

2463



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**ASPECTOS DE LA DISPERSION DE
SEMILLAS DE Chamaedorea tepejilote
(Palmae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A ;

GRISelda ESCALONA SEGURA

FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

TESIS CON FALLA DE ORIGEN

I.	AGRADECIMIENTOS	1
II.	INTRODUCCION	2
III.	HISTORIA NATURAL	6
IV.	SITIO DE ESTUDIO	8
V.	METODOS	10
	A. Reconocimiento Inicial	10
	B. Estimación de la Productividad de Frutos	10
	C. Lluvia de semillas	10
	D. Supervivencia de las Plántulas de <u>Ch. tepejilote</u>	11
	E. Producción Interanual de Frutos	11
	F. Características de los Frutos	12
	1. Aspectos Métricos	12
	2. Aspectos Químicos	12
	G. Experimentos con las Semillas de <u>Ch. tepejilote</u>	12
	1. Experimentos de Germinación	13
	a. Germinación en Condiciones de Invernadero	13
	b. Germinación en Condiciones Naturales	13
	2. Experimentos de Exclusión de Semillas	14
	H. Captura de Depredadores Nocturnos	14
	I. Actividad de Frugívoros en la Palma <u>Ch. tepejilote</u>	15
	1. Aves Frugívoras	15
	2. Mamíferos Frugívoros (Murciélagos)	16
	J. Tratamiento Estadístico	16
VI.	RESULTADOS	18
	A. Censo de la Población	18
	1. Censo	18
	2. Distribución de Poisson	18
	3. Relación Varianza-Media	18
	4. Índice de Morisita	18
	5. Tabla 1	20
	B. Parámetros Morfométricos de las Palmas Estudiadas	21
	C. Características de los Frutos	23
	1. Aspectos Métricos	23
	2. Aspectos Químicos	23
	D. Lluvia de Semillas y Frutos Bajo las Infrutescencias	25
	1. Familias y Especies Colectadas	25
	2. Especies Colectadas en cada Mes	25
	3. Especies Colectadas por Palma	25
	4. Contribución de las Especies a las Categorías	25
	5. Aportación de las Especies a la Biomasa (Categorías)	26
	6. Aportación de las Especies a la Frecuencia	26
	7. Aportación de las Categorías a la Biomasa	26
	8. Categorías Colectadas Durante el Tiempo de Estudio	27
	a. De <u>Chamaedorea tepejilote</u>	27
	b. De Otras Especies	27
	c. Tabla 2	29
	d. Tabla 3	30
	e. Tabla 4	31
	E. Supervivencia de las plántulas de <u>Ch. tepejilote</u>	32
	F. Fenología de la Fructificación	33
	1. Frutos Inmaduros	33

2. Frutos Maduros	33
3. Variación Interanual en la Producción de Frutos	33
4. Pérdida de Frutos Durante la Maduración	33
5. Tabla 5	35
6. Tabla 6	36
G. Experimentos de Germinación	37
1. Invernadero	37
a. Porcentaje de Germinación	37
b. Tiempo de Latencia	37
2. Transecto Claro-Selva	38
a. Porcentaje de Germinación	38
b. Tiempo de Latencia	38
H. Experimentos de Exclusión	40
1. Remoción Nocturna y Diurna de Semillas	40
2. En un Transecto Claro-Selva	40
I. Consumo de Frutos y Semillas en el Piso de la Selva	43
1. Consumo	43
2. Palatabilidad	43
3. Experimentos Complementarios	44
4. Tabla 7	46
5. Tabla 8	47
6. Tabla 9	48
J. Consumo de la Pulpa de <u>Chamaedorea tepelilote</u>	49
1. Vertebrados	49
a. Aves	49
b. Murciélagos	50
c. Tabla 10	51
2. Invertebrados	52
a. Ortópteros	52
i. Especies que Consumen la Pulpa	52
ii. Consumo	53
iii. Frutos dañados por Ortópteros	54
b. Hormigas	54
c. Tabla 11	56
K. Daño en las Semillas por Coleópteros	57
L. Otros Agentes que Dañan la Pulpa de los Frutos	57
1. Hongos	57
2. La Deshidratación	57
VII. DISCUSION	58
A. Factores que influyen en la dispersión de semillas	58
1. La Distribución Espacial	58
2. Las Características Individuales	60
3. Las Características de los Frutos	61
B. Aspectos en los que Influye la Fenología	64
C. Interferencia Predispersora	66
D. Dispersores de las Semillas de <u>Ch. tepelilote</u>	68
1. Frugívoros	68
2. Efecto del Frugivorismo en la Germinación	72
E. Destino de las Semillas Dispersadas	72
VIII. CONCLUSIONES	77
IX. ALGUNOS ESTUDIOS A SEGUIR	79

X.	OBRAS CITADAS	80
XI.	APENDICE 1	85
XII.	APENDICE 2	87

II. INTRODUCCION

Se sabe que los animales afectan procesos del ecosistema tales como los ciclos minerales y del agua y la regeneración y la sucesión de árboles del bosque. Estos últimos a través de la dispersión de polen y semillas (Spurr y Barnes, 1980).

Existen animales que dispersan semillas provistas de ganchos o de superficies adherentes, que quedan enganchadas a su plumaje y/o pelaje. En el curso del transporte los frutos y/o sus semillas caen al suelo, donde pueden germinar propagando así la especie (Dorst, 1975).

Otros animales al alimentarse de frutos aportan un tipo de dispersión más activo. Estos recogen su alimento en un punto determinado y lo comen in situ o lo pueden transportar a otro sitio para comerlo con mayor comodidad. En este caso, los organismos dispersores digieren la pulpa, y cuando las semillas atraviesan el tubo digestivo no son dañadas por la acción de los jugos gástricos gracias a la protección de las envolturas de las semillas y/o a que los jugos sean más o menos débiles, conservando así su capacidad de germinación. Además, dichos jugos gástricos pueden reblandecer las envolturas facilitando la germinación de la semilla después de ser expulsadas con los excrementos (Dorst, 1975).

En los trópicos la abundancia de frutos es anunciada por medio de una variedad de mecanismos como la coloración y la morfología del fruto y el tipo de infrutescencia. La dispersión de las semillas pasando a través del tubo digestivo de los mamíferos o aves o llevada por un roedor es la forma más común de dispersión de las semillas en los bosques tropicales (Smythe, 1982). Se estima que el 80-90% de las plantas en estas selvas producen semillas dispersadas por animales (Foster, 1982).

Algunas especies de la fase madura de la selva carecen de medios conocidos de dispersión. Sus frutos caen bajo la copa del árbol madre lo que conduce a una distribución en agregados y posiblemente a la repetición de la composición florística en el tiempo, favoreciendo la endogamia temporal de un pequeño número de individuos que participan de una herencia común, lo que puede dar lugar también a una rápida diferenciación ecotípica (UNESCO, 1980). Esto no ocurre si la mortalidad de las plántulas bajo una planta madre es alta (Janzen, 1970).

En el trópico húmedo, donde el fruto es un atrayente comestible para agentes dispersores, es necesario que en un tiempo corto el fruto cambie de tóxico a comestible (Janzen, 1975) ya que las plantas presentan una estacionalidad variada que afecta el comportamiento de los animales (Frankie et al, 1974).

Smythe (1982), por ejemplo, encontró que en el bosque tropical de la Isla de Barro Colorado en Panamá, las frutas de semillas grandes caen al suelo en forma notablemente estacional, mientras que las frutas de semillas pequeñas caen con un patrón menos estacional. Las semillas pequeñas tienden a ser devorados por animales frugívoros grandes como monos, aves, etc., mientras que las semillas grandes son roídas por roedores y los embriones son destruidos. En el caso de las semillas grandes, es probable que las condiciones favorables para su dispersión ocurran únicamente cuando las semillas sean producidas en ciclos alternantes de superproducción y carencia, bajo estas condiciones los mamíferos, como los agutiles (*Dasyprocta* spp.; Rodentia) comen hasta saciarse durante un período de superproducción para luego acumular por doquier las semillas sobrantes. Si posteriormente los animales, durante el período de carencia no logran consumir todas las semillas acumuladas, entonces una parte de ellas germinará antes de que sean deterioradas (Smythe, 1982).

Uno de los primeros autores que estudió la dispersión de semillas por aves fue Darwin al demostrar la presencia de semillas viables en el lodo adherido a las patas de aves acuáticas. En cuanto a la dispersión por aves existen trabajos de diferente naturaleza, que estudian los períodos de retención y viabilidad de semillas obtenidas de tubos digestivos, por ejemplo se pueden mencionar los trabajos de Devlaming y Proctor (1968); y de Krefting y Roe (1949).

Existen trabajos teóricos que se refieren a la importancia de la dispersión por aves en la colonización de diferentes áreas. Carlquist (1967) en Hawaii y Taylor (1954) en la isla de Macquarie, consideran a las aves como factores importantes en la colonización de las islas; Steenis (1935) explica ciertos aspectos de la colonización de las montañas de Malasia por plantas por medio de la dispersión endozoocora por aves; Razi (1950) estudió los mecanismos de dispersión que operan en la flora del sur de la India y da una lista de especies que son dispersadas epizocóricamente por aves.

Algunos trabajos tienen un enfoque evolutivo como el de Snow (1965) que analiza las consecuencias evolutivas de la relación entre las plantas y aves que las dispersan; el de Morton (1982) que analiza las ventajas y desventajas del hábito frugívoro en las aves. También son de interés los trabajos de Van der Pijl (1969) y Kerner (1897), entre otros, quienes discuten la importancia de las aves como agentes dispersores.

El estudio del uso de diferentes especies de semillas por aves de climas templados, subtropicales y tropicales se ha realizado desde hace mucho tiempo. Sin embargo, el estudio científico de los frutos, los frugívoros y la dispersión de las semillas es

relativamente nuevo y se remonta al volumen de Ridley "The Dispersal of Plants Throughout the World" publicado en 1930 (Van der Pijl, 1969; Estrada y Fleming, 1986).

Salvo por los análisis pioneros sobre las estrategias reproductivas en las plantas de Inglaterra por Salisbury en 1942 (citado en Trejo, 1975), el tema sobre la dispersión de las semillas permaneció sin estudiarse durante aproximadamente 30 años, hasta que apareció la publicación de Van der Pijl sobre los mecanismos de dispersión del cual han aparecido tres revisiones publicadas (Estrada y Flemming, 1986; Pijl, 1969).

El trabajo de Snow y Snow en Trinidad en el neotrópico produjo dos conceptos importantes en el avance de este campo: David Snow (1965) sugirió una explicación evolutiva para los aparentes periodos desplazados de producción de frutos en el género Miconia (Melastomataceae) y en 1971 propuso que existía una dicotomía básica entre los frugívoros generalistas y especialistas que correspondían con las diferencias en la calidad nutricional de los frutos que comían.

Esta última idea dió origen a otros dos conceptos importantes:

1.-Mckey (1975) revisó la coevolución entre frutos y frugívoros en base a la dicotomía generalista-especialista de Snow.

2.-Howe y Estrabook (1977) examinaron la evolución entre tamaño de la producción de frutos y el comportamiento de frutación en respuesta a la búsqueda de alimento por el ave frugívora y al comportamiento de forrajeo.

Ambos escritos han estimulado el incremento de estudios de frugivoría en aves (y otros vertebrados). Muchos de estos estudios han puesto poca atención al destino de las semillas ingeridas por aves y otros animales (Estrada y Fleming, 1986). El destino de las semillas dispersadas y el papel de los animales granívoros en la determinación de la forma y extensión de la sombra de semillas fue el punto de atención de estudios realizados por Janzen (1971, 1986).

Los primeros conceptos tratados sobre la evolución de los frutos y la frugivoría asumían que las plantas y los animales frugívoros han coevolucionado. Sin embargo investigaciones recientes señalan que este no es el caso y que más bien el tipo de interacción entre aves y plantas podría ser clasificado como una coevolución difusa, en donde muchas especies vegetales interaccionan recíprocamente con una variedad de agentes dispersores (Howe y Smallwood, 1982; Herrera, 1986).

Existe un rápido progreso para comprender el papel que juega la

frugivoría (mutualista y no mutualista) y la dispersión de semillas en la demografía de las plantas y la dinámica de los bosques, particularmente en las regiones tropicales (Estrada y Fleming, 1986).

A pesar del aumento de datos sobre las relaciones entre frugívoros y las plantas que les sirven de alimento, nuestra comprensión de los procesos ecológicos de la dispersión de animales y su impacto en la historia de la vida de la planta y del frugívoro, así como sobre la dinámica del ecosistema tropical aún es pobre. Esta búsqueda está contra el tiempo ya que la destrucción de la selva se está efectuando a una tasa de 2-3% por año. Por ello se requiere de un número mayor de estudios en estas zonas.

La selva húmeda tropical de México contiene un gran número de especies de plantas cuyas semillas son dispersadas por aves y otros frugívoros. Sin embargo estudios de esta interacción para nuestras selvas son aún escasos (Estrada y Coates-Estrada, 1984, 1986 y Coates-Estrada y Estrada, 1988).

La dispersión de semillas por aves en la selva de Los Tuxtlas ha sido estudiada por Trejo (1975), Dick van Dorp (1985) y Coates-Estrada y Estrada (1988).

En el estudio realizado por Trejo (1975) sobre la diseminación de semillas por aves en la región de los Tuxtlas, Ver., se analizó el contenido estomacal de 412 aves frugívoras pertenecientes a 106 especies se encontraron semillas de Chamaedorea tepejilote en los tractos digestivos de solo dos especies de aves: Turdus assimilis y Catharus minimus. Esta pobreza de datos para una palma tan importante de la selva enfatiza la necesidad de realizar estudios como el que aquí se presenta.

Por consiguiente, el objetivo de este trabajo fue estudiar, en la época de fructificación, aspectos de la dispersión de semillas por frugívoros en una de las plantas dominantes del sotobosque de la selva húmeda tropical de la región de Los Tuxtlas en Veracruz: la palma Chamaedorea tepejilote. En particular se buscó capturar datos cuantitativos sobre los siguientes tres aspectos:

1.- Los patrones de producción de frutos en individuos de Ch. tepejilote y la variación interindividual en estos patrones.

2.- Describir la comunidad de frugívoros que visitan y se alimentan de los frutos de Ch. tepejilote y estimar su importancia relativa en la dispersión de las semillas.

3.- Evaluar el efecto de organismos no dispersores (insectos y roedores) sobre la eficiencia en la dispersión de semillas.

III. HISTORIA NATURAL

Los datos que se conocen sobre la historia natural de Chamaedorea tepejilote se dan a continuación y están basados en los estudios de Ibarra (1985) y Oyama (1984, 1987), para la especie en la selva de la Estación Biológica de "Los Tuxtlas" en Veracruz.

Chamaedorea tepejilote Liebm., Hist. nat. palm. 3:308. 1849.

DISTRIBUCION: Se localiza en los Estados de Veracruz, Tabasco y Chiapas. Se le encuentra además de Belice a Colombia.

FORMA: Palma de 2-4.5 (-6) m de alto y 2-4 (-6) cm de DAP. Tronco solitario o en ocasiones con más de 1 eje de crecimiento y entonces con apariencia arbustiva, rectos cilíndricos, la superficie lisa, verde pálida a oscura, con anillos evidentes a todo su largo, menos gruesos hacia su ápice. Frecuentemente con raíces filcrales. Los entrenudos miden de 2 a 9 cm de longitud.

HOJAS: Divididas, en espiral, de 1-1.5 m de largo. Pecíolo de 20-50 cm de largo y 1-1.5 cm de ancho, rollizo, acanalado en su base amarillento por el envés. Segmentos de 20-30 por hoja, de 10-70 cm de largo y de 2-9 cm de ancho, elípticos, subpuestos, base truncada y el ápice cuspidado, margen entero, haz más oscuro en comparación con el envés y ambas superficies glabras, venación pinnada, de 7 a 8 venas secundarias prominentes en ambas superficies. Los segmentos habitualmente con un daño característico a manera de líneas o rayas (producidos por un coleóptero específico, Caliptocephala marginipennis).

FLOR: Especie dioica. Panículas estaminadas de 15-50 cm de largo incluyendo el pedúnculo, de 4-11 por nudo. Pedúnculo de 6-20 cm de largo, glabro. Flores estaminadas con sólo 3 elementos del periantio evidentes, de 1.5-2.8 mm de largo y de 2-3 mm de ancho, blanco amarillentos y unidos en su base, lóbulos agudos mucronados; 6 estambres de 1.8-2 mm de largo, filamentos blancos, las tecas amarillentas, pistilodio cilíndrico de 2-2.2 mm de largo. Inflorescencia y flores pistiladas similares a las estaminadas, diferenciándose exclusivamente en la carencia de estambres.

FRUTO: Infrutescencia de hasta 50 cm de largo. Pedúnculo de 20-30 cm de largo, anaranjado al madurar los frutos. Drupa de 10-15 mm de largo y 6-8 mm de ancho, negra elipsoide, brillante y con una semilla por fruto; endocarpo de 10 a 13 mm de largo y 5-8 mm de ancho amarillento.

FENOLOGIA: Especie que florece de Septiembre a Enero (Abril-Julio). Fructifica de Julio-Septiembre (-Enero).

IMPORTANCIA: la importancia de Chamaedorea tepejilote en la selva de Los Tuxtlas, puede compararse con base en otra especie de palma, A. mexicanum, que ha sido utilizada para caracterizar el estrato inferior de las comunidades tropicales de la región de Los Tuxtlas. Se ha encontrado que en algunas áreas de la selva de Los Tuxtlas la planta mas dominante del sotobosque es Chamaedorea tepejilote y en las áreas donde no es dominante, Astrocarium mexicanum domina. Alvarez en 1976 describió que en la vegetación del Volcan de San Martín, en la región de Los Tuxtlas, Ch. aff. tepejilote junto con Senecio arborescens inferior. En Los Tuxtlas, el tamaño poblacional de Ch. tepejilote ha sido cuantificado de 65 a 158 individuos en 600 m², sin considerar plántulas (Oyama, 1984).

IV. SITIO DE ESTUDIO

El siguiente resumen fue extractado de Coates-Estrada y Estrada (1986).

La Estación de Biología de Los Tuxtlas del Instituto de Biología de la UNAM es una reserva de 700 hectáreas que ha sido dedicada a la conservación y el estudio de las selvas del trópico húmedo de México. Está ubicada en el macizo montañoso conocido con el mismo nombre, en el sur del estado de Veracruz, que alcanza una altitud de 150-530 m sobre el nivel del mar. La zona de la Estación es especialmente lluviosa, con una precipitación media anual de 4900 mm (datos recopilados durante 10 años). Esta precipitación es de naturaleza estacional, con una época de "secas" entre Marzo y Mayo durante la cual la precipitación mensual media es de 111.7 +/- 11.7 mm. La "época de lluvias" que va de Junio a Febrero presenta una precipitación media mensual de 486.2 +/- 87.0 mm (figura 1).

De Septiembre a Febrero el área de la Estación esta afectada por el desplazamiento de masas de aire frío y húmedo provenientes del norte. Los vientos húmedos resultantes de este fenómeno alcanzan velocidades de 80 km/h, son conocidos localmente como "nortes" y aportan cerca del 15% de la precipitación promedio anual y producción de descensos graduales en la temperatura ambiental.

La selva que existe en la Estación se conoce técnicamente como selva alta perennifolia, con elementos arbóreos que llega a alcanzar mas de 40 m de altura, la mayoría de los cuales exhiben grandes contrafuertes. En el estrato inferior de la selva (0 a 10 m de altura), es notable la abundancia de palmas, entre las que predomina la palma espinosa Astrocaryum mexicanum, existen también otras como Chamaedorea tepejilote y Bactris tricophylla. Entre los árboles que predominan en este estrato estan Faramea occidentalis (Rubiaceae) y Psychotria spp. En el estrato medio (de 10.5 a 20 m), las especies dominantes son Pseudolmedia oxyphyllaria (Moraceae), Quararibea funebris (Bombaceae), Croton glabellus (Euphorbiaceae), Guarea glabra (Meliaceae) y Stemmadenia donnel-smithii (Apocynaceae). En el estrato superior (>20 m) como dominantes tenemos a Nectandra ambigens (Lauraceae), Poulsenia armata (Moraceae) y Dussia mexicana (Leguminosae), Dendropanax arboreus (Araliaceae) y Omphalea oleifera (Euphorbiaceae), entre otras. Por arriba de los 30-40 m llegan las copas de árboles emergentes, generalmente del género Ficus (Moraceae). En las zonas perturbadas de modo natural por caídas de árboles o que han sido abandonadas por los campesinos después de desmontar, son abundantes las especies pioneras como Cecropia obtusifolia y Heliconia donnell-smithii.

La selva de Los Tuxtlas donde está ubicada la Estación es un mosaico de vegetación que se caracteriza por la presencia de zonas de selva mezclados con cultivos, pastizales y acahuales o áreas en proceso de regeneración y es parte de la vegetación original que antiguamente cubría todo el macizo montañoso y mantenía cierta continuidad ecológico-biológica con las selvas que se extendían hacia el resto del sureste de México, antes de su perturbación masiva por el hombre.

La avifauna existente en la Estación es particularmente rica y diversa. La comunidad de aves esta representada por aproximadamente 320 especies de las cuales el 30% son migratorias y el 70% son residentes. Algunas de las familias mejor representadas son Accipitridae, Tyrannidae, Emberizidae y Columbidae. Las aves ocupan una gran variedad de niveles tróficos que van desde frugivorismo a la insectivoría.

En el caso de los mamíferos se ha reportado la existencia de 90 especies; cuya dieta varía desde el granivorismo hasta el carnivorismo.

