efímeros por

Las especies pioneras, y por lo tanto debiese estar sujeta a fuertes presiones de selección que optimicen este mecanismo en sus dos componentes: aumento en la longevidad de las semillas y persistencia y fineza de los mecanismos de latencia exógenos.

Esta interpretación ha sido reforzada además por los resultados de dos conjuntos de experimentos:

1. La conservación de la viabilidad de gran parte de las semillas (1-80%) por algunos años (1-4) bajo condiciones seminaturales (exclusión de depredadores por ej. Holthuijzen y Boerboon, 1982).
2. La conservación de los mecanismos de latencia bajo estas mismas condiciones durante cuando menos 460 días (Pérez-Nasser, 1984).

Los resultados obtenidos en este trabajo pueden ayudar a reinterpretar estas evidencias. Partamos del hecho de que la probabilidad real de sobrevivencia de las semillas de Cecropia es mucho más corta que su longevidad fisiológica, debido a múltiples interacciones de las semillas con otros organismos en el suelo de la selva, principalmente depredadores. Entonces la vida de las semillas es ajustada no por sus características fisiológicas, sino por sus interacciones ecológicas. Por lo tanto, el período de vida excedente a la viabilidad ecológica no puede haberse fijado a través de selección natural, bajo las actuales condiciones ecológicas de Cecropia en Los Tuxtlas. Es decir, bajo las condiciones actuales la depredación actúa a una tasa de tal magnitud que impide que se pueda expresar la longevidad fisiológica y la persistencia de los mecanismos de latencia a más de un año. Esta situación nos lleva a plantear la hipótesis de que tales mecanismos, no están sujetos a selección natural y que, por lo tanto, no pueden ser adaptativos. Además, resultados recientes muestran que la dispersión por algunos animales y la permanencia en el suelo de las semillas de Cecropia provocan cambios en su cubierta que impiden el funcionamiento del mecanismo fotosensible en condiciones naturales (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, en prensa). Entonces el mecanismo de escape temporal está acotado a aproximadamente uno o dos años;

y las evidencias presentadas antes, no son evidencias de mecanismos adaptativos de escape temporal a largo plazo, bajo las actuales condiciones ecológicas de Los Tuxtlas.

Ahora bien, la existencia de un mecanismo de escape temporal (latencia fotoblástica por medio del sistema fitocromo) dentro de un lapso anual sí puede ser adaptativa, ya que aumenta las probabilidades, en el período que la semilla no es depredada, de germinar en condiciones adecuadas para su establecimiento (claro $\geq 100 \text{ m}^2$ en donde la probabilidad de sobrevivencia es ≥ 0.5). Esto, a pesar de que existen evidencias de que este mecanismo no es tan fino, ya que no es capaz de discernir entre claros adecuados ($\geq 100 \text{ m}^2$) e inadecuados ($< 100 \text{ m}^2$) para la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas de Cecropia (Cano, datos no publicados y ver discusión arriba). Además, un mecanismo que pudiera discernir no resultaría muy ventajoso ya que el 64% del área abierta anualmente la constituyen claros $\geq 100 \text{ m}^2$ (Martínez-Ramos et al., datos no publicados). Si la prolongada longevidad de las semillas y la persistencia del mecanismo fotosensible no son objeto de selección natural bajo las condiciones actuales, queda entonces por explicar la causa evolutiva de su presencia actual. Se podrían elaborar dos hipótesis (no contradictorias), basadas en dos importantes líneas del pensamiento de la teoría evolutiva actual (Gould y Lewontin, 1979):*

1. Estas características evolucionaron bajo selección natural en condiciones distintas (en otros tiempos y/o espacios) y actualmente se encuentran en estasis evolutiva en la selva de Los Tuxtlas y,
2. Estas características son un subproducto de la fijación adaptativa de otras características (por ej. el mecanismo fotoblástico se fija adaptativamente por su importancia durante el período real de vida de la semilla, pero por su constitución bioquímica y fisiológica puede perdurar más tiempo; lo mismo puede suceder con las características que confieren longevidades prolongadas que en este caso pueden por ejemplo estar asociadas a características de vigor y resistencia en la germinación).

*S.J., Gould y R.C. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme.

Proc. R. Soc. Lond. B 205: 581-598.

Para comprobar una o ambas de estas hipótesis es necesario hacer estudios demográficos completos de las especies del género Cecropia en las diversas condiciones en que se les encuentra actualmente: diferentes regímenes de disturbio natural y artificial dentro de una misma región y diferentes selvas del Nuevo Mundo.

