

2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO DEL PROCESO DE DESCOMPOSICION DE FRUTOS DE ESPECIES ARBOREAS EN UNA SELVA HUMEDA TROPICAL



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

RICARDO LEON RICO



000206683



MEXICO, D. F. FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

JUNIO DE 1994

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

CIUDAD UNIVERSITARIA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
División de Estudios
Profesionales
Exp. Núm. 55

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE
Jefe de la División de Estudios Profesionales
Universidad Nacional Autónoma de México.
P r e s e n t e .

Por medio de la presente, nos permitimos informar a Usted, que habiendo
revisado el trabajo de tesis que realiz ó el pasante RICARDO LEON
RICO

con número de cuenta 8323883-9 con el título: "ESTUDIO DEL
PROCESO DE DESCOMPOSICION DE FRUTOS DE ESPECIES ARBOREAS EN UNA SELVA HUMEDA
TROPICAL."

Consideramos que reúne los méritos necesarios para que pueda conti-
nuar el trámite de su Examen Profesional para obtener el título de
BIOLOGO

GRADO NOMBRE Y APELLIDOS COMPLETOS

FIRMA

DOCTOR FRANCISCO JAVIER ALVAREZ SANCHEZ

Director de Tesis

DOCTOR VICTOR SANCHEZ CORDERO

BIOLOGO ANGEL ZENON CANO SANTANA

BIOLOGO IRENE SANCHEZ GALLEN

Suplente

BIOLOGO MARIA GUADALUPE BARAJAS GUZMAN

Suplente

[Firma]
[Firma]
[Firma]
[Firma]
[Firma]

Ciudad Universitaria, D.F., a 3 de mayo de 1994

El lugar es aquí,
El tiempo es ahora,
Ahora y aquí,
Aquí y ahora.

Carlos Fuentes *Terra Nostra*

A mis padres:

A ti madre:

por tu ánimo, entrega, amor y comprensión

A ti padre:

de quien siempre tuve apoyo incondicional

Al brindarme su vida son los verdaderos autores de este trabajo

A mis hermanos Ramón y Paty:

con quienes crecí y compartí todo, llego a mi meta con ustedes

A mis sobrinos:

Mauricio y Jatziri

no pretendo ser un ejemplo, solo compartir con ustedes un pedacito de mi vida

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mi Director de Tesis, el Dr. Fco. Javier Alvarez Sánchez, quién además de darme la oportunidad de trabajar en una de sus ideas, ha desempeñado multitud de funciones siempre en pró de mi superación académica y personal: maestro, sinodal, jefe y amigo.

A las personas que formaron parte de mi comite y revisaron esta tesis, aportando ideas y sugerencias que incrementaron enormemente el valor de ésta: el Dr. Fco. Javier Alvarez Sánchez, el Dr. Victor Sánchez Cordero, el Biol. Zenón Cano Santana, la Biol. Irene Sánchez Gallén y la Biol. Guadalupe Barajas Guzmán.

Agradezco al Biol. Guillermo Ibarra y al Biol. Roberto Martínez, que con su conocimiento y experiencia en el sitio de estudio, aportaron muchas ideas que se plasmaron en la esencia de esta tesis.

Al Biol. Guillermo Ibarra y a Santiago Sinaca que identificaron y sugirieron a muchas de las especies con las que se trabajó.

A Pablo Ventura que representó un apoyo estratégico además de ser el "angel de la guarda" de los miembros del proyecto.

A la Biol. Irene Sánchez, a la Biol. Graciela Sánchez y la Biol. Patricia Guadarrama, por revisar y aportar ideas de gran utilidad a esta tesis.

A mis amigos del proyecto "Ecología del suelo" por su ayuda, apoyo y amistad: Edna Naranjo, Guadalupe Barajas, Obdulia Torres, Miriam Muñoz, Jose Antonio González-Iturbe y Patricia Guadarrama.

A todos mis compañeros del laboratorio de ecología por su apoyo y amistad, principalmente a Paty Guadarrama, Irene Sánchez, Gudela Salinas, Irma Acosta, Nérida Pérez, Sofia Solorzano, Adriana Otero, Adriana Flores, Gabriela Montes, Silvia Castillo, Jorge Meave y Margarita Ocampo.

A mis amigos de quienes siempre recibí ayuda incondicional: Zenón Cano, Yukiko Sakurai, Nizarindani Guadarrama, Cristina Guerrero, Roberto Márquez, Claudia Gonzalez, Lucia Ramírez y Ricardo Noguera. Además de Steve, Kitty, Adrianita, Janet, Monica, Anita, Lechugita, Humberto, el Pollo, Lalo y Manolo.

A todos los trabajadores de la Estación de Biología Tropical **Los Tuxtlas**, Ver. por todas las facilidades prestadas para la realización de este trabajo.

Este trabajo fue realizado dentro del proyecto "Ecología del suelo en una selva tropical húmeda" bajo los auspicios de DGAPA (IN-203789). Gracias *Alma mater*.

INDICE

| | |
|--|-----------|
| Agradecimientos | iv |
| Indice | v |
| Resumen | ix |
| I. Introducción | 1 |
| 1.1 Frutos y fructificación | 1 |
| 1.1.1 Fructificación y los recursos del árbol | 1 |
| 1.1.2 Características de los frutos tropicales | 2 |
| 1.2 Descomposición | 2 |
| 1.2.1 Descomposición y flujo de nutrientes | 2 |
| 1.2.2 Descomposición en los trópicos | 4 |
| 1.3 Dispersión, depredación y remoción de frutos y semillas | 4 |
| 1.4 Destino del tejido carpelar | 6 |
| 1.5 Objetivos | 8 |
| 1.6 Antecedentes | 8 |
| II. Area de estudio | 10 |
| 2.1 Localización | 10 |
| 2.2 Geología | 10 |
| 2.3 Suelos | 12 |
| 2.4 Clima | 12 |

| | |
|--|-----------|
| 2.5 Vegetación | 14 |
| 2.6 Sitios de montaje de los ensayos | 15 |
| III. Metodología | 16 |
| 3.1 Selección de especies | 16 |
| 3.2 Distribución de los frutos bajo la copa de los árboles | 17 |
| 3.3 Velocidad de descomposición de los frutos | 19 |
| 3.4 Destino de los frutos | 21 |
| IV. Resultados | 24 |
| 4.1 Medición de la distribución de los frutos bajo la copa de los árboles | 24 |
| 4.2 Velocidad de descomposición de los frutos | 27 |
| 4.3 Destino de los frutos | 34 |
| 4.3.1 <i>Turpinia occidentalis</i> | 34 |
| 4.3.2 <i>Licaria velutina</i> | 36 |
| 4.3.3 <i>Faramea occidentalis</i> | 36 |
| 4.3.4 <i>Dendropanax arboreus</i> | 39 |
| 4.3.5 <i>Astrocaryum mexicanum</i> | 39 |
| 4.3.6 <i>Chamaedorea alternans</i> | 42 |
| 4.3.7 <i>Ficus yoponensis</i> | 42 |
| 4.3.8 <i>Brosimum alicastrum</i> | 44 |
| 4.3.9 <i>Sapindus saponaria</i> | 44 |
| V. Discusión | 46 |
| 5.1 Metodología | 46 |

| | |
|---|-----------|
| 5.1.1 Bolsas de desaparición | 46 |
| 5.1.2 Uso de las cajas de exclusión | 47 |
| 5.2 El proceso de descomposición | 47 |
| 5.2.1 Factores físicos o biológicos (El clima o las características del fruto) | 47 |
| 5.2.2 Características del sustrato fruto | 49 |
| A) Materiales solubles. | 49 |
| B) Materiales lábiles y recalcitrantes | 50 |
| C) Descomposición con base en la cantidad y aporte del sustrato | 51 |
| D) Influencia de metabolitos secundarios en la descomposición y remoción de frutos | 51 |
| 5.2.3 Aportes parciales de biomasa de los frutos <i>in situ</i> | 52 |
| 5.2.4 El fruto en relación a otras estructuras vegetales | 53 |
| 5.3 Remoción y depredación | 54 |
| 5.3.1 Patrones de remoción | 54 |
| 5.3.2 Disponibilidad y preferencias. | 55 |
| 5.3.3 Influencia del contenido de nutrimentos en la remoción de frutos | 56 |
| 5.3.4 Reclutamiento y depredación | 59 |
| VI. Conclusiones | 61 |
| VII. Literatura consultada | 63 |

| | |
|---|-----------|
| APENDICE 1. Generalidades sobre frutos y semillas. | 72 |
| APENDICE 2. Resumen de la mayoría de los síndromes de dispersión de frutos y semillas. | 76 |
| APENDICE 3. Descripción de los frutos de las especies estudiadas | 77 |

RESUMEN

El depósito continuo de restos vegetales en el suelo juega un papel fundamental en los aspectos relacionados con el flujo de la materia a través de un ecosistema. Los frutos y su material seminal son estructuras altamente susceptibles a la invasión de desintegradores y son bastante asimilables para los consumidores primarios.

En este estudio se determinó la velocidad de descomposición *in situ* de frutos de nueve especies arbóreas mediante el uso de bolsas de malla de plástico. Además se describió el destino *in situ* de los frutos en trampas de exclusión, que permitían la remoción de éstos. En la mayoría de las especies la pérdida de peso seco remanente se ajustó mucho más al modelo lineal. La de más veloz descomposición fue *Ficus yoponensis*, la de más lenta fue *Astrocaryum mexicanum*. El análisis del destino de los frutos no siguió un patrón particular mas bien pareció estar altamente relacionado con características particulares de los frutos y semillas de cada especie.

Aspectos como la morfología del fruto y la semilla, la composición química, cantidad, forma de dispersión y la latencia de la semilla parecen guardar una íntima relación con los el destino y la velocidad de descomposición de los frutos.

Podemos afirmar que existe un aporte al menos parcial de la biomasa de los frutos *in situ*, cuya contribución pudiese ser importante por la disponibilidad de recursos que representa.

I. INTRODUCCION.

1.1 Frutos y fructificación.

1.1.1 Fructificación y los recursos del árbol.

La floración y la fructificación son acontecimientos muy importantes en la vida de un individuo vegetal ya que incluye procesos vitales tales como la formación, el crecimiento y la maduración de frutos y semillas, así como su dispersión desde la planta materna (Rathcke & Lacey 1985).

Generalmente, mientras que los frutos secos son retenidos en el árbol parental hasta después de ocurrir su dehiscencia y la liberación de las semillas, los frutos carnosos sufren abscisión junto con las semillas que contienen (Adicot 1982). Los frutos y las semillas que estos contienen representan la fracción vegetal con más alto valor nutritivo depositada en el suelo. El individuo en fructificación concentra recursos en los frutos y no los transloca como suele suceder previo a la abscisión de otras fracciones vegetales, tales como las hojas, las ramas y las raíces (Lodh & Pantastico 1979; Stephenson 1981; Adicot 1982).

Es por ello que las especies vegetales sólo florecen después de haber acumulado un umbral de recursos (energía metabólica y nutrientes) suficientes para los gastos que representan la floración, la fructificación y la germinación de las semillas producidas (Bawa & Webb 1984; Rathcke & Lacey 1985; Stephenson 1981). En particular el periodo de maduración de frutos es un proceso que representa un gasto realmente elevado en cuanto a los recursos de la planta (Rathcke & Lacey 1985), tales costos frecuentemente incluyen: carbohidratos, minerales, proteínas y compuestos químicos secundarios para proteger al material de patógenos y depredadores (Wilson 1983).

1.1.2 Características de los frutos tropicales.

En el trópico aunque sólo hay dos tipos básicos de frutos simples y carnosos (bayas y drupas) se pueden encontrar toda una serie de modificaciones a su estructura detallada. Las generalizaciones se vuelven más difíciles cuando se consideran frutos compuestos que resultan de la agregación de carpelos separados en estructuras unitarias (Pantastico 1979a). El Apéndice 1 concentra la clasificación y la definición de frutos de usadas en este trabajo (Sánchez-Garfias *et al.* 1991).

De forma general se puede decir que los frutos de las especies de selvas tropicales son más grandes y abundantes los de las especies que viven en otros climas, considerando que existe cierta relación entre el peso de los frutos y su abundancia y el aumento de la precipitación (Smythe 1982).

En general puede decirse que el abastecimiento de frutos en los trópicos para los frugívoros parece ser tan alto, como para poder reducir la competencia entre éstos por el recurso, debido a la abundancia de los frutos, el corto tiempo necesario para su obtención, o bien, a su disponibilidad durante todo el año (Morton 1982).

Algunas especies en los bosques tropicales tienen una fructificación más estacional que otras (Smythe 1982), por lo que la preferencia de los frugívoros por los frutos disponibles en un tiempo dado, puede influenciar que ciertas especies sufran altas tasas de mortalidad o de dispersión por consumo o remoción (Rathcke & Lacey 1985).

1.2 Descomposición.

1.2.1 Descomposición y flujo de nutrimentos.

El funcionamiento de los ecosistemas puede ser dividido básicamente en tres subsistemas: el subsistema vegetal, que se refiere fundamentalmente a la

productividad primaria; el subsistema herbívoro de cuyo funcionamiento son dependientes todos los niveles de consumidores en la red trófica, y el subsistema de descomposición en el que se considera el reciclaje de nutrimentos provenientes de cualquier subsistema (Begon *et al.* 1988; Swift *et al.* 1979).

La descomposición es el proceso mediante el cual la materia orgánica producida por los vegetales y animales se reincorpora al suelo, liberando nutrimentos disponibles al sistema para ser reciclados (Dowding 1976; Singh & Gupta 1977; Philipson 1981; Alvarez-Sánchez 1988). Este proceso empieza cuando las estructuras vegetales son expuestas al ataque de microorganismos y animales durante su desarrollo, madurez, senescencia y muerte (Jensen 1974). Se reconoce la participación en dicho proceso de factores físicos, químicos y biológicos, entre los cuales destacan la naturaleza de la comunidad desintegradora, la calidad del sustrato, el medio físico (la humedad, la precipitación, la temperatura) y químico (pH, salinidad, minerales) (Golley 1983).

La descomposición puede cuantificarse a partir de las tasas de desaparición del material vegetal caído, que se asume como la incorporación de éste a la materia orgánica presente en el suelo, y su disponibilidad en forma mineral para la absorción radical (Alvarez-Sánchez 1988).

La concentración de nutrimentos en los materiales vegetales es importante porque influye en su tasa de descomposición (Park 1976; Witkamp & Ausmus 1976). Se ha generalizado la composición química de la hojarasca en sustancias solubles en agua, sustancias solubles en alcohol, sustancias solubles en éter, hemicelulosas, celulosas, lignina y proteína cruda (Jensen 1974). Para ser degradada la celulosa requiere de bacterias celulíticas presentes en intestinos de algunos gusanos e insectos, aunque probablemente sean los hongos sus más importantes desintegradores (Jensen 1974). Por su parte, la lignina es degradada por bacterias ligninolíticas en laboratorio, aunque en condiciones naturales esta descomposición se ha encontrado exclusiva de hongos basidiomicetes (Jensen 1974; R. Valenzuela com. pers.).

1.2.2 Descomposición en los trópicos.

La producción primaria neta de las selvas tropicales en comparación a otros ecosistemas es muy alta, lo mismo que la biomasa en pie. Estas selvas son, en general, sistemas cerrados dentro de los cuales la mayor parte de los nutrimentos son reciclados a partir de la materia vegetal directamente, una vez depositadas en el suelo (Swift *et al.* 1979; Anderson & Swift 1983).

La descomposición es muy importante para el reciclamiento de nutrientes de las selvas tropicales, sobre todo si se considera que sólo del 5 al 10 % es metabolizado por los herbívoros aunque la fauna consume toda la hojarasca caída (Jensen 1974). La asimilación se limita la mayoría de las veces a carbohidratos de fácil descomposición (abundantes en los frutos) y a compuestos de nitrógeno solubles en el tejido de la hoja (Jensen 1974). Para recircular el resto de la biomasa es necesaria la intervención de los desintegradores (Jensen 1974).

En las selvas húmedas tropicales el ambiente no representa una limitante para la actividad de los microorganismos en el proceso de descomposición. En estos sitios dichos procesos son más rápidos e intensos en comparación con otros sistemas ecológicos, favorecidos por las condiciones constantes del ambiente (Jensen 1974; Johnson *et al.* 1975; Swift *et al.* 1979; Anderson & Swift 1983). Bajo tales condiciones ambientales, la resistencia de los frutos y las semillas a agentes degradadores y patógenos probablemente sean factores que tengan efectos importantes en la sobrevivencia de las semillas y el posterior reclutamiento de plántulas.

1.3 Dispersión, depredación y remoción de frutos y semillas.

La morfología del fruto es un indicador de la forma de dispersión de la semilla (Howe & Smallwood 1982). Sus características permiten definir el modo de dispersión de las especies que los producen; dichos mecanismos se

denominan **síndromes de dispersión**. Los frutos se pueden dispersar por medio de viento, agua, animales y mecánicamente por gravedad o por la explosión de frutos secos o carnosos dehiscentes (Howe & Smallwood 1982) (ver Apéndice 2).

La dispersión permite a las especies secundarias la colonización de sitios despejados. A las especies primarias les ayuda a evitar la competencia con su progenitor o con plántulas hermanas, así como reducir las probabilidades de extinción de las poblaciones por depredadores o catástrofes naturales, y aumentar la probabilidad de localización y colonización de sitios favorables (Begon *et al.* 1988).

La remoción consiste en el traslado de propágulos de un sitio a otro, el cual es realizado principalmente por vertebrados (Janzen 1982). Los animales diseminan a las semillas de modos distintos: se llevan los frutos y las semillas y los tiran por el camino, o los almacenan en madrigueras o escondites, o ingieren las semillas, comiéndose los frutos y luego las expulsan con las excretas sin hacerles daño (Smythe 1982).

Para hacer una evaluación del efecto de la depredación y remoción sobre la sobrevivencia de semillas y el posterior reclutamiento de plántulas, se debe, primeramente, considerar el patrón de dispersión de una especie vegetal tomando en cuenta el tamaño potencial de sus poblaciones, su producción de semillas, el traslado de las mismas desde otras plantas progenitoras a su vecindad y el banco potencial de semillas en el suelo (Córdova 1985). También se debe de tomar en cuenta las limitaciones del frugívoro para consumir o almacenar frutos, si éste está determinado por el tamaño del fruto, su abundancia, consistencia, composición y sabor, entre otros factores (Martínez 1988).

La división entre depredadores y dispersores de semillas es muy sutil, puesto que muchos vertebrados muestran ambas facetas (Janzen 1971; Martínez 1988). La eficiencia de los roedores como dispersores de una semilla o fruto, depende de la cantidad de semillas o frutos que hayan ingerido previamente (Smythe 1982; Dirzo & Domínguez 1986).

Existen dos tipos principales de depredación de semillas, la depredación predispersión y la depredación postdispersión (Dirzo & Domínguez 1986). La primera implica la toma de frutos y semillas directamente de la planta progenitora. La segunda ocurre cuando los animales se alimentan de los frutos y semillas viables debajo de los árboles progenitores o bien en los parches de frutos o semillas generados por los agentes dispersores.