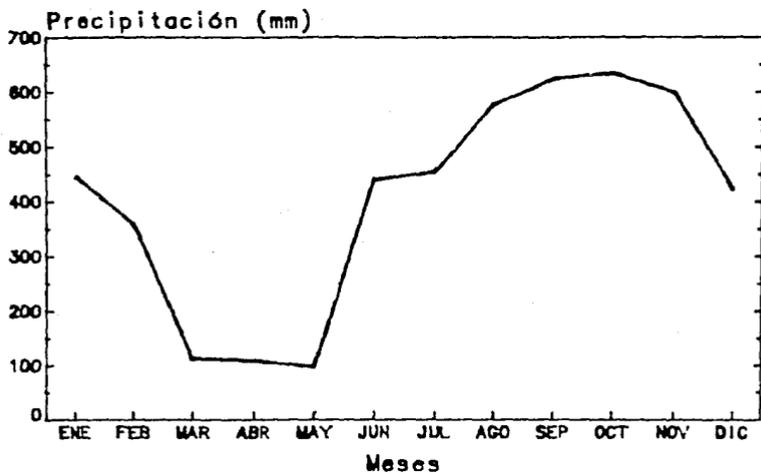


Figura 1 Gráfica de precipitación mensual para la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas".

V. METODOS

A. Reconocimiento Inicial

Entre los meses de Abril a Junio de 1988 se efectuaron varias visitas de trabajo a la Estación Biológica de Los Tuxtlas con el objeto de familiarizarse con el sitio de estudio y los organismos de interés y establecer los sistemas de muestreo incluyendo la selección de las poblaciones de palmas.

A lo largo de un transecto de forma irregular con una longitud total de 1440 m se censaron los individuos de Chamaedorea tepejilote con infrutescencias y que estaban ubicados dentro de 3 metros a cada lado de la línea del transecto. Es decir en un área total de 8400 m² se censaron los individuos con infrutescencias.

Del total de individuos censados, se marcaron 40 sobre los cuales se realizaron mediciones de los siguientes parámetros: diámetro a la altura del pecho (DAP), número de infrutescencias, número de frutos maduros, número de frutos inmaduros, la altura de la palma y la altura a la que se encontraban las infrutescencias.

La distribución en el espacio de los individuos marcados fue representada en un mapa a escala (ver figura 2 en la sección de resultados), para observar la distribución de la población muestra.

B. Estimación de la Productividad de Frutos

Una de las ventajas de estudiar esta planta es que, debido a su baja altura (0.9-3.9 m), al tipo de infrutescencia (racimo) y al tipo de fruto (drupa), uno puede lograr conteos absolutos de la cantidad de frutos producidos en cada estación de fructificación. De este modo para cada individuo seleccionado se realizó el conteo del número total de frutos producidos.

C. Lluvia de semillas

Debido a que existen factores bióticos y abióticos que pueden causar que algunas de las semillas y frutos de la palma se pierdan antes de que los frutos maduren y puedan ser aprovechados por los frugívoros, se procedió a realizar una evaluación preliminar de esta pérdida. Para esto se eligieron, al azar 20 individuos de la población en estudio, para colocar bajo las infrutescencias de cada uno de ellos 1 ó 2 trampas de colecta de lluvia de frutos.

Las trampas que se colocaron fueron de dos tipos: el primero constó de un aro de aproximadamente un metro de diámetro suspendido a 0.5 m sobre la superficie del suelo. El segundo estaba construido con un cuadrado de de plástico de aproximadamente 1 m x 1.5 m y unido en sus cuatro extremos a hilos de plástico con los cuales se sujetaron a ramas o tallos de plantas aledañas. Se utilizaron dos tipos de trampas para facilitar su colocación dependiendo de la topografía del terreno.

En intervalos de 15 días se colectaron los frutos y/o semillas en las trampas contando su frecuencia de aparición en cada trampa e identificando cada uno a nivel de especie.

Estos datos se compararon para cada una de las palmas con aquellos del conteo original para obtener una medida gruesa de la tasa de pérdida de frutos a través del tiempo antes y durante el período de maduración de los mismos.

También se obtuvo para cada semilla y/o fruto colectado en las trampas su peso húmedo y seco. Este último se obtuvo secando las semillas y/o frutos a una temperatura constante (60 grados centígrados) durante 48 horas.

Durante el curso del estudio, se realizaron a intervalos de quince días, censos del número de frutos maduros e inmaduros de Chamaedorea tepejilote en las cuarenta palmas de estudio.

D. Supervivencia de las Plántulas de Ch. tepejilote

Para determinar la supervivencia de las plántulas bajo la copa de la palma madre y fuera de ella se realizó un conteo del número de plántulas que se encontraron en ambos sitios, en el mes de Junio de 1989.

En el procedimiento utilizado se midió la copa de 47 palmas femeninas proyectando una línea desde el tallo hasta la punta de la hoja más larga de cada una de ellas. Posteriormente, en esa área se contaron las plántulas. Después se contaron aquellas plántulas que se encontraron fuera de la copa considerando hasta 10 metros alrededor del tallo de la palma.

E. Producción Interanual de Frutos

Para determinar si había diferencia a grosso modo (sin considerar los posibles abortos o frutos caídos antes de la maduración) entre la producción de frutos de los años de 1988 y 1989 en la población muestra, se realizó un conteo del número de frutos producidos en Mayo de 1989 (cuando los frutos ya estaban bien formados) y éste se comparó con aquel efectuado en Julio de 1988.

F. Características de los Frutos

1. Aspectos Métricos

Con el objeto de contar con datos acerca de características importantes de los frutos como longitud, ancho, volumen y peso se colectaron frutos maduros de las palmas localizadas en el transecto de 8400 m², excluyendo de la colecta los individuos de la población muestra. La colecta realizada al azar, consistió en la obtención de 10 frutos por cada palma de un total de 12 palmas, sumando en total 120 frutos.

El volumen fue obtenido por medio del desplazamiento de agua en una probeta de 10 ml.

2. Aspectos Químicos

Para conocer la composición química de la pulpa y de la semilla se separaron ambas partes de los frutos de la colecta indicada arriba. Estas se secaron a una temperatura constante de 60 grados centígrados durante 48 horas.

Las muestras fueron analizadas en el laboratorio de Nutrición Animal de la Facultad de Medicina Veterina y Zootecnia de la UNAM donde se sometieron a un análisis químico proximal.

A través de este análisis se determinó el contenido relativo de carbohidratos, lípidos, proteínas, minerales, total de nutrientes digeribles y energía digerible. Los procedimientos usados en los análisis siguen estándares generales que son descritos por Flores (1981).

G. Experimentos con las Semillas de Ch. tepejilote

Varios experimentos fueron efectuados en el campo con el objeto de evaluar los efectos de la luz sobre la viabilidad y latencia de germinación de las semillas de Ch. tepejilote y el efecto de la acción forrajera de vertebrados granívoros que habitan en el piso de la selva sobre las semillas dispersadas. A continuación se describen los experimentos que fueron realizados.

1. Experimentos de Germinación

a. Germinación en Condiciones de Invernadero

Con el objeto de determinar los patrones de porcentaje de germinación y tiempo de latencia de germinación en poblaciones de semillas de la palma bajo estudio así como el efecto de la

manipulación por el frugívoro, ya sea a través de la regurgitación y/o defecación, se llevó a cabo un experimento de germinación y una repetición del mismo en un invernadero.

En este experimento, se colocaron dos grupos de semillas cada uno bajo los siguientes tratamientos: 1) 50 semillas envueltas por la pulpa, 2) 50 semillas en las cuales la pulpa fue removida artificialmente. Todas las semillas fueron mantenidas en iguales condiciones de agua y luz.

Para cada caso la germinación se registró como porcentaje de germinación y el tiempo de latencia como número de días requeridos para germinar.

b. Germinación en Condiciones Naturales

Para determinar bajo condiciones naturales el efecto de la luz en la germinación de las semillas de la palma de estudio se eligió un claro en la selva de forma más o menos circular, causado por la caída de un árbol, cuya área aproximada fue de 254.5 m².

En este claro se estableció un transecto de 18 m de longitud total que se inició en una área de alta intensidad de luz (centro del claro) y terminó en la penumbra de la selva. El transecto abarcó nueve metros dentro del claro y nueve metros dentro de la selva. Esto permitió evaluar a grosso modo el efecto de la luz sobre la germinación de las semillas de esta palma. Cada 2.0 metros a lo largo de este transecto se sembraron 5 semillas de Ch. tepejilote y su germinación fue verificada cada dos días hasta que todas las semillas germinaron o perecieron. Este experimento fue montado dos veces. En el mismo sitio en dos épocas diferentes: el 12 de Septiembre y el 8 de Diciembre de 1988.

Las semillas que se usaron en este experimento eran semillas maduras obtenidas de varias colectas de frutos maduros de palmas no marcadas para este estudio. Estas se colocaron sobre el suelo protegidas por pequeñas jaulas (15 cm x 10 cm) de exclusión construidas con malla de acero para protegerlas contra vertebrados granívoros.

2. Experimentos de Exclusión de Semillas

Para determinar el impacto de vertebrados (roedores principalmente) sobre las poblaciones de semillas dispersadas bajo la copa de la palma progenitora y/o dispersadas por frugívoros, se colocaron bajo cinco o diez palmas a la vez, dos grupos de semillas sobre el suelo. Un grupo compuesto por cinco semillas fue encerrado en una jaula que impidió el acceso de los vertebrados y otro grupo adyacente compuesto por el mismo número

de semillas sin jaula. La presencia de estas fue verificado 24 horas después, tomando nota del número de semillas presentes en cada caso. Este experimento fue repetido cuatro veces.

Con base en los resultados obtenidos de este experimento se realizaron censos y observaciones de dos de los depredadores más conspicuos de los frutos y/o semillas de Chamaedorea tepejilote en el piso de la selva.

H. Captura de Depredadores Nocturnos

Para conocer los depredadores nocturnos de los frutos de Ch. tepejilote, se colocaron, en cinco sesiones diferentes, 10 trampas Sherman en total por sesión en el suelo de la selva bajo la sombra de la copa de las palmas de estudio.

En la primera sesión las trampas fueron cebadas con cinco frutos de Ch. tepejilote. En cuatro sesiones adicionales fueron cebadas con cinco semillas de Ch. tepejilote. En una de las sesiones se colocaron 10 trampas adicionales cebadas con cinco semillas de girasol (Helianthus annuus) cada una y en una última sesión se cebaron las trampas con avena y vainilla. Estos últimos cebos se utilizaron, ya que han sido utilizados con éxito en el sitio de estudio por Coates-Estrada y Estrada (comunicación personal). En estos casos, las trampas fueron colocadas también bajo la copa de las palmas.

Los roedores capturados fueron sometidos a dos tipos de prueba en sesiones que abarcaron de dos a tres días: 1.-Consumo de semillas de Ch. tepejilote y 2.-Pruebas de palatabilidad de las semillas de Ch. tepejilote.

Para realizar estas observaciones se acondicionaron dos terrarios. Cada terrario estaba constituido por un acuario de 50 cm x 30 cm x 50 cm, dentro del cual se colocó una capa de suelo de la selva de siete centímetros de espesor. Pequeños recipientes de plástico fueron utilizados como abrevaderos y un tramo de manguera de plástico de 10 cm de diámetro x 20 cm de largo fue utilizado como madriguera. La tapa del terrario constó de un marco de madera revestido por una malla de acero y otra malla de tul.

Las pruebas fueron realizadas de la siguiente manera:

a) Consumo de Chamaedorea tepejilote. Aquí los roedores se colocaron dentro de terrarios por separado y a cada uno se le ofrecieron, al anochecer, cinco frutos frescos de Chamaedorea tepejilote cuyo peso era conocido.

Entre las 18:00 y las 21:00 horas se hicieron observaciones para determinar si todo el fruto o una de sus partes eran consumidas por los roedores y a la siguiente mañana se revisó el terrario para determinar la existencia de restos de semillas y/o frutos. Si los había estos fueron pesados. Este procedimiento se repitió en dos días consecutivos.

A los roedores atrapados en trampas cebadas con avena y vainilla se les mantuvo en cautiverio y se les ofrecieron dos frutos y dos semillas de Chamaedorea tepejilote y se realizó una sesión de observación entre las 18:00 y las 21:00 horas. Los frutos y las semillas fueron pesados antes y después de la sesión para determinar la cantidad consumida.

b) Preferencia por Ch. tepejilote. En este segundo experimento se colectaron frutos de cinco especies distintas, aparte de Ch. tepejilote que estaban presentes en la selva. Estos fueron de Astrocaryum mexicanum (Palmae), Bactris tricophylla (Palmae), Spondias mombin (Anacardiaceae), Dendropanax arboreus (Araliaceae) y Nectandra ambigens (Lauraceae).

Los frutos de cada una de estas especies fueron pesados y posteriormente se le ofrecieron a los roedores en los terrarios. En este caso, a cada roedor se le presentaron uno o dos frutos o semillas de cada especie de modo simultáneo. Asimismo, se observó el comportamiento de los roedores, registrándose el orden en que los frutos fueron escogidos. A la siguiente mañana se pesaron los restos sobrantes de los frutos.

Este tratamiento se repitió en dos días consecutivos para roedores de dos especies diferentes.

I. Actividad de Frugívoros en la Palma Ch. tepejilote

1. Aves Frugívoras

Para determinar que aves visitan y se alimentan de los frutos de las palmas se llevaron a cabo, durante el día censos visuales de estas en cada una de las plantas bajo un sistema rotativo.

Los censos fueron realizados entre las 06:00-11:00 horas debido a que es el periodo de mayor actividad forrajera de las aves de la selva por lo que cada palma fue observada por un periodo de 15 minutos en la mañana cada dos días durante los meses de maduración de los frutos. Tanto la secuencia como el calendario de observación fueron diseñados de modo que las diferentes horas de la mañana estuvieran representadas en cada muestra total para cada planta y que se completara un número similar de minutos totales de observación para todas las palmas observadas.

Para cada ave censada de este modo se tomaron los siguientes datos: especie, número de planta de la cual tomó frutos, número de frutos tragados, número de frutos regurgitados, número de frutos tirados al suelo, forma de tomar los frutos (volando, perchando, etc.) y tipo de percha.

También se registró el tiempo que pasó el ave en la palma alimentándose de los frutos y se estimó la distancia a la que voló después de alimentarse.

Con estos datos se calcularon las tasas de remoción de frutos (frutos/unidad de tiempo) así como las tasas de visita (visitas/unidad de tiempo) y se estimó cuantitativamente la eficiencia dispersora del ave a través de la relación frutos dispersados versus frutos desperdiciados (tirados).

2. Mamíferos Frugívoros (Murciélagos)

Para determinar si los murciélagos dispersaban las semillas de *Ch. tepajilote* se colocaron, en dos noches consecutivas, tres redes de niebla de 6 metros de largo por tres de alto, justo a un metro de distancia de las infrutescencias, de tres de las palmas en estudio. Se observaron si presentaban restos regurgitados o defecados de los frutos de *Ch. tepajilote* como evidencia de que se alimentan de los frutos de la palma en estudio.

Estas redes se abrieron a las 19:00 horas y se cerraron a las 23:00 horas. Los murciélagos capturados de este modo fueron identificados a nivel de especie.

J. Tratamiento Estadístico

Para el análisis estadístico de los datos se usaron pruebas no paramétricas y paramétricas (Siegel, 1972; Zar, 1984).

Las pruebas paramétricas utilizadas fueron: distribución de Poisson, *t* de student y la distribución F. Las pruebas no paramétricas aplicadas fueron: χ^2 , coeficiente de correlación de Spearman, prueba de correlación por rangos de Spearman, el análisis de varianza de Friedman y la prueba U de Mann-Whitney.

Distribución de la población

Para determinar la distribución espacial de los individuos de estudio se utilizó el método por cuadros. Cada cuadro midió 20 m de largo x 6 m de ancho y fueron utilizados 70 cuadros. Se utilizaron tres estadísticos: la distribución de Poisson, la relación de varianza media y el índice de Morisita con el objeto

de determinar si la distribución de los individuos de estudio era agregada, azarosa o uniforme y si esta distribución era debida al azar.

Por razones de fluidez del texto los procedimientos que siguen estos análisis se describen en el Apéndice 1.

VI. RESULTADOS

A. Censo de la Población

1. Censo

En el transecto total de 8400 m² se detectó la presencia de 66 individuos femeninos de Chamaedorea tepejilote con infrutescencias. De esta población se seleccionaron, como se indicó anteriormente, 40 individuos ubicados en una área de 2160 m² en este mismo transecto. En estos se realizaron las observaciones intensivas reportadas aquí.

La distribución en el espacio de estos 40 individuos se muestra en la figura 2.

Las pruebas estadísticas usadas para determinar la distribución espacial de los 66 individuos de ubicados en el transecto de 8400 m² lo siguiente:

2. Distribución de Poisson

En esta prueba se utilizaron los datos obtenidos para los 66 individuos que se encontraron en el área de 8400 m². De acuerdo a la distribución de Poisson las probabilidades observadas y las probabilidades esperadas del número de individuos fueron diferentes significativamente ($\chi^2=8.58$, $gl=3$, $p<0.001$; $\chi^2=22.74$, $gl=2$, $p<0.001$; $\chi^2=22.74$, $gl=2$, $p<0.001$) considerando cuadros de 60 m², 120 m² y 240 m², respectivamente. Siendo mayor las probabilidades observadas que las esperadas. Por lo tanto se considera que la distribución de las palmas de estudio tiende a ser contagiosa a lo largo del transecto considerado.

3. Relación Varianza-Media

El valor de esta relación fue de 2.9, 3.07, 5.41 y 5.47 para cuadros de 60 m², 120 m², 240 m² y 480 m², respectivamente. Ya que estos valores son mayores que 1.0 también se acepta que los individuos de esta muestra presentan una distribución contagiosa.

4. Índice de Morisita

Este índice fue de 3.31 y por ser mayor que 1, también nos indica que las palmas femeninas con infrutescencias tienen una tendencia hacia un patrón agregado de esta población muestra.

RESUMEN

5. Tabla 1

Tabla 1 Distribución de los individuos femeninos de estudio en un transecto rectangular de 8400 m² de acuerdo a la distribución de Poisson

x	f(x)	p(x)ob	P(x)esp	F(x)
0	43	0.61	0.39	27
1	8	0.11	0.37	26
2	12	0.17	0.17	12
3	4	0.06	0.05	4
4	1	0.01	0.01	1
5	0	0.09	0.002	0.1
6	0	0.00	0.000	0
7	0	0.00	0.000	0
8	0	0.01	0.000	0
9	0	0.00	0.000	0
10	1	0.01	0.000	0

x=número de individuos en un cuadro de 120 m²

f(x)=número de cuadros con x número de individuos.

P(x)ob=probabilidad observada

P(x)esp=probabilidad esperada

Estos datos se encuentran representados en las figura a del apéndice 2.

5. Tabla 1

Tabla 1 Distribución de los individuos femeninos de estudio en un transecto rectangular de 8400 m² de acuerdo a la distribución de Poisson

x	f(x)	P(x)ob	P(x)esp	F(x)
0	43	0.61	0.39	27
1	8	0.11	0.37	26
2	12	0.17	0.17	12
3	4	0.06	0.05	4
4	1	0.01	0.01	1
5	0	0.00	0.002	0.1
6	0	0.00	0.000	0
7	0	0.00	0.000	0
8	0	0.01	0.000	0
9	0	0.00	0.000	0
10	1	0.01	0.000	0

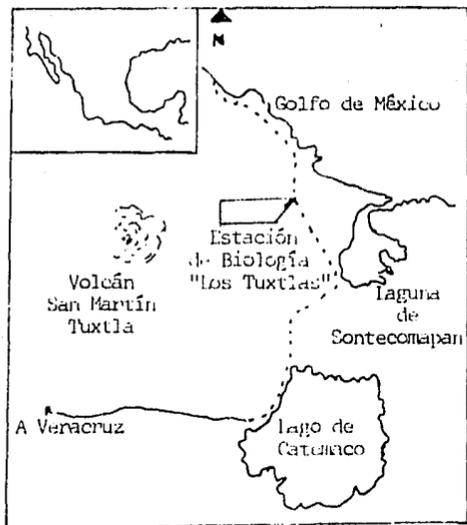
x=número de individuos en un cuadro de 120 m²

f(x)=número de cuadro con x número de individuos.

P(x)ob=probabilidad observada

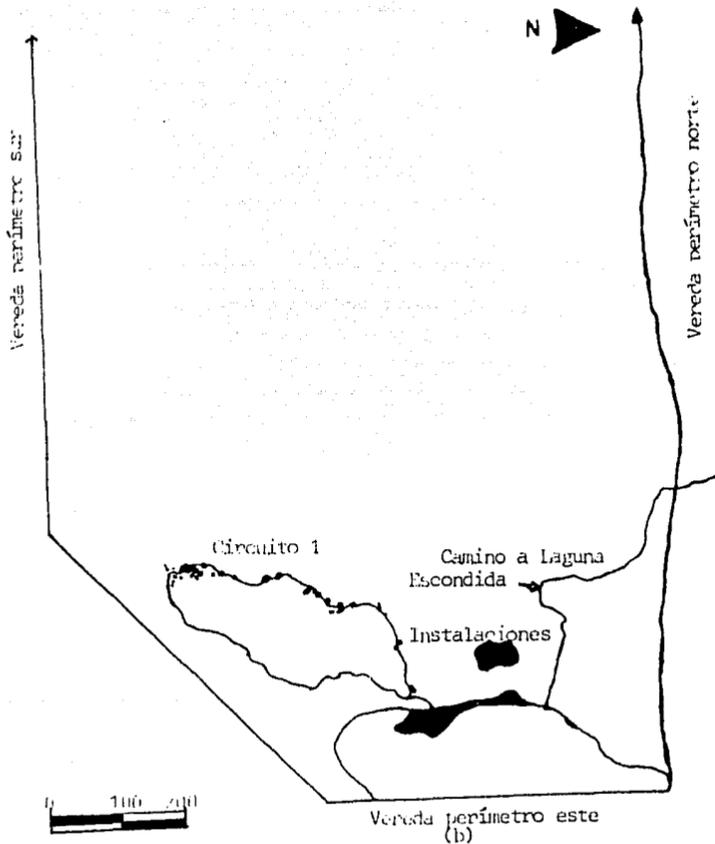
P(x)esp=probabilidad esperada

Estos datos se encuentran representados en las figura 1 del apéndice 2.



(a)

Figura 2 (a) Ubicación de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" dentro de la República Mexicana. (b) Sitio de estudio dentro de la Estación (Círculo 1), en donde se encuentran los 40 individuos de estudio, representados por puntos, y (c) Distribución en el espacio de los individuos de estudio.



