



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



BIBLIOTECA  
INSTITUTO DE ECOLOGIA  
UNAM

LLUVIA DE SEMILLAS EN MATORRALES DE DUNAS  
COSTERAS EN EL MORRO DE LA MANCHA,  
VERACRUZ.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G O**

P R E S E N T A :

IRMA ACOSTA CALIXTO



MEXICO, D. F.



1993



A MIS PADRES, CON  
PROFUNDO RESPETO  
QUIENES SUPIERON  
DARME LAS BASES  
DE LA VIDA

A MIS HERMANOS,  
CON MUCHO CARÍÑO

A LUZ CAROLINA

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Patricia Moreno-Casasola Barceló el haber dirigido y revisado este trabajo, así como todo el apoyo y asesoría brindados durante su realización.

Agradezco al Dr. Carlos Vázquez-Yanes, a la Biól. María Luisa Martínez Vázquez, al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo, miembros del jurado, sus comentarios y opiniones durante la revisión del manuscrito.

A la Biól. María Luisa Martínez Vázquez, maestra y amiga, le doy las gracias por su gran amistad, apoyo y "porras" que siempre me animaron llegar al término de la tesis.

Al Dr. Emmanuel Rincón Saucedo y a la M. en C. María del Pilar Huante Pérez por su gran apoyo, confianza y por las facilidades que me han brindado dentro de su laboratorio.

Al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por su interés en la revisión y corrección de este trabajo.

A la M. en C. Silvia Castillo Arguero y al Biól. Lucio Lozada por su ayuda en la identificación del material de herbario.

A la M. en C. Yvonne Vargas A. por su asesoría y ayuda en el análisis estadístico de los datos.

A mis compañeras y amigas de por vida, Gudelia Salinas Pulido y Nériida Pérez Vázquez por su gran amistad, ayuda, confianza y por todos los momentos que hemos compartido juntas. Gracias por todo.

A los miembros del laboratorio de Ecología: Irene, Graciela, Lupita, Mariana, Paty, Ricardo, Marisa, Gudelia, Consuelo, Nériida, Octavio, Rodolfo, Gaby, Miriam, Adriana, Dr. Javier Alvarez, Dr. Jorge Meave, M. en C. Silvia Castillo, etc.; y del laboratorio Especializado de Ecología: Tere Valverde, Tere García e Yvonne Vargas, gracias por su amistad, apoyo y compañerismo.

Al Instituto de Ecología, A.C., por la facilitación de las instalaciones de la Estación biológica "El Morro de la Mancha, Ver." Asimismo agradezco a E. López Barradas y A. García Rodríguez su ayuda y amistad brindadas durante el desarrollo del trabajo de campo.

A Gudelia, Roberto, Alma, Olivia, Juan, Nériida, Margarita, Rosalinda, Araceli, Queta, gracias por ser amigos de siempre.

A mis padres y hermanos, gracias por su amor, comprensión, ayuda y constante apoyo.

Esta tesis forma parte del proyecto de investigación del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias. UNAM titulado: "Dinámica de los matorrales de dunas costeras" financiado por CONACYT (D112-903640).

## RESUMEN

El presente trabajo se llevó a cabo en el sistema de dunas costeras en el Morro de Mancha, Veracruz. Como parte de la dinámica de este sistema está la presencia de matorrales, como paso previo al establecimiento de una selva baja o mediana durante el proceso de estabilización. Tomando en cuenta lo anterior se trató de conocer el papel de la lluvia de semillas en la disponibilidad de especies, abordando la producción y dispersión de propágulos (semillas y frutos).

El estudio de lluvia de semillas se inició en marzo de 1990 y continuó hasta febrero de 1991, trabajando en tres tipos de ambiente: pastizales, matorrales abiertos de *Diphysa robinoides* y matorrales cerrados ricos en especies. Las trampas que se emplearon fueron de tres tipos: con el propósito de capturar semillas dispersadas por viento a nivel del suelo (24 trampas tipo malla-enterrada), a alturas mayores (24 trampas tipo malla-barrera), semillas que caen por su propio peso o son transportadas por los pájaros (48 trampas tipo cono). Mensualmente se colectó el material en bolsas de papel para su posterior cuantificación e identificación en el laboratorio.

Se encontró un total de 25312 semillas y 82 especies (incluyendo 24 "morfoespecies") a lo largo del año de estudio. La densidad de semillas en los pastizales fue de 802 semillas/m<sup>2</sup>, en los matorrales abiertos de 1475 semillas/m<sup>2</sup> y en los matorrales cerrados de 552 semillas/m<sup>2</sup>. En los pastizales se registró mayor número de semillas por especie, principalmente de especies herbáceas y herbáceas-gramíneas anemócoras. En los matorrales (matorrales cerrados) se presentó mayor número de especies herbáceas, arbustivas y arbóreas dispersadas por viento y por otros medios. En la época de "nortes" se presentaron los mayores números en cuanto a abundancia de semillas y riqueza de especies registrados en la lluvia de semillas. Por último, en todos los tipos de ambiente se registró mayor representatividad de especies alóctonas (ajenas o dispersadas), de esta manera se detectó un movimiento de propágulos entre los pastizales, matorrales abiertos y matorrales cerrados.

Tomando en cuenta la heterogeneidad ambiental presente en el sistema de dunas costeras se espera diferentes respuestas de las especies con respecto a la producción, dispersión y persistencia de sus semillas que conducen a diferencias en la disponibilidad de especies. La lluvia de semillas es uno de los mecanismos que determina los patrones de comportamiento de las especies que en un momento dado reflejan la composición florística como la regeneración de las comunidades.

## INDICE

### AGRADECIMIENTOS RESUMEN

	Pág.
I. INTRODUCCION .....	1
II. ANTECEDENTES	
2.1 SISTEMA DE DUNAS COSTERAS Y SU DINAMICA .....	4
2.2 SUCESION	
2.2.1 GENERALIDADES .....	6
2.2.2 SUCESION DE VEGETACION DE DUNAS COSTERAS EN MEXICO .....	10
2.3 DISPERSION .....	12
2.4 LLUVIA DE SEMILLAS .....	16
III. OBJETIVOS.....	21
IV. DESCRIPCION Y LOCALIZACION DE LA ZONA DE ESTUDIO .....	22
V. METODOLOGIA .....	29
5.1 ELECCION DE SITIOS DE TRABAJO.....	29
5.2 TIPOS DE TRAMPAS.....	30
5.3 ANALISIS DEL MATERIAL.....	35
5.4 METODOS DE ANALISIS DE DATOS	
5.4.1. INDICES DE SIMILITUD DE SØRENSEN.....	37
5.4.2. INDICES DE AGREGACION.....	37
5.5 ANALISIS ESTADISTICO.....	38
VI. RESULTADOS .....	39
6.1 COMPARACIONES TEMPORALES	
6.1.1 VARIACION MENSUAL A LO LARGO DE TODO EL AÑO....	42
6.1.2 VARIACION ENTRE EPOCAS EN CADA SITIO DE TRABAJO.....	42
6.2 COMPARACIONES ESPACIALES	
6.2.1 VARIACION ENTRE SITIOS A LO LARGO DE TODO EL AÑO.....	45
6.2.2 VARIACION ENTRE SITIOS EN CADA EPOCA.....	45
6.3 INDICES DE SIMILITUD DE SØRENSEN .....	47
6.4 INDICES DE AGREGACION	
6.4.1 ENTRE EPOCAS EN CADA SITIO DE TRABAJO.....	49
6.4.2 ENTRE SITIOS EN CADA EPOCA.....	49
6.5 DISPERSION .....	50
6.6 BIOLOGIA DE LAS ESPECIES	
6.6.1 DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS DEL NUMERO DE SEMILLAS POR ESPECIE .....	56
6.6.2 PROPORCION DE ESPECIES RESIDENTES (AUTOCTONAS) Y AJENAS (ALOCTONAS) EN CADA SITIO.....	56
6.6.3 FORMAS DE CRECIMIENTO .....	67
6.6.4 DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS .....	76
6.6.5 DISTRIBUCION TEMPORAL DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS .....	77

6.6.6	COMPARACION DE PATRONES DE DISPERSION TEMPORAL DE LAS ESPECIES CON FENOLOGIA DE FRUCTIFICACION.....	78
VII.	DISCUSION .....	81
VIII.	CONCLUSIONES .....	95
IX.	BIBLIOGRAFIA .....	97

## I. INTRODUCCION

Los sistemas de dunas se caracterizan por una gran heterogeneidad ambiental. Presentan una topografía en la cual se pueden diferenciar varias zonas o áreas con características diferenciales en cuanto a exposición al viento, pendiente, movimiento de arena, contenido de humedad, salinidad, etc., dando lugar a diversos microambientes (hondonadas, pendientes de barlovento y sotavento, cimas y brazos) definidos en gran medida por las diferencias en el movimiento del sustrato. La diversidad de microambientes originados en el transcurso de la formación de dunas costeras ha dado lugar a un mosaico complejo de agrupaciones vegetales con composición florística y estructura diferente (Ranwell, 1972; Chapman, 1976; Moreno-Casasola et al., 1982; Moreno-Casasola y Espejel, 1986).

Otro elemento de heterogeneidad característico son las diferencias en cuanto al grado de estabilidad en las distintas partes del sistema, que dan lugar a un gradiente sucesional en el que el porcentaje de cobertura vegetal y la movilidad del sustrato juegan un papel fundamental, encontrando zonas móviles (pioneras), semimóviles y estabilizadas. En las zonas móviles una gran porción de la superficie es arena descubierta, presenta gran movilidad del sustrato y vegetación poco densa, formada por especies resistentes a la aspersion salina, movimiento de arena, etc. y con hábitos rastreros, así como por especies erectas y trepadoras. Las zonas semimóviles se caracterizan por tener un porcentaje de cobertura vegetal mayor en forma de manchones, por lo cual el movimiento de arena ha disminuido. En las zonas estabilizadas el movimiento del sustrato es mínimo y la cobertura vegetal es casi continua. Aquí se encuentran manchones de mayor tamaño con vegetación arbórea de selva intercalados con pastizales y matorrales.

Las áreas estabilizadas presentan una mayor riqueza de especies, de las cuales algunas constituyen elementos comunes con otros tipos de vegetación que se localizan tierra adentro. Probablemente lo anterior constituye el resultado de un lento proceso de colonización: nucleación (Yarranton y Morrison, 1974), por parte de los matorrales que se van enriqueciendo con la entrada de nuevas especies, en donde la estructura se va haciendo más compleja y las condiciones ambientales se van modificando tendiendo a conformar parte de las primeras fases de un tipo de vegetación denominado selva baja o mediana.

En este contexto es fundamental entender la dinámica del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz y la manera en que se va dando el proceso de estabilización a través del tiempo. La formación de matorrales parece constituir parte de las primeras fases en el establecimiento de una selva baja o mediana. En este sentido también es importante conocer los mecanismos que permiten el crecimiento y expansión de los matorrales y hasta dónde la modificación de las condiciones físicas y biológicas que se da bajo ellos, con respecto al pastizal circundante, favorece o inhibe el crecimiento de otras especies. Tomando en cuenta lo anterior, en este trabajo sólo se hizo énfasis en la disponibilidad de semillas, que se puede estimar por medio de la caída en un área por unidad de tiempo (lluvia de semillas). Harper (1977) considera que la lluvia de semillas está relacionada con la producción y diseminación de los propágulos. Por lo tanto, se abordó la producción de propágulos (semillas y frutos) como componente básico de la disponibilidad (Guevara, 1986), al igual que la dispersión como una forma de explicar la accesibilidad a un sitio por determinadas especies (Harper, 1977; Fenner, 1985; Howe y Smallwood, 1982).

Finalmente los conocimientos obtenidos a través de este trabajo y otros que forman parte del mismo proyecto permitirán caracterizar y describir los mecanismos naturales que permiten que se dé la transición pastizales-matorrales-selva en las dunas costeras, así como contribuir a iniciar lineamientos de estudio sobre las posibilidades de manejo y aceleración del proceso sucesional en esta comunidad y conservar al menos parte del sistema con su dinámica natural.

## II. ANTECEDENTES

### 2.1 SISTEMA DE DUNAS COSTERAS Y SU DINAMICA

Estos sistemas se conforman por promontorios, montículos y colinas de arena creados por el transporte eólico de sedimentos. Los dos fenómenos responsables de su formación se encuentran en constante interacción. El más importante es el movimiento de arena producido por el viento, y el segundo es la colonización de este sustrato móvil por algunas plantas (Disraeli, 1984). Éstas llegan a constituir un obstáculo en donde al chocar el viento, los granos de arena bajan su velocidad y se depositan dando lugar a un acumulamiento sucesivo, llegando a formar un montículo y eventualmente una duna embrionaria.

En lugares donde soplan vientos fuertes regularmente en la misma dirección, las grandes dunas pueden avanzar y sepultar todo lo que encuentren a su paso. Por tanto, se considera el movimiento de arena como una perturbación, ya que da lugar a la modificación de la distribución de especies y de las comunidades, provocando así el inicio de la sucesión en las dunas con la aparición de las especies colonizadoras. Posteriormente conforme aumenta la diversidad de especies, empieza la estabilización (Noble y Slatyer, 1980; Sousa, 1984).

Barnes (1977) establece que en la formación de dunas, la vegetación actúa en dos sentidos: acelera la acumulación de arena al reducir la velocidad del viento y estabiliza las superficies de arena desnuda y móvil. Por lo tanto, el crecimiento y la estabilización de las dunas depende en gran medida de la existencia de una barrera que reduzca la velocidad del viento en la superficie y por consiguiente, que incremente el depósito de arena y reduzca la erosión (Ranwell, 1972).

En los sistemas de dunas y sobre todo durante las etapas iniciales de colonización se presentan una serie de condiciones que restringen el establecimiento de poblaciones vegetales. Dentro de estas condiciones encontramos, bajos niveles de humedad, poca disponibilidad de nutrientes, altas concentraciones de salinidad y gran movilidad del sustrato entre las más importantes (Sauer, 1976; Maun, 1990). Por otra parte, con el establecimiento de especies pioneras las características físicas antes mencionadas van cambiando. Por ejemplo, aumenta la disponibilidad de nutrientes debido a la descomposición de materia orgánica (Salisbury, 1925), el movimiento de arena es menor, por la fijación del sustrato que producen las plantas. En general la colonización por parte de las plantas también puede alterar las condiciones de luz, temperatura, salinidad, etc., incrementándose la invasión de nuevas especies capaces de crecer en "nuevos ambientes". De tal manera que se presenta un aumento en la estabilización del sistema.

El gradiente de estabilización dentro del sistema de dunas, trae consigo el desarrollo de distintos tipos de vegetación: especies pioneras en la playa y zona de dunas móviles, pastizales en zonas semimóviles, matorrales en zonas estabilizadas y en algunos casos pueden llegar a formarse manchones de selva como sucede en el Golfo de México (Moreno-Casasola et al., 1982).

## 2.2 SUCESION

### 2.2.1 GENERALIDADES

En el estudio de las comunidades vegetales es de suma importancia considerar que éstas están sujetas a regímenes de perturbación natural y humana. Por lo tanto, las comunidades se pueden concebir más como dependientes de la perturbación. La perturbación ha sido reconocida como un factor importante que afecta la estructura y dinámica de las comunidades (Pickett et al., 1989), y se ha definido como un daño puntual y discreto en uno o varios individuos que directa o indirectamente crea las condiciones u oportunidades para que otros individuos puedan llegar a establecerse. Guevara (1982) establece que la perturbación es un acontecimiento cotidiano que ocasiona discontinuidad o heterogeneidad ambiental. Las perturbaciones modifican constantemente las condiciones físico-químicas en el ambiente y el substrato afectando la accesibilidad y disponibilidad de las especies para la regeneración. Sousa (1984) propone que la perturbación es la principal fuente de heterogeneidad temporal y espacial en las comunidades ya que altera el medio ambiente así como la biomasa existente, dando la oportunidad para el establecimiento de otras especies.

Después del "disturbio" según la literatura más moderna se inicia un proceso de restablecimiento del equilibrio denominado regeneración (en el caso de perturbaciones poco intensas) o sucesión (en el caso perturbaciones de mayor intensidad) (Noble y Slatyer, 1980; Sousa, 1984). En función de esto, los cambios en cuanto a composición y estructura de la vegetación y sus causas (dinámica) han sido explicados a través del estudio de ciertos procesos denominados como sucesión (primaria y secundaria), regeneración, colonización, etc. (Guevara, 1982).

Por otra parte, la mayoría de los estudios contemporáneos de sucesión han tratado de explicar los patrones de cambio de las comunidades en función de múltiples escalas de tiempo y de espacio, así como sus causas. La sucesión ha sido estudiada desde dos puntos de vista, aunque estos enfoques son extremos en un gradiente de concepciones, que pocas veces se encuentran estudios que se ajusten perfectamente a ellos:

i) El enfoque reduccionista (darwinista), en donde el objeto de estudio se centra en el comportamiento individual de los organismos durante la sucesión, suponiendo que el ecosistema es un sistema abierto a muchas influencias externas. Aquí la sucesión se define como un proceso estocástico con una serie de eventos graduales que tiende hacia el equilibrio en las comunidades (Horn, 1975; Pickett, 1976).

ii) El enfoque holístico define a la sucesión como un proceso determinístico generado por la estructura interna de las comunidades. Su objeto de estudio se centra en el comportamiento sucesional de los factores o atributos que emergen a niveles de organización superiores (ecosistema y comunidad) y son más que la suma de los organismos y poblaciones, por lo tanto, considera que el ecosistema es una entidad cerrada (Clements, 1916).

En el estudio de la sucesión se han utilizado varios enfoques, reflejando los diferentes intereses de estudio. La teoría clásica de la sucesión establece que el proceso sucesional es ordenado, direccional y predecible aceptando el modelo de facilitación, en donde las primeras especies que llegan a un área desnuda modifican el ambiente en su detrimento, favoreciendo la entrada de nuevas especies (Clements, 1916; Yarranton y Morrison, 1974; Connell y Slatyer, 1977; Bazzaz, 1979; Noble y Slatyer, 1980). Connell y Slatyer (1977) propusieron tres tipos de mecanismos mediante los cuales se desarrolla la sucesión:

1. Facilitación. De acuerdo a este modelo, las especies pioneras llegan al sitio y alteran las condiciones ambientales del medio haciéndolo adecuado para la entrada de otras especies.

2. Tolerancia. Este mecanismo consiste en que las especies tardías toleran mejor una escasez de recursos que las especies pioneras, por lo que pueden crecer lentamente y desplazarlas, reduciendo los recursos a niveles aun inferiores.

3. Inhibición. Es el mecanismo que consiste en que las especies tardías logran establecerse pero no pueden llegar al estado adulto en presencia de las especies tempranas, a menos que sean desplazadas por la muerte o daño causado por factores extrínsecos a la competencia (depredación, condiciones físicas extremas, etc.).

Uno de los primeros trabajos respecto a un proceso de facilitación de la sucesión fue el realizado por Yarranton y Morrison (1974) quienes plantearon la idea de nucleación como el mecanismo de colonización de las dunas costeras en Canadá, en donde algunas especies de arbustos (*Juniperus virginiana*) actuaban como individuos nodriza o núcleo que favorecían el establecimiento de otras especies bajo su cobertura. Otros autores han desarrollado esta idea como "núcleos de facilitación" para diversos tipos de ambientes, por ejemplo Debussche et al. (1982, 1985) en huertos abandonados en el Mediterráneo, Guevara et al. (1986, 1992) en árboles en pie o remanentes en pastizales tropicales de México, y Belsky et al. (1989) en árboles aislados en una sabana semi-árida en Kenya, entre otros. Estos autores han concluido que la riqueza y abundancia de especies en "islas" dependen de la atractividad (recurso ofrecido) para los dispersores, de la distancia a la vegetación circundante, del área de cobertura y de la densidad del dosel, ya que estos árboles y la vegetación bajo su sombra actúan como "núcleos de regeneración", contribuyendo al enriquecimiento de especies arbóreas y arbustivas facilitando la sucesión.

Por otra parte, Valiente-Banuet y Ezcurra (1991), en un estudio sobre dinámica del establecimiento de cactáceas en comunidades de zonas áridas y semiáridas, considera que en términos generales, los árboles y arbustos modifican el

microambiente por debajo de su dosel y actúan como plantas nodriza. Esto facilita el establecimiento de plantas anuales y perennes, generando mosaicos de ocupación del espacio, teniendo un papel importante la dispersión en los patrones de asociación.

Ehrenfeld (1990) establece que los cambios sucesionales en las comunidades vegetales de las zonas costeras ocurren sobre un amplio rango de escalas de tiempo, en respuesta a los cambios ambientales (fisiográficos o eventos de perturbación). Él encuentra que la playa es colonizada por especies herbáceas pioneras, pero conforme se van desarrollando las primeras dunas aparecen otros tipos de vegetación herbácea; a partir de éstas se inicia el establecimiento de matorrales que a su vez favorecen el desarrollo de otras especies bajo su cobertura llegando a conformar otro tipo de vegetación (bosque).

Por otro lado, Guevara (1986) menciona que la colonización de un sitio está en función de los siguientes factores: a) disponibilidad de especies previa a la perturbación, b) su vulnerabilidad hacia la perturbación, y c) las condiciones ambientales creadas por la perturbación, las cuales influyen en el acceso de nuevas especies.

Durante la colonización y regeneración de sitios abiertos y/o perturbados, gran cantidad de especies de plantas depende de sus propágulos (semillas, frutos, bulbos, rizomas, plántulas, juveniles y brotes) para colonizar nuevos sitios (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990). La producción estacional de propágulos en su alrededor o vecindario, así como la persistencia en el suelo (semillas y partes vegetativas) han sido consideradas como dos formas de disponibilidad de especies cuya importancia radica en que permite entender la colonización de sitios perturbados y de sucesión secundaria por determinadas especies de plantas (Noble y Slatyer, 1980).

La disponibilidad de especies se define como la presencia de propágulos viables dentro de un sitio, así como dentro de su vecindad accesibles en el momento adecuado para colonizar nuevos sitios después de una perturbación. Los componentes básicos de la disponibilidad son: producción estacional de propágulos (comportamiento fenológico), dispersión (vectores, distancia y amplitud), y persistencia (latencia, longevidad). Por tanto, la disponibilidad de especies ha contribuido al entendimiento del proceso de sucesión secundaria, explicando la composición inicial de especies (Guevara, 1986). Se considera que la dinámica de la vegetación debe de interpretarse basándose en los procesos que afectan la estructura y composición de la vegetación en un momento dado. Estos procesos son: perturbación (disponibilidad del sitio), disponibilidad de especies (disponibilidad diferencial de especies) y atributos vitales (desarrollo diferencial de las especies) (Guevara, 1982; Pickett et al., 1987).

#### 2.2.2 SUCESION DE VEGETACION DE DUNAS COSTERAS EN MEXICO

La vegetación de dunas costeras en México ha sido estudiada por varios autores (Poggie, 1962; Bonet y Rzedowski, 1972; González-Medrano, 1972; Puig, 1976; Moreno-Casasola et al., 1982; Castillo, 1984; García, 1987; Castillo et al., 1991), en cuyos trabajos se ocupan de aspectos florísticos en diferentes zonas o presentan listados de especies y la descripción de la estructura.

El estudio de la vegetación de costas arenosas del Golfo de México y del Mar Caribe en México indica que éstas constituyen sistemas con una gran variación en composición y estructura, incluso en áreas muy cercanas debido a la existencia de microhábitats diferentes (Sauer, 1967; Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Otra conclusión obtenida de estos estudios es que el

ambiente es muy restrictivo, donde la interacción de las condiciones atmosféricas (vientos fuertes y aspersion salina), temperatura y condiciones edáficas (suelo poroso y poco consistente) produce entre otras cosas, una gran movilidad del sustrato, poca capacidad de retención de humedad y acumulación de sales solubles. En el proceso de estabilización de las dunas costeras, existen dos momentos críticos. El primero se presenta en la colonización de un sustrato muy móvil (con baja capacidad de retención de agua, pobre en nutrientes y sujeto a fuertes fluctuaciones de temperatura y humedad), en donde pocas especies son capaces de establecerse porque las condiciones físicas son muy rigurosas. La segunda etapa crítica se da una vez que las primeras plantas inician el proceso de fijación de las dunas terminando en una cubierta vegetal densa, herbácea perenne, dominada por pastos y hierbas rastreras, a partir de la cual se inicia el establecimiento de matorrales bajo condiciones físicas menos rigurosas, pero quizás con una fuerte competencia por recursos (nutrientes, agua, etc.).

En general, en México existen escasos estudios sobre sucesión y regeneración de vegetación de dunas costeras tropicales. Al respecto, el primer trabajo lo constituye el de González y Moreno-Casasola (1982), en el cual se analizó la regeneración de la vegetación en tres zonas con características diferentes de exposición al viento, aspersion salina y profundidad del manto freático, en el sistema de dunas del Morro de la Mancha, Veracruz. Estos autores encontraron que la regeneración depende del tamaño e intensidad de la perturbación, de la composición florística de su vecindad, de las características de las especies que toman parte en la reposición, y de los factores microambientales de la zona perturbada. Así mismo, Córdoba (1991) en un estudio sobre ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras del sistema ya mencionado, considera que el establecimiento de la fase de matorrales promueve una mayor gama de condiciones ambientales, y por tanto, de heterogeneidad ambiental y de interacciones biológicas,

proporcionando la posibilidad para el establecimiento de un mayor número de especies.

Existe otro trabajo (Salinas, 1992) sobre crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura, donde se concluye que los matorrales con un dosel abierto crean condiciones microclimáticas particulares (temperatura, humedad, así como condiciones edáficas y principalmente luminicas) para que las especies arbóreas de etapas más desarrolladas de la sucesión puedan llegar a establecerse. De esta manera, se puede enriquecer su estructura y composición y llegar a constituir con el tiempo otro tipo de vegetación (selva mediana). Pérez-Vázquez (en preparación) establece que existe un banco de semillas en los diferentes ambientes (pastizal, matorral abierto, matorral cerrado) de la zona estabilizada de las dunas del Morro de la Mancha, representado principalmente por especies ajenas con una forma de crecimiento herbáceo. En este estudio se concluye que muchas especies herbáceas invaden ambientes sucesionalmente más avanzados (matorrales y selva) a través de su banco de semillas.

### 2.3 DISPERSION

Los patrones sucesionales están determinados por varios procesos naturales que juegan un papel importante en la dinámica de las comunidades. Estos procesos pueden ser de escape temporal (latencia de semillas) y espacial (dispersión de semillas), los cuales pueden facilitar la colonización exitosa de especies que alcanzan la madurez en espacios abiertos y/o perturbados, es decir, permiten la detección de sitios susceptibles de ser ocupados (Harper, 1977; Fenner, 1985).