Considerando los efectos que en resumen provocan la depredación predispersión y la depredación postdispersión sobre la densidad de semillas, las semillas que son depredadas presentan una densidad poblacional muy baja en relación a su densidad potencial; esto podría mantener las poblaciones reducidas y la gran diversidad de los ecosistemas tropicales (Janzen 1986). La depredación de frutos tiene efectos sobre el éxito reproductivo de los individuos, sobre los patrones de distribución espacial de las poblaciones, y sobre la diversidad de las comunidades (Janzen 1970; Schupp 1988).

1.4 Destino del tejido carpelar.

El depósito continuo de restos vegetales en el suelo juega un papel fundamental en los aspectos relacionados con el flujo de la materia a través de un ecosistema. Por un lado, este depósito es el resultado de la productividad primaria neta, proceso que se manifiesta como una continua renovación de tejidos y órganos vegetales, producidos y desechados por las plantas (Sánchez 1989). Este material representa una serie de recursos para desintegradores, detritívoros y consumidores que dependen de la abscisión de partes vegetales para sobrevivir e incrementar la productividad secundaria (Begon *et al.* 1988).

Por **destino** se entiende, todas las posibles vías de flujo de la biomasa y energía que forma parte de algún material biológico. Dicho material puede ser degradado y/o consumido parcial o totalmente, con lo que pasaría a formar parte de otro compartimento en el ecosistema. Por otro lado, en el caso particular de las semillas, parte de la biomasa que no es consumida o degradada

puede permanecer dentro del compartimento de productores primarios al ocurrir su germinación.

Ante ello pueden plantearse una serie de preguntas: ¿Cuál es el destino de la materia vegetal depositada en el suelo?, ¿es desintegrada, consumida o removida? y si es así, ¿qué organismos se encargan de realizar tales procesos? ¿qué cantidad de material es consumido por detritívoros y qué cantidad consumido por organismos herbívoros? La respuesta a cada una de estas cuestiones dependerá de la especie a la que pertenezca el material vegetal, así como otras variables como la parte de las plantas de la que se trate, el tamaño, la edad y la época en la que se produzca la caída del tejido (Jensen 1974; Smythe 1982).

Particularmente, el destino de la biomasa de los frutos está relacionado directamente con la dispersión o protección de la semilla (van der Pijl 1972; Lodh & Pantastico 1979; Bawa & Webb 1984; McDonell *et al.* 1984). Considerando al fruto como un órgano vegetal que va a asegurar la dispersión y/o sobrevivencia, debe poseer las características para conducir a las semillas, o al menos una proporción suficiente de ellas (que permita la sobrevivencia de la especie) a un lugar con características óptimas para su germinación y su posterior desarrollo.

Los frutos representan un sustrato rico en carbohidratos, ácidos orgánicos y lípidos utilizados por bacterias y hongos durante el proceso de descomposición (Janzen 1977). En general son estructuras altamente susceptibles a la invasión de desintegradores y podrían representar, dentro de la selva, el sustrato vegetal de más rápida descomposición en comparación con hojas, ramas e incluso flores (Alvarez-Sánchez 1988).

Se puede asumir que cierto porcentaje de frutos es removido por algún frugívoro, pero ¿qué porcentaje del material restante se descompone totalmente *in situ*? Cuando el fruto es removido ¿no ha perdido por descomposición parte de su peso? ¿La depositación de frutos en el suelo de la selva podría aportar nutrimentos en el flujo de nutrimentos de forma significativa? Este trabajo

pretende ser el principio de la búsqueda de las respuestas a dichas cuestiones.

En general los frutos y su material seminal son bastante asimilables (o utilizables), en comparación con cualquier otro tejido vegetal, para miembros de la comunidad animal (Janzen 1977; Jeffrey 1987). Esto implica que probablemente la mayor parte del material carpelar producido por algunas especies sea utilizado por consumidores primarios, en vez de miembros de la comunidad desintegradora (Jensen 1974; Janzen 1977; Begon *et al.* 1988).

Por otro lado, otra de las conductas muy marcadas entre los frugívoros es precisamente su capacidad almacenadora de frutos. Ello debe tener una relación con la disponibilidad de los mismos, con su consumo posterior, con su descomposición y mineralización fuera del sitio parental, así como con la dispersión de las semillas (Morton 1982).

1.5 Objetivos.

Se evaluará el proceso de descomposición de frutos en la selva húmeda tropical con base en dos objetivos:

- Determinar la velocidad de descomposición de frutos de especies arbóreas de la selva húmeda tropical.
- Describir el destino del material biológico de los frutos en el suelo de la selva húmeda tropical.

1.6 Antecedentes.

En la selva de Los Tuxtlas, se han realizado trabajos que se refieren a la periodicidad de la caída de hojarasca, con el objetivo de estimar la productividad primaria neta (Alvarez-Sánchez 1991; Alvarez-Sánchez & Guevara 1985; Sánchez 1989). Para complementar las observaciones de productividad, y conocer la dinámica del flujo de nutrientes en la selva

húmeda tropical, se ha realizado una evaluación de la descomposición de material orgánico de origen primario.

Alvarez-Sánchez (1988) Alvarez-Sánchez y Becerra (en preparación) midieron la desintegración *in situ* de hojas de varias especies arbóreas, mientras que González-Iturbe y Alvarez-Sánchez (en preparación) evaluaron el flujo de nutrimentos a través del análisis de hojarasca de ocho especies de la selva de los Tuxtlas. En este estudio, se explicaron las diferencias significativas en la tasas de descomposición con base en las características de las hojas de especies arbóreas de la selva de los Tuxtlas (Alvarez-Sánchez 1988; González-Iturbe 1988). Por otro lado Muñoz (1992) estudio aspectos relacionados con la caída y descomposición de ramas, detectando en ambos aspectos una influencia estacional significativa. También Muñoz (1992) al comparar entre las tasa de desaparición de ramas, encontró que éstas estaban fuertemente influenciadas por la calidad del material.

El estudio de los frutos caídos se ha abordado desde la perspectiva de su remoción, como una fuente de consumo para los organismos frugívoros y un modo de dispersión para las semillas (Coates-Estrada & Estrada 1986; Dirzo & Domínguez 1986; Janzen 1970; Martínez 1988). Sin embargo no se ha enfatizado la importancia ecológica de la descomposición de éstas estructuras vegetales. Asimismo son pocos los estudios realizados acerca de la descomposición de frutos. Ezcurra & Becerra (1987), realizaron observaciones en laboratorio sobre la descomposición de frutos de *Prunus serotina*, aplastados con el fin de evitar la germinación de las semillas, procedentes de un bosque mesófilo tamaulipeco. En dicho ensayo se consideró la existencia de dos sustratos de distinta naturaleza y composición que forman parte del fruto: uno recalcitrante (la semilla) y otro lábil (el pericarpo), lo cual dió como resultado una tasa de descomposición donde se conjugaron las naturalezas químicas de ambos sustratos.

II. AREA DE ESTUDIO.

2.1 Localización.

El presente trabajo se realizó en la estación de Biología Tropical Los Tuxtles del Instituto de Biología de la U.N.A.M. Esta se localiza al sureste del Estado de Veracruz cerca del litoral del Golfo de México entre los $18^{\circ}34'$ y $18^{\circ}36'$ N, y los $95^{\circ}04'$ y $95^{\circ}09'$ W (Figura 1). Existe una altitud variable entre los 150 y 530 m. (Lot-Helgueras 1976). La extensión de la estación es de 700 ha en las faldas del volcán San Martín, dentro de la región montañosa conocida como Los Tuxtles.

2.2 Geología.

El Macizo de San Andrés está considerado como un alto estructural de diorita, con extrusiones andesíticas y basálticas más recientes, cubiertas casi totalmente por depósitos piroclásticos y derrames de lavas, de los cuales emergen esporádicamente sedimentos marinos del Terciario (Ríos-Macbeth 1952 en Ibarra 1985). Una característica particular de esta región es la presencia de arcillas, areniscas y tobáceas, así como otras rocas sedimentarias como calizas que datan del Oligoceno (Flores 1971).

El estado morfológico de conservación de las estructuras volcánicas indica tres períodos de actividades volcánicas que datan del Oligoceno, Plio-pleistoceno y un período más reciente no establecido (Ríos-Macbeth 1952 en García 1988).

El vulcanismo ha generado un terreno topográficamente heterogéneo integrado por cerros, lomas y lagos; un ejemplo son los flujos de lava del Plio-pleistoceno que dieron origen al Lago de Catemaco (Pérez 1984 en García 1988).

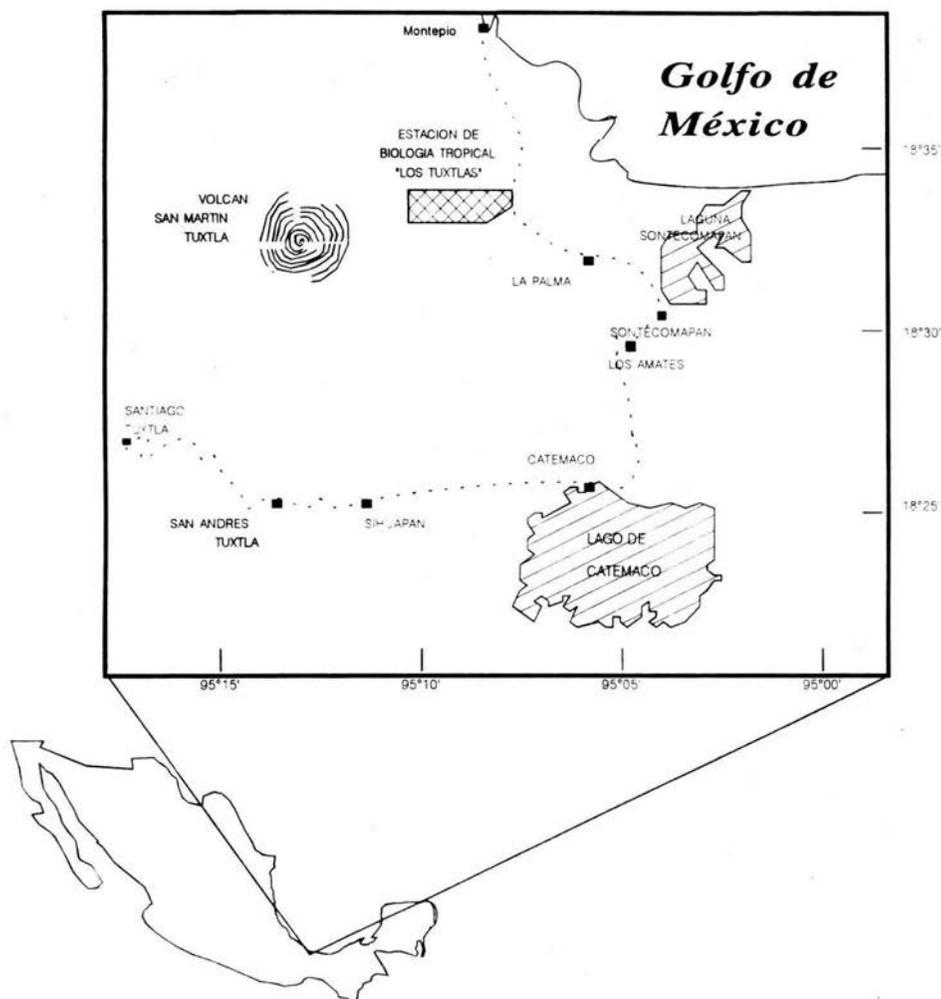


Figura 1. Localización de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, y sus vías de acceso (tomado de Lot-Helgueras 1976).

2.3 Suelos.

En la estación se presentan suelos jóvenes, poco desarrollados por los efectos de la erosión intensa producida fundamentalmente por la lluvia, que aumenta la lixiviación, el acarreo y la depositación de los materiales (S.E. Chizón en Ibarra 1985). Puede concluirse que es un suelo laterítico de textura de migajón-arcillosa, de color moreno rojizo y con un pH ligeramente ácido (Sousa 1968 & Rico 1972 en Estrada *et al.* 1985). El tipo de suelo más frecuente es el regosol eútrico el cual tiene en términos generales un horizonte orgánico mayor a 5 cm debido al continuo aporte de la vegetación, además de la influencia de diversos factores climáticos. Debido a que el material parental es geológicamente joven, no se han desarrollado todos los horizontes, el horizonte A está bien definido, mientras que el horizonte B solo en ciertos sitios (S.E. Chizón en Ibarra 1985).

2.4 Clima.

El tipo de clima es el *Af(m)w''(i')g* (caliente y húmedo) de acuerdo a la clasificación de Köppen modificado por García (1964), que se caracteriza por poseer una precipitación mensual mayor a los 100 mm, siendo los meses más secos marzo y mayo. La estación de lluvias comprende de junio a febrero con un promedio de precipitación mensual de 486 mm (Estrada *et al.* 1985). La mayor precipitación ocurre en verano, pero puede extenderse hasta septiembre dada la influencia de los vientos alisios que arrastran una gran cantidad de agua cuando pasan a través del Golfo de México y la liberan sobre el continente (Soto 1976). La temperatura media anual varía de 24 a 27°C (Soto 1976; Estrada *et al.* 1985). La temperatura máxima se presenta en el mes de mayo (varía de 35.3 a 42.4°C); y la mínima en diciembre (16.6°C) (Figura 2).

El área estudiada esta expuesta a vientos alisios del norte (García 1988),

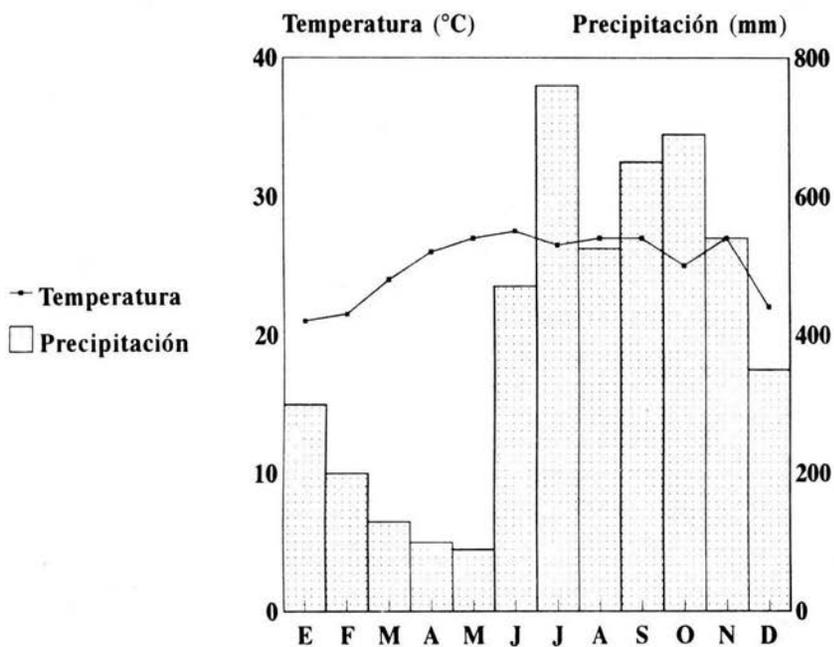


Figura 2. Climograma de la región de Los Tuxtlas. Promedios mensuales de 18 años en Coyame, Veracruz (tomado de Alvarez-Sánchez 1984).

aunque es frecuente también la presencia de vientos que vienen desde el sur o el sureste desde finales de invierno hasta principios del verano (época seca) (Andrle 1964 en García 1988). Desde septiembre hasta febrero el área es afectada por los llamados *nortes* que son vientos polares que vienen desde los Estados Unidos y Canadá. Los nortes varían en intensidad y duración, ya que por lo regular duran de 1 a 5 días y tienen una velocidad de 80 km hr⁻¹ (García 1988). Estos vientos tienen fuertes efectos sobre la precipitación, ya que aportan el 15 % de la precipitación total anual, modificando la temperatura, que puede decrecer hasta 10°C menos (García 1988).

2.5 Vegetación.

La vegetación dominante dentro de la Estación es una selva alta perennifolia (Ibarra 1985). Descripciones de estos tipos de vegetación se encuentran en Miranda (1952), Miranda & Hernández, (1963), Pennington & Sarukhán (1968), Gómez-Pompa (1977) y Rzedowski (1978). El arreglo estructural de los elementos vegetales de la estación se encuentra descrito en Flores (1971), Carabias (1979), Martínez-Ramos (1980) y Bongers *et al.* (1988).

Se reportaron, para una hectárea estudiada dentro de la selva de Los Tuxtlas 234 especies (11208 individuos) de los cuales 55.1% fueron árboles, 9.4% arbustos, 3.4% palmas, 20.1% enredaderas, 6.8% hierbas y 5.1% formas de vida no identificadas; además existen 58 especies de epífitas y hemiepífitas (Bongers *et al.* 1988).

La comunidad está caracterizada por tres estratos (Flores 1971; Piñero *et al.* 1977, Carabias 1979, Bongers *et al.* 1988):

a) El inferior de 0 a 10 m de altura, dominado principalmente por *Astrocaryum mexicanum*, *Faramea occidentalis*, *Trophis racemosa*, *T. mexicana* y *Guarea bijuga*.

b) El medio de 10 a 20 m de altura donde se encuentran *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonii*, *Dendropanax arboreus* y *Stemmadenia donnell-smithii*.

c) El superior de 20 a 35 m de altura caracterizado por *Nectandra ambigens*, *Poulsenia armata*, *Dussia mexicana* y *Brosimum alicastrum*.

En las comunidades secundarias es frecuente encontrar a *Cecropia obtusifolia*, *Trema micrantha*, *Heliocarpus appendiculatus*, *H. donnell-smithii*, *Ochroma lagopus*, *Myriocarpa longipes*, *Urera caracasana*, *Piper amalago*, *P. hispidum*, *P. auritum* y *Acalypha* sp. (Flores 1971; Rico & Gómez-Pompa 1976; Carabias 1979; Martínez-Ramos 1980).

2.6 Sitios de montaje de los ensayos.

Los sitios donde se realizó el presente trabajo se encuentran situados en el área de la Estación de Biología, ocupando en particular las siguientes zonas:

a). El sitio denominado la *Hectárea*, se encuentra en una zona de selva con dosel cerrado con una topografía regular, con pendientes poco pronunciadas incrementadas por las cuencas de arroyos que surcan la zona (Alvarez-Sánchez 1984).

b). El cerro del *Vigía* es una zona de selva con dosel cerrado con pendientes variables y generalmente muy pronunciadas, caracterizado por la dominancia local de especies. Un gradiente altitudinal le proporciona características fisonómicas de una zona de transición vegetal entre una selva alta y una baja (Ibarra 1985).

c). El *Jardín Botánico* de la estación se encuentra en una zona de acahual, está caracterizado por la presencia de especies pioneras de selva; se trata de un terreno de cultivo abandonado hace 30 o 40 años (Purata 1986).

III. METODOLOGIA.

3.1 Selección de especies.

El trabajo se dividió en tres etapas:

- i) Distribución de los frutos bajo la copa de los árboles.
- ii) Velocidad de descomposición de frutos.
- iii) Destino de los frutos.

Con el fin de realizar el presente estudio, las especies de plantas arbóreas seleccionadas son importantes en la estructura de la comunidad en cada sitio seleccionado, especies con frutos carnosos que tuvieran las semillas en el momento de la abscisión, con un alto número de frutos de reciente abscisión (hasta 400 frutos) con textura firme, sin evidencia visual de haber sido maltratados, mordidos, parasitados o estar en estado de putrefacción (evidencia de hifas fúngicas, color u olor).