(b)

B. Parámetros Morfométricos de las Palmas Estudiadas

Los parámetros morfométricos de los 40 individuos femeninos considerados para este estudio se resumen en el cuadro 1. De acuerdo a dicho cuadro se presenta una gran variabilidad en el número de frutos producidos por palma. Por el contrario, el diámetro a la altura del pecho con menor variabilidad.

Cuadro 1. Valores medios de cinco parámetros considerados para las cuarenta palmas de estudio.

VARIABLE	MEDIA	D. ESTANDAR	C. V.
DIAMETRO A LA ALTURA DE PECHO*	27	4.0	0.17
N INFRUTESCENCIAS	4	2.6	0.63
N FRUTOS	138	119.6	1.16
ALTURA TOTAL (m)	2.5	1.1	0.48
ALTURA DEL PEDUNCULO (m)	1.2	0.9	0.75

D. ESTANDAR = desviación estándar, N INFRUTESCENCIAS = número de infrutescencias, N FRUTOS = número de frutos, C. V. = coeficiente de variación.

*Medido en mm.

El análisis de correlación de Spearman mostró que los parámetros más relacionados en las palmas de estudio fueron la altura total y la altura de la infrutescencia ($r=0.9535$) (cuadro 2). Lo cual indica que entre más alta sea una palma más alta se encontrará el pedúnculo de la infrutescencia y por tanto de la infrutescencia también.

Otros parámetros estrechamente relacionados son: el número de infrutescencias con el el número de frutos ($r=0.7495$, $p<0.001$) la altura total con el número de infrutescencias ($r=0.6304$, $p<0.001$) y la altura total del pedúnculo con el número de infrutescencias ($r=0.6177$, $p<0.001$). Estos sugiere que el número de infrutescencias es el parámetro más relacionado con la producción de frutos.

Por otra parte el parámetro que no está relacionado con la producción de frutos de las palmas es el DAP ($r=0.2281$, $p<0.20$).

Cuadro 2 Matriz de correlación de los parámetros considerados para cuarenta individuos femeninos de la especie Chamaedorea tepejilote.

	DAP	N INFRUT	N FRUTOS	A. TOTAL	A. PEDUNCULO
DAP					
N INFRUT	0.1792*				
N FRUTOS	0.2281*	0.7495^			
A. TOTAL	0.3854***	0.6304^	0.6053^		
A. PEDUNCULO	0.3068**	0.6177^	0.6087^	0.9535'	

DAP = diámetro a la altura del pecho, N INFRUT = número de infrutescencias, N FRUTOS = Número de frutos, A. TOTAL = altura total de la palma, A. DEL PEDUNCULO = altura del pedúnculo.

NIVELES DE SIGNIFICACION: *0.20, **0.05, ***0.01, ^menor a 0.001

RESUMEN

En resumen, podemos decir que:

1.-El parámetro más relacionado con la producción de frutos es el número de infrutescencias. 2.-EL número de frutos y el número de infrutescencias, a su vez están relacionados con la altura total de la palma y la altura del pedúnculo. 3.- El DAP no presenta relación con el número de frutos ni con el número de infrutescencias.

C. Características de los Frutos

1. Aspectos Métricos

Los frutos de Chamaedorea tepajilote presentan una forma elipsoide con una longitud media de 16.14 ± 1.38 mm y un ancho medio de 10.68 ± 0.71 mm, cuando los frutos están maduros y sin daño (n=120).

El peso húmedo medio (PESO H) del fruto de Ch. tepajilote es de 1.27 ± 0.19 g, del cual el 57% corresponde al peso húmedo de la semilla y el restante 43% al de la pulpa (cuadro 3). Sin embargo, la pulpa contiene aproximadamente en promedio 0.48 g de agua (87%) y la semilla sólo 0.21 g de agua (29%), por lo que el peso seco de ambos es diferente (PESO S).

Cuadro 3 Pesos y medidas promedio de 120 frutos de Chamaedorea tepajilote

PARAMETROS	FRUTOS		SEMILLAS		PULPA	
	X	DS	X	DS	X	DS
LARGO(mm)	16.1	1.38				
ANCHO(mm)	10.7	0.71				
PESO H(g)	1.3	0.19	0.72	0.12	0.55	0.10
PESO S(g)			0.51	0.03	0.07	0.02
VOLUMEN(cm ³)	1.1	0.20				

X=valores promedio, DS=desviación estándar.

*Los espacios vacíos indican que no se realizaron las mediciones correspondientes.

2. Aspectos Químicos

La composición química de la pulpa y de la semilla de los frutos de Ch. tepajilote fue analizada en el laboratorio de Nutrición Animal de la Facultad de Medicina Veterinaria de la UNAM. Los resultados de estos análisis se muestran en el cuadro 4.

En este cuadro se observa que la mayor proporción de materia digestible de la semilla y de la pulpa está constituida por un alto porcentaje de carbohidratos solubles y de carbohidratos no solubles. Por otra parte, la pulpa presenta un mayor porcentaje de nutrientes digeribles (78%) en comparación con la semilla (64%). Es decir, la primera contiene un 14% más de materia digerible. Esta diferencia se debe a que la pulpa presenta un mayor porcentaje de lípidos, proteínas, minerales y carbohidratos solubles, en cambio la semilla presenta un mayor porcentaje de carbohidratos no solubles.

Dado que los valores para los carbohidratos no solubles son más altos en la semilla que los compuestos restantes y esta contiene un 64 % de materia digerible, probablemente estos representan la mayor proporción de materia digerible de la semilla.

Cuadro 4 Composición química de la pulpa y de la semilla de Ch. tepejilote. (Materia seca, 100%).

	Proteína (Nx6.25)	Lípidos %	Minerales %	Fibra cruda%	ELN %	TND %	ED Kcal/Kg
PULPA	13	13	12	22	41	78	3423.2
SEMILLA	6	2	1	51	40	64	2799.8

Fibra cruda= carbohidratos no solubles; ELN=elementos libres de nitrógeno= carbohidratos solubles; TND=total de nutrientes digeribles; ED=energía digerible.

*Los números han sido redondeados para facilitar la interpretación.

RESUMEN

En resumen con estos resultados podemos concluir:

1.-El fruto maduro de Ch. tepejilote mide en promedio 16.14 mm x 10.68 mm y tiene un peso húmedo promedio de 1.27±0.19 g. La semilla tiene un peso húmedo promedio de 0.72±0.12 g (57%) y el de la pulpa es de 0.55±0.10 g (43%).

2.-Tanto la semilla como la pulpa tienen un alto porcentaje de carbohidratos solubles y de carbohidratos no solubles. La diferencia en composición química entre la semilla y la pulpa reside en una mayor proporción de proteínas, lípidos y minerales en la pulpa y una cantidad mayor de carbohidratos no solubles; en la semilla.

D. Lluvia de Semillas y Frutos Bajo las Infrutescencias

1. Familias y Especies Colectadas

La lluvia de semillas colectadas bajo 20 palmas de estudio, en el periodo comprendido entre el 27 de Junio de 1988 al 11 de Abril de 1989 representó a 17 especies de plantas (incluyendo a Ch. tepejilote) pertenecientes a nueve familias (sin considerar las de las especies no determinadas)(tabla 2).

Las familias más representadas en la colecta de semillas y frutos fueron: la Moraceae con tres especies (Brosimum alicastrum, Ficus insipida y Ficus sp.) y la familia Palmae con dos especies (Chamaedorea tepejilote y Reinhardtia gracilis). Las familias restantes están representadas por una sola especie (tabla 2).

2. Especies Colectadas en cada Mes

Entre las especies colectadas en la lluvia de semillas bajo la infrutescencia de Ch. tepejilote las especies del género Ficus se encontraron durante todo el periodo de maduración de los frutos de Ch. tepejilote (sin considerar a la palma de estudio). El resto de las especies se presentaron en periodos más cortos de tiempo. Por ejemplo, Nectandra ambigens (de Agosto a Diciembre), Dendropanax arboreus (en Septiembre) y Pleurantodendron sp. (de Agosto a Enero).

El mayor número de especies colectadas fue en Septiembre de 1988, se colectaron 10 especies que equivalen al 58.8% del total de especies colectadas (figura 3).

3. Especies Colectadas por Palma

Las especies colectadas en las trampas para frutos y semillas ocurrieron en un rango de 1 a 6 especies por palma siendo dos el promedio de especies colectadas por palma (tabla 3). Además no se encontraron diferencias significativas entre el número de especies colectadas por palma ($X^2=5.99$, $gl=2$, $p<0.05$)

El género más colectado en las palmas con trampas fue Ficus spp. (en el 45% de las 20 palmas); además cabe mencionar una vez más que fue el género colectado durante todo el periodo de maduración de los frutos de Chamaedorea tepejilote.

4. Contribución de las Especies a las Categorías

La especie más representada por categorías (frutos maduros, frutos inmaduros, semillas y yemas) fue Chamaedorea tepejilote (73%), siguiéndole Ficus insipida (14.88%), Nectandra

ambigens (5.2%), Dendropanax arboreus (2.9%) y Ficus sp. (1.36%). Las restantes once especies presentaron un número de categorías menor a tres (0.4%) (tabla 2).

5. Aportación de las Especies a la Biomasa (Categorías)

La palma Chamaedorea tepejilote fue la especie que más contribuyó a las muestras colectadas en biomasa con 194.39 g en peso seco (73% del total). Las especies Ficus insipida, Nectandra ambigens, Dendropanax arboreus y Ficus sp., contribuyeron con el 14.88, 5.2, 2.9, y 1.36% respectivamente. Las especies restantes representan menos del 0.42% cada una (tabla 4).

6. Aportación de las Especies a la Frecuencia

La categoría de frutos maduros fue la más frecuente en las colectas representada por el 67% del número de categorías total y la categoría menos representada fue la de yemas (1.5%). El porcentaje de frutos inmaduros y de semillas fue similar (18.5 y 13.0 %).

7. Aportación de las Categorías a la Biomasa

La aportación más importante en biomasa fue la de los frutos maduros con 244 g de peso seco (40% del total) y la parte que aportó menos biomasa fueron las yemas con 0.13 g (0.8%) (cuadro 5).

Cuadro 5 Biomasa aportada por las categorías: frutos maduros(FM), frutos inmaduros(FI), semillas(SE) y yemas(YE); durante el periodo de estudio (Junio 1988-Abril 1989).

PARTE	FRECUENCIA(%)	PESO HUMEDO			PESO SECO		
		TOTAL (g)	MEDIA (g)	%	TOTAL (g)	MEDIA (g)	%
FM	540(67.0)	529	1.00	32.5	244	0.50	40.0
FI	149(18.5)	195	1.31	42.5	51	0.34	27.2
SE	105(13.0)	70	0.70	22.7	41	0.40	32.0
YE	12(1.5)	0.9	0.07	2.3	0.13	0.01	0.8

Los frutos maduros de Ch. tepejilote que se colectaron presentaron un peso húmedo promedio de 0.30g y un peso seco de 0.28g; es decir el 7% de humedad. Esto indica que la mayoría de los frutos maduros estaban deshidratados y en otros casos se encontró daño por roedores y hongos microscópicos.

Los frutos inmaduros presentaron una proporción mayor de humedad que los frutos maduros (76%), (casi diez veces más). Las semillas por otra parte guardaban el 37% de humedad (cuadro 6)

Cuadro 6 Pesos medios de las categorías colectadas de Ch. tepejilote en la lluvia de semillas y frutos bajo las infrutescencias de Ch. tepejilote.

PARTE	PESO HUMEDO (g)	PESO SECO (g)
FRUTOS MADUROS	0.30	0.28
FRUTOS INMADUROS	0.79	0.19
SEMILLAS	0.49	0.31

8. Categorías Colectadas Durante el Tiempo de Estudio

a. De Chamaedorea tepejilote

Los frutos maduros de Chamaedorea tepejilote aparecieron en las colectas en todo el periodo de estudio, con un pico en el mes de Diciembre (figura 4a).

El aumento de frutos maduros en las trampas se inició a partir de Septiembre e inició su descenso en el mes de Febrero (figura 4a).

A diferencia de los frutos maduros, los frutos inmaduros, las semillas y las yemas de los frutos se encontraron en sólo algunos meses (figura 4a). Así, la lluvia de frutos inmaduros ocurre antes y después del periodo de máxima maduración.

La caída de yemas ocurrió cuando se inició la nueva producción de frutos en el mes de Febrero.

La caída de todas las partes (frutos maduros, frutos inmaduros, semillas y yemas) está caracterizada por la presencia de picos: encontrándose estos para frutos inmaduros y yemas en Febrero y para los frutos maduros y las semillas en Diciembre.

b. De Otras Especies

El comportamiento de caída de los frutos maduros de las otras especies colectadas en la lluvia de semillas y frutos fue diferente al de Ch. tepejilote. Así, el mayor número de frutos maduros colectados de otras especies fue en el mes de Septiembre,

(cuando el número de frutos maduros de Ch. tepejilote alcanzó el pico) y se presentó el mayor número de especies colectadas (figuras 4b y 4c).

Los frutos inmaduros están representados en su mayor parte por la especie Ficus insipida con dos pequeños picos en Agosto-Septiembre y Enero-Febrero.

RESUMEN

En resumen, podemos concluir lo siguiente:

- 1.-El número de especies colectadas fue de 17, representando a 9 familias.
- 2.-Las especies más representadas tanto en frecuencia como en biomasa fueron: Ch. tepejilote, Ficus spp. y Nectandra ambigens.
- 3.-Los frutos maduros fue la categoría más representada en la lluvia de semillas y frutos.
- 4.-El mayor número de especies colectadas ocurrió en el mes de Septiembre.
- 5.-Para Ch. tepejilote el mayor número de frutos maduros y semillas fueron colectados en Diciembre, en cambio el mayor número de frutos inmaduros y yemas fue en Febrero.
- 6.-Para otras especies, se encontraron en mayor número los frutos maduros en Septiembre, las semillas en Diciembre y en Agosto-Septiembre y los frutos inmaduros en Enero-Febrero.
- 7.-Debajo de las infrutescencias de Ch. tepejilote hay una lluvia continua de frutos y semillas de diferentes especies a lo largo del año.
- 8.-Esta lluvia continua es debida a las especies del género Ficus.

c. Tabla 2

Tabla 2 Contribución de las especies a la lluvia de semillas y frutos bajo las infrutescencias de 20 individuos de estudio.

FAMILIA-ESPECIE	NYE	NFI	NFM	NSE	TOTAL(%)
<u>Araliaceae</u>					
<u>Dendropanax arboreus</u>			24		24(2.9)
<u>Convolvulaceae</u>					
<u>Ipomea</u> sp.			1		1(0.01)
<u>Dichapetalaceae</u>					
<u>Dichapetalum donnell-smithii</u>				2	2(0.02)
<u>Flacourtiaceae</u>					
<u>Pleuranthodendron lindenii</u>			3		3(0.04)
<u>Lauraceae</u>					
<u>Nectandra ambigens</u>			36	6	42(5.2)
<u>Meliaceae</u>					
<u>Guarea glabra</u>				1	1(0.01)
<u>Moraceae</u>					
<u>Brosimum alicastrum</u>				2	2(0.02)
<u>Ficus insipida</u>			18	102	120(14.88)
<u>Ficus</u> sp.			9	2	11(1.36)
<u>Palmae</u>					
<u>Chamedorea tepejilote</u>	12	45	442	92	591(73.0)
<u>Rehinkardtia gracilis</u>			1		1(0.01)
<u>Sapotaceae</u>					
<u>Pouteria</u> sp.			1		1(0.01)
Especie A			3		3(0.04)
Especie B				1	1(0.01)
Especie C			1		1(0.01)
Especie D			1		1(0.01)
Especie E				1	1(0.01)
Total	12	149	540	105	806
%	1	19	67	13	100

NYE = número de yemas, NSE = número de semillas, NFI = número de frutos inmaduros, NFM = número de frutos maduros.

d. Tabla 3

Tabla 3. Especies colectadas en cada una de las palmas con trampas para frutos y semillas, sin considerar a Chamaedorea tepejilote.

PALMA	NESPECIES	ESPECIES
1	0	
2	0	
3	1	B
4	6	<u>Ficus</u> sp., Rei, Dich, Pleu, Ipo, C
10	0	
13	0	
15	4	<u>Guarea glabra</u> , <u>Nectandra ambigens</u>
16	0	
18	1	<u>Pleuranthodendron</u> sp.
20	1	<u>Pleuranthodendron</u> sp.
21	1	<u>Ficus insipida</u>
23	1	<u>Ficus insipida</u>
24	3	<u>Ficus insipida</u> , <u>Ficus</u> sp., E
25	1	<u>Ficus insipida</u>
30	1	<u>Ficus insipida</u>
32	1	<u>Ficus</u> sp.
33	3	<u>Nectandra ambigens</u> , A, <u>Dendropanax arboreus</u>
34	2	<u>Dendropanax arboreus</u> , <u>Ficus insipida</u>
35	2	<u>Pouteria</u> sp., <u>Ficus</u> sp.
39	2	<u>Nectandra ambigens</u> , <u>Dendropanax arboreus</u>

Rei-Reinhardtia gracilis; Dich=Dichapetalum donnel-smithii; Pleu-Pleuranthodendron sp.; Ipo-Ipomea sp. A, B, C, D, E = especies no determinadas.

'Los espacios faltantes en la columna "especies" indican ausencia de colecta bajo la infrutescencia de la palma respectiva.

e. Tabla 4

Tabla 4 Aportación de la biomasa de cada una de las especies colectadas en la lluvia de semillas y frutos bajo las infrutescencias de Chamaedorea tepejilote.

FAMILIA-ESPECIE	PESO HUMEDO(%) (g)	PESO SECO(%) (g)
Araliaceae		
<u>Dendropanax arboreus</u>	2.84(0.36)	0.05(0.01)
Convolvulaceae		
<u>Ipomea</u> sp.	0.03(0.004)	0.01(0.002)
Dichapetalaceae		
<u>Dichapetalum donnell-smithii</u>	0.14(0.02)	0.04(0.02)
Flacourtiaceae		
<u>Pleuranthodendron lindeni</u>	1.41(0.18)	0.51(0.15)
Lauraceae		
<u>Nectandra ambigens</u>	164.61(20.71)	91.15(27.12)
Meliaceae		
<u>Guarea glabra</u>	0.93(0.12)	0.47(0.14)
Moraceae		
<u>Brosimum alicastrum</u>	1.90(0.24)	0.12(0.04)
<u>Ficus insipida</u>	190.57(24.00)	45.55(13.55)
<u>Ficus</u> sp.	10.97(1.38)	1.63(0.49)
Palmae		
<u>Chamaedorea tepejilote</u>	417.84(52.62)	194.39(57.7)
<u>Rhinhardtia gracilis</u>	0.28(0.04)	0.05(0.01)
Sapotaceae		
<u>Pouteria</u> sp.	1.93(0.24)	0.24(0.07)
Especie A	0.39(0.05)	0.05(0.01)
Especie B	0.49(0.06)	0.24(0.07)
Especie C	0.07(0.01)	0.03(0.001)
Especie D	0.21(0.03)	0.06(0.02)
Especie E	0.20(0.02)	0.04(0.02)
TOTAL	794.81(100)	336.08(100)

Especies

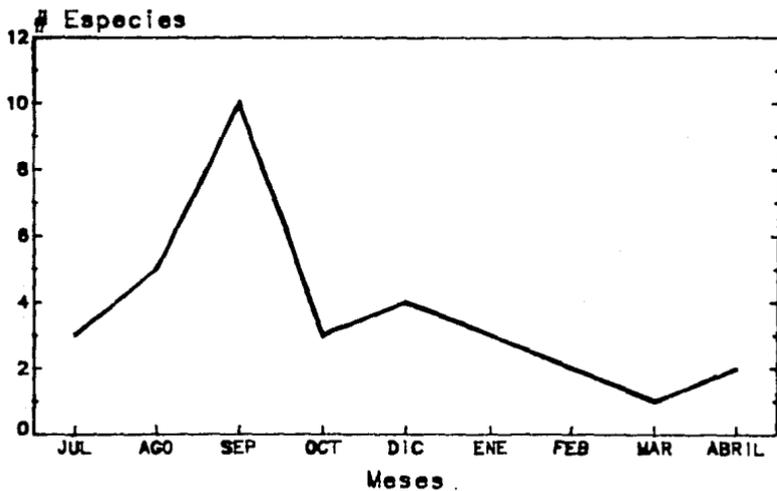


Figura 3 Gráfica del número de especies de frutos y/o semillas colectados mensualmente en las trambas colocadas debajo de 20 individuos de estudio, exceptuando el mes de Noviembre de 1988.

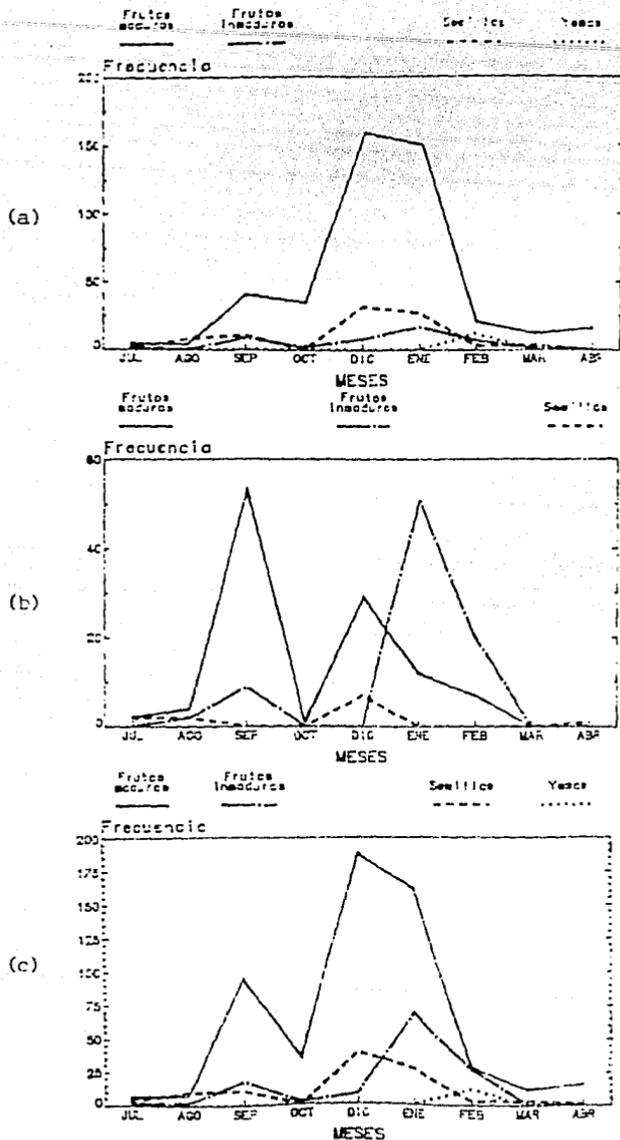


Figura 4 En a, b y c se muestran las semillas y/o frutos colectados bajo 20 individuos femeninos de *Chamaedorea tepeilote*. En (a) los datos corresponden a las semillas y frutos únicamente de *Chamaedorea tepeilote*, en (b) corresponden a las especies restantes colectadas y en (c) corresponden a todas las especies colectadas.