Queda ahora por preguntarse sobre el origen evolutivo de las características de los frutos que actualmente subyacen el mecanismo de escape espacial que asegura la regeneración de C. obtusifolia en los claros dentro de la selva de Los Tuxtlas. De estas características ennumeraremos las siguientes: abundante producción de frutos maduros durante casi todo el año, tasas de maduración lentas, frutos pendientes y arquitectura de la copa del árbol que permite la visibilidad y accesibilidad de los mismos a sus frugívoros (dispersores y no dispersores), características nutricionales de los frutos y resistencia de la semilla al paso por el tracto digestivo de diferentes frugívoros. Probar hipótesis del posible origen coevolutivo de estos y otras características, en relación a los actuales dispersores de Cecropia requiere de estudios que permitan evaluar: 1) la posible fuente de variabilidad de estas características (genética y/o ambiental); 2) el efecto relativo de los diferentes dispersores y frugívoros en general, sobre la demografía de la planta y 3) si realmente la efectividad actual de la dispersión de Cecropia por sus frugívoros actuales depende de estas características probablemente intrínsecas a la planta (y con una base genética) o si depende de otros factores extrínsecos a la misma (ver por ej. Herrera, 1984).

Además de estas posibles guías de investigaciones futuras resulta de trascendental importancia hacer estudios detallados sobre el destino de las semillas al llegar al suelo y el papel que diferentes factores tienen en su corta longevidad. Por otro lado, resultaría prioritario realizar experimentos que permitan evaluar la variabilidad genética de características fisioló

gicas involucradas en las tasas de crecimiento de las plántulas y juveniles bajo distintas condiciones de luz. Finalmente se ha ce imprescindible un estudio a largo plazo para poder evaluar si el tamaño poblacional de C. obtusifolia responde a las fluctuaciones en el régimen de disturbio de la selva; o si existen mecanismos de regulación denso-dependientes que mantienen a la población en equilibrio a pesar de las fluctuaciones en los regímenes de disturbio natural en Los Tuxtlas.

Por otro lado, para poder hacer predicciones acerca de la tasa de crecimiento de la población en su estructura estable de edades; así como del efecto de alteraciones en las fecundidades y probabilidades de transición sobre la dinámica poblacional de Cecropia, es necesario elaborar un modelo. Este necesita incorporar las probabilidades de transición y fecundidades de los individuos agrupados en los diferentes estadios y la heterogeneidad ambiental de la Selva en que crece la población de Cecropia. Ambas se pueden incluir en un modelo matricial, similar al de Lefkovich, cuya elaboración será objeto de un trabajo futuro.

Por último, regresemos a la agrupación de los árboles tropicales en tres gremios (Martínez-Ramos, 1985) para resaltar dos aspectos importantes: 1) Al comparar la demografía de tres especies típicas de cada uno de estos gremios, resulta aparente que los modelos explicativos necesarios para entender la regulación poblacional de especies con formas de regeneración tan contrastantes (como C. obtusifolia, A. mexicanum y P. macroleoba, o en su caso N. ambigens), necesariamente tienen que ser distintos; y 2) Estas comparaciones tienen que hacerse, además, con mucho cuidado, ya que no existen métodos para corregir diferencias en características y/o limitaciones intrínsecas de cada especie, tales como el esquema de desarrollo, la organización modular, la distribución de flores y frutos, etc.

Queda entonces abierta la pregunta: ¿Qué tanto podemos generalizar lo encontrado en Cecropia obtusifolia en el mosaico de la Selva de Los Tuxtlas, para el resto de los llamados árboles pioneros; y es ésta entonces una agrupación válida?