Las especies trabajadas así como las características morfológicas de los frutos de cada una, se presentan en el Apéndice 3. Se puede observar la inclusión dos especies de palmas (*Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans*) las cuales se consideraron por poseer una alta densidad poblacional. Además, *A. mexicanum* representó una opción interesante, porque, aunque posee un exocarpo espinoso leñoso, tiene un endocarpo carnoso que es ampliamente consumido (Martínez 1988; Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1991). Por otro lado, el estudio de la descomposición de frutos de *Sapindus saponaria* se realizó en consideración de su alto contenido de saponinas (G. Ibarra com. pers.) aunque fuera una especie no reportada como estructuralmente importante.

3.2 Distribución de los frutos bajo la copa de los árboles.

Previos a el momento del inicio de los ensayos de descomposición y destino, se realizaron conteos para medir la densidad de frutos bajo árboles que presentaban abscisión de dichas estructuras en estado maduro.

Se colocaron cuatro líneas que abarcaran toda la cobertura del árbol pasando por el fuste o tronco del árbol. La primera línea se orientó en el sentido de la mayor cobertura del árbol, enseguida se trazó otra línea perpendicular a la primera y otras dos se ubicaron diagonales a las dos primeras. Sobre cada una de estas líneas se localizaron de dos a cinco puntos al azar en los cuales se midió la densidad con la ayuda de un cuadro de aluminio de 0.25 m^2 . En total se obtuvieron de 10 a 20 conteos para un sólo árbol, pudiendose realizar conteos en dos o más árboles por especie dependiendo de los individuos que se localizaron fructificando.

Con el fin de trabajar con densidades de frutos bajo la copa del árbol que los produce, semejantes a las presentes en el campo, de los frutos muestreados se obtuvieron la moda, la media, la mediana y la densidad más alta, datos que se obtuvieron a 0.25 m^2 y se interpolaron a 0.04 m^2 . El número de frutos por especie, debió proporcionar una cantidad de frutos con biomasa suficiente para medir su desaparición, además de permitir un mapeo de cada fruto como una entidad diferente, por lo cual se tomó en consideración el tamaño y el peso del fruto.

Para determinar si las unidades de muestreo de los ensayos de descomposición y destino debías poseer una distribución particular bajo la copa de un árbol en fructificación, se calculó la relación entre abundancia de frutos y la distancia al fuste mediante una regresión.

De los árboles que se encontraron fructificando se colectaron frutos de reciente abscisión.

La Tabla I resume el número de árboles utilizados en el conteo y las colectas de frutos para cada especie.

TABLA I. Especies utilizadas durante el presente estudio. Número de árboles involucrados en los conteos y las colectas de frutos para cada especie. Localización de los individuos utilizados en los montajes de los ensayos de *descomposición* y *destino*. Periodos de montaje.

| ESPECIES | # Ind. conteo | # Ind. colecta | Montajes | Localización de árboles | Periodos de montaje |
|------------------------------|---------------|----------------|----------|----------------------------|-----------------------|
| <i>Turpinia occidentalis</i> | 4 | 6 | 2 | Cerro del Vigía | 15-JUN-90 a 10-AGO-90 |
| <i>Licaria velutina</i> | 5 | 8 | 3 | Cerro del Vigía | 13-AGO-90 a 28-SEP-90 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 4 | 4 | 2 | Hectárea y cerro del Vigía | 24-SEP-90 a 10-FEB-90 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 4 | 4 | 2 | Hectárea y cerro del Vigía | 24-SEP-90 a 11-DIC-90 |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> | 9 | 12 | 2 | Cerro del Vigía | 24-SEP-90 a 29-ENE-91 |
| <i>Chamaedorea alternans</i> | 10 | 20 | 2 | Cerro del Vigía | 15-DIC-90 a 26-ENE-91 |
| <i>Ficus yoponensis</i> | 1 | 1 | 2 | Jardín Botánico y Hectárea | 18-OCT-90 a 25-NOV-90 |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | 4 | 4 | 2 | Cerro del Vigía | 16-MAY-91 a 29-AGO-91 |
| <i>Sapindis saponaria</i> | 1 | 1 | 1 | Hecárea | 16-MAY-91 a 3-SEP-91 |

3.3 Velocidad de descomposición de los frutos.

Se elaboraron muestras con un número previamente determinado de frutos de reciente abscisión que varió según la especie (ver Tabla II). Dichas muestras fueron pesadas y colocadas por separado en bolsas de malla de plástico de 20 X 20 cm con una abertura de 0.5 mm.

Para la realización del ensayo, se seleccionaron dos árboles en fructificación para cada especie, que estuvieran en sitios con la pendiente menos inclinada posible (el número de montajes realizados para cada especie y su localización, así como la fecha de los montajes esta señalado en la Tabla I). En el caso de *Licaria velutina*, hubo frutos suficientes para hacer tres montajes. Para *Ficus yoponensis* el individuo del Jardín fue el único localizado en fructificación para esta especie: este aportó los frutos para implementar el ensayo bajo las copas de dos árboles. En *Sapindus saponaria* fue localizado un solo individuo con frutos suficientes solo para el montaje de un sitio. Bajo la copa de cada uno de dichos árboles se distribuyeron al menos 20 bolsas de malla en cuatro radios, a partir del fuste del árbol y hasta donde abarcaba la cobertura del mismo, obteniendo cuatro líneas de cinco bolsas cada una. Se consideró que a lo largo de cada línea hubiera aproximadamente la misma distancia entre bolsa y bolsa.

Durante un mes, se colectó semanalmente en cada árbol, una línea de cinco bolsas, por lo cual se obtuvieron al menos cinco tiempos de muestreo, uno para cada semana (t_0 , t_1 , t_2 , t_3 y t_4). Sin embargo, con el fin de obtener resultados más fidedignos, al observar los resultados de las primeras especies y analizar las características morfológicas de los frutos (Apéndice 3), se incrementó el número de colectas y/o los periodos entre ellas. Tal fue el caso de *Astrocaryum mexicanum* (8 colectas en 120 días), *Chamaedorea alternans* (6 colectas en 35 días), *Brosimum alicastrum* (7 colectas en 52 días) y *Sapindus saponaria* (5 colectas en 56 días). De cada tiempo se obtuvo el

TABLA II. Densidad de frutos bajo la copa para las especies utilizadas en este estudio. Número de frutos utilizados en cada muestra en los ensayos de descomposición (bolsas de malla) y destino (cajas de exclusión).

| ESPECIES | Parámetro (0.25 m) | | Descomposición (0.4 m) | Destino (0.4 m) |
|------------------------------|------------------------|------|----------------------------|---------------------|
| <i>Turpinia occidentalis</i> | > Densidad | 16 | 3 | 3 |
| <i>Licaria velutina</i> | Moda | 3 | 3 | 3 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | Moda | 5 | 5 | 5 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | Promedio | 6.6 | | 7 |
| | Mayor densidad | 17 | 17 | |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> | Promedio | 2.39 | 2 | |
| | Mayor densidad | 19 | | 3 |
| <i>Chamaedorea alternans</i> | Mayor densidad | 36 | 6 | 6 |
| <i>Ficus yoponensis</i> | Moda | 4 | 4 | 4 |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | Mayor densidad | 29 | 5 | 5 |
| <i>Sapindus saponaria</i> | Mayor densidad | 28 | 4 | 4 |

peso seco del material después de someterlo 5 días a 60°C; a partir de estos datos se obtuvo la proporción de peso seco remanente en las bolsas.

Para cada especie se analizó el efecto del sitio sobre el peso remanente mediante un análisis de varianza de una vía (Sokal & Rohlf 1969) comparando el porcentaje de peso remanente entre los dos árboles (sitios). Para el caso de *Sapindus saponaria* no se realizó dicho análisis debido a que solo se ensayó un sólo sitio.

Con el fin de predecir el proceso de descomposición en función del tiempo, se ajustaron tres modelos matemáticos (Gutiérrez 1984): el modelo lineal $y = a + bx$, el modelo potencial $y = ax^b$, y el modelo exponencial $y = e^{(a+bx)}$, donde y es el porcentaje de peso seco remanente, y x el día para el cual se realiza dicha predicción, a representa la ordenada al origen y b la pendiente.

3.4 Destino de los frutos.

Bajo las copas de los mismos árboles donde se realizó el estudio de descomposición, se colocaron frutos en trampas de exclusión, las cuales permitieron la entrada y salida de mamíferos pequeños y otros consumidores, pero que impedían la caída de más frutos al suelo en una área de 20 por 20 cm (0.04 m²). Se usaron redes en la base de las varillas de aluminio que sostenían las trampas de exclusión con el fin de impedir la salida de frutos por arrastre del agua o por gravedad. Esto permitió rastrear los frutos y suponer su posible destino.

Se colocaron 10 cajas de exclusión (Figura 3) en cada uno de los árboles utilizados. Semanalmente se registró el estado de los frutos, registrando remoción, mordiscos, descomposición o germinación de sus semillas. Con esto se pretendió estimar qué proporción de los frutos que caen se descompone parcial o totalmente *in situ*.

Como se trabajó en dos sitios para cada especie, se realizaron pruebas de

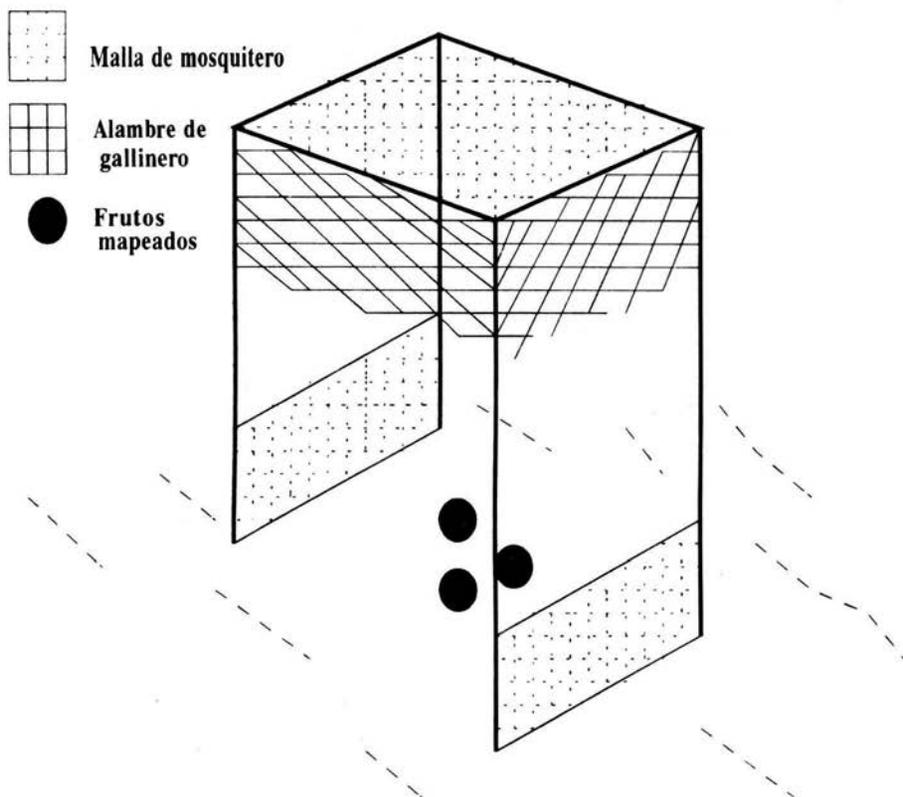


Figura 3. Trampa de exclusión donde se realizaron las observaciones del destino de los frutos de las especies estudiadas.

homogeneidad, comparando el número y el estado de los frutos, entre estos sitios. La prueba que se utilizó fue una χ^2 para clasificaciones dobles (Parker 1976), donde cada combinación *estado de los frutos/número/tiempo* representó una frecuencia de clasificación para comparar entre sitios.

IV. RESULTADOS.

4.1 Medición de la distribución de los frutos bajo la copa de los árboles.

En siete de las especies analizadas no se encontró relación entre la densidad de frutos y la distancia del fuste (Tabla III). Sólo en *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans* se observó una mayor cantidad de frutos mientras menor era la distancia al fuste; probablemente porque en estas especies de palmas, la infrutescencia sale del eje principal del individuo. Para ambas especies en los histogramas de frecuencia se encuentra una gran cantidad de valores iguales a cero para estas dos especies (Figura 4), lo cual sugiere (Ludwig & Reynolds 1992) una alta agregación de los frutos, en este caso, alrededor del tronco de estas especies.

Los parámetros estadísticos que se utilizaron para considerar el número de frutos para manejar en los ensayos de descomposición y destino están resumidos en la Tabla II. En *Dendropanax arboreus* se decidió trabajar directamente con la densidad más alta (17 frutos) debido al poco peso de los mismos en el ensayo de descomposición, sin embargo, para un control más apropiado en el mapeo, para destino se consideró el promedio directamente (7 frutos) (Tabla II). En *Astrocaryum mexicanum* para el ensayo de destino se trabajó con la densidad más alta interpolada a 0.04 m^2 (3 frutos) con el fin de contar con suficientes entidades para el mapeo; pero, para el ensayo de descomposición, se decidió trabajar con el promedio directo (2 frutos) para evitar apelmazamiento dentro de las bolsas (Tabla II).

TABLA III. Resultados de las regresiones obtenidas al comparar la variación de la abundancia de los frutos con respecto a la distancia al fuste. n.s.= no hay efecto significativo.

| ESPECIE | R^2 | F | P |
|------------------------------|--------|-------|---------|
| <i>Turpinia occidentalis</i> | 0.0075 | 1.39 | n.s. |
| <i>Licaria velutina</i> | 0.0075 | 0.36 | n.s. |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 0.0394 | 1.56 | n.s. |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 0.0030 | 0.12 | n.s. |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> | 0.2860 | 14.04 | < 0.001 |
| <i>Chamaedorea alternans</i> | 0.2130 | 10.29 | < 0.005 |
| <i>Ficus yoponensis</i> | 0.0025 | 0.96 | n.s. |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | 0.0236 | 0.92 | n.s. |
| <i>Sapindus saponaria</i> | 0.0007 | 0.025 | n.s. |

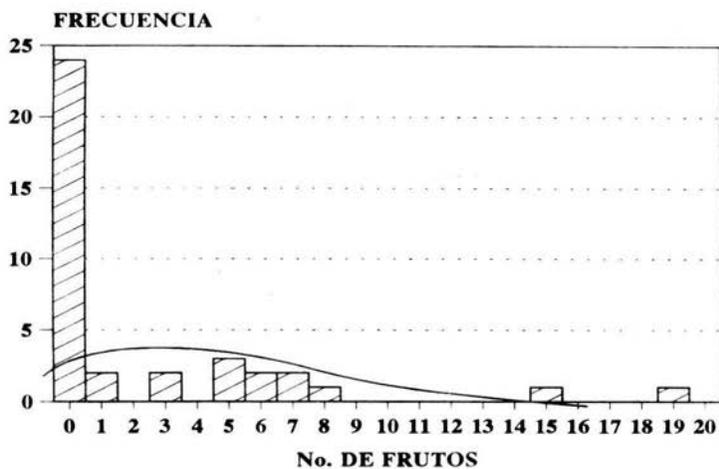
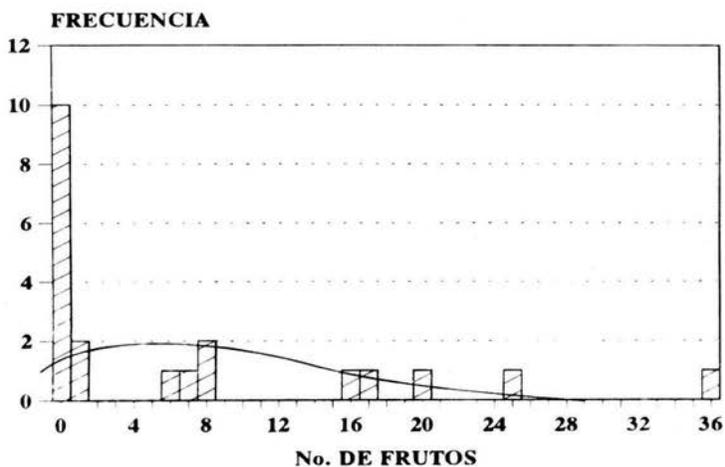
Astrocaryum mexicanum*Chamaedorea alternans*

Figura 4. Histograma de frecuencias para frutos de *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans*.

4.2 Velocidad de descomposición de los frutos.

Para la mayoría de las especies estudiadas no se encontraron diferencias significativas entre los sitios. Tal fue el caso de *Turpinia occidentalis* ($F_{1,49} = 1.161$; n.s.), *Licaria velutina* ($F_{2,74} = 2.106$; n.s.), *Faramea occidentalis* ($F_{1,49} = 0.824$; n.s.), *Dendropanax arboreus* ($F_{1,49} = 0.131$; n.s.) y *Brosimum alicastrum* ($F_{1,69} = 4.458$; n.s.), *Astrocaryum mexicanum* ($F_{1,67} = 1.740$; n.s.) y *Chamaedorea alternans* ($F_{2,53} = 2.923$; n.s.).

Por el contrario *Ficus yoponensis* ($F_{1,49} = 12.901$; $P < 0.001$) mostró diferencias significativas al comparar entre sitios. Al analizarse solo un sitio en *Sapindus saponaria* no se realizó la comparación.

Los modelos que se ajustan más se incluyen en las figuras de la 5 a la 13. En general, la pérdida de peso seco remanente se ajustó mucho más al modelo lineal en la mayor parte de las especies (Tabla IV). Para los frutos de *Astrocaryum mexicanum* el proceso de descomposición tuvo ajustes muy bajos; de los modelos el que más se ajustó fue el potencial. En *Chamaedorea alternans* el modelo que mostró un mayor ajuste a la pérdida de peso seco remanente fue el lineal, al igual que en *A. mexicanum* pocos datos se ajustaron a dicho modelo. Para *Ficus yoponensis* el modelo que más se ajustó fue el lineal (Tabla IV), con el cual se pudo predecir una desaparición total del sustrato aproximadamente a los 40 días de exposición. Al detectar diferencias significativas entre los sitios se procedió a hacer regresiones separadas de cada uno. Ambas se ajustan más al modelo lineal. Para el sitio 1 (árbol fructificando) ($R^2 = 73.56$ %; $F = 64.06$, y $P < 0.0001$) se obtuvo una predicción de desaparición total del sustrato para el día 28-29. Para el sitio 2 (árbol no fructificando) ($R^2 = 61.35$; $F = 36.50$, y $P < 0.0001$) se predice una desaparición total del sustrato a los 34-35 días.

Las regresiones muestran fuertes discrepancias en las pendientes. De acuerdo a las predicciones de las especies analizadas, la de más rápida descom-

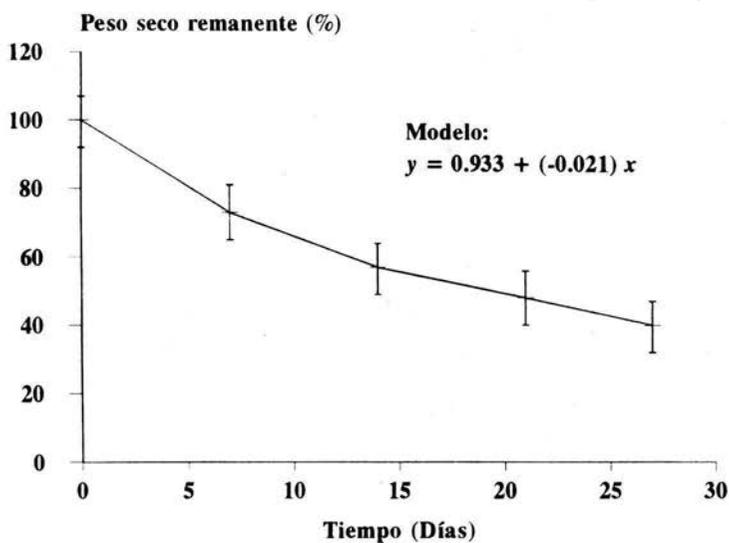


Figura 5. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con frutos de *Turpinia occidentalis*.