Guevara (1986) establece que la estructura y composición de la vegetación que está colonizando un sitio perturbado, dependen

de la disponibilidad de especies (determinada por el suministro de propágulos en el suelo y semillas producidas en la vegetación circundante) y de la accesibilidad al sitio (determinada por la facilidad con la que pueden llegar los propágulos al sitio, donde quedan involucrados tanto los vectores de dispersión como la distancia al sitio). Los vectores de dispersión pueden ser direccionales (bióticos) o no direccionales (abióticos). Los frugívoros dispersores representan un vector direccional de dispersión, con probabilidades muy específicas de deposición de semillas (Van Dorp, 1985). En contraste, la lluvia de semillas de especies anemócoras se distribuye de otra manera mediante vectores no direccionales y con probabilidades aleatorias (menos dirigidas) en su depositación. Por lo tanto, la disponibilidad de especies no sólo depende de la producción local de propágulos y su reserva en el suelo, ya que también es importante considerar el suministro de propágulos provenientes de otra parte, a través de la dispersión. De esta manera, las especies disponibles para colonizar un sitio perturbado constituyen una de las explicaciones más importantes para entender el proceso de recolonización de un sitio.

El término "dispersión" ha sido objeto de estudio, definido y aplicado por diversos autores. Dispersión es el término aplicado a los procesos por los cuales los individuos se alejan del medio ambiente inmediato de sus progenitores y vecinos hacia otro (separación de frutos y/o semillas de la planta progenitora) (Harper, 1977; Fenner, 1985; Howe y Smallwood, 1982), y se ha definido como un fenómeno preponderante para entender la distribución y abundancia de las plantas, ya que la presencia de una especie en un área determinada puede depender de su habilidad para llegar a ella (Dirzo y Domínguez, 1986).

La dispersión de propágulos (semillas y/o frutos) constituye uno de los principales medios que permite a las plantas explorar nuevos ambientes heterogéneos, a través de la liberación y moviéndose a distancias grandes o cortas de la planta

progenitora, encontrando quizás el sitio donde la probabilidad de establecimiento, crecimiento y reproducción exitosos se pueda dar. Por otra parte, la dispersión también impide que exista una fuerte competencia por espacio, luz, agua, nutrientes del suelo, etc. en la proximidad a la planta progenitora (Fenner, 1985).

Howe y Smallwood (1982), en su revisión sobre la ecología de la dispersión de semillas han propuesto tres tipos de ventajas para la planta como resultado de la dispersión de sus propágulos:

1. Hipótesis de escape. Consiste en el escape de las semillas y plántulas de la mortalidad dada por herbivoría, depredación, etc. cerca de la planta progenitora (Janzen, 1971; Clark y Clark, 1981; De Steven, 1982; Augspurger y Kelly, 1984).

2. Hipótesis de colonización. Consiste en la colonización continua de hábitats inestables o perturbados (Baker, 1974; Jackson, 1981).

3. Hipótesis de dispersión directa. Consiste en la localización de microhábitats adecuados para el establecimiento y crecimiento. La remoción de semillas lejos de la planta progenitora por hormigas hacia los hormigueros puede favorecer su establecimiento (Culver y Beattie, 1980; Davidson y Morton 1981, 1984). Se ha sugerido que la dispersión de semillas por aves (frugívoras) juega un papel importante en la historia de vida de muchas plantas, ya que es probable que esta separación de la planta progenitora permita que las semillas lleguen a sitios con características físicas y biológicas que incrementan la probabilidad de germinación y establecimiento (Thompson y Willson, 1979; Herrera y Jordano, 1981; Davidar, 1983; Van Dorp, 1985; Wheelwright, 1985).

Las semillas y frutos de muchas especies de plantas presentan ciertas características morfológicas que frecuentemente indican los mecanismos generales de dispersión, aunque éstos sólo pueden inferirse de manera tentativa (van der Pijl, 1972). El transporte de la diáspora que permite su separación de la planta progenitora puede producirse por mecanismos autónomos o

involucrar a un agente externo como la gravedad, el viento, el agua, los animales e incluso el hombre, contribuyendo al favorecimiento de su propagación (Kozłowski y Gunn, 1972; van der Pijl, 1972). Se considera que la acción de estos agentes podría darse individualmente; sin embargo, en más de un caso la dispersión puede ser tan extensa y ocurrir durante un período tan largo que algunas semillas pueden ser transportadas por más de un agente dispersor. A este movimiento se le ha llamado dispersión secundaria (Watkinson, 1978; Matlack, 1989). Por otra parte, se ha propuesto que no hay una relación obligatoria entre la forma y la función de las características fenotípicas de la diáspora (unidad de la planta que es dispersada), ya que cada tipo de dispersión produce modificaciones morfológicas especiales en las diásporas (síndromes) que podrían ser efectivos para otros métodos de dispersión (Danserau y Lems, 1957; van der Pijl, 1972).

Generalmente las semillas dispersadas por agentes físicos (viento, agua) son transportadas a grandes distancias, mientras que las dispersadas por agentes bióticos (animales) son transportadas a distancias menores y de manera más direccional. Harper (1977) establece que las semillas grandes pueden ser dispersadas localmente a corta distancia y las semillas pequeñas pueden ser dispersadas a gran distancia, saciando las demandas de los depredadores y con posibilidades de llegar a un sitio donde la probabilidad de establecimiento, crecimiento y reproducción sea exitosa.

En los primeros estados sucesionales tienden a dominar las especies con dispersión por viento (anemócoras) cuyas semillas son las primeras en llegar a un nuevo sitio (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976). Conforme la vegetación se desarrolla, incrementa su complejidad estructural atrayendo a las aves, las cuales a su vez también influyen en los patrones de la vegetación, desempeñando un papel determinante en el equilibrio y dinámica de las comunidades favoreciendo la probabilidad de que

las semillas logren llegar a un hábitat apropiado que les permita establecerse (Howe y Primack, 1975; Stiles, 1980; Glyphis et al., 1981; Debussche et al., 1982; Herrera, 1982; McDonnell y Stiles, 1983; Guevara et al., 1986; Stiles y White, 1986).

Finalmente, los diferentes patrones de dispersión de las semillas han sido determinados por: a) características específicas tales como la morfología de los propágulos y de sus plantas progenitoras (Ridley, 1930; van der Pijl, 1972; Peart, 1981), b) en relación con la estructura de la vegetación (McDonnell y Stiles, 1983; Stiles y White, 1986), c) en cuanto a la conducta de los frugívoros y su relación con otros organismos (Fleming y Heithaus, 1981). Por otra parte, Burrows (1986) establece que es importante considerar las fuerzas aerodinámicas que intervienen o influyen en la dispersión de los propágulos. Estos patrones pueden afectar la dispersión de las semillas y su probabilidad de ubicación en hábitats adecuados para la germinación y el establecimiento, lo cual trae consecuencias sobre la sucesión en estos ambientes (Howe y Smallwood, 1982).

#### 2.4 LLUVIA DE SEMILLAS

La semilla es una estructura de reproducción, diseminación, resistencia y persistencia más eficaz y ubicua que otras estructuras vegetales análogas (esporas de origen asexual o sexual) (Vázquez-Yanes, 1987). Las semillas muestran una gran diversidad de adaptaciones que les permiten sobrevivir, al menos en número suficiente para asegurar la perpetuación de las especies, a los factores destructivos del medio ambiente tanto bióticos como abióticos.

El flujo de la dinámica de la población de semillas en el suelo se inicia con la adición continua de semillas dada por la lluvia de semillas. Los posibles destinos de las semillas viables que llegan al suelo son esencialmente cuatro: germinar

rápidamente; integrarse al banco de semillas latentes en el suelo; morir al no encontrar condiciones propicias para germinar, o ser atacada por parásitos o depredadores (Harper, 1977). Las semillas que constituyen este flujo son la suma de aquellas que han sido producidas por plantas que se encuentran en el área o sitio (autóctonas) más las provenientes de otros sitios, que han llegado a dicha área bajo la acción de factores bióticos y abióticos (alóctonas) (Young et al., 1987).

Harper (1977) establece que la caída de semillas sobre una superficie dada es función de ciertos factores tales como: a) la altura y distancia de la fuente de semillas, b) la concentración de la fuente de semillas, c) la dispersabilidad de las semillas (basada en características de la semilla: peso, presencia de estructuras o apéndices (alas, plumas, etc), y d) la actividad de los agentes dispersores (p.ej. dirección y velocidad del viento).

El destino de las semillas después de la diseminación depende en gran medida tanto de condiciones externas como de características internas. Así, las semillas no necesariamente permanecen donde llegan después de la dispersión. Tal es el caso de las semillas en suelos planos que tienden a moverse más lejos y a permanecer atrapadas en suelos irregulares. Sin embargo, las especies también pueden poseer semillas con características mucilaginosas que disminuyen su movimiento o presentar una arista higroscópica que promueva una mayor movilidad (Harper et al., 1965; Sheldon, 1974; Peart, 1981).

La lluvia de semillas se ha definido como una precipitación de semillas continua y más o menos densa, que depende del lugar y de la época del año, que puede o no integrarse al suelo. La participación de cada especie en la lluvia de semillas dependerá de su abundancia en la comunidad, de su producción de propágulos, de la naturaleza de los agentes que las diseminan, y de la estacionalidad y duración de su fructificación (Harper, 1977; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984).

Los estudios de la lluvia de semillas han proporcionado una idea clara de la distribución y abundancia de las semillas que llegan al suelo, y aunque se desconozca el lugar de producción de las semillas se puede llegar a tener una idea precisa de la disponibilidad de semillas en el espacio y en el tiempo. Se puede decir entonces que la lluvia de semillas es el aporte principal para el banco de semillas y el punto focal para determinar los patrones de comportamiento de las semillas que han reflejado la dinámica de las poblaciones y las condiciones de establecimiento de las plantas (Rabinowitz, 1981; Young et al., 1987; Peart, 1989). Por lo tanto, la lluvia de semillas se ha considerado como uno de los mecanismos de entrada o acumulación de propágulos, que en un momento dado permite tanto el mantenimiento de la composición como la regeneración de la comunidad.

A pesar de la importancia que tiene este mecanismo dentro del estudio de la dinámica de una comunidad vegetal, ha sido documentado en pocos casos. Por ejemplo, Wagner (1965) abordó la lluvia de semillas anual, como parte de un estudio de sucesión a largo plazo, basándose en la distribución numérica y estacional de las semillas de especies entrantes a un bosque por vía viento o excremento. Este autor encontró que los patrones sucesionales son dependientes en la disponibilidad de semillas acarreadas aéreamente de áreas circundantes. Por otro lado, en una sucesión glacial temprana en Finlandia, Ryvarden (1971) hizo hincapié en la importancia de la cuantificación de la lluvia de semillas como un mecanismo que ha permitido la agrupación de los comportamientos de caída de las semillas en patrones que reflejan básicamente adaptación a distintos niveles de disponibilidad de recursos y a condiciones limitantes.

Otros autores como Rabinowitz y Rapp (1980) y Rabinowitz (1981) reportaron la lluvia y el banco de semillas en un pastizal en Norteamérica con referencia a la abundancia de semillas y composición de especies presentes en estos estudios. Estos autores concluyeron que la lluvia de semillas fue espacialmente

irregular, asemejándose más al banco de semillas respecto a la riqueza de especies obtenida. Reader y Buck (1986) consideraron que las irregularidades en la distribución de *Hieracium floribundum* en pastizales abandonados pueden ser explicadas parcialmente por la heterogeneidad en la lluvia de semillas. Así mismo, Weis y Hermanutz (1988) establecieron que la diferencia latitudinal entre los sitios de muestreo en el ártico puede tener un notable impacto en la dinámica de la lluvia de semillas y, por consiguiente, en el banco de semillas, y las diferencias en estos mecanismos han influido en la estructura, dinámica y biología reproductiva de *Betula glandulosa*.

Peart (1989) hizo referencia a las relaciones espaciales entre la abundancia de especies en la vegetación madura, con la lluvia de semillas y el reclutamiento de plántulas en un pastizal costero sucesional en California. Él propone que para entender la dinámica de una población vegetal es esencial cuantificar la lluvia de semillas, lo cual implica un buen indicador de la composición de especies de reclutamiento natural al menos en ausencia de una mayor perturbación. Willson y Crome (1989) registraron los patrones de la lluvia de semillas en un bosque tropical lluvioso en Queensland, Australia. En este estudio se determinó la interacción o movimiento de semillas con otros tipos de vegetación contigua o adyacente a través del borde. Estos autores concluyeron que los patrones de depositación de las semillas son afectados por la estructura de la vegetación y por los medios de dispersión de los propágulos; por consiguiente, los patrones de la lluvia de semillas pueden influir en el reclutamiento de las poblaciones de ambos tipos de vegetación contigua o adyacente y la evolución de las características de dispersión puede ser afectada.

Por otra parte, Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) han documentado la importancia de diferentes fuentes de semillas (producción, dispersión, latencia y depredación de semillas) en la estructura, dinámica y biología reproductiva de especies que

dependen de sitios abiertos y transitorios. De esta manera, registraron la lluvia de semillas como un proceso de escape espacial que ha permitido la colonización de *Cecropia obtusifolia* (especie arbórea pionera) en un bosque tropical en los Tuxtlas, México.

Existe una amplia gama metodológica en el estudio de los patrones de dispersión de semillas, pero ésta se puede dividir en dos grandes grupos:

1. Método directo: consiste en separar y contar las semillas de todos los demás componentes (hojas, ramas, etc.) e identificarlas, trabajo llevado a cabo bajo el microscopio (si las semillas no son fácilmente visibles). En este método se ha basado la cuantificación de semillas en la superficie del suelo (Livingston, 1972; Howe y Primack, 1975), en el suelo (banco de semillas) (Kellman, 1978; Reichman, 1984), y en trampas (Ryvarden, 1971; Kellman, 1974; Werner, 1975).
2. Método indirecto: consiste en la exposición de las semillas a condiciones de luz, humedad y temperatura que puedan favorecer la germinación. Una vez que emergen las plántulas, éstas son identificadas y cuantificadas. Dependiendo de los diferentes intereses de estudio, ambos métodos se han utilizado para dar a conocer la composición y abundancia de la lluvia de semillas.

### III. OBJETIVOS

Por lo anterior, en este trabajo se plantearon los objetivos siguientes:

#### OBJETIVO GENERAL

- Entender el papel que juega la lluvia de semillas en el establecimiento de los matorrales durante el proceso de estabilización de las dunas costeras.

#### OBJETIVOS PARTICULARES

- Determinar y describir la composición y abundancia de la lluvia de semillas que se da tanto en matorrales como en pastizales circundantes, así como su variación en el tiempo.

- Conocer la lluvia de semillas como elemento en la disponibilidad de especies considerando la fenología de las especies y vegetación en pie presentes en cada tipo de ambiente.

- Evaluar espacialmente, la biología de las especies registradas en la lluvia de semillas a través de su forma de crecimiento y síndrome de dispersión.

- Establecer los patrones de dispersión de semillas de las especies encontradas en la lluvia de semillas, entre los tipos de ambiente presentes dentro de la dinámica del sistema de dunas costeras.

#### IV. DESCRIPCION Y LOCALIZACION DE LA ZONA DE ESTUDIO

El presente trabajo se realizó en la estación biológica "El Morro de la Mancha, Ver.", situada sobre la costa del Golfo de México, a los 96° 22' de longitud oeste y 19° 36' de latitud norte, a 30 km aproximadamente al noreste de Ciudad José Cardel, municipio de Actopan, Veracruz (Fig. 1). En esta zona se presenta un clima de tipo Aw<sub>2</sub>, es decir, cálido subhúmedo con una temporada de lluvias entre los meses de junio y septiembre en donde la precipitación anual oscila entre 1200 y 1500 mm. La temperatura máxima extrema es de 34 °C en mayo, la mínima extrema de 16 °C en enero y febrero, y la media anual está entre 22° y 26°C (Novelo, 1978).

Castillo y Carabias (1982) han propuesto que el año en la zona de estudio puede subdividirse en tres estaciones, tomando en cuenta los porcentajes máximos de floración y fructificación y relacionándolos con los factores ambientales (precipitación, temperatura y velocidad del viento). La época de secas se presenta de marzo a mayo, donde las condiciones son de altas temperaturas (24 °C promedio), mínima precipitación (6 mm promedio) y alta velocidad del viento (6.1 m/seg en promedio). La época de lluvias corresponde de junio a octubre con temperaturas muy altas (26.8 °C promedio), precipitaciones que van de 200 a 400 mm y velocidad de viento mínima (3.8 m/seg). Las condiciones ambientales que se dan entre los meses de noviembre a febrero, con mínima temperatura (20 °C), baja precipitación (24 mm promedio), y máxima velocidad del viento (7 m/seg) corresponden a la época de "nortes".

El mes con mayor precipitación es variable año con año, siendo junio y agosto durante el período de este estudio (marzo-90 a febrero-91). La precipitación total ha oscilado entre los 900 y los 1806 mm anuales, y se ha determinado que los meses de mayor precipitación coinciden con los de mayor temperatura, excepto que el mes más caliente (mayo) es uno de los menos

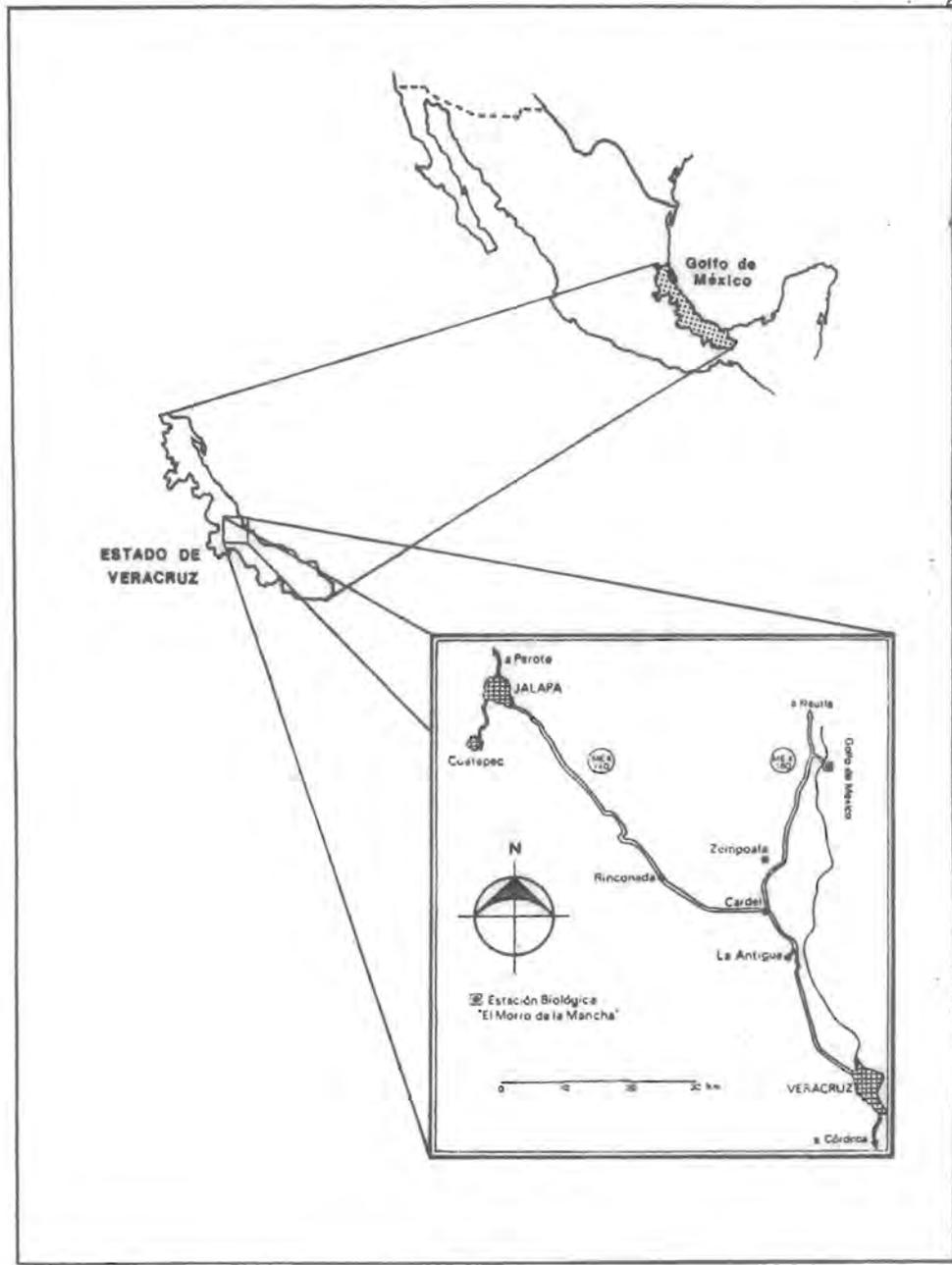


Fig. 1 Mapa de localización de la zona de estudio: Estación Biológica "El Morro de la Mancha", Veracruz.

lluviosos (Fig. 2). Al comparar la dirección y velocidad de los vientos dominantes con la temperatura y precipitación, se ha reportado que las mayores velocidades corresponden a los vientos con dirección NNO (5.5 - 10.8 m/seg) y las más bajas (2.0 - 4.2 m/seg) corresponden a aquellos con dirección SO. Asimismo, los vientos de mayor intensidad se presentan en las épocas de menor precipitación y temperatura más baja (Moreno-Casasola, 1982).

En el Morro de la Mancha, el sistema de dunas costeras está formado por dunas con forma de media luna (parabólicas), orientadas en dirección aproximadamente norte-sur. Los vientos provenientes del norte son los responsables de la forma, orientación y movimiento de las dunas de esta zona. Estas dunas parabólicas presentan una topografía particular en la cual podemos diferenciar varias zonas o áreas: hondonadas, pendientes de barlovento (interna) y de sotavento (externa), cimas y brazos, con características diferenciales en cuanto a exposición al viento, pendiente, movimiento de arena, contenido de humedad, temperatura, condiciones edáficas, etc. (Moreno-Casasola, 1982). Esto ha desencadenado procesos de colonización o regeneración diferenciales, originando que el desarrollo de la vegetación sea bastante compleja. Dentro de la vegetación de este sistema de dunas costeras se encuentran áreas con distinto grado de estabilización, las cuales a su vez presentan una topografía particular así como distintas asociaciones florísticas (Fig. 3).

En la zona de estudio se presentan tres grados de estabilidad, que dan lugar a un gradiente sucesional en el que el porcentaje de cobertura vegetal y la movilidad del sustrato juegan un papel fundamental:

1. Zona móvil, llamada también zona de arenas vivas. Se localiza hacia el sur, cerca de la laguna de la Mancha. Se caracteriza por la gran movilidad del sustrato. En esta zona los factores físicos como el viento, topografía, acumulación de arena, erosión y aspersion salina juegan un papel importante en la dinámica de la vegetación que va colonizando y fijando el sustrato.

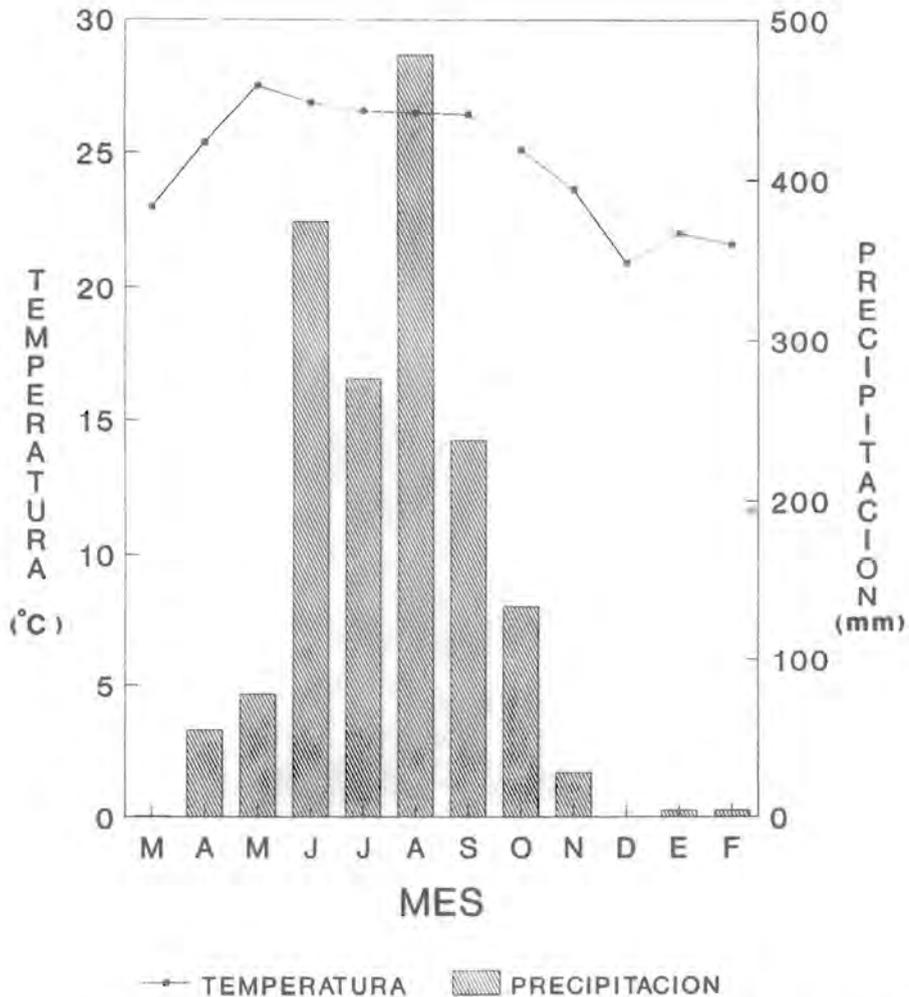


Fig.2 Datos de precipitación y temperatura media mensual durante el año de estudio (marzo-90 a febrero-91), para la estación climatológica del Morro de la Mancha, Veracruz.

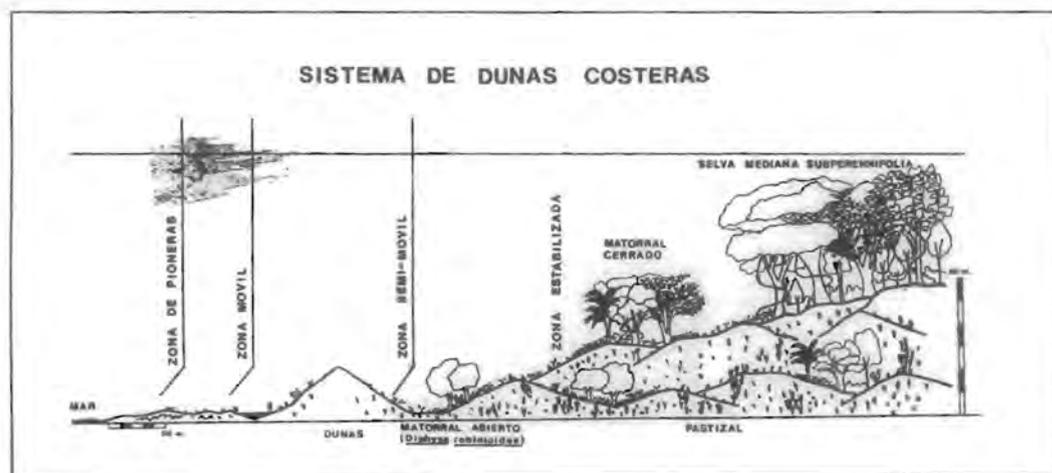


Fig 3 Perfil de vegetación y topografía del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, Veracruz. Representación de los tipos de ambiente bajo estudio considerando que difieren en composición, estructura y grado de cobertura.