BIBLIOGRAFIA

- Ashton, P.S. 1978. Crown characteristics of tropical trees. En: Tropical Trees as Living Systems. P.B. Tomlinson, M.H. Zimmermann (eds.) Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp: 445-464.
- Augspurger, C.K. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. Oikos 40: 189-196.
- Bannister, B.A. 1970. Ecological life cycle of Euterpe globosa Gaerth. En: A Tropical Rain Forest. H.T. Odum y R.F. Pigeon (eds.) U.S. Atomic Energy Commission, Oak Ridge, Tennessee. pp: B79-B89.
- Bawa, K.S.; C.R. Keegan; y R.H. Voss. 1982. Sexual dimorphism in Aralia nudicaulis L. (Araliaceae). Evolution 36: 371-378.
- Bazzaz, F.A. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands pp: 233-244.
- Bazzaz, F.A.; S.T.A. Pickett, 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 287-310.
- Begon, M.; y M. Mortimer. 1981. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants. Blackwell Scientific Publications Oxford, Great Britain.
- Bell, C.R. 1970. Seed distribution and germination experiment. En: A Tropical Rain Forest: A Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico. H.T. Odum y R.F. Pigeon (eds.) Oak Ridge, Tenn: U.S. Atomic Energy Commission. pp: D-177-182.
- Berg, C.C. 1978. Cecropiaceae, a new family of Urticales. Taxon 27: 39-44.
- Boerboom, J.H.A. 1974. Succession studies in the humid tropical lowlands of Surinam. En: Proceedings of the First International Congress of Ecology. The Hague, Netherlands Pudoc, Wageningen. pp: 343-347.

- Bormann, F.H.; y M. Berlyn. 1981. Age and growth Rate of Tropical Trees. Yale University Press, Newhaven, U.S.A.
- Brinkman, W.L.F.; y A.N. Vieira, 1971. The effect of burning on germination of seeds at different soil depths of various tropical tree species. Turrialba 21: 77-82.
- Brokaw, N.V.L. 1982a. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. Biotropica 11: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. 1982b. Treefalls: frequency, timing, and consequences. En: The Ecology of a Tropical Forest. E.G. Leigh Jr.; A.S. Kand y O.M. Windsor, (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp: 101-108.
- _____ 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology 66: 682-687.
- _____ 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.). Academic Press, New York, U.S.A. pp: 53-69.
- _____ (en prensa) Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. Journal of Ecol.
- _____ (en prensa). Seed dispersal seedling emergence, and gap colonization in a tropical forest. En: Frugivores and Seed Dispersal. A. Estrada; T.H. Fleming, C. Vázquez-Yanes; y R. Dirzo (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands
- Bruing, E.F. 1977. Tree forms and environmental conditions: an ecological viewpoint. En: Tree Physiology and Yield Improvement. M.G.R. Connell, F.T. Last (eds.). Academic Press, New York.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional Processes. Turrialba 15: 40-42.
- Bullock, S.H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. Biotropica 12: 247-255.
- _____ 1982. Population structure and reproduction in the neotropical dioecious tree Compsonera sprucei. Oecologia. 55: 238-242.

- Bullock, S.H.; y K.S. Bawa, 1981. Sexual dimorphism and the annual flowering pattern in Jacaratia dilichaula (D. Smith) Woodson (Caricaceae) in a Costa Rican rain forest. Ecology 62: 1494-1504.
- 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, D.B.; y D.A. Clark. (manuscrito). Demography of Dipteryx panamensis, a tropical rain forest emergent tree.
- Clark, P.J.; y F.C. Evans. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35: 445-453.
- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. Journal of Theoretical Biology 12: 119-29.
- _____ 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. Journal of Theoretical Biology 16: 1-14.
- Cook, R.E. 1979. Patterns of juvenile mortality and recruitment in plants. En: Tropics in Plant Population Biology. O. Sobrig, S. Jain, G.B. Johnson y P. Raven (eds.). Columbia University Press, N.Y. pp: 207-231.
- Córdova, M.B. 1979. Efectos de la densidad, la distancia del árbol progenitor y la depredación, en el crecimiento y sobre vivencia de plántulas de Nectandra ambigens Blake. Tesis Profesional (Biología) Facultad 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. pp: 10-3-128.
- Croat, T.B. 1978. Flora of Barro Colorado Island Stanford, CA: Stanford Univ. Press.
- Cruz, A. 1981. Bird activity and seed dispersal of a montane forest tree (Dunalia arborescens) in Jamaica. Biotropica. 13: 34-44 (Suppl.).