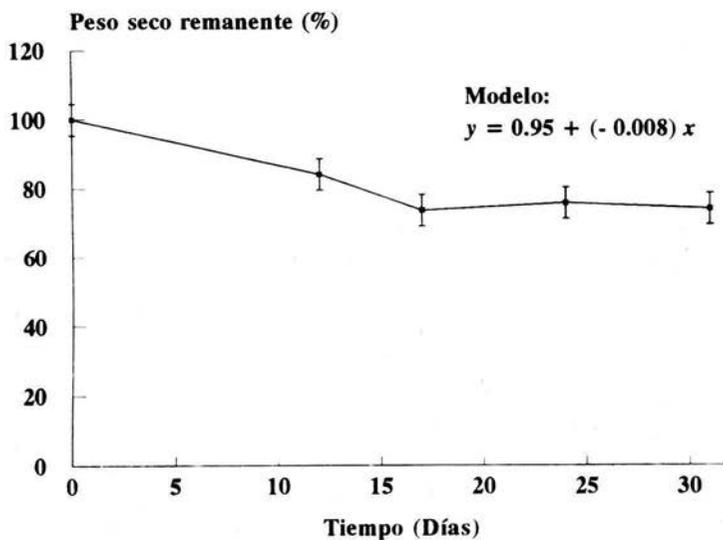


Figura 6. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado de los frutos de *Licaria velutina*.

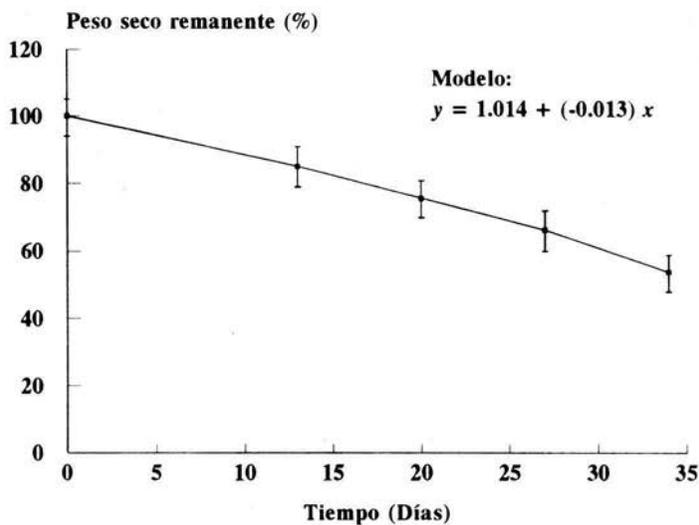


Figura 7. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con frutos de *Faramaea occidentalis*.

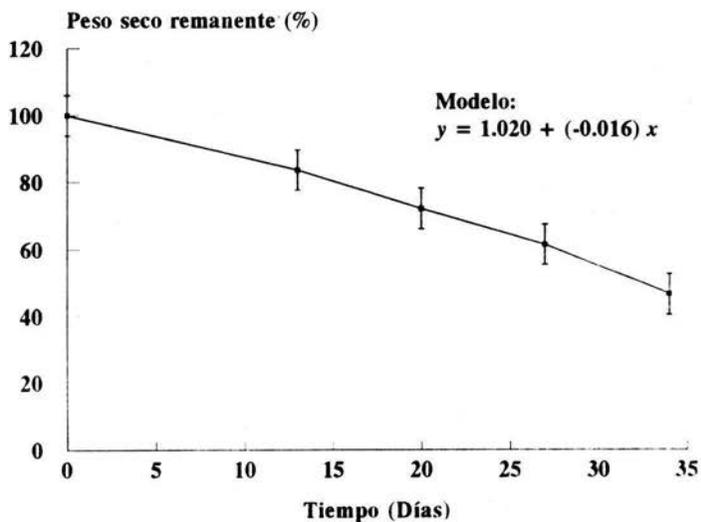


Figura 8. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con frutos de *Dendropanax arboreus*.

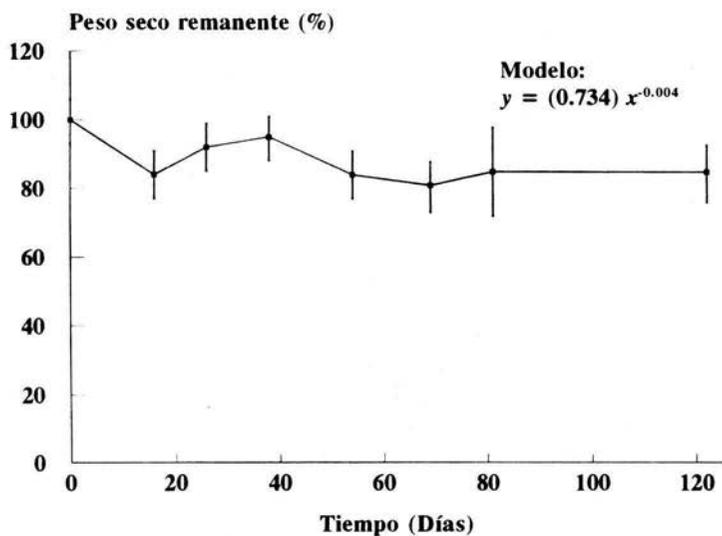


Figura 9. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con frutos de *Astrocarylum mexicanum*.

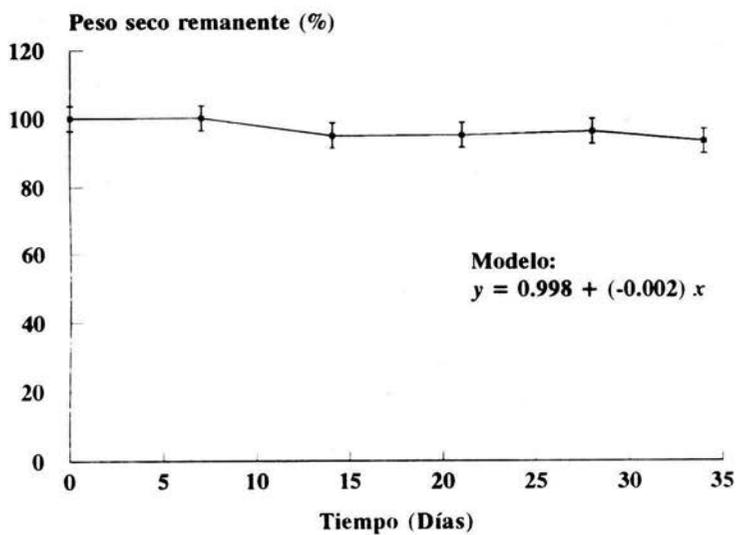


Figura 10. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con frutos de *Chamaedorea alternans*.

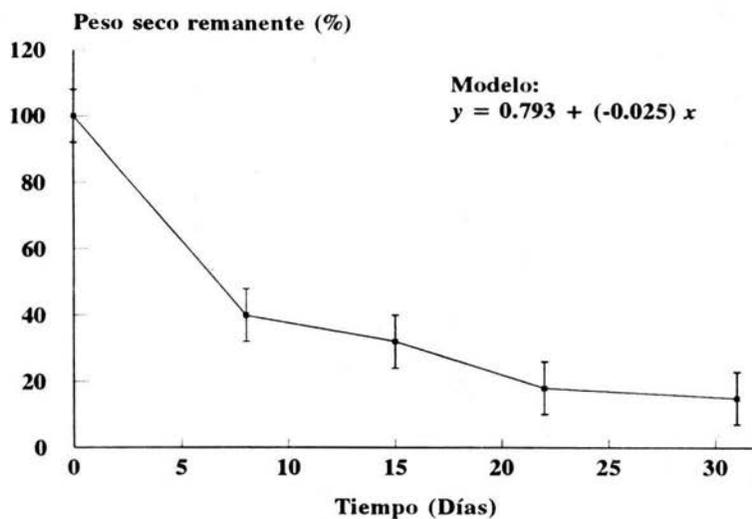


Figura 11. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el ensayo realizado con los frutos de *Ficus yoponensis*.

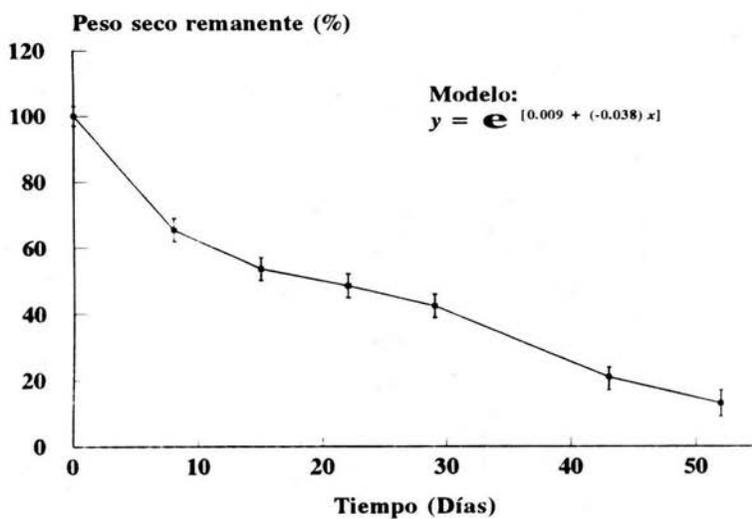


Figura 12. Peso seco remanente (\pm E.E.) a lo largo del ensayo con frutos de *Brosimum alicastrum*.



32

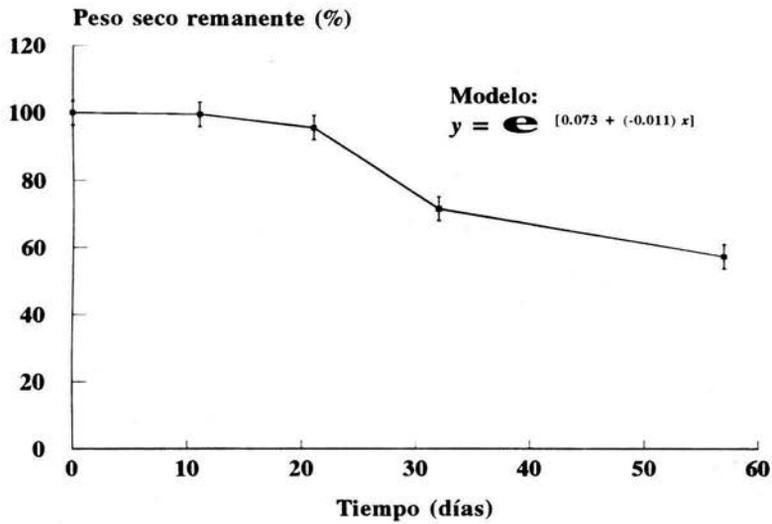
BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM

Figura 13. Peso seco remanente (\pm E.E.) en el transcurso del ensayo con frutos de *Sapindus saponaria*.

TABLA IV. Modelos matemáticos de mayor ajuste y grado de ajuste al proceso de desaparición de peso seco de los frutos. Se presenta la predicción más confiable del día de desaparición del total de la biomasa, a partir del tiempo cero de la exposición.

| ESPECIE | MEJOR AJUSTE | R^2 | F | P | Desaparición total (# de días) |
|------------------------------|--------------|-------|---------|---------|--------------------------------|
| <i>Turpinia occidentalis</i> | Lineal | 0.727 | 127.664 | < 0.001 | > 44 |
| <i>Licaria velutina</i> | Lineal | 0.455 | 61.069 | < 0.001 | > 120 |
| <i>Faramea occidentalis</i> | Lineal | 0.768 | 159.055 | < 0.001 | > 76 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | Lineal | 0.779 | 169.183 | < 0.001 | > 66 |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> | Potencial | 0.142 | 10.960 | < 0.05 | ∞ |
| <i>Chamaedorea alternans</i> | Lineal | 0.125 | 7.440 | < 0.01 | > 450 |
| <i>Ficus yoponensis</i> | Lineal | 0.648 | 15.860 | < 0.001 | > 35 |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | Exponencial | 0.878 | 491.744 | < 0.001 | > 90 |
| <i>Sapindus saponaria</i> | Exponencial | 0.866 | 149.674 | < 0.001 | > 280 |

posición es *Ficus yoponensis* cuya desaparición total se predice para el día 35, a una tasa poco mayor de 2.8 % del peso seco remanente día⁻¹ (Figura 11).

Por el otro lado se encuentran las especies que al parecer tienen una tasa de descomposición prácticamente nula, y que de acuerdo a las predicciones su permanencia en el suelo puede prolongarse por años. Se trata de *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans* (Figuras 10 y 11). Si se analizan puntualmente los datos se observa que aunque existen incrementos en el peso seco remanente en una fecha de colecta con respecto a una anterior, las pendientes que consideran la permanencia de peso seco remanente son negativas de cualquier forma en las regresiones realizadas.

4.3 Destino de los frutos.

La comparación realizada entre sitios a través de la prueba de χ^2 esta resumida en la Tabla V en la que se considera tanto el número de frutos presentes en una fecha determinada como su estado, según la combinación: estado/cantidad/tiempo. Debido a que las diferencias obtenidas presentan un patrón particular para cada especie, se consideró adecuado presentar el análisis de resultados por separado para cada especie.

4.3.1 *Turpinia occidentalis*.

En *Turpinia occidentalis* la χ^2 de comparación doble se realizó considerando 17 combinaciones (cantidad/estado/tiempo) para cada sitio. El desarrollo del mapeo de los frutos resultó ser homogéneo al comparar entre los dos sitios de montaje y los estados en los que se encontraban los frutos (Tabla V), lo cual permitió realizar el análisis de los dos sitios conjuntamente.

La mayor remoción se registró entre los días 14 y 21 (más del 50 %) en frutos que presentaron evidencia de acción de desintegradores (Figura 14). El

TABLA V. Efecto del sitio sobre el estado que guarda el fruto en los ensayos del destino. Valores de X^2 derivados de los análisis de clasificación doble para el mapeo de cada una de las especies. n.s. = no significativo

| ESPECIE | Grados de Libertad | X^2 | P |
|------------------------------|--------------------|--------|---------|
| <i>Turpinia occidentalis</i> | 17 | 8.603 | n.s. |
| <i>Licaria velutina</i> | 14 | 28.524 | n.s. |
| <i>Faramea occidentalis</i> | 23 | 68.126 | < 0.001 |
| <i>Dendropanax arboreus</i> | 9 | 74.941 | < 0.001 |
| <i>Astrocaryum mexicanum</i> | 21 | 91.907 | < 0.001 |
| <i>Chamaedorea alternans</i> | 7 | 12.514 | n.s. |
| <i>Ficus yoponensis</i> | 10 | 31.895 | < 0.001 |
| <i>Brosimum alicastrum</i> | 18 | 84.885 | < 0.001 |
| <i>Sapindus saponaria</i> | -- | -- | -- |

En este caso se tomo como fuente de variación la combinación: día de muestreo/número/estado de cada fruto por sitio (distinguiendo entre frutos completos, mordidos y edo. de descomposición).

día 49 todavía se observaron frutos que a simple vista no evidenciaban haber sufrido ningún tipo de deterioro. Para el día 56 ya no se registra evidencia de la presencia de los 60 frutos montados para observación. No se registró la germinación de ninguna semilla y sólo se observaron frutos mordidos los días 7 y 14.

4.3.2 *Licaria velutina*.

En esta especie los valores registrados por medio del análisis de x^2 , proporcionaron evidencias de que no existieron diferencias significativas al comparar el estado de los frutos de cada fecha entre los sitios (Tabla V).

En esta especie la mayor remoción se presentó durante los primeros 12 días (más del 50 %) (Figura 15). La primera germinación se registró antes del día 17. Al término de 39 días todas las semillas que aún no hubieron sido removidas, germinaron. No se observó la descomposición de ninguna de las semillas, pero sí de los frutos.

4.3.3 *Faramea occidentalis*.

Se trabajó bajo dos árboles en el caso de *Faramea occidentalis*, observándose diferencias significativas en los estados de los frutos entre los sitios (Tabla V).

De forma general, el día 27, la mayor parte de los frutos se encontró en estado de descomposición, mientras que para el día 132 se registraron los últimos frutos presentes en ambos sitios (Figura 16). Ningún fruto presentó huellas de haber sido mordido y las semillas nunca germinaron, ya que al parecer se descompusieron.

