

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LA
LLUVIA DE SEMILLAS DE GRUPOS DE ARBOLES EN
UNA SELVA HUMEDA DE MEXICO

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:

ALEJANDRA SOTO CASTRO

1992



INDICE

RESUMEN.....	1
CAPITULO I	
Introducción y objetivos.....	3
CAPITULO II	
ANTECEDENTES.....	8
1.Las selvas húmedas como mosaicos regenerativos.....	9
2.El mosaico de regeneración y evolución de historias de vida.....	10
3.Gremios de regeneración e hipótesis sobre la organización de la comunidad de árboles en las selvas húmedas.....	12
4.Factores que afectan la lluvia de semillas.....	14
Factores físicos y bióticos de la reproducción.....	14
4.2.Aspectos fenológicos de la lluvia de semillas y fructificación de los árboles tropicales.....	18
4.3.Variación interespecífica en los patrones temporales de la fenología de fructificación.....	19
5.Trabajos sobre lluvia de semillas en selvas.....	22
CAPITULO III	
MATERIALES Y METODOS.....	24
1.Descripción del área de estudio.....	26
2.Tipo de vegetación y estructura de la comunidad.....	26
3.Sitios de estudio y sistema experimental.....	28
4.Análisis de los datos.....	30
5.Pruebas de hipótesis.....	33
CAPITULO IV	
RESULTADOS.....	35
1.Estructura de la comunidad en la lluvia de semillas.....	36
2.Tamaño de las semillas.....	41
3.Vehículos potenciales de dispersión.....	43
4.Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas.....	43
5.Evaluación de la asignación de las especies a los gremios en función de los atributos de la lluvia de semillas.....	52
CAPITULO V	
DISCUSION.....	54
1.Estructura de la comunidad arbórea presente en la lluvia de semillas.....	55
2. Distribución espacial, abundancia y tamaño de las semillas.....	57
3.Distribución temporal de las semillas.....	63
4.Evaluación de los gremios.....	65
CAPITULO VI	
CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES.....	67
BIBLIOGRAFIA.....	73

RESUMEN

Se usaron atributos de la lluvia de semillas (abundancia, frecuencia espacial, frecuencia temporal, tamaño de las semillas, y vehículos potenciales de dispersión de semillas) de 69 especies arbóreas para evaluar la existencia de tres gremios regenerativos hipotéticos (*sensu* Martínez-Ramos, 1985) en la selva alta perennifolia de Los Tuxtlas, Veracruz. Las especies fueron asignadas a los gremios de: (P) "pioneros" (árboles con máximos períodos de vida < 40 años que dependen de manera estricta de los claros de la selva para regenerarse), (N) "nómadas" (árboles de larga vida que fructifican en el dosel superior, se establecen como plántulas en la sombra y se regeneran pulsantemente a través de claros del dosel), y (T) "tolerantes" (árboles de vida larga que se reproducen en el interior de la selva, no dependen de manera obligada de los claros para regenerarse).

Presumiblemente, los pioneros producen una abundante lluvia de semillas pequeñas que se disemina de una manera amplia en el espacio y en el tiempo. Estos atributos favorecen la colonización de los escasos claros recientes formados por la caída natural de árboles. Si bien se podría esperar que una amplia distribución espacial de las semillas represente también un premio regenerativo para los nómadas, es esperable también que las demandas energéticas que implica la sobrevivencia de las plántulas en la sombra hayan resultado (en términos evolutivos) en aumentos en el tamaño de la semilla (i.e. recursos maternos a las plántulas) a costa de una disminución en la abundancia y en la capacidad de dispersión de las mismas. En los "tolerantes" es esperable que la lluvia de semillas se caracterice por un bajo número de semillas grandes que no se dispersan notablemente y que dan lugar a plántulas robustas capaces de sobrevivir bajo las condiciones limitantes de recursos (lumínicos) del sotobosque. En el presente trabajo se probó la expectativa de que las especies pioneras poseen abundantes lluvias de semillas que ingresan al suelo con una amplia distribución espacial y temporal mientras que las especies asignadas como tolerantes deberían mostrar lluvias de semillas con los atributos contrarios; debido a la dependencia parcial de los nómadas a los claros, se propuso que las especies asignadas a este grupo deberían mostrar valores intermedios de abundancia y amplitud de distribución espacial de las semillas.

El estudio se llevó a cabo en un área de 4 hectáreas y durante el lapso de un año (junio-1988 a mayo-1989). Se colocaron 60 trampas de semillas, con un área de 1 m² cada una, distribuidas al azar en cinco sitios con el dosel cerrado de la selva presente en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Veracruz. Estos sitios representaron distintas fases de construcción y madurez del ciclo de regeneración de la selva. El material que cayó en las trampas se colectó mensualmente y todas las semillas mayores de 1.5 mm fueron contadas y determinadas hasta el nivel de especie. Se analizó la distribución espacial y temporal de la lluvia de semillas de 69 especies arbóreas de la selva alta perennifolia. El análisis por especie incluyó las siguientes variables: i) abundancia, ii) frecuencia espacial iii) frecuencia temporal, iv) tamaño promedio de las semillas y iv) vehículos potenciales de dispersión. Las especies fueron asignadas a los grupos de pioneros, nómadas y tolerantes con base en la clasificación de Martínez-Ramos (1985).

Las especies pioneras (N = 7) mostraron una distribución espacial y una abundancia de semillas significativamente mayores que los otros dos grupos. Las especies tolerantes (N = 22) presentaron los niveles más bajos de abundancia y frecuencia espacial de semillas. El grupo de árboles nómadas (N = 40) se mantuvieron en niveles intermedios para estas dos variables. El tamaño de las semillas difirió significativamente entre los grupos. Los árboles nómadas y tolerantes no difirieron significativamente y mostraron los tamaños mayores, mientras que los árboles pioneros presentaron semillas significativamente más pequeñas. Tanto en el gremio de pioneros como en el de nómadas, existió una notable variación interespecífica en los atributos de las diásporas que sugieren varios vehículos de dispersión de las semillas. Por el contrario, la mayoría de las especies tolerantes mostraron diásporas cuyos atributos sugieren dispersión por aves. El grupo de árboles pioneros presentó una lluvia de semillas extendida a través del año. Los grupos de árboles nómadas y tolerantes fueron notablemente más estacionales.

Un análisis multivariado de funciones canónicas por discriminantes mostró que la asignación de las especies a los grupos, con base en los atributos de la lluvia de semillas analizados es válida en un 62.32%, con una mejor clasificación para el grupo de árboles pioneros (100%). No obstante, existió una fuerte sobreposición de los patrones entre especies pertenecientes a diferentes grupos. Los resultados del presente estudio muestran que a nivel de la lluvia de semillas es posible distinguir al grupo de árboles pioneros de los dos restantes pero la definición de los grupos nómadas y tolerantes es en todo caso muy difusa. Estos resultados se discuten en el contexto de la teoría de evolución de historias de vida y de algunas hipótesis de organización de las comunidades tropicales.

I. INTRODUCCION Y OBJETIVOS

En las selvas altas perennifolias (Miranda y Hernández, 1967) o "tropical rain forests" (Richards, 1957) - llamadas de aquí en adelante selvas húmedas - existe una alta diversidad de especies, que supera a la de otros bosques de la Tierra. Dirzo y Miranda (1991) sugieren que no menos de la mitad de las especies que existen en el planeta habitan en las selvas húmedas. Sin embargo, en la actualidad estos bosques están siendo eliminados aceleradamente. Lonly (en Guppy, 1984), con base en datos acumulados durante largo tiempo por la FAO, reporta que cada año se destruyen 157,000 Km² de bosques tropicales en el mundo. En el caso de la selva localizada en las faldas del volcán San Martín Tuxtla, en la región de Los Tuxtlas, hacia el sureste del estado de Veracruz, la deforestación ha alcanzado una tasa anual del 4% (Dirzo, 1991). Debido a este problema surge, por un lado, la urgente necesidad de obtener conocimientos acerca de los mecanismos ecológicos naturales que mantienen la diversidad de especies en las selvas húmedas. Por otro lado, es importante que este conocimiento fomente el uso de los recursos naturales sin que ocurra una pérdida irreversible de la diversidad. Finalmente, es deseable que los estudios aporten conocimientos que permitan la regeneración de selvas a corto plazo en áreas deforestadas y disponibles a la forestación (Guppy, 1984).

La regeneración natural de los árboles en las selvas húmedas ocurre en gran medida asociada a la aparición de claros en el dosel (Martínez-Ramos, 1985; Whitmore, 1978, 1989). Dependiendo del tamaño del claro, la regeneración puede ocurrir a través de: i) el crecimiento lateral de los árboles alrededor del claro (i.e. claros pequeños formados por caída de ramas), ii) el crecimiento de plántulas y árboles jóvenes (conjunto de plantas conocido como regeneración de avance; Martínez-Ramos, 1991) que se encontraban ya establecidos al momento de abrirse el claro tras la caída de un árbol, y/o iii) a través de la llegada de semillas nuevas en claros de gran tamaño (p.ej. aquellos formados por la caída de varios árboles), lugares donde la regeneración de avance sufre serios daños (Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1985, 1991; Whitmore, 1978, 1989).

Se ha sugerido que en las selvas húmedas las especies de árboles poseen diferencias en su historia de vida (dispersión, germinación, establecimiento, sobrevivencia, crecimiento y

reproducción) que les permiten coexistir bajo ambientes que son heterogéneos (Grubb, 1977; Clark y Clark, 1987). Por otro lado, se ha propuesto que existen grupos o gremios de especies de árboles (sensu Root, 1967; en Simberloff y Dayan, 1992) que han convergido en la evolución de sus atributos vitales como respuesta al contexto ambiental producido por la dinámica de formación de claros en el dosel y la regeneración natural subsecuente (Martínez-Ramos 1985; Martínez-Ramos et. al., 1989; Whitmore, 1984, 1989). En particular, se ha clasificado a los árboles en grupos que aparentemente difieren en su capacidad de regenerarse en los sitios cerrados o abiertos de la selva. Los árboles pioneros germinan y completan su ciclo de vida sólo en los claros mientras que los árboles persistentes, climax, primarios o no-pioneros se regeneran bajo la sombra (Whitmore, 1989). Es una cuestión abierta el grado con que tal convergencia ha ocurrido entre especies de una o diferentes selvas (Martínez-Ramos y Samper, Ms).

Con base en un análisis demográfico de las historias de vida, Martínez-Ramos (1985) propuso una clasificación de las especies arbóreas de selva húmeda en tres grupos generales. El gremio de "pioneros" se definió como el conjunto de árboles de corta vida (< 40 años) que sólo se regeneran en los claros de la selva formados por la caída natural de árboles. Debido a que estas áreas de la selva son poco frecuentes en el espacio y en el tiempo (Martínez-Ramos et. al., 1988a,b), se espera que los pioneros muestren una profusa y amplia diseminación espacial y temporal de sus semillas. Una producción abundante de semillas pequeñas (es decir, de bajo capital materno) dispersadas por múltiples vehículos de dispersión debe favorecer el proceso de colonización de los claros. El gremio de "nómadas" se definió como el conjunto de árboles con ciclos de vida largos (más de cien años) que alcanzan el dosel más alto de la selva (> 30 m de altura). Presumiblemente, los nómadas germinan y se establecen en la sombra pero requieren aperturas del dosel para alcanzar el estadio reproductivo. Por lo tanto, podría esperarse que una amplia dispersión de las semillas represente también un premio regenerativo para las especies nómadas. Sin embargo, las demandas energéticas que implica la sobrevivencia de las plántulas en la sombra pueden haber determinado aumentos en el tamaño de la semilla (i.e. recursos maternos disponibles en los cotiledones) a costa de una disminución en la cantidad de semillas producidas

y una reducción en la capacidad de dispersión de las mismas. Finalmente, el gremio de "tolerantes" se definió como el conjunto de árboles de vida larga que completan todo su ciclo de vida en el interior de la selva. Dado que los tolerantes no dependen de los claros de manera obligada para regenerarse, es esperable que la lluvia de semillas se caracterice por un bajo número de semillas grandes que no se dispersan notablemente; las semillas grandes dan lugar a plántulas robustas que son capaces de sobrevivir bajo las condiciones limitantes de recursos (lumínicos) del sotobosque.

Dentro del contexto anterior, el objetivo central del presente estudio fué el de evaluar la idea de la existencia de los tres gremios regenerativos (pioneros, nómadas y tolerantes) hipotéticos a través del análisis de atributos asociados con la lluvia de semillas (tipo de diáspora de dispersión, el tamaño de las semillas y la distribución espacial y temporal de las semillas). Se evaluó la expectativa de que las especies pioneras poseen abundantes lluvias de semillas que ingresan al suelo con una amplia distribución espacial y temporal mientras que las especies asignadas como tolerantes deberían mostrar lluvias de semillas con los atributos contrarios; debido a la dependencia parcial de los nómadas a los claros, se propuso que las especies asignadas a este grupo deberían mostrar valores intermedios de abundancia y dispersión de semillas. La hipótesis de trabajo evaluó si los atributos de la lluvia de semillas de las especies es más parecida dentro que entre los gremios propuestos. Se plantearon además las siguientes preguntas: ¿distintos atributos de la lluvia de semillas difieren en su utilidad como presumibles indicadores de los gremios? ¿qué grado de convergencia existe entre las especies que conforman a los supuesto gremios en relación con agentes de dispersión sugeridos por las características de las diásporas (fruto ó semilla) de dispersión? ¿los atributos de la lluvia de semillas definen de manera difusa o discreta a los gremios propuestos? Los resultados se usaron para discutir posibles mecanismos que intervienen en la evolución convergente (o divergente) de las historias de vida de las especies de árboles en el contexto de la dinámica de regeneración natural de selvas.

En particular, en el presente estudio se abordaron los siguientes objetivos:

1. Describir la composición y estructura de la comunidad presente en la lluvia anual de semillas de árboles registrada en sitios con el dosel cerrado de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz.
2. Cuantificar patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de las especies asignadas a priori en tres gremios regenerativos hipotéticos.
3. Evaluar si los atributos observados en estos patrones pueden ser importantes en la diferenciación de gremios de regeneración dentro de la comunidad de árboles.

Finalmente, el presente trabajo incluye una sección de antecedentes que provee una revisión de literatura de aspectos ecológicos relacionados con la dinámica de regeneración natural de las selvas húmedas, los gremios de regeneración, la organización de las comunidades de árboles y la lluvia de semillas en selvas húmedas. Tal revisión se pensó como un marco conceptual a la investigación aquí reportada.

II. ANTECEDENTES

"

·
·

1. Las selvas húmedas como mosaicos regenerativos.

Todas las selvas húmedas (y bosques en general) se encuentran sujetas a perturbaciones por la caída de ramas y árboles. Estas perturbaciones dan lugar a claros en el dosel y a un mosaico de fases sucesionales que se intercambian en espacio y tiempo (Martínez-Ramos, 1985; Brokaw, 1985). Se ha definido a los claros como "aperturas en el dosel del bosque cuya proyección vertical descende hasta dos metros ó menos por encima del suelo" (Brokaw, 1982). La aparición de un claro implica la aparición de recursos (p.ej. lumínicos, nutrientes, espacio) para las plantas (Chazdon y Fetcher, 1984; Denslow y Vitusek, 1988; Bazzaz, 1991). Whitmore (1978) propuso un modelo conceptual para describir el proceso de sucesión cíclica que ocurre en el mosaico de regeneración de una selva húmeda. Este modelo fué denominado "ciclo de crecimiento del bosque" e incluye tres fases: i) fase de claro, corresponde a sitios en los que recién ha ocurrido la perturbación y en los cuales se pueden encontrar primordialmente plántulas y árboles jóvenes (o brinzales), ii) fase de construcción, corresponde a sitios en los que los árboles se han establecido como juveniles y crecen rápidamente; la productividad primaria promedio en estos sitios alcanza los valores más altos de la selva, y iii) fase madura, corresponde a sitios en los que los árboles han alcanzado el estado maduro y expresan un crecimiento mínimo.

Dependiendo del tamaño del claro que se ha formado, los elementos de regeneración incluyen desde semillas a rebrotes de los troncos y brazos rotos de los árboles sobrevivientes dentro y alrededor del claro (Bazzaz, 1984). Si el claro es pequeño, (p.ej. aquellos que aparecen con la caída de un sólo árbol), la regeneración ocurre a partir de plántulas que se establecieron en el sotobosque antes de la formación del claro. Si el claro es de mayor tamaño (p.ej. aquellos formados con la caída de varios árboles en un mismo sitio) la abundancia de espacio y otros recursos propician el desarrollo de especies heliófilas que se regeneran a partir de semillas latentes y/o a través de las semillas recién dispersadas al claro. Whitmore (*op. cit.*) denominó "tolerantes", "climax" o no-pioneras al primer grupo de especies que se regeneran a través de la regeneración de avance y como "pioneras" a aquéllas que llevan a cabo la regeneración a través del banco de semillas.

Whitmore (1978) considera que en un gran claro pueden crecer árboles de ambos grupos haciendo que la composición de especies en ese parche sea rica (ver también Martínez-Ramos, 1985; Brokaw y , 1989). Las especies pioneras crecen rápidamente alcanzado el dosel en pocos años (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). Posteriormente, los pioneros son reemplazados por especies de lento crecimiento y mayor longevidad. A este proceso de reemplazamiento de especies lo denominó "mosaico cambiante en estado estacionario", pues el paisaje global parece no cambiar en composición, mientras que los diferentes parches están cambiando su estructura y composición de especies de manera continua (ver también Aubreville, 1937, en Richards, 1957 y Brokaw 1989)

2. El mosaico de regeneración y evolución de historias de vida.

Se ha propuesto que el proceso de formación de claros ha jugado un papel importante en la evolución de las características de historia de vida que observamos en las poblaciones de árboles de las selvas húmedas (Bazzaz, 1984). Algunas hipótesis sugieren que existen especies de árboles que poseen historias de vida (germinación, establecimiento, edad o tamaño a la primera reproducción, tasas de sobrevivencia, crecimiento y fecundidad) convergentes que posiblemente representan soluciones adaptativas similares a las exigencias ambientales promovidas por la dinámica de formación de claros (Martínez-Ramos, 1985). Estos grupos o gremios (sensu Root, en Simberloff y Dayan, 1991) se reconocen como conjuntos de especies que explotan recursos comunes de una forma semejante e independiente del parentesco filogenético. El reconocimiento de gremios ecológicos permite el análisis de la estructura y dinámica de las comunidades sin necesidad de usar a las especies como la entidad ecológica fundamental de estudio (que en muchas situaciones ecológicas no lo es; ver Harper, 1982; Wayne y Bazzaz, 1992).

Los gremios de árboles fueron concebidos como grupos de especies que poseen propiedades regenerativas semejantes asociadas al ambiente heterogéneo de la selva. Swaine y Whitmore (1988) y Whitmore (1989) definieron dos gremios de árboles: "demandantes de luz" o

"pioneros" y "climax" o "no-pioneros" por su capacidad de germinar y establecerse en claros o en sombra, respectivamente.

Los árboles pionero maduran y alcanzan el dosel rápidamente. Esto se debe a una elongación rápida del tronco, obtenida a través de una elevada tasa de ganancia de carbono y la producción de tejidos de sostén de bajo costo energético (Bazzaz, 1991). Se ha propuesto que los árboles pioneros poseen vidas cortas, edades tempranas de reproducción, gran producción de semillas pequeñas (con pocos recursos maternos por semilla) y amplia dispersión (Vázquez-Yanes, 1980; Whitmore, 1989). Los árboles climax, presumiblemente, no requieren de claros para regenerarse, tienen un crecimiento lento y su longevidad es prolongada. Producen pocas semillas con alto contenido de recursos maternos que son capaces de germinar y establecerse en el sotobosque (Whitmore, 1989).

Martínez-Ramos (1985) propuso una división de este último grupo en árboles "nómadas" como aquéllos que ocupan el dosel superior al alcanzar el estado reproductivo, y como "tolerantes" a aquéllas que se regeneran y reproducen en el sotobosque. Los gremios se propusieron tomando en cuenta atributos demográficos de los árboles que parecen ser relevantes a su capacidad de regeneración en alguno o varios de los parches ambientales que se generan con la dinámica de apertura y cierre de claros en el dosel.

Clark y Clark (1987) hicieron una revisión de las ideas y evidencias acerca de los gremios de árboles de selvas húmedas. De su revisión es evidente que existe laxitud en la definición de los gremios. Claramente existen problemas para i) establecer criterios claros que permitan elaborar hipótesis acerca del reconocimiento de los gremios y que se puedan poner a prueba y ii) para asignar a las especies en alguno de los gremios siguiendo los criterios de clasificación que hasta ahora se han establecido (Martínez-Ramos et al., 1989). Estos problemas se reflejan en la existencia de más de una clasificación de los gremios. Por ejemplo, además de los grupos de Whitmore (1989) y Martínez-Ramos (1985) existen otros más (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de cuatro gremios regenerativos, y sus equivalentes propuestos por otros autores, de acuerdo a Viana y Samper (no publicado).