E. Supervivencia de las plántulas de Ch. tepejilote

El área total utilizada para contar el número de plántulas sobrevivientes fue de 4547 m², de la cual tan sólo 270.89 m² estaba cubierta por la copa de las palmas femeninas. Una copa de palma midió en promedio 4.82 m² (n= 47 palmas).

Para obtener el número de plántulas fuera y dentro de la copa de los individuos de la palma de estudio, se calculó la proporción de área cubierta por la copa de las palmas femeninas (0.06) y el área sin copa (0.94) y se multiplicaron por el número de plántulas en cada sitio. Los resultados obtenidos fueron 0.6 plántulas (bajo la copa) y 18.8 plántulas fuera de la copa. Ambas proporciones son significativamente diferentes ($\chi^2=17.1$, $gl=1$, $p<0.001$).

RESUMEN

La supervivencia de las plántulas de Chamaedorea tepejilote es mayor fuera de la copa de las palmas femeninas que bajo su copa.

F. Fenología de la Fructificación

1. Frutos Inmaduros

La presencia de frutos inmaduros fue observada antes de iniciar el presente estudio (Abril de 1988), cuando se realizó un reconocimiento inicial de las palmas de estudio y su presencia siguió observándose hasta el final del estudio (a mediados de Abril de 1989). Es decir, la presencia de frutos inmaduros se extiende a lo largo del año (figura 5).

Si se considera que al final del período de maduración de los frutos de Ch. tepejilote (después de Enero de 1989), todos los frutos inmaduros restantes (N = 127) presentaron daño por coleópteros (ver más adelante) y nunca alcanzaron la madurez. Entonces sólo se encontrarían frutos inmaduros con capacidad para madurar durante nueve meses (de Abril a Diciembre).

2. Frutos Maduros

La maduración de los frutos en las palmas de estudio se inició a mediados de Agosto de 1988, alcanzando el mayor número de frutos maduros en Septiembre de 1988 (tabla 5 y figura 5).

El 65.6% de los frutos maduros que quedaron desde Enero hasta el final de Abril de 1989, presentaban deshidratación, daño por ortópteros, hormigas y hongos microscópicos. Quedando en las palmas en el mes de Mayo tan sólo frutos dañados por algunos de estos agentes y/o deshidratados.

3. Variación Interanual en la Producción de Frutos

El número de nuevos frutos producidos en 1989 fue de 3136 frutos en total. Además 6 palmas de las 40 palmas de estudio no produjeron frutos.

En 1989 las palmas de estudio produjeron en promedio 92 frutos por palma. Si se compara el número medio de frutos producidos por palma en 1989 con los producidos en 1988 (132 por palma), encontramos que hubo una diferencia en la producción de frutos, siendo menor en un 40.7 % en 1989.

4. Pérdida de Frutos Durante la Maduración

La pérdida de frutos se presenta antes y durante el período de maduración de los frutos de Chamaedorea tepejilote. El mayor número de frutos que cayeron en las trampas fue encontrado al final del período de maduración, en los meses de Diciembre y Enero con pérdida del 1.28% y 1.32%, del total de frutos.

El mayor número de frutos que cayeron bajo la copa por día fue de 70 frutos, en el mes de Enero.

RESUMEN

En resumen, podemos aseverar lo siguiente:

- 1.-Los frutos inmaduros están presentes durante todo el año, en tanto que los frutos maduros sólo se encuentran en 9 meses del año (Agosto 1988-Abril 1989).
- 2.-El pico de maduración (97% del total de frutos que alcanzaron la madurez) fue de 47 días (11 Agosto-26 Septiembre).
- 3.-Los frutos que permanecieron después de Abril de 1989 presentaron diferentes grados de deshidratación y/o daño por algún otro agente (coleópteros, hormigas, hongos microscópicos u ortópteros).
- 4.-El 25% de las palmas de estudio disminuyó en un periodo de quince días más de la mitad de su producción. Esta pérdida ocurrió en los meses de Agosto (dos palmas), Septiembre (cinco palmas) y Diciembre (tres palmas).
- 6.-Ocho de las diez palmas antes mencionadas tenían una alta producción de frutos (en promedio 209 frutos por palma); entre ellas se encuentran las palmas con mayor número de frutos.
- 7.-La producción total de frutos de 1989 fue menor en un 40.7% que la de 1988 en la misma población muestra.

5. Tabla 5

Tabla 5 Resultados de los censos del número de frutos maduros e inmaduros presentes en 40 individuos de Ch. tepajilote. La columna NOUINCENAS se refiere al tiempo transcurrido (en número de quincenas) entre censos, a partir del primer censo.

FECHA	NOUINCENAS	FRUTOS MADUROS		FRUTOS INMADUROS	
		TOTAL	PROMEDIO POR PALMA	TOTAL	PROMEDIO POR PALMA
60788	1	0	0	5289	132
81188	4	72	2	4962	124
91288	6	1004	25	3200	80
92688	7	2425	61	1701	43
101588	8	2290	53	1275	32
120588	13	2187	55	289	7
121988	13	1337	33	183	5
10689	14	1126	28	127	3
11889	15	745	19	104	3
13189	16	197	5	85	2
21289	17	145	4	71	2
22789	18	97	2	55	1
30889	19	81	2	50	1
41189	21	41	1	22	1

NOUINCENAS= número de quincenas transcurridas

6. Tabla 6

Tabla 6 Pérdida de frutos durante el periodo de fructificación de Chamaedorea tepejilote.

FECHA	NTOTAL DE FRUTOS	DIAS TRANSCURRIDOS	FRUTOS PERDIDOS POR DIA(%)
060788	5288	0	0(0.00)
081188	5034	65	4(0.08)
091288	4204	31	27(0.51)
092688	4126	15	5(0.09)
101588	3565	19	30(0.57)
120588	2476	51	21(0.40)
121988	1520	14	68(1.28)
010689	1253	18	15(0.28)
011889	849	13	70(1.28)
013189	282	14	40(0.76)
021289	216	12	6(0.11)
022789	152	16	4(0.08)
030889	131	10	2(0.04)
041189	62	34	2(0.04)

NTOTAL DE FRUTOS = número total de frutos

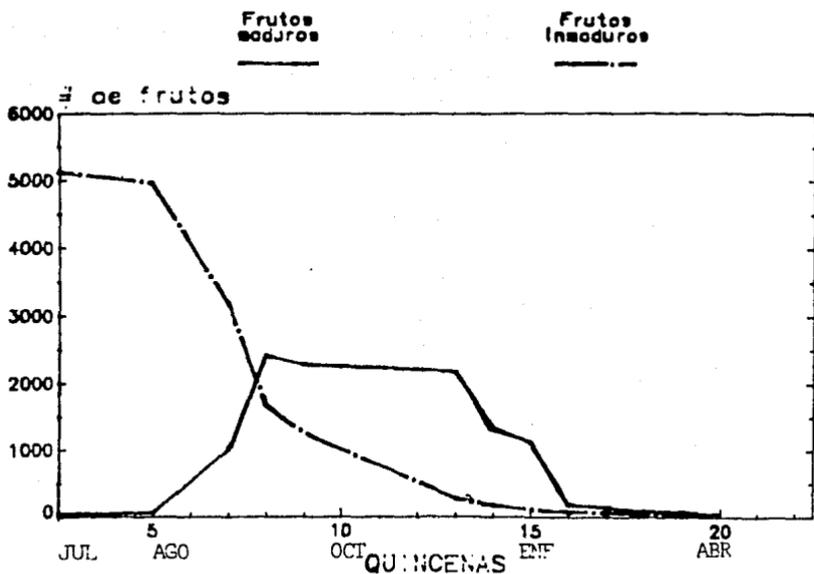


Figura 5 Número de frutos maduros e inmaduros de 40 palmas de estudio en el período comprendido entre Julio de 1988 y Abril de 1989.

G. Experimentos de Germinación

1. Invernadero

a. Porcentaje de Germinación

El lote 1 del experimento de germinación de semillas de Ch. tepejilote en el invernadero mostró que la probabilidad de las semillas germinen con pulpa y sin pulpa es la misma ($X^2=1.86$, $gl=3$, $p<0.05$); No obstante, al considerar ambos lotes, se mostró que la probabilidad de que las semillas germinen con pulpa es menos que sin pulpa ($X^2=5.9$, $gl=3$, $p<0.025$) (cuadro 7).

En una segunda repetición ninguna semilla con la pulpa adherida logró germinar comparada con el 22% en el caso de la semilla sin pulpa (cuadro 7).

Entre el lote 1 y el 2 hay diferencias en el porcentaje de germinación posiblemente debido a que las semillas del lote 2 germinaron en condiciones de precipitación variables, es decir hubo días con una precipitación alta y días muy calurosos sin precipitación.

Cuadro 7. En este cuadro se muestran los porcentajes de germinación, así como el número de semillas germinadas para cada uno de los lotes montados y para cada uno de los tratamientos. El número de semillas utilizadas por experimento fue de 100 (50 por tratamiento).

LOTE	TRATAMIENTO	
	CON PULPA (N=50) n(%)	SIN PULPA (N=50) n(%)
1	34(68%)	40(80%)
2	0(0%)	11(22%)

b. Tiempo de Latencia

De acuerdo a los resultados obtenidos, se encontró que el tiempo de latencia de las semillas con pulpa es significativamente mayor que el de las semillas sin pulpa (t de student = 7.93, $gl=86$, $p<0.05$, $U=1787.5$, $n=34$, $p<0.001$).

Cuadro 8 Tiempo de latencia medio en días, de las semillas de Chamaedorea tepejilote en condiciones de invernadero, para dos tratamientos.

LOTE	CON PULPA	SIN PULPA
1	77±18 días	54±8 días
2	no germinaron	49±16 días

*Los valores dados en esta tabla corresponden a la media \pm la desviación estándar.

2. Transecto Claro-Selva

a. Porcentaje de Germinación

Estos experimentos mostraron que no existen diferencias entre los porcentajes de germinación de las semillas sembradas en el claro y las semillas sembradas en el interior de la selva ($X^2=0.37$, $p<0.05$ y $gl=1$) (cuadro 9).

Cuadro 9 Porcentaje de germinación en el transecto claro-selva de 18 m de longitud.

LOTE	CLARO N=25 n(%)	SELVA N=25 n(%)
1	24 (96%)	25 (100%)
2	6 (24%)	9 (36%)

b. Tiempo de Latencia

En este caso, se encontró que el tiempo de latencia fue significativamente menor para las semillas sembradas en la selva que para las semillas sembradas en el claro (cuadro 10); tanto para el lote 1 (t student=9.67, $gl=47$, $p<0.05$; $U=808$, $n=246$, $p<0.001$) como para el lote 2 (t student= 2.94, $gl=13$, $p<0.05$; $U=1067.5$, $n=6$, $p<0.001$).

Cuadro 10 El tiempo de latencia de germinación de las semillas de Chamaedorea tepajilote en el claro y en la selva.

LOTE	CLARO	SELVA
1	39 \pm 4 días	29 \pm 3 días
2	55 \pm 18días	37 \pm 5 días

*Los valores dados en este cuadro corresponden a los valores medios \pm la desviación estándar

RESUMEN

En resumen, se puede concluir lo siguiente:

- 1.- Bajo condiciones de invernadero el porcentaje de germinación es mayor y el tiempo de latencia de germinación fue menor en las semillas sin pulpa que con pulpa.
- 2.- Bajo condiciones naturales (el transecto claro-selva) los porcentajes de germinación de las semillas sembradas en el claro y en la selva son similares, pero el tiempo de latencia de germinación es menor para las semillas sembrada en el interior de la selva que para las semillas sembradas en el claro.

H. Experimentos de Exclusión

1. Remoción Nocturna y Diurna de Semillas

El número de semillas removidas durante la noche fue mayor en la noche que en el día (t student=2.76, $gl=6$, $\alpha=0.05$) (cuadro 11).

Las semillas protegidas con mallas (lotes control) no fueron removidas en ninguno de los casos.

Cuadro 11 Remoción nocturna y diurna de semillas colocadas en el suelo de la selva bajo las infrutescencias de *Ch. tepejilote*. Este experimento fue montado en cuatro ocasiones (A, B, C y D) y consistió en colocar cinco semillas en el suelo bajo una palma. En cada ocasión se utilizaron de 4 a 10 palmas sumando así un total de 28 Palmas (28 repeticiones en total). Cada repetición fue revisada en el transcurso de 24 horas.

PERIODO	REPETICIONES				PROMEDIO N(%)
	A %	B %	C %	D %	
	N 50	20	20	50	140(100)
NOCHE	6	30	25	24	26(18.6)
DIA	0	45	35	14	23(16.4)
CONTROL	0	0	0	0	0(0%)

%=porcentaje de semillas removidas

CONTROL=lotes de semillas protegidas (ver

métodos). N = número de semillas colocadas inicialmente.

2. En un Transecto Claro-Selva

Las semillas colocadas para este experimento fueron removidas completamente tanto en el claro como en la selva al final de un periodo de 23 días. Por lo que no hay una diferencia entre la sobrevivencia de las semillas colocadas en un claro y en la selva. Aún considerando los primeros tres días la desaparición fue similar ($X^2=0.1$, $gl=1$, $\alpha=0.05$) (cuadro 12).

Se observa en el cuadro 12 que los primeros dos días hay una mayor remoción de semillas en la selva que en el claro. Después del tercer día, el número de semillas removidas en el claro alcanza la mayor remoción (84%).

Sin embargo, si se presentó una diferencia significativa en el tiempo de desaparición total de las semillas en el claro y en la selva ($\chi^2=6.125$, $gl=1$, $\alpha=0.05$). En el claro la desaparición de semillas ocurrió en menos tiempo que en el sotobosque (9 días y 23 días respectivamente) (cuadro 12).

Cuadro 12 Porcentaje de semillas sobrevivientes de Chamaedorea tepajilote en el suelo de un transecto claro-selva, hasta el tiempo de su desaparición completa.

DÍA	SEMILLAS PROTEGIDAS		SEMILLAS SIN PROTECCION		TOTAL(%)
	Control	Claro	Claro	Selva	
0	25	25(100%)	25(100%)	50(100%)	
1	25	25(100%)	16(44%)	41(82%)	
2	25	25(100%)	11(44%)	36(72%)	
3	25	4(16%)	6(24%)	10(40%)	
9	25	0(0%)	6(24%)	6(12%)	
23	25	0(0%)	0(0%)	0(0%)	

Los datos de este cuadro se encuentran graficados en escala logarítmica en el apéndice 2, figura b.

La remoción de semillas en el día y en la noche tanto para el claro como para la selva fueron similares ($\chi^2=0.486$, $\alpha=0.05$, $gl=1$) (cuadro 13).

Cuadro 13 Número de semillas removidas de Ch. tepajilote en dos días consecutivos; colocadas en el suelo de un claro y del sotobosque para el día y la noche (de un total de 25 semillas para cada sitio).

ACTIVIDAD	CLARO	SELVA
DIURNA	11	9
NOCTURNA	10	5

RESUMEN

En resumen podemos concluir lo siguiente:

En el caso del experimento de exclusión bajo las infrutescencias de Ch. tepejilote:

1.-La remoción de semillas no protegidas fue mayor en la noche que en el día.

2.-No hubo remoción de semillas en los lotes protegidos con las jaulas de malla.

En el caso de los experimentos de exclusión en el transecto claro-selva

3.-La remoción de semillas en la noche y en el día fue similar.

4.-La desaparición de semillas en el suelo ocurre en menos tiempo en el claro que en la selva.

5.-El 80% de las semillas colocadas en ambos sitios fueron removidas en los tres primeros días.

6.-A los 23 días el 100% de las semillas experimentales habían sido removidas tanto en el claro como en la selva.

I. Consumo de Frutos y Semillas en el Piso de la Selva

1. Consumo

En los muestreos usando trampas Shermann cebadas con frutos o semillas de Ch. tepejilote, en las primeras cuatro sesiones, con duración de un día cada una, se atraparon 6 roedores (cuatro hembras y dos machos) de la especie Heteromys desmarestianus (cuadro 15).

Cuadro 15 Cebos utilizados en los trampeos realizados, así como las especies y el número de individuos capturados.

CEBO	TRAMPEO	N	TRAM	ESPECIE	N IND(SEXO)
F. de <u>Ch. tepejilote</u>	1	10		<u>H. desmarestianus</u>	1(h)
S. de <u>Ch. tepejilote</u>	2	10		<u>H. desmarestianus</u>	2(1h, 1m)
S. de <u>Ch. tepejilote</u>	3	10			0
S. de <u>Ch. tepejilote</u>	4	10		<u>H. desmarestianus</u>	3(2h, 1m)
S. de <u>Helianthus annuus</u>	4	10			0
Avena con vainilla	5	10		<u>H. desmarestianus</u>	3(2h, 1m)
Avena con vainilla	5	10		<u>P. mexicanus</u>	4(2h, 2m)

N TRAM= número de trampas, N IND= número de individuos atrapados.
F= frutos, S= semillas, h=hembras, m=machos.

Para obtener una medida cuantitativa de la magnitud del daño producido por Heteromys desmarestianus a los frutos de Chamaedorea tepejilote se realizaron experimentos de consumo en dos sesiones nocturnas en los terrarios mencionados en la sección de métodos.

Se observó que estos roedores pelan los frutos de Ch. tepejilote, desechan la pulpa y roen la semilla hasta terminársela. Consumiendo así el 100% de las semillas (tabla 7).

2. Palatabilidad

En la prueba de preferencias de frutos de seis especies de plantas de la selva, incluyendo a Ch. tepejilote, se encontró que los frutos más consumidos por H. desmarestianus fueron los de Ch. tepejilote y los de la Lauraceae Nectandra ambigens (tabla 8). No obstante, si se considera la relación peso consumido/peso inicial, se observa que la cantidad de semilla (en peso) consumida por el roedor H. desmarestianus depende de la cantidad disponible de semillas (figura 6).

El orden (del primero al último) en que fueron consumidas las semillas de varias especies ofrecidas simultáneamente a H. desmarestianus se muestra en la tabla 8. Podemos ver que Ch. tepejilote es de las primeras seleccionadas por los roedores seguida por la especie Nectandra ambigens (tabla 8).

3. Experimentos Complementarios

i) Para determinar si otros roedores existentes en la selva consumían semillas y/o frutos de Ch. tepejilote se montó otra sesión de captura en el suelo del interior de la selva usando trampas Shermann cebadas con semillas de girasol (H. annus) y avena con vainilla. Así, se capturaron cuatro individuos de Peromyscus mexicanus. Dos de ellos fueron sometidos a pruebas de consumo y atractividad de Ch. tepejilote (tabla 9).

Estas pruebas indicaron que Ch. tepejilote no es tan atractiva para Peromyscus mexicanus como lo es para Heteromys desmarestianus. Además P. mexicanus sólo se comió la semilla de Ch. tepejilote cuando esta no estuvo envuelta por pulpa. Si bien consumieron las semillas de Ch. tepejilote mostraron una mayor preferencia por la pulpa de Spondias mombin y Pleurantodendron sp. (tabla 9).

ii) Para determinar si roedores de mayor tamaño consumían las semillas de Ch. tepejilote se colocaron 5 trampas tipo Tomahawk cebadas con frutos de Astrocaryum mexicanum en 5 noches y 5 días sobre el piso de la selva y a alturas que variaron de 0.5 a 5.0 metros, completándose un esfuerzo de muestreo de 500 horas-trampa.

En las sesiones nocturnas se capturó un individuo de Tylomys nudicaudus y en el día, un individuo de Sciurus deppei. A cada uno de estos se les ofrecieron cinco frutos de Ch. tepejilote en una sola sesión. Ninguno de los dos roedores consumieron los frutos y/o semillas.

RESUMEN

En resumen, podemos concluir lo siguiente:

1.-En las trampas cebadas con semillas de Ch. tepejilote se capturaron sólo a roedores de la especie H. desmarestianus.

2.-El depredador nocturno principal de las semillas de Ch. tepejilote es Heteromys desmarestianus. Los frutos de Ch. tepejilote que consumen los roen completamente.

3.-Este roedor presentó un mayor preferencia a las semillas de Ch. tepejilote en comparación a los otros frutos que les fueron dados.

4.-E. mexicanus es un depredador secundario de las semillas de Ch. tepejilote en el piso de la selva.

5.-Peromyscus mexicanus consume las semillas de Ch. tepejilote, sólo cuando no están cubiertas por la pulpa, además prefieren la pulpa de Spondias mombin o de Pleurantodendron sp., si estos están disponibles simultáneamente.

6.-Tylomys nudicaudus y Sciurus deppei aparentemente no consumen las semillas de Ch. tepejilote

7.-No se determinó cual fue el agente depredador diurno de las semillas de Ch. tepejilote. Sólo se observó que la pulpa de los frutos en el suelo que cayeron por causas naturales era consumida por hormigas.

4. Tabla 7

Tabla 7 Consumo de frutos y semillas por Heteromys
lesmarrestianus en cuatro sesiones que duraron una noche cada una.