En el primer sitio la mayor pérdida de frutos por remoción se observó del día 20 al 27 (40 % aproximadamente). Ya para el día 27 se perdieron más de la mitad de los frutos colocados inicialmente (Figura 17). En el segundo sitio,

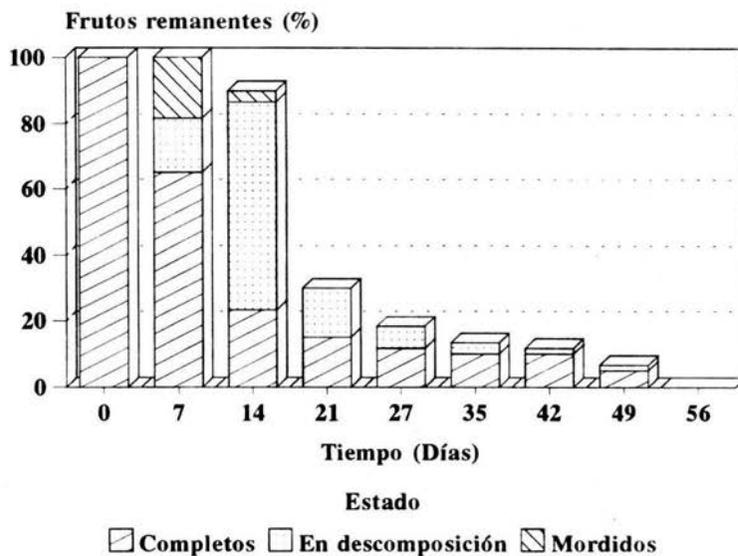


Figura 14. Destino de los frutos de *Turpinia occidentalis*. Porcentajes de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

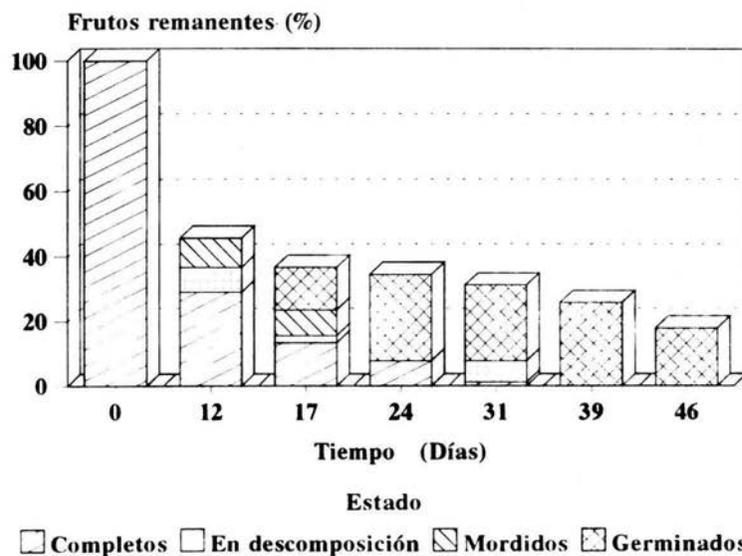


Figura 15. Destino de los frutos de *Licaria velutina*. Porcentajes de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

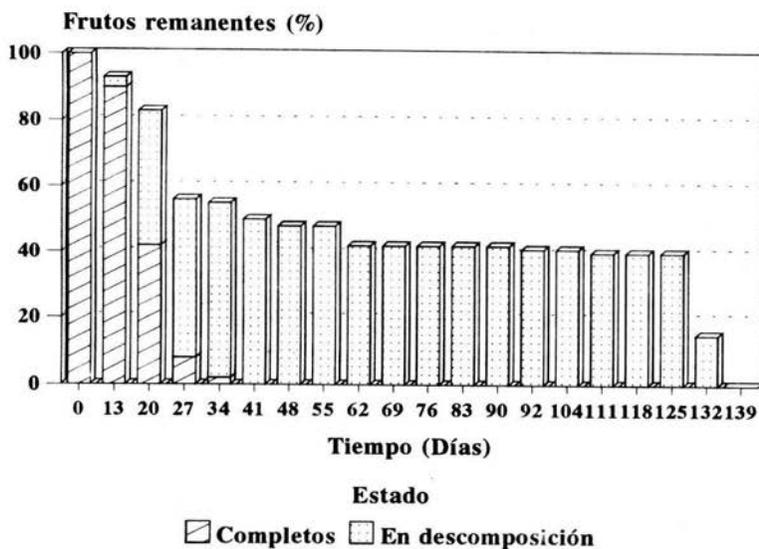


Figura 16. Destino de los frutos de *Faramaea occidentalis*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

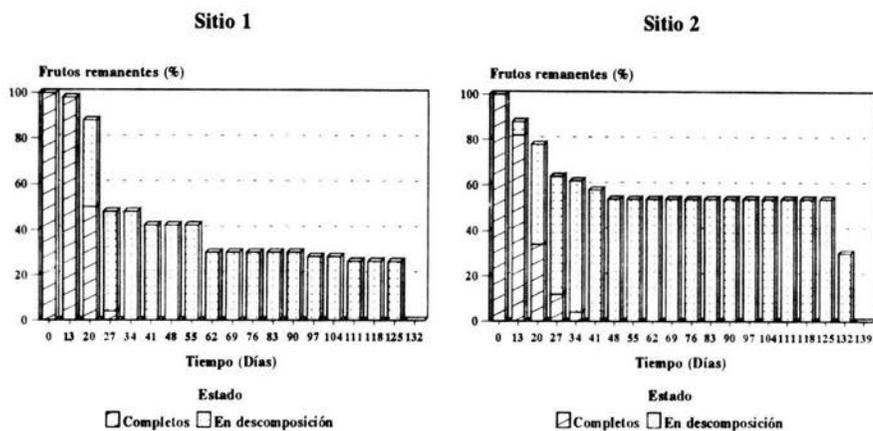


Figura 17. Frutos remanentes *in situ* y condiciones en las que se encontraron. Se muestra el caso de los sitios 1 y 2 para *Faramaea occidentalis*.

una gran remoción se efectuó paulatinamente durante los 27 primeros días (casi 40 %); en este mismo sitio la máxima desaparición (más del 50 % de los frutos) se presentó entre los 125 y los 139 días (Figura 17).

4.3.4 *Dendropanax arboreus*.

En este caso, la prueba de x^2 demostró que la evolución de las condiciones de los frutos entre los dos sitios resultaron significativamente diferentes (Tabla V).

No hubo evidencia de frutos mordidos y ninguna semilla de los frutos germinó, además de observarse descomposición de las mismas (Figura 18).

En el sitio 1 cerca del 60 % de los frutos fueron removidos durante la semana que va del día 13 al 20, para el día 34 no permaneció ningún fruto bajo las trampas (Figura 19). En el sitio 2 también durante la primera semana ocurrió la mayor remoción (más del 50%); para el día 27 sólo hubo frutos en estado de descomposición. El último registro de frutos presentes se observó el día 46 (Figura 19).

4.3.5 *Astrocaryum mexicanum*.

En este caso la prueba de x^2 demostró diferencias significativas de la evolución del estado de los frutos entre los sitios (Tabla V).

Por otra parte, sólo se mapearon frutos íntegros sin ningún tipo de deterioro (Figura 20). Sólo en el sitio 2 se observó hasta el día 97 frutos mordidos en una proporción muy baja en relación al número de frutos inicial (menos del 2%) (Figura 21).

En el sitio 1 cerca del 40 % de los frutos desapareció entre los días 13 y 21. El día 118 fue el último con registro de frutos presentes, mientras que en el sitio 2 la pérdida fue más lenta (Figura 21). Del día 49 al 90 no se registró ningún fruto desaparecido y el último registro realizado fue para el día

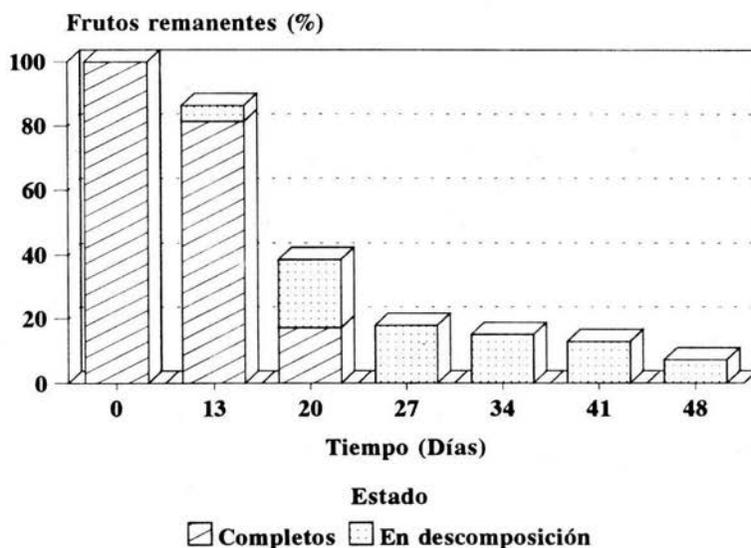


Figura 18. Destino de los frutos de *Dendropanax arboreus*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

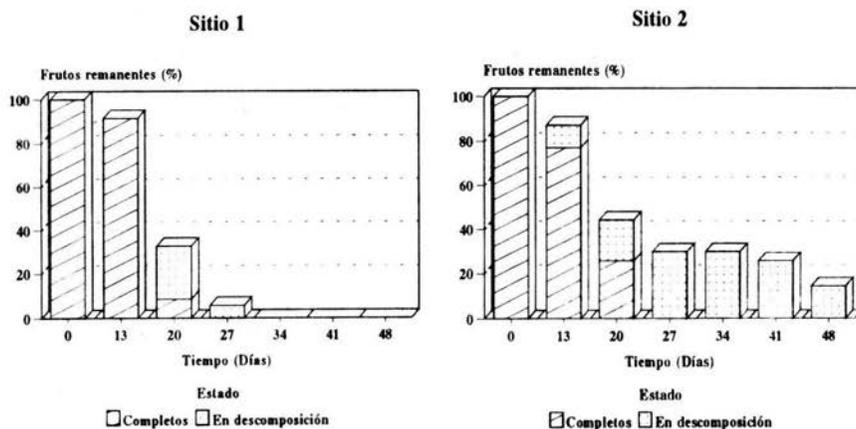


Figura 19. Frutos remanentes *in situ* y condiciones en las que se encontraron. Se muestra el caso de los sitios 1 y 2 para *Dendropanax arboreus*.

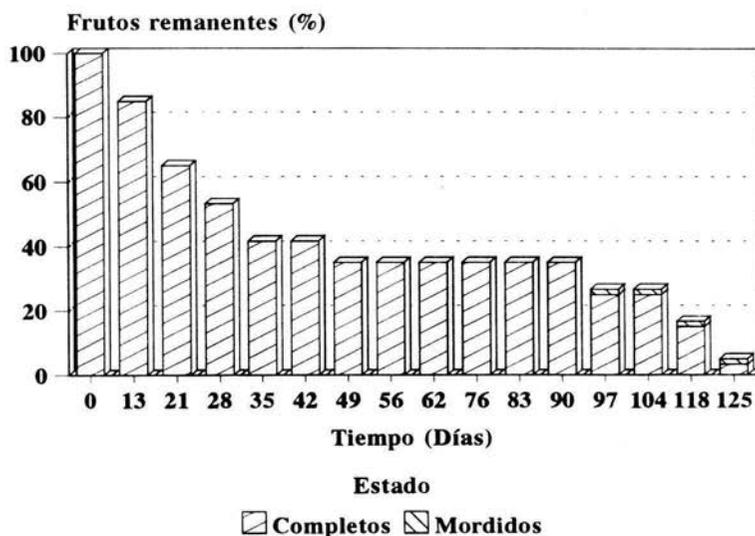


Figura 20. Destino de los frutos de *Astrocarylum mexicanum*. Porcentajes de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

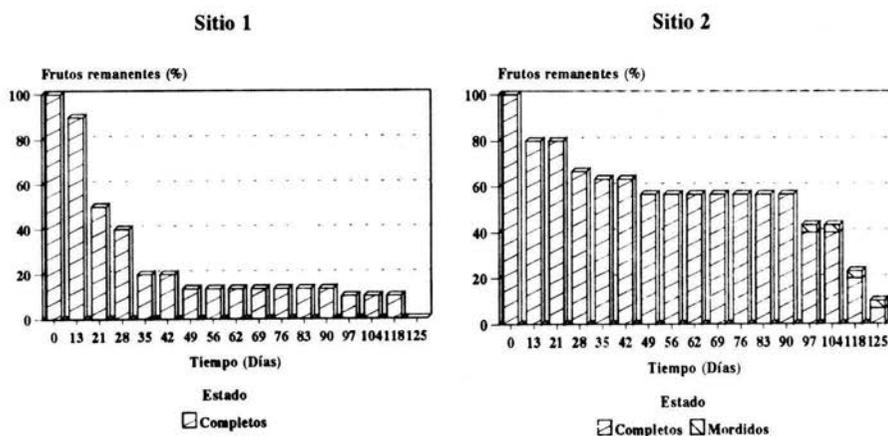


Figura 21. Frutos remanentes *in situ* y condiciones en las que se encontraron. Se muestra el caso de los sitios 1 y 2 para *Astrocarylum mexicanum*.

125 (Figura 20).

4.3.6 *Chamaedorea alternans*.

En esta especie la prueba de x^2 no mostró diferencias significativas en el desarrollo de las observaciones al comparar la evolución el estado de los frutos entre los sitios (Tabla V).

La desaparición fue paulatina, ya que sólo durante los primeros siete días se removieron poco más del 20 % de los frutos. El día 42 es cuando se pudo realizar el último mapeo y para ese entonces aún quedaba cerca del 60 % de los frutos (todos sin sufrir ningún daño aparente) (Figura 22).

Durante el mapeo siempre se observaron íntegros los frutos, no detectándose ninguna evidencia de deterioro por mordida o descomposición, así como tampoco ninguna semilla germinada.

4.3.7 *Ficus yoponensis*.

Al realizarse la prueba de x^2 para la remoción de frutos, se observaron diferencias significativas en la evolución del estado de los frutos entre los sitios (Tabla V).

En los dos sitios la mayor desaparición del fruto completo ocurrió durante la tercera semana (más del 60 %) (Figura 23). Para el día 22 en el sitio 1, los frutos presentes (menos del 20 %) se encontraron en estado de descomposición, mientras que para el sitio 2 la totalidad (más del 20%) no evidenció deterioro visual (Figura 24). Después del día 42 no hubo ya frutos que permanecieran dentro de las trampas (Figura 23). No se registró germinación de semillas.

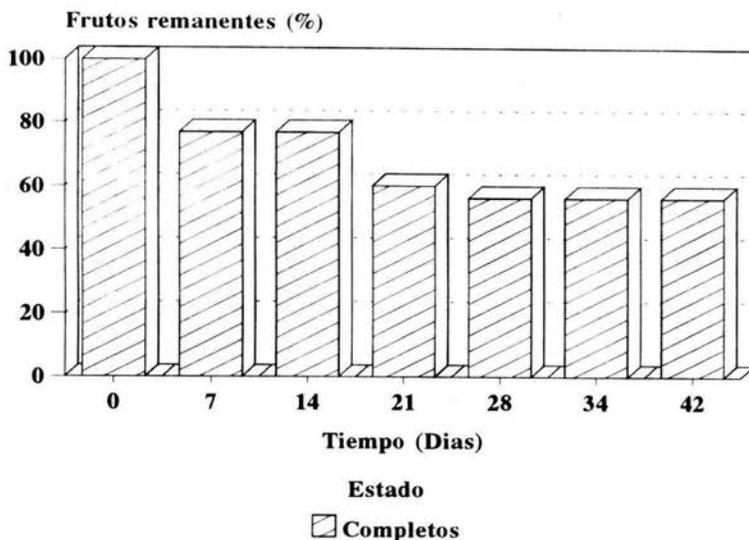


Figura 22. Destino de los frutos de *Chamaedorea alternans*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

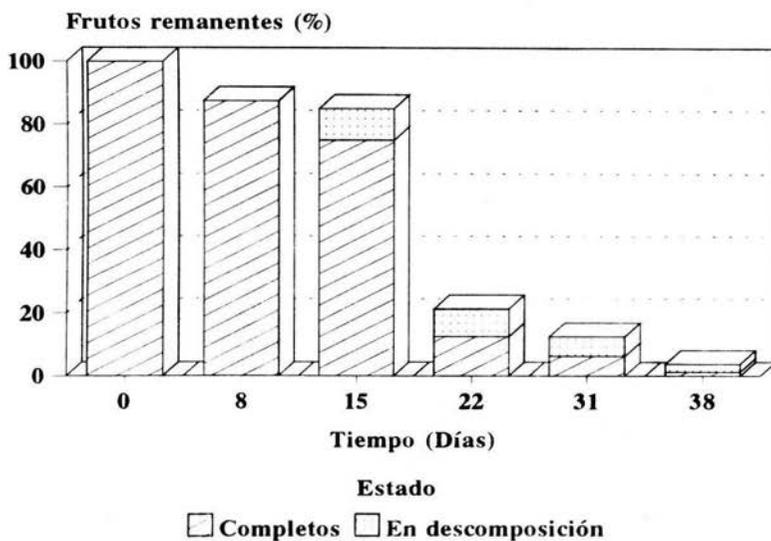


Figura 23. Destino de los frutos de *Ficus yoponensis*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

4.3.8 *Brosimum alicastrum*.

En este caso al realizarse la comparación de x^2 se encontraron diferencias significativas (Tablas V).

En *Brosimum alicastrum*, todos los frutos evidenciaron descomposición a los 7 días. Al igual que *Licaria velutina* tuvo una población experimental remanente de semillas que germinó completamente (Figura 25), durante la segunda semana apareció la primera germinación y luego de 28 días el total de las semillas remanentes germinaron. La última remoción importante ocurrió durante la octava semana (más del 25 %). Debe señalarse que el muestreo se suspendió hasta los 108 días, cuando el espacio dentro de las trampas de exclusión no era ya suficiente para las plántulas.

La mayor remoción ocurrió durante la tercera semana en el sitio 1 (más del 40%), y durante la segunda semana en el sitio 2 (más del 60%) (Figura 26).

4.3.9 *Sapindus saponaria*.

En *Sapindus saponaria* los frutos no mostraron ninguna evidencia de descomposición antes de los 21 días de observación; después de esta tiempo sólo el 7.5 % de frutos fueron mordisqueados. Hasta el día 63 comenzaron a presentarse semillas germinadas, llegando a un máximo de 5 %. Al término de 108 días casi el 70 % de los frutos permanecieron en el sitio y para entonces las semillas germinadas desaparecieron (Fig. 27).

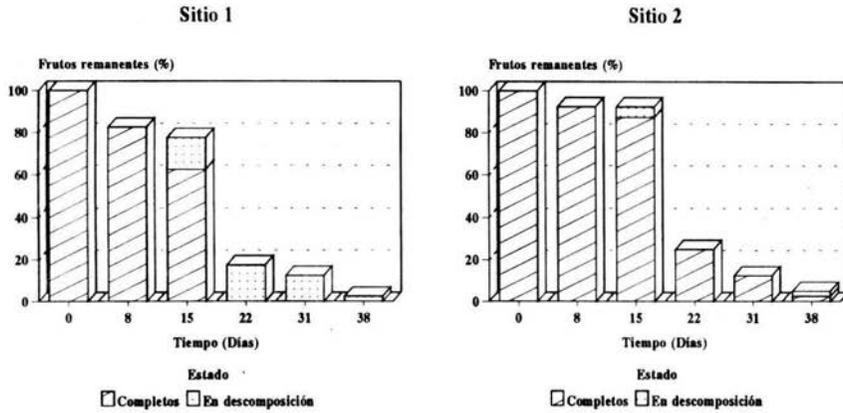


Figura 24. Frutos remanentes *in situ* y condiciones en las que se encontraron. Se muestra el caso de los sitios 1 y 2 para *Ficus yoponensis*.

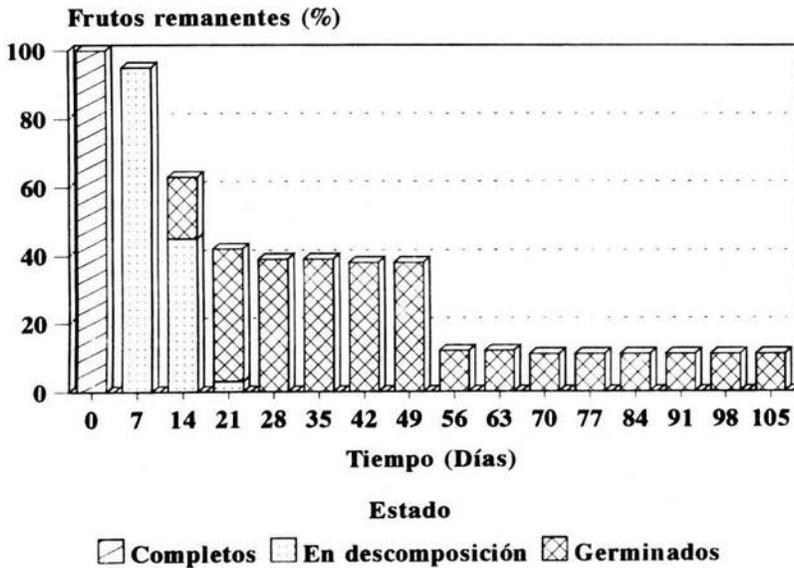


Figura 25. Destino de los frutos de *Brosimum alicastrum*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.