Gremio	Equivalencia en clasificaciones previas	Fuente
Demandantes de luz	Intolerantes	Richards, 1957
	Nómadas	van Steenis, 1958
	Intolerantes a la sombra	Hartshorn, 1980
	Pioneros	Martínez-Ramos, 1985
	Pioneros	Hutchinson, 1987
	Pioneros	Swaine y Whitmore, 1988
	Especialistas de claros grandes Obligados a claros grandes	Denslow, 1980 Bazzaz y Picket, 1980
Oportunistas de claros	Persistentes en sombra	Richards, 1957
	Oportunistas de claros	Lebron, 1979
	Climax	Swaine y Whitmore, 1988
	Nómadas	Martínez-Ramos, 1985
	Especialistas de claros chicos	Denslow, 1980
	Especies de claros pequeños	Bazzaz y Picket, 1980
Tolerantes a la sombra	Persistentes en la sombra	Richards, 1957
	Tolerantes a la sombra	Hartshorn, 1980
	Especies tolerantes	Martínez-Ramos, 1985
	Climax	Swaine y Whitmore, 1988
	Especialistas del sotobosque	Denslow, 1988
	Especies de claros pequeños	Bazzaz y Picket, 1980

3. Gremios de regeneración e hipótesis sobre la organización de la comunidad de árboles en las selvas húmedas.

¿Qué relación mantienen los grupos de árboles entre sí, y qué procesos ecológicos y evolutivos pueden estar operando en su origen y coexistencia? Las hipótesis de "equilibrio" propuestas para explicar la coexistencia de especies reconocen como interacción biótica fundamental en dicha coexistencia a la competencia (Grubb, 1977; Chesson y Case 1986; Dyer 1990). Según este contexto, el azar, las perturbaciones o la historia, no tienen relevancia como fuerzas organizadoras de la comunidad. Esta es la llamada teoría clásica de competencia para explicar la manera en que se estructuran las comunidades. (Chesson y Case, 1986). Otras versiones de esta teoría explican la coexistencia de especies competitivamente equivalentes introduciendo modificaciones al modelo original. Estas modificaciones incluyen el efecto de ambientes temporalmente fluctuantes, la similitud limitante (coexistencia de dos o más especies gracias a que son disímiles en el uso de los recursos limitantes), enemigos naturales (depredadores, patógenos, herbívoros) y la heterogeneidad ambiental (ver revisión en Chesson y Case, 1986).

Bajo la hipótesis clásica de competencia, es esperable que las comunidades de árboles de las selvas húmedas se encuentren estructuradas muy finamente en la comunidad, cada una de las

especies explotando nichos distintos (Grubb, 1977). En este caso la tendencia a la aparición de gremios regenerativos sería poco probable. Lo que se esperaría es un continuo de especies que se reparten finamente los recursos disponibles en el sistema de manera que el mantenimiento de la diversidad de especies sería el resultado de que la competencia intraspecífica supera aquella dable entre especies.

Existen también hipótesis de no-equilibrio para explicar el mantenimiento de la diversidad. Las ideas desarrolladas por Hubbell y Foster (1986) proponen que las comunidades de árboles de las selvas húmedas se encuentran en un proceso continuo de reemplazo de especies de manera que el número de especies en un área del bosque resulta del balance entre las tasas locales de inmigración y extinción, dirigidas en gran medida por procesos denso-independientes. Bajo este escenario, se ha propuesto que los gremios regenerativos de árboles han sido el resultado evolutivo de incertidumbre espacial, temporal y genética (Hubbell y Foster, 1986). Presumiblemente, tal incertidumbre ha conducido a la aparición de respuestas regenerativas generalistas a las condiciones cambiantes del medio, es decir, los gremios pueden ser el resultado de una "generalización convergente" de respuestas al medio. Tal incertidumbre fué sospechada por estos autores al evaluar el vecindario de 98 especies de árboles de la Isla Barro Colorado, Panamá (Hubbell y Foster, 1986). En promedio, dos individuos adultos de la misma especie comparten únicamente el 30% de similitud florística en su vecindario inmediato. Esto significa que las diferentes especies de árboles están sujetas a una alta impredecibilidad espacial del vecindario de árboles potencialmente interactuantes. Además, en la medida que los árboles crecen en tamaño interactúan con distintos competidores en el tiempo, ésto es la incertidumbre temporal de un árbol en desarrollo. La variabilidad genética presente en las poblaciones de árboles hace poco probable que existan dos individuos de una especie dentro de la comunidad que compartan un vecindario, condiciones ambientales y capacidad de respuesta similares (Hubbell y Foster, 1986). Bajo esta situación, los factores que promueven la coexistencia de los grupos de árboles son el azar, las perturbaciones y la historia. Las poblaciones están sujetas al control numérico ejercido por factores denso-independientes y probablemente a una coevolución difusa entre ellas.

Como resultado de dicha coevolución se esperarían fuertes convergencias de historia de vida entre las especies (Hubbell y Foster, 1986).

4. Factores que afectan la lluvia de semillas.

4.1. Factores físicos y bióticos de la reproducción.

El destino demográfico de las semillas depende de varios factores que actúan antes, durante y después de la dispersión (Fenner, 1985). Se reconocen como factores que actúan antes de la dispersión a todos aquellos que afectan la formación del óvulo y su conversión en semilla hasta la apertura del fruto. El óvulo representa un estadio de elevada mortalidad dentro del ciclo de vida de las plantas. El fracaso de la transición óvulo-semilla puede deberse a cuatro causas: i) fallas en la polinización de los óvulos, ii) abortición de los óvulos fecundados por falta de recursos, iii) depredación y iv) fallas en el desarrollo de las semillas por defectos genéticos (Fenner, 1985)

Algunas fallas en la polinización se asocian con una baja abundancia de los polinizadores, o bien por una ineficiencia en la polinización. Ambos eventos pueden redundar en altos porcentajes de autopolinización y para algunas plantas la autopolinización representan la causa principal de abortición de flores y de frutos inmaduros (Fenner, 1985). Cuando la polinización no es limitante, algunas poblaciones de plantas sincronizan la producción de flores favoreciendo el recambio de material genético entre diferentes plantas (Fenner, 1985). En otros casos, cuando el agente polinizador es escaso, y es compartido por varias especies de plantas, puede encontrarse una fuerte floración asincrónica entre las las especies (p. ej. Stiles, 1977). Como una posible consecuencia de tal asincronía, en una comunidad pueden ocurrir conjuntos de especies que presentan patrones de floración secuenciada (Fenner, 1985).

En otras ocasiones, aún cuando se asegura una polinización eficiente, la planta progenitora puede abortar flores dependiendo de la cantidad de recursos disponibles para la maduración de las semillas y frutos (Fenner 1985). Al parecer, los frutos de desarrollo temprano

y crecimiento vigoroso tienen mayor probabilidad de llegar a la maduración. Esto sugiere que una planta materna asigna una cantidad finita de recursos a la reproducción de manera que los frutos (y semillas) que empiezan su desarrollo temprano asimilan más de estos recursos que los frutos de aparición tardía (Fenner, 1985).

La depredación de semillas antes de la dispersión puede afectar la dinámica de una población de plantas si disminuye el tamaño poblacional por debajo de aquel que puede generar una regulación denso-dependiente de la población en etapas posteriores del ciclo de vida (Harper, 1977). Una estrategia que las plantas parecen usar para escapar a depredadores de semillas es la fructificación sincronizada con el resto de la población. Una abundancia de semillas puede saciar a los depredadores sin que se agoten los frutos en desarrollo (Fenner, 1985). Alternando los períodos de fructificación masiva con largos períodos no-reproductivos se puede provocar una disminución de los números poblacionales del depredador, de manera que al siguiente evento reproductivo una elevada proporción de la población de semillas escapan a la depredación (Janzen, 1969; Silvertown, 1980). Individuos que fructifican fuera de la época de reproducción pueden ser seleccionados en contra debido a que quedan expuestos a una mayor probabilidad de depredación por no haber disponibilidad de muchas semillas para el depredador. La sincronización en la fructificación puede ser una respuesta genéticamente determinada a algún cambio en el medio ambiente. Aún más, se ha discutido que el mecanismo de saciación puede ser compartido por varias especies que fructifican simultáneamente en la comunidad (Janzen, 1969 y Fenner, 1985).

La dispersión de semillas representa para la planta un evento muy importante, pues no todos los microhabitats dentro de la comunidad son adecuados para la germinación y el establecimiento. En este sentido, Harper (1977) ha definido los "sitios seguros" ("safe sites") como aquéllos en los que una planta puede germinar y establecerse. Los sitios seguros varían de una especie a otra y aún de una población a otra (Fenner, 1985). En este sentido, se ha propuesto que los diferentes patrones de dispersión que encontramos en las plantas pueden ser el resultado de la selección natural de características en la fenología y atributos de las semillas que

aumentan la probabilidad de arriar a sitios seguros. Green (1983), propuso un modelo de dispersión que sugiere que el número de sitios seguros aumenta linealmente con el área de dispersión. Según este modelo, para una especie que posee abundantes sitios seguros (por ejemplo, una especie que es tolerante a la sombra) una dispersión amplia no es importante. Por el contrario, para especies con escasos sitios seguros (por ejemplo una demandante de claros), esta probabilidad aumenta dispersándose largas distancias.

Los vehículos de dispersión que "utilizan" las plantas pueden ser muy variados. Los vehículos más frecuentes en las selvas húmedas son los frugívoros (zoocoria) que ingieren o rejurgitan las semillas, el viento (anemocoria), la balocoria (dispersión por explosión) y la barocoria (dispersión por gravedad) (Terborgh, 1991; Ibarra y Oyama, 1992). Al parecer, los vehículos de dispersión que pueden utilizar los árboles en las selvas húmedas se asocian a su forma de vida y estrato que ocupan en el dosel. Así, es frecuente encontrar que la zoocoria es más importante en los estratos bajos y la anemocoria sólo se presenta en especies emergentes y del dosel (Fenner, 1985; Morellato, P. com. pers.). La anemocoria es muy frecuente en las lianas, que fructifican sobre las copas de los árboles del dosel (Ibarra *et. al.*, 1991).

Muchas especies de las selvas producen frutos carnosos y/o semillas ariladas, atributos que sugieren una dispersión por animales frugívoros. La endozocoria se refiere a la ingestión de los frutos, de manera que las semillas pasan por el tracto digestivo de sus dispersores. El tiempo que permanecen las semillas en el intestino del dispersor puede determinar la probabilidad de dispersión, pero también el riesgo de sufrir daño por los procesos digestivos del animal (Terborgh, 1991). Como una excreta del dispersor puede poseer muchas semillas, es probable que ocurran procesos de competencia entre las plántulas que emergen de grupos aglutinados de semillas en las heces fecales (Loisselle, 1990). Tal situación podría no ocurrir con las semillas que son regutitadas ó que son dispersadas por medios abióticos.

Algunos depredadores de semillas pueden actuar como dispersores. Gauthier-Hion (1990) ha definido a los frugívoros dispersores de semillas como aquellos que consumen la pulpa de los frutos, mientras que los depredadores son aquéllos que consumen las semillas. Sin

embargo, se reconoce que algunos animales funcionan como depredadores/dispersores cuando digieren sólo una parte de las semillas ó bien cuando almacenan en madrigeras una gran cantidad de semillas. Tal situación se ha reportado para semillas que son consumidas por roedores y hormigas (Howe and Smallwood, 1982; Smythe, 1990). Se puede decir que las semillas han sido dispersadas secundariamente si sobreviven a la depredación y tienen la capacidad de germinar en los sitios donde han sido dejadas (Stiles, 1989; Fenner, 1985 y Gauthier-Hion, 1990).

Janzen (1970) y Connell (1971) propusieron que la dispersión juega un papel muy importante en el escape a la depredación de parásitos y/o granívoros hospedero-específicos que actúan con mayor intensidad en las cercanías del árbol progenitos debido a su respuesta densodependiente o distancia-dependiente. El número de semillas producido, la distancia que alcanza la sombra de semillas que se dispersan, la densidad con que se distribuyen las semillas dispersadas y la probabilidad con que éstas son detectadas por los depredadores, pueden ser variables muy importantes en las probabilidades de reclutamiento de las plantas (Clark y Clark, 1984). Howe y Smallwood (1982) propusieron tres hipótesis para explicar las ventajas de la dispersión de semillas en términos de la planta: i) la "hipótesis del escape", comprende las ideas propuestas por Janzen (1970) y Connell (1971), propone que la dispersión disminuye la mortalidad de semillas y plántulas que ocurre cerca del progenitor, ii) la "hipótesis de colonización" propone que la dispersión confiere a las plantas la capacidad de alcanzar sitios efímeros de elevada calidad de recursos, y iii) la "hipótesis de la dispersión dirigida" propone que la dispersión ocurre como un medio de alcanzar microhabitats de establecimiento muy específicos asociados con los sitios de anidación de los dispersores (Howe y Smallwood, 1982). La revisión de la literatura parece apoyar las hipótesis propuestas de manera que la dispersión parece conferir una o varias de las ventajas (escape a depredadores, capacidad de colonización y dispersión dirigida) para las poblaciones de plantas (Howe y Smallwood, 1982).

Como conclusión de la revisión llevada a cabo en esta sección se puede decir que la lluvia de semillas se encuentra determinada por un complejo de factores interrelacionados entre los

cuáles la actividad de los polinizadores, las tasas de desarrollo de los frutos y semillas, la actividad de los agentes dispersores, el comportamiento de los depredadores de semillas, los requerimientos abióticos para la germinación y la asignación de recursos a las actividades reproductivas son algunos de ellos (Janzen, 1978). Finalmente, se puede decir que la lluvia de semillas es resultado de los procesos que afectan la dispersión de las semillas que han ocurrido desde el momento de la fructificación de los árboles; la dispersión ocurre de manera bi-dimensional (Harper, 1977) pues tiene una disposición espacial, que es resultado directo del traslado primario de la semilla de la planta madre a otro sitio, y una disposición temporal, que es resultado de las épocas de producción de los frutos y del retraso que pueden experimentar antes del llegar al suelo cuando quedan atrapadas en el dosel del bosque (Smythe, 1970).

4.2. Aspectos fenológicos de la lluvia de semillas y fructificación de los árboles tropicales.

Terborgh (1990) distinguió tres hipótesis sobre las causas evolutivas que determinan la fenología de fructificación de los árboles de selva húmeda. La primera es la llamada "hipótesis de evasión de la competencia" (Snow, 1966) y propone que especies simpátricas que comparten los mismos dispersores divergieron en sus fenologías de fructificación como un supuesto resultado de una competencia por dispersores. La segunda, denominada "hipótesis de saciación de los depredadores", propone que las plantas que sacían a los depredadores de semillas propiciando que una proporción de las semillas escape a la depredación a través de fenologías sincronizadas de fructificación masiva. Por último, la "hipótesis de tiempo óptimo de apertura" propone que los periodos de maduración de los frutos fueron determinados por factores climáticos. Por ejemplo, en el periodo de secas existe una fructificación sincrónica de las especies que producen frutos dehiscentes (Terborgh, 1990). Los datos encontrados por algunos autores en Gabón y en Borneo, Africa (Gauthier-Hion, 1990 y Terborgh, 1990), muestran que las últimas dos hipótesis pueden apoyarse por los datos de campo. La hipótesis de Snow es difícil de demostrar y de acuerdo a los datos disponibles las plantas no se comportan según lo esperado por la hipótesis.

Por lo tanto, Terborgh (1990) propone que la competencia por dispersores puede ser un factor débil en determinar la fenología de producción de los frutos.

4.3. Variación interespecífica en los patrones temporales de la fenología de fructificación.

Una clasificación de los patrones fenológicos que pueden presentar en los árboles tropicales, con base en los trabajos de Janzen (1978) y de Newstrom *et. al.* (1990), se muestra en la figura 1. A continuación se describen algunos de ellos.

a) Patrones estacionales.

Fenología bimodal. La fructificación ocurre dos veces en el año dependiendo de la estacionalidad climática, puede ser en los periodos de secas o de lluvias. Este patrón se asocia con el tipo de diáspora que presentan las especies y la rapidez con que maduran los frutos. Así, por ejemplo, las especies que presentan balocoria, es muy probable que fructifiquen poco antes o durante los periodos de secas en el año.

Fenología anual. La fructificación ocurre una vez en todo el año y puede ser masiva, en ocasiones altamente sincronizada o bien extendida en un largo periodo del año. La fructificación masiva y sincronizada ocurre en ocasiones como un mecanismo de saciación de los depredadores (Janzen, 1970). Se ha propuesto que los agentes de dispersión de las plantas que poseen este tipo de fenología son frugívoros generalistas que consumen los frutos de especies que invierten gran cantidad de recursos maternos en sus propágulos. La fructificación extendida en el año resulta de una asincronía entre los individuos de la población. Este patrón es común en plantas que producen semillas pequeñas que generalmente no se destruyen en el intestino de los animales que comen sus frutos, es decir, que no sufren tasas considerables de depredación predispersión. Coinciden con estas características especies que han sido denominadas como pioneras por sus atributos vitales. La dispersión de semillas de este tipo de plantas parece corresponder con la

"hipótesis de colonización" en donde las probabilidades de llegar a un sitio óptimo para la germinación dependen de la distancia de dispersión (Platt y Hermann, 1986).

Fenología bi-anual. La fructificación ocurre cada dos años y puede resultar de una fructificación sincrónica entre los individuos de una población. Es posible que este patrón sea el resultado de un fenómeno pulsar de asignación de recursos a la reproducción. Una asignación elevada de recursos maternos a la producción de frutos y semillas debe ser seguida de un periodo de re-abastecimiento de recursos antes del siguiente evento reproductivo (Silvertown, 1980).

Fructificación supra-anual. Las especies que fructifican con un espaciamiento de 3 años o más parecen haber tenido una evolución de sus programas de fructificación asociada con fuertes presiones de depredación de semillas sin provocar a su vez la extinción de sus dispersores generalistas (Janzen, 1970). Una explicación alternativa a este comportamiento es que cada evento reproductivo implica un gasto energético que sólo es recuperado después de varios años (Silvertown, 1980).

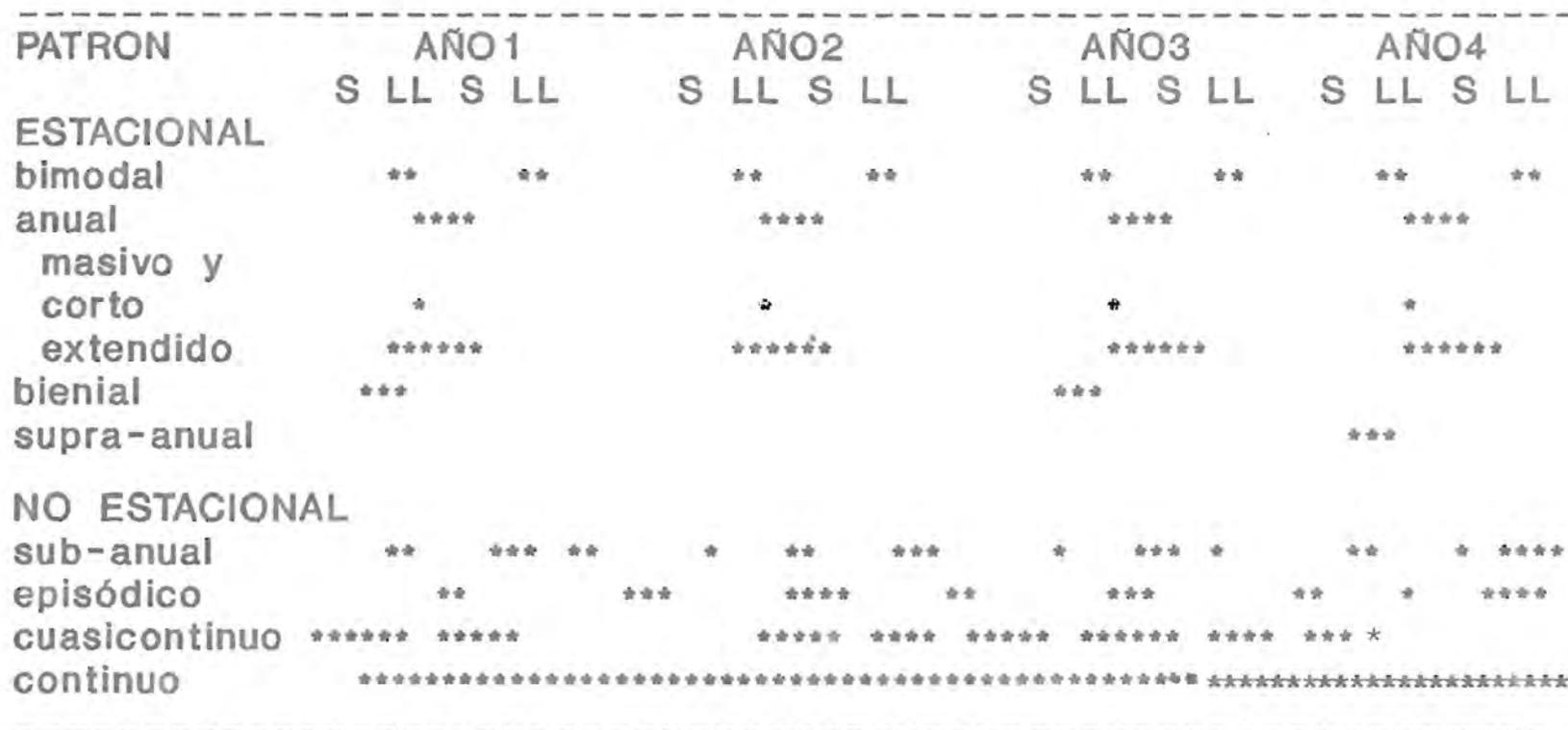
b) Patrones no estacionales.