ESPECIE	SESION	F ó S	NF ó NS	CONSUMO (g)	% de CONSUMO
<u>N. ambigens</u>	1	f	2	27±3.3	100.0
<u>Ch. tepejilote</u>	1	f	2	3.18±0.01	100.0
<u>B. tricophylla</u>	1	f	2	3.4±0.2	97.0
<u>Ch. tepejilote</u>	2,3,4	f	9	0.7±0.7	80.0
<u>S. radlkoferi</u>	2,3,4	s	7	3.2±2.1	79.9
<u>N. ambigens</u>	2,3,4	s	7	3.0±2.1	74.0
<u>B. tricophylla</u>	2,3	s	5	0.6±0.01	65.0
<u>A. mexicanum</u>	2,3,4	f	7	12.9±9.2	61.7
<u>S. radlkoferi</u>	1	f	2	10.5±14.9	50.0

f= fruto; s= semilla; NF = número de frutos y NS = número de semillas.

5. Tabla 3

Tabla 3 Orden en que los frutos o las semillas de diferentes especies de planta fueron elegidos por Heteromys desmarestianus.

PRUEBA 1(N=1)	ESPECIE	ORDEN
	<u>Nectandra ambigens</u>	1.5
	<u>Chamaedorea tepejilote</u>	1.5
	<u>Dendropanax arboreus</u>	3
	<u>Astrocaryum mexicanum</u>	4
	<u>Spondias radlkoferi</u>	5
	<u>Bactris tricophylla</u>	6
PRUEBA 2(N=2)	<u>Chamaedorea tepejilote</u>	1
	<u>Nectandra ambigens</u>	2
	<u>Astrocaryum mexicanum</u>	3
	<u>Dendropanax arboreus</u>	5
	<u>Bactris tricophylla</u>	5
	<u>Spondias radlkoferi</u>	5

N=número de frutos o semillas ofrecidos a los roedores de cada especie, f=fruto, s=semilla

6. Tabla 9

Tabla 9 Consumo de frutos y semillas de Ch. tepejilote por Peromyscus mexicanus.

ESPECIE	SESION	F ó S	NF ó NS	CONSUMO (g)	% CONSUMIDO
<u>A. mexicanum</u>	6	f	2	0	0
<u>B. tricophylla</u>	6	f	2	0	0
<u>Ch. tepejilote</u>	6	f	2	0.04±0.05	0.03
<u>Ch. tepejilote</u>	6	s	2	0.16±0.32	14.3
<u>Nectandra ambigens</u>	6	f	2	0	0
<u>Spondias radlkoferi</u>	6	f	2	2.05±2.02	31.9
<u>Pleurantodendron sp</u>	6	f	2	0.08±0.11	12.5

F=frutos, S=semillas, NF=número de frutos, NS=número de semillas

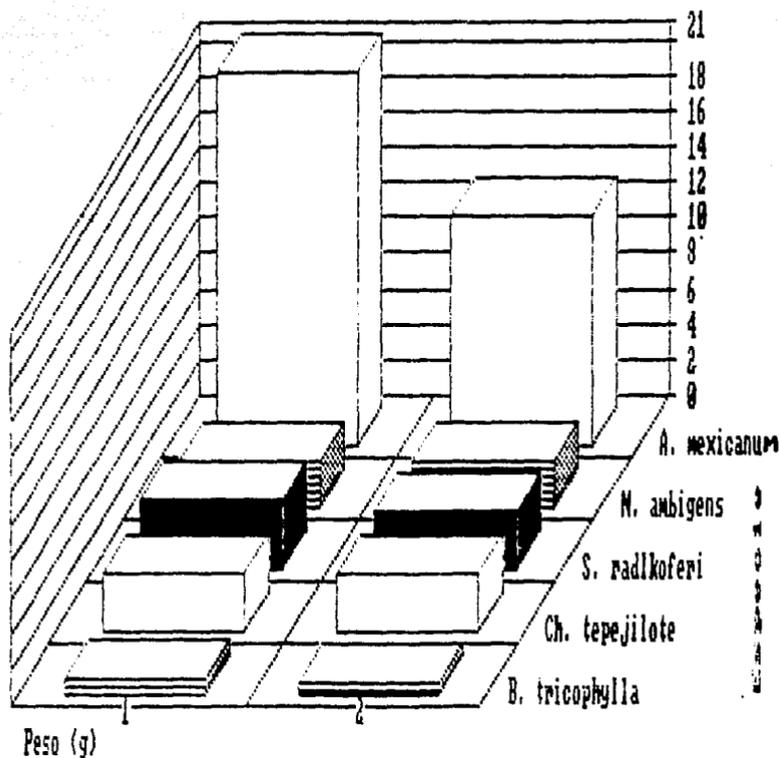


Figura 6 Consumo de cinco especies de semillas y frutos por Heteromys desmarestianus. En 1 se muestra el peso inicial y en 2 el peso consumido

J. Consumo de la Pulpa de Chamaedorea tepejilote

1. Vertebrados

a. Aves

El tiempo invertido en observaciones diurnas para determinar que frugívoros visitaron las 40 palmas de estudio fue de 200 horas entre los meses de Agosto de 1988 y Febrero de 1989.

Estas observaciones arrojaron sólo 19 registros entre los meses de Octubre, Noviembre, Diciembre y Enero. En los meses de Diciembre y Enero se obtuvo el 79% de los registros (tabla 10).

Las aves que fueron observadas alimentándose de los frutos de la palma de estudio fueron de cuatro especies: Hylocichla mustelina (migratoria), Habia fuscicauda (residente), Turdus assimilis (migratorio local) y Pipra mentalis (residente).

Las especies que visitaron mas frecuentemente las palmas de estudio fueron: Habia fuscicauda (con el 58% del total de visitas) e Hylocichla mustelina (con el 31% del total de visitas).

Turdus assimilis y Pipra mentalis fueron observadas en una sola ocasión.

Pipra mentalis fue la única especie que visitó Ch. tepejilote y no consumió los frutos aunque los picoteo.

Las horas a las que estas especies visitaron las palmas de estudio osciló entre las 7:13 y las 10:11 en la mañana y en la tarde entre las 16:30 -16:40.

Las especies de aves antes mencionadas tomaron en promedio un fruto de Ch. tepejilote por cada visita y en ocho ocasiones se observó que tiraron frutos al suelo (tabla 10).

Hylocichla mustelina fue la especie que tiró mas frutos bajo la copa de la palma (alrededor de uno por visita), en tanto que H. fuscicauda tiró en promedio un fruto por cada dos visitas (tabla 10).

No se encontró una tendencia de las aves visitantes de Ch. tepejilote a volar más de 10 metros de la palma visitada ($X^2=0.26$, $gl=1$, $p<0.05$)

Nueve (23%) de las palmas marcadas para este estudio fueron visitadas por aves. En promedio cada una de estas palmas fue visitada dos veces.

Las palmas visitadas tenían una alta producción de frutos (en promedio 199 frutos por palma)

Las aves toman los frutos de Ch. tepejilote perchando en el 57% de los casos en el tallo, el otro 43% lo hacen perchando sobre el pedúnculo.

El tiempo promedio que las aves visitaron los frutos de Ch. tepejilote fue de 12 segundos por visita.

Considerando el tiempo total invertido en la observación de aves que visitaron Ch. tepejilote, se encontró que se requieren de aproximadamente 12 horas para detectar un ave visitando las infrutescencias de Ch. tepejilote (tabla 10)

La Eficiencia Dispersora

La eficiencia dispersora de las aves que aprovechan los frutos de Ch. tepejilote fue medida con base en la relación frutos tomados/frutos tirados. Con base en esta relación se encontró que H. fuscicauda fue el ave con mayor eficiencia dispersora con una relación de 3.58 (cuadro 16).

Cuadro 16 Eficiencia dispersora de las especies de aves que dispersan las semilla de Ch. tepejilote

ESPECIE	FRUTOS TRAGADOS	FRUTOS TIRADOS	EFICIENCIA
<u>Habia fuscicauda</u> (*)	1.60	0.45	3.58
<u>Hylocichla mustelina</u> (**)	1.16	1.5	0.77
<u>Turdus assimilis</u>	1	1	1
<u>Pipra mentalis</u> (**)	0	0	0

(*)=Se dan los valores promedio de frutos tragados y frutos tirados

(**)=P. mentalis picoteo sólo los dos frutos pero no los tragó y por tanto no los dispersó.

b. Murciélagos

El muestreo por medio de redes en la vecindad (1 m) de las infrutescencias de las palmas en dos noches consecutivas detectó dos especies de murciélagos frugívoros: Artibeus photis y Carollia brevicauda.

RESUMEN

En resumen podemos aseverar los siguientes puntos:

- 1.-En este estudio se observaron cuatro especies de aves como dispersores potenciales de las semillas de Ch. tepejilote: Habia fuscicauda, Hylocichla mustelina, Turdus assimilis y Pipra mentalis. Una de ellas es un ave migratoria de Norte América.
- 2.-El 25% de las palmas de estudio fueron visitadas por aves.
- 3.-La tasa de visitas a las infrutescencias es especialmente baja: un ave cada 12 horas.
- 4.-La tasa de remoción de los frutos/semillas de Ch. tepejilote fue de 1 fruto por cada 9 horas.
- 5.-De acuerdo a la relación frutos tragados/ frutos tirados como medida para estimar la eficiencia dispersora, se encontró que H. fuscicauda es la especie que presentó mayor eficacia en la dispersión (el valor obtenido fue de la 3.58).
- 6.-Los murciélagos frugívoros de las especies: Carollia brevicauda y Artibeus photis son posibles dispersores de las semillas de Ch. tepejilote.

c. Tabla 10

Tabla 10 Registros de las visitas a las palmas de estudio por aves.

FECHA	HORA	TIEMPO (seg)	ESPECIE AVE	FRUTOS TOMADOS	FRUTOS TIRADOS	VUELO (m)	PALMA N	PERCHA
101688	9:20	1	Hf(h)	1	0	1	-	TALLO
102288	8:17	20	Hm	2	5	2	9	PED
112788	7:15	9	Hm	1	-	2	9	-
112988	10:11	11	Hm	1	-	1	13	-
120788	8:17	17	Ta	1	1	2	6	-
120788	8:30	16	Hf(m)	1	1	2	20	-
120788	9:01	18	Hf(h)	1	2	1	20	-
121188	7:59	5	Hf(m)	1	0	1	13	TALLO
121488	7:47	5	Hf(h)	2	1	2	9	TALLO
121888	16:30	21	Hm	1	1	2	2	-
121888	16:40	20	Pm ^a	2	-	1	13	-
010689	9:59	5	Hf(h)	1	-	3	-	TALLO
010889	7:50	4	Hf(h)	3	-	5	30	PED
011189	8:01	9	Hm	1	-	1	12	-
011189	8:03	23	Hm	1	1	2	12	-
011189	9:30	20	Hf(h)	1	1	1	39	-
011889	9:31	15	Hf(h)	1	-	2	39	-
011889	16:37	10	Hf(h)	3	-	10	30	-
011989	8:06	5	Hf(m)	1	-	3	21	PED

Hf= Habia fuscicauda, (h)=hembra, (m)= macho; Hm= Hylocichla mustelina; Tm= Turdus assimilis; Pm= Pipra mentalis; PED= pedúnculo; Vuelo: 1 menor a 10 m, 2 mayor a 10 m
 'Esta especie picoteó los frutos sin tragarlos.

2. Invertebrados

a. Ortópteros

i. Especies que Consumen la Pulpa

En las observaciones nocturnas que se efectuaron en las palmas para determinar los animales nocturnos que las visitan se encontraron ortópteros alimentándose de la pulpa de los frutos de Ch. tepejilote

Muestras de los ortópteros encontrados fueron colectadas para determinar la especie y para realizar observaciones de consumo de la pulpa bajo condiciones controladas (ver más adelante).

Este descubrimiento llevó a que se realizaran seis censos nocturnos para determinar la frecuencia de ataque por los ortópteros a los frutos de las palmas. Los resultados obtenidos se muestran en la tabla 11.

El número total de especies encontradas fue de tres: Copyphora azteca, Pterophylla sp. y una especie de la familia Grillidae. Encontrándose la especie del género Pterophylla en todos los censos (tabla 10). La especie Copyphora azteca fue la más abundante cuando se encontraron los frutos de Ch. tepejilote en su máxima maduración (Septiembre 1988). Por el contrario la especie de la familia Grillidae solo se encontró al final de la época de maduración (Enero 1989) en estado de ninfa.

Los censos nocturnos mostraron que en el 5% de 40 palmas revisadas se encontraron tres ortópteros por noche. Los ortópteros fueron encontrados en la infrutescencia alimentándose de la pulpa de los frutos

ii. Consumo

El daño causado por los ortópteros a la pulpa de los frutos de la palma de estudio consiste en "mordiscos" en forma de zig-zag irregular fácilmente identificables. Además los ortópteros pueden consumir una parte o toda la pulpa del fruto.

Para determinar el grado de consumo de la pulpa de los frutos de Ch. tepejilote por los ortópteros, se realizó una colecta de frutos dañados por estos.

Esta colecta se realizó en 47 individuos de Ch. tepejilote colectándose un total 32 frutos dañados.

La cantidad de pulpa consumida por los ortópteros se expresó como la diferencia del peso medio de un fruto no dañado, menos el peso de la pulpa de cada fruto dañado respectivamente.

El valor medio del peso seco por fruto obtenido para el consumo de la pulpa fue de $0.035g \pm 0.019g$. Es decir; un ortóptero consume aproximadamente el 50% de la pulpa de un fruto.

iii. Frutos dañados por Ortópteros

Para determinar la frecuencia del daño causado por ortópteros en las palmas de estudio, se realizaron tres conteos por palma de los frutos que presentaron daño en la pulpa por estos insectos.

El número de frutos dañados por ortópteros fue de dos frutos por palma. La relación de frutos dañados por ortópteros respecto al total de frutos corresponde a una media del 12% (cuadro 17).

Cuadro 17 Censos de los frutos de Ch. tepejilote dañados en la pulpa por ortópteros en las palmas de estudio.

FECHA	CENSO	TOTAL DE FRUTOS CENSADOS	FRUTOS DAÑADOS		
			TOTAL	MEDIA	%
10689	1	1253	110	3.00 ± 3.4	8.8
11889	2	725	65	1.62 ± 3.0	8.9
13189	3	197	38	0.95 ± 2.4	19.0

b. Hormigas

El daño producido por las hormigas del género Pheidole en la pulpa de los frutos de Ch. tepejilote ocurre en frutos maduros y consiste en pequeñas incisiones de aproximadamente 5 mm en el pericarpo.

Las hormigas fueron observadas en el día en tres ocasiones (dos veces en Septiembre y una vez en Diciembre) entrando y saliendo de frutos que aún colgaban de la infrutescencia (se tienen que ver muy cerca los frutos para observarlas ya que estas son muy pequeñas y del mismo color que el fruto).

RESUMEN

- 1.-Tres especies de ortópteros se alimentan de la pulpa de los frutos de Ch. tepejilote: Copyphora azteca, Pterophylla sp. y una especie de la Familia Grillidae.
- 2.-Los ortópteros de las especies Copyphora azteca y Pterophylla sp. consumen aproximadamente $0.035 \text{ g} \pm 0.019 \text{ g}$ por fruto dañado aproximadamente el 50% del peso seco de la pulpa).
- 3.-El 5% de las palmas son visitadas por ortópteros por noche de actividad.
- 4.-Otros organismos que consumen la pulpa de los frutos de Ch. tepejilote, durante el día, son las hormigas del género Pheidole.

c. Tabla 11

Tabla 11 Resultados obtenidos en los censos nocturnos de ortópteros.

CENSO	ESPECIE DE ORTOPTEROS	EDO.DES/ RROLLO	NORT	NPALMAS CON ORT	TP
1	<u>Copyphora azteca</u>	adu.to	4	3	40
1	<u>Pterophylla</u> sp.	ninfa	2	2	40
2	<u>Copyphora azteca</u>	adu.to	1	1	40
2	<u>Pterophylla</u> sp.	ninfa	3	3	40
3	<u>Pterophylla</u> sp.	adu.to	2	2	40
4	<u>Pterophylla</u> sp.	adu.to	4	3	47
4	Grillidae	ninfa	1	1	47
5	<u>Pterophylla</u> sp.	adu.to	2	1	40
6	<u>Pterophylla</u> sp.	adu.to	1	1	40

NORT= número de ortópteros encontrados, NPALMAS CON ORT= número de palmas con ortópteros y TP= total de palmas revisadas.

K. Daño en las Semillas por Coleópteros

En el mes de Agosto se colectaron varios frutos para montar los experimentos de exclusión y de germinación. Se observó que algunos de estos frutos presentaron daños a nivel de la semilla, asociados a unas larvas blancas activas.

El daño que es causado por las larvas de los coleópteros fue detectado tanto en los frutos maduros como inmaduros como una mancha oscura de color café o negra en la superficie exterior del fruto; aunque en algunos casos sólo se percibe este daño en la superficie de la semilla.

Para determinar a que especie correspondían dichas larvas se colectaron alrededor de 15 larvas que estaban dentro de los frutos o que habían caído sobre las trampas para frutos o semillas. Estas fueron colocadas el 5 de Diciembre de 1988 dentro de un bote nevero que contenía una mezcla de vermiculita, suelo de la selva y agua.

El día cinco de Enero ya habían emergido individuos adultos que fueron determinados como coleópteros del género Apion.

L. Otros Agentes que Dañan la Pulpa de los Frutos

1. Hongos

Los hongos se presentan tanto en los frutos inmaduros como en los frutos maduros sobre el exocarpo, usualmente en frutos que presentan deshidratación. Al parecer son diferentes especies de micromicetos puesto que se pueden observar colonias de color rosa o de color blanco.

2. La Deshidratación

Aunque la deshidratación puede ser causada por los agentes que se mencionan anteriormente (ortópteros, hormigas, hongos microscópicos, etc.) como resultado de su acción sobre los frutos, aquí se agruparon todos los frutos que presentaban esta característica pero no presentaron daño asociado a alguno de los agentes anteriores. Este daño es presentado tanto en los frutos maduros como en los frutos inmaduros. En las yemas colectadas en las trampas para frutos y semillas se detectó la presencia de deshidratación. El daño se reconoce porque el pericarpo presenta pliegues dándole un aspecto arrugado del fruto.

VII. DISCUSION

A. Factores que influyen en la dispersión de semillas

La familia Palmae junto con las familias Lauraceae y Burseraceae es una de las tres familias más importantes para los frugívoros (Snow, 1981). En el neotrópico hay 14 géneros (sin considerar el género Chamaedorea). Todas las especies de palmas que son dispersadas por aves pertenecen a la línea arecoide. Las palmas arecoides están ricamente representadas en la región neotropical y la mayoría tiene frutos carnosos (Snow, 1981); entre estas palmas arecoides se encuentra Ch. tepejilote.

A pesar de que este grupo de palmas presentan, en general, frutos con un mesocarpo carnoso y son plantas muy comunes, rara vez son consumidas por frugívoros (Levey, 1988) y por ello ha sido poco estudiada la dispersión de sus semillas.

En este estudio se ha considerado que algunas características de Chamaedorea tepejilote pueden promover y/o disminuir la dispersión por animales, estas son: la distribución agregada de los individuos femeninos en el espacio, características de los individuos de estudio como la producción de frutos, la altura, la estructura general de la palma, la posición de las infrutescencias y las características de los frutos como el color, la forma, el tamaño, la proporción de la pulpa y el valor nutritivo.

1. La Distribución Espacial

La distribución agregada de los individuos femeninos de Chamaedorea tepejilote tiene consecuencias tanto positivas como negativas para la dispersión tales como:

a) La atracción de frugívoros durante el periodo de maduración de los frutos

Se ha sugerido que en conjunto tanto los frutos como las infrutescencias son más conspicuos que separados por lo que son detectados más fácilmente por los frugívoros (Janzen, 1971). Esta característica podría ser contraproducente ya que debido a esta agregación también son más fácilmente detectados por animales granívoros.

b) Optimización en la búsqueda de alimento

Los estudios de forrajeo óptimo han demostrado que el tiempo y la energía gastada en el desplazamiento son factores importantes que determinan el comportamiento de forrajeo de las aves y mamíferos tropicales. Así por ejemplo, se ha demostrado que la distancia entre los parches de alimentos puede cambiar las preferencias de

Quando la distancia entre frutos preferidos es grande, las aves eligen los frutos cercanos al lugar donde estan perchando, aunque el tipo preferido este disponible (Levey, Moermond y Denslow, 1986).

c) La interferencia interespecifica e intraespecifica:

La densidad variable y la composicion de agregados de plantas frutales presenta al frugivoro elecciones variables de arboles alimenticios y puede influenciar fuertemente las tasa resultantes de remocion de frutos y producir una alta variabilidad espacial en los patrones de dispersion de semillas (Denslow, Moermond y Levey, 1986).

Los conjuntos de especies de plantas coexistentes localmente tambien distribuyen los agentes dispersores, tanto en terminos de especies como de individuos. Muchos frugivoros tienden a asegurar varias especies de frutos como alimento en periodos de semanas o meses, pero los individuos forrajean frecuentemente algunas especies de frutos en periodos mucho mas cortos de tiempo (Herrera, 1989). De modo que la interferencia entre conoespecificos puede ser una consecuencia de una reparticion de agentes dispersores.

La presencia de vecinos conoespecificos puede tambien afectar sombra de semillas de las plantas individuales. La interferencia del conjunto de plantas vecinas limita el origen, la direccion y el destino de los dispersores visitante a un arbol dado. Los patrones de direccion de la salida del flujo de semillas, los cuales eventualmente afectan el exito de dispersion de las semillas, estan fuertemente afectadas por las relaciones topograficas de los conoespecificos (Herrera, 1986). Esto puede afectar la remocion interindividual de los frutos. Por ejemplo, en un estudio realizado en la especie Sambucus pubens se concluy6 que cuando los arbustos estaban agregados la remocion de frutos ocurria mas lentamente que cuando los arbustos estaban menos agregados (Denslow, Moermond y Levey, 1986). Esto tambien se ha documentado en el tr6pico humedo por un estudio realizado con Virola surinamensis. En este estudio se encontr6 que en arboles conoespecificos con frutos que se encuentran ubicados dentro de una vecindad inmediata presentan una disminucion significativa en la dispersion de semillas de cada arbol (Manasse y Howe, 1983).