2. Zona semimóvil. Se localiza principalmente en los terrenos de la estación (cubre aproximadamente 5 has.). Se caracteriza por presentar un grado de cobertura vegetal mayor, en forma de manchones, por lo cual el movimiento de arena ha disminuido.

3. Zona estabilizada. Se localiza al norte de la zona semimóvil. En esta zona el efecto del viento sobre la arena ha disminuido, la cobertura vegetal es casi continua y se presentan manchones de mayor tamaño de vegetación arbórea (selva), matorrales y pastizales intercalados.

La zona estabilizada corresponde a la zona de matorrales de diferente estructura y composición. Dentro de esta zona se localizan manchones con especies características de selva mediana subperennifolia como: *Bursera simaruba*, *Guazuma ulmifolia*, *Enterolobium cyclocarpum*, etc., constituyendo los denominados matorrales cerrados ricos en especies, ya que presentan otras especies (herbáceas y arbustivas) como *Randia laetevirens* y *Opuntia stricta* var. *dillenii* que son características de matorrales. También esta zona se caracteriza por la presencia de vegetación herbácea, arbustiva y arbórea. Las especies más importantes son: *Opuntia stricta* var. *dillenii*, *Diphysa robinoides*, *Randia laetevirens*, *Acacia macracantha*, *Acacia farnesiana*, *Indigofera suffruticosa*, etc., las cuales forman en algunas partes los matorrales abiertos. Es importante hacer notar que la zona estabilizada se caracteriza por la presencia de un mosaico (parches) de matorrales y pastizales intercalados. Los pastizales constituyen la cubierta vegetal densa, herbácea perenne, dominada por hierbas rastreras y pastos que circundan a los matorrales. Finalmente en el sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha, hacia el noroeste rodeando el sistema de dunas se presenta una franja de selva mediana subperennifolia con especies dominantes como: *Enterolobium cyclocarpum*, *Nectandra loeseneri*, *Cedrela odorata*, *Bursera simaruba*, *Coccoloba barbadensis*, *Ficus* sp., etc. (Novelo, 1978).

Moreno-Casasola et al. (1982) establecen que los matorrales son muy diversos, ya que se desarrollan a partir de las hondonadas húmedas, a las que poco a poco van llegando especies arbustivas e incluso arbóreas, las cuales en algunos casos son componentes importantes de selva mediana subperennifolia. En los matorrales hay una tendencia a la acumulación de materia orgánica, lo cual da lugar a altos porcentajes de humedad en el suelo, aunque el manto freático no está al alcance de las raíces. Asimismo los nutrientes presentan concentraciones más altas y los suelos son menos salinos. Dada la alta cobertura vegetal, la temperatura del suelo es menor que en las zonas no estabilizadas del sistema de dunas (Moreno-Casasola, 1982).

En estas zonas, la vegetación es independiente del manto freático y el movimiento de arena junto con la aspersion salina se consideran que no influyen en la distribución de las plantas (Moreno-Casasola y Espejel, 1986). Al parecer algunos factores bióticos como depredación y competencia tienen un peso mayor en regular la presencia o ausencia de las especies vegetales en las zonas más estabilizadas.

## V. METODOLOGIA

El estudio de lluvia de semillas, se llevó a cabo en el sistema de dunas costeras ubicado en la estación biológica del Morro de la Mancha en Veracruz. El desarrollo de este trabajo se realizó en la zona estabilizada, específicamente en los pastizales y matorrales (abiertos y cerrados).

Las primeras visitas a la zona de estudio se llevaron a cabo con el objeto de seleccionar los tipos de ambiente, así como para el reconocimiento de las especies vegetales predominantes. Asimismo, se efectuaron estudios preliminares o pruebas piloto en cuanto al área comprendida en cada uno de los sitios de trabajo y el funcionamiento de las trampas (forma, tamaño y número).

El presente trabajo se inició en marzo de 1990 y se continuó hasta febrero de 1991, abarcando un total de 12 colectas mensuales, con la finalidad de incluir parte de las condiciones ambientales que se manifiestan en las tres estaciones en que se ha subdividido el año en la región: época de secas (marzo-mayo); época de lluvias (junio-octubre) y época de "nortes" (noviembre-febrero) (Castillo y Carabias, 1982).

### 5.1 ELECCION DE SITIOS DE TRABAJO

Se eligieron dos pastizales que rodean a los matorrales (PAST.1, PAST.2), dos matorrales abiertos con *Diphysa robinoides* (MAT.AB.1, MAT.AB.2), y dos matorrales cerrados y más ricos en especies (MAT.CE.1, MAT.CE.2). Esta elección se basó en la consideración de que cada tipo de ambiente presenta diferente composición, estructura y grado de cobertura, representando así una fase sucesional diferente dentro de la dinámica de este sistema de dunas costeras. En cuanto al nivel de estabilidad en las distintas partes del sistema de dunas costeras, estos sitios de trabajo se encontraron de la siguiente manera: el matorral

abierto 1 (MAT.AB.1), el pastizal 1 (PAST.1), el matorral cerrado 1 (MAT.CE.1) y el matorral cerrado 2 (MAT.CE.2) están en la zona estabilizada, mientras que el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) y el pastizal 2 (PAST.2) están en la zona semimóvil (Fig.4). Por lo tanto, se trabajó en dos sitios para cada tipo de ambiente, de tal manera que se tuvieron seis sitios de trabajo bajo estudio. Pero no son repeticiones, porque ningún sitio tiene la misma combinación de vegetación y estabilidad que ningún otro.

El área total varió en cada sitio de trabajo y se estableció tomando en cuenta la composición florística, la estructura y la cobertura vegetal, delimitando un rectángulo con cuerdas, el cual a su vez fue subdividido en cuadros más pequeños con dimensiones de 2x3 m . En cada sitio de trabajo, el número de cuadros varió entre 15 y 35 de acuerdo con el área del rectángulo establecida, pero sólo se eligieron 12 cuadros al azar, donde se colocaron las trampas respectivas (Fig. 5).

## 5.2 TIPOS DE TRAMPAS

Para determinar los tipos de trampas que se emplearon en el presente trabajo, se realizaron pruebas previas, con el fin de evaluar su eficiencia en la retención de semillas.

Un primer tipo de trampa que se utilizó fueron cartones de 55x55 cm cubiertos con cinta adhesiva. En los matorrales, estas trampas se colocaron en el suelo con la parte adhesiva expuesta hacia arriba, de manera que tanto las semillas que caen por su propio peso, como aquellas transportadas por los pájaros, quedaran retenidas. En los pastizales, estas trampas pegajosas se colocaron cada 2 m de manera inclinada respecto al suelo con el fin de que las semillas que transportan los vientos del norte quedaran atrapadas. En general, estas trampas no funcionaron como se esperaba, ya que las semillas no quedaban retenidas debido a que la cinta adhesiva al mojarse, ya no funcionaba como cinta pegajosa.

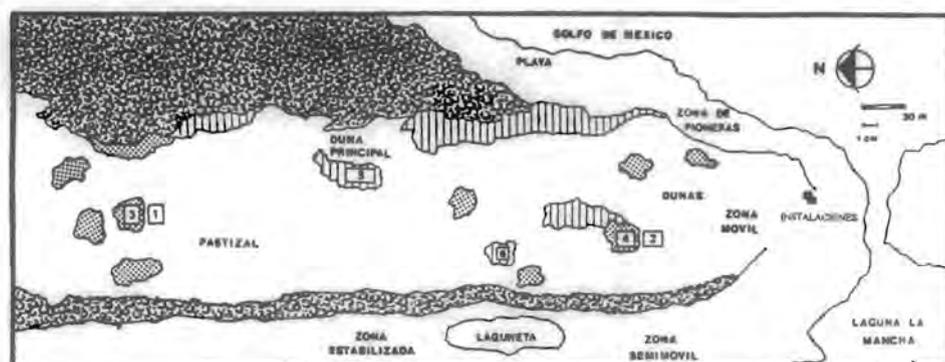
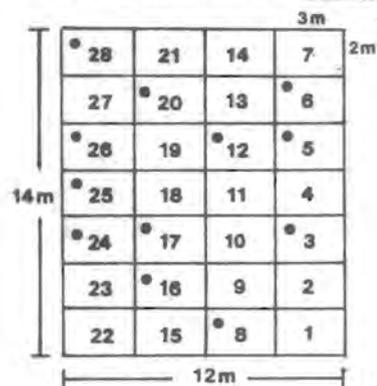


Fig.4 Localización de los seis sitios de trabajo y vegetación circundante (selva mediana subperennifolia, pastizales, dunas) donde se llevó a cabo el presente estudio.

### MATORRAL DE *Diphysa robinoides*



MAT.AB.1

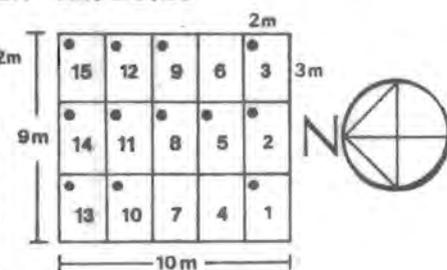


MAT.AB.2

### MATORRAL CERRADO Y RICO EN ESPECIES



MAT.CE.1



MAT.CE.2

Fig. 5 Área total en cada sitio de trabajo. ● Cuadros elegidos al azar donde se colocaron las trampas tipo como en los matorrales.

En los pastizales, con el propósito de capturar semillas dispersadas por viento a nivel del suelo se utilizaron secciones de malla de mosquitero de 30 cm de altura por 100 cm de largo, enterradas ligeramente en la arena de manera perpendicular al suelo ("tipo malla-enterrada"). En este tipo de ambiente, para capturar las semillas dispersadas por viento a mayor altura se empleó otro tipo de trampa que consistió en utilizar secciones de 30x100 cm del mismo tipo de malla, las cuales se colocaron a una altura de 60 cm respecto al suelo ("tipo malla-barrera"). El área de captura de semillas en cada trampa fue de  $0.3 \text{ m}^2$ . En los matorrales, con el fin de retener las semillas que caen por su propio peso, así como aquellas transportadas por los pájaros, se utilizaron conos de tela nylon Nylall No. 6066 (que permitieran el paso del agua) con un diámetro de 60 cm y una profundidad de 50 cm; de esta forma, el área de captura de semillas cubierta en cada trampa fue de  $0.2827 \text{ m}^2$ . A este tipo de trampa se le denominó "tipo cono" (Fig. 6).

En cada tipo de matorral abierto y cerrado se colocaron 12 trampas tipo cono. Las trampas se colocaron en los cuadros de 2x3 m elegidos al azar. Si los cuadros presentaban árboles, las trampas se colgaron de ellos a 1 m de altura del suelo. Estas trampas se trato de mantenerlas fijas amarrandoles piedras, así este peso evitaria que se movieran. Por otro lado, si los cuadros no presentaban árboles las trampas tipo cono se colocaron en un armazón de aluminio de 1 m de altura.

En los pastizales se emplearon 12 trampas de tipo malla-enterrada y 12 trampas de tipo malla-barrera. Los pastizales (PAST.1, PAST.2) se eligieron de tal modo que fueran contiguos a los matorrales abiertos de *Diphysa robinoides*. En este tipo de ambiente en partes más estabilizadas con mayor cobertura de vegetación herbácea se eligieron 12 cuadros de 2x3 m al azar, donde se colocaron las trampas de tipo malla-barrera. Estas trampas se ubicaron hacia el norte con el objeto de capturar las semillas transportadas a alturas mayores por los vientos del

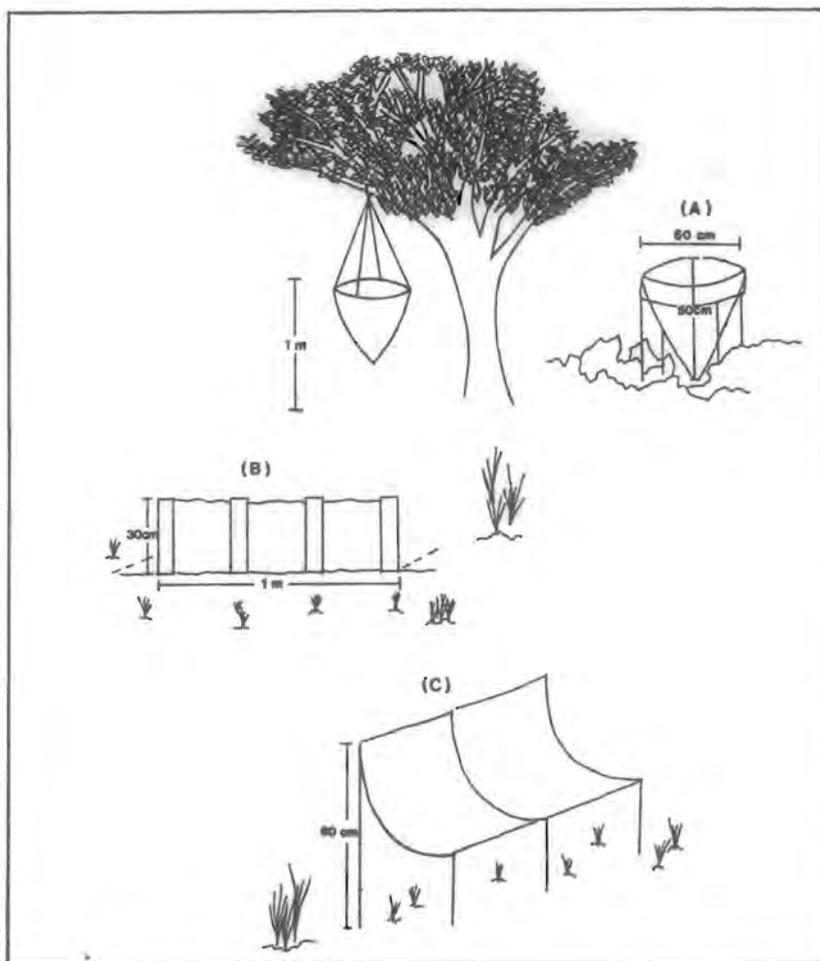


Fig.6 Tipos de trampas: (A) cono, (B) malla-enterrada y (C) malla-barrera.

norte. Por otro lado, las trampas de tipo malla-enterrada se colocaron en los pastizales en partes, donde se presentaba menor cobertura de vegetación herbácea. La colocación de estas trampas se hizo al azar a intervalos de 1 m y en forma alternada formando una barrera de dos líneas, de manera que detuvieran la arena y semillas acarreadas por los vientos del norte al ras del suelo (Fig. 7). En general, se colocó un total de 96 trampas considerando el número de trampas en todos los sitios de trabajo.

### 5.3 ANALISIS DEL MATERIAL

Entre marzo de 1990 y febrero de 1991 se colectó mensualmente el material en cada tipo de trampa en bolsas de papel para su posterior separación en el laboratorio. El contenido de cada trampa (muestra) se tamizó con diferentes aperturas de malla (2.38, 0.96, 0.71 y 0.5 mm), quitando hojas, ramas, insectos, etc. Se retuvieron cuatro porciones de la muestra (semillas con basura) en cajas de petri, las cuales se revisaron en microscopio estereoscópico (10 X) para separar las semillas. Durante la separación de las semillas se tuvo cuidado de que las semillas no presentaran daño alguno por depredación o senescencia. En total se obtuvieron 96 muestras por colecta y 1152 muestras en todo el año.

Una vez separadas las semillas, se cuantificaron por trampa y posteriormente se trató de identificarlas hasta nivel de especie. En caso de que la identificación no fuera posible, se enumeraron como "morfoespecies". La identificación se basó en la colección de semillas de dunas costeras del Laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, UNAM. Asimismo, durante el curso del estudio se registró mensualmente la presencia de frutos de las especies que rodean los sitios de trabajo, así como de las especies componentes de estos sitios.

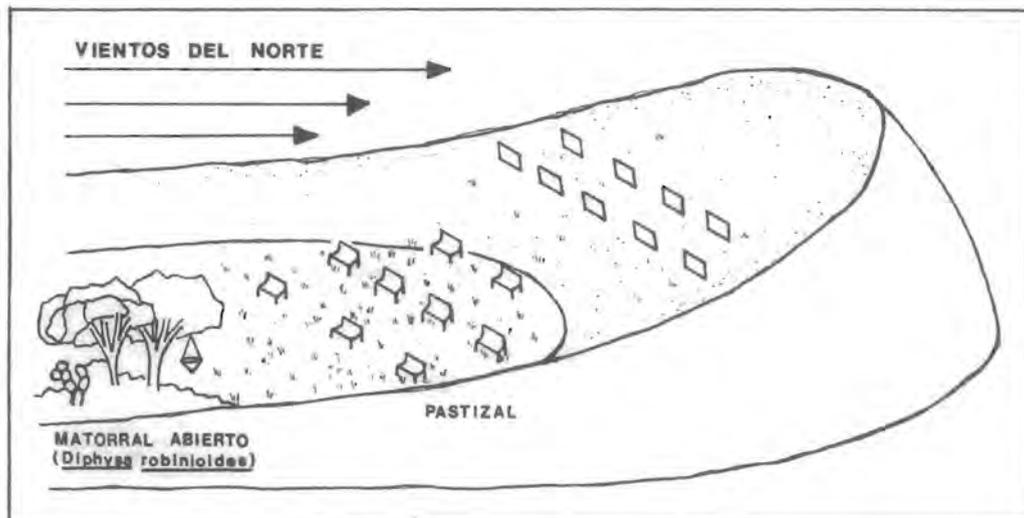


Fig.7 Colocación de los tres tipos de trampas utilizados en la lluvia de semillas, considerando la topografía, vegetación y heterogeneidad ambiental en cada sitio de trabajo.

#### 5.4 METODOS DE ANALISIS DE DATOS

##### 5.4.1 INDICES DE SIMILITUD DE Sørensen

Para el análisis de la composición florística presente en cada sitio de trabajo así como en relación con los demás y considerando el número de especies encontradas en la lluvia de semillas y el número de especies encontradas en la vegetación en pie en cada sitio, se utilizó el índice de similitud de Sørensen (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). En este índice se considera que cada especie tiene la misma probabilidad de estar presente en dos áreas, implicando que alguna especie puede encontrarse en las dos áreas bajo comparación o solamente en una. Estos índices se calcularon aplicando la siguiente fórmula:

$$IS_S = (2c/A+B)100$$

donde: A= número total de especies exclusivas de A

B= número total de especies exclusivas de B

c= número de especies compartidas o comunes entre A y B

##### 5.4.2 INDICES DE AGREGACION

Para el análisis de los patrones de distribución espacial de las semillas de las especies encontradas en la lluvia de semillas, se utilizó la prueba de la razón varianza/media que hace uso de una de las propiedades más importantes de la distribución de Poisson; que la media es igual a la varianza (Rabinovich, 1982). Esta prueba evalúa la significación estadística de la desviación de un arreglo de las condiciones de aleatoriedad. Estos índices se calcularon aplicando la siguiente fórmula:

$$s^2/\bar{x}$$

donde:  $s^2$  = varianza

$\bar{x}$  = media

### 5.5 ANALISIS ESTADISTICO

Para el análisis de los resultados en cuanto a riqueza de especies y abundancia de semillas obtenidos en la lluvia de semillas se utilizó un análisis de varianza bifactorial (MANOVA) para determinar el efecto de interacción entre los dos factores de estudio: época y ambiente. Posteriormente se hizo una prueba de comparación múltiple de medias de Tukey para obtener las diferencias entre los tratamientos con un nivel de significancia de  $p < 0.05$

Los análisis estadísticos se realizaron con una transformación logarítmica de los datos de número de semillas y número de especies, de esta manera se cumplían las condiciones supuestas para aplicar una MANOVA (Steel y Torrie, 1980; Zar, 1984).

## VI. RESULTADOS

El número total de semillas que se encontró a lo largo del año de estudio fue de 25312. De estas, 2303 (9.1 %) se encontraron durante la época de secas (marzo a mayo-90), 8517 (33.6 %) durante la época de lluvias (junio a octubre-90) y 14492 (57.3 %) durante la época de "nortes" (noviembre a febrero-91). La Fig. 8 muestra que la época de "nortes" presentó la mayor abundancia de semillas y los pastizales fueron los tipos de ambiente, en donde se registró el mayor número de semillas en cada época.

El análisis de varianza bifactorial aplicado a los datos de número de semillas para los distintos tratamientos entre épocas y entre ambientes indicaron diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0.0001$ ). La prueba de Tukey indicó que entre épocas los "nortes" fue diferente significativamente ( $p < 0.05$ ) de la época de secas y lluvias; mientras que entre ambientes el pastizal 1 (PAST.1) y el pastizal 2 (PAST.2) se separaron significativamente ( $p < 0.05$ ) de otro grupo formado entre el matorral abierto 1 (MAT.AB.1), el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) y el matorral cerrado 2 (MAT.CE.2), así como del matorral cerrado 1 (MAT.CE.1) (Tabla 1).

Tabla 1 Análisis de varianza bifactorial (MANOVA) entre épocas (A), entre ambientes (B) y la interacción entre ambos factores (C); así como la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ) para determinar las diferencias entre tratamientos, respecto a los valores de abundancia de semillas obtenidos en la lluvia de semillas.

	F	P (nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY ( $p < 0.05$ ) TRATAMIENTOS					
			SECAS	LLUVIAS	NORTES			
ENTRE EPOCAS	A=24.88	0.0000	<div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <span>_____</span> <span>_____</span> <span>_____</span> </div>					
ENTRE AMBIENTES	B=57.719	0.0000	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
			<div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <span>_____</span> <span>_____</span> <span>_____</span> <span>_____</span> <span>_____</span> </div>					
INTERACCION ENTRE AMBOS FACTORES	C=9.632	0.0000						

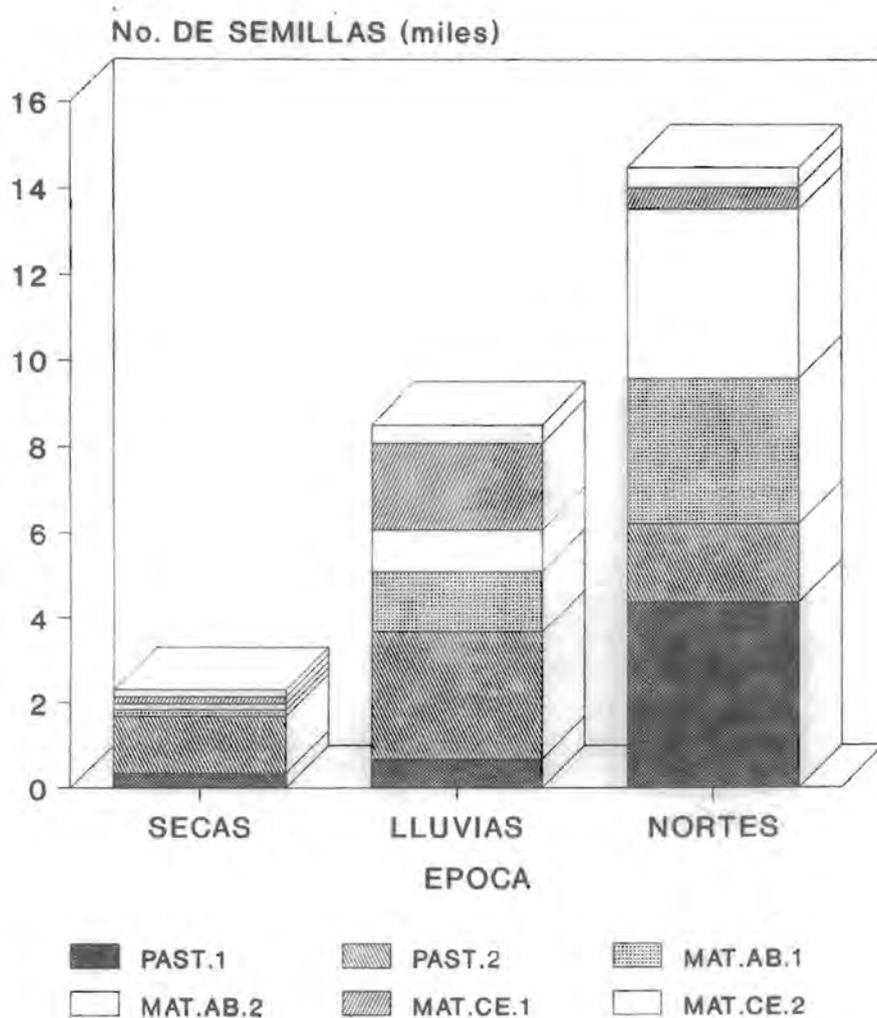


Fig.8 Abundancia de semillas presente por época, considerando el número de semillas registrado en cada sitio de trabajo.

El número total de especies ("morfoespecies") que se registró a través de todo el estudio fue de 82, de las cuales 40 (48.8%) se identificaron a nivel de especie, 10 (12.2%) a nivel de género y 8 (9.8%) a nivel de familia. Las 24 "morfoespecies" restantes (29.2%) se enumeraron para su posterior identificación. Por otra parte, se encontró un total de 45 especies en la época de secas, 49 en la época de lluvias y 62 en la época de "nortes".

El análisis de varianza bifactorial aplicado a los datos de número de especies para los distintos tratamientos entre épocas y entre ambientes mostraron diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0.0001$ ). La prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ) mostró que la época de secas, lluvias y "nortes" difieren significativamente entre sí. Entre ambientes, las diferencias se presentaron estableciéndose tres grupos: por un lado se agruparon los tratamientos de matorral abierto 1 (MAT.AB.1) y matorral abierto 2 (MAT.AB.2), por otro lado se agruparon el matorral cerrado 1 (MAT.CE.1), el matorral cerrado 2 (MAT.CE.2) y el pastizal 1 (PAST.1) y finalmente se separó el pastizal 2 (PAST.2) (Tabla 2).

Tabla 2 Análisis de varianza bifactorial (MANOVA) entre épocas (A), entre ambientes (B) y la interacción entre ambos factores (C); así como la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ) para determinar las diferencias entre tratamientos, respecto a los valores de riqueza de especies obtenidos en la lluvia de semillas.