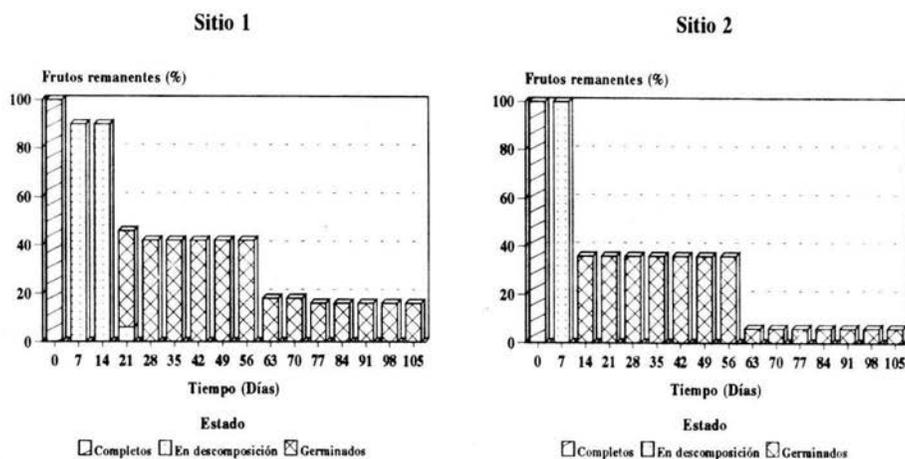


Figura 26. Frutos remanentes *in situ* y condiciones en las que se encontraron. Se muestra el caso de los sitios 1 y 2 para *Brosimum alicastrum*.

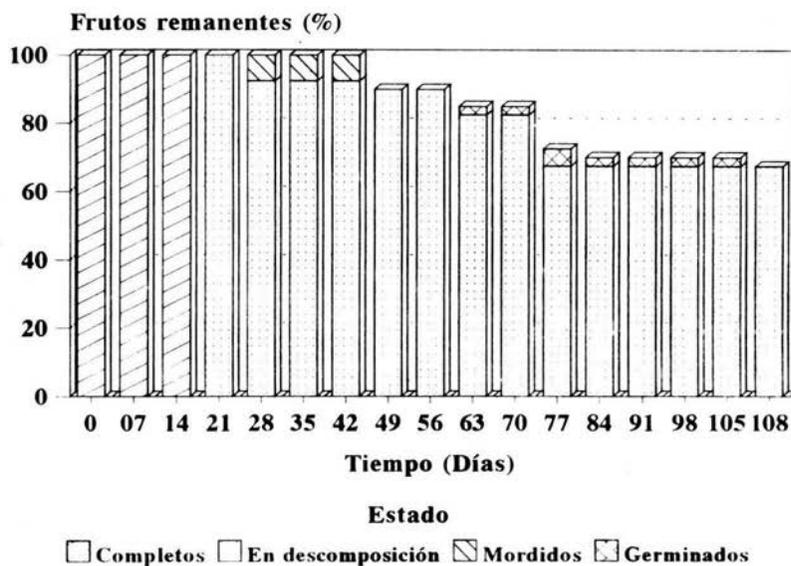


Figura 27. Destino de los frutos de *Sapindus saponaria*. Porcentaje de frutos remanentes *in situ* y estado en el que se encontraron.



BIBLIOTECA
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
UNAM

V. DISCUSION.

5.1 Metodología.

5.1.1 Bolsas de desaparición.

El análisis de la descomposición del sustrato fruto puede verse influido por el tamaño de malla que se utiliza para medir la pérdida de material (Jensen 1974). Sin embargo, la utilización de la malla en el caso de los frutos puede ser relativamente confiable, sobre todo considerando que la comunidad desintegradora específica de los frutos, esta integrada fundamentalmente por bacterias y hongos, además de que en una buena proporción se trata de procesos fisiológicos intrínsecos por los que pasa el fruto durante su maduración y senescencia (catabolismo oxidante, acciones enzimáticas, hidrólisis) (Coombe 1976; Matto *et al.* 1979). La participación de algún organismo de mayor tamaño, estaría contribuyendo más a su traslado a niveles de consumo primario en la cadena trófica, que a la descomposición y mineralización del sustrato, (aunque esto no descartaría el traslado o la aceleración del proceso de desintegración, al ser removido o mordido un fruto).

La composición de los frutos y semillas, está formada por material altamente asimilable y de inmediata utilización por parte de un consumidor (carbohidratos) (Janzen 1977; Lodh & Pantastico 1979; Fleming 1986; Jeffrey 1987), por lo que su vía de reingreso directo al suelo está dada por los microdesintegradores.

5.1.2 Uso de las cajas de exclusión.

Fueron diseñadas de tal forma que se evitara al máximo el movimiento de los frutos por medio de gravedad, o que fueran impulsados por corrientes de agua. El control de estos factores pretende adjudicar la explicación de la desaparición de frutos a la fauna, aunque para algunas especies vegetales la remoción más importante puede deberse precisamente a los factores físicos relegados en el ensayo, o a factores biológicos previos a la abscisión de los frutos, tales como depredación predispersión, parasitismo, etc. (van der Pijl 1972; Martínez 1988).

5.2 El proceso de descomposición.

5.2.1 Factores físicos o biológicos (El clima o las características del fruto).

En dos ocasiones se implementó más de una especie en una misma fecha. Tal es el caso de los frutos de *Faramea occidentalis*, *Dendropanax arboreus* y *Astrocaryum mexicanum*. El ensayo se implementó para las tres especies durante la última semana de septiembre. Considerando en primer lugar sus características morfológicas, (ver Apéndice 3) se podría justificar el parecido en las curvas de descomposición de las dos primeras especies. Por otro lado, en frutos de *A. mexicanum* se registró una pérdida prácticamente nula después de 122 días, se trata de una nuez más grande y dura, que posee mayor resistencia a la descomposición. Esto evidencia que a pesar de que las tres especies fueron montadas en la misma fecha, la pérdida de peso seco remanente no se desarrolló de la misma manera en los frutos si dado que no existían semejanzas estructurales entre ellos.

El otro caso fueron los frutos de *Brosimum alicastrum* y *Sapindus*

saponaria, los cuales aunque se ajustaron significativamente a un modelo exponencial negativo en cuanto a la pérdida de biomasa, tuvieron distinto comportamiento en su tasa de desaparición. Aquí, probablemente influyeron factores relacionados con sus características morfológicas. A primera vista el fruto de *S. saponaria* parece ser más seco, sin embargo, a nivel químico pudiera influir más su baja palatabilidad debida al alto contenido de saponina (G. Ibarra com. pers.; Applebaum & Birk 1979). El ensayo de destino evidenció resultados diferentes en cuanto a la invasión de desintegradores entre las dos especies: a los siete días en *B. alicastrum* el total de frutos remanentes se encontraba en estado de descomposición; para *S. saponaria* pasaba lo mismo pero hasta el día 21. Se trata de dos especies cuyos frutos por definición estarían clasificados como bayas, sin embargo, parece ser que su contenido químico, desempeña el papel más importante en el establecimiento de una tasa de descomposición.

B. alicastrum podría ser un ejemplo de la poca importancia de las variaciones estacionales del ambiente, en el proceso de descomposición de los frutos. Su registro comenzó a mediados del mes más seco (mayo), y terminó durante el mes de mayor precipitación (julio). Lo esperado por el cambio de época, sería un incremento de la tasa de descomposición. Sin embargo, el modelo exponencial negativo en esta especie indica un decremento paulatino de la tasa de desaparición, al parecer la naturaleza del material remanente sería lo más importante. Aparentemente las variaciones climáticas no ejercieron una importante influencia en la velocidad de descomposición de estas especies, lo que de ninguna forma significa que se deba descartar la importancia del clima en el proceso. Hay que considerar que existen muchos componentes químicos del tejido carpelar que son solubles en agua (Witkamp & Ausmus 1976; Pantastico 1979b; Begon *et al.* 1988) por lo que al lixiviarse éstos el material remanente se descompone más lentamente. Es muy evidente el papel que juegan las altas temperaturas, humedad y precipitación en el flujo de nutrimentos de

sistemas ecológicos tropicales (Alvarez-Sánchez 1988). Sin embargo, detectar la influencia de las variaciones estacionales en estas estructuras no fue posible, debido a aspectos metodológicos del estudio y a las características morfológicas y fenológicas de las especies.

5.2.2 Características del sustrato fruto.

A) Materiales solubles.

Con base en los registros de peso seco remanente y las descripciones del destino de los frutos se observa que algunas de las especies sufrieron una pérdida de peso, sin evidenciar ningún daño físico, ni invasión alguna por desintegradores; se podría suponer que tales pérdidas de peso seco se debieron a la lixiviación de componentes químicos solubles en agua.

La lixiviación o lavado por agua de sustancias de materiales vegetales es una forma de transferir nutrimentos al suelo, y se observa tanto en estructuras que se encuentran unidas a la planta realizando sus funciones fisiológicas, como en el material vegetal depositado en el suelo (Witkamp & Ausmus 1976).

Muchos de los componentes químicos del tejido carpelar son solubles en agua (Pantastico 1979b; Begon *et al.* 1988). La lista incluye azúcares (especialmente glucosa, fructosa, y sucrosa), ácidos orgánicos (malato, tartrato, oxalato, citrato, succinato), protones y otros iones (especialmente K^+ , Cl^- , SO_4^- , PO_4^- , Ca_2^+ , Mg_2^+), alcoholes, ésteres, flavonoides y glicósidos (incluyendo pigmentos), fenoles, aminoácidos, amidas, proteínas, vitaminas, alcaloides, terpenos y lípidos entre otros compuestos. Polímeros de carbono predominan en algunos frutos, pero frecuentemente se hidrolizan cuando éstos maduran (Pantastico 1979a, 1979b; Lodh & Pantastico 1979). Por todo lo anterior, sería razonable explicar las pérdidas de biomasa de material sin evidencia de consumo o descomposición, a la pérdida de materiales solubles en agua.

B) Materiales lábiles y recalcitrantes.

Las concentraciones de materiales lábiles y recalcitrantes al hablar de las características particulares de los frutos y semillas son muy evidentes (Becerra 1984; Becerra & Ezcurra 1987). En la mayor parte de las especies, se observó que la biomasa carpelar es más susceptible de sufrir descomposición que la semilla.

Algunas especies como *Faramea occidentalis* y *Dendropanax arboreus*, mostraron que el material carpelar y seminal no parecen ser de muy distinta composición, ya que se observaron tasas de desaparición relativamente constantes a lo largo de los ensayos. Probablemente, las semillas son recalcitrantes por sus características químicas.

En los frutos de *Licaria velutina* el total de las semillas que permanecía bajo las trampas de exclusión al día 39 germinó. Si las semillas germinaron fue por que éstas aparentemente no sufrieron ningún daño, lo que podría explicar la constancia de los registros de peso seco remanente después de 17 días. Un comportamiento parecido se registró en frutos de *Brosimum alicastrum*, entre los días 14 y 28 se observó la germinación de todas las semillas que permanecen bajo las cajas de exclusión, mientras que en las mismas fechas se observó una disminución de la velocidad de desaparición del peso seco remanente, la cual se volvió a incrementar posteriormente. Se puede suponer que las semillas de *Brosimum alicastrum* germinan entre las 2 y 4 semanas, y si no es así, mueren y se descomponen. Por lo tanto, podría señalarse a la latencia de la semilla como un factor que impide o por lo menos retrasa o disminuye el proceso de descomposición de la semilla.

Las dos especies de palmas no evidenciaron ningún daño físico en las observaciones de destino, ni pérdida considerable de peso seco. *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans* tienen frutos fuertemente unidos a las semillas, una nuez con un pericarpo óseo con espinas y una drupa con un endocarpo duro, respectivamente. Ambas estructuras, la nuez y el endocarpo

siguen unidos a la semilla después de su germinación, y al no evidenciar daño aparente es factible suponer que la semilla se encontraba en iguales condiciones.

Se podría concluir que el fruto está compuesto por dos sustratos: el pericarpo, que de acuerdo a su morfología y funciones será total o parcialmente lábil o recalcitrante; y la semilla, que además de ser recalcitrante podría considerarse un sustrato activo, es decir, latente vivo y resistente, cuyo destino puede ser su germinación.

C) Descomposición con base en la cantidad y aporte del sustrato.

Se ha sugerido que la rapidez de la descomposición debe estar influenciada por la cantidad, la calidad y duración del aporte del material orgánico (Jensen 1974; Aber & Melillo 1980). Esto podría explicar la descomposición de los frutos de *Ficus yoponensis*. En el ensayo, el montaje del sitio 1 bajo un individuo en fructificación, con una mayor cantidad y duración del aporte de frutos, coincidió con una alta tasa de desaparición de biomasa en relación al sitio 2, el cual se localizaba debajo de un árbol que no produjo frutos. Estas diferencias pudieron deberse a algún otro factor microclimático, aunque no hay que descartar la posible influencia que pudiese tener la cantidad de frutos en el sustrato que permitiesen una rápida invasión e incremento en la población de los desintegradores (Jensen 1974). En este sentido, también podría decirse que el incremento de aportes frutales produce una distribución de sustrato menos discontinua, lo cual puede contribuir a homogeneizar las irregularidades fisicoquímicas de los micrositos, contribuyendo de esta forma a la colonización de los microorganismos que prefieren ciertos tipos de partículas como sitios para crecer (Hissett & Gray 1976).

D) Influencia de metabolitos secundarios en la descomposición y remoción de frutos.

Entre las especies con las que se trabajó en este estudio no se conoce más que en una la existencia de un tipo de metabolito secundario, en altas

concentraciones. Tal es el caso de *Sapindus saponaria*. El fruto de esta especie tiene un alto contenido de saponinas (G. Ibarra, com pers.), sustancias que actúan sobre los frugívoros produciendo hinchazón, formación de gases en el intestino, inhibición respiratoria, además de proveer de una cantidad grande de colesterol a la dieta (Applebaum & Birk 1979). Hay evidencias de la disminución de palatabilidad de material vegetal debida a altas concentraciones de saponinas (Applebaum & Birk 1979). Es notoria, en comparación a las otras especies, la baja remoción mostrada para *S. saponaria*, se podría deber a las altas concentraciones de saponinas. La gran mayoría de estudios que se han realizado en cuanto a la conducta en la alimentación de ratones de la familia Heteromyidae (los más activos en Los Tuxtlas) admite una capacidad discriminatoria de dichos roedores con respecto a los alimentos (Martínez 1988).

5.2.3 Aportes parciales de biomasa de los frutos *in situ*.

Si se considera la predicción del modelo lineal y se compara con la observación de la desaparición total de los frutos en el ensayo de destino, se puede suponer que los frutos desaparecieron por su incorporación al suelo, o porque han sido removidos. De acuerdo a los datos de descomposición los frutos que no fueron removidos y permanecieron al menos un tiempo depositaron parte de su biomasa en el suelo de la selva.

Turpinia occidentalis fue removida en mayor proporción después de los 14 días. Para ese entonces aproximadamente el 90 % de los frutos perdieron *in situ* el 40 % de su biomasa. *Ficus yoponensis* presentó mayor remoción después de los 15 días, y para entonces más del 85 % de los frutos había aportado como mínimo el 60 % de su peso. *Brosimum alicastrum* aportó durante lo primeros 7 días (más del 90 % de los frutos) casi el 40 % del peso seco.

Estos aportes parciales pudieran poseer un alto contenido energético, considerando sobre todo sustancias solubles en agua (Pantastico 1979b; Begon *et al.* 1988). Dichos breves lapsos de recursos disponibles podrían ser importantes en la formación de sitios favorables para el reclutamiento de especies vegetales.

Por otro lado, en los frutos de *Faramea occidentalis* la mayor desaparición de las cajas de exclusión se observó aproximadamente para el momento propuesto por el modelo de descomposición considerando la desaparición total del sustrato; por lo que dicha desaparición se debe a la completa incorporación de los frutos a la materia orgánica del suelo.

5.2.4 El fruto en relación a otras estructuras vegetales.

Es interesante una comparación del desarrollo del proceso de descomposición de los frutos con respecto a otras fracciones vegetales que han sido estudiadas en la selva de Los Tuxtlas, tales como la fracción foliar (Alvarez-Sánchez 1988) y la leñosa representada por ramas (Muñoz 1992).

De modo general las ramas representan la fracción vegetal de más lenta descomposición, las hojas y los frutos son de descomposición más rápida (Alvarez-Sánchez 1988; Muñoz 1992).

Resulta interesante la comparación que se puede realizar sobre la descomposición de los tres tipos de fracciones en *Ficus yoponensis*. Después de 3 meses las ramas de *F. yoponensis* conservan arriba del 70 % del peso seco remanente *in situ* (Muñoz 1992), las hojas del 5 al 12 % (Alvarez-Sánchez 1988), mientras que los frutos han desaparecido totalmente para el día 42.

Puede observarse en las hojas (Alvarez-Sánchez 1988) y en los frutos que la pérdida de peso más alta ocurre en los primeros momentos de exposición, debido a un incremento de la concentración del material recalcitrante y muy probablemente a una pérdida inicial de compuestos solubles en agua.

Tanto en ramas como en hojas fue posible observar una relación entre la precipitación y la velocidad de descomposición al estar presentes dichas estructuras durante prácticamente todo el año (Alvarez-Sánchez 1988; Muñoz 1992), para los frutos no fue posible detectar dicha influencia al estar presentes sólo por cortas temporadas.

Finalmente, no se han realizado muestreos sobre el destino de las ramas y las hojas porque se ha asumido que la mayor parte de la materia de estas fracciones vegetales entra directamente a formar parte de los nutrimentos del suelo a través de los desintegradores (Jensen 1974) lo que no precisamente sucede en el caso de los frutos y semillas que representan material más asimilable y utilizable para consumidores primarios. Si a esto añadimos la baja cantidad de material carpelar que produce la selva en relación a otras fracciones vegetales (Alvarez-Sánchez 1988, 1991; Sánchez 1989) la contribución de los frutos al reciclaje de nutrimentos disponibles para la producción primaria debe ser muy reducida en términos globales.

5.3 Remoción y depredación

5.3.1 Patrones de remoción.

Los patrones de remoción de los frutos de la mayor parte de las especies puestas en las cajas de exclusión pueden señalar que la palatabilidad del fruto varía a medida que son expuestos bajo el árbol paterno. Reichman (1975, en Martínez 1988) menciona que la disponibilidad de los alimentos determina el patrón de su utilización, lo que a su vez puede estar relacionado con el grado de palatabilidad que muestren los frutos de una especie determinada.

Turpinia occidentalis y *Brosimum alicastrum* registraron la mayor remoción de frutos durante la tercera y segunda semana en un sustrato que presentó evidencia de acción de desintegradores, lo cual indica que la palatabilidad pudo probablemente incrementarse por la acción de los mismos.

5.3.2 Disponibilidad y preferencias.

Curiel *et al* (1991) analizaron las preferencias nutricionales de la ardilla *Sciurus deppei* reportando al fruto de *Astrocaryum mexicanum* como el de mayor consumo. En segundo lugar está el consumo de frutos de *Turpinia occidentalis*. Los frutos de *Ficus yoponensis* están en 15° lugar y los de *Brosimum alicastrum* en 16° en preferencia para esta ardilla. Resulta interesante considerar la remoción de frutos observada para estas tres especies en el ensayo de destino.