Fructificación sub-anual. La fructificación ocurre varias veces en el año, probablemente reflejando una alta asincronía entre los individuos de la población. Por ejemplo, en el caso de Cecropia obtusifolia, una especie pionera, cada individuo es capaz de producir flores y frutos dos o más veces en el año pero a nivel de la población la fructificación ocurre de una manera más o menos durante continua durante el año (Alvarez-Buylla, 1986).

Fructificación episódica. En el año ocurren varios eventos de fructificación irregulares que varían en su aparición y en duración. Existe en la población una notable variación en el tiempo que dura la fructificación de cada individuo.

La fructificación cuasicontinua. Consiste en periodos muy prolongados de producción de frutos, interrumpidos por periodos cortos no reproductivos.

Figura 1. Patrones de fenología en la lluvia de semillas de los árboles tropicales.



S= PERIODO DE SECAS. LL= PERIODO DEL LLUVIAS. LOS ASTERISCOS INDICAN LAPROS DE TIEMPO EN LOS QUE UNA ESPECIE ESTA PRESENTE EN LA COMUNIDAD..

Fructificación continua. Este es el patrón más simple según Frankie *et. al.* (1990) porque los individuos fructifican en cualquier período del año, por lo que las semillas de estas especies se encuentran ampliamente representadas en el tiempo.

5. Trabajos sobre lluvia de semillas en selvas.

Entre los pocos estudios que existen sobre lluvia de semillas en selvas húmedas cabe resaltar los de Wilson y Crome (1989), Smythe (1970) y Jackson (1981). Wilson y Crome (1989) analizaron el efecto de borde en el movimiento de semillas entre una selva húmeda y un pastizal ("old field") en Queensland, Australia. Las semillas se movieron mayor distancia de la selva hacia el pastizal que de éste hacia la selva. Las semillas dispersadas por vertebrados fueron las que mayor distancia se alejaron de la selva. En el acahual, los arbustos actúan como puntos atractores de semillas porque son usados como perchas por las aves. Esto ocurre con mayor frecuencia cuando los arbustos no se encuentran fructificando (Wilson y Crome, 1989). Estos investigadores discuten cómo puede ser el avance de la selva sobre el pastizal, y las condiciones bajo las cuáles las especies del pastizal son capaces de colonizar parches dentro de la selva.

La comunidad de semillas dispersadas por endozoocoria tienen una aparición temporal continua a lo largo del año, probablemente porque las especies evolucionaron en sus patrones de producción de frutos como resultado de una fuerte competencia por dispersores (Snow, 1966; sin embargo ver Terborgh, 1990). Por el contrario, las semillas de mayor tamaño tienen picos de fructificación sólo en ciertos meses del año (Jackson, 1981) y algunas muestran dispersión secundaria (Smythe, 1970). Al parecer, la sincronía en la fructificación permite que una fracción de la población de semillas escape a la depredación (Janzen, 1970) y otra fracción sea dispersada secundariamente por animales que almacenan semillas ("scatter hoarders"; Smythe, 1970).

Jackson (1981) encontró una relación positiva a nivel de la comunidad entre la abundancia de semillas y la probabilidad de dispersión. Esta relación, sin embargo, fué más clara entre las especies anemócoras que entre las zoócoras. En general, las semillas pequeñas, dispersadas por zoocoria, tuvieron mayor distancia de dispersión que las de tamaños grandes. Por otro lado,

Smythe (1970) propuso una relación hipotética entre el tamaño de las semillas y la capacidad de dispersión para especies de vegetación secundaria y de selva madura. Según este esquema, las especies de vegetación secundaria presentan característicamente menor tamaño, son ingeridas por frugívoros y la dispersión amplia es primordial para colonizar sitios descubiertos de vegetación en la selva, donde se da la regeneración de estas especies. Las especies de selva madura producen semillas de tamaños grandes, la dispersión no es tan importante en la colonización (ya que pueden germinar en sitios sombreados) pero es importante como un medio de disminuir la posible competencia padre-hijo y en evitar riesgos de depredación.

III. MATERIALES Y METODOS

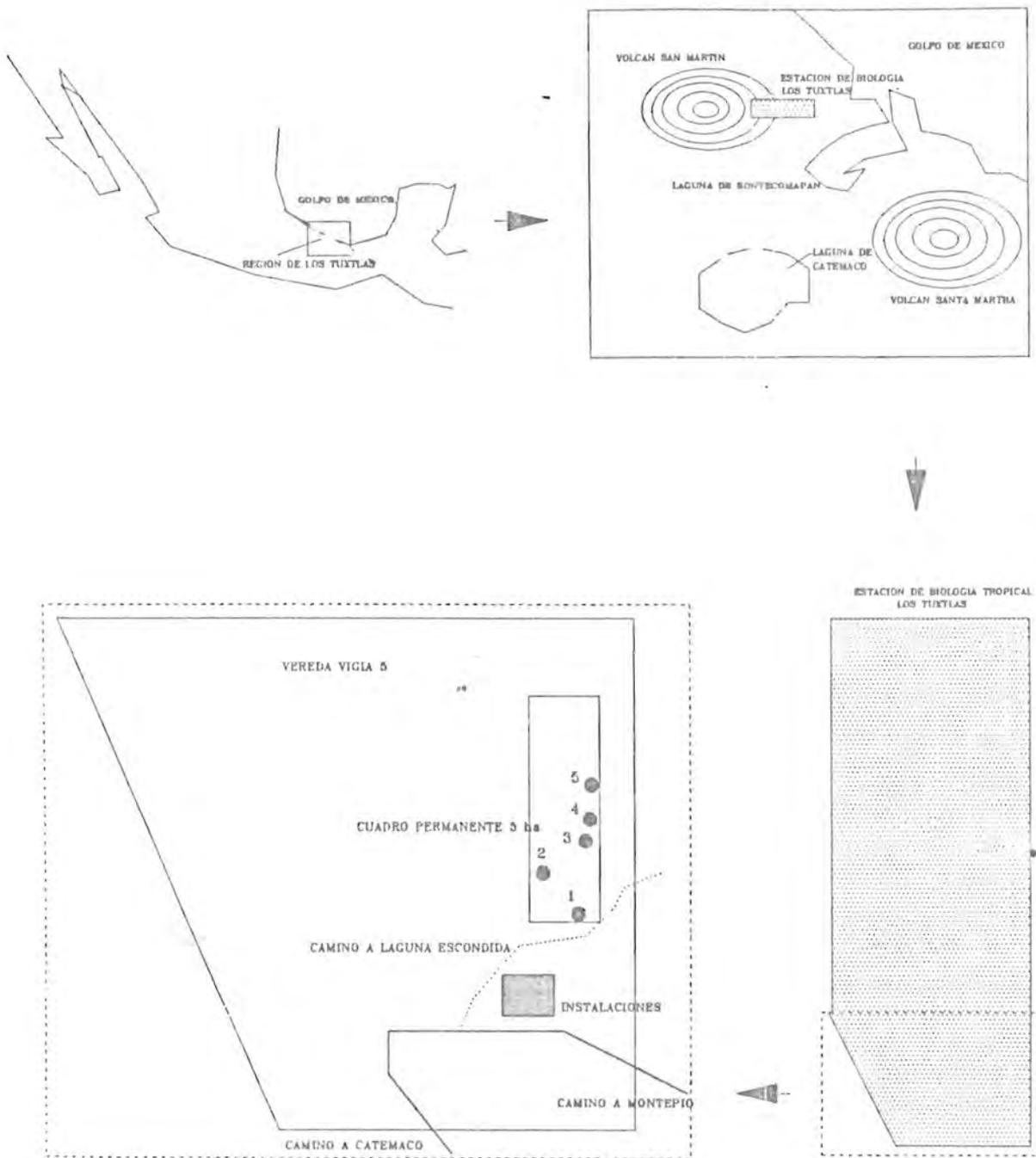


Figura 2. Localización de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" y de los cinco sitios de estudio (círculos negros en el cuadro permanente de 5 hectáreas). Tomado de Martínez-Ramos, (1991).

1. Descripción del Area de Estudio.

El presente trabajo fué realizado en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", perteneciente al Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México. La Estación se encuentra ubicada en la vertiente del Golfo de México, al sureste del Estado de Veracruz (Fig. 2), enclavada en las estibaciones del volcán San Martín, dentro de la región conocida como "Los Tuxtlas" ($95^{\circ} 04'$ y $95^{\circ} 09'$ longitud oeste, $18^{\circ} 34'$ y $18^{\circ} 36'$ latitud norte). Los suelos más frecuentes son lateríticos de color rojos y amarillos, andosoles, litosoles y regosoles de origen volcánico y aluvial (Salmerón-Estrada, 1984; Chizón, 1984).

La Estación ocupa un rango de altitud entre 150 y 530 m.s.n.m. en el Cerro del Vigía, ocupando un área de 700 hectáreas (Lot-Helgueras, 1976; Estrada *et. al.* 1985). El clima en la region es cálido-húmedo, correspondiente al grupo A en la clasificación de Köepen (Soto, 1976). La precipitación promedio anual es de 4,725 mm. (Ibarra, 1991). Las lluvias en Los Tuxtlas son frecuentes a lo largo del año (Fig. 3) si bien durante marzo hasta mayo existe un periodo de relativa sequía (precipitación mensual ~ 100 mm). De fines de octubre a febrero en cambio, se presentan vientos fríos y húmedos provenientes del norte que provocan un aporte importante de la precipitación pluvial en esta localidad (Ibarra, 1991). La temperatura media anual es de 23.2°C , pero hay épocas en las que se eleva hasta 32.15°C como máximo; la temperatura mínima es de 16.4°C (Soto, 1976).

2. Tipo de vegetación y estructura de la comunidad.

El tipo de vegetación que se puede encontrar en "Los Tuxtlas" ha sido denominada como selva alta perennifolia (Estrada *et.al.*, 1985) siguiendo los criterios de Miranda y Hernández-X (1967). Las especies arbóreas características del dosel bajo (< 10 m de altura) son: *Astrocaryum mexicanum*, *Chamedorea* spp. y *Trophis mexicana*. En el dosel medio (entre 10 y 20 m de altura) se puede encontrar comunmente a *Cymbopetalum baillonii*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Orthion oblanceolatum*, *Dendropanax arboreus*. En el dosel alto (altura > 20 m) se encuentran como árboles comunes a *Brosimum alicastrum*, *Nectandra ambigens* y *Poulsenia armata* (Piñero *et. al.*,

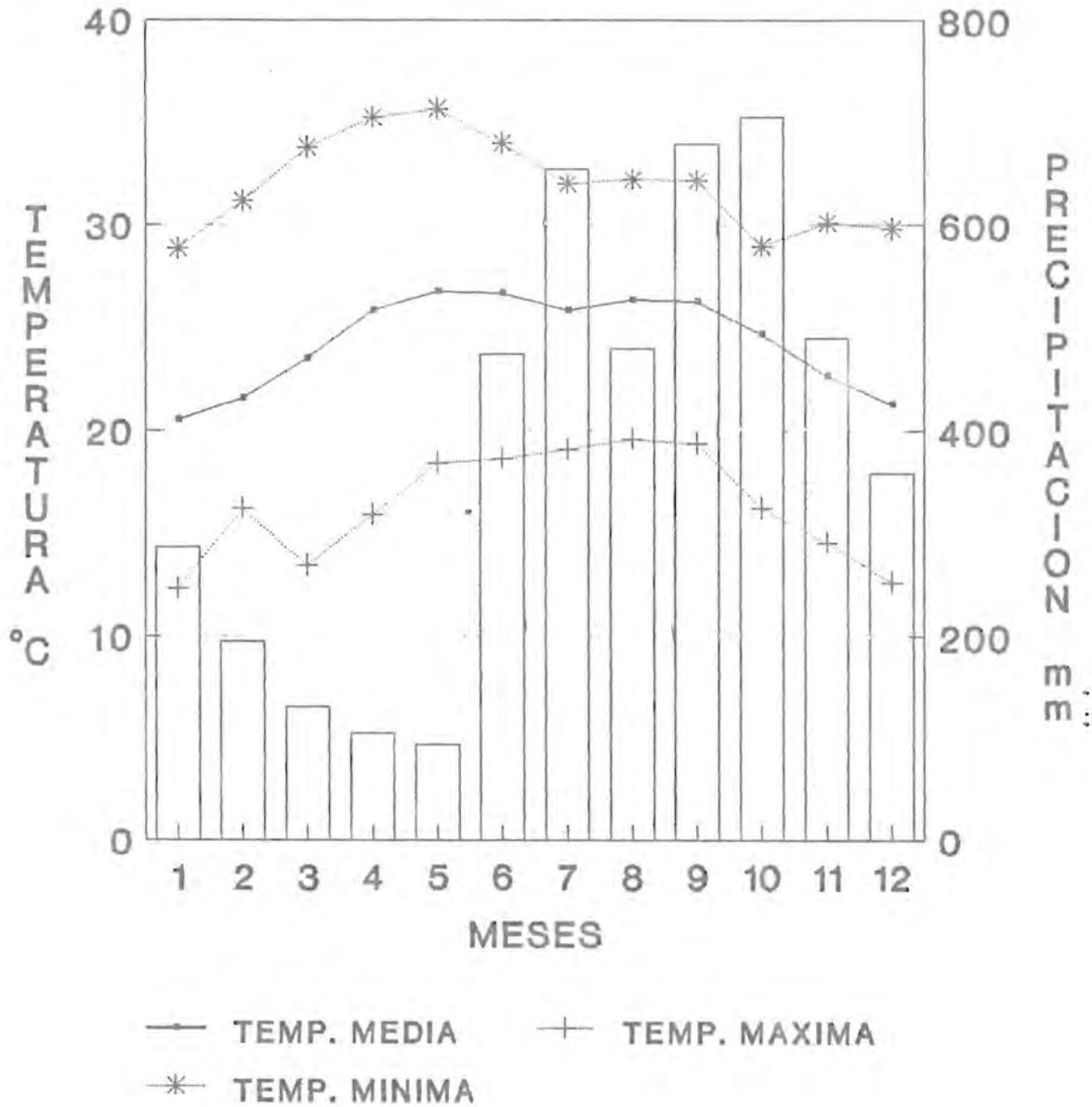


Figura 3. Climograma para la estación metereológica de Coyame (30km al sur de la Estación) para el periodo 1953-1981.

(DATOS TOMADOS DE: IBARRA=MANRIQUEZ Y SINACA=COLIN, 1985).

1977; Bongers et al., 1988). Existen dos especies pioneras dominantes, que son Cecropia obtusifolia y Heliocarpus appendiculatus (Alvarez-Buylla, 1986). Se estima que existen alrededor de . 250 especies de árboles en la estación (Ibarra-Manriquez y Sinaca-Colin, 1985). Ibarra-Manriquez y Sinaca-Colin (1985) y Bongers y Popma (1987) describen la composición florística y estructura de la selva en la reserva y Martínez-Ramos et al. (1988; ver también Martínez-Ramos, 1985) la dinámica de regeneración natural de la misma.

3. Sitios de estudio y sistema experimental.

En un espacio de cuatro hectáreas se eligieron cinco sitios de selva con el dosel cerrado que estructuralmente representan fases de construcción y madurez del ciclo de regeneración de la selva. Martínez-Ramos (1991) describió la estructura de la comunidad de árboles de estos sitios. Cada uno de los sitios tuvo un área total de 576 m² (24 m x 24 m). En cada sitio se dispusieron al azar doce trampas colectoras de semillas con una superficie de 1 m² cada una. En total se instalaron sesenta trampas en los cinco sitios de estudio.

Las trampas contuvieron una tela de organza (que permite filtrar el agua pero no deja pasar semillas ≥ 0.5 mm) suspendida a 1 metro de altura por cuatro estacas de metal. Debajo de la tela de organza se colocó una malla de mosquitero que le sirvió como sostén y como un segundo filtro a las semillas capturadas. Con el fin de disminuir el riesgo de pérdida de semillas por depredación de vertebrados terrestres, en la parte media de cada estaca se colocó una disco de lámina de 10 cm de diámetro (Fig. 4).

La colecta del material capturado por las trampas se efectuó mensualmente, de junio de 1988 a mayo de 1989. El material colectado se llevó al laboratorio a fin de separar todas las semillas mayores de 1.5 mm de diámetro. Para facilitar la separación se utilizaron tamices de distintos tamaños de apertura. En el caso de diásporas aladas, se estimó el número promedio de semillas contenidas por diáspora y sólo se contaron las diásporas; tal es el caso de Robinsonella mirandae ($\bar{x} = 2$ semillas/fruto) y de Heliocarpus appendiculatus ($\bar{x} = 2$ semillas/fruto). En especies cuyos frutos son altamente depredados, como Astrocaryum mexicanum, la mayoría de

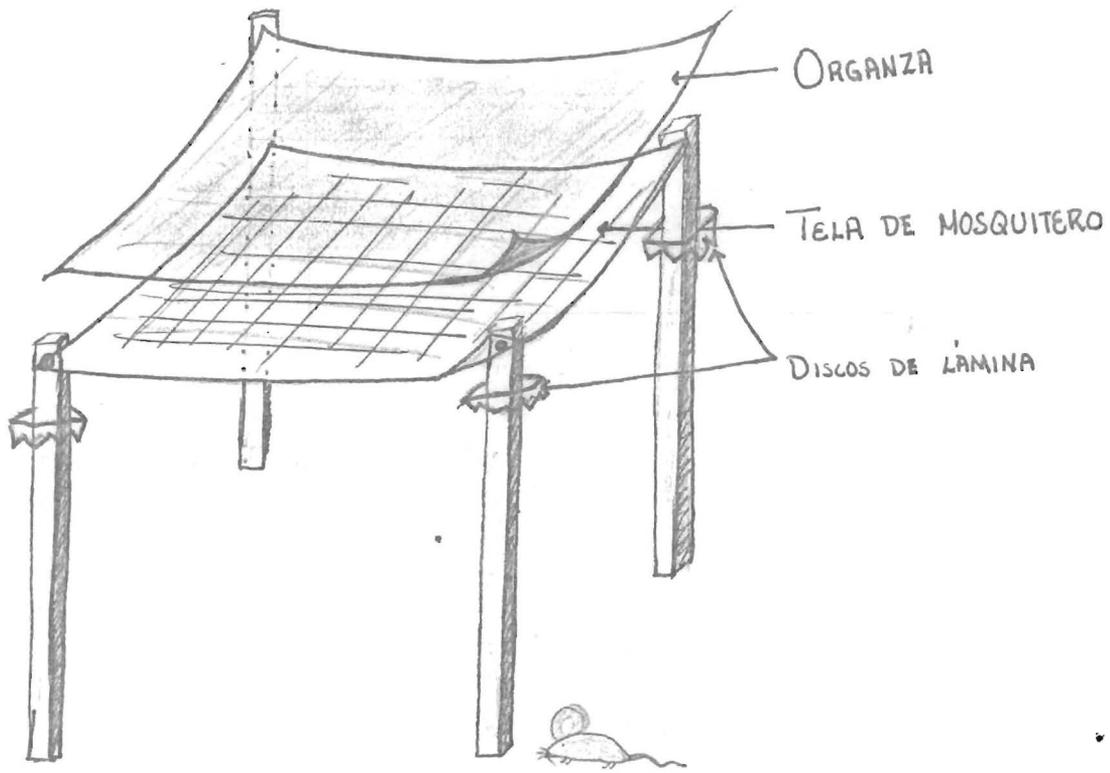


Figura 4. Montaje de las trampas utilizadas para conocer la lluvia de semillas de la comunidad de árboles en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas"

las veces se encontraron solamente pedazos de la pared del fruto, por lo que se trataron de unir para estimar el número de frutos que cayeron en las trampas. Esto no se hizo en el caso de encontrarse otro tipo de estructuras del fruto, como testas o sépalos maternos, ni sámaras vacías. Tampoco se tomaron en cuenta los frutos que parecían abortados.