	F	P (nivel de significancia)	PRUEBA DE TUKEY ( $P < 0.05$ ) TRATAMIENTOS					
			SECAS		LLUVIAS		NORTES	
ENTRE EPOCAS	A=37.183	0.0000	_____		_____		_____	
ENTRE AMBIENTES	B=26.414	0.0000	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
			_____		_____		_____	
INTERACCION ENTRE AMBOS FACTORES	C=2.724	0.0037						

## 6.1 COMPARACIONES TEMPORALES

### 6.1.1 VARIACION MENSUAL A LO LARGO DE TODO EL AÑO

En la Fig. 9 se presentan los resultados obtenidos mensualmente en cuanto a abundancia (número de semillas) y riqueza (número de especies diferentes) a través de todo el año de estudio. El número de semillas tuvo un pico en el mes de noviembre, encontrándose 6513 (25.7 %) semillas. La riqueza fue mayor en el mes de enero con 39 (47.6 %) especies. Los mayores registros se presentaron durante la época de "nortes".

### 6.1.2 VARIACION ENTRE EPOCAS EN CADA SITIO DE TRABAJO

En cada época se encontró que el mayor número de semillas se registró en un sitio de trabajo, como se observa en la Fig. 10. De esta manera, en la época de secas se registraron 1332 semillas (57.8 %) que correspondieron al pastizal 2 (PAST.2). Asimismo, en la época de lluvias en el PAST.2 se registraron 2987 semillas (35.1 %), y en la época de "nortes" el PAST.1 registró el mayor número de semillas con 4376 (30.2 %). Por lo tanto, los pastizales son los sitios que registraron mayor número de semillas en cada época.

La Fig. 11 muestra que en la época de secas el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) presentó mayor riqueza de especies, es decir 23 (51.1 %) especies con respecto al número total de especies encontradas para esta época (45). En la época de lluvias, el matorral cerrado 1 (MAT.CE.1) registró el mayor número de especies con 25 (51 %) de un total de 49 especies obtenidas en esta época, mientras que en la época de "nortes" el matorral cerrado 2 (MAT.CE.2) presentó 33 de un total de 62 especies encontradas en esta época. Por lo tanto, los matorrales principalmente los matorrales cerrados son los sitios que presentaron mayor número de especies en cada época.

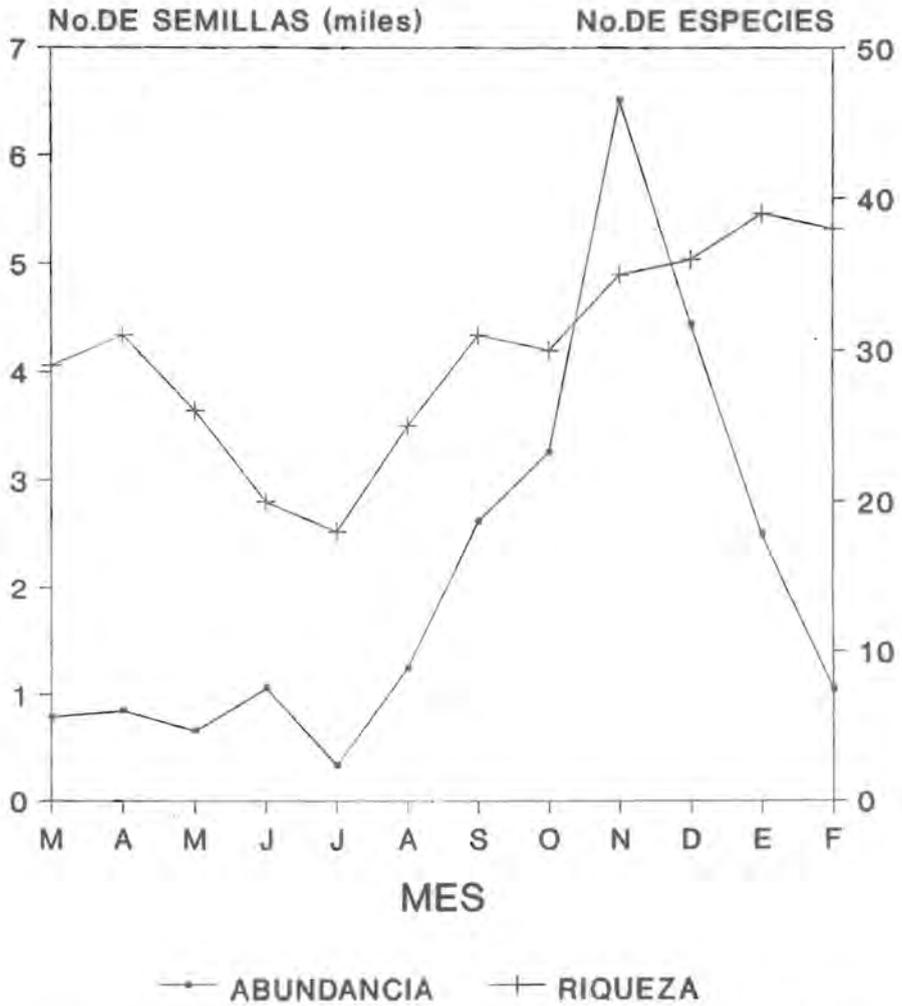
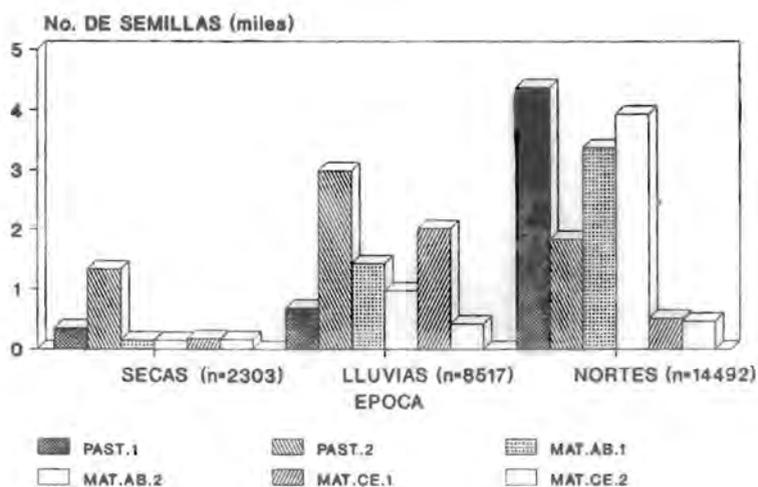
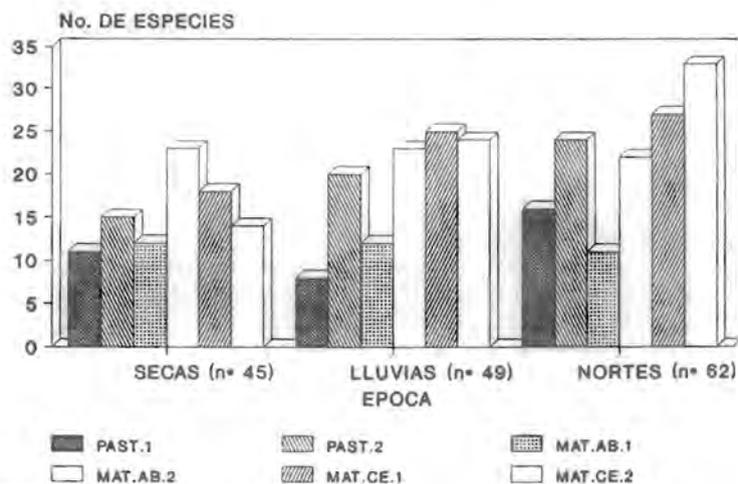


Fig 9 Abundancia de semillas y riqueza de especies obtenidas mensualmente de marzo-90 a febrero-91



n= número de semillas total en cada época

Fig. 10 Número de semillas registrado en cada sitio de trabajo durante la época de secas (marzo-90 a mayo-90), lluvias (junio-90 a octubre-90) y "nortes" (noviembre-90 a febrero-91).



n= número de especies total en cada época

Fig. 11 Número de especies registrado en cada sitio de trabajo durante la época de secas, lluvias y "nortes".

## 6.2 COMPARACIONES ESPACIALES

### 6.2.1 VARIACION ENTRE SITIOS A LO LARGO DE TODO EL AÑO

Haciendo una comparación de la abundancia y riqueza obtenidas en cada sitio de trabajo, la riqueza de especies resultó ser variable a lo largo del año, tendiente a aumentar hacia los matorrales, mientras que la abundancia de semillas fue mayor hacia los pastizales (Fig. 12). En términos generales, se puede observar que los matorrales cerrados 1 (MAT.CE.1) y 2 (MAT.CE.2) fueron los más ricos en especies, registrando 48 (58.5 %) y 50 (60.9 %) especies respectivamente de un total de 82 especies diferentes encontradas, considerando todos los sitios de trabajo. Por otra parte, la mayor abundancia de semillas fue dada principalmente en los pastizales 1 (PAST.1) y 2 (PAST.2) ya que se encontró un mayor número de semillas siendo 5399 (21.3 %) y 6156 (24.3 %) semillas en estos sitios, respectivamente.

### 6.2.2 VARIACION ENTRE SITIOS EN CADA ÉPOCA

Para profundizar más en el aspecto de la variabilidad espacial, la Fig. 13 muestra la abundancia de semillas obtenida a través de las tres épocas del año de estudio, en cada sitio de trabajo. La época con mayor abundancia fue la de "nortes". Por ejemplo, en dicha época, en el PAST.1 se registraron 4376 (81.1 %) semillas, de un total de 5399 semillas obtenidas para este sitio. Asimismo, en los matorrales abiertos 1 (MAT.AB.1) y 2 (MAT.AB.2) se registraron 3370 (67.9 %) y 3940 (77.9 %) semillas también obtenidas en la época de "nortes" de un total de 4956 y 5055 semillas registradas en cada sitio, respectivamente. En el matorral cerrado 2 (MAT.CE.2) se encontraron 458 (43.9 %) semillas obtenidas en esta misma época de un total de 1043 semillas registradas en todo el año para este sitio. En el MAT.CE.1 y PAST.2 se registraron 2018 (74.7 %) y 2987 (48.5 %) semillas durante la época de lluvias, de un total de 2703 y 6156 semillas registradas en cada sitio de trabajo, respectivamente.

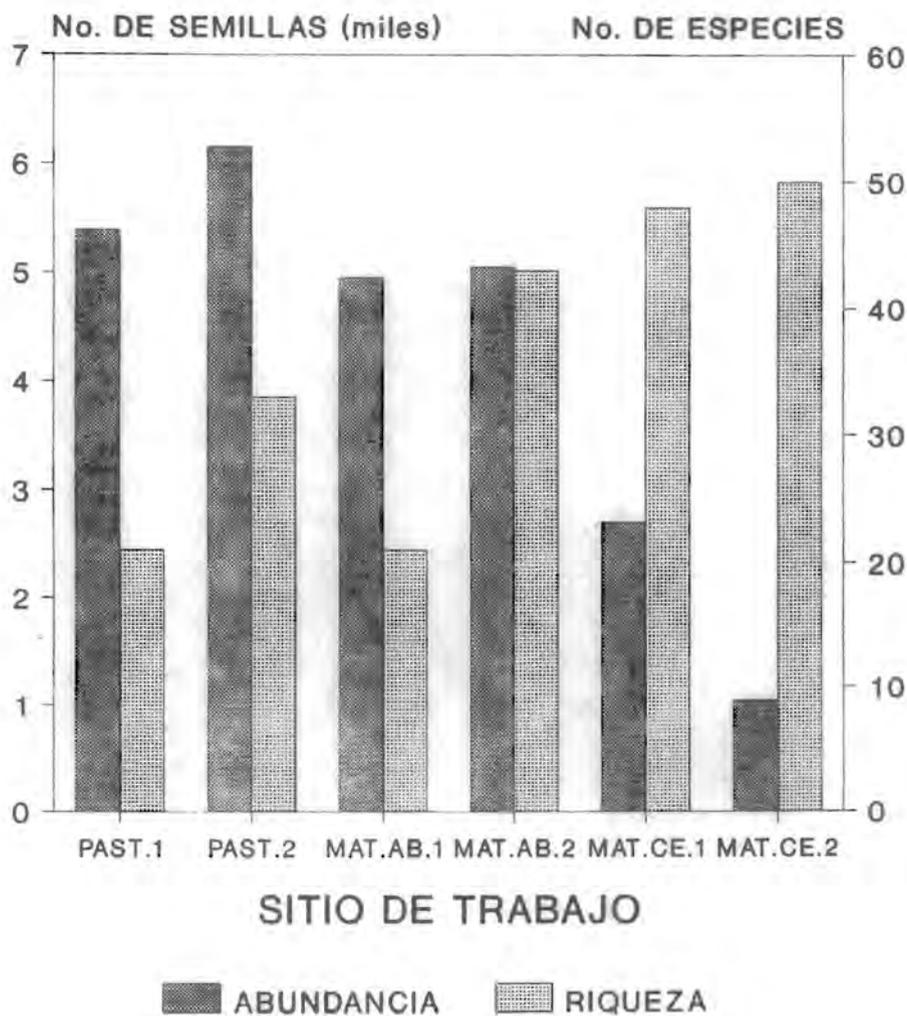


Fig 12 Abundancia de semillas y riqueza de especies presentes en cada sitio de trabajo.

La Fig. 14 muestra que durante la época de "nortes" se presentó la mayor riqueza de especies en cada sitio (excepto en los matorrales abiertos). En el PAST.1 y en el PAST.2 se registraron una riqueza de especies anual de 21 y 33 especies, respectivamente, de las cuales 16 (76.2 %) y 24 (72.7 %), respectivamente, estuvieron presentes durante la época de "nortes". Asimismo, en el MAT.CE.1 y en el MAT.CE.2 se presentaron un total de 48 y 50 especies en todo el año, respectivamente. De las cuales 27 (56 %) y 33 (66 %), respectivamente, fueron registradas durante la época de "nortes". Para el caso de los matorrales abiertos 1 (MAT.AB.1) y 2 (MAT.AB.2), en la época de lluvias y de secas también se presentó una mayor riqueza, ya que se registraron 12 (57.1 %) y 23 (53.5 %) especies, respectivamente, de un total anual de 21 y 43 especies registradas, respectivamente, en estos sitios.

### 6.3 INDICES DE SIMILITUD DE SØRENSEN

Considerando la riqueza de especies total registrada en todo el año en cada sitio, la Tabla 3 muestra los índices de similitud de Sørensen entre los seis sitios de trabajo. Los valores más altos (más del 50 %) fueron entre el matorral cerrado 1 (MAT.CE.1) y el 2 (MAT.CE.2) con un 71.4 %; entre el pastizal 1 (PAST.1) y el 2 (PAST.2) con un 66.7 %; entre el matorral abierto 1 (MAT.AB.1) y el 2 (MAT.AB.2) con un 56.3 %; entre el pastizal 2 (PAST.2) y el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) con un 55.3 %, así como, entre el pastizal 1 (PAST.1) y el matorral abierto 1 (MAT.AB.1) con un 52.4 %.

Tabla 3 Índice de similitud de Sørensen calculado entre los seis sitios de trabajo considerados en el presente trabajo, tomando en cuenta la riqueza de especies total en cada sitio así como el número de especies en común con otro sitio.

SITIO DE TRABAJO	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
PAST.1		66.7%	52.4%	43.8%	34.8%	30.9%
PAST.2			48.1%	55.3%	46.9%	45.8%
MAT.AB.1				56.3%	52.2%	47.9%
MAT.AB.2					57.1%	53.8%
MAT.CE.1						71.4%
MAT.CE.2						

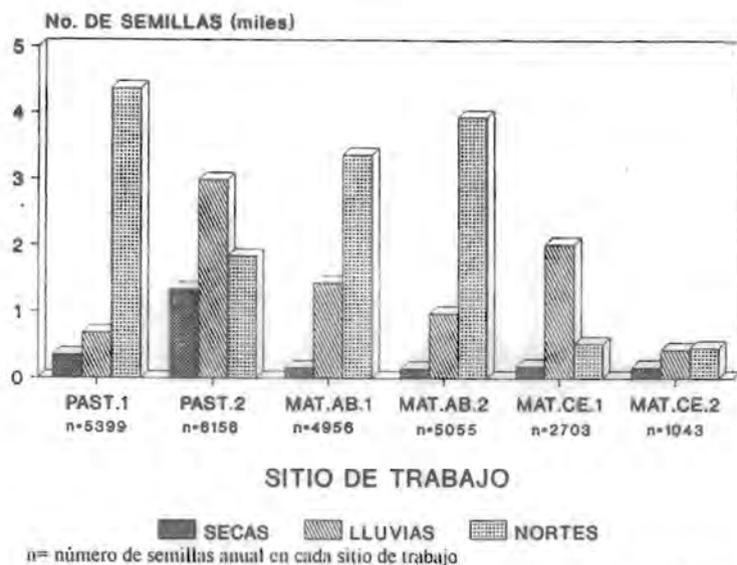


Fig. 13 Número de semillas registrado a través de las tres épocas del año de estudio en cada sitio de trabajo.

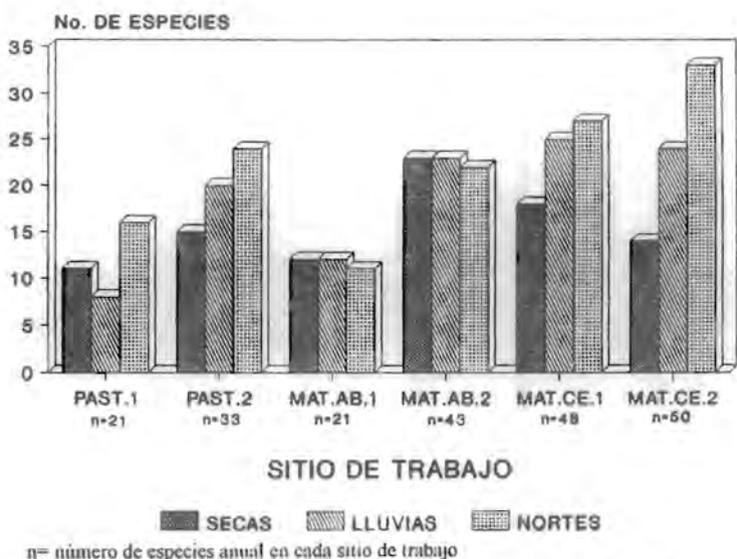


Fig. 14 Número de especies registrado a través de las tres épocas del año de estudio en cada sitio de trabajo.

## 6.4.1 ENTRE EPOCAS EN CADA SITIO DE TRABAJO

Considerando cada época durante el año de estudio se encontró que en la época de secas (tamaño de muestra  $n=36$ ), el matorral abierto 1 (MAT.AB.1) fue el que presentó el mayor índice de agregación (22.47). En la época de lluvias (tamaño de muestra  $n=60$ ), también el MAT.AB.1 fue el que presentó el mayor índice de agregación (391.17). Mientras que, en la época de "nortes" (tamaño de muestra  $n=48$ ), el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) registró el más alto índice de agregación (319.98).

## 6.4.2 ENTRE SITIOS EN CADA EPOCA

En cada sitio a través de la época de secas, lluvias y nortes, los índices de agregación fueron mayores en el pastizal 1 (PAST. 1) y en el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) durante la época de "nortes" (32.41 y 319.98, respectivamente). En el pastizal 2 (PAST.2), en el matorral abierto 1 (MAT.AB.1) y en los matorrales cerrados 1 y 2 (MAT.CE.1 y MAT.CE.2) se presentaron también índices de agregación mayores durante la época de lluvias (30.90, 391.17, 164.92 y 99.54, respectivamente). De lo anterior se establece que en la época de lluvias y "nortes" se registraron altos índices de agregación correspondiendo principalmente a los matorrales abiertos 1 (MAT.AB.1) y 2 (MAT.AB.2) los valores más altos (391.17 y 319.98, respectivamente). Como se observa en la Tabla 4, los índices de agregación fueron mayores que 1, entre épocas en cada sitio de trabajo como entre sitios en cada época, lo cual significa que las semillas se distribuyen agregadamente tanto en el tiempo como en el espacio (Rabinovich, 1982).

Tabla 4 Arreglo espacial que presentaron las especies entre épocas en cada sitio de trabajo como entre sitios en cada época, según la prueba de la razón varianza/media  $\pm$  error estándar.

	INDICE DE AGREGACION ENTRE ÉPOCAS EN CADA SITIO DE TRABAJO					
INDICE DE AGREGACION ENTRE SITIOS EN CADA ÉPOCA	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
SECAS ( $n=36$ )	6.06 $\pm$ 1.26	20.33 $\pm$ 4.57	22.47 $\pm$ 1.61	9.66 $\pm$ 1.02	7.89 $\pm$ 1.02	15.96 $\pm$ 1.4
LLUVIAS ( $n=60$ )	24.73 $\pm$ 2.15	30.9 $\pm$ 5.06	391.17 $\pm$ 12.48	35.49 $\pm$ 3.09	164.92 $\pm$ 9.61	99.54 $\pm$ 3.42
NORTES ( $n=48$ )	32.41 $\pm$ 7.84	13.63 $\pm$ 3.29	213.88 $\pm$ 17.68	319.98 $\pm$ 23.39	31.71 $\pm$ 3.65	18.01 $\pm$ 1.89

$S^2/n = 1$  arreglo al azar (varianza igual a la media)

$S^2/n < 1$  arreglo uniforme (varianza menor que la media)

$S^2/n > 1$  arreglo contagioso o agregado (varianza mayor que la media)

(Rabinovich, 1982).

## 6.5 DISPERSION

50

Las semillas obtenidas del análisis de las muestras fueron clasificadas por sus características en cuanto a morfología y anatomía, asignándoles un síndrome de dispersión (Danserau y Lems, 1957): anemócoras (dispersadas por viento); sarcócoras (con frutos carnosos o arilo); desmócoras (con estructuras adheribles); barócoras (caen por su propio peso) y balócoras (diásporas explosivas que arrojan las semillas o son lanzadas con fuerza por la planta progenitora).

La distribución mensual de las semillas a lo largo del año mostró un pico en el número de especies con semillas anemócoras, en el mes de noviembre (Fig. 15). En contraste, las especies con semillas sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras presentaron una distribución de manera continua durante todo el año de estudio. La Fig. 16 muestra que en la época de "nortes" se presentó mayor número de especies anemócoras, con 28 (45.2%), mientras que en la época de secas se encontraron solamente 21 (46.7%) especies con este tipo de síndrome de dispersión. En la época de lluvias se presentó un mayor porcentaje de especies sarcócoras 19 (38.8%), siendo menor el número de especies anemócoras 14 (28.6%).

Analizando y comparando la distribución espacial de las semillas en cada sitio de trabajo de acuerdo con un gradiente de complejidad estructural y sucesional se presentó mayor proporción de especies con semillas anemócoras con un pico hacia los pastizales. Por el contrario, las especies con semillas sarcócoras y barócoras fueron más abundantes hacia los matorrales (Fig. 17).

Por otra parte, continuando con el análisis de la distribución espacial de las especies anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras encontradas en el presente trabajo, se obtuvo un listado de especies diferentes para cada tipo de ambiente: pastizales, matorrales abiertos y matorrales cerrados (ya no por sitio de trabajo como se han venido manejando los datos). Para ello se agrupó el número de especies registradas en el PAST.1 con el número de especies encontradas en el PAST.2, obteniéndose un total de 36 especies para los pastizales. De la unión del MAT.AB.1 con el MAT.AB.2 se obtuvieron 46 especies y de los MAT.CE.1 y MAT.CE.2 se registraron 63 especies (Tabla 5). La Fig. 18 muestra que en los pastizales se obtuvo mayor proporción de especies con semillas anemócoras (67%), al igual que en los matorrales abiertos (43%), mientras que en los matorrales cerrados se presentó mayor porcentaje de especies sarcócoras (41%).

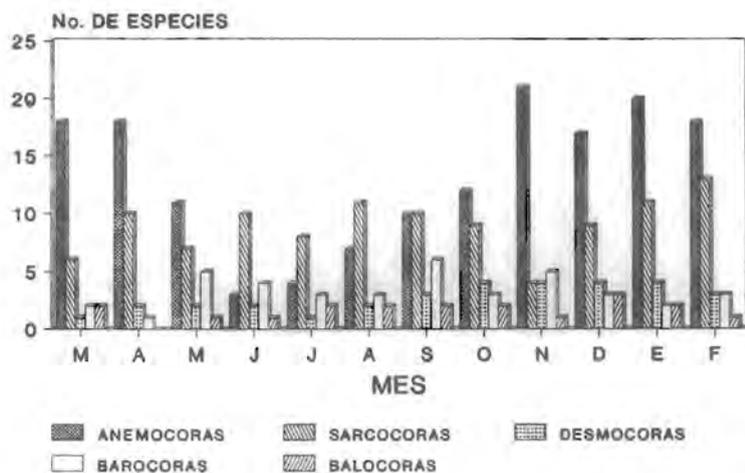
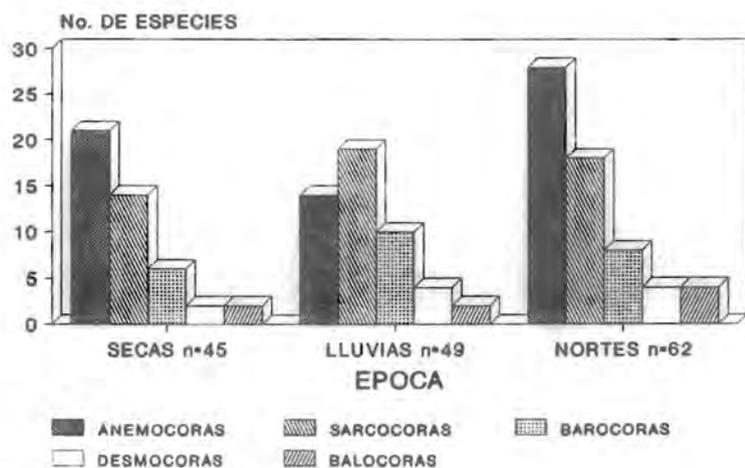


Fig. 15 Distribución mensual de especies con semillas anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras a lo largo del año de estudio.



n = número de especies total en cada época

Fig. 16 Distribución a través de cada época de especies con semillas anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras.

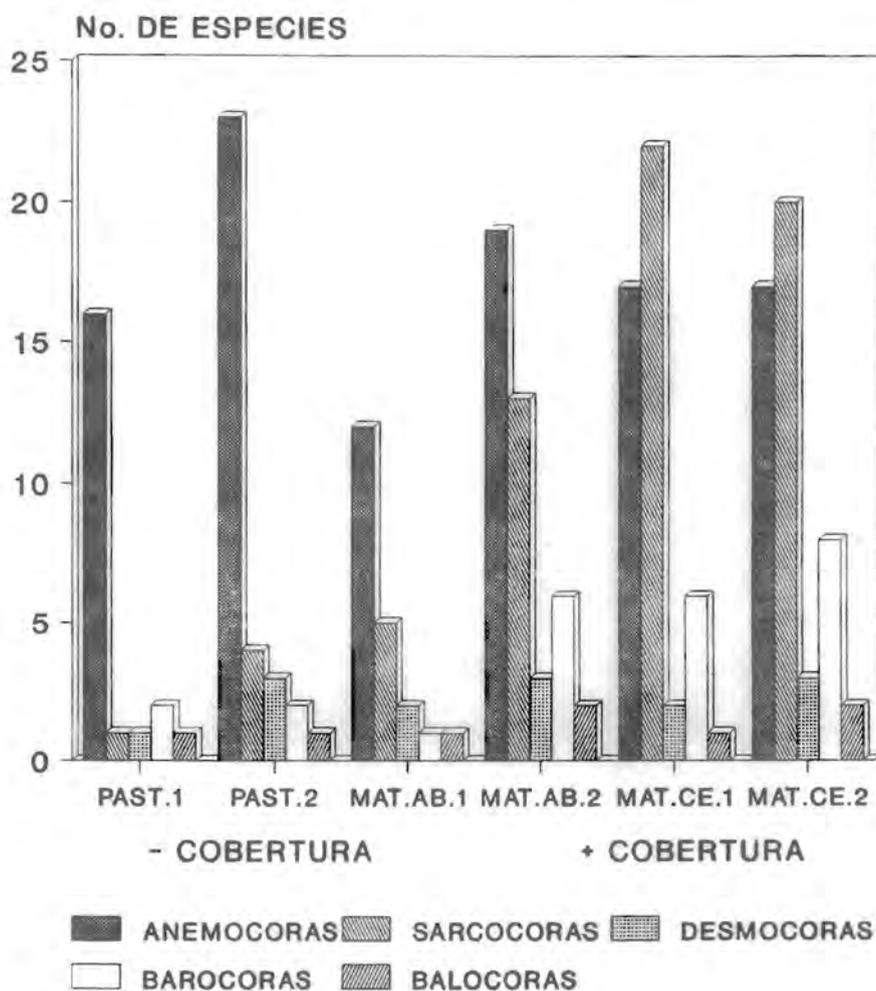


Fig.17 Distribución en cada sitio de trabajo de especies con semillas anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras encontradas en la lluvia de semillas.

Tabla 5. Lista de especies encontradas en cada tipo de ambiente (pastizal, matorral abierto y matorral cerrado).

ESPECIE	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO
<i>Iresine celosia</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Schyzachyrium scoparium</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Pectis satirejoides</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Diphysa robinoides</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Aristida aff. roemeriana</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Trixis inula</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Tecoma stans</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)
<i>Serjania racemosa</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)
<i>Metastelma pringlei</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.2)
<i>Porophyllum nummularium</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)
<i>Cedrela odorata</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Tillandsia sp.</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.1)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Trachypogon gouini</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Ficus sp. 3.</i>	(PAST.1)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Ficus sp. 1</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Mfesp. 4</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.2)
<i>Mfesp. 3</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)
<i>Mfesp. 2</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Comp. 1</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Comp. 6</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	(MAT.CE.2)
<i>Chamaecrista chamaecristoides</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.2)	
<i>Palafoxia lindenii</i>	(PAST.1, PAST.2)	(MAT.AB.2)	
<i>Andropogon glomeratus</i>	(PAST.2)	(MAT.AB.2)	
<i>Amphilophium paniculatum</i>	(PAST.2)		(MAT.CE.2)
<i>Pappophorum vaginatum</i>	(PAST.2)		(MAT.CE.2)
<i>Bursera simaruba</i>	(PAST.2)		(MAT.CE.1)
<i>Comp. 7</i>	(PAST.2)		(MAT.CE.1)
<i>Mfesp. 6</i>	(PAST.2)		(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Gram. 1</i>	(PAST.1, PAST.2)		(MAT.CE.2)
<i>Bouteloua repens</i>	(PAST.1, PAST.2)		
<i>Commelina erecta</i>	(PAST.1, PAST.2)		
<i>Florestina tripteris</i>	(PAST.1)		
<i>Comp. 4</i>	(PAST.1, PAST.2)		
<i>Cenchrus tribuloides</i>	(PAST.2)		
<i>Comp. 5</i>	(PAST.2)		
<i>Mfesp. 24</i>	(PAST.1)		
<i>Ficus sp. 2</i>		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Lantana camara</i>		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Turnera ulmifolia</i>		(MAT.AB.1)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Celtis sp.</i>		(MAT.AB.1)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Comp. 3</i>		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Bidens squarrosa</i>		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.2)
<i>Paullinia tomentosa</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Randia lactevirens</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Comp. 2</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Mfesp. 1</i>		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Mfesp. 8</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)
<i>Mfesp. 7</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.2)
<i>Mfesp. 9</i>		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1)

Tabla 5 Continuación

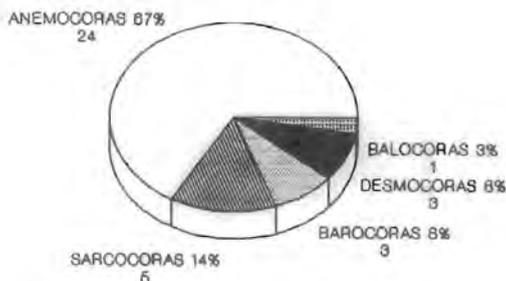
ESPECIE	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO
Mfesp. 5		(MAT.AB.2)	(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Solanum</i> sp.		(MAT.AB.1, MAT.AB.2)	
<i>Acacia macracantha</i>		(MAT.AB.2)	
<i>Cardiospermum halicacabum</i>		(MAT.AB.2)	
<i>Waltheria</i> sp.		(MAT.AB.2)	
<i>Fimbristylis</i> sp.		(MAT.AB.2)	
<i>Erigeron longipes</i>		(MAT.AB.2)	
<i>Macroptilium atropurpureum</i>		(MAT.AB.2)	
Mfesp. 17		(MAT.AB.2)	
Mfesp. 18		(MAT.AB.2)	
<i>Chiococca coriacea</i>			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Diospyros</i> sp.			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Solanum diphyllum</i>			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Passiflora holosericea</i>			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Verbesina</i> sp.			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Eugenia capuli</i>			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
<i>Heliocharis</i> sp.			(MAT.CE.1)
<i>Muntingia calabura</i>			(MAT.CE.1)
<i>Panicum maximum</i>			(MAT.CE.2)
<i>Crotalaria incana</i>			(MAT.CE.2)
<i>Nectandra loeseneri</i>			(MAT.CE.2)
Mfesp. 10			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
Mfesp. 11			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
Mfesp. 12			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
Mfesp. 13			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
Mfesp. 14			(MAT.CE.1, MAT.CE.2)
Mfesp. 21			(MAT.CE.1)
Mfesp. 19			(MAT.CE.1)
Mfesp. 20			(MAT.CE.1)
Mfesp. 23			(MAT.CE.2)
Mfesp. 15			(MAT.CE.2)
Mfesp. 16			(MAT.CE.2)
Mfesp. 22			(MAT.CE.2)

Mfesp. = Morfoespecie

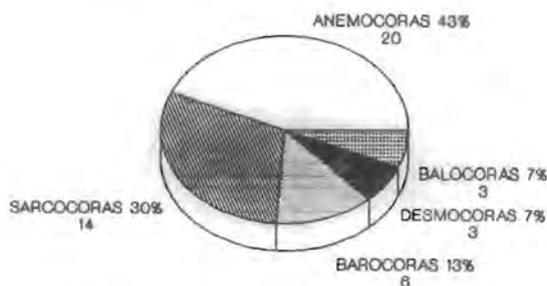
Comp. = Compuesta

Gram. = Gramínea

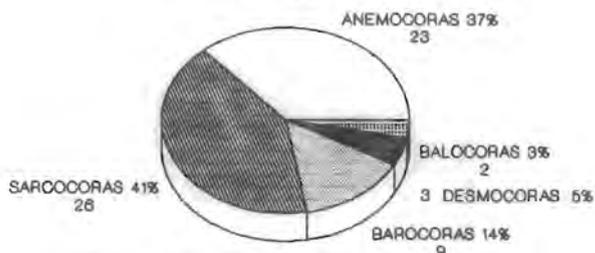
### PASTIZAL (n= 36)



### MATORRAL ABIERTO (n= 46)



### MATORRAL CERRADO (n= 63)



n= número de especies total en cada tipo de ambiente

Fig. 18 Distribución en cada tipo de ambiente (pastizal, matorral abierto y matorral cerrado) de especies con semillas anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras.

## 6.6 BIOLOGIA DE LAS ESPECIES

### 6.6.1 DISTRIBUCION DE FRECUENCIAS DEL NUMERO DE SEMILLAS POR ESPECIE (Relación número de semillas-número de especies)

Considerando las 82 especies encontradas en la lluvia de semillas, en la Tabla 6 se observa el número de semillas mensual por especie durante el periodo de marzo-90 a febrero-91. La aportación total de número de semillas por especie para los seis sitios de trabajo bajo estudio se muestra en la Tabla 7 .

En la Tabla 8, al relacionar el número de especies con el número total de semillas encontradas a través del tiempo y del espacio, se encontró que la mayoría de las especies contribuyeron con un pequeño número de semillas. Tal es el caso de *Crotalaria incana*, *Fimbristylis* sp., *Waltheria* sp. y *Macroptilium atropurpureum* que sólo tuvieron una semilla. También se registró un pequeño número de especies que contribuyeron en la lluvia de semillas con altos números de semillas (más de 1000): *Iresine celosia* con 7788 semillas (30.76% del total), *Schyzachyrium scoparium* con 3795 (14.99% del total), *Pectis saturejoides* con 3425 (13.53% del total), *Diphysa robinioides* con 1586 (6.26% del total) y *Andropogon glomeratus* con 1478 (5.83% del total). Este mismo patrón se observa en la Fig. 19, donde se utilizó una escala logarítmica en el número total de semillas encontradas por especie.

### 6.6.2 PROPORCION DE ESPECIES RESIDENTES (AUTOCTONAS) Y AJENAS (ALOCTONAS) EN CADA SITIO

La Tabla 9 muestra las especies encontradas en la lluvia de semillas en cada sitio de trabajo. En el pastizal 1 de un total de 21 especies se registraron 9 (42.9 %) especies clasificadas como residentes ya que forman parte de la vegetación en pie en

Tabla 6. Número de semillas por especie por mes para el periodo de marzo 1990 a febrero 1991.

ESPECIE	NUMERO DE SEMILLAS												FAMILIA	FORMA DE CRECIDA	SINDROME DE DISPERSION	
	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb				TOTAL
<i>Schyzachyrium scoparium</i>	29	4	1				2		1267	1267	1019	206	3795	Gramineae	gramínea	anemócora
<i>Aristida aff. roemeriana</i>	59	116	21	7	19	19	21	66	131	55	47	19	580	Gramineae	gramínea	demócora
<i>Chamaecrista chamaecristoides</i>	3		6	6	3	3	386	113	31	78	85	16	632	Leguminosae	arborescente	balócora
<i>Pectis satureioides</i>	262	246	64	36	60	75	411	769	574	423	277	208	3425	Compositae	herbácea	anemócora
<i>Pappophorum vaginatum</i>	11	56	21		5	5	15	11	10	9	4	19	166	Gramineae	gramínea	anemócora
<i>Andropogon glomeratus</i>	31	178	343	211	170	283	52	41	53	23	25	28	1478	Gramineae	gramínea	anemócora
<i>Palafoxia lindesii</i>	4	61	78	2		10	7	1	1			1	165	Compositae	herbácea	anemócora
<i>Parophyllum naimitarium</i>	1	1	1				8	4	6	9	4	7	41	Compositae	arborescente	anemócora
<i>Lesine celosa</i>	14							1392	1790	2075	494	54	7788	Amaranthaceae	herbácea	anemócora
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	1		3	5	2		1					1	13	Sapotaceae	arborescente	balócora
<i>Passiflora tomentosa</i>	20	3	10	12							9	32	106	Sapotaceae	arborescente	anemócora
<i>Chiococca coriacea</i>	21	2		1						110	14	5	159	Rubiaceae	arborescente	anemócora
<i>Turnera ulmifolia</i>	1				3	5	2	1	1				13	Turpeneaceae	arborescente	balócora
<i>Diopyros sp.</i>	44	21	2	5	1			2	38	8	19	71	211	Ebenaceae	arborescente	anemócora
<i>Cenchrus tribuloides</i>	1	1	2				7	9	2	5	6	1	34	Gramineae	gramínea	demócora
<i>Lantana camara</i>	2		7				3	1					2	Verbenaceae	arborescente	anemócora
<i>Solanum sp.</i>	2		15									1	18	Solanaceae	arborescente	anemócora
<i>Ficus sp. 1</i>			8	18			29	5					60	Moraceae	arborescente	anemócora
<i>Ficus sp. 2</i>		9	8	46	13	2	20	4	4	3	2	10	114	Moraceae	arborescente	anemócora
<i>Ficus sp. 3</i>			3	1	1	4	11	202	1	1	16	3	243	Moraceae	arborescente	anemócora
Gram. 1			3				178	246	154	142	105	44	872	Gramineae	gramínea	anemócora
Comp. 1	2	3	2				3	2	1	1			14	Compositae	herbácea	anemócora
Comp. 6		1						2	1		2	3	9	Compositae	herbácea	anemócora
<i>Erigeron longipes</i>	3												3	Compositae	herbácea	anemócora
<i>Acacia macracantha</i>		12	13										25	Leguminosae	arborescente	anemócora
<i>Muntingia calabura</i>			7	387	46	171	6	6					821	Elaeocarpaceae	arborescente	anemócora
<i>Metastelma pringii</i>	7	8								6	5	5	31	Asclepiadaceae	herbácea	anemócora
<i>Serania racemosa</i>	38	20	1								30	114	203	Sapotaceae	arborescente	anemócora
<i>Tecoma stans</i>	9	12							2	4	8	3	38	Bigoniaceae	arborescente	anemócora
<i>Trass inula</i>	117	23											141	Compositae	arborescente	anemócora
<i>Amphilophum paniculatum</i>	2	1							2	4	1		10	Bigoniaceae	arborescente	anemócora
<i>Cedrela odorata</i>	6	16	1									10	33	Celastraceae	arborescente	anemócora
<i>Randia lactevirens</i>	4	2							1	6	7	36	56	Rubiaceae	arborescente	anemócora
<i>Bursera simarubi</i>	1	2								1	1		5	Burseraceae	arborescente	anemócora
<i>Tillandsia sp.</i>	84	31	2							1	13	16	147	Bromeliaceae	herbácea	anemócora
Comp. 3													4	Compositae	herbácea	anemócora
<i>Bouteloua repens</i>					1	7	103	56	18	3	7	4	199	Gramineae	gramínea	anemócora
<i>Solanum diphyllum</i>				1	7	76	14	1					100	Solanaceae	arborescente	anemócora
<i>Trachypogon gossii</i>					34	271	31	18	6	4	1		363	Gramineae	gramínea	demócora
<i>Passiflora hirsuticarpa</i>						8							2	Passifloraceae	herbácea	anemócora
<i>Diphysa robinoides</i>							642	258	360	119	142	65	1586	Leguminosae	arborescente	anemócora
<i>Commelina erecta</i>							4	1	3	1			10	Commelinaceae	herbácea	anemócora
<i>Hibiscus spartea</i>								1	1	6	1	3	13	Compositae	herbácea	demócora
<i>Panicum maximum</i>							5						3	Gramineae	gramínea	anemócora
<i>Nicotiana glauca</i>							26	1					27	Lauraceae	arborescente	anemócora
<i>Waltheria sp.</i>							1						1	Sterculiaceae	arborescente	anemócora
<i>Fimbristylis sp.</i>							1						1	Cyperaceae	gramínea	anemócora
<i>Celtis sp.</i>					2	7	2	1					12	Ulmaceae	arborescente	anemócora
<i>Florestina tripteris</i>									2				2	Compositae	arborescente	anemócora
<i>Macroptilium atropurpureum</i>										1			1	Leguminosae	herbácea	anemócora
<i>Eugenia cyprip</i>										16	86	12	114	Myrtaceae	arborescente	anemócora
<i>Crotalaria incana</i>											1		1	Leguminosae	arborescente	anemócora
<i>Verbena sp.</i>									1	1	1		3	Compositae	arborescente	anemócora
<i>Heliotropium sp.</i>											1		1	Tiliaceae	arborescente	anemócora
Comp. 2									2				3	Compositae	herbácea	anemócora
Comp. 4										2			2	Compositae	herbácea	anemócora
Comp. 5									1				1	Compositae	herbácea	anemócora
Comp. 7											1		2	Compositae	herbácea	anemócora

Comp. = Compuesta

Gram. = Gramínea

Tabla 7. Número de semillas por especie por sitio de trabajo bajo estudio.

ESPECIE	PAST.1 (n=21)	PAST.2 (n=33)	MAT.AB.1 (n=21)	MAT.AB.2 (n=43)	MAT.CE.1 (n=48)	MAT.CE.2 (n=50)	TOTAL	FORMA DE CRECIM.	SINDROME DE DISPERSION
<i>Iresine celosia</i>	100	127	4279	3254	18	10	7788	herbácea	anemócora
<i>Schyzachyrium scorogium</i>	3314	2	286	2	70	21	3795	gramínea	anemócora
<i>Pectis satureioides</i>	947	2395	2	4	7	70	3425	herbácea	anemócora
<i>Diphyssa robinoides</i>	3	28	60	1488	6	1	1586	arbórea	anemócora
<i>Aristida aff. roemeriana</i>	282	238	29	25	4	2	580	gramínea	demócora
<i>Trixis inula</i>	32	32	23	10	42	2	141	arbutiva	anemócora
<i>Tecoma stans</i>	3	1	72	1	1		38	arbórea	anemócora
<i>Serjania racemosa</i>	12	1	5	1	184		203	arbutiva	anemócora
<i>Meistelia pringlei</i>	1	7	6	7		10	31	herbácea	anemócora
<i>Porophyllum nummularium</i>	3	6	8	17	7		41	arbutiva	anemócora
<i>Cedrela odorata</i>	7	5		2	1	18	33	arbórea	anemócora
<i>Tillandsia sp.</i>	1	1	73		31	41	147	herbácea	anemócora
<i>Trachypogon gouini</i>		341		2	1	21	365	gramínea	demócora
<i>Ficus sp. 3</i>	1			20	13	209	243	arbórea	sarcócora
<i>Ficus sp. 1</i>		1	14	2	42	1	60	arbórea	sarcócora
Mfesp. 4		92		11		4	107		anemócora
Mfesp. 3		1			7	48	56		sarcócora
Mfesp. 2		2		11	15	3	31		sarcócora
Comp. 1		6			3	3	14	herbácea	anemócora
Comp. 6		5		2		2	9	herbácea	anemócora
<i>Chamaecrista chamaecristoides</i>	93	538		1			632	arbutiva	balócora
<i>Palafaxia lindeni</i>	1	163		1			165	herbácea	anemócora
<i>Andropogon glomeratus</i>		1476		2			1478	gramínea	anemócora
<i>Amphilophium paniculatum</i>		1				9	10	arbutiva	anemócora
<i>Pappophorum vaginatum</i>		160				6	166	gramínea	anemócora
<i>Bursaria simaruba</i>		1			4		5	arbórea	sarcócora
Comp. 7		1			1		2	herbácea	anemócora
Mfesp. 6		1			928		929		barócora
Gram. 1	419	452				1	872	gramínea	anemócora
<i>Bouteloua repens</i>	168	31					199	gramínea	anemócora
<i>Commelina erecta</i>	5	5					10	herbácea	barócora
<i>Florestina tripteris</i>	2						2	arbutiva	anemócora
Comp. 4	1	1					2	herbácea	anemócora
<i>Cenchrus tribuloides</i>		34					34	gramínea	demócora
Comp. 5		1					1	herbácea	anemócora
Mfesp. 24	4						4		barócora
<i>Ficus sp. 2</i>			3	4	52	55	114	arbórea	sarcócora
<i>Lantana camara</i>			3	7	2	3	15	arbutiva	sarcócora
<i>Turnera ulmifolia</i>			1		9	3	13	arbutiva	balócora
<i>Celtis sp.</i>			1		8	3	12	arbórea	sarcócora
Comp. 3			1	1	1	1	4	herbácea	anemócora
<i>Bidens squarrosa</i>			7	4		2	13	herbácea	demócora
<i>Psidium tomentosum</i>				92	13	1	106	arbutiva	sarcócora
<i>Ronulia laetavirens</i>				2	23	31	36	arbutiva	sarcócora
Comp. 2				1	3	1	5	herbácea	anemócora
Mfesp. 1			21	1	4	5	31	barócora	anemócora
Mfesp. 8				2	1		3	barócora	anemócora
Mfesp. 7				2	7	2	4	barócora	sarcócora
Mfesp. 9				1	11		12		sarcócora
Mfesp. 5				1	48	2	51		sarcócora
<i>Solanum sp.</i>				17			18	arbutiva	sarcócora
<i>Acacia macracantha</i>				25			25	arbórea	sarcócora
<i>Cardiospermum halicacabum</i>				13			13	arbutiva	barócora
<i>Waltheria sp.</i>				1			1	arbutiva	anemócora
<i>Fimbristylis sp.</i>				1			1	gramínea	barócora
<i>Erigeron longipes</i>				3			3	herbácea	anemócora
<i>Macroptilium atropurpureum</i>				1			1	herbácea	balócora
Mfesp. 17				2			2		barócora
Mfesp. 18				3			3		barócora
<i>Chiococca coriacea</i>					129	30	159	arbutiva	sarcócora
<i>Diospyros sp.</i>					1	210	211	arbórea	sarcócora

Tabla 7 Continuación

ESPECIE	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2	TOTAL	FORMA DE CRECIM.	SINDROME DE DISPERSION
<i>Solanum elaeagnifolium</i>					98	2	100	arborescente	sarcocora
<i>Passiflora holosericea</i>					8	2	10	herbácea	sarcocora
<i>Verbena</i> sp.					1	2	3	arborescente	anemócora
<i>Eugenia copuli</i>					2	112	114	arborescente	sarcocora
<i>Heliocarpus</i> sp.					1		1	arborescente	anemócora
<i>Muntingia calabura</i>					821		821	arborescente	sarcocora
<i>Panicum maximum</i>						3	3	gramínea	herbácea
<i>Crotalaria incana</i>						1	1	arborescente	herbácea
<i>Nectandra loesenert</i>						27	27	arborescente	sarcocora
Mfesp. 10					4	1	5	herbácea	herbácea
Mfesp. 11					4	1	5	herbácea	sarcocora
Mfesp. 12					3	27	30	herbácea	herbácea
Mfesp. 13					20	11	31	herbácea	herbácea
Mfesp. 14					1	3	4	sarcocora	sarcocora
Mfesp. 21					2		2	sarcocora	sarcocora
Mfesp. 19					4		4	anemócora	anemócora
Mfesp. 20					3		3	sarcocora	sarcocora
Mfesp. 23						1	1	herbácea	herbácea
Mfesp. 15						13	13	sarcocora	sarcocora
Mfesp. 16						21	21	herbácea	herbácea
Mfesp. 22						3	3	sarcocora	sarcocora

Mfesp. = Morfoespecie

Comp. = Compuesta

Gram. = Gramínea

Tabla 8 Distribución de frecuencias del número total de semillas por especie

NUMERO TOTAL DE SEMILLAS	NUMERO DE ESPECIES
1	7 <i>Macroptilium atropurpureum</i> , <i>Waltheria</i> sp., <i>Fimbristylis</i> sp., <i>Crotalaria incana</i> , <i>Heliocharis</i> sp., Comp.5, Mfesp.23
2	5 <i>Florestina tripteris</i> , Comp.7, Comp.4, Mfesp.17, Mfesp.21
3	7 <i>Erigeron longipes</i> , <i>Panicum maximum</i> , <i>Verbesina</i> sp., Mfesp.8, Mfesp.18, Mfesp.20, Mfesp.22
4	5 Mfesp.7, Mfesp.14, Mfesp.19, Mfesp.24, Comp.3
5	4 <i>Bursera simaruba</i> , Comp.2, Mfesp.10, Mfesp.11
9	1 Comp.6
10	3 <i>Amphilophium paniculatum</i> , <i>Commelina erecta</i> , <i>Passiflora holosericea</i>
12	2 <i>Celtis</i> sp., Mfesp.9
13	4 <i>Bidens squarrosa</i> , <i>Turnera ulmifolia</i> , <i>Cardiospermum halicacabum</i> , Mfesp.15
14	1 Comp.1
15	1 <i>Lantana camara</i>
18	1 <i>Nolanum</i> sp.
21	1 Mfesp.16
25	1 <i>Acacia macracantha</i>
27	1 <i>Nectandra loeseneri</i>
30	1 Mfesp.12
31	4 <i>Metastelma pringlei</i> , Mfesp.1, Mfesp.2, Mfesp.13
33	1 <i>Cedrela odorata</i>
34	1 <i>Cenchrus tribuloides</i>
38	1 <i>Tecoma stans</i>
41	1 <i>Porophyllum nummularium</i>
51	1 Mfesp.5
56	2 <i>Randia laetevirens</i> , Mfesp.3
60	1 <i>Ficus</i> sp. 1
100	1 <i>Solanum diphyllum</i>
106	1 <i>Paullinia tomentosa</i>
107	1 Mfesp.4
114	2 <i>Ficus</i> sp. 2, <i>Eugenia capuli</i>
141	1 <i>Trixis inula</i>
147	1 <i>Tillandsia</i> sp.
159	1 <i>Chiococca coriacea</i>
165	1 <i>Palafoxia lindenii</i>
166	1 <i>Pappophorum vaginatum</i>
199	1 <i>Bouteloua repens</i>
203	1 <i>Serjania racemosa</i>
211	1 <i>Diospyros</i> sp.
243	1 <i>Ficus</i> sp. 3
365	1 <i>Trachypogon gouini</i>
580	1 <i>Aristida aff. roemeriana</i>
632	1 <i>Chamaecrista chamaecristoides</i>
821	1 <i>Muntingia calabura</i>
872	1 Gramínea 1 (Gram.1)
959	1 Mfesp.6
1478 (5.83%)	1 <i>Anuropogon glomeratus</i>
1586 (6.26%)	1 <i>Diphyssa robinoides</i>
3425 (13.53%)	1 <i>Pectis satureioides</i>
3795 (14.99%)	1 <i>Schyzachyrium scoparium</i>
7788 (30.76%)	1 <i>Iresine celosia</i>
TOTAL	TOTAL
25312 semillas	82 especies

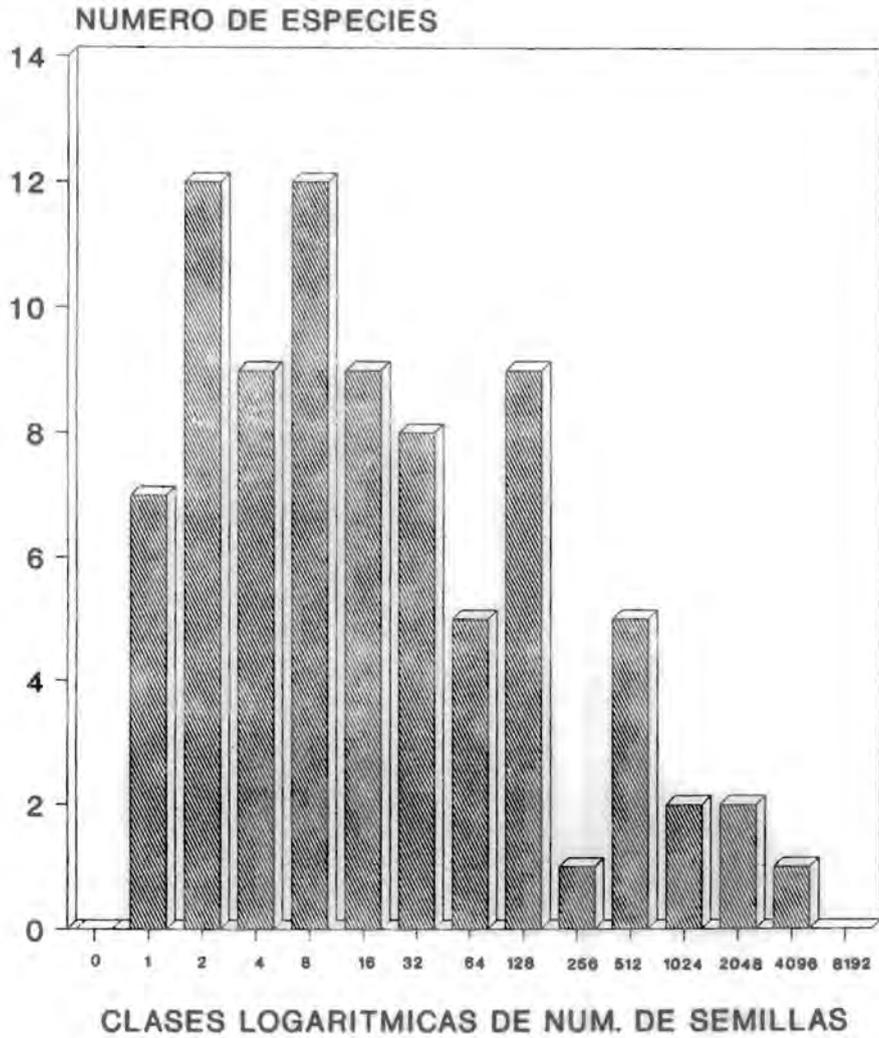


Fig.19 Relación número de semillas-número de especies.





este sitio de trabajo, mientras que las 12 (57.1 %) especies restantes se registraron como ajenas. En el pastizal 2 se registró un total de 33 especies siendo 14 (42.4 %) especies residentes y 19 (57.6 %) especies ajenas. En el matorral abierto 1 se presentaron 8 (38.1 %) especies residentes y 13 (61.9 %) especies que no forman parte de la vegetación en este sitio. Por otra parte, en el matorral abierto 2, de un total de 43 especies se registraron 9 (20.9 %) especies residentes y 34 (79.1 %) especies ajenas. En cuanto a los matorrales cerrados, en el matorral cerrado 1 se encontraron 10 (20.8 %) especies residentes y 38 (79.2 %) especies ajenas de un total de 48 especies registradas en este sitio de trabajo, mientras que en el matorral cerrado 2 se presentaron 7 (14 %) especies residentes y 43 (86 %) especies ajenas.

Como se observa en la Tabla 10, en todos los sitios de trabajo se presentaron mayores proporciones (más de 50%) de especies ajenas o dispersadas (alóctonas) en comparación con la presencia de especies residentes o que forman parte de la vegetación en pie (autóctonas).

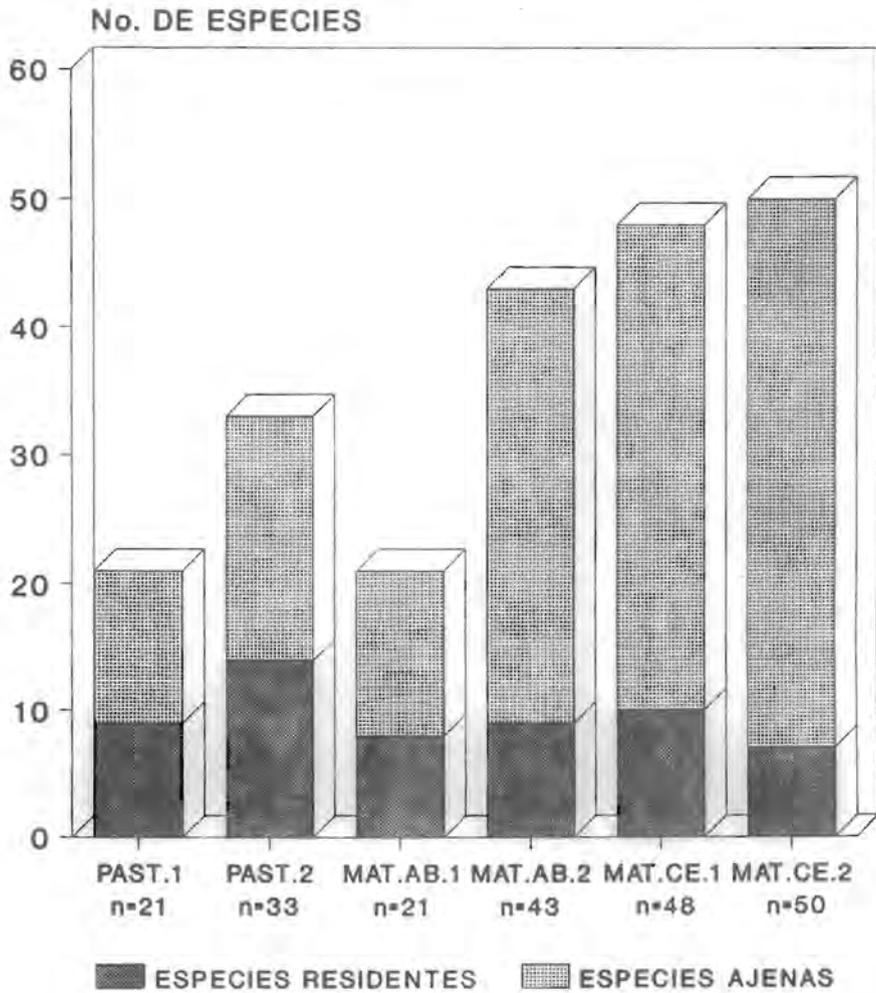
Esta mayor proporción de especies ajenas presente en todos los sitios de trabajo durante la lluvia de semillas tiende a aumentar de los pastizales (PAST.1 y PAST.2) hacia los matorrales abiertos (MAT.AB.1 y MAT.AB.2) y finalmente hacia los matorrales cerrados (MAT.CE.1 y MAT.CE.2) (Fig. 20). Esto se corrobora con los índices de similitud de Sørensen calculados en cada sitio de trabajo, considerando el total de especies encontradas en la lluvia de semillas y el total de especies encontradas en la vegetación en pie. Para el caso de los pastizales, el PAST.1 presentó un valor de 48.65 % y el PAST.2 un valor de 50 %. El matorral abierto 1 (MAT.AB.1) registró un 47.06 % mientras que, el matorral abierto 2 (MAT.AB.2) presentó un 32.73 % . Los valores más bajos correspondieron al matorral cerrado 1 (MAT.CE.1) con un 27.78 % y al matorral cerrado 2 (MAT.CE.2) con un 25.39 % (Tabla 11).

Tabla 10 Proporción de especies ajenas (alóctonas) y residentes (autóctonas) en cada sitio de trabajo, durante la lluvia de semillas.

	PASTIZAL		MATORRAL ABIERTO <i>de Diphysa robinoides</i>		MATORRAL CERRADO	
	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
ESPECIES AJENAS (ALÓCTONAS)	12 (57.1%)	19 (57.6%)	13 (61.9%)	34 (79.1%)	38 (79.2%)	43 (86%)
ESPECIES RESIDENTES (AUTÓCTONAS)	9 (42.9%)	14 (42.4%)	8 (38.1%)	9 (20.9%)	10 (20.8%)	7 (14%)
TOTAL	21	33	21	43	48	50

Tabla 11 Índice de similitud de Sørensen calculado en cada sitio de trabajo considerando el número de especies encontradas en la lluvia de semillas y el número de especies encontradas en la vegetación en pie.

	ESPECIES ENCONTRADAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS						
	SITIO	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
ESPECIES ENCONTRADAS EN LA VEGETACION EN PIE	PAST.1	48.65%					
	PAST.2		50%				
	MAT.AB.1			47.06%			
	MAT.AB.2				32.73%		
	MAT.CE.1					27.78%	
	MAT.CE.2						25.39%



n= número de especies total en cada sitio de trabajo

Fig.20 Número de especies ajenas (alóctonas) y especies residentes (autóctonas) en cada sitio de trabajo, durante la lluvia de semillas.

### 6.6.3 FORMAS DE CRECIMIENTO

Como se observa en la Tabla 12, en los seis sitios de trabajo se presentaron las siguientes formas de crecimiento: herbáceas, herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas. También se registraron "morfoespecies" a las que no se les asignó alguna de las formas de crecimiento. Sin embargo, en el pastizal 1 (PAST.1) de un total de 21 especies obtenidas y en el pastizal 2 (PAST.2) de un total de 33 especies obtenidas se presentaron las mayores proporciones (más de 20%) de especies herbáceas (33.3 % y 33.3 % respectivamente). En los matorrales abiertos 1 (MAT.AB.1) y 2 (MAT.AB.2) se registraron mayor proporción de especies herbáceas (33.3 % y 25.6 % respectivamente) y especies arbustivas (28.6 % y 23.2 % respectivamente). Para el caso de los matorrales cerrados, en el MAT.CE.1 se obtuvo mayor proporción de especies arbustivas (22.9 %) y/o especies arbóreas (22.9 %). En el MAT.CE.2 las mayores proporciones correspondieron a las formas de crecimiento: arbustivas (22 %) y herbáceas (20 %) (Fig. 21).

Tomando en cuenta la lista de especies obtenidas en pastizales (36 especies), matorrales abiertos (46 especies) y matorrales cerrados (63 especies) (Ver Tabla 5). De este total de especies se determinó cuantas especies arbóreas, arbustivas, herbáceas-gramíneas, herbáceas y otras (no identificadas) se presentaron en cada tipo de ambiente (pastizales, matorrales abiertos y matorrales cerrados) (Tabla 13). En general, en los pastizales se obtuvo mayor proporción (más de 20%) de especies herbáceas (30.6 %). En los matorrales abiertos se presentaron las mayores proporciones (más de 20%) de especies herbáceas (26.1 %) y especies arbustivas (23.9 %), mientras que en los matorrales cerrados se registró mayor proporción de especies arbustivas (20.6 %) (Fig. 22).

Considerando el número total de especies arbóreas, arbustivas, herbáceas-gramíneas, herbáceas y otras (no identificadas) obtenidas en cada tipo de ambiente (pastizales,

Tabla 12 Proporción de formas de crecimiento en cada sitio de trabajo: PAST.1, PAST.2, MAT.AB.1, MAT.AB.2, MAT.CE.1 y MAT.CE.2

	PASTIZAL		MATORRAL ABIERTO		MATORRAL CERRADO	
	PAST.1	PAST.2	MAT.AB.1	MAT.AB.2	MAT.CE.1	MAT.CE.2
HERBACEAS	7 (33.3%)	11 (33.3%)	7 (33.3%)	11 (25.6%)	8 (16.7%)	10 (20%)
HERBACEAS GRAMINEAS	4 (19%)	8 (24.2%)	2 (9.5%)	5 (11.6%)	3 (6.3%)	6 (12%)
ARBUSTIVAS	5 (23.8%)	5 (15.2%)	6 (28.6%)	10 (23.2%)	11 (22.9%)	11 (22%)
ARBOREAS	4 (19%)	5 (15.2%)	5 (23.8%)	7 (16.3%)	11 (22.9%)	8 (16%)
NO IDENTIFICADAS	1 (4.8%)	4 (12.1%)	1 (4.8%)	10 (23.2%)	15 (31.2%)	15 (30%)
TOTAL	21	33	21	43	48	50

Tabla 13 Proporción de formas de crecimiento en cada tipo de ambiente: pastizal, matorral abierto y matorral cerrado

	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO
HERBACEAS	11 (30.6%)	12 (26.1%)	11 (17.5%)
HERBACEAS GRAMINEAS	8 (22.2%)	5 (10.9%)	6 (9.5%)
ARBUSTIVAS	6 (16.7%)	11 (23.9%)	13 (20.6%)
ARBOREAS	6 (16.7%)	8 (17.4%)	12 (19.1%)
NO IDENTIFICADAS	5 (13.8%)	10 (21.7%)	21 (33.3%)
TOTAL	36	46	63

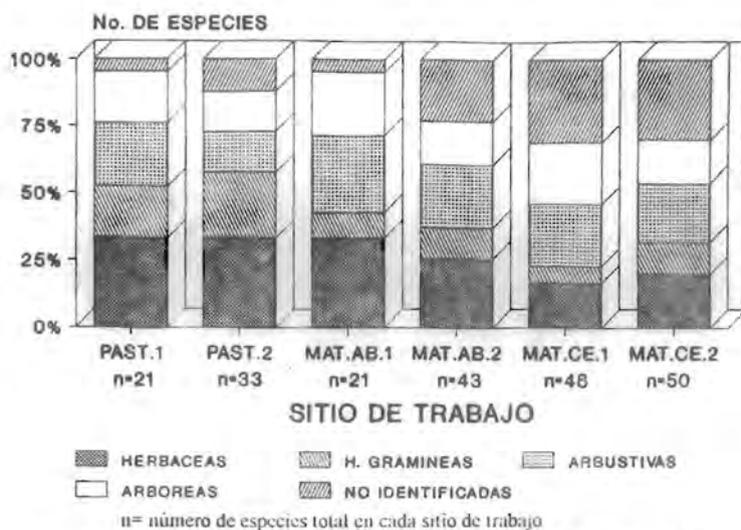


Fig.21 Proporción de formas de crecimiento en cada sitio de trabajo.

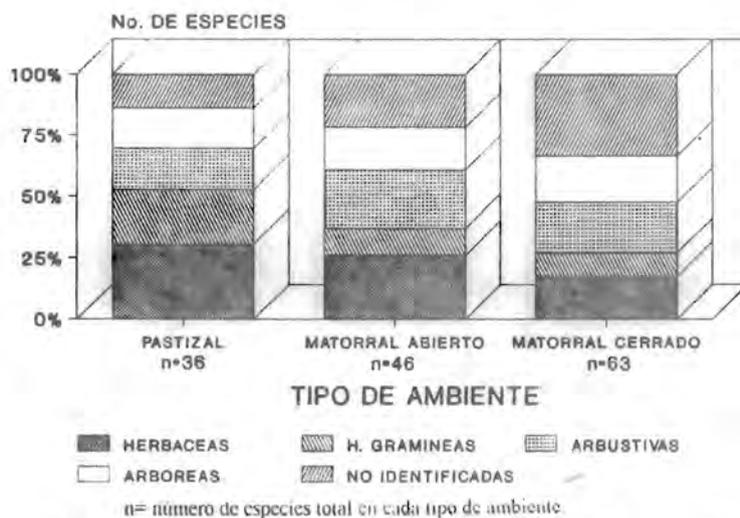


Fig.22 Proporción de formas de crecimiento en cada tipo de ambiente.

matorrales abiertos y matorrales cerrados) se registró cuántas especies de ese total de especies arbóreas, arbustivas, herbáceas-gramíneas y herbáceas obtenidas presentaron síndrome de dispersión anemócora, sarcócora, barócora, desmócora y balócora (Tabla 14).

En la Fig. 23 se observa que en los pastizales se registraron 11 especies herbáceas, siendo principalmente especies herbáceas con un síndrome de dispersión anemócora (10): *Iresine celosia*, *Metastelma pringlei*, *Palafoxia lindenii*, *Pectis saturejoides*, *Tillandsia* sp., Comp.1, Comp.4, Comp.5, Comp.6, Comp.7 (compuestas), y una especie herbácea con un síndrome de dispersión barócora: *Commelina erecta*. Se registraron también ocho especies herbáceas-gramíneas, de las cuales cinco especies presentaron síndrome de dispersión anemócora: *Schyzachyrium scoparium*, *Bouteloua repens*, *Pappophorum vaginatum*, *Andropogon glomeratus*, Gram.1 (gramínea); además tres especies presentaron síndrome de dispersión desmócora (*Aristida* aff. *roemeriana*, *Cenchrus tribuloides*, *Trachypogon gouini*).

Por otra parte, en los pastizales se registraron seis especies arbustivas presentando síndrome de dispersión anemócora (5): *Serjania racemosa*, *Trixis inula*, *Florestina tripteris*, *Porophyllum nummularium*, *Amphilophium paniculatum*, y una especie arbustiva con síndrome de dispersión balócora: *Chamaecrista chamaecristoides*. También se registraron seis especies arbóreas en los pastizales, tres con síndrome de dispersión anemócora: *Cedrela odorata*, *Tecoma stans*, *Diphysa robinoides*, y tres con síndrome de dispersión sarcócora: *Ficus* sp. 1, *Ficus* sp. 3, *Bursera simaruba*.

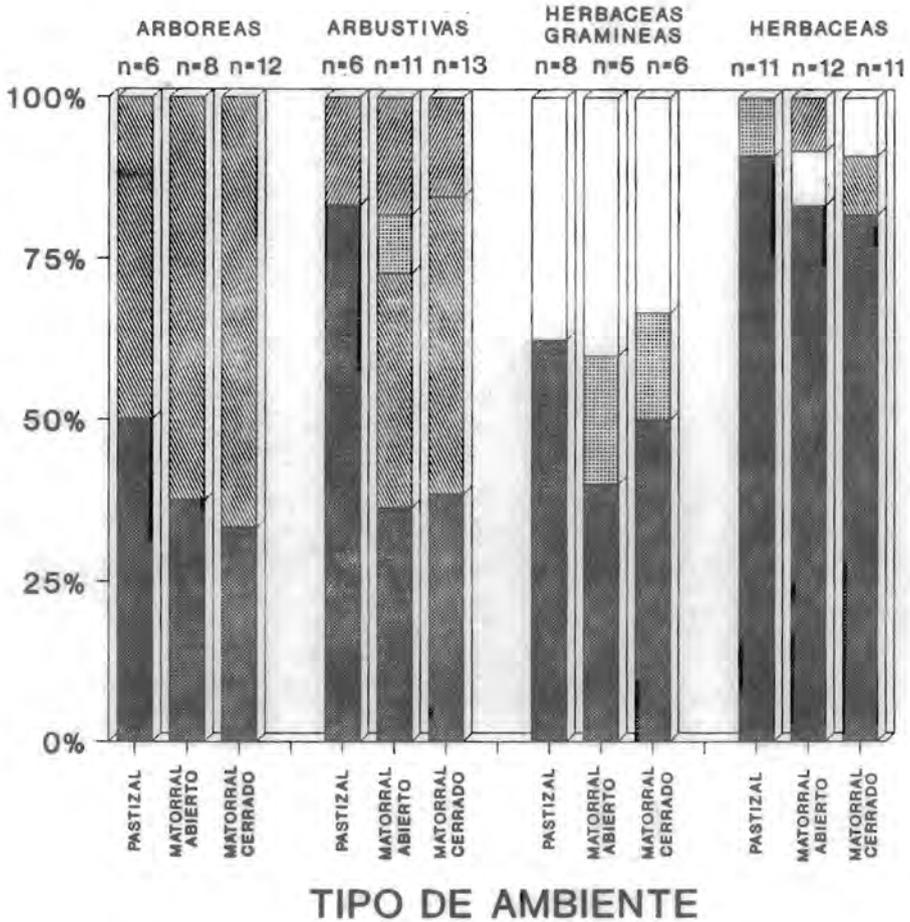
En los matorrales abiertos, considerando las cuatro formas de crecimiento se registraron 12 especies herbáceas, de las cuales 10 fueron anemócoras: *Iresine celosia*, *Metastelma pringlei*, *Palafoxia lindenii*, *Pectis saturejoides*, *Tillandsia* sp., *Erigeron longipes*, Comp.1, Comp.2, Comp.3, Comp.6. También



ceas con síndrome de dispersión (anemócora, sarcócora, barócora, desmócora y balócora) en cada tipo de ambiente.

BUSTIVAS		HERBACEAS-GRAMINEAS			HERBACEAS			NO IDENTIFICADAS		
MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO	PASTIZAL	MATORRAL ABIERTO	MATORRAL CERRADO
4	5	5	2	3	10	10	9			
4	6						1			
1			1	1	1					
		3	2	2		1	1			
2	2					1				
11	13	8	5	6	11	12	11	5	10	21

## No. DE ESPECIES



n= número total de especies herbáceas, herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas en cada tipo de ambiente

Fig.23 Proporción de especies con forma de crecimiento y síndrome de dispersión en cada tipo de ambiente

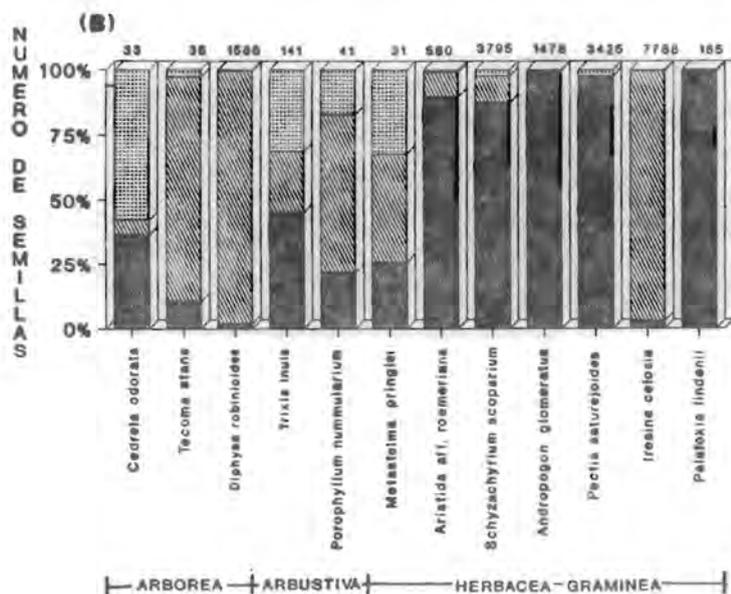
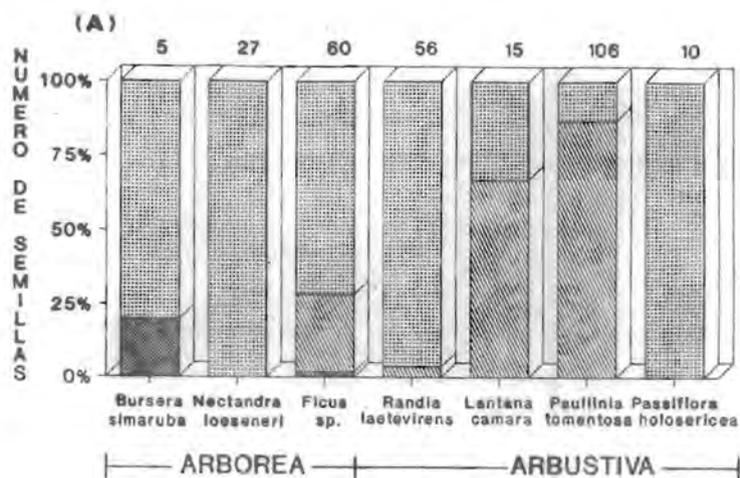
se registró una especie herbácea desmócora: *Bidens squarrosa* y una especie herbácea balócora: *Macroptilium atropurpureum*. Se obtuvo un total de 11 especies arbustivas, de las cuales cuatro presentaron síndrome de dispersión anemócora: *Serjania racemosa*, *Trixis inula*, *Porophyllum nummularium*, *Waltheria* sp.; cuatro presentaron síndrome de dispersión sarcócora: *Lantana camara*, *Paullinia tomentosa*, *Randia laetevirens*, *Solanum* sp.; dos presentaron síndrome de dispersión balócora: *Chamaecrista chamaecristoides*, *Turnera ulmifolia*, y una especie arbustiva presentó síndrome de dispersión barócora: *Cardiospermum halicacabum*.

Por otra parte, se registraron ocho especies arbóreas, siendo cinco sarcócoras: *Ficus* sp. 1, *Celtis* sp., *Ficus* sp. 2, *Acacia macracantha*, *Ficus* sp. 3, y tres anemócoras: *Cedrela odorata*, *Tecoma stans*, *Diphysa robinoides*. También se registraron cinco especies herbáceas-gramíneas con dos anemócoras (*Schyzachyrium scoparium* y *Andropogon glomeratus*), dos desmócoras (*Aristida* aff. *roemeriana* y *Trachypogon gouini*) y una barócora (*Fimbristylis* sp.).

Finalmente, en los matorrales cerrados se obtuvo mayor número de especies arbustivas (13) presentándose seis especies arbustivas sarcócoras: *Lantana camara*, *Paullinia tomentosa*, *Randia laetevirens*, *Chiococca coriacea*, *Solanum diphyllum*, *Eugenia capuli*; cinco especies arbustivas anemócoras: *Serjania racemosa*, *Trixis inula*, *Porophyllum nummularium*, *Amphilophium paniculatum*, *Verbesina* sp., y dos especies arbustivas balócoras: *Turnera ulmifolia*, *Crotalaria incana*. Por otra parte, se registraron 12 especies arbóreas presentándose ocho especies arbóreas sarcócoras: *Ficus* sp. 3, *Celtis* sp., *Ficus* sp. 1, *Diospyros* sp., *Bursera simaruba*, *Muntingia calabura*, *Ficus* sp. 2, *Nectandra loeseneri*, y cuatro especies arbóreas anemócoras: *Cedrela odorata*, *Tecoma stans*, *Diphysa robinoides*, *Heliocarpus* sp.

También se registraron 11 especies herbáceas con 9 especies herbáceas anemócoras: *Iresine celosia*, *Metastelma pringlei*, *Pectis saturejoides*, *Tillandsia* sp., Comp.1, Comp.2, Comp.3, Comp.6, Comp.7; así como una especie herbácea sarcócora: *Passiflora holosericea* y una especie herbácea desmócora: *Bidens squarrosa*. En cuanto a especies herbáceas-gramíneas, se registraron seis especies herbáceas-gramíneas presentándose tres anemócoras: *Schyzachyrium scoparium*, *Pappophorum vaginatum*, Gram.1 (gramínea); dos desmócoras: *Aristida* aff. *roemeriana*, *Trachypogon gouini*, y una especie barócora: *Panicum maximum*.