- Charles-Dominique, P. (en prensa). Inter-relations between small frugivorous vertebrates and pioneer plants: Cecropia, birds and bats in French Guyana. En: Frugivores and Seed Dispersal. A. Estrada; T.H. Fleming; C. Vázquez-Yanes; y R. Dirzo (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Cheke, A.S.; W. Nanakorn; Y.C. Yankoses. 1979. Dormancy and dispersal of seeds of secondary forest species under a primary tropical rain forest in Northern Thailand. Biotropica 11: 88-95.
- Chizón, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología) ENEP Zaragoza, UNAM, México.
- Deevey, E.S. 1947. Life tables for natural populations of animals. Quarterly Review of Biology 22: 283-314.
- Denslow, J.S. 1980. Gap-partitioning among tropical rain forest trees. Biotropica 12: 47-55.
- De Stevens, D.; 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. 1984a. Herbivory: a phytocentric overview. En: Perspectives on Plant Population Ecology. R. Dirzo y J. Sarukhán (eds). Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Mass, pp: 141-165.
- 1984b. Insect-plant Interactions: Some Ecophysiological consequences of Herbivory. En: Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes. (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands. pp: 209-224.
- Dirzo, R. y J. Sarukhán (eds.) 1984. Perspectives on Plant Population Biology. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Mass, U.S.A.
- Downhower, J.F. 1975. The distribution of ants on Cecropia leaves. Biotropica 7: 59-62.
- Enright, N.J; y J. Ogden. 1979. Applications of transition matrix models in forest dynamics: Araucaria in Papua, New Guinea and Nothofagus in New Zealand. Australian Journal of Ecology 4: 3-23.

- Estrada, A.; R. Coates-Estrada. 1984b. Fruit eating and seed dispersal by howling monkeys (Alouatta palliata) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. American Journal of Primatology 6: 77-91.
- Estrada, A.; R. Coates-Estrada; y C. Vázquez-Yanes. 1984b. Observations on fruiting and disperser of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtlas, Mexico. Biotropica 16: 315-318.
- Estrada, A.; R. Coates-Estrada; C. Vázquez-Yanes; y A. Orozco-Segovia. 1984a. Comparisson of frugivory by howling monkeys (Alouatta palliata) and bats (Artibeus jamaicensis) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. American Journal of Primatology 7: 3-13.
- Estrada, A.; R. Coates-Estrada; M. Martínez-Ramos, 1985. La Estación de Biología "Los Tuxtlas": un recurso para la conservación y estudio del trópico húmedo en México. En: Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz México Volumen II. A. Gómez-Pompa; S. del Amo. (eds.) Editorial Alhambra Mexicana, México. pp: 379-394.
- Estrada, A.; y W. Trejo. 1980. Mapa original de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas.
- Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food?. American Zoology 19: 1175-1182.
- _____ 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in Piper amalago (Piperaceae), a bat-dispersed tropical Shrub. Oecología 51: 26-42.
- Fleming, T.H.; y E.R. Heithaus. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. Biotropica 13: 45-53 (Suppl.).
- Fleming, T.H.; and C.F. Williams (manuscrito). Seed dispersal ecology of Cecropia peltata (Cecropiaceae) in Costa Rican tropical dry forest.
- Flores, S. 1971. Estudio de la vegetación del cerro del Vigía de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología), Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Foresta, H. de; P. Charles-Dominique; C. Erard; y M.F. Prevost. 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle apres coupe en foret guyanaise. Rev. Ecol. (Terre Vie). 39: 369-400.

- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island. En: The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes. E.G. Leigh (Jr.) A.S. Rand, D.M. Windsor (eds). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. pp: 151-172.
- Fournier, L.A.; y S. Salas. 1967. Tabla de vida para el primer año de la población de Dipterodendron costarricense Radlk. Turrialba 17: 348-350.
- Franco, M. 1979. Simulación demográfica y productiva de poblaciones unespecificas de árboles. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM.
- Frankie, W. G.; H.G. Baker; y A.P. Opler. 1974. Comparative Phenological Studies of Trees in Tropical wet and Dry Forests in the Lowlands of Costa Rica. Journal of Ecology 62: 881-919.
- García-Gutiérrez, A. 1976. Algunos aspectos del ciclo de vida de especies arbóreas tropicales de diferentes estados sucesionales En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (eds.) CECSA, México. pp: 594-640.
- Gómez-Pompa, A. 1978. La vegetación de Veracruz, CECSA, México.
- Gómez-Pompa, A.; y C. Vázquez-Yanes. 1976. Estudio sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo; y A. Butanda (eds.) CECSA, México. pp: 579-593.
- Gómez-Pompa, A.; C. Vázquez-Yanes; y S. Guevara. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. Science 177: 762-765.
- Guevara, F.F. 1977. Dinámica de poblaciones de semillas de Cordia allagoides (DC), en una Selva Baja Caducifolia. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Guevara, S.A. 1974. Recovery of tropical ecosystems. En: Fragile Ecosystems. E.G. Farnworth, F.B. Golley (eds.). Springer Verlag, Berlin. pp: 113-138.
- Guevara, S.S. y A. Gómez-Pompa. 1972. Seeds from surface soils in a tropical region of Veracruz, México. Journal Arnold Arboretum 53: 312-335.