Las semillas encontradas se contaron individualmente y fueron determinadas hasta nivel de especie, tomando como base los semillarios de la Estación Los Tuxtlas y del Instituto de Biología, UNAM (herbario MEXU). También se les midió el diámetro máximo, con una precisión de milímetros; se tomaron al menos 10 semillas por especie en caso de que hubiera suficientes. Se asignaron supuestos vehículos de dispersión de las diásporas (frutos ó semillas) de cada especie de acuerdo a reportes de la literatura (van Dorp, 1983; Estrada y Coates-Estrada, 1986; Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986; Orozco y Vázquez-Yanes, 1986) y observaciones de campo (Sinaca com. pers.) de acuerdo a la siguiente clasificación: i) aves: frutos carnosos rojos, negros o semillas-ariadas, ii) mamíferos arborícolas y/o murciélagos: frutos carnosos verdes, cafés o amarillos, iii) viento: diásporas aladas, con plumas o con pubescencia. Con excepción de las semillas dispersadas por viento, a varias especies se le pudo asignar más de ^{un} vehículo de dispersión. Finalmente, las especies de semillas que cayeron en las trampas fueron ubicadas en pioneros, nómadas y tolerantes de acuerdo a la clasificación de gremios regenerativos propuesta por Martínez-Ramos (1985). Para la clasificación de las especies, se tomó en cuenta la longevidad estimada de los árboles, posición que ocupan los árboles adultos en el dosel y la capacidad de establecimiento y sobrevivencia de las plántulas en los diferentes parches de selva (M. Martínez-Ramos y S. Sinaca, com. pers).

4. Análisis de los Datos.

a) Estructura de la comunidad representada por la lluvia de semillas.

Además de describir la comunidad en términos del número de especies (riqueza de especies), abundancia de semillas por especie, frecuencia de especies con distintos vehículos de

dispersión, se obtuvieron las siguientes descriptores de la estructura de la comunidad presente en la lluvia de semillas.

Diversidad. Se obtuvo el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') para toda la comunidad y para cada uno de los gremios regenerativos propuestos. Ya que su estimación es sensible a la presencia de especies raras, este índice es un buen detector de pequeñas diferencias entre dos comunidades (Magurran, 1988). El índice se calcula de acuerdo a la siguiente relación:

$$H' = - \sum P_i \log P_i$$

donde:

P_i = Proporción de individuos que representa la especie i en la comunidad y S = número total de especies en la comunidad (riqueza de especies). H' se calculó con dos escalas logarítmicas, una de base 10 y la otra de base 2. Se calculó también el índice de Simpson (D) como:

$$D = 1/\sum P_i^2$$

Este índice estima el número de especies dominantes en la comunidad (Magurran, 1988).

Equitatividad. La uniformidad en la abundancia relativa de las especies (J) dentro de cada uno de los grupos se calculó de acuerdo a la siguiente relación:

$$J = H'/H_{\max}$$

donde $H_{\max} = \log S$ y representa la diversidad máxima que alcanzaría la comunidad en caso de que todos los individuos estuvieran equitativamente distribuidos entre las especies.

Curvas de dominancia diversidad. Las curvas de dominancia-diversidad sugieren hipótesis respecto a la forma en que las especies utilizan recursos comunes (Magurran, 1988 y Bastow, 1991). El concepto que subyace a la serie geométrica, o "teoría del nicho pre-vaciado", es que la

especie más abundante ocupa una fracción "k" de los recursos disponibles en el medio de manera que ésta constituye una fracción "k" de la abundancia total de la comunidad. La segunda especie en orden de abundancia utiliza una fracción "k" de los recursos que no usa la primera y esta secuencia se repite para el resto de las especies (Magurran, 1988; Bastow, 1991). Según este modelo, el crecimiento poblacional de la especie más abundante se encuentra limitado por el medio ambiente abiótico, mientras que las especies subsecuentes se encuentran limitadas por la competencia (Bastow, 1991). La idea que subyace tras una curva log-normal es que ocurre una ocupación y división subsecuente de nichos entre las especies (Bastow, 1991). Por último, el modelo de vara partida propone que las abundancias de las especies reflejan una partición de los recursos entre las especies en competencia, por medio de divisiones al azar a lo largo de un gradiente n-dimensional (Bastow, 1991).

b) Dispersión de las semillas.

Frecuencia espacial. Respecto al total de trampas (N = 60) y para cada una de los gremios regenerativos, se obtuvo el porcentaje de trampas tocadas por al menos una semilla de cada especie durante el tiempo que duró este estudio (un año).

Patrón de distribución espacial de las semillas. Para las especies con una abundancia anual mayor a 100 semillas (colectadas en todas las trampas), se obtuvo el valor del parámetro k de la distribución binomial negativa como índice de distribución espacial. Cuando los valores de k tienden a ser muy pequeños ($k < 1$) la distribución binomial predice un patrón espacial agregado, mientras que si $k > 1$ la distribución tiende a ser azarosa. Una estimación del valor de este parámetro puede obtenerse de la siguiente relación (Rabinovich, 1980):

$$k = \frac{\bar{x}_i^2}{(s_i^2 - \bar{x}_i)}$$

en nuestro caso: \bar{x}_i = número anual promedio de semillas por trampa de la especie i y s^2 = varianza del número anual de semillas por trampa de la especie i .

c) Frecuencia temporal (distribución de las semillas en el tiempo -fenología-)

Para cuantificar la distribución temporal de la lluvia de semillas se obtuvo i) el registro del número de meses en que se detectaron semillas de cada especie y ii) el número de semillas de cada especie colectadas en todas las trampas durante cada uno de los meses en el año de estudio.

5. Pruebas de hipótesis.

Comparación entre los gremios. Para todos los casos se utilizaron pruebas de hipótesis no paramétricas (Daniel, 1978; Infante y Zárate, 1984) dado que la distribución de las variables usadas para analizar la lluvia de semillas no se ajustaron a las exigencias de las pruebas paramétricas (distribución normal y homogeneidad de varianzas). De esta manera, se utilizaron pruebas de Kruskal-Wallis para probar la hipótesis nula de que las medianas de las variables son estadísticamente iguales entre los gremios. Las pruebas de hipótesis se aplicaron a las siguientes variables: i) frecuencia espacial, ii) frecuencia temporal, iii) patrón de distribución espacial (k), iv) abundancia y v) tamaño de las semillas. Se usó $p < 0.05$ como el nivel de significancia para rechazar las hipótesis nulas. Se emplearon tablas de contingencia y pruebas de G (Sokal and Rohlf, 1980) para probar la hipótesis nula de que la frecuencia de ¹⁰⁵vehículos de dispersión propuestos se distribuyen de manera independiente respecto a los gremios regenerativos.

Evaluación estadística de la asignación a priori de las especies en los tres gremios. Para establecer el grado de certeza estadística con que se llevó a cabo la asignación de las especies entre los gremios regenerativos hipotéticos se llevó a cabo un análisis multivariado de discriminantes (James y McCulloch, 1990). Esta prueba se basa en la " λ de Wilks" y agrupa a los tratamientos (especies) de acuerdo a distintas variables; en el presente estudio se utilizaron para cada especie: i) la frecuencia espacial, ii) el tamaño promedio de las semillas, iii) la abundancia de semillas, iv)

vehículos potenciales de dispersión y v) la distribución temporal de las semillas. En el análisis se hizo una prueba estadística individual de las variables y se aceptaron como buenos indicadores cuando éstas fueron eficientes en separar al menos dos de los gremios propuestos con un nivel de significancia de $p < 0.001$.

IV. RESULTADOS

⋮

1. Estructura de la comunidad en la lluvia de semillas.

Las especies que se encontraron en la lluvia de semillas en el año de estudio, así como algunas de las características de los frutos, semillas y el gremio de regeneración al que fué asignado cada especie se presentan en el Cuadro 2. Los nombres latinos de las especies se anotan de acuerdo con Ibarra-Manriquez y Sinaca-Colín (1987).

A lo largo del año de estudio se capturaron en las trampas un total de 69 especies de árboles representantes de 29 familias. De entre todas las semillas capturadas, sólo dos morfos no pudieron ser identificadas a nivel de especie. No se registró una jerarquía marcada en el orden de riqueza de especies entre las familias. Las más importantes fueron: Moraceae (8.7% del total de especies) y Euphorbiaceae, Lauraceae y Leguminosae (7.25% cada una). Del total de especies (Cuadro 2), 7 fueron asignadas al gremio de pioneros (P), 40 al de nómadas (N), y 22 al de tolerantes (T).

La abundancia relativa de las especies en la lluvia anual de semillas del gremio de pioneros estuvo altamente jerarquizada. Dos especies aportaron el 99% de las semillas y sólo una (*Cecropia obtusifolia*) aportó el 97.3% (Cuadro 2). En la lluvia anual de semillas de los otros dos gremios se presentaron también fuertes diferencias en la abundancia relativa de las especies. En los tolerantes, las cuatro especies más abundantes aportaron el 96% del total de semillas, si bien, sólo las dos primeras aportaron una proporción muy elevada: *Lunania mexicana* el 46% y *Pleuranthodendron lindenii* el 44%. En los nómadas ocurrió una situación más equitativa. La aportación más importante estuvo dada por tres especies. Dentro de estas, *Ficus* sp. aportó 52.4%, *Dendropanax arboreous* 17.2% y *Pseudolmedia oxyphyllaria* 9.2% (Cuadro 2).

La figura 5 muestra curvas de dominancia-diversidad (*sensu* Whittaker 1978) para cada uno de los tres gremios de árboles propuestos. Las curvas muestran patrones estructurales contrastantes entre los tres grupos de árboles. Para el caso de los árboles pioneros, la curva parece ajustarse a aquella denominada de la serie geométrica o de hipótesis de nicho prevaciado; este tipo de curvas han sido asociadas a comunidades de baja diversidad, características de una sucesión temprana (Magurran, 1988). Para los otros dos grupos, en cambio, las curvas muestran

Cuadro 2. Lista de las especies que aparecieron en la lluvia de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" en un año de estudio. Las características que las especies presentaron: ABREV=abreviación de los nombres científicos según se utilizan en el texto; DIASP.= Características de las diásporas, C=carnosas y V=alidas; GRUPO=estrato en que cada especie fué asignada: P=pionero, DS=dosel superior y DB= dosel bajo; ABUNDANCIA=número de semillas capturadas en las trampas a lo largo del año de estudios y TAM. SEM.= diámetro máximo de las semillas capturadas.

NOMBRE DE LA ESPECIE	ABREV.	FAMILIA	DIASP.	ESTRATO	ABUNDANCIA	TAM.SEM
<u>Cecropia obtusifolia</u>	CEOB	MORACEAE	C	P	72770	0.3
<u>Heliocarpus appendiculatus</u>	HEAP	TILIACEAE	A	P	1878	0.3
<u>Carica papaya</u>	CAPA	CARICACEAE	C	P	62	0.5
<u>Lycianthes purpusii</u>	LYPU	SOLANACEAE	C	P	62	0.3
<u>Hampea nutricia</u>	HANU	MALVACEAE	C	P	14	0.8
<u>Trichospermum mexicanum</u>	TRME	TILIACEAE	C	P	11	0.5
<u>Piper amalago</u>	PIAM	PIPERACEAE	C	P	5	0.2
<u>Ficus sp.</u>	FISP	MORACEAE	C	DS	6258	0.2
<u>Dendropanax arboreus</u>	DEAR	ARALIACEAE	C	DS	2050	0.5
<u>Pseudolmedia oxyphyllaria</u>	PSOX	MORACEAE	C	DS	1105	1.0
<u>Ficus obtusifolia</u>	FIOB	MORACEAE	C	DS	722	0.4
<u>Nectandra ambigens</u>	NEAM	LAURACEAE	C	DS	296	2.8
<u>Spondias radlkoferi</u>	SPRA	ANACARDIACEAE	C	DS	231	3.0
<u>Sapium nitidum</u>	SANI	EUPHORBIACEAE	C	DS	195	0.5
<u>Cordia megalantha</u>	COME	BORAGINACEAE	A	DS	173	1.1
<u>Robinsonella mirandae</u>	ROMI	MALVACEAE	A	DS	142	0.2
<u>Coussapoa purpusii</u>	COPU	MORACEAE	C	DS	137	0.2
<u>Nectandra globosa</u>	NEGL	LAURACEAE	C	DS	122	1.4
<u>Cymbopetalum baillonii</u>	CYBA	ANNONACEAE	C	DS	82	1.5
<u>Poulsenia armata</u>	POAR	MORACEAE	C	DS	81	0.8
<u>Rollinia jimenezii</u>	ROJI	ANNONACEAE	C	DS	79	1.1
<u>Bursera simaruba</u>	BUSI	BURSERACEAE	C	DS	77	0.8
<u>Albizia purpusii</u>	ALPU	LEGUMINOSAE	A	DS	44	0.9
<u>Quararibea funebris</u>	QUFU	BOMBACACEAE	C	DS	15	3.5
<u>Pterocarpus rohrii</u>	PTRO	LEGUMINOSAE	A	DS	14	5.8
<u>Platimiscium pinnatum</u>	PLPI	LEGUMINOSAE	A	DS	13	2.7

Cuadro 2. (Cont.)

NOMBRE DE LA ESPECIE	ABREV.FAMILIA	DIASP.	ESTRATO	ABUNDANCIA	TAM.SEM	
<i>Ilex valeri</i>	ILVA	AQUIFOLIACEAE	C	DS	12	0.4
<i>Guarea grandifolia</i>	GUGR	MELIACEAE	C	DS	11	2.5
<i>Tetrorchidium rotundatum</i>	TERO	EUPHORBIACEAE	C	DS	10	0.7
<i>Quararibea</i> sp.	QUSP	BOMBACACEAE	C	DS	9	0.8
<i>Citharexylum affine</i>	CIAF	VERBENACEAE	C	DS	7	0.8
<i>Tabernaemonta arborea</i>	TAAR	APOCYNACEAE	C	DS	5	0.8
<i>Oreopanax aff. obtusifolius</i>	OROB	ARALIACEAE	C	DS	5	0.3
<i>Nectandra rubiflora</i>	NERU	LAURACEAE	C	DS	5	1.2
<i>Alchornea latifolia</i>	ALLA	EUPHORBIACEAE	C	DS	4	0.4
<i>Ampelocera hottlei</i>	AMHO	ULMACEAE	C	DS	4	1.4
<i>Ilex aff. quarcetorum</i>	ILQU	AQUIFOLIACEAE	C	DS	4	0.4
<i>Tapirira mexicana</i>	TAME	ANACARDIACEAE	C	DS	3	2.1
<i>Cupania glabra</i>	CUGL	SAPINDACEAE	C	DS	3	1.0
<i>Guarea glabra</i>	GUGL	MELIACEAE	C	DS	2	1.7
Burseraceae	BURS	BURSERACEAE	C	DS	2	1.1
<i>Cordia stellifera</i>	COST	BORAGINACEAE	C	DS	2	0.7
<i>Inga brevipedicellata</i>	INBR	LEGUMINOSAE	C	DS	2	3.3
<i>Dialium guianense</i>	DIGU	LEGUMINOSAE	C	DS	2	1.1
<i>Nectandra heydeana</i>	NEHE	LAURACEAE	C	DS	2	0.9
<i>Cedrela odorata</i>	CEOD	MELIACEAE	A	DS	1	2.1
<i>Licaria</i> sp.	LISP	LAURACEAE	C	DS	1	4.0
<i>Lunania mexicana</i>	LUME	FLACOURTIACEAE	C	DB	2266	0.1
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	PLLI	FLACOURTIACEAE	C	DB	2185	0.5
<i>Randia retroflexa</i>	RARE	RUBIACEAE	C	DB	166	1.5
<i>Turpinia occidentalis</i>	TUOC	STAPHYLEACEAE	C	DB	132	0.6
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	STDS	APOCYNACEAE	C	DB	84	1.3
<i>Oerstedianthus brevipes</i>	OEBR	MYRSINACEAE	C	DB	33	0.7
<i>Sapranthus microcarpus</i>	SAMI	ANNONACEAE	C	DB	16	0.4
<i>Psychotria chiapensis</i>	PSCH	RUBIACEAE	C	DB	13	1.9
<i>Casearia tacanensis</i>	CATA	FLACOURTIACEAE	C	DB	11	1.0
<i>Croton schiedeana</i>	CRSC	EUPHORBIACEAE	C	DB	7	0.7
<i>Allophylus campostachys</i>	ALCA	SAPINDACEAE	C	DB	6	0.7
<i>Aegiphila costaricensis</i>	AECO	VERBENACEAE	C	DB	3	0.8

Cuadro 2 (Cont.)

NOMBRE DE LA ESPECIE	ABREV.FAMILIA	DIASP.	ESTRATO	ABUNDANCIA	TAM.SEM
<u>Psychotria faxlucens</u>	PSFA RUBIACEAE	C	DB	2	0.8
<u>Aegiphila monstrosa</u>	AEMO VERBENACEAE	C	DB	2	0.7
<u>Psychotria simiarum</u>	PSSI RUBIACEAE	C	DB	2	1.0
<u>Pouteria sp.</u>	POSP SAPOTACEAE	C	DB	1	2.2
<u>Rinorea guatemalensis</u>	RIGU VIOLACEAE	C	DB	1	0.5
<u>Garcia parviflora</u>	GAPA EUPHORBIACEAE	C	DB	1	0.7
<u>Coccoloba montana</u>	COMO POLYGONACEAE	C	DB	1	0.6
<u>Pouteria campechiana</u>	POCA SAPOTACEAE	C	DB	1	5.0
<u>Trichilia martiana</u>	TRMA MELIACEAE	C	DB	1	0.8
<u>Eugenia acapulcensis</u>	EUAC MYRTACEAE	C	DB	1	1.2

Los nombres científ. están tomados del "Sbarra y Saraca '85".

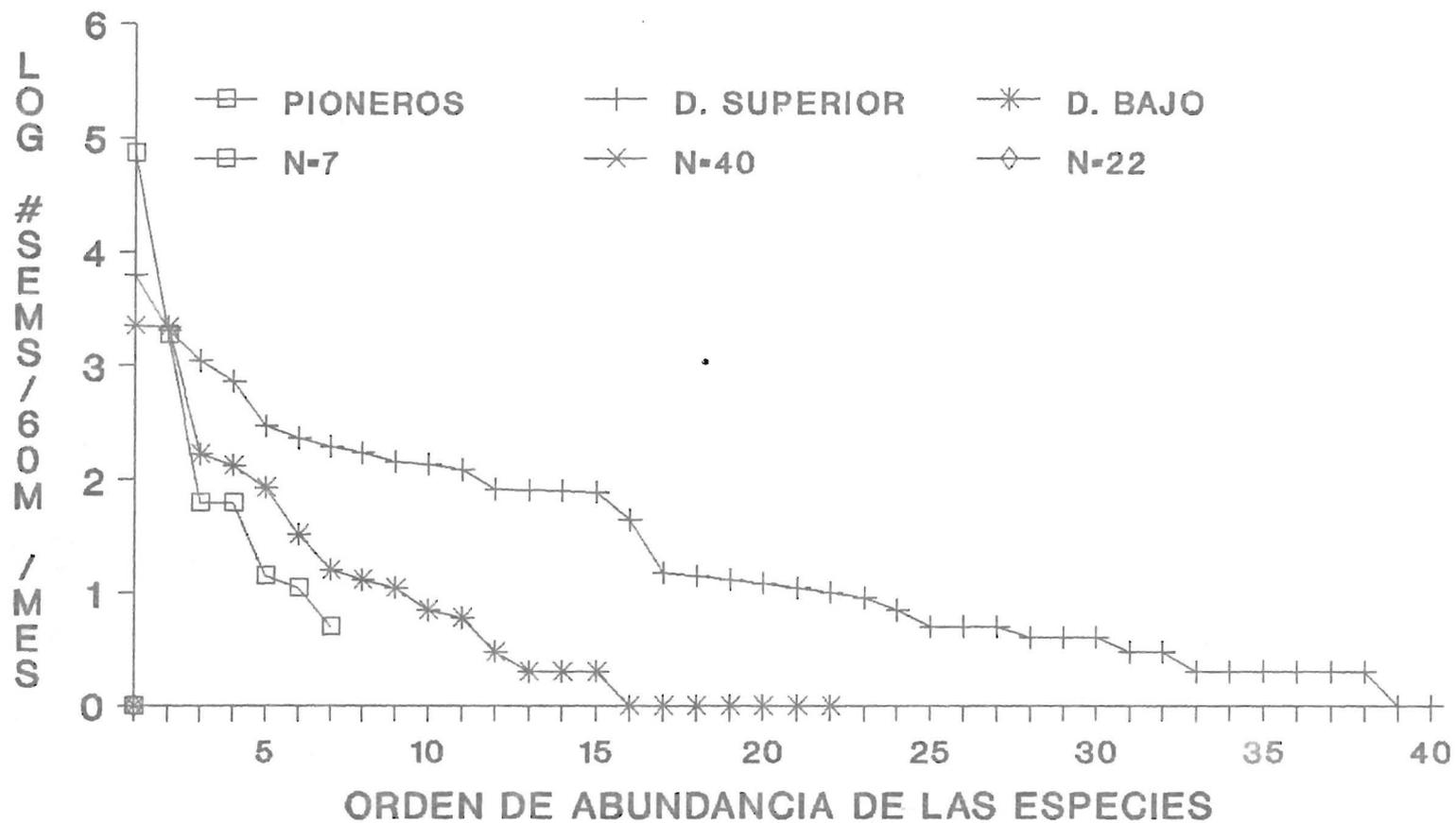


Figura 5. Curvas de dominancia-diversidad encontradas para la lluvia de semillas de tres grupos de árboles.

una aportación de semillas más equitativa entre las especies que las integran. En el caso de los árboles nómadas la curva es similar a aquella denominada modelo de la vara partida que es típica de comunidades de elevada diversidad (Magurran, 1988). Correspondiendo con estos patrones, el grupo con los mayores valores de diversidad fué el de nómadas (Cuadro 3). El alto número de especies en este grupo (40), es un factor que contribuye de manera importante al valor de diversidad, pues la equitatividad es similar a la del grupo de tolerantes que estuvo integrado por un menor número de especies (Cuadro 3). El bajo valor de diversidad del grupo de árboles pioneros se explica por un bajo número de especies y por la fuerte jerarquización en las abundancia de las siete especies que compusieron este grupo.