En los Tuxtlas se ha reportado que la proximidad de los conoespecificos con frutos influye fuertemente en el destino de los dispersores (y semillas) despues de comer los frutos. El 10 por ciento de las semillas de Cymbopetalum baillonii tomadas por dispersores potenciales fueron depositadas bajo arboles conoespecificos en fructificacion (Coates-Estrada y Estrada, 1988).

En cuanto a interferencia entre individuos de especies distintas, se puede mencionar el estudio realizado en dos especies Rosa canina y Crataegus monogyna. Ambas plantas comparten los mismos dispersores, pero estos consumen preferentemente los frutos de Crataegus. Donde las dos especies coexisten localmente, la sombra de semillas de Rosa son extremadamente heterogeneas. Las plantas de Rosa, además pueden crecer solas o como arbustos trepadores asociados con Crataegus. Los individuos que crecen solos tienen relativamente tasas de remoción altas. Entre las poblaciones, la mayor tasa de remoción ocurre donde Rosa no coexiste con Crataegus (Herrera, 1984a).

En este estudio se observó que las aves dispersoras visitaron más frecuentemente individuos de Ch. tepejilote cercanos a conspecificos y que tenían una alta producción de frutos (en promedio 199 frutos por palma). Por otra parte, los frugívoros no mutualistas (ortópteros y hormigas) también se encontraron generalmente en conjuntos de palmas.

2. Las Características Individuales

En este estudio se propone que las características de la palma tales como la producción de frutos, la altura de las palmas, la estructura general y la posición de las infrutescencias pueden influir en la dispersión de las semillas de Ch. tepejilote.

En las plantas, es bien conocido que la producción de semillas varía con el tamaño de la planta. Las plantas grandes son comúnmente muy fecundas, pero relativamente raras en la población (Willson, 1984). El tamaño juega un papel importante en la sobrevivencia diferencial tempranamente en el ciclo de vida de las plantas. Una hipótesis general propone que el gasto maternal en la progenie está ajustada a la predicibilidad y disponibilidad de los recursos. De acuerdo a esta hipótesis las plantas controlan su inversión materna en los frutos (y eventualmente en las semillas), encargándose de determinar secuencialmente el número de flores producidas, el desarrollo de los ovarios y la maduración del desarrollo de los ovarios y los frutos (Sarukhán, Martínez y Piñero, 1984).

En Chamaedorea tepejilote se observó que las palmas de mayor talla produjeron un número mayor de frutos, perdieron su producción más rápido que las que produjeron menos frutos y fueron visitadas más frecuentemente por aves. Se ha propuesto que si este aspecto es consistente a través de la vida de las plantas, tales diferencias podrían resultar en diferencias drásticas en la reproducción (Howe y Smallwood, 1982).

La accesibilidad física de los frutos está determinada por la estructura de la infrutescencia y/o por su ubicación en la planta, determinando así su selección. Es tal la importancia de

la accesibilidad de los frutos en una percha, que esta característica puede anular las preferencias basadas sobre las características nutricionales de los frutos mismos (Levey y Moermond, 1984). Se ha encontrado, por ejemplo, que los frutos cercanos a una percha fuerte son tomados mas rápidamente que aquellos que terminan en las puntas flexibles (Denslow, Moermond y Levey, 1986). La proximidad de un fruto a una percha es un componente importante del costo de forrajeo al ave y esta balanceado contra el beneficio que los frutos ofrecen (Denslow, Moermond y Levey, 1986).

Muchas plantas exhiben sus frutos en posiciones de accesibilidad diferente. Los frutos en la terminación proximal de una infrutescencia son mas accesibles y son removidos mas rapidamente que los frutos maduros en la terminación distal (Denslow, Moermond y Levey, 1986). Además se ha demostrado que las aves eligen frutos que estan más cerca de la percha horizontal, a diferencia de los frutos que estan colocados de tal manera que las aves tengan que alcanzarlos arriba o debajo de la percha para removerlos (Denslow y Moermond, 1982).

En Ch. tepejilote la estructura general de la palma de estudio no proporciona un espacio dentro de la misma planta para que el ave pueda alimentarse de los frutos sin que no este expuesta a depredadores. Esto forza a que las aves tomen las semillas en orden de segundos y se retiren de la palma.

Entre las características de esta palma que influyen en la dispersión se encuentra la posición distal de los frutos en la infrutescencia. Este rasgo sugiere dos ventajas potenciales para las infrutescencias localizadas distalmente: incrementa la visibilidad del fruto y disminuye la depredación por roedores.

3. Las Características de los Frutos

Color y Forma de los Frutos

Los frutos de la especie Chamaedorea tepejilote presentan características del síndrome de dispersión por vertebrados (Van der Pijl, 1969) como lo son: (a) la siménesis (que se refiere, en términos botánicos al color rojo con rastante con el negro) y que en esta palma se presenta como la coloración anaranjada del pedúnculo y los frutos negros al madurar y b) la presencia de un mesocarpo carnoso (pulpa).

Volumen de los Frutos

El volumen de los frutos de Chamaedorea tepejilote restringe el número de aves que pueden dispersarlo ya que este presenta un volumen de 1.1 cm³ (16.1 mm de largo por 10.7 mm de ancho). Por ello aves pequeñas no pueden tragárselos y de acuerdo a este

estudio se ha observado que las especies que potencialmente dispersan las semillas de Chamaedorea tepejilote deben tener un tamaño aproximado a un muscicápido o a un colúmbido (aproximadamente, entre 20 y 160 g), así por ejemplo, Habia fuscicauda, el ave que dispersa más semillas de Ch. tepejilote tiene un peso aproximado de 30 g.

Tamaño de las Semillas

El tamaño de las semillas puede tener en algunos casos una influencia definitiva en la determinación y formación de individuos adultos. Las semillas grandes tienen tasas significativamente mayores de germinación, germinan más y producen plantas más vigorosas con mayor probabilidad de sobrevivencia que las pequeñas, aunque no siempre el tamaño está correlacionado con la germinación diferencial o con el vigor de las plantas (Sarukhán et al., 1984). No obstante, se ha descubierto que en el árbol tropical Virola surinamensis las semillas pequeñas son dispersadas más rápidamente por aves que las semillas grandes (Howe and Vande Kerckhove, 1981).

El tamaño de la semilla está sujeto a fuerzas selectivas conflictivas. Por una parte, es un compromiso, confrontado por la madre con un número óptimo de prole con fuentes máximas por semilla y por otra parte es un compromiso con las fuerzas selectivas que influencian los mecanismos de dispersión, la defensa de los depredadores y la capacidad para germinar en un medio espacial y temporal.

Las semillas pequeñas de Virola surinamensis germinan tan rápido como las grandes. Sin embargo los insectos y los roedores dañan más frecuentemente las semillas grandes que las pequeñas. Pero los patrones de mortalidad cerca del árbol progenitor evidentemente favorecen la producción de las semillas pequeñas las cuales son más fácilmente dispersadas. Las semillas grandes alcanzan el estado de plántulas más rápido que las semillas pequeñas para escapar de los insectos y los roedores durante las primeras semanas después de haber caído de la planta madre (Howe, Schupp y Westley, 1985).

En Chamaedorea tepejilote se desconoce si el tamaño de sus semillas influye en algún aspecto en la germinación o de depredación de las mismas. Sin embargo, esta característica podría ser un factor importante para los organismos que consumen las semillas de Chamaedorea tepejilote como el roedor H. desmarestianus o el coleóptero del género Apion; lo cual requiere de un estudio adicional.

Por otra parte, un estudio con aves tropicales (managuis y tangaras) en Costa Rica, se demostró que estas no sólo hacen elecciones significantes y consistentes entre frutos, sino que también sus elecciones están basadas en algún criterio de

selección que es aplicado similarmente a todos los frutos de acuerdo a alguna combinación lineal de sus características. Las aves frugívoras muestran preferencias significativas por frutos que están maduros y con semillas relativamente pequeñas (Denslow, Moermond y Levey, 1986).

El tamaño del fruto de la palma de estudio (16.1 mm), es de tamaño medio con respecto al resto de las semillas que son dispersadas por aves en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas cuyo rango va desde < 1 mm hasta 35 mm (Van Dorp, 1985). Entre las especies más dispersadas por aves se encuentran: Dendropanax arboreus (Araliaceae), Allophylus camptochis (Sapindaceae), Cecropia obtusifolia (Moraceae), Ficus sp. (Moraceae) que tienen un tamaño entre < de 1 mm y 10.5 mm).

El tamaño de la semilla de Chamaedorea tepejilote y la preferencia de las aves frugívoras por frutos con semillas pequeñas pueden explicar en parte el número bajo de visitas por aves y la baja dispersión de sus semillas.

Al considerar el tamaño de las semillas de la palma de estudio y relacionarlo con las categorías de semillas ortodoxas (que en general son pequeñas y pueden formar banco de semillas en el suelo) y las semillas recalcitrantes que en general son de gran tamaño y germinan rápido) (Bewley et al, 1985) se puede pensar que las semillas de esta palma ocupan un punto intermedio entre ambas categorías.

Valor Nutritivo

Aunque no se conoce la composición química detallada de los frutos nuestros datos sugieren dos características relevantes de estos: 1.-la pulpa o mesocarpo tiene un alto contenido de nutrientes digeribles (78%), pero contiene una sustancia irritante que posiblemente restrinja el número de frugívoros mutualistas y no mutualistas que se puedan alimentar de estos frutos. 2.-aunque las semillas contienen un menor porcentaje de nutrientes digeribles (64%), no presentan dicha sustancia irritante. Se ha sugerido que las semillas de las palmas en general están encerradas en un endocarpo duro que se caracterizan por la falta de toxicidad interna (Janzen, 1971), lo cual explicaría, en parte la alta depredación de las semillas por vertebrados e invertebrados.

Además de las características de los frutos se deben considerar otros aspectos como la morfología de las aves la cual puede proveer parte de las bases para la elección de los frutos (Moermond, Denslow, Levey y Santana, 1986).

B. Aspectos en los que Influye la Fenología

Estudios de fenología de plantas de la selva de Los Tuxtlas por Carabias y Guevara (1985) indican que todos los arbustos y palmas presentaron una gran regularidad en su fructificación. Sin embargo aunque en todos los años producen frutos, la época en que lo hacen y el tiempo que los tienen, varía entre una especie y otra (Carabias y Guevara, 1985). Este estudio agrupa a Chamaedorea tepejilote según su compartamiento de fructificación entre aquellas que fructifican en la segunda mitad de la época de lluvias, es decir entre los meses de Septiembre a Noviembre. Otras especies que fructifican en este periodo en la selva de Los Tuxtlas son: Piper hispidum y Achalypha skuchii (Carabias y Guevara, 1985).

Algunos autores han considerado el periodo de fructificación como el intervalo de tiempo en el cual maduran los frutos, así por ejemplo, se ha considerado que el periodo de fructificación de Ch. tepejilote ocurre de Julio-Septiembre (-Enero) (Ibarra, 1985). Sin embargo, en este caso se está refiriendo al periodo de maduración de los frutos.

El periodo de producción de los frutos registrado en este estudio abarcó los meses de Diciembre, Enero y Febrero de 1988. En tanto que el periodo en el que se encontraron frutos maduros fue entre los meses de Agosto-Abril, con un pico de maduración entre Agosto y Septiembre.

Este estudio demostró que simultáneamente a la maduración de los frutos de Ch. tepejilote, otras 17 especies estaban madurando en la vecindad inmediata. Seis de dichas especies coincidieron con la máxima maduración de los frutos de Chamaedorea tepejilote (véase la tabla 2 en la sección de resultados).

Aquí debemos enfatizar que el tiempo transcurrido entre la presencia de frutos inmaduros hasta que inicia la maduración de los frutos de Ch. tepejilote es de seis a ocho meses (de Abril hasta Agosto-Octubre aproximadamente), por lo cual la presencia de frutos inmaduros antes y durante el periodo de maduración no implica que haya una producción continua de los frutos.

La fenología de la fructificación y la maduración de Ch. tepejilote influye tanto en aspectos de dispersión como de depredación. Los aspectos que podemos mencionar son:

1.-Competencia con otras especies de plantas por frugívoros.

El pico de maduración de Chamaedorea tepejilote ocurrió en el mes de Septiembre, mes en el que se colectaron la mayor diversidad de especies bajo los individuos de estudio. Por ello es posible que

esta palma pueda verse afectada al competir con otras especies de plantas por los agentes que dispersan sus semillas si estos son compartidos y especialmente si prefieren las otras especies.

2.-El desarrollo de organismos invertebrados.

La presencia de ortópteros Pterophylla sp., en los frutos de la palma de estudio en estado de ninfa, ocurrió a principios de período de maduración. En cambio el estado adulto de este mismo género se presentó a finales del período de maduración. Hasta que punto el desarrollo de estos ortópteros es dependiente de la fenología de la fructificación de esta palma, es algo que se sugiere explorar en estudios subsecuentes.

Lo que si se pudo observar a lo largo del estudio es que los estados de desarrollo del coleóptero parasitoide Apion están sincronizados con la fenología de la fructificación. Así cuando los frutos están recién formados, algunos de estos frutos presentan una mancha oscura, que indica que estos coleópteros ya han ovipositado sobre los frutos y que su larva se encuentra dentro de las semillas. Posteriormente, cuando se inicia el período de maduración de los frutos, emerge una larva en su último estadio que cae al suelo donde alcanza el estado de pupa. Después de aproximadamente un mes emerge el estado adulto.

3.-Escape de organismos ofensivos

La variación intra e interanual en los procesos de producción y maduración de los frutos en las palmas individuales puede ser una estrategia de la palma para escapar de sus parasitoides y depredadores aunque esto traería como consecuencia una menor predicibilidad del recurso para los frugívoros (Silvertown, 1980; Janzen, 1978).

4.-Número de frutos disponibles en estado maduro

En este estudio se encontró que tan sólo el 54% de los frutos inmaduros llegan a madurar y además hay que considerar que una parte de los frutos maduros fueron dañados. En consecuencia el número de frutos con posibilidad de ser dispersados fue disminuida en un principio debido a que no alcanzaron la madurez.

5.-Disponibilidad de frutos en un período largo

Los frutos maduros de las palmas como grupo, son uniformemente abundantes a lo largo del año probablemente debido, en parte, a los largos períodos de tiempo en el cual los frutos maduros pueden permanecer en las plantas (Denslow, Moermond y Levey, 1986).

En el caso de Chamaedorea tepejilote en Los Tuxtlas la presencia de frutos maduros sin daño duró aproximadamente seis meses (Agosto-Enero). Lo cual significa que es un recurso disponible para los frugívoros durante la mitad del año.

La ubicación de las palmas en la selva es un factor influyente ya que en contraste con las plantas que ocurren en los claros de la selva o en las orillas, muchas plantas del sotobosque tienen una producción baja. Las tasas de remoción de frutos son menores en el sotobosque que en los claros y menores en las estaciones de abundancia que en las estaciones de escasez de frutos (Denslow, Moermond y Levey, 1986).

C. Interferencia Predispersora

Entre los frugívoros no mutualistas o aquellos que dañan las semillas y/o los frutos, las aves y los mamíferos han recibido frecuente atención y su importancia ha sido reconocida. Los invertebrados y los patógenos, en contraste, no han sido frecuentemente considerados en los estudios de la dispersión de semillas, aunque ellos hayan tenido una importancia relevante sobre las características de las plantas relacionadas con la dispersión. Herrera (1986) sugiere de modo convincente que estos agentes fueron importantes en el pasado porque son importantes en las comunidades de las plantas y porque los insectos fitófagos y patógenos estaban presentes en el escenario ecológico antes que las aves y los mamíferos frugívoros evolucionaran. De modo que ciertas características de los frutos como los compuestos tóxicos en algunos frutos maduros sugieren la influencia de organismos en el pasado diferentes a los dispersores de las semillas (Herrera, 1986).

La destrucción de los frutos por invertebrados es relevante en el proceso de dispersión de las semillas porque la selección de los frutos por invertebrados generalmente es dependiente de las características de las plantas o de los frutos que también influyen en las preferencias o comportamiento de los dispersores (Herrera, 1986).

Este estudio ha mostrado el impacto que invertebrados como ortópteros, coleópteros y hormigas tienen sobre la eficiencia de las palmas en la dispersión de sus semillas. Estos agentes dañan el 43 % del total de frutos/semillas producidos por las palmas.

Los ortópteros resultaron ser los invertebrados más importantes a nivel de daño de la pulpa del fruto y los coleópteros a nivel de semilla.

Aunque Oyama (1987) estimó que el 61.56% de la población total de semillas de Ch. tepejilote en los Tuxtlas son depredados en la fase de dispersión por un curculiónido, nuestro estudio indica

que tan sólo el 18.4% es dañado por estos coleópteros. Tales diferencias pueden ser debidas a que los conteos realizados en este estudio fueron realizados al final del periodo de maduración de los frutos, cuando muchos de los frutos dañados por los coleópteros ya se habían caído. También deben considerarse las variaciones anuales que pudiesen existir entre las poblaciones de coleópteros.

Como resultado de los daños causados a los frutos de Ch. tepejilote, así como a los frutos que caen de la palma, el número de frutos disponibles para los dispersores se ve mermada.

En Panamá se encontró que varias especies de curculiónidos causan daño a los frutos de Virola surinamensis antes de la dispersión (Howe, Schupp y Westley, 1985). En la selva de Costa Rica, algunas especies nocturnas de tetigónidos se encontraron comiendo la pulpa de los frutos de Platolacca sp., Hamelia patens y Miconia (Denslow y Moermond, 1982).

La interferencia causada por la frugivoria por insectos sobre la dispersión de semillas también ha sido documentada para zonas templadas. Por ejemplo, en un estudio realizado en tres localidades de España se determinó que los insectos fueron escasos en los frutos maduros y su abundancia estaba inversamente relacionada con la abundancia de las aves dispersoras ya que los insectos tienden a ocurrir mayormente en frutos inmaduros en lugares donde los dispersores son abundantes y predominantemente en los frutos maduros cuando las aves frugívoras son escasas (Herrera, 1984b).

El efecto inmediato de la depredación predispersora de los frutos es una reducción en el número de frutos disponibles a los frugívoros y por lo tanto una reducción del tamaño de la producción de frutos y del número de semillas que suelen ser dispersadas.

Uno de los efectos negativos sobre la planta como resultado de la actividad forrajera de insectos como ortópteros tetigónidos que destruyen la pulpa o como los coleópteros curculiónidos que destruyen la semilla es la reducción de la atractividad de la pulpa o la semilla. Cualquier disminución en la atractividad de la pulpa, la parte del fruto maduro que atrae los dispersores de semillas disminuyen la probabilidad de dispersión de las semillas.

Los efectos de la depredación predispersora pueden ser divididos en: (a) cualitativos, como la disminución del número de frutos con determinadas características como tamaño, color, propiedades tóxicas y nutritivas, y (b) cuantitativos, como la reducción en el número de visitas por frugívoros, alteración del tamaño óptimo de la producción de frutos y alteración de la lluvia de semillas.

En resumen podemos concluir que el impacto antes de la dispersión por organismos parasitoides (coleópteros del género Apion) es de importancia significativa en la estrategia reproductiva de la planta ya que si este es significativamente severo podría reducir totalmente la adecuación de una palma respecto a la de otros individuos. En este caso cabe mencionar tres puntos: primero, que no todos los individuos de la población de palmas sufren la misma "presión" de organismos no dispersores, ya que las palmas con mayor número de frutos presentan más daño por las larvas de este coleóptero que las palmas con pocos frutos, lo que tendría un efecto neto sobre la eficiencia individual en la dispersión de semillas, lo cual merece un estudio profundo. Segundo, que esta carga de organismos no dispersores es un componente de la "variación ambiental" (Herrera, 1986) a la que están expuestas las plantas, por lo que es difícil conocer si hay una posible coevolución, ya sea directa o difusa, para este caso en particular. Tercero, este impacto también afecta las estrategias de adquisición de recursos por los frugívoros y por ende la calidad y cantidad del beneficio que, como dispersores, aportan a la palma.

D. Dispersores de las Semillas de Ch. tepejilote

1. Frugívoros

Aves:

Las principales aves dispersoras de las semillas de Ch. tepejilote son H. fuscicauda (tangara selvática) y H. mustelina (tordo de la selva) la primera es residente y la segunda es migratoria. Ambas son particularmente comunes en el sotobosque y además son de tamaño medio (30-40 g). La primera vive en grupos familiares compuestos de 3-4 individuos ocupando territorios de 4 a 5 hectáreas. La segunda, ocurre estacionalmente en la selva de Los Tuxtlas en los meses en que Ch. tepejilote presenta el mayor número de frutos maduros. Esta ave es solitaria y tiene territorios de tres hectáreas (Coates-Estrada y Estrada, comunicación personal).

Ambas son aves territoriales que habitan exclusivamente en el sotobosque de la selva y son muy activas. Estas dos características favorecen la localización de frutos maduros, así como la dispersión a distancia en el interior de la selva donde las condiciones de germinación para las semillas son, como se ha demostrado, más favorables.

Además de los dispersores detectados en este estudio (Habia fuscicauda, Hylocichla mustelina, Turdus assimilis y Pipra mentalis), en otros años se han observado a otras aves consumiendo los frutos de Ch. tepejilote y regurgitando las semillas sin ningún daño (Coates-Estrada, comunicación personal). Así, observó en 1986 tres especies de aves: Catharus ustulatus (Enero, 1986), Turdus assimilis (Noviembre, 1986) y Pteroglossus torquatus (Diciembre 1986) (Coates-Estrada, comunicación personal). Por otra parte, Trejo en 1975 (op. cit.) reportó dos especies: Catharus minimus y Turdus assimilis. Todas estas aves son de tamaño relativamente grande, excepto Pipra mentalis. Esto debe ser considerado ya que las características morfológicas de las aves pueden representar un papel importante en el consumo de los frutos. Por ejemplo se encontró que el número de semillas ingeridas de Rubus por aves está correlacionado positivamente con la masa corporal y con el ancho del culmen (Jordano, 1983).