Considerando los resultados anteriores, se analizó un grupo de especies anemócoras tanto herbáceas, herbáceas-gramíneas, arbustivas como arbóreas, así como un grupo de especies sarcócoras principalmente arbóreas y arbustivas, a través de cada tipo de ambiente (pastizales, matorrales abiertos y matorrales cerrados). Como se observa en la Fig. 24, las especies anemócoras (herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas) mostraron una mayor accesibilidad de entrada a cada tipo de ambiente, ya que se registraron tanto en pastizales como en matorrales abiertos de *Diphysa robinoides* y en matorrales cerrados. La tendencia de entrada de las especies sarcócoras hacia cada tipo de ambiente fue menor, aunque es importante destacar la presencia de especies sarcócoras principalmente arbóreas propias de matorrales cerrados o de selva hacia los pastizales, tal es el caso de *Bursera simaruba* y *Ficus* sp. 1 cuyas semillas se registraron en los pastizales aunque en proporciones pequeñas.



PASTIZAL
  MATORRAL ABIERTO  
 MATORRAL CERRADO

Fig.24 Ejemplos de especies (A) sarcócoras tanto arbóreas como arbustivas y (B) anemócoras principalmente herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas en cada tipo de ambiente.

#### 6.6.4 DISTRIBUCION ESPACIAL DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS

Algunas especies se presentaron en los seis sitios de trabajo aportando determinado número de semillas en cada uno de ellos, de esta manera se registraron en los tres tipos de ambiente (Ver Tabla 7). Ejemplos de estas especies son: anemócoras herbáceas (*Iresine celosia* y *Pectis saturejoides*), anemócoras herbáceas-gramíneas (*Schyzachyrium scoparium*), anemócoras arbustivas (*Trixis inula*) y anemócoras arbóreas (*Diphysa robinoides*).

Otras especies se presentaron sólo en dos tipos de ambiente: en pastizales y matorrales abiertos (*Palafoxia lindeni*, *Chamaecrista chamaecristoides* y *Andropogon glomeratus*), en pastizales y matorrales cerrados (*Amphilophium paniculatum*, *Pappophorum vaginatum* y *Bursera simaruba*) y en matorrales abiertos y matorrales cerrados (*Lantana camara*, *Turnera ulmifolia*, *Ficus* sp. 2, *Bidens squarrosa*, *Paullinia tomentosa*, *Randia laetevirens*). Finalmente, otras especies se presentaron en un tipo de ambiente, es decir sólo se encontraron en pastizales (*Bouteloua repens*, *Commelina erecta*, *Florestina tripteris* y *Cenchrus tribuloides*), en matorrales abiertos (*Acacia macracantha*, *Cardiospermum halicacabum*, *Macroptilium atropurpureum*, *Erigeron longipes*, *Waltheria* sp. y *Fimbristylis* sp.) o en matorrales cerrados (*Chiococca coriacea*, *Diospyros* sp., *Heliocharis* sp., *Solanum diphyllum*, *Passiflora holosericea*, *Eugenia capuli*, *Verbesina* sp., *Panicum maximum*, *Crotalaria incana*, *Nectandra loeseneri* (Ver Tabla 5).

#### 6.6.5 DISTRIBUCION TEMPORAL DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS EN LA LLUVIA DE SEMILLAS

Tomando en cuenta el número de semillas mensual por especie durante marzo-90 a febrero-91 se encontraron especies cuya dispersión de semillas fue continua, tales como: *Aristida* aff. *roemeriana*, *Pectis saturejoides*, *Andropogon glomeratus* (Ver Tabla 6). De estas especies se registraron semillas en todos los meses del año de estudio.

Algunas especies estuvieron presentes en la lluvia de semillas de manera estacional durante una temporada amplia (abarcando dos épocas): en secas y lluvias se presentaron *Cardiospermum halicacabum*, *Solanum* sp. En lluvias y nortes se registraron las siguientes especies: *Bouteloua repens*, *Trachypogon gouini*, *Passiflora holosericea*, *Diphysa robinoides*, *Commelina erecta*, y en secas y nortes fue notable la presencia de *Metastelma pringlei*, *Serjania racemosa*, *Tecoma stans*, *Amphilophium paniculatum*, *Cedrela odorata*, *Randia laetevirens*, *Bursera simaruba*, *Tillandsia* sp.

Otras especies se presentaron en la lluvia de semillas de manera estacional pero durante una temporada corta, es decir, sólo se encontraron en una época: en secas estuvieron presentes *Erigeron longipes*, *Acacia macracantha*. En lluvias se registraron *Panicum maximum*, *Nectandra loeseneri*, *Waltheria* sp., *Fimbristylis* sp., *Celtis* sp., y en la época de "nortes" aparecieron en la lluvia de semillas *Florestina tripteris*, *Macroptilium atropurpureum*, *Eugenia capuli*, *Crotalaria incana*, *Verbesina* sp., *Heliocarpus* sp. (Ver Tabla 6).

#### 6.6.6 COMPARACION DE PATRONES DE DISPERSION TEMPORAL DE LAS ESPECIES CON FENOLOGIA DE FRUCTIFICACION

Por otra parte, se comparó la información anterior respecto a los patrones de dispersión temporal (continua y estacional durante una temporada amplia o corta) que presentaron las especies presentes en la lluvia de semillas con la fenología de fructificación registrada durante el curso del presente trabajo. Como se observa en la Tabla 15, en la mayoría de las especies, el período de dispersión fue más largo con respecto al período de fructificación, aunque dichos períodos (dispersión y fructificación) pudieron coincidir en cuanto a el tiempo de inicio y término, como en el caso de *Diphysa robinoides* y *Nectandra loeseneri*. También fue notorio que el período de dispersión comenzó antes o después de la terminación del período de fructificación y en ocasiones se prolongó por más tiempo como en el caso de *Randia laetevirens*, *Florestina tripteris* y *Bidens squarrosa*, respectivamente. En otros casos, durante el período de fructificación se registró el período de dispersión durante una temporada corta como en el caso de *Crotalaria incana* y *Macroptilium atropurpureum*.



Tabla 15 Continuación

ESPECIE

ESPECIE	MES											
	Mar	Abr	May	Jun	Jul	Ago	Sep	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb
<i>Cedrela odorata</i>	---	---	---									---
<i>Randia laetevirens</i>	---	---				---	---		---	---	---	---
<i>Bursera simaruba</i>	---	---				---	---			---	---	---
<i>Tillandsia sp.</i>	---	---	---							---	---	---
Comp. 3	---	---							---			---
<i>Bouteloua repens</i>					---	---	---		---	---		---
<i>Solanum diphyllum</i>					---	---	---					---
<i>Trachypogon gouini</i>					---	---	---					---
<i>Passiflora holosericea</i>						---					---	---
<i>Diphysa robinoides</i>						---	---	---	---	---	---	---
<i>Commelina erecta</i>						---	---	---	---	---	---	---
<i>Bidens squarrosa</i>						---	---	---	---	---	---	---
<i>Panicum maximum</i>						---	---	---				---
<i>Nectandra loeseneri</i>						---	---	---				---
<i>Waltheria sp.</i>						---	---	---				---
<i>Fimbristylis sp.</i>						---	---	---				---
<i>Celtis sp.</i>					---	---	---	---				---
<i>Florestina tripteris</i>						---	---	---	---			---
<i>Macropitilium atropurpureum</i>	---	---	---						---	---	---	---
<i>Eugenia capuli</i>	---	---	---							---	---	---
<i>Crotalaria inconu</i>	---	---	---								---	---
<i>Verbesina sp.</i>									---	---	---	---
<i>Heliocarpus sp.</i>										---	---	---
Comp. 2									---	---	---	---
Comp. 4										---	---	---
Comp. 5									---	---	---	---
Comp. 7									---	---	---	---

## VII. DISCUSION

### SOBRE LA METODOLOGIA

El método de uso de trampas para captura de semillas utilizado en el presente trabajo, permitió capturar una buena cantidad de la lluvia de semillas que cae en los matorrales del sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha. Sin embargo, debido precisamente a la metodología empleada, no se puede saber si las semillas son o no viables, pues aún aplicando sustancias para verificar su viabilidad, el tamaño de las semillas impide corroborarlo (Wagner, 1965; Rabinowitz y Rapp, 1980; Peart, 1989). En general, en el diseño experimental de los estudios de patrones de dispersión de semillas se ha considerado lo siguiente: el tamaño del área de estudio, el tamaño y forma de la unidad de muestreo (para este caso trampa para semillas) y el número y colocación de la unidad de muestreo (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Elliott, 1979).

Aunque han sido desarrollados numerosos tipos de trampas (Thompson y McGinnes, 1963; Herman, 1963; Kellman, 1974; Werner, 1975) se ha considerado que la eficacia de las trampas para semillas radica en la retención de semillas y en el drenaje del agua. Su uso en el estudio de patrones de dispersión de semillas ha dado lugar a ciertas ventajas y desventajas que se derivan de las dificultades metodológicas que se tengan. En el presente estudio se utilizaron tres tipos de trampas, abarcando cada tipo de trampa un área de captura de semillas similar ( $0.3 \text{ m}^2$ ) a las demás, las cuales se seleccionaron en cuanto a su eficiencia en la captura de semillas, tomando en cuenta la topografía particular y las condiciones ambientales presentes en cada tipo de ambiente.

Se ha considerado que la cuantificación de la dispersión espacial de las semillas generalmente es contagiosa, es decir, en términos estadísticos la varianza es más grande que la media. Por consiguiente, es de esperar una gran variación en las comunidades

o poblaciones naturales muestreadas. De esta manera, Elliott (1979) ha sugerido el uso de un mayor número de unidades de muestreo o trampas ( $n > 50$ ). Como se observa en la Tabla 16, en la mayoría de los estudios presentados (incluyendo el presente estudio) se puede apreciar que el número de trampas que se han empleado varió entre 50 y 96 trampas.

En cuanto al diseño de colocación de las unidades de muestreo o trampas se ha sugerido de manera regular, al azar o al azar estratificadamente. La determinación del suministro o caída de semillas en relación a algunos elementos del paisaje (estructura de la vegetación) ha sido eficiente a través de un diseño regular (McDonnell y Stiles, 1983; Willson y Crome, 1989; Guevara y Laborde, 1991). Greig-Smith (1964) considera que para obtener una muestra representativa en un área muy grande cuando el número de unidades de muestreo o trampas es pequeño, es útil una colocación aleatoria de las trampas. Cuando el área de muestreo se caracteriza como heterogénea, pero presenta distintas áreas más homogéneas como en este caso el sistema de dunas costeras, se ha sugerido que el diseño de muestreo más eficiente sería mediante la colocación de las trampas al azar en cada área homogénea (diseño al azar estratificado).

En el sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha se han determinado varias zonas o áreas (microambientes), a manera de mosaicos determinados por las diferencias en el movimiento del sustrato. En cada microambiente se ha encontrado diversas agrupaciones vegetales que varían en composición florística y estructura, presentándose también condiciones ambientales muy diferentes en estas zonas. Por lo tanto, se entremezclan desde agrupaciones herbáceas, pastizales, matorrales hasta la presencia de una selva baja o mediana subperennifolia. En el presente estudio la colocación de las trampas se hizo aleatoriamente de manera estratificada en cada tipo de ambiente, y dicha colocación varió considerando la topografía, vegetación y heterogeneidad ambiental presentes en cada sitio.

Tabla 16 Cuadro comparativo de estudios de lluvia de semillas llevados a cabo en diferentes comunidades o tipos de vegetación (modificación de Rabinowitz y Rapp, 1980).

FUENTE	SITIO	NÚMERO Y DISEÑO DE TRAMPAS	TIEMPO	NÚMERO DE ESPECIES	SEMILLAS/m <sup>2</sup>
Wagner (1965)	Bosque de roble-pino en Brookhaven, USA	83 trampas pegajosas de 1 dm <sup>2</sup>	8 meses	12	166/m <sup>2</sup>
Ryvarden (1971)	Zona glacial en Finlandia	a) trampas de 60x40x10 cm: 27 en 1968 57 en 1969 57 en 1970 b) trampas en forma de tamiz	2 meses 2 meses 1.5 meses	57 (en 3 años) 31	382/m <sup>2</sup> 653/m <sup>2</sup> 342/m <sup>2</sup> —
Rabinowitz y Rapp (1980)	Pastizal Tucker en Missouri, USA	50 trampas de 9 cm de diámetro (Werner, 1975)	26 semanas	30	19726/m <sup>2</sup>
Pearl (1989)	Pastizal costero en California, USA (considerando 5 especies más abundantes)	63 trampas cuadradas, pegajosas de 10 x 10 cm	1 mayo a 30 octubre	5	2300-82360/m <sup>2</sup> (Total 127523 semillas)
Wilson y Crone (1989)	Bosque tropical lluvioso en Queensland, Australia	51 trampas de malla nylon	11 octubre 1985 a 21 enero 1986	—	—
Young et al. (1987)	Bosque tropical sucesional en Costa Rica	a) trampas rectangulares (0.175 m <sup>2</sup> ) b) trampas de 27 x 27 cm c) trampas pegajosas de 15 x 15 cm	3 años	75	1er. año 3360/m <sup>2</sup> 2o. año 3300/m <sup>2</sup> 3o. año 3215/m <sup>2</sup>
Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990)	Bosque tropical en Tuxtla, México (considerando una especie arborea pionera: <i>Cecropia obtusifolia</i> )	60 trampas de 0.5 x 0.5 a 0.1 m	marzo 1984 a febrero 1985	1	184-1925/m <sup>2</sup>
Guevara y Laborde (1991)	Arboles en pie en pastizales tropicales en Tuxtla, México	60 trampas conicas de 50 cm de diám. y 51 cm de altura	15 marzo a 14 septiembre 1988	107	460-1096/m <sup>2</sup> (Total 8268 semillas)
Presente trabajo	Matorrales y pastizales de dunas costeras en Veracruz, México	96 trampas: a) 48 tipo cono de 60 cm de diám. y 30 cm de altura (0.2827m <sup>2</sup> ) b) 24 trampas tipo malla enterrada de 1m de largo y 30 cm de altura c) 24 trampas tipo malla barrera	marzo 1990 a febrero 1991	82	802/m <sup>2</sup> en pastizales 1475/m <sup>2</sup> en matorrales abiertos y 552/m <sup>2</sup> en matorrales cerrados  (Total 25312 semillas)

En los matorrales abiertos y cerrados fue adecuado utilizar trampas tipo cono porque permitieron la retención de semillas que caen por su propio peso, así como aquellas transportadas por los pájaros y permitieron el drenaje del agua. Estas trampas se colgaron en los árboles (cuando había en el sitio) o se colocaron en un armazón de aluminio dentro de los sitios de trabajo. En los pastizales, en las partes con mayor vegetación herbácea fue conveniente utilizar trampas más altas para evitar contacto con la vegetación herbácea en pie (tipo malla-barrera), y permitieron capturar las semillas transportadas a alturas mayores por los vientos del norte. Por otro lado, en las partes (pendientes) con menos vegetación herbácea y presencia de arena descubierta de los pastizales fue adecuado utilizar trampas tipo malla-enterrada, porque retuvieron la arena y semillas acarreadas por los vientos del norte a nivel del suelo. De esta manera, en los pastizales se trató de considerar un corredor de viento partiendo desde partes más estabilizadas hasta partes semimóviles de estos sitios abiertos.

#### INTERPRETACION DE LA LLUVIA DE SEMILLAS

El número total de semillas que se registró en la lluvia de semillas a lo largo del año de estudio fue de 25312 semillas. Esto equivale a una densidad de 802 semillas/m<sup>2</sup> en los pastizales, 1475 semillas/m<sup>2</sup> en los matorrales abiertos y 552 semillas/m<sup>2</sup> en los matorrales cerrados. Como se observa en la Tabla 16, estas densidades fueron mayores con respecto a las densidades obtenidas por Wagner (1965) y Ryvarden (1971). Sin embargo, las densidades obtenidas en este trabajo fueron menores a las obtenidas en otros estudios (Rabinowitz y Rapp, 1980; Peart, 1989; Young et al., 1987; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Guevara y Laborde, 1991). Esta variación en la densidad de semillas obtenida se debe probablemente a la gran heterogeneidad ambiental y topográfica que caracteriza al sistema de dunas costeras del Morro de la Mancha. Así como a la existencia de un

mosaico complejo de agrupaciones vegetales con composición florística y estructura diferente y de una franja de selva mediana subperennifolia como fuente de propágulos circundante.

La riqueza de especies registrada en este trabajo fue de 82 especies, de las cuales se logró identificar 58, representando así un 71 % de especies identificadas. Las 24 especies restantes ("morfoespecies") no fue posible identificarlas ya que se registraron cantidades muy pequeñas de semillas, que no permitieron el monitoreo de la germinación de las mismas. Esto probablemente constituye una limitación de un estudio a corto plazo (un año) sobre lluvia de semillas. Por lo tanto, el conocimiento de las poblaciones de semillas (lluvia de semillas) requiere de un muestreo más amplio durante varios ciclos anuales, que permitan detectar variaciones a través del tiempo y del espacio. Por otra parte, la riqueza de especies obtenida en el presente estudio fue mayor con respecto a la obtenida en otros trabajos sobre lluvia de semillas, con excepción de Guevara y Laborde (1991) que registraron una riqueza de 107 especies incluyendo 13 morfoespecies en pastizales tropicales en México durante siete meses (Tabla 16).

Esta variabilidad en la riqueza de especies y en la densidad de semillas dentro del estudio de los patrones de dispersión de semillas en las comunidades naturales ha dependido del tipo de comunidad vegetal en estudio, del método de cuantificación de las semillas, de la duración del estudio y del número, diseño y colocación de las trampas utilizadas. En general, los diferentes criterios antes mencionados en los estudios de los patrones de comportamiento de las semillas, han permitido obtener una idea de la composición y abundancia de la lluvia de semillas.

Considerando la abundancia de semillas y riqueza de especies presentes en este trabajo, los mayores registros se obtuvieron en la época de "nortes" (Fig. 9). Esta estacionalidad probablemente esta relacionada con los eventos fenológicos de las especies, así

como por las condiciones ambientales presentes (factores físicos y biológicos). La mayoría de las especies en este sistema presentan mayor producción de frutos durante la época de lluvias, prolongándose hasta la época de "nortes" (Castillo y Carabias, 1982).

Los pastizales fueron los tipos de ambiente en donde se registró mayor abundancia de semillas a través del año de estudio, también presentaron mayor número de semillas por especie, principalmente de especies herbáceas y herbáceas-gramíneas: *Schyzachyrium scoparium* (3314 semillas en PAST.1) > *Pectis saturejoides* (2395 semillas en PAST.2) > *Andropogon glomeratus* (1476 semillas en PAST.2) > *Aristida* aff. *roemeriana* (282 semillas en PAST.1) > *Palafoxia lindenbergii* (163 semillas en PAST.2). Por otro lado, los matorrales principalmente los matorrales cerrados fueron los tipos de ambiente que presentaron mayor número de especies durante el año de estudio (Fig. 12). Esto se debe a que en los matorrales (abiertos y cerrados) y en la selva mediana subperennifolia, la presencia de árboles permite que éstos actúen como zonas de percheo de aves (Guevara et al., 1986; Willson y Crome, 1989) y las ramas obstaculizan las corrientes de aire que transportan semillas.

De acuerdo con los resultados obtenidos en cuanto a los índices de agregación entre épocas en cada sitio de trabajo como entre sitios en cada época se encontró que las semillas se distribuyen tanto en el tiempo como en el espacio de manera agregada. En la época de lluvias y "nortes" se registraron valores muy altos, principalmente en los matorrales abiertos y cerrados: MAT.AB.1 (391.17) > MAT.AB.2 (319.98) > MAT.CE.1 (164.92) > MAT.CE.2 (99.54) > PAST.1 (32.41) > PAST.2 (30.90). Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos (1990) encontraron también un índice de agregación muy alto ( $s^2/\bar{x}=440$ ;  $n=60$ ), lo cual puede explicarse mediante la dispersión de las semillas en masas (frutos rotos) o cargas fecales. De esta manera, en la lluvia de semillas se presentaron muestras con gran número de semillas

(hasta más de 100 semillas por especie) y en otras muestras no se registraron ninguna semilla. También es importante mencionar que existen especies con mayor número de semillas debido a que se encuentran dentro del sitio de trabajo, formando parte de la vegetación en pie que la constituye. De esta manera, dichas especies se detectaron a través del tiempo en todas las trampas. Tal es el caso de *Iresine celosia* (especie herbácea) y *Diphysa robinoides* (especie arbórea) en los matorrales abiertos; de *Aristida* aff. *roemeriana* (especie herbácea-gramínea) y *Pectis saturejoides* (especie herbácea) en los pastizales.

Generalmente los datos obtenidos en cuanto a abundancia de semillas y riqueza de especies se compararon manejando cada sitio de trabajo por separado. Por otra parte, se consideró analizar los datos principalmente de dispersión y formas de crecimiento conjuntando el listado de especies de los dos pastizales (PAST.1 y PAST.2), de los dos matorrales abiertos (MAT.AB.1 y MAT.AB.2) y de los dos matorrales cerrados (MAT.CE.1 y MAT.CE.2) manejando de esta forma tres tipos de ambiente: pastizal, matorral abierto y matorral cerrado. Esta conjunción se puede atribuir a los altos índices de similitud de Sørensen (más del 50 %) obtenidos entre el MAT.CE.1 y el MAT.CE.2, entre el PAST.1 y el PAST.2, entre el MAT.AB.1 y el MAT.AB.2. Estos valores indicaron similitud de vegetación entre dichos sitios tomando en cuenta el número de especies en común entre los dos sitios y el número de especies total en cada sitio. De esta manera, la riqueza de especies estuvo asociada a la de la composición florística de cada sitio.

En los pastizales y en los matorrales abiertos se registraron mayores proporciones de especies anemócoras (Fig. 18). Una posible explicación al respecto, puede estar relacionada con el hecho de que estos ambientes se eligieron contiguos uno de otro. En los matorrales cerrados fue más notoria la presencia de especies sarcócoras. Analizando la distribución de las especies con semillas anemócoras, sarcócoras, desmócoras, barócoras y balócoras a través del año de estudio de manera mensual (Fig. 15)

y/o por épocas (Fig. 16) se registró mayor número de especies con semillas anemócoras en la época de "nortes" y secas, mientras que en la época de lluvias se presentó mayor proporción de especies sarcócoras. Por lo tanto se puede decir que existe una marcada estacionalidad en la caída de especies con semillas anemócoras coincidente con la época de "nortes", prolongandose hasta la época de secas, pero en mayor proporción en la época de "nortes". Probablemente esto se debe a que en la época de "nortes" los vientos son más fuertes y se produce un mayor número de especies con semillas anemócoras que se pueden dispersar más fácilmente (Castillo y Carabias, 1982).

En el presente trabajo se puede hablar de un efecto de vecindades en la lluvia de semillas. Esto quiere decir que pueden existir sitios cercanos o que están rodeando a otros, pudiendo funcionar como fuentes de propágulos (selva baja o mediana subperennifolia) y que a través de aves frugívoras pueda darse la dispersión de semillas hacia otros sitios, influyendo de esta manera en la dinámica de las comunidades vegetales (Debussche et al., 1982; Herrera, 1982; McDonnell y Stiles, 1983; Guevara et al., 1986; Stiles y White, 1986). Esto se corrobora con los resultados obtenidos en cuanto a la proporción de especies residentes (autóctonas) y ajenas (alóctonas) presentes en cada sitio de trabajo. Como se observó en la Fig. 20, se presentó mayor proporción de especies ajenas o dispersadas en todos los sitios de trabajo y tiende a aumentar de los pastizales (PAST.1 y PAST.2) hacia los matorrales abiertos (MAT.AB.1 y MAT.AB.2) y finalmente hacia los matorrales cerrados (MAT.CE.1 y MAT.CE.2). Por lo tanto, se considera que los matorrales cerrados presentaron el mayor número de especies ajenas y por consiguiente registraron los índices de similitud de Sørensen más bajos considerando el número de especies encontradas en la lluvia de semillas y el número de especies encontradas en la vegetación en pie (Tabla 11).

De esta manera, se puede decir que tanto en los pastizales como en los matorrales abiertos y cerrados, las especies alóctonas (ajenas al ambiente o dispersadas de otro) tienen una mayor representación de propágulos que las autóctonas (residentes o que forman parte de la vegetación en pie). Esto quiere decir que la dispersión de las semillas juega un papel muy importante en la disponibilidad de propágulos, teniendo influencia en la distribución y abundancia de las plantas en una comunidad vegetal (Harper, 1977; Fenner, 1985; Howe y Smallwood, 1982).

En cuanto a la forma de crecimiento de las especies encontradas en el presente estudio, se puede decir que en la lluvia de semillas se presentaron especies herbáceas, herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas con un síndrome de dispersión anemócora (dispersadas por viento) en todos los tipos de ambiente, aunque en mayor proporción se registraron especies anemócoras herbáceas hacia los pastizales. Por otra parte, existieron especies principalmente arbóreas y arbustivas con un síndrome de dispersión sarcócora en los tres tipos de ambiente (en cantidades pequeñas) pero en mayor proporción hacia los matorrales cerrados (Fig. 23 y Fig. 24).

La mayoría de las especies presentes en uno, dos o en los tres tipos de ambiente (pastizales, matorrales abiertos y matorrales cerrados) coinciden en que se encuentran formando parte de la vegetación en pie, es decir, en general constituyen especies autóctonas a cada tipo de ambiente, aunque existen excepciones como *Chamaecrista chamaecristoides*. Esta especie se encontró en los pastizales (PAST.1 y PAST.2) y en el matorral abierto 2 (MAT.AB.2), y forma parte de la vegetación en pie en los pastizales de la zona estabilizada pero no de los matorrales abiertos. Otro caso es el de *Bursera simaruba* que constituye una especie residente o autóctona de los matorrales cerrados pero no de los pastizales. Por otra parte, *Ficus* sp. 1 es una especie de selva que se encontró tanto en los matorrales abiertos (MAT.AB.1 y MAT.AB.2) como en los matorrales cerrados (MAT.CE.1 y MAT.CE.2)

y en el pastizal 2 (PAST.2). Se puede decir que se detectó un movimiento de propágulos de las especies entre los pastizales, los matorrales abiertos, los matorrales cerrados y otras zonas con otro tipo de estructura (selva), ya que se registró la presencia de especies predominantemente de matorrales abiertos (*Diphysa robinoides*, *Iresine celosia*), de matorrales cerrados (*Bursera simaruba*) y de selva (*Ficus* sp. 1), siendo dispersadas hacia los pastizales. Especies anemócoras principalmente herbáceas (*Pectis saturejoides*) y herbáceas-gramíneas (*Schyzachyrium scoparium*) propias de pastizales fueron dispersadas hacia los matorrales abiertos y cerrados (Fig. 25).