Cuadro 3. Valores de diversidad encontrados en la lluvia anual de semillas registrada en sitios con el dosel cerrado de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz. Area total de muestreo igual a 60 m².

Grupo	N	S	H'	H'2	J	D
Toda la comunidad	9,1669	69	1.29	4.3	0.70	0.60
Pioneros	7,4802	7	0.06	0.2	0.06	1.06
Nómadas	1,1932	40	0.75	2.5	0.47	3.13
Tolerantes	4935	22	0.49	1.6	0.36	2.45

N= número de semillas, S= número de especies, H' = índice de Shannon Wiener (log 10), H'2= índice de Shannon (log 2), D= índice de Simpson, J= equitatividad.

2. Tamaño de las semillas.

El tamaño de las semillas (expresado como el diámetro mayor de la semilla) por especie difirió significativamente entre los gremios (Kruskall-Wallis= 10.37, g.l. = 2, p<0.01). La mediana del tamaño de la semillas del gremio de pioneros fué menor pero aquella de los nómadas y tolerantes fue semejante (Fig. 6).

KW=10.37 g.l.=2 P<0.01

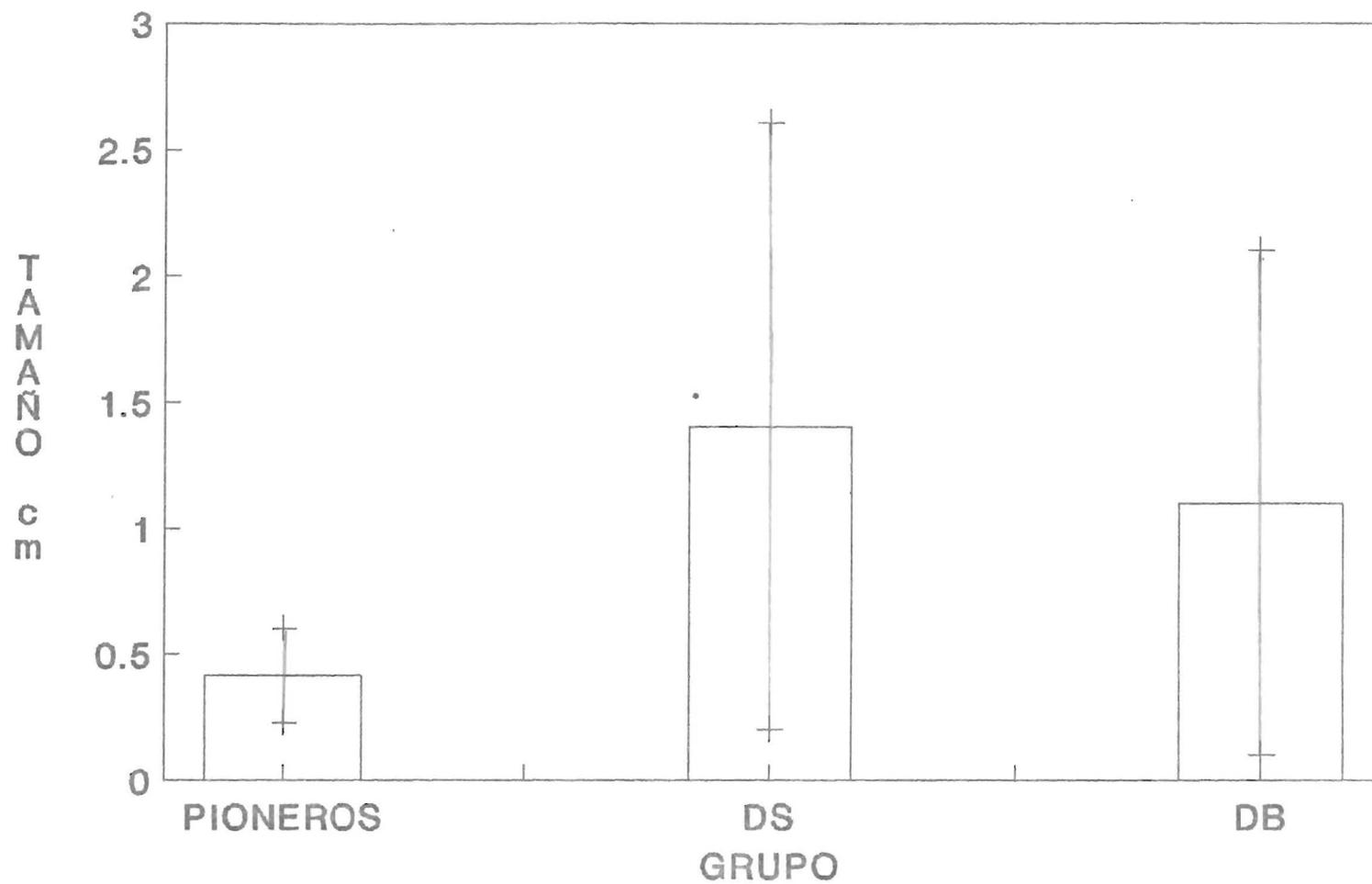


Figura 6. Tamaño promedio de las semillas por grupo.

3. Vehículos potenciales de dispersión.

La mayoría de las especies tolerantes mostraron diásporas que sugieren dispersión de semillas por aves. En el gremio de los árboles pioneros y en el de nómadas las especies difirieron en mayor grado en los vehículos potenciales de dispersión (Fig. 7); particularmente, algunas de las especies que alcanzan el dosel más alto de la selva mostraron diásporas con dispersión a través del viento. La hipótesis nula de que los vehículos potenciales de dispersión se distribuyen independientemente de los gremios fué rechazada (Fig. 7).

4. Patrones espaciales y temporales en la lluvia de semillas.

a) Distribución espacial.

La amplitud espacial de la lluvia de semillas de las especies difirió significativamente entre los gremios de árboles (Kruskall-Wallis = 13.6, g.l. = 2, $p < 0.001$). La mayoría de las especies pioneras tuvieron una amplia dispersión, 28% de ellas llegaron a tocar más del 50% de las trampas (N = 60). Este valor representa un área de dispersión mayor al 50% del área total de muestreo (4 ha). En el otro extremo, cerca del 85% de las especies de asignadas como tolerantes tuvieron una dispersión restringida que no rebazó el 13% de trampas tocadas. Las especies asignadas al gremio de nómadas tuvieron un comportamiento intermedio (Fig. 8).

b) Niveles de agregación.

En el Cuadro 4 se muestran los valores de agregación espacial (k) de las semillas por especie. Las dos especies del grupo de árboles pioneros evaluadas en el análisis tienen un patrón de distribución azaroso, mientras que en la mayoría de las especies nómadas llegaron al suelo con un patrón agregado. En el caso de las especies tolerantes, la mitad de los casos se disponen al azar mientras que la otra mitad lo hace de manera agregada. Sin embargo la diferencia de la mediana de k entre los gremios fué sólo marginalmente significativa (Kruskall-Wallis = 5.05, $p < 0.10$).

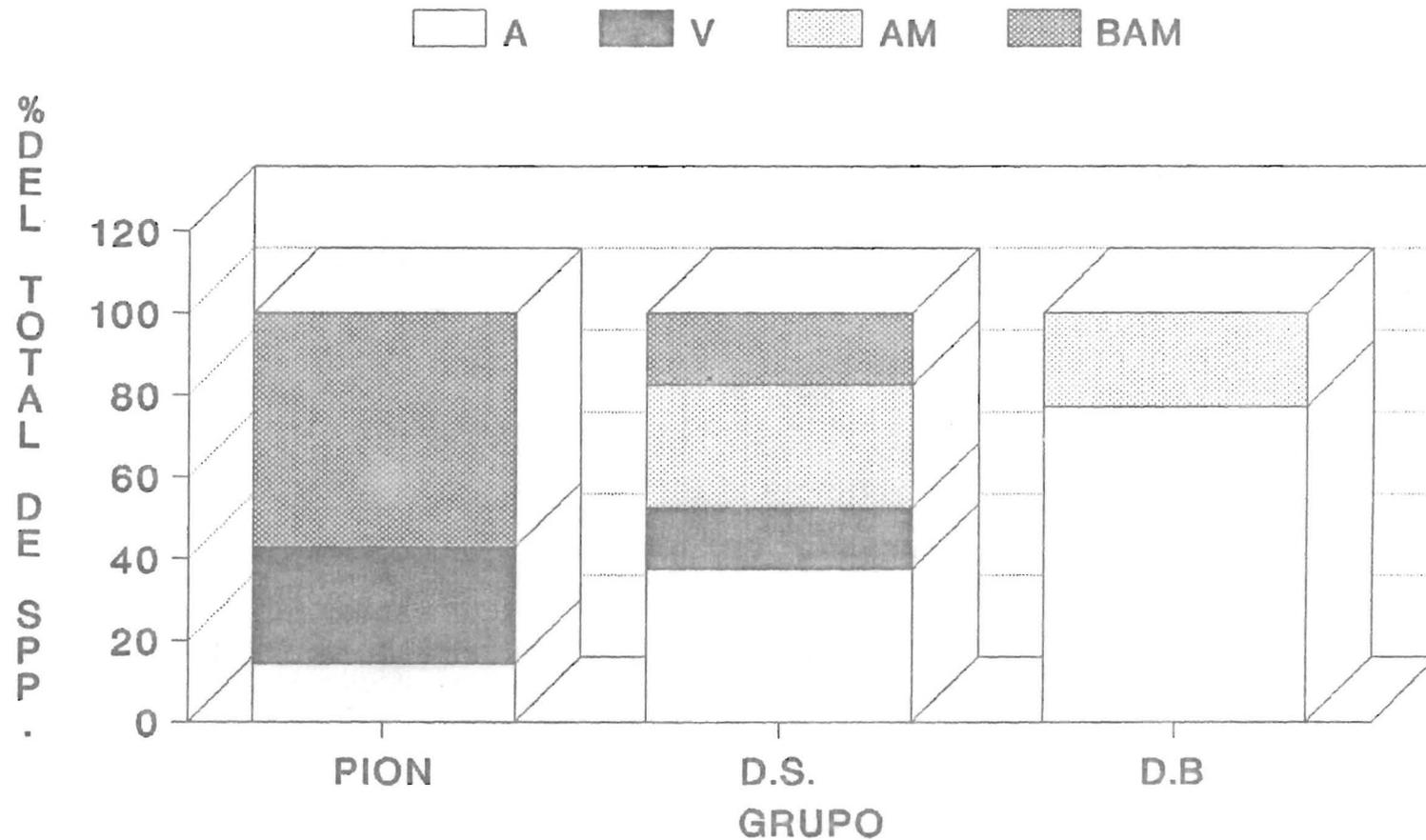


Figura 7. Vehículos potenciales de dispersión de los grupos. A=ornitocoria, V=anemocoria, M=mamalocoria, B=quiropterocoria

K-W=13.6 gl=2 p<0.001

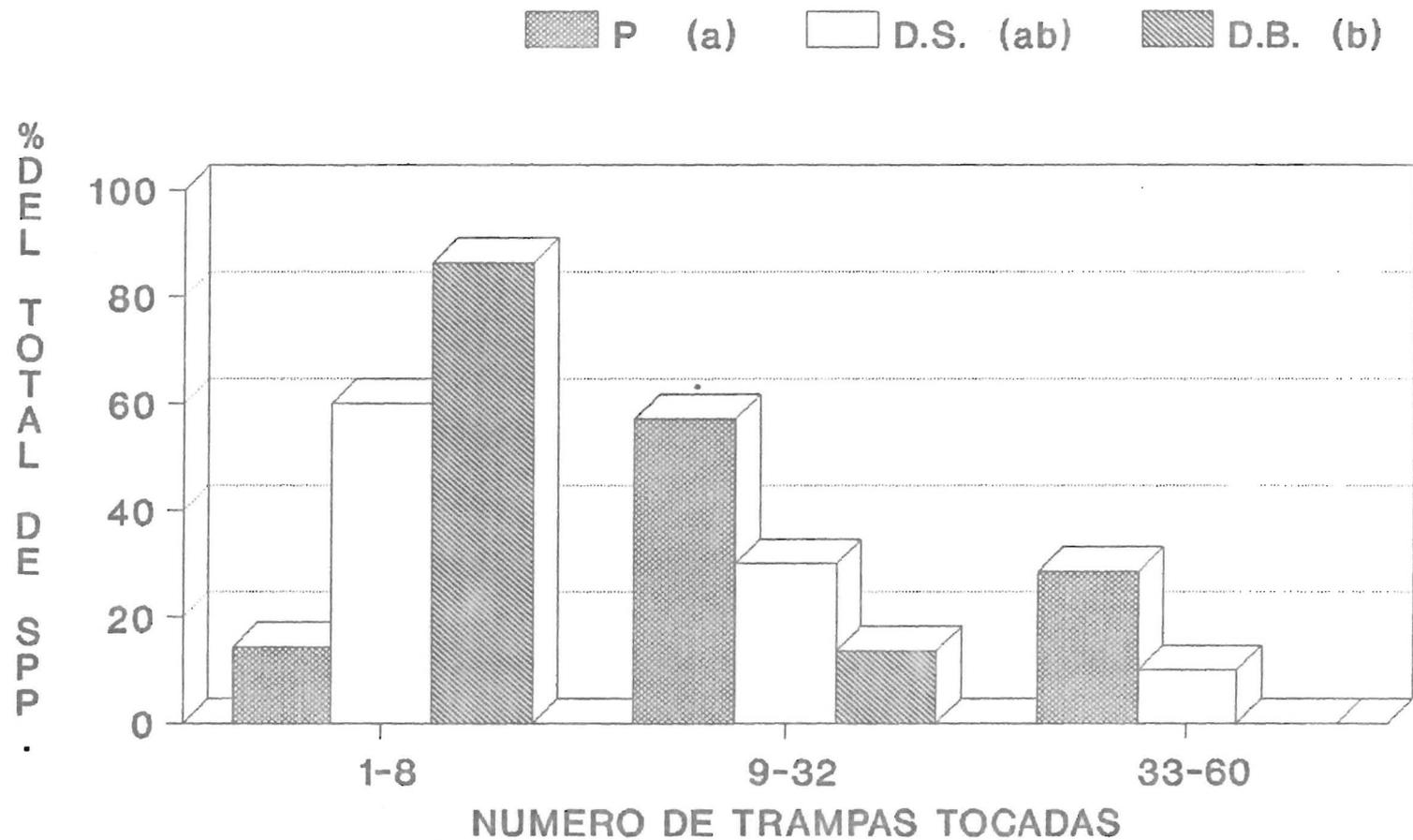


Figura 8. Distribución espacial de los grupos de árboles expresada como trampas tocadas en sus lluvias de semillas.

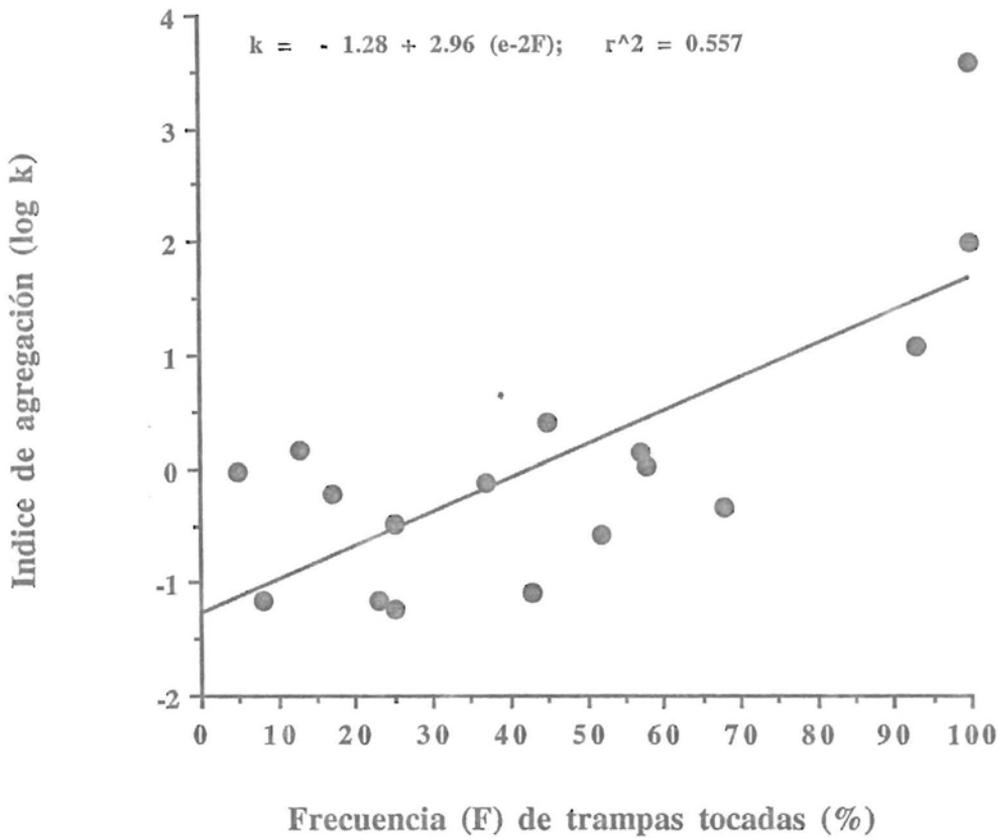


Figura 9. Correlación del índice de agregación en la lluvia de semillas (logaritmo del valor k), y la amplitud de dispersión para las especies con más de 100 semillas en su lluvia anual.

Cuadro 4. Valores k de especies con $n = 100$ semillas año⁻¹ en la lluvia de semilla de la selva húmeda de Los Tuxtlas, Ver. Las especies aparecen según los gremios a los que fueron asignadas. Valores de $k > 1$ indican una distribución que tiende a ser azarosa, valores de $k < 1$ indican una distribución que tiende a ser agregada.

Espece*	k	Abundancia	% trampas tocadas
<u>Pioneros</u>			
CEOB	3748.63	72,770	100
HEAP	97.60	1,878	100
<u>Nómdas</u>			
FISP	11.92	6528	93
DEAR	1.39	2050	57
PSOX	0.94	1105	50
MORA	0.60	722	17
NEAM	1.01	296	58
SPRA	0.33	231	25
SANI	0.26	195	52
COME	0.74	173	37
ROMI	0.45	142	68
COPU	0.06	137	25
NEGL	0.07	122	23
<u>Tolerantes</u>			
LUME	1.42	2266	13
PLLI	2.57	2185	45
RAPT	0.07	166	8
TUOC	0.08	132	43

* Para los nombre de las especies, consultar Cuadro 2

Existió una relación positiva entre el índice de agregación espacial de las semillas (expresada como el logaritmo del valor k) y la amplitud de dispersión (expresada como frecuencia de trampas tocadas al menos por una semilla durante el año; Fig. 9). Las especies que mostraron amplia dispersión presentaron una distribución espacial azarosa ($k > 1$), mientras que aquellas con frecuencia menores que 50% tendieron a mostrar patrones agregados ($k < 1$). Algunas especies nómdas, se encontraron ampliamente distribuidas (frecuencia 50-70%) no obstante que los valores de k indicaron una distribución agregada de las semillas (Fig. 9).

c) Abundancia.

Se encontró una relación positiva entre la amplitud de dispersión y la abundancia de semillas por especies. Tal relación, sin embargo, se debió en parte a que la especie pionera *Cecropia obtusifolia* fué notablemente más abundante que el resto de las especies (Fig 10). La mediana del número anual de semillas por trampa fué significativamente diferente entre los gremios (Kruskall-Wallis = 102.9, g.l. = 2; $p < 0.001$). Un tercio de las trampas ($n = 60$) capturaron alrededor de 1,000 semillas de árboles pioneros cada una (Fig. 11). El gremio de nómadas mostró una frecuencia modal 7 órdenes de magnitud menor que el gremio de pioneros mientras que el rango variación del número de semillas por trampa fué notablemente mayor. El gremio de tolerantes mostró la menor frecuencia modal y el mayor rango de variación (Fig. 11). En este gremio, el mayor número de trampas atraparon no más de 10.

d) Distribución temporal.

La aparición de semillas en el tiempo fué distinta para cada uno de los gremios. La mayoría de las especies pioneras (> 40%) se encontraron bien representadas durante todo el año (Fig. 12). Los nómadas mostraron una lluvia de semillas más estacional, se registraron principalmente desde junio hasta octubre de 1988 y en enero de 1989. Marzo fué el mes de menor registro de semillas para las especies nómadas. En general la lluvia de semillas más abundante para este grupo coincidió con los meses lluviosos (Fig. 12). En el caso del gremio de tolerantes, la lluvia de semillas fué aún más estacional que aquella de los nómadas. Se presentaron dos picos: uno en meses muy lluviosos (julio y agosto) y otro en meses relativamente secos (marzo y abril). De esta manera el grupo de tolerantes puede ser considerado como el de menor representatividad temporal en la lluvia de semillas a lo largo del año. La mediana del número de meses con semillas por especie fué estadísticamente diferente entre los gremios (Kruskall-Wallis = 12.42, $gl = 2$, $p < 0.005$)

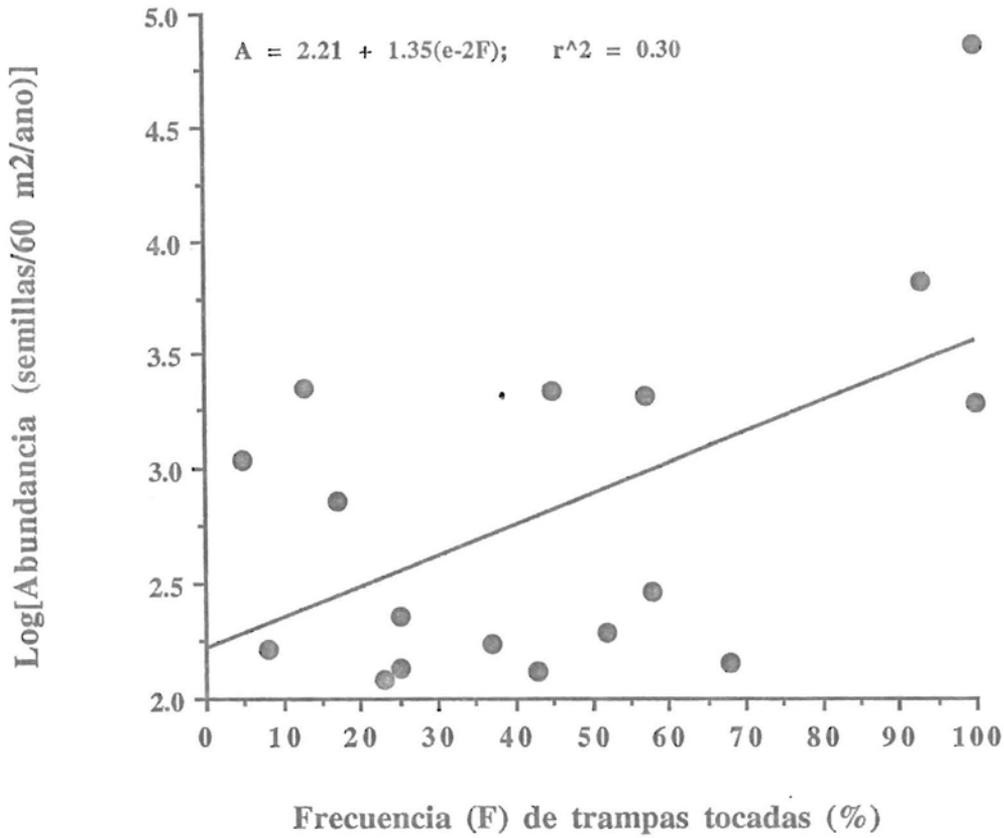


Figura 10. Correlación de la amplitud de dispersión (expresada como porcentaje de trampas tocadas) y la abundancia de semillas para especies con más de 100 semillas en su lluvia anual.

KW = 102.9 g.L.=2 p=0

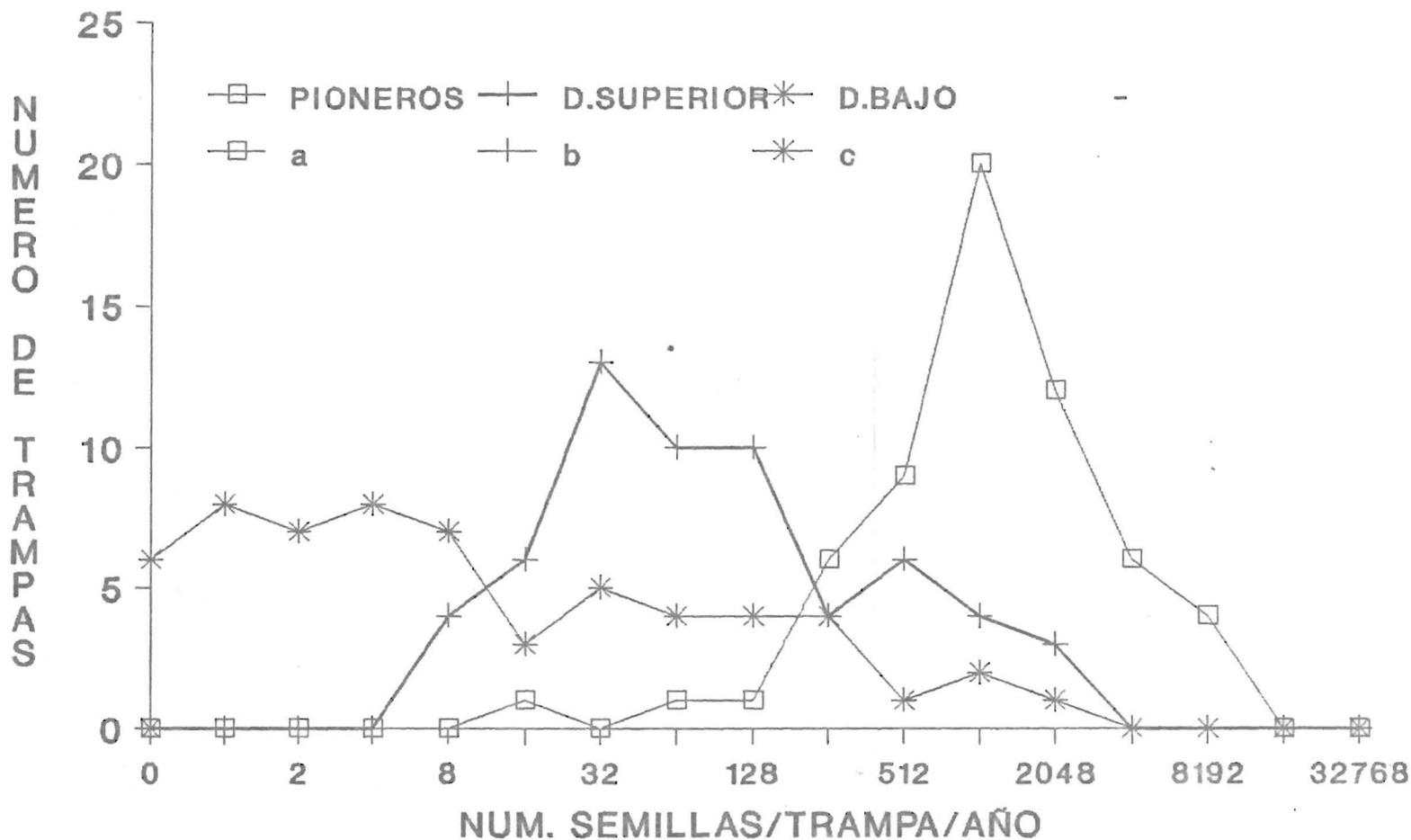


Figura 11. Variación espacial en la abundancia de semillas por grupo.

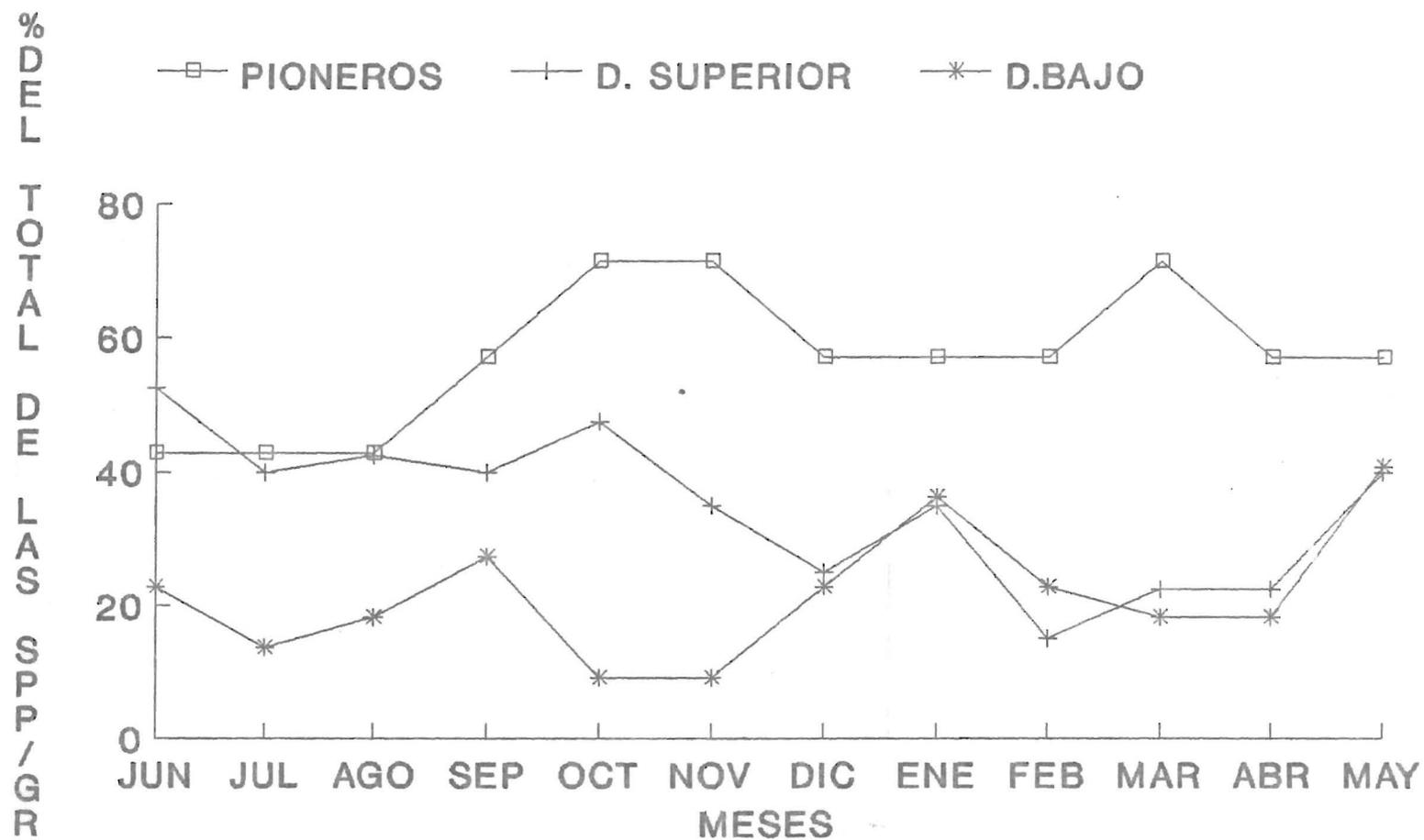


Figura 12. Distribución temporal de las lluvias de semillas de los grupos de árboles en un año de estudio.

5. Evaluación de la asignación de las especies a los gremios en función de los atributos de la lluvia de semillas.

Un análisis multivariado de discriminantes (AMD) mostró que no todas las variables usadas para describir la lluvia de semillas asocian de una manera estadísticamente equivalente a las especies entre grupos (Cuadro 5). Sólo la frecuencia de trampas tocadas (dispersión espacial; que explica un 81.34% de la variabilidad entre especies) y el tamaño de las semillas (que explica 18.66% de la variabilidad) resultaron ser variables claramente importantes para este propósito. La abundancia anual de semillas por trampa y los vehículos potenciales de dispersión son variables que asocian a las especies de manera significativa pero explicaron una proporción despreciable de la variabilidad entre especies. El número de meses con semillas por especie, que expresa la distribución temporal de las semillas, explicó prácticamente nada de la variación encontrada (Cuadro 5).

Cuadro 5. Variables utilizadas en el análisis de discriminantes para evaluar el grado de diferenciación en la respuesta de los gremios a la dinámica de claros

Variable	% de la varianza explicada
1. Dispersión	81.34
2. Tamaño de las semillas	18.66
3. Abundancia	*
4. Vehículos de dispersión	*
5. Fenología	n.s

* separaron a los grupos con un nivel de significancia de $p < 0.0001$, pero explicaron muy poco porcentaje de la variabilidad.

n.s. no separó los grupos con un buen nivel de significancia.

EL AMD agrupa objetos (en nuestro caso especies) de acuerdo con valores de distintos atributos (variables) de los objetos y evalúa la significancia estadística de agrupaciones a priori de los objetos (en nuestro caso los gremios) respecto a una hipótesis nula. En el presente caso, la hipótesis nula establece que la probabilidad de clasificar una especie dentro de cualquiera de los tres gremios propuestos es de 33.3%. La asignación a priori de las especies a los gremios tuvo un éxito mayor (62.32%) que el esperado por azar (Cuadro 6). En particular, el grupo de árboles

pioneros resultó un grupo muy bien diferenciado (100% de asociación entre especies). No ocurrió así con el gremio de nómadas pues aunque la mitad de las especies fueron estadísticamente agrupadas en este grupo el resto presentó atributos que las agrupó con los grupos de tolerantes o pioneras (Cuadro 6). Las especies asignadas a priori como tolerantes estuvieron mejor clasificadas ya que un 72.7% de las especies fueron también estadísticamente asignadas a este grupo; el 22.7% restante compartió atributos que las asocian con el grupo de nómadas y aún de pioneros (Cuadro 6).

Cuadro 6. Resultados del análisis multivariado de discriminantes (AMD) para evaluar la asignación de especies a los tres gremios regenerativos propuestos con base en atributos (variables) de la lluvia de semillas. Las variables de la lluvia de semillas usadas en el análisis se encuentran en el Cuadro 5. N = número de especies por grupo; los números indican el porcentaje de N que fue estadísticamente asignado a cada grupo de acuerdo al AMD.

Grupos	N	Grado de asociación		
		Pioneros	Nómadas	Tolerantes
Pioneros	7	100	0	0
Nómadas	40	15	50	35
Tolerantes	22	5	22	73

Probabilidad de asignación de las especies al azar = 33.33%; asignación de los especies de acuerdo con sus funciones canónicas discriminantes utilizando las variables del Cuadro 5 = 62.32%

V. DISCUSION

1. Estructura de la comunidad arbórea presente en la lluvia de semillas.

La riqueza de especies de la comunidad representada en la lluvia de semillas fué mayor a aquella reportada por Bongers y Popma (1988) para los árboles con un dap > 20 cm (presumiblemente potencialmente reproductivos) en una hectárea de la selva de Los Tuxtlas (Cuadro 7). Esto sugiere que el sistema de trampas usado y su organización espacial en la selva permitió obtener una buena representación de la diversidad de especies de árboles reproductivos dentro de un área relativamente grande de selva. La comparación también sugiere que existe un alto intercambio espacial de semillas a lo largo de la selva, pues usando sólo 60 m² fué posible detectar propágulos de más especies que aquellas que presumiblemente se producen dentro de una hectárea. Tal observación sugiere que existe una actividad considerable de dispersión de semillas en la selva de estudio (ver también Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1992).

Cuadro 7. Valores de diversidad en: A) la comunidad de árboles con un dap > 20 cm en 1-ha de selva (Bongers y Popma, 1988) y B) en la lluvia de semillas (presente estudio) en Los Tuxtlas, Veracruz.

Fuente	N	S	H' ²	J	D
A)	180	52	4.59	0.8	11.62
B)	91,669	69	4.30	0.7	1.70

N= Número total de individuos; S = Riqueza de especies; H' = Índice de diversidad de Shannon-Wiener; J= Índice de equitatividad y D= Índice de diversidad de Simpson.

Aunque los valores de diversidad (H'²) y la equitabilidad (J) son muy similares entre la comunidad de árboles y la lluvia de semillas, el índice de Simpson (D) resultó muy distinto entre ambos. Esto sucede porque D pone mucho énfasis en las especies más abundantes. El bajo valor de D encontrado en la lluvia de semillas se debe entonces a Cecropia obtusifolia, una especie del gremio de los árboles pioneros que aportó la gran mayoría (79% del total) de las semillas registradas durante el año de estudio. El hecho de que el valor de D sea mucho mayor en la comunidad de árboles adultos indica que el elevado potencial regenerativo que posee C.

obtusifolia en las semillas se ve fuertemente anulado. La baja cantidad de claros adecuados para establecimiento y crecimiento de C. obtusifolia es un factor clave que limita la abundancia de árboles adultos de esta especie en la selva de Los Tuxtlas (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992).

Los patrones fenológicos de fructificación de las especies determinan la diversidad de la lluvia de semillas de manera que la diversidad aquí reportada podría verse modificada si muchas de las especies con fenologías bi-anales y supra-anales no fructificaron durante el periodo de estudio (Frankie et.al., 1989; Newstrom et. al., 1991). Otros factores autoecológicos que pueden afectar los valores de riqueza de especies y diversidad de la lluvia de semillas son: presiones del medio ambiente sobre la fisiología materna, incluyendo fluctuaciones climáticas que pueden alterar las programas de fructificación y maduración de los frutos (Primack, 1987 y Foster, 1990a,b), número de plantas reproductivas por unidad de área, cantidad de semillas producidas por planta, tasa de dispersión de las semillas y la distribución espacial de los adultos reproductivos respecto a la localización de las trampas colectoras de semillas. Todos estos factores no fueron controlados en este estudio.

La curva dominancia-diversidad tipo geométrica encontrada para el gremio de pioneros puede explicarse por la enorme contribución de semillas por muy pocas especies, sobre todo por Cecropia obtusifolia cuyos árboles producen durante un año millones de semillas pequeñas (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990, 1992). Este árbol es también el más abundante de entre aquellos que se regeneran sólo en claros grandes en la selva de Los Tuxtlas (M. Martínez-Ramos, com. pers.). Otra especie que contribuyó de manera importante a este patrón fué Heliocarpus appendiculatus que también produce abundantes cosechas de semillas (obs. pers.) y es la segunda especie pionera en abundancia de individuos adultos. Sin embargo, dado que H. appendiculatus sólo produce semillas durante la época de menor precipitación (marzo-abril) su representación en la lluvia anual de semillas fué mucho menor que aquella de C. obtusifolia. Otras especies como Carica papaya, Trema micrantha, Trichospermum mexicanum y Lycianthes purpusii fueron componentes menores de la lluvia de semillas de los pioneros básicamente debido

a la baja abundancia de plantas reproductivas dentro de la selva de Los Tuxtlas. Por ejemplo, mientras *C. obtusifolia* y *H. appendiculatus* tienen densidades de 15 y 5 árboles reproductivos por hectárea, respectivamente (Núñez-Farfán, 1986; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992), estas especies presentan 1 ó menos individuos por hectárea (M. Martínez-Ramos, com. pers.). Por lo tanto, el hecho de que las especies pioneras con poblaciones de baja abundancia de árboles reproductivos se hayan encontrado en la mayoría de las trampas colectoras de semillas sugiere una elevada producción de semillas por planta y/o una amplia dispersión espacial de las semillas.

En contraste con las especies pioneras, las semillas de las especies tolerantes y sobre todo aquellas de las especies nómadas llegan al suelo con abundancias relativas mucho más similares entre sí (Fig. 5). Como se discute más adelante, este patrón estructural tiene implicaciones importantes en las interacciones planta-planta a nivel de las plántulas ya que tanto la composición de especies como la cantidad de las semillas que llegan al suelo en un punto dado del suelo pueden determinar fenómenos denso-dependientes que intervienen en la sobrevivencia de las semillas y en la de las futuras plántulas (Loisselle, 1990).