- Grant, V. 1977. The Origin of Adaptations. Columbia Univ. Press, U.S.A.
- Hall, J.B.; and M. Swaine. 1980. Seed stocks in Ghanaian forest soils. Biotropica 12: 256-263
- Hallé, F.; R.A.A. Oldeman; y P.B. Tomlinson. 1978. Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London and New York.
- Hartshorn, G.S. 1972. Ecological life history and population dynamics of Pentaclethra maculoba a tropical wet forest dominant and Stryphodendron excelsum, an occasional associate. Ph. D. Dissertation, University of Washington, Seattle.
- _____ 1978. Treefalls and tropical forest dynamics En: Tropical Trees as Living Systems, P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.) Cambridge, Univ. Press, Cambridge, England. pp: 617-638.
- Heithaus, E.R. y T.H. Fleming, 1978. Foraging movements of a frugivorous bat Carollia perspicillata (Phyllostomatidae). Ecological Monographs 48: 127-143.
- Herrera, C.M. 1984. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose; combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulates. Oecologia, 63: 386-393.
- _____ 1985. Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oikos, 44: 132-141.
- Holthuijzen, A.M.A.; and J.H.A. Boerboom. 1982. The Cecropia seed bank in the Surinam lowland rain forest. Biotropica 14(1): 62-68.
- Horvitz, C.C.; y D.W., Schemske (en prensa). Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb. En: Frugivores and Seed Dispersal. A. Estrada, T.H. Fleming, C. Vázquez-Yanes y R. Dirzo (eds.). Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Howe, H.F.; E.W. Schupp; y L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). Ecology 66: 781-791.

- Howe, H.f.; y J. Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13: 201-228.
- Hubbell, S.P. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests. Oikos 35: 214-229.
- Hubbell, S.P.; y R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest. Implications for conservation. En: Tropical Rain Forest: Ecology and Management. S.L. Sutton, Whitmore y A.C. Chadwick (des.). Blackwell Scientific Publications, London pp. 25-41.
- Ibarra, G.N. 1985. Estudios Preliminares sobre la Flora Leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas Veracruz, México. Tesis Profesional (Biología) Fac Ciencias, UNAM, México.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. Biotropica 13: 121-130.
- Janos, D.P. 1980. Micorrhizae influence on tropical succession. Biotropica 12: 56-64.
- Janzen, D.H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (Acacia cornigera L.) with an ant "habitant" (Pseudomyrmex ferruginea F. Smith) in eastern Mexico. University of Kansas Scientific Bulletin. 47: 315-558.
- _____ 1973. Dissolution of mutualism between Cecropia and its Azteca ants. Biotropica 5: 15-28.
- _____ 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat Spoils. American Naturalist 111: 691-713.
- _____ 1978. Seeding patterns in tropical trees. Tropical Trees as Living Systems. P.B. Tomlinson, and H. Zimmerman (eds.) Cambridge University Press, London. pp: 83-128.
- _____ 1981. Ficus ovalis seed predation by an Orange-chinned Parakeet (Brotogenis jugularis) in Costa Rica. Auk 98: 841-844.
- _____ 1982. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. Ecology 63: 1887-1900.

- _____ 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: Coevolution. D.J. Futuyma, M.S. Latkin (eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts, pp: 232-262.
- Jordano, P. 1983. Fig seed predation and dispersal by birds. Biotropica 15: 38-41.
- Keay, R.W.J. 1960. Seeds in forest soil. Nigerian Forest Inf. Bull. (N.S.) 4: 1-12.
- Kellman, M.C. 1974. The viable weed seed content of some tropical agricultural soils. Journal of Applied Ecology. 11: 669-678.
- Krebs, C.J. 1978. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper and Row, Publishers, New York, U.S.A.
- Lang, G.E.; D.H. Knight. 1983. Tree growth, mortality, recruitment, and canopy gap formation during a 10- year period in a tropical moist forest. Ecology 64: 1075-1080.
- Lazos, E.; E. Alvarez-Buylla. 1983. Estudio Etnobotánico en Balzapote, Ver; Los Solares. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Lebrón, M.L. 1979. An autoecological study of Palicourea riparia Bentham as related to rain forest disturbance in Puerto Rico. Oecologia 42: 31-46.
- León, J.A. 1985. Germination strategies. En: Evolution. Essays in Honour of John Maynard Smith. P.J. Greenwood, P.H. Harvey, M. Slatkin (eds.) Cambridge University Press, Cambridge pp: 129-142.
- Liew, T.C. 1973. Occurrence of seeds in Virgin Forest top soil with particular reference to secondary species in Sabah. Malaysian Forester 36: 185-193.
- Liew, T.C. and F.O. Wong. 1973. Density, recruitment, mortality and growth of dipterocarp seedlings in virgin and logged-over forests in Sabah. Malaysian Forester 36: 3-15.
- Longman, K.A.; y J. Jenik. 1974. Tropical Forest and its Environment. Longman group Ltd. London.

- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtles: pasado, presente y futuro. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.) CECSA, México. pp: 31-69.
- Mac Arthur, R.H. 1972. Geographical Ecology. Harper Row, New York.
- Martínez, M. 1979. Catálogo de Nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Martínez-Ramos, M. 1980. Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia. Tesis profesional (Biología) Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Ramos, M.; y E. Alvarez-Buylla. (en prensa). Seed dispersal, gap dynamics and tree recruitment: The case of Cecropia obtusifolia at Los Tuxtles, Mexico. En: Frugivores and Seed Dispersal. A., Estrada; T.H. Fleming; C. Vázquez-Yanes; and R. Dirzo, (eds.) Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Martínez-Ramos, M; E. Alvarez-Buylla; J. Sarukhán; y D. Piñero. (manuscrito). A reliable method to age treefalls in a tropical rain forest: its basis and perspectives.
- Mckey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: Coevolution of animals and plants. L.E. Gilbert y P.H. Raven (eds.) Univ. Texas Press, Austin. pp: 159-191.
- Mendoza, A. 1981. Modificaciones del equilibrio foliar y sus efectos en el comportamiento reproductivo y vegetativo en Astrocaryum mexicanum. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los Tipos de Vegetación y su Clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 28: 29-179.
- Moore, R.P. 1973. Tetrazolium staining for assessing seed quality. En: Seed Ecology. W. Heydecker (ed.). The Butterworth Group, London. pp: 347-367.
- Moreno Casasola, P. 1976a. Viabilidad de semillas de árboles tropicales y templados: una revisión bibliográfica. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo; y A. Butanda (eds.) CECSA, México. pp: 471-526.

- 1976b. Latencia y viabilidad de semillas de vegetación primaria. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (eds.). CECSA, México, pp: 527-548.
- Núñez, J.S.F. 1985. Aspectos Ecológicos de Especies Pioneras en una Selva Húmeda de México. Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Núñez-Farfán, J; y R. Dirzo. 1985. Herbivoría y sucesión en una selva alta perennifolia. En: Investigaciones Sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.). Editorial Alhambra Mexicana, México, D.F. pp: 313-332.
- Olson, S.L.; y K.E. Blum. 1968. Avian dispersal of plants in Panama. Ecology 49: 565-566.
- Orians, G.H. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests in tree species richness. Tropical Ecology 23: 255-279.
- Oyama, A.K.N. 1984. Biología Comparativa Entre Individuos Masculinos y Femeninos de Chamaedorea tepejítote (Palmae) Tesis Profesional (Biología) Fac. Ciencias, UNAM, México.
- Pennington, T.D; y J. Sarukhán, 1968. Arboles Tropicales de México. Inst. Nal. Invest. Forest./FAO, México.
- Peralta, T.; G. Hartshorn; D. Liberman; y M. Lieberman (manuscrito) Reseña de estudios a largo plazo sobre enumeración de bosque tropical en La Selva, Costa Rica.
- Pérez-Nasser, N. 1985. Viabilidad en el suelo de las semillas de once especies de la vegetación de Los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Peters, C.M. 1983. Reproducción, Growth and the Population Dynamics of Brosimum alicastrum Sw. in a Moist Tropical Forest of Central Veracruz, Mexico. Ph. D. Dissertation. Yale University, New Haven, Connecticut.
- Piñero, D.; J. Sarukhán; E. González, 1977. Estudios demográficos en plantas: Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México. 37: 69-118.
- Piñero, D.; J. Sarukhán. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, Astrocaryum mexicanum. Journal Ecology 70: 461-472.

- Piñero, D.; J. Sarukhán; y P. Aberdi. 1982. The costs of reproduction in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. Journal Ecology 70: 473-487.
- Piñero, D.; M. Martínez-Ramos, y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. Journal of Ecology 72: 977-991.
- Piñero, D.; M. Martínez-Ramos; A. Mendoza; E. Alvarez-Buylla; y J. Sarukhán, (en prensa). Demographic studies of *Astrocaryum mexicanum* as a means to gain knowledge on plant population and community dynamics. Principes.
- Poole, R.W. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Mc. Graw Hill Book Company. U.S.A.
- Popma, J.; M. Martínez-Ramos; F. Bongers; y E. Veneklaas. (manuscripto). Treefall gaps: a definition and its consequences.
- Prevost, M.F. 1981. Presence de graines d'especies pionnières dans le sol de forest primaire en Guyana. In "L'ecosysteme forestier guyanais stude et mise en Valeur". Bolletín de Lianzon du grauje de tarvait.
- Primack, R.B.; P.S. Ashton; P. Cahí; y H.S. Lee. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae trees in Sarawak, East Malaysia. Ecology 66: 577-588.
- Putz, F.C. 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of Soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. Ecology: 1069-1074.
- Rico-Bernal, M. 1972. Estudio de la sucesión secundaria en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Tesis Profesional (Biología) Fac. de Ciencias, UNAM, México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México.
- Salmerón, R.E. 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical "Los Tuxtlas", Veracruz; México. Tesis Profesional (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Sarukhán, J. 1974. Demographic studies on grassland weed species. En: Biology in Pest and Disease Control. D. Price Jones y M.E. Solomon (eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, Great Britain. pp: 28-41.

- 1974b. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris L. II. Reproductive strategies and seed population dynamics. Journal of Ecology . pp: 62: 151-177.
1978. Studies on the demography of tropical trees. En: Tropical Trees as Living Systems. P.B. Tomlinson; y M.H. Zimmermann (eds.). Cambridge University Press, London. pp: 163-184.
1980. Demographic problems in tropical systems. En: Demography and Evolution in Plant Populations O. Solbrig (ed.) Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp: 161-188.
- Sarukhán, J.; y J.L. Harper, 1973. Studies on plant demography: Ranunculus repens L., R. bulbosus L. and R. acris. I. population flux and survivorship. Journal of Ecology 61: 675-716.
- Sarukhán, J; M. Martínez-Ramos; y D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its populational consequences. En: Plant Population Ecology R. Dirzo and J. Sarukhán (eds.). Sinauer Associates Inc. Publ., Sunderland Mass, U.S.A. pp: 83-106.
- Savage, A.J.P; y P.S. Ashton. 1983. The population structure of the double coconut and some other seychelles palms. Biotropica 15: 15-25.
- Siegel, Sidney. 1980. Estadística no paramétrica. Edit. Trillas. México, D.F.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. Biology Journal of the Linnean Society. 14: 235-250.
1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longman Group Limited England.
- Snaydon, R.W. 1980. Plant demography in agricultural systems. En: Demography and Evolution of Plant Populations. O.T. Solbrig (ed.). Blackwell, Oxford. pp: 131-160.
- Snow, D. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating in birds. Zoologica 113: 194-202.

- Sokal, R.R.; y F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Stockner, G.C. 1981. Regeneration of a north Queensland rain forest following felling and burning. Biotropica 13: 86-92.
- Symington, C.F. 1933. The study of secondary growth on rain forest sites in Malaya. Malaysian Forester 2: 107-117.
- Synnott, T.J. 1975. Factors affecting the regeneration and growth of seedlings of Entandrophragma utile (Dawe Sprague) Sprague. Ph. D. Thesis, Makerere University, Kampala.
- Torquebiau, E. 1981. Analyse Architecturale de la Forêt du Los Tuxtlas (Veracruz) Mexico. Ph. D. Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Académie de Montpellier.
- Trejo, P.L. 1976. Diseminación de semillas por aves en Los Tuxtlas, Ver. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, S. del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Butanda (eds). CECSA, México. pp: 447-470.
- Uhl, C.; y K. Clark. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. Botanical Gazette 144: 419-425.
- Uhl, Ch.; K. Clark; y P. Murphy. 1981. Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon Basin. Journal of Ecology 69: 631-649.
- Valio, I.F.M.; y C.A. Joly, 1979. Light Sensitivity of the seeds on the distribution of Cecropia glaziovii Snethlage (Moraceae). Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 91: 371-376.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1958. Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: The biological nomad theory. Proc. Kandy Symp. UNESCO, Humid Tropics: 212-215.
- 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.
- Vandermeer, J.H. (manuscrito). Observations on the demography of Welfia georgii, a lowland rain forest palm from Costa Rica, with notes on density dependent feed back.
- Vandermeer, J.; J. Stout; y G. Miller. 1974. Growth rates in Welfia georgii, Scratea durissima and Triarteia gigantea under various conditions in a natural rain forest in Costa Rica. Principes 18: 148-154.