Probablemente este movimiento de propágulos esté relacionado con la dispersión de semillas por pájaros que se alimentan de especies con frutos carnosos o arilo que pueden visitar los diferentes matorrales y transportar, de esta manera, las semillas de uno a otro. Se considera que este mecanismo ha ayudado a que las semillas de las especies de zonas más restringidas, como son los matorrales, logren llegar a un hábitat apropiado que les permita establecerse y evitar la pérdida de propágulos (Howe y Primack, 1975; Stiles, 1980; Glyphis et al., 1981; Debussche et al., 1982; Herrera, 1982; McDonnell y Stiles, 1983; Guevara et al., 1986; Stiles y White, 1986). Se ha reconocido que la depositación de semillas por aves frugívoras puede darse por defecación y/o regurgitación de estas aves que ocurre cuando perchan, inmediatamente después de que inician el vuelo o durante el vuelo (Fleming y Heithaus, 1981; Van Dorp, 1985; Stiles y White, 1986; Charles-Dominique, 1986). Aunque en el presente estudio no se efectuaron observaciones de los pájaros que llegaron o salieron de los sitios bajo estudio, es importante considerar que la dispersión de semillas por pájaros influye en los patrones de la vegetación, desempeñando un papel determinante en la dinámica de las comunidades. También este movimiento de propágulos se debe a la dispersión de semillas por viento. Se considera que en los primeros estados sucesionales tienden a dominar las especies anemócoras cuyas semillas son las primeras

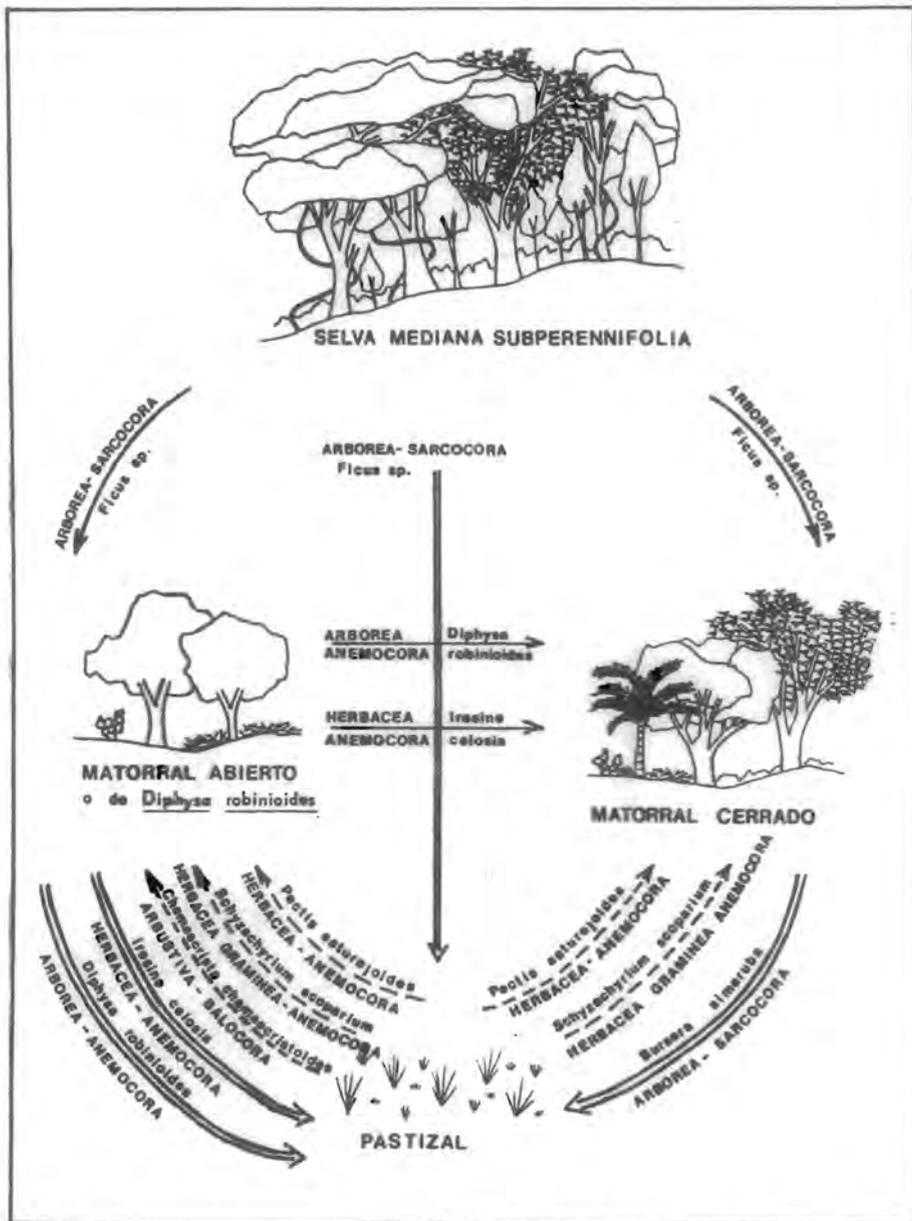


Fig.25 Movimiento de propágulos entre los tres tipos de ambiente (pastizal, matorral abierto y matorral cerrado) bajo estudio. —→ Especies que constituyen la vegetación en pie de selva y matorral abierto que llegaron al matorral cerrado. - - - → Especies que constituyen la vegetación en pie de pastizal que llegaron al matorral abierto y cerrado. —→ Especies que constituyen la vegetación en pie de selva, matorral abierto y cerrado que llegaron al pastizal.

en llegar a un nuevo sitio y se distribuyen sobre áreas extensas (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1976). Harper (1977) establece que las semillas dispersadas por agentes físicos (viento) son transportadas a grandes distancias saciando las demandas de los depredadores y con posibilidades de llegar a un sitio donde la probabilidad de establecimiento, crecimiento y reproducción sea exitosa. Lo que explica que en todos los tipos de ambiente se registraron especies anemócoras (herbáceas, herbáceas-gramíneas, arbustivas y arbóreas), pero los pastizales presentaron mayor número de especies anemócoras herbáceas (Fig. 24).

Como se planteó en la introducción del presente trabajo, las áreas estabilizadas dentro del sistema de dunas costeras presentan una mayor riqueza de especies, de las cuales algunas constituyen elementos comunes a otros tipos de vegetación que se localizan tierra adentro. Probablemente, esto sea el resultado de un lento proceso de colonización (nucleación) en los matorrales (Yarranton y Morrison, 1974; Ehrenfeld, 1990; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991) que se van enriqueciendo con la entrada de nuevas especies, en donde la estructura se va haciendo más compleja y las condiciones ambientales se van modificando, tendiendo a constituir parte de las primeras fases de un tipo de vegetación denominado selva baja o mediana. Así se puede decir que los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis sobre un proceso de "nucleación" involucrado dentro de la dinámica de la vegetación de dunas costeras, teniendo la dispersión de semillas un papel muy importante en la disponibilidad de propágulos. Es probable considerar que en los pastizales (primeras fases sucesionales) constituidos por una cubierta vegetal densa dominada por pastos y hierbas rastreras se inicia el establecimiento de matorrales dando mayor estabilidad al sustrato, haciendo menos drásticas las fluctuaciones de las condiciones ambientales y por consiguiente permitiendo la entrada de nuevas especies (Yarranton y Morrison, 1974; Archer et al. 1988; Córdoba, 1991; Salinas, 1992).

En la misma zona de estudio se han desarrollado otros trabajos (Córdoba, 1991; Salinas, 1992; López-Ramírez, en preparación) que han argumentado que el establecimiento de la fase de matorrales promueve una mayor gama de condiciones ambientales particulares (temperatura, humedad, condiciones edáficas, lumínicas, etc.) y de interacciones biológicas (depredación, competencia), que están permitiendo la entrada de nuevas especies que contribuyen a la complejidad estructural y posible conformación de otro tipo de vegetación (selva baja o mediana). También, otros trabajos han contribuido como pasos exploratorios para entender el papel de los matorrales en el proceso de sucesión de dunas costeras tales como: fenología de comunidades en distintas partes del sistema de dunas (Castillo y Carabias, 1982) y presencia de semillas en el suelo en matorrales y pastizales de la zona estabilizada del sistema de dunas o banco de semillas (Pérez-Vázquez, en preparación).

La heterogeneidad ambiental presente en el sistema de dunas costeras, afecta la producción de propágulos, capacidad de dispersión y persistencia de las semillas que conducen a diferencias en la disponibilidad de especies (Tabla 15). Castillo y Carabias (1982) registraron que en los matorrales cerrados ricos en especies predominan las especies con una fructificación durante un intervalo corto (a fines de los "nortes" y secas). Contrario a lo anterior, en los matorrales abiertos la mayoría de las especies presentan una fructificación durante un intervalo amplio (abarcando la segunda mitad de las lluvias, "nortes y parte de las secas). Así la alta heterogeneidad ambiental que caracteriza al sistema de dunas costeras (Ranwell, 1972; Moreno-Casasola, 1982), como resultado de la dinámica de la comunidad afecta de manera importante a las especies, y por lo tanto la trayectoria de la regeneración.

Los resultados obtenidos en este trabajo mostraron un primer paso exploratorio en cuanto a la descripción sobre composición y abundancia de la lluvia de semillas presente en los matorrales y vegetación circundante (pastizales), así como su variación espacio-temporal, y de esta manera se permitió entender el papel de la lluvia de semillas que juega en la dinámica sucesional de la vegetación de dunas costeras.

Finalmente, es necesario mencionar que el proceso de colonización (nucleación) considerado dentro de la dinámica sucesional del sistema de dunas costeras (pastizales-matorrales-selva) constituye un proceso complejo y lento que es función de la historia de vida, dinámica de poblaciones de las especies y de las condiciones microambientales (físicas y biológicas).

## VIII. CONCLUSIONES

1. La lluvia de semillas difiere entre matorrales y pastizales tanto en composición como en abundancia. Esto se ve afectado tanto por la estructura de la vegetación de estos ambientes, como por la distancia de éstos a zonas con otra estructura.

2. A través del tiempo se puede hablar de una marcada estacionalidad, en cuanto al número de semillas (abundancia) y número de especies (riqueza) principalmente anemócoras obtenidos en la lluvia de semillas, coincidiendo con la temporada de "nortes".

3. Espacialmente, los pastizales aportaron un mayor número de semillas por especie, principalmente especies herbáceas y herbáceas gramíneas dispersadas por viento (anemócoras). Por otra parte, en los matorrales se cuantificó un mayor número de especies principalmente herbáceas, arbustivas y arbóreas dispersadas por viento (anemócoras) y por otros medios (sarcócoras, desmócoras, etc.).

4. En general, se encontró que en la lluvia de semillas la mayoría de las especies tuvieron bajos números de semillas, aunque se registró un pequeño número de especies que tuvieron altos números de semillas (más de 1000 semillas) lo cual tal vez está relacionado con síndromes de dispersión, así como, con los eventos fenológicos de las especies o con la fecundidad.

5. Tanto en los pastizales como en los matorrales se puede decir que las especies alóctonas tienen una mayor representación de propágulos que las especies autóctonas. Esto quiere decir que la dispersión de las semillas juega un papel importante en la disponibilidad de propágulos.

6. Se detectó una interacción de propágulos entre pastizales y matorrales de la zona estabilizada del sistema de dunas costeras, ya que se encontró la presencia de especies arbóreas y arbustivas predominantemente de matorrales, siendo dispersadas hacia los pastizales.

7. Se considera que los matorrales son una fase importante dentro de la dinámica del sistema de dunas costeras, ya que es probable que funcionen como núcleos de especies que favorecen la llegada o entrada de otras especies. De esta manera se promueve el enriquecimiento de su estructura y composición y por consiguiente de la sucesión de la comunidad.

8. La lluvia de semillas constituye uno de los mecanismos de acumulación de propágulos que permite el mantenimiento y la regeneración de las comunidades, teniendo en este proceso un papel muy importante la dispersión de semillas en la accesibilidad a sitios por determinadas especies, así como la producción de semillas y frutos en la disponibilidad de propágulos. Así, la lluvia de semillas permite determinar los patrones de dispersión de las semillas hacia diferentes sitios donde la probabilidad de establecimiento, crecimiento y reproducción son variables.

## IX. BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ-BUYLLA, R. E. y MARTINEZ-RAMOS, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- ARCHER, S., SCIFRES, C., BASSHAM, C.R. y MAGGIO, R. 1988. Autogenic succession in a subtropical savana: conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs* 58 (2):111-127.
- AUGSPURGER, C.K. y KELLY, C.K. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- BAKER, H.G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5: 1-24.
- BARNES, P.S.K. 1977. (ed.). *The coastline*. John Willey & Sons. London. 356 p.
- BAZZAZ, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.
- BELSKY, A.J., AMUNDSON, R.G., DUXBURY, J.M., RIHA, S.J., ALI, A.R. y MWONGA, S.M. 1989. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *J. Appl. Ecol.* 26: 1005-1024.
- BONET, F. y RZEDOWSKI, J. 1972. La vegetación de las islas del arrecife alacranes, Yucatán (Méx.). *An. Esc. Nac. Ciencias Biol.* 11 (1-4): 15-59.
- BURROWS, F.M. 1986. The aerial motion of seeds, fruits, spores and pollen. En: Murray, R.D. (eds.). *Seed Dispersal*. Biology Department the University of Wollongong, New South Wales Academic Press, Australia. 322 p.
- CASTILLO, A.S. y CARABIAS, L.J. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: fenología. *Biotica* 7 (4): 551-568.
- CASTILLO, A.S. 1984. Descripción preliminar de la vegetación de dunas costeras de los estados de Tabasco y Campeche. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- CASTILLO, A.S., POMPA, J. y MORENO-CASASOLA, P. 1991. Coastal sand dune vegetation of Tabasco and Campeche, México. *J. Veg. Sci.* 2: 73-88.
- CHAPMAN, V.J. 1976. *Coastal vegetation*. Pergamon Press, Oxford. 216 p.

- CHARLES-DOMINIQUE, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants: *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. In: Estrada, A. & Fleming, T.H. (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers.
- CLARK, D.A. y CLARK, D.B. 1981. Effects of seed dispersal by animals on the regeneration of *Bursera graveolens* (Burseraceae) on Santa Fe Island, Galapagos. *Oecologia* 49: 73-75.
- CLEMENTS, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Pub. 242. Washington, D.C. 512 p.
- CONNELL, J.H. y SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- CORDOBA, C.F. 1991. Ecología y dinámica de los matorrales de las dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- CULVER, D.C. y BEATTIE, A.J. 1980. The fate of *Viola* seeds dispersed by ants. *Am. J. Bot.* 67: 710-714.
- DANSERAU, P. y LEMS, K. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance contributions de l' Université de Montreal, Institute Botanique No.71; 1-52.
- DAVIDAR, P. 1983. Birds and neotropical mistletoes: effects on seedling recruitment. *Oecologia* 60: 271-273.
- DAVIDSON, D.W. y MORTON, S.R. 1981. Competition for dispersal in ant-dispersed plants. *Science* (Wash., D.C.) 213: 1259-1261.
- DAVIDSON, D.W. y MORTON, S.R. 1984. Dispersal adaptations of some *Acacia* species in the Australian arid zone. *Ecology* 65: 1038-1051.
- DEBUSSCHE, M., ESCARRE, J. y LEPART, J. 1982. Ornithochory and plant succession in mediterranean abandoned orchards. *Vegetatio* 48: 255-266.
- DEBUSSCHE, M., LEPART, J. y MOLINA, J. 1985. La dissémination des plantes à fruits charnus par les oiseaux: rôle de la structure de la végétation et impact sur la succession en région méditerranéenne. *Acta Oecol. Oecol. Gener.* 6: 65-80.
- DE STEVEN, D. 1982. Seed production and seed mortality in a temperate forest shrub (witch-hazel, *Hamamelis virginiana*). *Journal of Ecology* 70: 437-443.

- DIRZO, R. y DOMINGUEZ, C.A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: A. Estrada and T.H. Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 237-249.
- DISRAELI, D.J. 1984. The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. Jour. of Ecol. 72: 145-154.
- EHRENFELD, J.G. 1990. Dynamics and processes of barrier island vegetation. Rev. Aq. Sci. 2 (3-4): 437-480.
- ELLIOTT, J.M. 1979. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Freshwater Biol. Ass. Sci. Pub. No. 25. 160 p.
- FENNER, M. 1985. Seed Ecology. Chapman & Hall. Great Britain. 151 p.
- FLEMING, T.H. y HEITHAUS, E.R. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forest. Biotropica (supplement) 13 (2): 45-53.
- GARCIA, A.T. 1987. Descripción de la vegetación de dunas costeras del sur de Tamaulipas, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- GLYPHIS, J.P., MILTON, S.F. y SIEGFRIED, W.R. 1981. Dispersal of *Acacia cyclops* by birds. Oecología 48: 138-141.
- GOMEZ-POMPA, A. y VAZQUEZ-YANES, C. 1976. Estudios sobre sucesión secundaria en los trópicos cálido-húmedos: el ciclo de vida de las especies secundarias. En: A. Gómez-Pompa et al. (eds.). Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. 676 p.
- GONZALEZ, L.J. y MORENO-CASASOLA, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: efecto de una perturbación artificial. Biotica 7 (4): 533-550.
- GONZALEZ-MEDRANO, F. 1972. La vegetación del Noroeste de Tamaulipas. An. Ins. Biol. UNAM 43 Ser. Bot. 1: 11-50.
- GREIG-SMITH, P. 1964. Quantitative Plant Ecology. Butterworths and Co. Ltd. Great Britain.
- GUEVARA, S. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: esquema de investigación. Biotica 7 (4): 603-610.
- GUEVARA, S.S. 1986. Plant species availability and regeneration in mexican tropical rain forest. Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science. 48.

- GUEVARA, S., PURATA, S. y VAN DER MAAREL, E. 1986. The role of remnant trees in tropical secondary succession. *Vegetatio* 66: 74-84.
- GUEVARA, S., MEAVE, J., MORENO-CASASOLA, P. y LABORDE, J. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pastures. *Journal of Vegetation Science* 3: 655-664.
- GUEVARA, S. y LABORDE, J. 1991. Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. In: Fleming, T.H. y Estrada, A. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. 2nd. Symposium, Los Tuxtlas 1991.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London.
- HARPER, J.L., WILLIAMS, J.T. y SAGAR, G.R. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *Journal of Ecology* 53: 273-286.
- HERMAN, F.R. 1963. Seed-trap liners of nylon tent screening. *J. Forestry* 61: 531.
- HERRERA, C.M. y JORDANO, P. 1981. *Prunus mahaleb* and birds: the high efficiency seed dispersal system of a temperate fruiting tree. *Ecol. Monogr.* 51: 203-218.
- HERRERA, C.M. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63 (3): 773-785.
- HORN, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. In: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, Mass. 196-211 p.
- HOWE, H.F. y PRIMACK, R.B. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casearia nitida* (Flacourtiaceae). *Biotropica* 7: 278-283.
- HOWE, H.F. y SMALLWOOD J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* 13: 201-228.
- JACKSON, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns of seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13: 121-130.
- JANZEN, D.H. 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465-492.

- KELLMAN, M. 1974. Preliminary seed budget for two plant communities in coastal British Columbia. *J. Biogeography* 1: 123-133.
- KELLMAN, M. 1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. *J. Biogeography* 5: 291-300.
- KOZLOWSKI, T.T. y GUNN, C.R. 1972. Importance and characteristics of seeds. In: T.T. Kozlowski (eds.). *Seed biology. Importance, Development and Germination. Vol.1.* Academic Press. New York. USA. 416 p.
- LIVINGSTON, R.B. 1972. Influence of birds, stones and soil on the establishment of pasture juniper, *Juniperus communis*, and red cedar, *Juniperus virginiana*, in New England pastures. *Ecol.* 53: 1141-1147.
- LOPEZ-RAMIREZ, C. (en preparación). Germinación, establecimiento y crecimiento de seis especies en matorrales de dunas costeras. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM.
- MATLACK, G.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. *Journal of Ecology* 77: 853-869.
- MAUN, M.A. 1990. Ecology of seedling establishment on coastal and lacustrine sand dune systems. In: Davidson-Arnott, R. (ed). *Proceedings of the symposium on coastal sand dune 1990.*
- MCDONNELL, M.J. y STILES, E.W. 1983. The structural complexity of old field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- MORENO-CASASOLA, P. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: factores físicos. *Biotica* 7 (4): 577-602.
- MORENO-CASASOLA, P., VAN DER MAAREL, E., CASTILLO, S., HUESCA, M.L. y PISANTY, I. 1982. Ecología de la vegetación de dunas costeras: Estructura y composición en el Morro de la Mancha, Ver. *Biotica* 7 (4): 91-526.
- MORENO-CASASOLA, P. y ESPEJEL I. 1986. Classification and ordination of coastal sand dune vegetation along the Gulf and Caribbean sea of Mexico. *Vegetatio* 66: 147-182.
- MUELLER-DOMBOIS, D. y ELLENBERG, H. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology.* John Wiley and Sons. New York. 547 p.
- NOBLE, R. y SLATYER, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- NOVELO, R.A. 1978. La vegetación de la estación biológica el Morro de la Mancha, Veracruz. *Biotica* 3 (1): 9-23.

- PEART, D.R. 1989. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *Journal of Ecology* 77: 236-251.
- PEART, M.H. 1981. Further experiments on the biological significance of the morphology of seed-dispersal units in grasses. *Journal of Ecology* 69: 425-436.
- PEREZ-VAZQUEZ, N. (en preparación). Banco de semillas en matorrales de dunas costeras en el Morro de la Mancha, Veracruz. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- PICKETT, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Am. Nat.* 110: 107-119.
- PICKETT, S.T.A., COLLINS, S.L. y ARMESTO, J.J. 1987. A hierarchical consideration of succession. *Vegetatio* 69: 109-114.
- PICKETT, S.T.A., KOLASA, J., ARMESTO, J.J. y COLLINS, S.L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* 54: 129-136.
- POGGIE, J.J. 1962. Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, México. Techn. Rep. 17 A. Coastal Studies Institute. Louisiana State University. Baton Rouge, La.
- PUIG, H. 1976. Vegetation de la Huasteca, Mexique Mission Archeologique et Ethnologique Francaise a Mexique. México: 215-222.
- RABINOVICH, J.E. 1982. Introducción a la ecología de poblaciones animales. Ed. CECSA, México. 313 p.
- RABINOWITZ, D. y RAPP, J.K. 1980. Seed rain in a North American tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology* 17: 793-802.
- RABINOWITZ, D. 1981. Buried viable seeds in a North American tallgrass prairie: the resemblance of their abundance and composition dispersing seeds. *Oikos* 36: 191-195.
- RANWELL, D. 1972. Ecology of salt marshes and sand dunes. Chapman and Hall. London. 200 pp.
- READER, R.J. y BUCK, J. 1986. Topographic variation in the abundance of *Hieracium floribundum*: relative importance of differential seed dispersal, seedling establishment, plant survival and reproduction. *Journal of Ecology* 74: 815-822.
- REICHMAN, O.J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distributions in Sonoran Desert soil. *J. Biogeography* 11: 1-11.

- RIDLEY, H.N. 1930. The dispersal of plants throughout the world. L. Reeve, Ashford, Kent, England.
- RYVARDEN, L. 1971. Studies in seed dispersal. I. Trapping of diaspores in alpine zone at Finse, Norway. *Norwegian Journal of Botany* 18: 215-226.
- SALINAS, P. G. 1992. Crecimiento de especies arbóreas de dunas costeras bajo diferentes condiciones de suelo y cobertura. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- SALISBURY, E.J. 1925. Note on the edaphic succession in some dune soil with special reference to the time factor. *J. Ecol.* 13: 322-341.
- SAUER, J. 1967. Geographic reconnaissance of the seashore vegetation along the Mexican Gulf coast. Coastal Studies Institute. Louisiana State University Baton Rouge Louisiana, Techn. Rep. 56: 1-59.
- SAUER, J. 1976. Problems and prospects of vegetational research in coastal environments. *Geoscience and man* 14: 1-16.
- SHELDON, J.C. 1974. The behaviour of seeds in soil. III. The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface-lying seeds. *Journal of Ecology* 62: 47-66.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 353-391.
- STEEL G.D.R. y TORRIE J.H. 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. Second edition. Ed. Mc. Graw Hill. 633 p.
- STILES, E.W. 1980. Patterns of fruit presentation and seed dispersal in bird-disseminated woody plants in the eastern deciduous forest. *Am. Nat.* 116: 670-688.
- STILES, E.W. y WHITE, D.W. 1986. Seed deposition patterns: influence of season, nutrients and vegetation structure. In: Estrada, A. y Fleming, T.H. (eds.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Publishers.
- THOMPSON, R.L. y MCGINNES, B.S. 1963. A comparison of eight types of mast traps. *J. Forestry* 61: 679-680.
- THOMPSON, J.N. y WILLSON, M.F. 1979. Evolution of temperate fruit/bird interactions: phenological strategies. *Evolution* 33: 973-982.

- VALIENTE-BANUET, E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- VAN DER PIJL, L. 1972. Principles of dispersal in higher plants. Springer, New York, USA. 162 p.
- VAN DORP, D. 1985. Frugivoria y dispersión de semillas por aves. En: Gómez-Pompa, A. y del Amo, S. (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. II. INIREB, Alhambra Mexicana, México.
- VAZQUEZ-YANES, C. y OROZCO-SEGOVIA, A. 1984. Fisiología ecológica de las semillas de árboles de la selva tropical. Un reflejo de su ambiente. *Ciencia* 35: 191-201.
- VAZQUEZ-YANES, C. 1987. Los bancos de almacenamiento de semillas en la conservación de especies vegetales, *Ciencia* 38: 239-246.
- WAGNER, R.H. 1965. The annual seed rain of adventive herbs in a radiation damaged forest. *Ecology* 46: 517-520.
- WATKINSON, A.R. 1978. The demography of a sand dune annual: *Vulpia fasciculata* III. The dispersal of seeds. *J. Ecol.* 66: 483-498.
- WEIS, I.M. y HERMANUTZ, L.A. 1988. The population biology of the arctic dwarf birch, *Betula glandulosa*: seed rain and the germinable seed bank. *Can. J. Bot.* 66: 2055-2061.
- WERNER, P.A. 1975. A seed trap for determining patterns of seed deposition in terrestrial plants. *Can. J. Bot.* 53: 810-813.
- WHEELWRIGHT, N.T. 1985. Fruit size, gape width and the number of potential seed dispersers. *Ecology* 66: 808-818.
- WILLSON, M.F. y CROME, F.H.J. 1989. Patterns of seed rain at the edge of a tropical Queensland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 5: 301-308.
- YARRANTON, G.A. y MORRISON, R.G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: Nucleation. *J. Ecol.* 62 (2): 417-428.
- YOUNG, K.R., EWEL, J.J. y BROWN, B.J. 1987. Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio* 71: 157-173.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Second edition. Prentice-Hall. New Jersey. 718 p.