2. Distribución espacial, abundancia y tamaño de las semillas.

El presente trabajo apoya la hipótesis de que los árboles pioneros tienen mayor distribución espacial de semillas y un menor tamaño de semillas que aquella de árboles de etapas sucesionales avanzadas (nómadas y tolerantes). Los resultados obtenidos también apoyan las ideas propuestas para definir distintos gremios regenerativos de árboles en las selvas (Bazzaz, 1984; Martínez-Ramos, 1985 y Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986; Foster y Janson, 1985). Una amplia dispersión de semillas pequeñas aumentan las probabilidades de alcanzar claros recientes (o sitios aún por abrirse) mientras que una baja dispersión de semillas puede reflejar una estrategia reproductiva en la que se sacrifica la dispersión de semillas al asignar gran cantidad de recursos maternos por semilla. Un aumento en los recursos por semilla además de permitir a las plántulas tolerancia a la sombra (Fenner, 1980) confiere defensas contra patógenos y herbívoros a nivel de las plántulas (Dirzo, 1984, 1987; Dirzo y Domínguez, 1986).

Una atributo adicional que puede aumentar las probabilidades de dispersión espacialmente amplia en los árboles pioneros es la abundante producción de semillas. El peso relativo de esta hipótesis resultó ser muy alto en este estudio, pues las especies que se dispersaron muy ampliamente entre los árboles pioneros fueron las que presentaron mayor abundancia de semillas (Fig. 11). Tal relación se encuentra en concordancia con la relación positiva entre abundancia y amplitud de dispersión encontrada por Jackson (1981) en una selva amazónica. Con excepción de *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*, sin embargo, el resto de las especies pioneras tuvieron escasa abundancia de semillas, aunque lograron una dispersión amplia (Fig. 8). Como se mencionó antes, tal escasez de semillas se debió probablemente a la baja densidad poblacional de árboles adultos en estas especies.

Para especies pioneras que producen diásporas carnosas, una amplia dispersión de las semillas depende de una gran cantidad y variedad de frugívoros que pueden mover las semillas a través de distintos ámbitos hogareños durante la mayor parte del año (Estrada y Coates-Estrada, 1986; Howe, 1986). Existe claramente un beneficio para la planta materna en la atracción de estos frugívoros si bien también tienen existe el riesgo de sufrir efectos negativos de tal interacción. Por ejemplo, muchas semillas se pierden al caer en sitios que no son favorables al establecimiento de la plántula (van Dorp, 1983 y Augspurger, 1984b), la mezcla de semillas de varias especies en las heces fecales del frugívoro pueden aumentar las probabilidades de competencia intensa entre las plántulas (van Dorp, *op. cit.* y Howe, 1989; Loisselle, 1989) y gran parte de las semillas ingeridas o manejadas por los frugívoros pueden morir (Estrada y Coates-Estrada, 1986; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986; Howe, 1989). La gran cantidad de semillas de *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* en algunas trampas (> 1000 por m²) y meses del año sugieren que estas especies pueden verse sujetas a fuertes interacciones planta-planta si tal cantidad de semillas llegan a germinar dentro de un claro. Aún a nivel de las semillas, la conglomeración de un número grande de semillas puede ser la causa de las elevadas tasas de mortalidad que sufren las semillas de *Cecropia obtusifolia* en Los Tuxtlas debido al ataque de depredadores y patógenos (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990).

Algunas especies pioneras que alcanzan el dosel superior mostraron diásporas diseminadas por el viento (Fig. 7). Las semillas que se dispersan a través del viento pueden estar también sujetas a los puntos "i" y "ii" arriba señalados. Por ejemplo, las semillas que llegan a sitios sombreados pueden ser atacadas por hongos y patógenos y en ocasiones los vientos acarrean y conglomeran semillas similares de diferentes especies llevando a las plántulas a experimentar competencia entre ellas (Augspurger, 1984b). Sin embargo, las especies anemócoras pueden escapar a los riesgos demográficos negativos que implica el manejo de las semillas por los frugívoros. En contraposición, la distribución temporal de las semillas se constriñe a los periodos del año en los que ocurren vientos fuertes (como ocurrió con Heliocarpus appendiculatus y Trichospermum mexicanum). Claramente, si bien las especies que usan los claros como sitios exclusivos de regeneración se parecen en la diseminación amplia de sus semillas, éstas difieren en muchos otros aspectos biológicos que necesitan aún ser explorados con mayor atención.

En franco contraste con las especies pioneras, los vehículos potenciales de dispersión para los árboles tolerantes (árboles del sotobosque) fueron básicamente aves. La asociación entre árboles del sotobosque y las aves parece ser un patrón general entre varias comunidades, incluyendo el bosque altitudinal y mesofílico de Brasil (P. Mollerato, com. pers.). Podría sospecharse que las aves desempeñan un efectivo servicio de dispersión de semillas. Sin embargo, esta expectativa no es apoyada por el presente estudio ya que las especies tolerantes tuvieron la menor amplitud de distribución espacial de semillas de entre los tres gremios de árboles (Fig. 9). Al parecer, las trampas recibieron semillas que se produjeron localmente (ver también Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1992). Por ejemplo, entre las especies con mayor abundancia de semillas (Cuadro 2), únicamente Pleuranthodendron lindenii, Stemmadenia donell-smithii y Turpinia occidentalis se dispersaron en más del 20% de las trampas; las demás especies tocaron muy pocas trampas. El caso más extremo fué el de Lunania mexicana que tuvo 2,266 semillas y sólo tocó 13% de las trampas.

* (i) Que en sitios poco o no sombreados y (ii) que en sitios sombreados
(ii) Que en sitios poco o no sombreados y (iii) que en sitios sombreados
que en sitios poco o no sombreados y (iii) que en sitios sombreados

La baja capacidad de dispersión aparente en los tolerantes, sin embargo, puede ser el resultado de muchos otros factores que no fueron tomados en cuenta en este estudio. Por ejemplo, el pequeño tamaño de la copa y altura de los árboles tolerantes puede determinar que una semilla desprendida del árbol alcance distancias menores que una semilla desprendida de un árbol del dosel superior. Es también esperable que un árbol pequeño tenga menor producción de semillas que un árbol nómada (del dosel superior) y que por lo tanto la probabilidad que tiene una trampa de capturar una semilla de un árbol tolerante es menor que aquella de capturar una semilla de un árbol del dosel alto. Por último, una pobre distribución espacial de las semillas puede también darse si las especies tolerantes poseen un bajo número de individuos reproductivos por unidad de área. Estudios futuros deberán evaluar si la pobre distribución espacial de semillas de los tolerantes mostrada en este estudio se debe a un pobre servicio de dispersión por parte de las putativas aves frugívoras.

Tener varios tipos de dispersores también parece ser una estrategia entre algunas especies nómadas (Fig. 7 y Augspurger, 1984b). Otros estudios han observado una amplia gama de dispersores asociados a especies arbóreas supelementalmente nómadas. Por ejemplo, árboles del género *Ficus* son visitados por muchas especies de frugívoros (van Dorp, 1983 Ms.). Lo mismo ocurre con *Dendropanax arboreus* (Snow, 1981, en van Dorp, 1983). En contraste, los frutos de otras especies (presumiblemente nómadas) son consumidos en su gran mayoría por una sola especie frugívora (Howe, 1990). Para varias especies nómadas en Los Tuxtlas, los monos aulladores (*Alouatta palliata*) funcionan como el principal frugívoro. Al pasar por el tracto digestivo de estos animales las semillas quedan en su mayoría inviables; sin embargo, las pocas que logran sobrevivir llegan a ser dispersadas a distancias considerables (Estrada y Coates-Estrada, 1986). Por el contrario, algunas especies nómadas no se dispersan, por ejemplo *Nectandra ambigens* (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986). La dispersión en los árboles nómadas puede representar tanto un mecanismo de escape a factores de mortalidad, que operan en las cercanías de la planta materna, como un medio que permite maximizar la colonización de claros (Howe y Ritcher, 1980).

La anemocoria fué frecuente entre las especies nómadas (Fig. 7). La anemocoria es común entre especies que alcanzan el dosel, cuyas copas se encuentran expuestas de una manera franca a los vientos (Armesto y Rozzi, 1989), tal como ocurrió en este estudio con ciertos árboles del grupo de pioneros y nómadas (Fig. 7). La ausencia de fuertes vientos dentro de la selva puede ayudar a explicar la ausencia de especies con diásporas anemócoras en el gremio de tolerantes (Fig. 7). Este y otros estudios muestran que la anemocoria es notablemente menos frecuente que la zoocoria (Gentry, 1980) aún entre las especies del dosel. Si esto se debe a que la dispersión por viento, que restringe la distribución temporal de las semillas, disminuye muchas posibilidades de regeneración de las especies en las selvas húmedas es un punto que habrá de evaluarse en estudios futuros.

Los especies nómadas tuvieron, en promedio, lluvias de semillas con una amplitud espacial intermedia entre las mostradas por los pioneros y los tolerantes. Tal situación parece surgir de la gran variedad de estrategias reproductivas encontradas entre las especies nómadas, pues mientras que algunas de especies mostraron muy pobre dispersión (p.ej. *Nectandra ambigens*; ver también Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986 y Martínez-Ramos, 1991), otras mostraron una dispersión muy amplia (p.ej. *Ficus* sp. y *Pseudolmedia oxyphyllaria*; ver también Estrada y Coates-Estrada, 1986).

La manera en que las semillas son depositadas en el suelo es también determinante en el destino demográfico de cada semilla individual. Aunque una semilla puede caer en un sitio donde puede ser factible la germinación y el establecimiento de la plántula, generalmente ésta es depositada junto con otras semillas, de su misma u otra especie, mezcladas en heces fecales de su dispersor (Howe, 1989; Loiselle, 1990). En este sentido es importante resaltar los bajos valores del índice de agregación (k) encontrados para muchas especies nómadas y tolerantes (Cuadro 4). Como posible consecuencia de esta agregación, las semillas tienen el riesgo de morir por el ataque de depredadores y patógenos que actúan de manera denso-dependiente y las plántulas recién emergidas pueden experimentar competencia ó daños de herbívoros sensibles a la densidad de las plántulas (Clark and Clark, 1984). Se ha visto que las especies experimentan

distintos niveles de competencia a nivel de las plántulas dependiendo de la composición de especies y cantidad de semillas que caen en un sitio dado ("seed ratios", Loiselle, 1990). Para algunas especies pioneras, la probabilidad de que semillas de un mismo grupo de especies sean depositadas recurrentemente en cargas fecales es muy alta (Loiselle, 1990). La elección de frutos por los frugívoros se encuentra determinada por varios factores, tales como el comportamiento de forrajeo y la morfología del dispersor, las características del fruto (calidad de nutricional, cantidad de pulpa, tamaño de las semillas) y abundancia de los frutos que el dispersor puede consumir (Jackson, 1981; Loiselle y Bette, 1990).

El que las especies muestren distintos niveles de agregación espacial de semillas parece responder a distintas estrategias de regeneración (Jackson, 1981; Howe, 1989; Loiselle, 1990). Howe (1990) propuso dos grupos de especies. Uno conformado por especies cuyas semillas caen notablemente agregadas alrededor de la planta materna (esto es, semillas dispersadas ineficientemente por frugívoros de gran tamaño) y las semillas y/o plántulas poseen defensas contra enemigos naturales. En estas especies la mayoría de las plántulas se establecen bajo de su progenitor. El otro grupo corresponde a especies cuyas semillas caen de manera esparcida y solitarias, éstas son dispersadas por frugívoros de pequeño tamaño, no poseen defensas contra enemigos naturales y dependen de dispersores para el reclutamiento de plántulas ya que no pueden sobrevivir en las cercanías de su progenitor (ver también Martínez-Ramos, 1991). No obstante, las semillas de una misma especie pueden ser dispersadas de una manera agregada por algunos dispersores mientras que pueden ser dispersadas de una manera espaciada por otros (Howe, 1989). La dicotomía de Howe tiene su base conceptual en las ideas de Janzen (1971) respecto a los factores que determinan la sobrevivencia de las semillas y plántulas en función de la distancia que guardan las semillas/plántulas respecto a su progenitor. El modelo de Howe (1990) no considera el tamaño de las semillas ni las diferentes estrategias de regeneración respecto a la dinámica de formación se claros entre las especies de árboles.

3. Distribución temporal de las semillas.

El presente trabajo apoya la idea de que el gremio de pioneros tiene una lluvia de semillas más extendida en tiempo que el de árboles de larga vida (nómadas y tolerantes). Sin embargo la única especie que se mantuvo produciendo semillas a lo largo de todo el año fué Cecropia obtusifolia; Carica papaya estuvo presente en 9 de los 12 meses que duró este estudio, y las demás especies dispersadas por zoocoria dentro de este grupo sólo aparecieron en cuatro ó menos meses. En otros estudios se ha encontrado que las especies de bosque secundario (que producen semillas de pequeño tamaño como aquellas de las pioneras aquí reportadas) tienen una fructificación extendida de manera que las semillas aparecen a lo largo de casi todo el año (Smythe, 1970; Frankie *et. al.*, 1974; Augspurger, 1983; Fenner, 1985; Wheelwright, 1985).

La distribución temporal de la lluvia de semillas de especies nómadas y tolerantes fué generalmente estrecha y no mostraron picos estacionales claros a nivel de la comunidad. Tal patrón sugiere un desfazamiento muy fuerte entre las especies en el ingreso temporal de las semillas al suelo (Fig. 12). Las especies que producen semillas de tamaños grandes (> 0.5 cm) no son ingeridas por sus dispersores, y si lo son, posteriormente son rejurgitadas bajo la copa del árbol progenitor (Wheelwright, 1985). Estas semillas poseen recursos maternos suficientes para germinar en ausencia de luz y nutrir a las plántulas en la sombra por algún tiempo. Se ha encontrado que especies con semillas de gran tamaño tienen picos de fructificación en su fenología (Smythe, 1970; Frankie *et. al.*; Fenner, 1985 y Wheelwright, 1985). Tal restricción temporal puede ser el resultado de varios factores que interactúan, tales como el clima (Smythe, 1970; Frankie *et. al.*, 1974; Wheelwright, 1985; Ibarra *et. al.*, 1991), los programas de floración y polinización (Augspurger, 1983; Fenner, 1985; Wheelwright, 1985), competencia por dispersores (Smythe, 1970; Frankie *et. al.*, 1974; Wheelwright, 1985 y Dirzo y Domínguez, 1986), escape a depredadores (Janzen, 1969) y los requerimientos de germinación (Wheelwright, 1985), compromisos energéticos entre actividades no-reproductivas y reproductivas (Martínez-Ramos, 1985). En algunos casos éstos factores representan presiones selectivas conflictivas entre las que la planta madre tiene que mediar. Por lo tanto, es esperable que el patrón temporal de

caída de semillas mostrada por cada especie sea el resultado de respuestas evolutivas que probablemente no tienen un origen común entre todas las especies. Finalmente, si bien las especies nómadas y tolerantes convergen en la posesión de estrechos periodos de producción de semillas las mismas divergen en las épocas precisas del año en las que ocurre la llegada de semillas al suelo.

Las épocas de producción de semillas de las especies anemócoras coinciden con los dos picos de fructificación que Ibarra *et. al.* (1991) proponen para este tipo de especies en Los Tuxtlas: uno en "secas" -entre marzo y mayo- y otro en lluvias - entre octubre y diciembre. Sin embargo, en todos los casos se encontró un desfazamiento entre los meses en que las mismas especies fructifican y aparecen en la lluvia de semillas. Por ejemplo, Ibarra *et. al.* (*op. cit.*) reporta que Robinsonella mirandae fructifica entre abril y mayo, y en la lluvia de semillas se le encontró entre mayo y julio; Pterocarous rohorii (Leguminosae) fructifica entre agosto y octubre, pero en el presente estudio se le encontró entre los meses de septiembre y diciembre. Tales diferencias pueden deberse a que existe variación entre años en las épocas de fructificación ó bien a que el registro fenológico de Ibarra y colaboradores incluyó árboles con frutos no totalmente maduros. En otros casos, sin embargo, la lluvia apareció amplificada a lo largo del año, probablemente porque las diásporas quedaron atrapadas entre las hojas de los árboles como ya Smythe (1979) ha sugerido. Así, Ibarra *et. al.* (*op. cit.*) reportan que Heliocarpus appendiculatus fructifica de febrero a abril, y en este estudio se le encontró en todos los meses del año excepto en septiembre y octubre.

Si el anterior patrón es consistente entre años, la retención de un "banco" de semillas en el dosel sería una manera que tiene Heliocarpus appendiculatus de ampliar la dispersión temporal de semillas. En general, sin embargo, las especies que producen frutos con semillas que se dispersan por viento es muy estacional y la morfología de las diásporas juega un papel primordial en el proceso de la dispersión (Smythe, 1970; Augspurger, 1988; Ibarra *et. al.*, 1991).

4. Evaluación de los gremios.

El análisis de funciones canónicas por discriminantes mostró que no todas las variables usadas para describir la lluvia de semillas tienen el mismo valor para evaluar la asignación de las especies a los tres gremios regenerativos hipotéticos. Sólo la frecuencia de trampas tocadas (dispersión espacial) y el tamaño de las semillas (presumiblemente un indicador de la cantidad de recursos que una planta materna invierte por progenie) resultaron variables claramente importantes para este propósito. En mucho menor grado, la abundancia anual de semillas por trampa y los vehículos potenciales de dispersión fueron variables que marginalmente sirven como criterios de asignación. La distribución temporal de las semillas por especie fué una variable estadísticamente inútil para la clasificación (Cuadro 5). De esta manera es posible establecer que el gremio de árboles pioneros son aquellos que producen semillas pequeñas y que se dispersan ampliamente en el bosque. Este grupo de especies fué, sin embargo, el único que estadísticamente mostró gran consistencia. Foster y Janson (1989) llegaron a una conclusión semejante analizando el tamaño de las semillas de la comunidad árboles de una selva húmeda sudamericana.

Lo que resultó muy interesante es el hecho de que los nómadas como grupo presentan una posición intermedia respecto a los árboles pioneros y tolerantes, no sólo en cuanto a la distribución espacial y tamaño de las semillas, sino también en abundancia de semillas y vehículos potenciales de dispersión. Así, los árboles en el grupo de pioneros se mantuvieron en un extremo de alta distribución espacial y tamaño pequeño de semillas mientras que los árboles tolerantes presentaron, como grupo, las semillas más grandes y la distribución espacial de semillas más restringida. Tal arreglo de las especies apoya las expectativas de la lluvia de semillas atribuidas hipotéticamente a los gremios (Martínez-Ramos, 1985). Sin embargo, los gremios de nómadas y tolerantes, de existir, serían grupos definidos de una manera difusa dado que existió un número considerable de especies que fueron asignadas estadísticamente a otros grupos más que al gremio originalmente propuesto (Cuadro 6). Los resultados que aquí se obtuvieron indican que usando el tamaño de las semillas y la distribución espacial de las mismas es posible

categorizar de manera difusa a las especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas en tres gremios regenerativos hipotéticos.

VI. CONSIDERACIONES FINALES Y CONCLUSIONES

La idea de que las especies arbóreas de selva húmeda presentan atributos de historia de vida convergentes como respuesta a los procesos de perturbación y regeneración es muy controvertida. No obstante que el presente estudio aporta evidencia que apoya una segregación de especies en supuestos gremios regenerativos el análisis final de esta idea debe sustentarse además con otros estudios. Estudios a largo plazo, evaluando procesos demográficos que actúan durante cada estadio del ciclo de vida de las poblaciones, son críticos en este sentido (Augsburger, 1984b; Clark y Clark, 1987; Martínez-Ramos *et. al.* 1989). Se han encontrado especies que poseen atributos de dos o más gremios (Martínez-Ramos, 1985), tal como ocurrió en el presente estudio con algunas especies de larga vida (nómdas y tolerantes). Por esta razón, Whitmore (1989) sólo está de acuerdo en considerar dos gremios de árboles: los que se comportan como pioneros, y aquéllos que no lo hacen (especies climax). Sin emargo este contexto es poco útil para entender aspectos evolutivos y ecológicos de las poblaciones de árboles de las selvas húmdas (Martínez-Ramos *et. al.* 1989). Asimismo, los trabajos que han evaluado la idea de la existencia de pocos gremios regenerativos en las selvas han llegado a conclusiones que ponen en duda la utilidad de las clasificaciones propuestas (Augsburger, 1984; Clark y Clark 1987; Denslow, 1987; Martínez-Ramos *et. al.*,1989). Algunos de los puntos discutidos son:

i) Los requerimientos fisiológicos de las especies varían a lo largo de sus diferentes etapas en el ciclo de vida (Augsburger, 1984a; Martínez-Ramos *et. al.* 1989). De esta manera, una especie puede comenzar como pionera pero puede arribar más tarde en el ciclo de vida a atributos que supuestamente poseen otros gremios.

ii) Los grupos se han caracterizado principalmente con base en la sobrevivencia durante los primeros estadíos del ciclo de vida de las plantas (básicamente de semilla y plántula), y no se han considerado etapas intermedias y adultos. Germinar y establecerse como plántulas no significa llegar al estado adulto (Clark y Clark, 1987; Martínez-Ramos *et. al.* 1989).

iii) En los claros los recursos que entran a la comunidad no son únicamente lumínicos. Aparecen cambios en la comunidad de herbívoros y patógenos, la humedad relativa del aire, la disponibilidad de agua en el suelo, ocurre una disminución de la competencia a nivel de raíces y

una mayor cantidad de nutrientes (Bazzaz, 1979; Denslow, 1987). En realidad, pueden hacerse correlaciones más precisas entre los factores que requieren las plantas en sus diferentes etapas de regeneración y los diferentes recursos, condiciones e interacciones bióticas que operan en los claros. La existencia de tales correlaciones significaría que no necesariamente es la luz lo que determina la regeneración de las especies (Clark y Clark, 1987; Martínez-Ramos *et. al.* 1989).

iv) Al considerar las variaciones individuales en el comportamiento ecológico de las especies, pueden encontrarse mezclas de comportamientos pionero-no pionero que dificultan una clasificación objetiva de cada especie (Martínez-Ramos *et. al.*, 1989).

Si existen o no grupos de especies de árboles que han convergido evolutivamente como respuesta a la dinámica de formación de claros, es algo que requiere de estudios demográficos de especies emparentadas o bien de las mismas especies en distintas selvas. Alternativamente, estudios de biología comparativa pueden ayudar a evaluar el supuesto valor adaptativo de los atributos. Por ejemplo, en Los Tuxtlas existen muchas especies de dispersión por viento que se encuentran filogenéticamente relacionadas y que ponen en tela de juicio el papel de la dinámica de claros como un complejo selectivo que ha operado sobre los atributos de la lluvia de semillas de las especies. Tal es el caso de varias especies de Bombacaceae (Ochroma lagopus, Bernoullia flamae, Ceiba pentandra), Malvaceae (Robinsonella mirandae) y Tiliaceae (Heliocarpus appendiculatus). Todas estas especies son fuertes demandantes de claros en su regeneración no obstante que algunas presumiblemente poseen atributos pioneros (vida corta) y otras atributos nómadas (larga vida).

En el contexto anterior, el presente estudio avanzó poniendo a prueba, a través de un análisis fenomenológico de la comunidad de semillas, algunas de las ideas que subyacen la clasificación de gremios regenerativos (*sensu* Martínez-Ramos, 1985). Con la información hasta ahora disponible, no es posible llegar a una evaluación final sobre la existencia, laxitud o cohesión de los supuestos gremios regenerativos. Sin embargo, a medida que los estudios han incorporado nuevas variables en el análisis de las historias de vida de los árboles de la selva es claro que la similitud ecológica entre las especies se hace cada vez menor (Alvarez-Buylla y

Martínez-Ramos, 1992). Por lo tanto, en la actualidad los gremios que se han propuesto (con excepción de los pioneros sensu Martínez-Ramos, 1985) pueden verse como estrategias de historias de vida extremas en un gradiente continuo de respuestas al medio espacial y temporalmente heterogéneo presente en el mosaico de regeneración de las selvas (Martínez-Ramos et al., 1989).

La lluvia de semillas es el resultado de un complejo de factores interrelacionados y es difícil sostener que los mismos factores de este complejo han actuado en la misma manera sobre la evolución de historias de vida de muchas especies. También es difícil sostener que los propágulos, representados por las semillas, tengan una distribución aleatoria respecto a la formación de claros como lo sugiere las hipótesis de no-equilibrio sobre la organización de la comunidad de árboles de selvas húmedas (Hubbell y Foster, 1986). La mayoría de las especies mostraron lluvias de semillas agregadas y temporalmente restringidas y desfazadas. Tales patrones sugiere que factores denso-dependientes (competencia, depredación, ataque de patógenos, herbivoría) que actúan después de la dispersión de las semillas pueden tener un papel más importante que el azar en el destino demográfico de las semillas y en la organización de la comunidad de árboles (Martínez-Ramos et al., 1992). Además, en Los Tuxtlas la formación de claros en el dosel no es un proceso que ocurre de manera al azar ni en el tiempo ni en el espacio (Martínez-Ramos et. al. 1988a,b). Aún para las especies pioneras que mostraron un patrón aleatorio de distribución espacial de las semillas es esperable que las elevadas densidades de semillas que se depositan en algunos puntos de la selva generen procesos denso-dependientes. Así, este estudio sugiere que las interacciones bióticas, potencialmente reguladoras de las poblaciones, son posiblemente muy importantes para la dinámica de regeneración en la selva de Los Tuxtlas. Estudios futuros deberán ir más allá de estas sugerencias que se basan sólo en observaciones y descripciones de la lluvia de semillas, una parte muy restringida del ciclo de vida de las especies.

El presente estudio arroja las siguientes conclusiones.

- 1) Durante un ciclo anual, la lluvia de semillas de árboles detectada en 60 m² representa una riqueza de especies (69) mayor a aquella encontrada en 1 ha para árboles potencialmente reproductivos (dap > 20 cm.). Al parecer, en Los Tuxtlas existe una intensa actividad de dispersión de semillas.
- 2) Las aves y mamíferos se sugirieron como los vehículos potenciales de dispersión de semillas más comunes. La dispersión por viento se encontró sólo en algunas especies que alcanzan el dosel superior de la selva.
- 3). La comunidad de especies presente en la lluvia anual de semillas se encontró fuertemente jerarquizada en abundancia relativa y dominada por la enorme abundancia de semillas de Cecropia obtusifolia, el árbol pionero más común en la selva de Los Tuxtlas. Esta especie constituyó más del 75% del total de semillas capturadas durante el año de estudio.
- 4) La mayoría de las especies presentaron lluvias semillas con distribución espacial restringida y muy agregada. Tal situación puede conducir a fenómenos denso-dependientes que pueden afectar negativamente la sobrevivencia de las semillas o de las plántulas y pueden participar como reguladores de las poblaciones de árboles en los estadios de semillas y plántulas.
- 5) Los árboles asignados al gremio de nómadas mostraron patrones espaciales y temporales intermedios entre aquellos encontrados para los pioneros y tolerantes. Como grupo, los árboles pioneros tuvieron abundantes lluvias de semillas pequeñas con amplia distribución espacial. Los árboles tolerantes mostraron en general escasas lluvias de semillas grandes con una distribución espacial muy restringida. En los gremios de pioneros y nómadas se encontraron especies asociadas con distintos vehículos potenciales de dispersión (zoócoros vs anemócoros) mientras que en el gremio de tolerantes se encontraron especies cuyas diásporas sugieren principalmente frugivoría por aves. Los árboles pioneros tendieron a mostrar periodos prolongados de lluvias de

semillas mientras que los tolerantes produjeron semillas por cortos periodos de tiempo a lo largo del año.

6) La frecuencia espacial (porcentaje de trampas tocadas por al menos una semilla durante el año) y el tamaño de las semillas son los atributos de los varios analizados que pueden estadísticamente diferenciar a las especies entre los tres gremios de regeneración propuestos. Con base en estas variables, el gremio de pioneros se diferenciaba de una manera robusta de los otros pero las especies asignadas a priori a los grupos de nómadas y tolerantes no conformaron grupos estadísticamente homogéneos. El presente estudio apoya la idea de tales gremios hipotéticos pero la naturaleza de los mismos parece ser más difusa que discreta.

7) La evaluación de la existencia de gremios regenerativos a través de la lluvia de semillas de las especies es una evaluación parcial de la idea. Estudios demográficos que documenten la historia de vida completa de especies emparentadas o bien de las mismas especies en distintas selvas pueden ser más profundos a este respecto. Alternativamente, estudios de biología comparativa pueden ayudar a evaluar el supuesto valor adaptativo de los atributos de historia de vida en el contexto de la dinámica de regeneración natural de las selvas húmedas.

·
·

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de Cecropia obtusifolia Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvarez Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84:314-325.
- Alvarez Buylla, E. y Martínez-Ramos, M. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of the pioneer-climax paradigm. *Journal of Ecology*. (en prensa).
- Armesto, J.J. y Rozzi, R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chile: evidence for the importance of diotical dispersal in a temperate rain forest. *Journal of Biogeography* 16: 219-226.
- Augspurger, K.C. 1983. Phenology, flowering and fruit set of six neotropical shrubs. *Biotropica* 15(4):257-267
- Augspurger, K. C. 1984a. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72:777-795.
- Augspurger, K.C. 1984b. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps and pathogens. *Ecology* 65(6) pp.1705-1712.
- Augspurger, K.C. 1988. Impact of pathogens on natural plant populations. En: David A. J., Hutching, M.J. y Watkinson (eds.). *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Pub., Oxford, Londres. pp.413-433.
- Bastow, J. Wilson. 1991. Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science* 2:35-46.
- Bazzaz, A.F. 1984. Dynamics of wet tropical forests and their species strategies. En: E. Medina et al. (eds.) *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics*. Dr. Junk Pub. The Netherlands. pp.233-243.
- Bazzaz A.F. 1991. Regeneration of tropical forests: physiological responses of pioneer and secondary species. En: Gomez-Pompa, A., T.C. Whitmore, M. Hadley (eds.). *Rain forest regeneration and Management. Man and the Biosphere Series Vol. 6*, UNESCO, Paris. pp. 91-118.

- Bongers, F., Popma, J., Meave, J. y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74:55-58.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Caída de arboles: frecuencia, cronología y consecuencias. En: Leigh, G. E. Jr.; S.A. Rand y D.M. Windsor (eds.) *Ecología de un Bosque tropical. Ciclos Estacionales y Cambios a Largo Plazo*. STRI, Rep. de Panamá 546 pp.
- Brokaw, N. V. L. y S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- Cnazon, R.L. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Cnesson R. L. y Case T.J. 1986. Overview: Nonequilibrium Community Theories: Chance, Variability, History and Coexistence. En: Diamond J. y Case T. J. (eds.) *Community Ecology*. Harper & Row Pub. New York. pp. 229-239.
- Chizon, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis profesional. ENEP Zaragoza. UNAM, Mexico.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124:769-788.
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1987. Análisis de la regeneración de arboles del dosel en un bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. *Rev. Biol. Trop.* 35:(Supl.1):151-164.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: den Boer, P.J. y Gradwell, G.R. (eds). *Dynamics of Populations*. Centre of agricultural publishing and documentations. pp.298-310.
- Daniel, W.W. 1978. *Applied nonparametric statistics*. Houghton Mifflin Company. Boston. 503 p.p.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18:432-451.
- Dirzo, M.R. 1984. Hervidory: a phytocentric overview. En: Dirzo, R. y J. Sarukhan (eds.) *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Ass. Inc. Sunderland, Mass., E.U.A. pp.141-165.

- Dirzo, M.R. 1987. Estudios sobre interacciones planta-nervidoro en "Los Tuxtias", Veracruz. Rev. Biol. Tropical (Supl.1) 35:119-132.
- Dirzo, M.R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtias. Ciencia y Desarrollo XVII:97 pp.33-45.
- Dirzo, M.R. y A.C. Dominguez. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y I.H. Fleming. (eds.) Frugivores and Seed Dispersal. Dr. Junk Pub., La Haya, Neatherlands. pp.237-249.
- Dirzo, M. R. y Miranda, A. 1991. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory : a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En: Price, P. W., Lewinsohn, T. M. Fernandes G. W. y Benson W. W. (eds.) Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. pp. 273-287.
- Dyer, L. G. 1990. Interferencia luminica de Astrocarvum mexicanum Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtias, Veracruz. Tesis Profesional UNAM.
- Estrada, A et.al. 1985. La Estación de Biología "Los Tuxtias": un recurso para la Conservación y Estudio del Trópico Húmedo de México. En Gomez-Pompa A. y del Amo S. Investigaciones para la Regeneración de Selvas Altas en México Volumen II. Alambra Mexicana, México. pp 379-394.
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1986. Frugivory by howling monkeys (Alouatta palliata) at Los Tuxtias, Mexico. Dispersal and fate of seeds. En Frugivores and Seed Dispersal Estrada, A. y I.H.Fleming (eds.) Dr W Junk Pub. Dordrecht. pp.333-346.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall, Nueva York, EUA. 151pp.
- Foster, R.B. 1990a. Ciclo estacional de caída de frutos en la isla de Barro Colorado. En: Leigh, E.G.; R.A. Stanley Jr. y D.M. Windsor (eds.) Ecología de un Bosque Tropical: Claros, Ciclos estacionales y Cambios a largo plazo. Smithsonian Tropical Research Inst. pp.219-241.
- Foster, S.A. y C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. Ecology 66:773-780.
- Frankie, G.W.; Baker, H.G. y Opler, P.A. 1974. Tropical phenology: applications for studies in community ecology. En: Leith, H. (ed.). Phenology and Seasonality Modeling. Springer-Verlag, New York. pp.287-296

- Frankie, G.W., S.B. Vinson y H. Williams. 1989. Ecological and evolutionary sorting of 12 species of Centris bees in a Costa Rican dry forest. En: Bock, J.H. y Linnhart, Y.B. (eds.) The Evolutionary Ecology of Plants. Boulder, Westview Press. pp.535-549.
- Frankie, G.W., S.B. Vinson, L.E. Newstrom, J.F. Barthell, W.A. Hader y J.K. Frankie. 1990. Plant demography, pollination behaviour and conservation of pollinators in a neotropical dry forest. En: Bawa, K y M. Handley. Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Man and the Biosphere series, Vol 6. UNESCO, Paris.
- Gauthier-Hion, A. 1990. Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an african tropical rain forest. En: Bawa, K.S. y Hadley, M. (eds). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series. Vol. 7. The Parthenon Publishing Group. New Jersey, USA. pp.219-230.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52:107-145.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Acad. Press. New York. E.U.A.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray, D.K. (ed.) Seed Dispersal. Academic Press, New York. pp. 123-189.
- Howe H.F. 1989. Scatter- and clump-dispersal and seedling demography hypothesis and implications. Oecologia 79: 417-426.
- Howe H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En: Bawa, K y M. Handley. Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants. Man and the Biosphere series, Vol 6. UNESCO, Paris. pp.261-282.
- Howe, H.F. y W.M. Ritcher. 1980. Effects of seed on seedling size in Viroia surinamensis: a within and between tree analysis. Oecologia (Berlin)53:347-351.
- Howe, H.F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics 13:201-208.
- Huddell, P.S. y Foster B. R. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond J. y Case T. J. (eds.) Community Ecology. Harper & Row Pub. New York. pp.314-329..

- Ibarra-Manriquez G y Sinaca-Colin S. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Instituto de Biología, UNAM.
- Ibarra-Manriquez, G., B. Sánchez-Garcías, y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23(3):242-254
- Inrante, G.S. y Zarate, L.G. 1984. Métodos estadísticos. Un enfoque interdisciplinario. Trillas, México. 643 p.p.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 3(2):121-130.
- Janzen, D.H. 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528.
- Janzen D.H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. of Ecol. Sys.* 2:465-492.
- Janzen D.H. 1988. Seeding patterns of tropical trees. En *Tropical trees and Living Systems*. Tomlinson and Zimmerman (eds.) Cambridge University Press. London. pp.83-128.
- Loiseleur, A. Bette. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82:494-500.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro. En: Gómez-Pompa A., et al. (eds). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. C.E.C.S.A. CNEB-INIREB. México, D.F. p.p.31-69.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 139 p.p.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claras, Ciclos vitales y regeneración de las selvas altas perennifolias. En: Gómez Pompa y del Amo, Silvia (eds.) *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra. pp.191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical. Tesis doctoral. UNAM. 142pp.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla E. 1986. Seed dispersal and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En *Frugivores and Seed Dispersal* Estrada y Fleming (eds.) Dr W Junk Pub. Dordrecht. pp.333-346.

- Martinez-Ramos, M; J. Sarukhan y D. Piñero. 1988a. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: the case of Astrocaryum mexicanum at Los Ixtlas tropical rain forest. En: Davy, D.J.; M.J. Hutchings y A.K. Watkinson (eds.) Plant Population ecology. Oxford, Inglaterra, pp.293-313.
- Martinez-Ramos, M.; E. Alvarez-Buylla; J. Sarukhan y D. Piñero. 1988b. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical rain forest. J. Ecol. 76:700-716.
- Martinez-Ramos, M. y Alvarez-Buylla E. y J. Sarukhan. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. Ecology 70:555-558.
- Martinez-Ramos, M. y A. Soto-Castro. 1992. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. Vegetatio (en prensa).
- Miranda, F. y X. Fernandez. 1963. Los tipos de vegetacion de Mexico y su clasificacion. Bol. Soc. Bot. Mex. 29:29-179.
- Newstrom, L.E.; G.W. Frankie; H.G. Baker y R.C. Colwell. 1990. Phenology in the tropical rain forest at La Selva. En: Mc. Dade, L.A.; K.S. Bawa; G.S. Hartshorn y H.A. Hespenheide (eds.) La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. Univ. Chicago Press.
- Núñez Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva nublada de México. Tesis de Licenciatura (Biología) Facultad de Ciencias, UNAM México.
- Orozco Segovia, A. y Vazquez Yanes, C. 1982. Plants and fruit bat interactions in a tropical rain forest area, southeastern Mexico. Biotropica 14:137-149.
- Piñero, D. et al. 1977. Estudios demográficos en plantas: Astrocaryum mexicanum Liebm. I. Estructura de las poblaciones. Boletín de la Sociedad Botánica de México 37:69-118.
- Platt, W.J. y Hermann, S.M. 1986. Relationships between dispersal syndrome and characteristics of populations of trees in a mixed-species forest. En Frugivores and Seed Dispersal Estrada C.A. y T.H. Fleming (eds.) Dr W Junk Pub. Dordrecht. pp.309-322.
- Primack, R.B. 1987. Relationships among flowers, fruits and seeds. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:409-430.
- Rabinovich, J.E. 1980. Introducción a la ecología de poblaciones animales. Cia. Editorial Continental, México. 313pp.

- Richards, P.W. 1957. The tropical rainforest. 2a. edición. Cambridge University Press, Cambridge.
- Silvertown, J. W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. Biol. J. Linn. Soc. 14:235-250.
- Simberloff, D. y I. Dayan. 1992. The guild concept and the structure of ecological communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 22:115-143.
- Smyth, N. 1970. Relaciones entre las épocas de abundancia de frutos y los métodos de dispersión de las semillas de un bosque neotropical. The American Naturalist 104:25-35.
- Smyth, N. 1989. Seed survival in the palm Astrocaryum Standleyanum: evidence for dependence upon its seed dispersers. Biotropica 21:50-56.
- Sokal, R.R. y J.R. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Co. N.Y. E.U.A.
- Soto Esparza, M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la regeneración de Los Tuxtlas, Veracruz. En: Gomez-pompa A.; del Amo, S.; Vazquez Yanes, C. y Butanda, C. (eds.) investigaciones sobre Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, Mexico. CECSA, CNEB, INIREB, Mexico. pp. 70-111.
- Swaine, M.D. y I.C. Whitmore. 1988. On the definition of ecological species in tropical rain forests. Vegetatio 75:81-86.
- Terdorff, J. 1990. Seed and fruit dispersal. En: Bawa, K.S. y Hadley, M. (eds). Reproductive ecology of tropical forest plants. Man and the Biosphere Series. Vol. 7. The Parthenon Publishing Group. New Jersey, USA. pp.181-190.
- Terdorff, J. 1991.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoria y dispersión de semillas por aves. En: Gomez-pompa A.; del Amo, S.; Vazquez Yanes, C. y Butanda, C. (eds.) investigaciones sobre Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, Mexico. CECSA, CNEB, INIREB, Mexico. pp.447-470.
- Vazquez, Y.C. 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. Tropical Ecology 21:103-112.
- Wheelerwright, N.I. 1985. Competition for Dispersers, and the timing of flowering and fruiting in a guild of tropical trees. OIKOS 44:465-477.

Whitmore, I.C. 1978. Gaps in the forest canopy. Ed: Tomlinson
P.B. y Zimmermann (eds.) Tropical Trees and Living Systems.
Cambridge University Press. pp.639-655.

Whitmore I.C. 1989. Canopy Gaps and Two Major Groups of Forest
Trees. Ecology 70(3):536-538.

Wilson, F.M. y Crome H.J. 1989. Patterns of seed rain at the
edge of a tropical Queensland rain forest. Journal of
Tropical Ecology 5:301-308.