- Van Valen, Leigh, 1975. Life, death, and energy of a tree. Biotropica 7: 260-269.
- Vázquez-Yanes, C. 1976. Estudios sobre ecofisiología de la germinación en una zona cálido-húmeda de México. En: Regeneración de Selvas. A. Gómez-Pompa, C. Vázquez-Yanes, S. del Amo y A. Butanda (eds.) Edit. Continental México. pp: 279-387.
- _____ 1976. Seed dormancy and germination in secondary vegetation tropical plants: The role of light. Comparative Physiological Ecology. 1: 30-34.
- _____ 1977. Germination of a pioneer tree (Trema guineensis Ficalho) from equatorial Africa. Turrialba 27: 301-302.
- _____ 1979. Notas sobre la ecofisiología de la germinación de Cecropia obtusifolia. Bertol. Turrialba 29: 147-
- _____ 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Tropical Ecology 21: 103-112.
- _____ 1981. Germinación de dos especies Tiliáceas arbóreas de la vegetación secundaria tropical: Belotia campbellii y Heliocarpus donnell-smithii. Turrialba 31: 81-83.
- Vázquez-Yanes, C.; y A. Orozco-Segovia, 1982a. Germination of seeds of a tropical rain forest shrub Piper hispidum Sw. (Piperaceae) under different light quality. Phyton 42: 143-149.
- _____ 1982b. Seed germination of a tropical rain forest pioneer tree (Heliocarpus donnell-smithii) in response to diurnal fluctuation of temperature. Physiologia Plantarum. 56: 295-298.
- _____ 1984. Ecophysiology of seed germination in the tropical humid tropics of the world: a review. En Physiological Ecology of Plants of the wet Tropics. E. Medina, H.A. Mooney y C. Vázquez-Yanes (eds.). Dr. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands. pp: 37-50.
- _____ (en prensa). Dispersal of seeds by animals: effect on light controlled dormancy in Cecropia obtusifolia. En: Frugivores and Seed Dispersal. A. Estrada, T.H. Fleming, C. Vázquez-Yanes, y R. Dirzo, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.

- Vázquez-Yanes, C.; y H. Smith, 1982c. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. New Phytologist 92: 477-485.
- Vázquez-Yanes, C.; A. Orozco-Segovia, J. Francois; y L. Trejo, 1975. Observations of seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. Biotropica 7: 73-76.
- Venable, L.D. 1984. Using intraspecific variation to study the ecological significance and evolution of plant life-histories. En: Perspectives on Plant Population Ecology. R. Dirzo; y J. Sarukhán (eds.). Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Mass, U.S.A. pp: 166-187.
- Venable, L.D.; y L. Lawlor, 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. Oecologia 46: 272-282.
- Whitmore, T.C. 1975. Tropical Rain Forests of the Far East. Clarendon Press, Oxford, England.
- _____ 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tropical Trees as Living Systems. P.B. Tomlinson, y M.H. Zimmermann (eds.) Cambridge Univ. Press, Cambridge, England. pp: 639-655.
- _____ 1983. Secondary succession from seed in tropical rain forests. Forestry Abstracts 44: 767-779.
- Willson, M.F. 1983. Plant Reproductive Ecology. A. Wiley Interscience Publication John Wiley & Sons. N.Y. USA.
- Wong, F.O. 1973. A study of the growth of the main commercial species in the Segalivd-Lokan F.R. Sandakan, Sabah. The Malaysian Forester. 36: 20-31.
- Wyatt-Smith, J. 1958. Seedling/sapling survival of Shorea leprosula S. parviflora and Koompassia malaccensis the Malaysian Forester 21: 185-193.
- Zar, H.J., 1974. Bioestatistical Analysis. Prentice-Hall, Inc. USA.