Así, posiblemente el ancho de la base del pico de las aves, y por ende su apertura, sea un factor limitante para que las aves consuman los frutos de Chamaedorea tepejilote. Un ejemplo de esto fue observado cuando Pipra mentalis trató de consumir un fruto de Ch. tepejilote y tan solo lo picoteó.

Algunas especies de Turdus y Catharus se alimentan de frutos casi exclusivamente durante algunas estaciones y podrían ser consideradas especialistas de frutos en tales tiempos (Snow, 1981).

En base a los datos mencionados anteriormente podemos resumir que las aves dispersoras potenciales de Ch. tepejilote en la selva de Los Tuxtlas son: H. fuscicauda, T. assimilis, H. mustelina, P. torquatus, C. minimus, C. ustulatus y P. mentalis.

Eficiencia dispersora

Como se ha mencionado, el examen de la eficiencia dispersora de las semillas de Ch. tepejilote por las aves medida como la relación de frutos tomados y frutos tirados, indicó que H. fuscicauda fue el ave más eficiente aportando una dispersión de mayor calidad que las otra especies (con un valor de la relación frutos tirados-frutos regurgitados de 3.58). No obstante, cabe señalar que el número de registros de visitas por aves a las palmas de estudio es bajo y por ello los valores de eficiencia dispersora de las aves pueden estar sesgados.

Se ha propuesto que una de las características más importante de la dispersión de semillas es que los comportamientos de visitación y alimentación de las diferentes especies contribuyen a que las semillas escapen de la vecindad del árbol progenitor, donde la mortalidad de estas y de las plántulas, es alta (Howe, 1977. Janzen, 1978).

No se han observado especies de aves que se alimenten completamente de frutos o de insectos. Para las especies migratorias más ineficientes en el consumo de frutos (las más insectívoras), la inclusión esporádica de los frutos en la dieta puede suponer una ingestión de agua para mantener el balance hídrico durante el periodo de migración. La presencia de un alimento animal en la dieta puede estar ligada a un déficit de nitrógeno con una alimentación totalmente frugívora. Por otra parte es conocida la presencia de compuestos secundarios en la pulpa de los frutos (polifenoles, alcaloides, pigmentos, etc.) cuyo principal efecto sería el disminuir la rentabilidad de los frutos y favorecer una dieta variada. Los frugívoros no sólo maximizan la ingestión de calorías sino que también tienen que minimizar la ingestión de compuestos secundarios, muchos de ellos tóxicos (Jordano, 1983).

Probablemente la sustancia irritante que contiene la pulpa de los frutos de Chamaedorea tepejilote pueda ser una de las causas por las que muy pocas aves de la Selva de Los Tuxtlas consumen sus frutos y que este consumo se realice en proporción baja. Además hay que considerar que la demanda nutricional de las aves varía de acuerdo a la estación, el estatus de residencia y la disponibilidad de insectos alternativos como alimentos (Herrera, 1983).

A continuación se resumen algunas características importantes de los dispersores de Ch. tepejilote.

FAMILIA	ESPECIE	ESTATUS	DIETA	ABUNDANCIA
Aves				
Emberizidae	<u>Habia fuscicauda</u>	R	i, f	c
Muscicapidae	<u>Catharus minimus</u>	T	i	r
	<u>Catharus ustulatus</u>	M	i, f	nc
	<u>Hylocichla mustelina</u>	M	i, f	c
	<u>Turdus assimilis</u>	ML.	i, f	nc
Pipridae	<u>Pipra mentalis</u>	R	f, i	nc
Ramphastidae	<u>Pteroglossus torquatus</u>	R	f, i, v	c
MAMIFEROS				
Phyllostomidae	<u>Carollia brevicauda</u>	-	f, i	-
Phyllosyomidae	<u>Artibeus phaeotis</u>	-	f, i	-

ESTATUS: M= migratorio, ML.= migratorio local; DIETA: i=insectos, f=frutos, v=vertebrados; ABUNDANCIA: c=común, r= regular, nc= no común.

Mamíferos (murciélagos)

Aunque no se detectó directamente el consumo de los frutos de Ch. tepejilote por las especies de murciélagos Carollia brevicauda y Artibeus phaeotis, estos pueden ser considerados como dispersores potenciales de los frutos. Ambos son básicamente frugívoros (Fleming, 1988) y de desplazamientos amplios. Se ha reportado que Carollia brevicauda vuela en promedio de 4.7 Km (Fleming, 1972; citado en: Coates-Estrada y Estrada, 1986) y otra especie del género Artibeus, Artibeus jamaicensis, vuela 8 km para encontrar su alimento en Chamela, Jalisco (Morrison, 1978). Esta misma especie vuela para alimentarse 0.6 Km en Barro Colorado, Panamá (Morrison, 1978). Aunque la familia Palmae (línea Arecoidae) se encuentra entre las familias más comúnmente consumidas por murciélagos como Carollia perspicillata (Gardner, 1977, citado en Fleming, 1988) hay que mencionar que generalmente estos y otros murciélagos frugívoros se alimentan de frutos carnosos como los de Piper spp., Cecropia, Solanum, Poulsenia armata y Pseudolmedia oxvphyllaria entre otros (Fleming, 1983a; Orozco y Vázquez, 1982 citado en: Coates-Estrada y Estrada, 1986), también, consumen frutos que contienen un alto contenido de proteínas y de carbohidratos solubles y que son bajos en fibras (carbohidratos no solubles) (Fleming, 1988). Tales características no las poseen los frutos de Chamaedorea tepejilote y con base en ello hay bajas probabilidades de que estas especies de murciélagos los consuman de modo intensivo.

2. Efecto del Frugivorismo en la Germinación

Los resultados demostraron que la remoción completa de la pulpa puede aumentar el porcentaje de germinación y disminuye claramente el periodo de latencia de germinación de las semillas. Esto sugiere que para que las semillas tengan una mayor probabilidad de germinación es importante que los frugívoros remuevan completamente la pulpa del fruto.

Es relevante que las principales especies que dispersan las semillas de Ch. tepejilote son aves del interior de la selva, ya que esta palma es una especie típicamente umbrófila, que a pesar de ser capaz de responder con vigor a condiciones favorables de luz (Del Amo, 1985) requiere de humedad (de acuerdo a los experimentos de germinación en un transecto claro-selva).

Con base en los resultados del experimento de germinación en el transecto claro-selva se encontró que la probabilidad de germinación tanto en la selva como en el claro es la misma se puede pensar que la luz no tiene un efecto (o si lo tiene este es muy bajo) sobre la germinación de las semillas de Ch. tepejilote. Por otra parte, se puede considerar la humedad como un factor que está relacionado con el tiempo de latencia de las semillas de la palma en estudio. Así en la selva (donde hay más humedad que en los claros) el tiempo de latencia fue menor.

E. Destino de las Semillas Dispersadas

Las observaciones durante el día pueden no reflejar adecuadamente la intensidad de la depredación si la depredación nocturna también ocurre (Herrera, 1984b). Así, a través de las observaciones nocturnas se ha visto que pequeños roedores del interior de la selva como H. desmarestianus afectan de forma importante a las poblaciones de semillas de Chamaedorea tepejilote dispersadas en el suelo de la selva de Los Tuxtlas.

Al parecer, la inversión materna realizada por la palma Ch. tepejilote en cada semilla es alta. Produce embriones con una alta posibilidad de sobrevivencia en comparación con otras especies de la selva como por ejemplo las del género Ficus y Piper. Esta característica, sin embargo provoca que sus semillas sean altamente depredadas por roedores como H. desmarestianus.

Las semillas de Chamaedorea tepejilote se han encontrado en los abazones de los ratones heterómidos (Heteromys desmarestianus). El número de especies de semillas utilizado por este ratón es muy amplia (más de 20 especies) (citado en Oyama, 1987), pero las especies de Chamaedorea spp. se encuentran entre las cinco especies más comunes. Se ha llegado a encontrar hasta cuatro semillas de Chamaedorea spp. en cada abazón aunque fragmentadas (citado desmarestianus consume completamente la semilla de Ch.

2. Efecto del Frugivorismo en la Germinación

Los resultados demostraron que la remoción completa de la pulpa puede aumentar el porcentaje de germinación y disminuye claramente el periodo de latencia de germinación de las semillas. Esto sugiere que para que las semillas tengan una mayor probabilidad de germinación es importante que los frugívoros remuevan completamente la pulpa del fruto.

Es relevante que las principales especies que dispersan las semillas de Ch. tepejilote son aves del interior de la selva, ya que esta palma es una especie típicamente umbrófila, que a pesar de ser capaz de responder con vigor a condiciones favorables de luz (Del Amo, 1985) requiere de humedad (de acuerdo a los experimentos de germinación en un transecto claro-selva).

Con base en los resultados del experimento de germinación en el transecto claro-selva se encontró que la probabilidad de germinación tanto en la selva como en el claro es la misma se puede pensar que la luz no tiene un efecto (o si lo tiene este es muy bajo) sobre la germinación de las semillas de Ch. tepejilote. Por otra parte, se puede considerar la humedad como un factor que está relacionado con el tiempo de latencia de las semillas de la palma en estudio. Así en la selva (donde hay más humedad que en los claros) el tiempo de latencia fue menor.

E. Destino de las Semillas Dispersadas

Las observaciones durante el día pueden no reflejar adecuadamente la intensidad de la depredación si la depredación nocturna también ocurre (Herrera, 1984b). Así, a través de las observaciones nocturnas se ha visto que pequeños roedores del interior de la selva como H. desmarestianus afectan de forma importante a las poblaciones de semillas de Chamaedorea tepejilote dispersadas en el suelo de la selva de Los Tuxtlas.

Al parecer, la inversión materna realizada por la palma Ch. tepejilote en cada semilla es alta. Produce embriones con una alta posibilidad de sobrevivencia en comparación con otras especies de la selva como por ejemplo las del género Ficus y Piper. Esta característica, sin embargo provoca que sus semillas sean altamente depredadas por roedores como H. desmarestianus.

Las semillas de Chamaedorea tepejilote se han encontrado en los abazones de los ratones heterómidos (Heteromys desmarestianus). El número de especies de semillas utilizado por este ratón es muy amplia (más de 20 especies) (citado en Oyama, 1987), pero las especies de Chamaedorea spp. se encuentran entre las cinco especies más comunes. Se ha llegado a encontrar hasta cuatro semillas de Chamaedorea spp. en cada abazón aunque fragmentadas (citado en Oyama, 1987). En este estudio se observó que H.

desmarestianus consume completamente la semilla de Ch. tepejilote, desechando la pulpa del fruto y que es la primera especie seleccionada entre otras disponibles simultáneamente. Esto sugiere que quizás H. desmarestianus rastree las semillas de esta palma en el suelo de la selva que en consecuencia traería una disminución drástica de las semillas de esta palma en el mismo suelo de la selva como se observó en este estudio. Aunque, como se encontró en este estudio, el consumo y preferencia de las semillas de diferentes especies por este roedor, depende más bien de su disponibilidad en un momento dado.

En la selva de Costa Rica Heteromys desmarestianus es un depredador de semillas de varias especies de la selva, entre ellas sobresalen las especies de la familia Palmae. Por ejemplo, se puede mencionar que en Costa Rica este roedor se alimenta de las palmas Welfia georgii, Socratea durissima (Flemming, 1983b) y Bactris gasipaes (Vandermeer, 1983). Además también se ha reportado que Heteromys desmarestianus destruye las semillas de los frutos de los cuales se alimenta, excepto cuando los frutos son pequeños como los de Miconia centrodosma o duros como los de Heliconia latispata (Denslow y Moermond, 1982).

Durante el día existen otros depredadores potenciales de las semillas de Ch. tepejilote en el suelo de la selva de Los Tuxtlas. En el caso de las aves probablemente Crypturellus soui y Crypturellus boucardi de la familia Tinamidae y Leptotila verreauxi, Leptotila rufaxilla, Geotrygon lawrencii y Geotrygon montana de la familia Columbidae cosechen las semillas de Ch. tepejilote ya que estas son las más comunes en el suelo de la selva y además son de hábitos frugívoros o granívoros. Entre los posibles mamíferos diurnos está el roedor Dasyprocta mexicana, como un depredador potencial.

Por otro lado, se debe mencionar que las observaciones realizadas en este estudio con la ardilla S. deppsi y las observaciones de Coates-Estrada y Estrada con la ardilla S. aureogaster mostraron que estas, a pesar de su abundancia (1.0 individuos/ha; Coates-Estrada y Estrada, 1986) aparentemente no depredan las semillas de Ch. tepejilote.

A continuación se hace un resumen de los depredadores vertebrados potenciales de los frutos y semillas de Ch. tepejilote en el suelo de la selva de Los Tuxtlas

FAMILIA	ESPECIE	ESTATUS	HABITOS	DIETA
AVES				
Columbidae	<u>Leoptotila verreauxi</u>	r	d	f, s
	<u>Leoptotila rufaxilla</u>	r	d	f, s
	<u>Geotrygon lawrencii</u>	ml	d	s, f
	<u>Geotrygon montana</u>	r	d	s, f
Tinamidae	<u>Crypturellus scui</u>	r	d	f, s, i
	<u>Crypturellus boucardi</u>	r	d	f, s, i
MAMIFEROS				
Dasyproctidae	<u>Dasyprocta mexicana</u>	-	d	f, s
Heteromyidae	<u>Heteromys desmarestianus</u>	-	n	s
Muridae	<u>Peromyscus mexicanus</u>	-	n	s, f, i, h

ESTATUS: r=residente, ml=migratorio local; HABITOS: d=diurnos, n=nocturnos; DIETA: f=frutos, s=semillas, i=insectos, h=hojas. Agentes causantes de daño a los frutos de Ch. tepejilote.

Se ha supuesto que los frugívoros pueden aumentar o disminuir la adecuación a través de la eficiencia (cuantitativamente) y/o la calidad (sitios de germinación favorable) de los componentes de la dispersión de semillas y que el destino final de las semillas dispersadas podría ser crítico determinando si la adecuación de la planta ha sido elevada o disminuida por la actividad dispersora del frugívoro (Estrada y Coates-Estrada, 1986).

En este estudio se encontró que sobrevivieron más plántulas fuera de la copa de la palma de estudio que bajo su copa. Con base en ello se puede asumir, en parte, que el efecto de la dispersión de semillas aumenta la probabilidad de su sobrevivencia.

El destino final de la semilla dispersada puede tener varias consecuencias para la planta. Por ejemplo, se ha propuesto que la dispersión a larga distancia da oportunidad para la colonización de otros sitios potenciales, promueve una reducción de la competencia entre plántulas, reduce en la competencia padre-descendencia, reduce las parejas relacionadas parentalmente e influye en el riesgo de predación de la descendencia (Dirzo y Dominguez, 1986).

Se ha indicado también que los árboles no son hiperdispersados y que los niveles de registro de la depredación de semillas no pueden explicar la alta diversidad de especies (Howe y Smallwood, 1982).

En este caso, aún cuando no se conocen las consecuencias demográficas, genéticas y ecológicas de la dispersión de las semillas para la palma Ch. tepejilote, se intentó evaluar el destino de las semillas con base en los datos obtenidos en este estudio.

Para lograr esto, primero se realizó una estimación del número de semillas dispersadas, considerando los siguientes puntos:

(i) El 65.6% (N=2202) de la producción total de frutos (N=3357) de 20 de los individuos de estudio fue dañada. (ii) Los frutos que estaban en las infrutescencias no fueron removidos por otros animales. (iii) El 54% de los frutos no alcanzaron a madurar. Después de hacer estas consideraciones, el número de frutos dispersados fue estimado por medio de la siguiente fórmula:

$FDI = FENI - (FENI - FENI(0.656))0.54$, donde:

FDI= frutos dispersados= X

PTF= producción total de frutos= 3357.

TFSC= total de frutos y semillas obtenidas de las colectas= 579

FENI= (PTF-TFSC)= número de frutos en las infrutescencias= 2778

TFDA=(FENI)0.656= total de frutos dañados en las infrutescencias= 1822.4

TFSDIN= (FENI-(FENI)0.656)0.54= total de frutos sanos que no alcanzaron la madurez= 516

0.656= factor de corrección por daño

0.54= factor de corrección de maduración

En el cuadro siguiente se resumen los valores de los parámetros considerados para estimar el número de frutos dispersados.

	FRECUENCIA	PORCENTAJE
Producción Total	3357	100
Total de Frutos y semillas que cayeron bajo las infrutescencias	579	17.2
Número de frutos en las infrutescencias	2778	82.8
Total de frutos dañados sobre las infrutescencias	1822	65.6
Frutos sanos en las infrutescencias	956	28.5
Total de frutos sanos y que no alcanzaron la madurez	516	54.0
FRUTOS DISPERSADOS	440	13.0

El valor estimado para el número de frutos dispersados (FDI) es de 440, es decir aproximadamente el 13% de las semillas fueron dispersadas.

Síntesis del destino de los frutos de Chamaedorea tepejilote

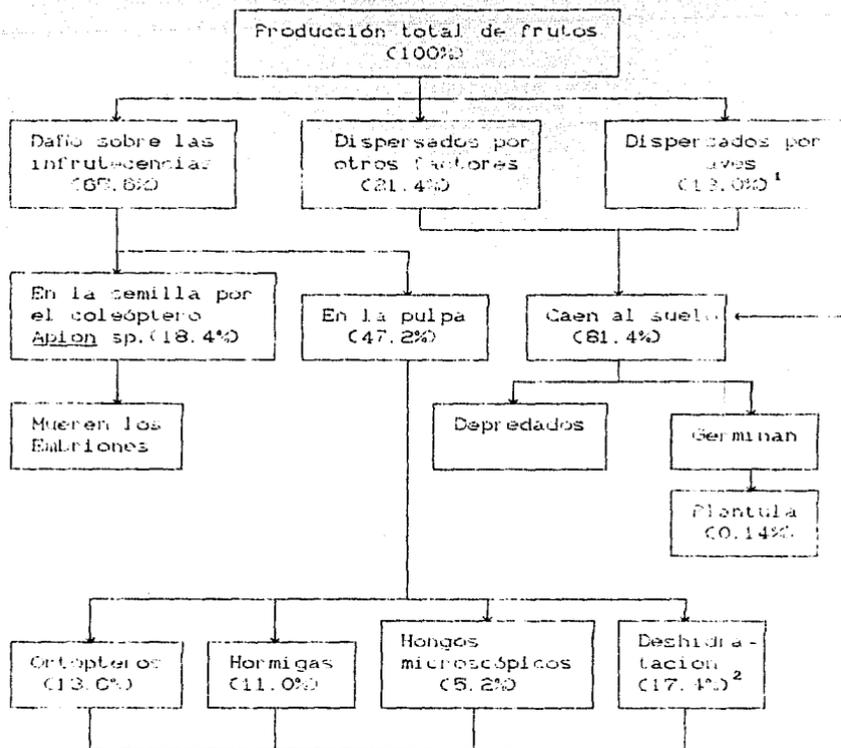
Con base en la estimación del número de semillas dispersadas, a los datos obtenidos para el daño de los frutos y a los datos de la lluvia de semillas; el destino de los frutos producidos por los individuos de estudio puede ser resumido mediante el esquema que se encuentra al final de esta sección.

En este esquema se muestra que cuando los frutos no son dispersados por factores bióticos o abióticos los frutos son dañados sobre las infrutescencias. Este daño puede ser antes de la maduración por el curculiónido del género Apion o por otros factores durante el periodo de maduración, como los ortópteros, las hormigas, los hongos microscópicos, etc. Dependiendo de cual de estas rutas iniciales tenga una semilla de Chamaedorea tepejilote, su destino final puede ser: la muerte del embrión (directamente relacionado con el daño producido por el curculiónido Apion sp., la depredación de la semilla (principalmente por Heteromys desmarestianus, en la noche) y la germinación de la semilla para alcanzar el estado de plántula.

De esta forma el resultado final de la dispersión y la depredación se ve reflejado en la sombra de semillas. Así la dispersión genera una sombra inicial de semillas. Esta sombra inicial es disminuida y cambiada espacialmente por la acción de agentes postdispersores, la sombra de semillas resultantes a su vez origina una sombra de plántulas que es más reducida en densidad y área de distribución (Janzen, 1986). Los datos obtenidos en este estudio indican que la sombra de semillas inicial está agregada:

el 21.4% de las semillas producidas cayeron bajo la copa de las palmas de estudio (29 semillas por palma). En cambio después de diez meses se encontró que bajo la copa de las palmas había en promedio una plántula por cada cinco palmas, es decir aproximadamente 0.14% de la producción inicial de frutos alcanza el estado de plántula.

Destino de los frutos de Chamaedorea tepejilote (Palmae).



¹ Valor estimado.

² La deshidratación es referida en este esquema, para agrupar aquellos factores que la producen; sin considerar a los ortópteros, hormigas y hongos microscópicos.

VIII. CONCLUSIONES

En la selva húmeda tropical ocurren interacciones entre las plantas y los animales que constituyen componentes esenciales en procesos como la polinización, la depredación y la dispersión los cuales aumentan o disminuyen la adecuación biológica de los individuos en las poblaciones.

La presencia de Ch. tepejilote como especie dominante en algunas áreas de la selva de Los Tuxtlas representa un recurso común que permite interacciones con otros seres vivos en las diferentes etapas de su ciclo de vida. Así, por ejemplo se ha encontrado que el coleóptero Calyptocephala margennipennis se alimenta de las hojas de individuos adultos de esta palma (Oyama, 1985).

En el presente estudio se consideraron aspectos tales como la frugivoría, la depredación de semillas y el establecimiento de plántulas de Ch. tepejilote. Dichos aspectos revelaron un serie de interacciones planta-animal que nos permiten comprender más acerca de la importancia de esta especie y su impacto en la dinámica de la selva de Los Tuxtlas. Así, con base en los resultados obtenidos en este estudio se puede concluir que:

1.-Existen varios organismos que dependen probablemente de la existencia de esta palma debido a que es un recurso alimenticio para algunos vertebrados e invertebrados de la selva. Por ejemplo, los coleópteros Apion sp. y Calyptocephala margennipennis, y en menor grado los ortópteros tetigónidos de la especie Pterophylla sp. tienen ciclos biológicos ligados al ciclo de vida de esta palma. De esta forma la ausencia de Ch. tepejilote en la selva podría tener como consecuencia un derrumbe de varios enlaces tróficos cuyas consecuencias son poco conocidas.

2.La formación de claros en la selva es una forma de regular la distribución de las poblaciones de diferentes especies con base en la existencia de gradientes de luz y humedad y la existencia de plantas tolerantes y no tolerantes a las condiciones de luz y humedad dados en los claros. En particular, Ch. tepejilote requiere de un nivel de humedad alto, como el que se da en el interior de la selva, para que se lleve a cabo la germinación de sus semillas y el establecimiento de sus plántulas, a pesar de ser una especie que responde positivamente (al menos en crecimiento) a ciertos niveles de luz en la formación de claros.

3.-Heteromys desmarestianus es un componente depredador de las poblaciones de semillas de Ch. tepejilote en el suelo de la selva.

4.-El número de visitas efectuadas por las aves a Ch. tepejilote parece depender directamente del número de frutos sanos en un área dada así como de las características físicas y químicas de los frutos de los individuos de Ch. tepejilote.

5.-Los frutos de Ch. tepejilote son dispersados por aves de tamaño relativamente grande (62-160 g).

6.-A pesar del bajo número de visitas efectuadas por las aves dispersoras, su acción sobre los frutos de Ch. tepejilote es crítica para la germinación y el establecimiento de las plántulas porque: primero, al remover la pulpa del fruto (mesocarpo), aumentan el porcentaje de germinación y disminuyen el periodo de latencia de las semillas. Segundo, al ser aves del interior de la selva las que remueven los frutos, esto conduce a que las semillas sean más probablemente depositadas en lugares apropiados para su germinación. Tercero, al tomar pocos frutos y depositar las semillas lejos de su lugar de origen disminuyen así la probabilidad de que estas sean depredadas.

IX. ALGUNOS ESTUDIOS A SEGUIR

Este estudio ha revelado varios aspectos de las interacciones entre frugívoros y la palma Ch. tepejilote.

Estos aspectos son de importancia para comprender, por un lado, los aspectos medulares de la estrategia reproductiva de la palma y por el otro lado ha discernido elementos de variación ambiental que influyen positiva o negativamente sobre las consecuencias ecológicas poblacionales de la dispersión de semillas por frugívoros. Este estudio ha logrado un esbozo de la compleja y delicada red de interacciones ecológicas que se dan como consecuencia del frugivorismo y dispersión de semillas. Algunos de los componentes de esta red parecen ser especialmente importantes por sus consecuencias sobre la inversión reproductiva de la palma por lo que merecen atención especial en estudios subsiguientes. A continuación propongo algunos estudios para complementar este trabajo:

- 1.- Realizar estudios sobre manera y magnitud en la que están asociados los ciclos de vida de los coleópteros Apion sp., Caliptocephala marginipennis y de los ortópteros tetigónidos Pterophylla sp., con la producción de frutos de la palma.
- 2.- Determinar si otras especies vegetales son consumidas por estos insectos y su impacto sobre esas especies.
- 3.- Determinar si las especies de murciélagos Carollia brevicauda y Artibeus phaeotis tienen alguna importancia en la dispersión de semillas de Ch. tepejilote.
- 4.- Evaluar con mayor fineza la composición química de los frutos maduros e inmaduros de Ch. tepejilote y su relación con posibles depredadores para cada caso, haciendo hincapié en la sustancia irritante y si esta restringe el grupo de organismos que consumen estos frutos.
- 5.- Evaluar el impacto de la actividad forrajera de Heteromys desmarestianus sobre la población de semillas de la palma de estudio y el impacto de las fluctuaciones de la depredación de frutos sobre la dinámica poblacional de este roedor.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

X. OBRAS CITADAS

- Bewley, D. J y Black, M. 1985. Seeds. Physiology of Development and Germination. Plenum Press. N.Y. Estados Unidos.
- Brower, E. J. y Zar J. H. 1981. General Ecology. Wm. C. Brown Company Publishers. Estados Unidos. 194 p.
- Carabias-Lillo, J. y Guevara S. S. 1985. Fenología de una selva tropical húmeda en una comunidad derivada; Los Tuxtlas, Veracruz. pp.27-66. En: Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Tomo II. Gomez-Pompa A. y Del Amo S. (editores). Alhambra mexicana. México. 421 p.
- Carlquist, S. 1967. The biota of long-distance dispersal. V. Plant dispersal to Pacific Islands. Bull. Torr. Bot. Club 94:129-162.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. 1986. Manual de Identificación de Campo de los Mamíferos de Los Tuxtlas. UNAM. México. 151 p.
- Coates-Estrada, R. y Estrada, A. 1988. Frugivory and seed dispersal Cymbopetalum baillonii at Los Tuxtlas Mexico. J. of Tropical Ecology. 4:157-172.
- Denslow, J. S. y Moermond, T. C. 1982. The effect of accessibility on rates of fruit removal from tropical shrubs: An experimental study. Oecologia (Berl) 54:170-176.
- Denslow, J. S., Moermond, T. C. y Levey, D. J. 1986. Spatial components of fruit display in undestory trees and shrubs. pp.37-44. En: Frugivores and Seed Dispersal. Estrada, A. y Flemming, H. T. (editores). 392 p.
- Devlaming, V. y Proctor, V. 1968. Dispersal of aquatic organisms: viability of seed recovered from the droppings of captive kilddeer and mallard ducks. Amer. J. Bot. 27:20-26.
- Dirzo, R. y Dominguez, C. A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. pp.237-249. En: Frugivores and Seed Dispersal. Estrada, A. y Fleming, H. T. (editores). Dr. Junker. Holanda. 392 p.
- Del Amo, S. 1985. Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias. pp.79-91. En: Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Tomo II. Gomez-Pompa A. y Del Amo S. (editores). Alhambra Mexicana. México. 421 p.
- Dorst, J. 1975. La vida de las aves. Tomo 12. Historia Natural Destino. Barcelona, España. 400 p.

- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1984. Fruit eating and seed dispersal by howling monkey (*Alouatta palliata*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Am. J. Primat.* 6:77-91.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1986. Frugivory in howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, México: dispersal and fate of seeds. pp.93-104. En: *Frugivores and Seed Dispersal*. Estrada, A. y Fleming, H. T. (editores). 392 p.
- Estrada, A. y Fleming, T. H. (editores). 1986. *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junker Publishers. 392 p.
- Fleming, T. H. 1983a. *Carollia perspicillata*. pp.457-458. En: Janzen, D. H. (editor) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press. Estados Unidos. 816 p.
- Fleming, T. H. 1983b. *Heteromys desmarestianus* (Ratón Semiespinoso, Spiny Pocket Mouse). pp.474-475. En: Janzen, D. H. (editor) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press. Estados Unidos. 816 p.
- Fleming, T. H. 1988. *The Short-tailed Fruit Bat*. The University Chicago Press. Estados Unidos. 365 p.
- Flores, J. A. M. 1981. *Bromatología animal (segunda edición)*. LIMUSA. México. 930 p.
- Frankie, G. W. et al 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forest in the lowlands of Costa Rica. *J. Ecology*. 62:881-919.
- Foster, R. 1982. *Famine on Barro Colorado Island*. pp. 201-213. Smithsonian Institute Press, Washington, D. C. 468 p.
- Herrera, C. M. 1983. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*. 63(3):773-784.
- Herrera, C. M. 1984a. Seed dispersal and fitness determinants in wild rose: combined effects of hawthorn, birds, mice, and browsing ungulate. *Oecologia (Berl.)* 63:386-393.
- Herrera, C. M. 1984b. Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird-fruit pest evolutionary triad. *Oikos*. 42:203-210.
- Herrera C. M. 1986. Vertebrate-dispersed plants: why don't behave the way they should. En *Frugivores and seed dispersal*. Estrada, A. y Fleming, H. T. (editores). pp. 5-18. Dr. Junker. Holanda. 392 p.

- Herrera, M. C. 1989. Seed dispersal by animals: a role in angiosperm diversification?. The American Naturalist. 133(3):309-322.
- Howe, H. F. 1977. Bird activity and seed dispersal of tropical wet forest tree. Ecology. 58(3):539-550.
- Howe, H. F. y Estrabook, G. E. 1977. On intraspecific competition for avian dispersers in tropical trees. Am. Nat. 111:817-832.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:201-223.
- Howe, H. F., Schupp, E. W. y Westley, L. C. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (Virola surinamensis). Ecology, 66(3):781-791
- Howe, H. F. y Vande Kerckhove. 1981. Removal of wild nutmeg (Virola surinamensis) crops by birds. Ecology. 62:1093-1106.
- Ibarra, M. G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la estación de Biología Tropical de los Tuxtlas, Ver. México. (Tesis de Licenciatura). Facultad de Ciencias. UNAM. México. 228 pp
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. Am. Nat. 104:501-528.
- Janzen, H. D. 1971. Seed predation by animals. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2:465-492.
- Janzen, H. D. 1975. Ecology of Plants in the Tropics. Studies in Biology No. 58. Edward Arnold. Gran Bretaña. 66 p.
- Janzen, H. D. 1978. Seeding patterns of tropical trees. En: Tomlinson, P. B. y Zimmerman, M. H. (Editores). 83-128 pp. Tropical Trees at Living Systems. Cambridge, Univ. Press.
- Janzen, H. D. 1986. Mice, big mammals, and seeds: it matters who defecates what where. En: Frugivores and Seed Dispersal. Estrada, A. y Fleming, H. T. (editores). pp.251-272. Dr Junker. Holanda 392 p.
- Jordano, P. 1983. Correlaciones ecológicas del consumo de frutos por los passeriformes durante la migración otoñal. Alytes. 1:55-70.
- Kerner, A. 1897. The Natural History of Plants. Black and Son, Ltd., Glasgow. 983 p.
- Krefting, L. W. y Roe, E. 1949. The role of some birds and mammals in germination. Ecol. Monogr. 19:271-286.

Levey, D. J. 1988. Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundances. *Ecological Monographs*. 58(4):251-269

Levey, D. J. y Moermond, T. C. 1984. Fruit choice in neotropical birds: the effect of distance between fruit on preference patterns. *Ecology*, 65(3):844-850.

Manasse, R. S. y Howe, H. F. 1983. Competition for dispersal agents among tropical trees: influences of neighbors. *Oecologia* (Berl.) 59:185-190.

Mckey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal system. En: *Coevolution of Animal and Plants*. Gilbert, L. E. y Raven, P. H. (editores). pp.159-191. University of Texas Press, Austin.

Moermond, C. T. Denslow, S. J. Levey, J. D. y Santana, E. The influence of morphology on fruit choice in neotropical birds. En: *Frugivores and Seed Dispersal*. Estrada, A. y Fleming, H. T. (editores). pp.137-146. Dr Junker, Holanda 392 p.

Morton, S. E. 1982. Sobre las ventajas y desventajas de comer frutas en la evolución de aves tropicales. En: *Evolución en los Trópicos*. Smithsonian Tropical Research Institute. Panamá. 292 p.

Morrison, D. W. 1978. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, Artibeus jamaicensis. *J. Mammal*. 59:622-24.

Oyama, N. A. K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de Ch. tepejilote (Palmae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 228 p.

Oyama, N. A. K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de Chamaedorea tepejilote Liebm. (Palmae). En la selva de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias UNAM. México. 222 p.

Pijl, L. Van der. 1969. principles of Dispersal in higher Plants. Springer Verlag, Berlin. 153 p.

Razi, B. A. 1950. A contribution towards the study of the dispersal mechanism in flowering plants of Mysore (South India). *Ecology* 31:282-286.

Sarukhán, J., Martínez-Ramos, M. y Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. pp 83-127. En: Dirzo R. y J. Sarukhán (editores). *Perspectives on Plant Population Ecology*. SINAUER. Estados Unidos. 478 p.

Siegel, S. 1972. Estadística No Paramétrica. Segunda edición. Editorial Trillas. 344 p.

Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of Linnean Society*. 14:235-250.

Smythe, N. 1982. Relaciones entre las épocas de abundancia de frutos y los métodos de dispersión de las semillas en un bosque. En: *Evolución en los Trópicos*. De Alba, G. y Rubinoff, W. R. (editores). pp.77-84. Smithsonian Institute. Panamá.

Snow, D. W. 1965. A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*. 15:274-281.

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

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

Spurr, H. S. y Barnes, V. B. 1980. *Forest Ecology*. Tercera edición. John Wiley & Sons. N. Y.; Estados Unidos. 687 p.

Stennis, C. G. J. van. 1935. On the origin of Malaysian Mountain Flora. *Bitenzorg Jrd. Bot. Bull. Ser.* 313:289-417.

Taylor, B. W. 1954. An example of long-distance dispersal. *Ecology*. 35:569-572.

Trejo, P. J. L. 1975. Estudio en la diseminación de semillas por aves en la región de los Tuxtlas, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 37 p.

Vandermeer, J. 1983. Pejibaye Palm (Pejibaye). pp 98-101. En: Janzen, D. H. (editor) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press. Estados Unidos. 816 p.

UNESCO. 1980. *Ecosistemas de los bosques tropicales*. UNESCO/CIFCA. Madrid. España. 771 p.

Van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. En: Gomez-Pompa (editores) *Regeneración de Selvas II*. Compañía editorial Continental, S.A. México.

Willson, F. M. 1984. Mating Patterns. pp 261-276. En: Dirzo R. y J. Sarukhán (editores). *Perspectives on plant population ecology*. SINAUER. Estados Unidos. 478 p.

Zar, H. J. 1974. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall. Estados Unidos. 718 p.

XI. APENDICE 1

Distribución de la población

Los procedimientos utilizados para determinar la distribución de los individuos son:

1.-Distribución de Poisson

Empleando la distribución de Poisson como un modelo matemático para la dispersión azarosa de una población biológica, se puede inferir si un conjunto de datos observados se desvian de una distribución azarosa. Para tal prueba, el número medio no debe de exceder de 10 y preferiblemente ser menor que 5 (Brower y Zar, 1981)

En la tabla 1 se muestran los datos de un ejemplo. Se tabula $f(X)$, el número de cuadros que contienen X individuos. Entonces los valores de $p(X)$ (la proporción observada de cuadros teniendo X individuos) son calculados de la ecuación: $p(X) = f(X)/n$.

Una vez estimada la densidad media de la población con la ecuación de la distribución de Poisson: $P(X) = \frac{e^{-\lambda} \lambda^x}{x!}$, se puede utilizar el cómputo para cada $P(X)$, la probabilidad predicha de X individuos presentes por cuadrante si la distribución es al azar.

En el ejemplo tenemos una media de 1.2 individuos por cuadro y consultando una tabla de distribución de Poisson para una media de 1.2, se puede graficar los valores al azar predichos para $P(X)$ como se muestra en la figura 2. Los datos observados de $p(X)$ pueden graficarse en la misma gráfica para compararlos con los de la distribución de Poisson.

Datos observados y probabilidades esperadas para la distribución de Poisson con una media de 1.2 individuos por cuadrante.

número por cuadro X	frecuencia observada $f(X)$	probabilidad observada $p(X)$	Probabilidad esperada $P(X)$
0	27	0.27	0.301
1	39	0.39	0.361
2	22	0.22	0.217
3	11	0.11	0.087
4	1	0.01	0.026
5	0	0.00	0.006

En una distribución contagiosa hay una gran probabilidad de encontrar muchos individuos en pocos cuadrantes y en una distribución uniforme hay una alta probabilidad de encontrar pocos individuos en muchos cuadrantes. En base a esto y graficamente se puede determinar que tipo de distribución tiene una población. Entonces, si la gráfica de los valores de $p(X)$ observados es igual que la de los valores esperados de $P(X)$ de la distribución de Poisson, entonces se dice que la población presenta una distribución azarosa ($p(0) = P(0)$), si $p(0)$ es mayor que $P(0)$ entonces tiende a ser una población contagiosa y si $p(0)$ menor que $P(0)$ entonces la población esta distribuida uniformemente.

Por lo tanto al graficar los datos de la tabla 1 y como se observa en la figura, la población del ejemplo tiene una distribución espacial azarosa, con una ligera tendencia hacia la dispersión contagiosa.

2.-Razón varianza-media

Una población distribuida al azar tiene una razón de varianza media igual a 1, una población que esta distribuida uniformemente tiene una razón mucho menor a 1 y una población que presenta una distribución contagiosa tiene una razón mucho mayor a 1.

3.-Índice de Morisita

Este índice es calculado con la fórmula:
$$Id = \frac{\sum x^2 - N}{N}$$

Dónde n es el número de cuadros, N es el número total de individuos en todos los n cuadros y $\sum x^2$ es el cuadrado de los números de los individuos por cuadro, sumando todos los cuadros. Si la dispersión es al azar, entonces este índice es igual a 1. Si es perfectamente uniforme, es igual a cero y si es máximamente agregado es igual a n .

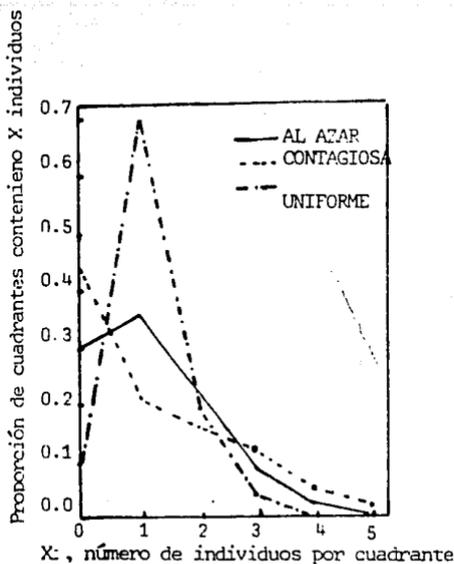
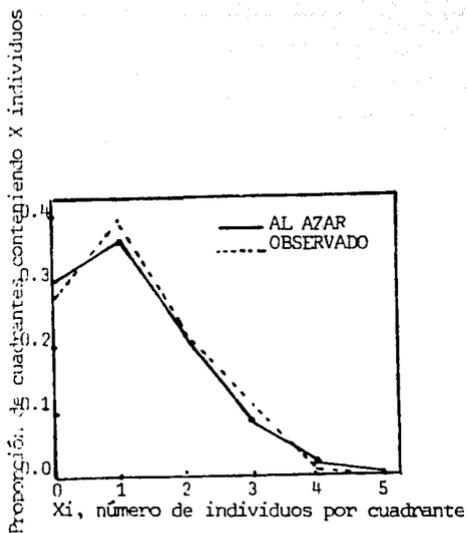


Figura A La gráfica de la izquierda muestra los datos de la tabla A que sirven como ejemplo para esta sección, a la derecha se muestran las probabilidades de ocurrencia de X_i (número de individuos), para las dispersiones cuando son al azar, contagiosa y tienden a la uniformidad ($m=1.2$).

XII. Apéndice 2.

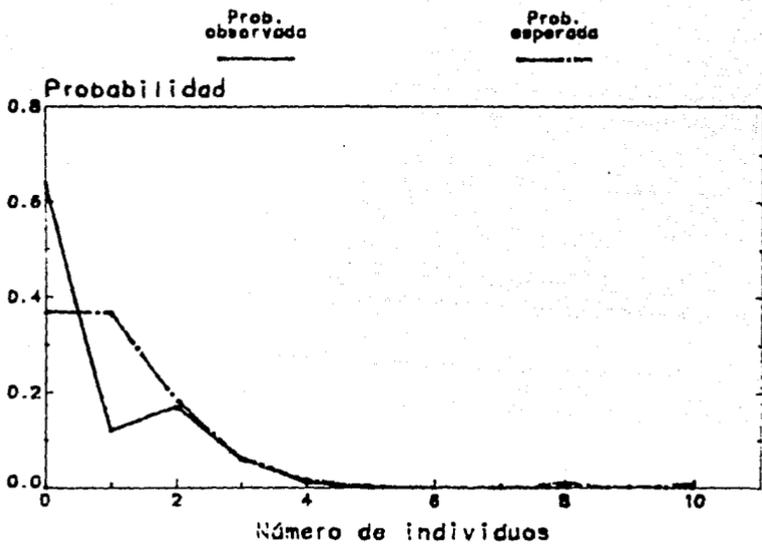


Figura A Gráfica de la probabilidad observada y esperada del número de individuos femeninos de Chamaedorea tepejilote en un cuadrante de 120 m². Los datos correspondientes a esta gráfica se encuentran en la tabla 1.

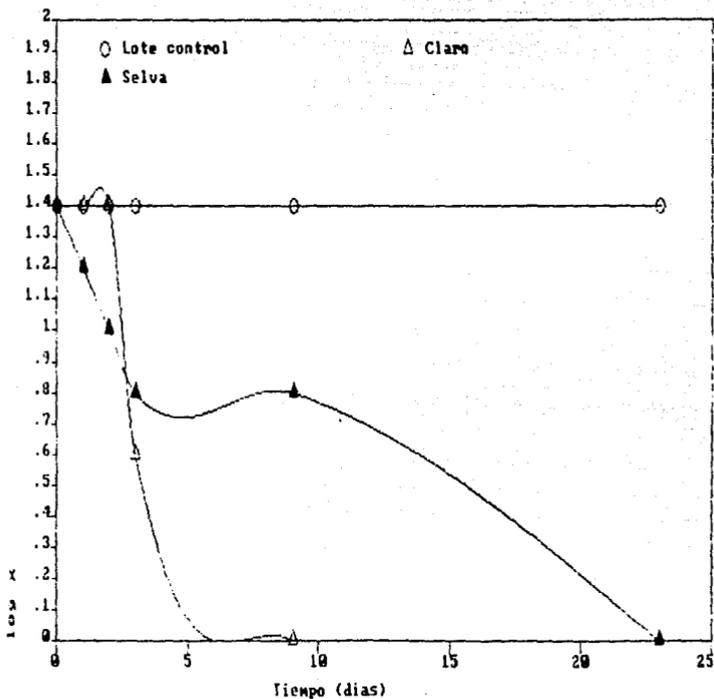


Figura B sobrevivencia de las semillas de Chamaedorea tepejilote en el suelo de un claro y en el suelo de la selva hasta su desaparición completa