La remoción más alta ocurrió en frutos de *T. occidentalis* cuyo proceso de descomposición era claramente visible. Es decir al parecer existen ciertas características que pueden incrementar la palatabilidad de un fruto después de una fecha específica. El fruto de *A. mexicanum* fue removido paulatinamente durante los días (125) que duraron las observaciones, al parecer tarda en perder muchas de sus características a lo largo de su exposición. Las tasas de descomposición indicaron que, al menos en la cantidad de biomasa, los frutos de *T. occidentalis* cambian a lo largo del tiempo, mientras que el peso de los frutos de *A. mexicanum* permaneció más o menos constante.

Las preferencias se ven claramente influenciadas por la cantidad y disponibilidad de los frutos en el tiempo. Son más altos los registros de densidad para individuos consumidores de *A. mexicanum* con alta densidad de frutos (Martínez 1988) que para árboles de *T. occidentalis* (Bongers *et al.* 1988). Esto da ya una idea de las diferencias que existen en la disponibilidad espacial de los frutos. Por otro lado, el presente estudio evidenció tasas de descomposición muy diferentes, prediciendo la desaparición de las estructuras carpelares más rápida para *T. occidentalis* que para *A. mexicanum*, haciendo relevante el hecho de que existe también una abscisión y depositación diferencial de los frutos en el suelo (Alvarez-Sánchez 1988).

Martínez (1988) evaluó durante cinco días la remoción de frutos de seis

especies. Observó que la densidad de frutos y semillas tuvo una ligera relación con la remoción en el suelo para algunas especies, así como con el sitio de remoción, mientras más madura sea la vegetación, la remoción es mayor. De acuerdo a sus resultados, los ratones remueven solamente semillas o frutos que se encuentran en buen estado, ignorando las semillas o frutos que son atacados por patógenos (principalmente hongos) o presentan larvas de insectos tales como los de *F. yoponensis*. Esto no coincide con el hecho de que, al analizar el destino, para dos de las especies utilizadas por Martínez (*Ficus yoponensis* y *Brosimum alicastrum*) la mayor remoción de frutos se observó en estructuras en estado de descomposición durante la tercera semana de exposición (entre 14 y 21 días después).

5.3.3 Influencia del contenido de nutrimentos en la remoción de frutos.

Martínez (1988) realizó un ensayo para evaluar el aprovechamiento de semillas o frutos de seis especies vegetales de la selva húmeda tropical por roedores de la especie *Heteromys desmaderiatus* por medio de dietas sostenidas en laboratorio, con una sola especie de frutos. Tres de las especies cuyos frutos se ofrecieron como dieta fueron utilizadas en el presente estudio. Se trata de *Ficus yoponensis*, *Astrocaryum mexicanum* y *Brosimum alicastrum*.

Los resultados se resumen en la Figura 28. Por un lado se presenta el peso de frutos consumidos por los roedores, y por el otro el incremento de peso de los ratones después del consumo. *Ficus yoponensis* de las tres especies fue la que más se consumió, siguiendo en orden decreciente *Brosimum alicastrum* y *Astrocaryum mexicanum*.

En las observaciones de descomposición *F. yoponensis* es la especie cuyos frutos presentaron la más rápida tasa de desaparición, mientras que los de *A. mexicanum* fueron los de la tasa más lenta. Sin embargo, el mayor rendimiento

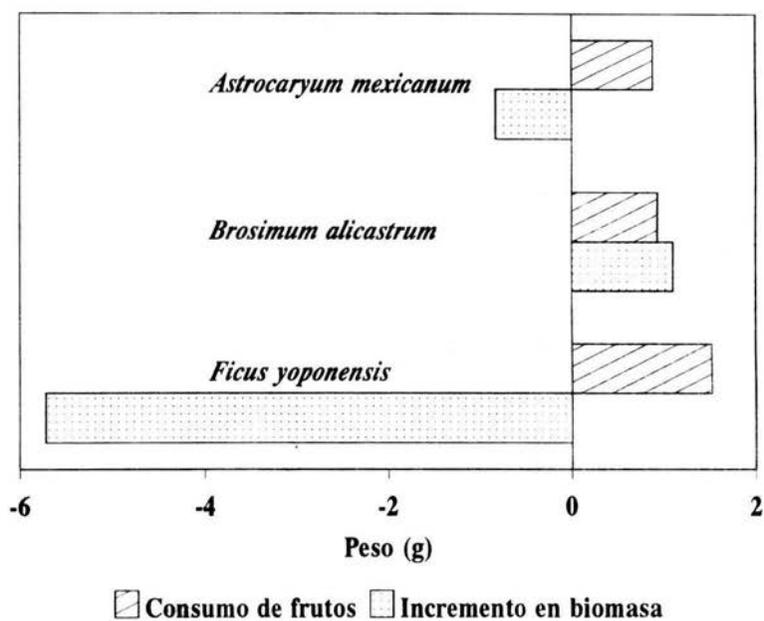


Figura 28. Consumo de semillas e incremento de peso en los individuos de la especie *Heteromys desmaderiatus*. Síntesis de resultados registrados después de cinco días de dieta (Tomado de Martínez 1988).

Falta página

N° 58

Se ha encontrado que en frutos de *Ficus yoponensis* el contenido de proteínas es 4.5 % del peso seco (Janzen 1979); resultaría interesante considerar lo asimilable del sustrato y si esta propiedad varía con el tiempo de exposición a la intemperie.

5.3.4 Reclutamiento y depredación.

Los árboles pierden una gran cantidad de semillas y plántulas debido a la depredación postdispersión (Janzen 1970). Ejemplos muy interesantes observados en el presente estudio son los frutos de *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans*. Se trata de dos especies cuyas estructuras no presentan señal alguna de sufrir alguna degradación y en las cuales, de acuerdo a los resultados, es posible predecir una remoción muy cercana al 100%. Se ha reportado para *Astrocaryum mexicanum* en este mismo lugar, una pérdida del 96 % de las semillas por depredación o remoción por mamíferos (Rodríguez-Velázquez & Martínez-Ramos 1991).

Las semillas de *Chamaedorea alternans* (= *C. tepejilote*) tardan por lo menos dos meses después de su abscisión en germinar; durante este periodo y desde antes las semillas son potencialmente utilizables por frugívoros y dispersores (Oyama 1987).

En el ensayo de destino la remoción cercana al 100% de los frutos de *Chamaedorea alternans* y *Astrocaryum mexicanum* antes de la primera germinación de una semilla de cualquiera de las dos especies, indica la alta remoción de frutos para estas especies, mientras que las tasas de descomposición tan bajas permiten suponer que casi el total de las semillas que no es depredada germina. Esto tiene gran relación con la estrategia de escape de la depredación por parte de las semillas de estas especies: la alta producción de estas estructuras contribuyen al saciamiento de los depredadores, permitiendo la germinación de un porcentaje suficiente de semillas para el reclutamiento de plántulas y el

mantenimiento de las altas densidades de dichas palmas en la selva (Janzen 1970; Oyama 1987). H. Puig (com. pers.) ha observado en especies del género *Astrocaryum* una alta mortalidad de semillas por depredación y una alta sobrevivencia de plántulas.

En especies como *Licaria velutina* y *Brosimum alicastrum* al parecer la germinación de las semillas detiene la remoción de frutos que se realiza durante los primeros días de exposición. No tienen una mortalidad tan alta de semillas como *A. mexicanum* y *C. alternans*, pero en la selva su densidad es menor y en consideración a ello, debiesen tener una alta mortalidad de plántulas y juveniles.

Finalmente, las especies cuyos frutos son removidos, o se descomponen *in situ*, *Turpinia occidentalis*, *Faramea occidentalis* y *Dendropanax arboreus* son reportadas como especies tolerantes a la sombra (Martínez-Ramos 1985), por lo que se esperaría haber tenido evidencia de la germinación de al menos parte de sus semillas. Sin embargo esto no ocurre así, ya que al parecer la estrategia de escape a la depredación y a la descomposición observada en las semillas de estas especies, debe considerar los acontecimientos previos a la abscisión; en el caso particular de *Faramea occidentalis*, la depredación de semillas y plántulas se evita gracias a la dispersión que ocurre previa a la abscisión de frutos del individuo parental (Schupp 1988), lo cual hace suponer la existencia de un dispersor que favorezca la germinación de sus semillas.

VI. CONCLUSIONES.

El proceso de descomposición en los frutos no siguió un patrón particular para el fruto como estructura, sino que pareció estar relacionado con características particulares de cada especie, tales como la morfología del fruto y la semilla, las concentraciones de materiales lábiles y recalcitrantes, la concentración de metabolitos secundarios, concentración de sustancias nutritivas, cantidad de biomasa (aporte de frutos), forma de dispersión y duración de la latencia de la semilla. Tampoco, es posible afirmar que las variaciones del clima ejerzan una importante influencia en la determinación de la velocidad de descomposición de estas estructuras.

El fruto está compuesto por el pericarpo cuya resistencia a la degradación puede ser muy variable y la semilla generalmente recalcitrante. El pericarpo puede descomponerse *in situ*, ser removido y descomponerse en un sitio alejado del lugar de su abscisión o ser consumido; la semilla además puede germinar y dar lugar a una plántula que puede o no continuar su desarrollo.

Existe un aporte al menos parcial de la biomasa de los frutos de distintas especies al suelo (*in situ*), el cual tiene distintas formas de ingresar y mineralizarse, por lixiviación de materiales solubles o por la acción de los degradadores. Debido a su naturaleza los frutos pueden tener una rápida integración al suelo, en comparación a otras fracciones vegetales. Además se ha considerado que en términos globales, la contribución relativa de los frutos al reciclaje de nutrientes del suelo debe ser muy reducida, por lo que resultaría importante evaluar los efectos que a muy corto plazo pudiesen tener dicha disponibilidad de recursos. Este aspecto debe ser analizado, y considerar su influencia en el reclutamiento de individuos, así como en el metabolismo de plantas que capturan dichos recursos.

La palatabilidad de los frutos puede disminuir o aumentar con el tiempo

de permanencia de los frutos *in situ*, y puede estar relacionada con distintos sucesos cuyos efectos se acumulen, tales como la disponibilidad de los frutos, la acción de los desintegradores sobre estas estructuras, la evolución de las características fisiológicas intrínsecas del fruto, la lixiviación de sustancias químicas y la germinación de semillas.

Una de las variables que influye sobre la tasa de descomposición de materiales biodegradables es el contenido de nutrientes minerales, especialmente el nitrógeno (Park 1976). Como una perspectiva a futuro en este tipo de ensayos sería conveniente observar las diferencias en cuanto al contenido nutricional de los frutos.

Por otra parte, existen plantas cuyos frutos no sufren pérdidas significativas de biomasa atribuible a la descomposición y que poseen una alta producción de estructuras carpelares, las cuales pueden contribuir al saciamiento de los depredadores, permitiendo el reclutamiento de las plantas para permitir su sobrevivencia (*Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea alternans*).

No se debe dejar de considerar los acontecimientos que ocurren antes de la abscisión. La depredación de semillas y la dispersión que ocurren antes de la abscisión de los frutos pueden ser los factores que determinan la estructura, el modo de germinación y el comportamiento degradativo de un fruto en el suelo, por lo que para estudios futuros deberían ser considerados.

VI. LITERATURA CONSULTADA.

ABER, J. D. & J. M. MELILLO. 1980. Litter decomposition: measuring relative contributions of organic matter and nitrogen to forest soil. **Can. J. Bot.** **58**: 416-421.

ADICOT, F. T. 1982. **Abscission**. Univ. of California Press. 369 p.

ALVAREZ-SANCHEZ, F. J. 1984. **Dinámica de la caída de hojarasca en una selva alta perennifolia: Los Tuxtlas, Veracruz**. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Aut. de México. 147 p.

ALVAREZ-SANCHEZ, F. J. 1988. **Estimación de la caída y descomposición de hojarasca y su relación con la dinámica de una selva mexicana**. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Aut. de México. 105 p.

ALVAREZ-SANCHEZ, F. J. 1991. Productividad primaria neta en selva tropical húmeda. **Bol. Soc. Bot. México** **51**: 3-12.

ALVAREZ-SANCHEZ, F. J & S. GUEVARA. 1985. Caída de hojarasca en la selva. En: Gomez-Pompa, A. & Silvia del Amo (eds.) **Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II**. INIREB-Alhambra. pp. 171-190.

ANDERSON, J. M. & M. J. SWIFT. 1983. Decomposition in tropical forest. En: Sutton, S. L., T. C. Whitmore & A. C. Chadwick (eds.). **Tropical rain forest: Ecology and management**. (Special Publication No. 2, British Ecological Soc.). Blackwell, Oxford. pp. 287-309

APPLEBAUM, S. W. & Y. BIRK. 1979. Saponins. En: G. Rosenthal & D. Janzen (eds.) **Herbivores**. Academic Press. E.U. pp. 539-566.

BAWA, K. S. & C. J. WEBB. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **Amer. J. Bot.** **71(5)**: 736-751.

BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND. 1988. **Ecología: individuos, poblaciones y comunidades**. Ed. OMEGA S.A. 886 p.

BONGERS, F., J. POPMA, J. MEAVE DEL CASTILLO & J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetatio** 74: 55-80.

CARABIAS, J. 1979. **Análisis de la vegetación de la selva alta perennifolia y comunidades derivadas de esta en una zona cálida húmeda de México. Los Tuxtlas. Veracruz**. Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Aut. de México. 68 p.

COATES-ESTRADA R. & A. ESTRADA. 1986. Fruiting and frugivores at a strangler fig in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. **J. Trop. Ecol.** 2: 349-347.

COOMBE, B. G. 1976. The development of fleshy fruits. **Ann. Rev. Plant. Physiol.** 27: 507-528.

CORDOVA, B. 1985. Demografía de árboles tropicales. En: Gomez-Pompa, A. & Silvia del Amo (eds.) **Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II**. INIREB-Alhambra. México. pp. 103-128.

CURIEL C., D., A. ESTRADA & R. COATES-ESTRADA. 1991. Foraging preferences of Deppe's Squirrel (*Sciurus deppei*) in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas, México. **II Simposio-Taller Frugivoría y Dispersión de semillas, Los Tuxtlas, Méx.** IB, Univ. Nal. Aut. de México.

DIRZO M., R. & C. DOMINGUEZ. 1986. Seed shadows, seed predation, and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (eds.) **Frugivores and seed dispersal**. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 237-249.

DOWDING, P. 1976. Allocation of resources nutrient uptake and release by decomposer organisms. En: Anderson, J. M. & A. Macfadyen (eds.) **The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes**. Blackwell Scientific Publications. pp. 169-183.

ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA & M. MARTINEZ RAMOS. 1985. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: Un recurso para el estudio y la conservación de las selvas del trópico húmedo. En: Gomez-Pompa, A. & Silvia del Amo (eds.) **Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II**. INIREB-Alhambra. México. pp. 379-393.

EZCURRA, E. & J. BECERRA. 1987. Experimental decomposition of litter from Tamaulipan Cloud Forest: A comparison of four simple models. **Biotropica** 19(4): 290-296.

FLEMING, H.T. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (eds.) **Frugivores and seed dispersal**. W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 105-118.

FLORES, J. S. 1971. **Estudios de la vegetación del Cerro del Vigía, en la Estación de Biología tropical, Los Tuxtlas, Ver.** Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Aut. de México. México. 64 p.

FOSTER, A. S. & E. M. GIFFORD Jr. 1970. **Comparative Morphology of Vascular Plants**. 751 p.

GARCIA, E. 1964. **Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)**. Ofset-Larios. México.

GARCIA A., M. C. 1988. **Landscape Ecological approach for forest conservation**. International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences. I.T.C. Enschede, Netherlands. 163 p.

GOMEZ-POMPA, A. 1977. **Ecología de la vegetación de Veracruz**. C.E.C.S.A. México. 91 p.

GONZALEZ-ITURBE. 1988. **Contenido de nutrientes en la hojarasca de especies arbóreas de una selva alta perennifolia**. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Aut. de México.

GOLLEY, F. 1983. Decomposition. En: Golley, F. (ed.) **Tropical Rain Forest Ecosystems**. N.Y., E.U. pp. 157-166.

GUTIERREZ S., J. L. 1984. **Matemáticas para estudiantes de Ciencias Biomédicas**. Univ. Nal. Aut. de México. Facultad de Medicina. Div. de Estudios de Posgrado. pp. III.1-V.63.

HISSETT, R. & T. R. G. GRAY. 1976. Microsites and time changes in soil microbe ecology. En: Anderson, J. M. & A. Macfadyen (eds.) **The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes**. Blackwell Scientific Publications. pp. 23-39.

HOWE, H. F. & J. SMALLWOOD. 1982. Ecology of seed dispersal. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 13: 201-228.

IBARRA M., G. 1985. **Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz, Méx.** Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. Univ. Nal. Aut. de México. México. 264 p.

JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. **Am. Nat.** 104: 501- 529.

JANZEN, D. H. 1971. Seed Predation by Animals. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 2: 465-492.

JANZEN, D. H. 1977. Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. **Amer. Natur.** 111: 691-713.

JANZEN, D. H. 1979. How to be a fig. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 10: 13-51.

JANZEN, D. H. 1982. Seed removal from fallen Guanacaste fruits (*Enterolobium cyclocarpum*) by spiny pocket mice (*Liomys salvini*). **Brenesia** 19-20: 425-429.

JANZEN, D. H. 1986. Mice, big mammals and seeds: it matters who defecates what there. En: Estrada, A. & T.H. Fleming (eds.) **Frugivores and seed dispersal**. pp. 251-271. W. Junk Publishers, Dordrecht.

JENSEN, V. 1974. Decomposition of Angiosperm Tree Leaf Litter. En: Dickinson, C. & G. Pugh (eds.) **Biology of Plant Litter Decomposition 1:** Academic Press. E.U. pp. 69-104.

JEFREY D. W. 1987. **Soil-Plant. Relationships.** Timber Press Portland. 295 p.

JOHNSON, D., D.W. COLE & S.P. GESSEL. 1975. Processes of nutrient transfer in a Tropical Rain Forest. **Biotropica 7(3):** 208-215.

JORDAN, C. F. 1983. Productivity of tropical forest ecosystems and the implications for their use as future wood and energy. En: Golley, F. B. (ed.) **Tropical Rain Forest ecosystems, structure and function.** Elsevier Amsterdam pp. 117-136.

LODH, S. B. & Er. B. PANTASTICO. 1979. Introducción general: Cambios fisicoquímicos durante el crecimiento de órganos de almacenamiento. En: Pantastico, Er. B. (ed.) **Fisiología de la postrecolección, manejo y utilización de frutas y hortalizas tropicales y subtropicales.** C.E.C.S.A. México. pp.59-76.

LOT-HELGUERAS, A. 1976. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, pasado, presente y futuro. En: Gomez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yañez y A. Butanda (eds.). **Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol. I.** I.N.I.R.E.B., C.E.C.S.A., C.N.B. pp. 31-69.

LUDWIG, J. A. & J. F. REYNOLDS. 1992. **Statistical Ecology.** John Wiley & Sons. 337 p.

MARTINEZ G., R. 1988. **Estudio experimental de la remoción de frutos y semillas por roedores (*Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanus*) de algunas de las principales especies arbóreas de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas".** Tesis Licenciatura. E. N. E. P. Zaragoza. Univ. Nal. Aut. de México. 126 p.



MARTINEZ-RAMOS, M. 1980. **Aspectos sinecológicos del proceso de renovación natural de una selva alta perennifolia.** Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Aut. de México. 181 p.

MARTINEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las Selvas Altas Perennifolias. In Gomez-Pompa, A. & Silvia del Amo (eds.) **Investigación sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México II.** INIREB-Alhambra. pp. 191-239.

MATTO, A. K., T. MURATA, Er. B. PANTASTICO, K. CHACHIN, K. OGATA & C. T. PHAN. 1979. Cambios químicos durante la Maduración y Senescencia. En: Pantastico, Er. B. (ed.) **Fisiología de la postrecolección, manejo y utilización de frutas y hortalizas tropicales y subtropicales.** C.E.C.S.A. México. pp.129-156.

MCDONELL, M. J., E. W. STILES, G. P. CHEPLICK & J. J. ARMESTO. 1984. Bird-Dispersal of *Phytolacca americana* L. on subsequent fruit development. **Amer. J. Bot.** **71(7):** 895-901.

MIRANDA, F. 1952. **La vegetación de Chiapas Vol. I.** Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutierrez. 252 p.

MIRANDA, F. & E. HERNANDEZ X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. **Bol. Soc. Bot. México.** **28:** 29-178.

MORTON, E. S. 1982. Sobre las ventajas y desventajas de comer frutos en la evolución de aves tropicales. En: de Alba, G. A. & R. W. Rubinoff (eds.) **Evolución de los tropicos.** Publicaciones selectas del Smithsonian Tropical Research Institute. Ed. Universitaria, Panamá. pp. 113-123.

OYAMA, K. 1987. **Demografía y dinámica poblacional de *Chamaedorea tepejilote* Liebm. (Palmae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz (México).** Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias.

PANTASTICO, Er. B. 1979a. Introducción general: Estructura de frutas y hortalizas. En: Pantastico Er. B. (ed.) **Fisiología de la postrecolección, manejo y utilización de frutas y hortalizas tropicales y subtropicales.** p. 17-40, C.E.C.S.A. México.

PANTASTICO, Er. B. 1979b. Introducción general: Factores previos a la cosecha que afectan la calidad y la fisiología en la postrecolección. En: Pantastico, Er. B. (ed.) **Fisiología de la postrecolección, manejo y utilización de frutas y hortalizas tropicales y subtropicales**. 41-58, C.E.C.S.A. México.

PARK, D. 1976. Carbon and nitrogen levels as factors influencing fungal decomposers. En: Anderson, J.M. & A. Macfadyen (eds.) **The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes**. Blackwell Scientific Publications. p. 41-59.

PARKER, R.E. 1976. **Estadística para biólogos**. Ed. Omega. España. 136 p.

PENNINGTON T., D. & J. SARUKHAN. 1968. **Manual para la identificación de campo de los principales árboles tropicales de México**. Inst. Nat. de Invest. Forestales. México. 413 p.

PHILLIPSON, J. 1981. **Ecología energética**. Cuadernos de Ecología. Ediciones Omega. 56 p.

van der PIJL, L. 1972. **Principles of Dispersal in Higher Plants**. Springer-Verlag. 162 p.

PIÑERO, D., J. SARUKHAN & E. GONZALEZ. 1977. Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. **Bol. Soc. Bot. México** 37: 68-118.

PURATA, S. 1986. **Studies on secondary succession in Mexican Tropical Rain Forest**. Doctoral Thesis Uppsala University. Sweden.

RATHCKE, B & E. P. LACEY. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 16: 179-214

RICO, B.M., & A. GÓMEZ-POMPA. 1976. Estudio de las Primeras Etapas Sucesionales de una Selva Alta Perennifolia en Veracruz, México. En: Gomez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yañez y A. Butanda (eds.). **Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México**. Vol. I. I.N.I.R.E.B., C.E.C.S.A., C.N.B. pp. 112-202.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

RODRIGUEZ-VELAZQUEZ, J. & M. MARTINEZ-RAMOS. 1991. The role of seed density and environmental heterogeneity on the removal of seeds of an understory tropical palm. **II Simposio-Taller Frugivoría y Dispersión de semillas, Los Tuxtlas, México**. Instituto de Biología, Univ. Nal. Aut. de México.

RZEDOWSKI, J. 1978. **Vegetación de México**. Ed. Limusa. México. 432 p.

SANCHEZ-GARFIAS, B., G. IBARRA-MANRIQUEZ & L. GONZALEZ-GARCIA. 1991. **Manual de identificación de frutos y semillas anemócoros de árboles y lianas de la Estación "Los Tuxtlas", Veracruz, México**. Cuadernos del Instituto de Biología No.12. Instituto de Biología, Univ. Nal. Aut. de México, México. 86 p.

SANCHEZ R., G. 1989. **Producción de hojarasca en una Selva Húmeda Tropical: Vegetación primaria y secundaria**. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Univ. Nal. Aut. de México, México. 78 p.

SCAGEL, R. F., J. BANDONI, G. E. ROUSE, W. B. SHOFIELD, J. R. STEIN, & T. M. C. TAYLOR. 1980. **El Reino Vegetal: Los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas**. Ed. Omega S. A. pp. 536-569.

SCHUPP, E. W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. **Oikos** 51: 71-78.

SINGH, J. S. & S. R. GUPTA. 1977. Plant Decomposition and Soil Respiration in Terrestrial Ecosystems. **The Botanical Review** 43 (4): 449-528.

SMITH, O. L. 1982. **Soil Microbiology. A model of decomposition and nutrient cycling**. CRS Press Inc. E.U. 273 p.

SMYTHE, N. 1982. Relaciones entre las épocas de abundancia de frutos y los métodos de dispersión de las semillas en un bosque neotropical. En: de Alba, G. A. & R. W. Rubínoff (eds.) **Evolución de los tropicos**. Publicaciones selectas del Smithsonian Tropical Research Institute. Ed. Universitaria, Panamá. pp. 77-88.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. **Biometría**. H. Blume Ediciones, Madrid. 832 p.

SOTO, E. M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. En: Gomez-Pompa, A., S. del Amo, C. Vázquez-Yañez & A. Butanda (eds.). **Regeneración de selvas. Vol. I**. INIREB. C.E.C.S.A. pp. 70-107.

STEPHENSON, A. G. 1981. Flower and fruit abortion: Proximate causes and ultimate functions. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 12: 253-279.

SWIFT, M. J., O. W. HEAL & J. M. ANDERSON. 1979. **Decomposition in terrestrial ecosystems**. Blackwell Scientific Publications. 371 p.

WILSON, M. F. 1983. **Plant Reproductive Ecology**. John Wiley & Sons. 282 p.

WITKAMP, M & B. S. AUSMUS. 1976. Processes in decomposition and nutrient transfer in forest systems. En: J. M. Anderson & A. Macfadyen (eds.) **The Role of Terrestrial and Aquatic Organisms in Decomposition Processes**. Blackwell Scientific Publications. pp. 374-396.

APENDICE 1. GENERALIDADES SOBRE FRUTOS Y SEMILLAS.

Definiciones.

La **semilla** es un óvulo maduros fertilizado (o desarrollado por partenocarpia) que posee un embrión, endospermo (no siempre presente) y cubiertas protectoras (testa y/o tegmen) (Foster & Gifford 1970; Sánchez-Garfias *et al* 1991). El periodo de tiempo en que estos embriones vegetales detienen su desarrollo, varía dependiendo de la especie que los produce, las condiciones ambientales del sitio donde son producidos, y algunas veces también, de ciertos procesos biológicos y ecológicos que pueden favorecer la germinación (Scagel 1980). La capacidad de competencia de la semilla para la colonización, parece estar relacionada con la cantidad de reservas alimenticias que reciben las semillas (Scagel *et al* 1980). En las angiospermas, posterior a la polinización y a la fecundación, y paralelo al desarrollo de la semilla a partir del óvulo, se genera el fruto. El **fruto** es la flor madura, puesto que en todos los casos una flor o un conjunto de flores preceden su desarrollo. La definición más formal de fruto es la que se refiere a uno o varios gineceos (ovarios o carpelos) maduros, que contiene una o más semillas y que puede comprender partes accesorias de la flor (Foster & Gifford 1970; Scagel *et al* 1980; Sánchez-Garfias *et al* 1991).

Clasificación de los frutos

La pared del ovario maduro es el fruto o pericarpo, que cubre a la semilla y se divide en tres capas: una externa denominada **epicarpo**; una interna llamada **endocarpo**; y una capa media localizada entre el epicarpo y el endocarpo, el **mesocarpo**.

Las características de los frutos que permiten clasificarlos de una forma muy artificial, aunque muy útil para la taxonomía, son fundamentalmente el número de carpelos que lo forman, si su consistencia es seca o carnosa y la posibilidad de que se abran (dehiscente) o no se abran al madurar (indehiscente).

La clasificación más aceptada es separar los frutos en simples, agregados y compuestos (Sánchez-Garfias *et al* 1991).

A) Frutos simples. El que procede de una sola flor que contiene un sólo gineceo, de uno o varios carpelos. Entre ellos se encuentran:

Indehiscentes: que regularmente no se abren.

Aquenio: Fruto simple, derivado de un ovario de un ovario superior.

Bayas: Fruto simple, carnoso, con muchas semillas, raramente con una.

Cariopsis: Semejante al aquenio, con la testa y el pericarpo fusionados (Gramineae).

Cipsela: Fruto como el aquenio pero originado de un ovario ínfero (Compositae).

Drupa: Fruto simple, carnoso, generalmente monospermo, pero a veces con varias semillas, las cuales están encerradas en un endocarpo óseo (pireno).

Nuez: Fruto simple, óseo y duro con una sola cavidad y una semilla, aún cuando resulte de un ovario compuesto, parcial o totalmente cubierto por un involucreo o cúpula.

Pomo: Fruto simple, derivado de una flor extremadamente perigina en el que el ovario es virtualmente inferior y el receptáculo carnoso.

Sámara: Fruto simple, seco, alado. Similar al aquenio, excepto en que tiene una ala membranosa delgada o gruesa que se extiende o rodea la cavidad de la semilla.

Dehiscente: Que presenta el fenómeno de la dehiscencia (proceso de abrirse).

Capsula: Fruto simple, seco, resultante de la maduración de un ovario compuesto y sincárpico, frecuentemente abriendo en la madurez por más de una línea de dehiscencia.

Folículo: Fruto simple, seco, indehiscente, derivado de un ovario monocarpelar, que abre a lo largo de una sutura.

Legumbre: Fruto seco, derivado de un ovario unicarpelar, abriendo a lo largo de dos suturas.

Pixidio: Cápsula que abre alrededor de un anillo.

Silicua: Fruto derivado de un ovario bicarpelar. Con dos placentas parietales y un falso septo, Durante la dehiscencia, las dos valvas permanecen unidas al ápice del septo.

Silícula: Silicua corta y aplanada, más ancha que larga (*Lepidium* spp., Cruciferae).

Esquizocarpos: Fruto seco, simple, indehisciente, originado por un gineceo de 2 o más carpelos unidos, que en la madurez se separa en segmentos parecidos a frutos derivados de pistilos libres. También usado para describir cualquier fruto que se deriva de un ovario compuesto que en la madurez se separa en segmentos correspondientes a los lóculos del ovario.

Carcéculo: Cápsula derivada de un ovario superior que se divide en un cierto número de mericarpos con una semilla (Labiatae y Malvaceae).

Cremoncarpo: Cápsula bilocular que abre hacia abajo del septo los dos mericarpos permanecen unidos al principio de una rama bifida, el carpóforo (Umbelliferae).

Lomento: Tipo especial de legumbre o silicua en la cual el fruto se angosta entre las semillas y se fragmenta en segmentos de una sola semilla (*Desmodium*, Leguminosae).

Regma: mericarpos de una semilla, dehiscente. (*Ricinus comunis*, Euphorbiaceae).

Samara multiple: Sámara esquizocárpica con prolongaciones aladas derivadas del pericarpo de cada carpelo.

B) Fruto agregado. El que deriva de una sola flor que contiene un gineceo apocárpico. Se encuentran aquí la polidrupa, el poliaquenio, el polifolículo, etc.

C) Fruto compuesto. Frutos unidos sobre el mismo eje y en cuya formación intervienen dos o más flores reunidas en una inflorescencia, que luego se convierte en una infrutescencia. Los frutos están agrupados dando la apariencia de uno solo, como el sícono del higo (*Ficus spp.*, Moraceae).

APENDICE 2. RESUMEN DE LA MAYORIA DE LOS SINDROMES DE DISPERSION DE FRUTOS Y SEMILLAS. (Tomado de Howe & Smallwood 1982).

| Agente dispersor | Modificación vegetal | Derivación modificación | Comentario |
|--|--------------------------------------|--|---------------------------------------|
| Animal | | | |
| - Nutrientes disponibles en estructuras carnosas | Arilo, Pericarpo, Pulpa | Cubierta seminal, frutos o partes florales | Dispersión por vertebrados |
| - Atrayentes químicos | Elaisoma | Integumento seminal | Dispersión por hormigas |
| - Estructuras adhesivas | Ganchos, material viscoso | Común partes florales | Se pegan a la piel o plumas |
| - Mimesis | Cubierta seminal coloreada | Cubierta seminal | Son comidas por aves |
| Viento | | | |
| - Talla reducida | Semillas polvosas | Semillas | Arriba de millones por planta |
| - Alta relación Superficie/volumen | Alas, plumas, y estructuras globosas | Cubierta seminal o frutos | Estructuras globosas raras |
| - Ramas rodantes | Rotura y perdida de ramas | Ramas enteras | Semillas de ramas se esparcen |
| Agua | | | |
| - Resistencia al hundimiento | Vellos, mucosidad | Cubierta seminal | Transporte sumergido |
| - Uso de la tensión superficial | Talla pequeña no humedecible | Cubierta seminal | Flotan hasta humedecerse |
| - Baja gravedad específica | Espacios con aire, aceites | Semillas o frutos | Flotan grandes distancias |
| Autodispersión | | | |
| - Frutos explosivos | Muy variadas | Frutos | Transporte secundario común |
| - Diasporas deslizantes | Cerdas hidrocópicas | Frutos | Ocurre con la variación de la humedad |

APENDICE 3. DESCRIPCION DE LOS FRUTOS DE LAS ESPECIES ESTUDIADAS.

(Ibarra, datos no publicados).

Turpinia occidentalis (Sw.) D. Don ssp. *brevifolia* Croat. STAPHYLEACEAE. Nombre común: Zarzafrán. Arbol de 10-20 m; flor blanca; baya amarilla, subglobosa, geoide, de 6-10.5 x 10-15 mm, lisa, glabra, 8-15 semillas por fruto; semilla café oscura, galeada, elipsoide o botuliforme, 3.5-5.5 x 3.5-4.8 x 3-4 mm, lustrosa, lisa, glabra, cicatriz basal blanco amarilla, con 1-3 orificios, sin arilo, sarcócora (aves). Fenología: Florece de marzo a mayo y fructifica de mayo a julio.

Licaria velutina van der Werff. LAURACEAE. Nombre común: Laurel baboso. Arbol de 10-15 m; flores amarillo palido; baya negra, elipsoide, 2.7-3.5 x 1.9-2.5 x 2-2.5 cm, lisa, glabra, mesocarpo amarillo, cáliz acresente, una semilla por fruto; semilla café oscura, elipsoide o ligeramente turbinada, 23-30 x 13-18 x 13-18 mm, lustrosa, crustacea, lisa, glabra, sin arilo, sarcócora (aves, mamíferos ?). Fenología: Florece de mayo a julio y fructifica de junio a agosto.

Faramea occidentalis (L.) A. Rich. RUBIACEAE. Nombre común: Cafesillo. Arbol de 2.5-8 m; flor blanca; drupa negra, esférica o geoide, 7-12 x 7.5-11.5 mm, lisa, glabra, una semilla por fruto; semilla blanco grisacea, geoide, 6-7 x 9-12 mm, opaca, rugosa, glabra, umbilicada, sin arilo, sarcócora (aves). Fenología: Florece de abril a julio y fructifica de octubre a enero, raramente en septiembre y febrero.

Dendropanax arboreus (L.) Decne. et Planchon. ARALIACEAE. Nombre común: Olivo, Palo de agua. Arbol de 15-25 m; flor blanca: baya negra, 5-8 x 6-9 mm, esférica, aplanada en el ápice, lisa, glabra, 5-7 semillas por fruto; semilla blanca en fresco, café al contacto con el aire, café pálida a oscura al secar, 4-5.2 x 3-3.5 x 1-2 mm, elipsoide, semejando un artejo de naranja, opaca, rugosa, glabra, sin arilo, sarcócora (aves). Fenología: Florece de julio a septiembre y fructifica de septiembre a diciembre, raramente hasta febrero.

Astrocaryum mexicanum Liebm. PALMAE. Nombre común: Chocho. Palma de 2-8 m, armada, espata café; panícula con flores blanco amarillas; nuez café oscura o negra, turbinada o elipsoide, 4.5-7 x 2.8-3.3 cm, opaca, espinas negras, 2-4 mm de largo, glabra, una semilla por fruto; sarcócora (mamíferos) o barócora (gravedad). Fenología: Florece y fructifica de enero a diciembre.

Chamaedorea alternans H. A. Wendl. PALMAE. Nombre común: Tepejilote. Palma de 2-6 m, espata verde; inflorescencia con flores blanco amarillas; drupa negra, elipsoide, 8-12-6.5-7.5 mm, lisa, glabra, mesocarpo verde, una semilla por fruto; semilla blanca, elipsoide a ligeramente turbinada, 9-14 x 4.5-8 mm, opaca, reticulada, con partes sulcadas, glabra, sin arilo, sarcócora (aves). Fenología: Florece de marzo a julio y septiembre a enero; fructifica de julio a enero. *C. tepejilote* Liebm. in Mart. Nombre no correcto para esta especie.

Ficus yoponensis Desv. MORACEAE. Nombre común: Amate. Arbol de 25-35 m, con exudado blanco; receptáculo verde; sícono amarillo, esférico, 12-20 x 12-20 mm, liso, glabro, 65-170 semillas por fruto; semilla amarilla, elipsoide o turbinada, 1.7- 2.2 x 0.9-1.1 mm, lustrosa, lisa, glabra, sin arilo, sarcócora (aves y mamíferos). Fenología: Florece y fructifica de enero a diciembre.

Brosimum alicastrum Sw. MORACEAE. Nombre común: Ojoche. Arbol de 20-30 m, con exudado blanco; cabezuelas con flores estaminadas amarillas, flores pistiladas verdes; baya esférica, verde amarilla a rojiza, 16-22 x 16-28 mm, escamosa, 1 (-2 o 3) semillas por fruto; semilla café palida, geoide, 8-13 x 16-20 mm, lustrosa, lisa, glabra, papiracea, sin arilo, sarcócora (aves y mamíferos). Fenología: Florece de diciembre a junio y fructifica de febrero a junio.

Sapindus saponaria L. SAPINDACEAE. Nombre común: Jaboncillo. Arbol de 20-30 m; flor blanca; baya café amarilla, esférica, 14-18 x 14-16.5 mm, lisa, glabra, mesocarpo pegagoso, translucido, 1-3 semillas por fruto; semilla negra, esférica, 10- 11.3 x 9-11 mm, lustrosa, lisa, con un extremo blanco indumentado, sin arilo, sarcócora (aves, mamíferos?). Fenología. Florece de noviembre a diciembre y fructifica de abril a junio.

LRR
422L
1994



UNAM

FECHA DE DEVOLUCION

El lector se obliga a devolver este libro antes
del vencimiento de préstamo señalado por el
último sello.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO