

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA

**Efecto del mosaico de regeneración y la densidad
sobre la remoción post-dispersión de las diásporas de
la palma tropical *Astrocaryum mexicanum* Liebm.**

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 :

JORGE ENRIQUE RODRIGUEZ VELAZQUEZ

MEXICO, D.F.

1994

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Esta tesis la dedico a mis padres:

Jorge y María

A mis hermanos:

Fernanda, Hugo y Gabriel

A mis sobrinas :

Pame y Daniela

A Maricela y Circe.

Y a la memoria de

Mi abuelita María y Jorge Vilchis

Agradezco:

Muy especialmente al Doctor Miguel Martínez Ramos por toda su paciencia y apoyo que me brindó durante el tiempo en que realicé este estudio.

A los Doctores; Rodolfo Dirzo, Ken Oyama, Luis Eguiarte y Gerardo Ceballos, por sus valiosos comentarios y minuciosas críticas que mejoraron mucho la calidad de esta tesis.

A mis compañeros de laboratorio; quienes me ayudaron de forma directa e indirecta en la realización del manuscrito y en el trabajo de campo.

A toda la gente de la estación de Biología tropical Los Tuxtles, por su simpatía y colaboración

A mi maestro Santiago Sinaca, que gracias a su ayuda en el campo y su indiscutible conocimiento de la selva, fueron indispensables para realizar el trabajo de campo.

INDICE

RESUMEN

INTRODUCCION.....	1
ANTECEDENTES.....	2
OBJETIVOS.....	7
MATERIAL Y METODOS.....	12
SITIO DE ESTUDIO.....	16
ANALISIS DE DATOS.....	20
RESULTADOS Y DISCUSION.....	24
CONCLUSIONES.....	62
LITERATURA.....	66

RESUMEN

En la selva de Los Tuxtlas, Ver., las diásporas unisemilladas de la palma *Astrocaryum mexicanum* Liebm. son intensamente removidas por mamíferos terrestres. En este estudio se examinó el efecto que tiene el mosaico de regeneración (claros y bosque cerrado), el arreglo espacial de las palmas reproductivas (sitios con palmas agrupadas y sitios con palmas aisladas), la densidad de semillas (en grupos y aisladas) y la hojarasca (semillas cubiertas y descubiertas) sobre la remoción de las diásporas (denominadas de aquí en adelante "semillas"). Se evaluaron las siguientes hipótesis que están relacionadas con fenómenos que favorecen en las semillas la posibilidad de escapar a la depredación: i) hipótesis de "refugios", que se refiere a la existencia de sitios donde la probabilidad de escapar a la depredación es mayor que al promedio poblacional; ii) hipótesis de "saciación", la cual sugiere que existe un número de "presas" disponibles que excede la cantidad que puede manejar y consumir un depredador por unidad de tiempo y iii) hipótesis de "dispersión", según la cual las semillas que se dispersan fuera de los sitios de alta densidad y/o lejos de la planta madre tienen mayor probabilidad de escapar a la remoción. Estas hipótesis se evaluaron a través de diferentes experimentos de campo.

Durante los 150 días que duró el experimento principal, se observó una remoción total de 95% de las semillas (N = 1,080). Las semillas que se dispusieron bajo las palmas reproductivas agrupadas (vecindarios reproductivos) y en bosque cerrado tuvieron la mayor tasa de remoción. Aquellas que se dispusieron, ya sea en grupo o aisladas, bajo palmas reproductivas aisladas (vecindarios no reproductivos) sin importar el hábitat donde se encuentran, tuvieron la menor tasa de remoción.

En relación con la hipótesis de "refugios", bajo el supuesto de que las semillas removidas son depredadas, los claros y la hojarasca pueden considerarse como refugios para las semillas de *Astrocaryum mexicanum* ya que estos factores disminuyeron significativamente la tasa de remoción. No se encontró evidencias a favor de la hipótesis de saciación ya que la intensidad de remoción, aumentó con la densidad de semillas, aunque se observa una tendencia. Sin embargo, se encontró que los removedores no son eficaces en eliminar semillas cuando la disponibilidad de estas es baja ya que a densidades bajas la intensidad de remoción tendió a ser cero. Esta conducta de remoción dependiente de la densidad determina que algunas semillas escapen a la remoción y lleguen al estadio de plántulas. Finalmente, la "hipótesis de dispersión" es apoyada por los resultados de este estudio ya que se encontró que las semillas aisladas ("dispersadas") tuvieron mayor probabilidad de escapar a la remoción que las semillas en grupo ("no dispersadas"). Este efecto, sin embargo, fue mayor cuando las semillas se encuentran en los claros y dentro de vecindarios de palmas reproductivas.

Por lo tanto la interacción semilla-granívoro es mediada por un complejo de factores interactuantes. Entre estos factores, la distribución espacial de las palmas reproductivas, los hábitats presentes en el mosaico de regeneración del bosque, la hojarasca y la conducta de remoción de los granívoros dependiente de la densidad de semillas, son factores importantes en mediar la interacción granívoro-semilla, y por lo tanto definir la transición semilla-plántula importantes en definir la transición semilla-plántula en *Astrocaryum mexicanum*. De todos estos factores, la aparente incapacidad de los removedores para atacar semillas cuando estas ocurren a densidades bajas fué el factor más importante. Según los resultados obtenidos, la densidad promedio con cuál un granívoro sería incapaz de atacar una semilla sería alrededor de 0.06 semillas m⁻².

INTRODUCCIÓN

En los bosques húmedos tropicales perennifolios (Rzedowski, 1978), los animales que se alimentan de semillas (*i.e.* granívoros) juegan un papel importante en la dinámica de las poblaciones de árboles (Janzen 1970). Estos animales causan altos niveles de mortalidad en las cosechas de semillas, los cuales llegan a ser, en muchos casos, cercanos al 100% (Janzen, 1969- 1982; Howe et. al., 1985; Forget, 1992). Sin embargo, es frecuente encontrar que dentro de una población las tasas de granivoría varían con la densidad de las semillas (p.ej. Janzen, 1970; Schupp, 1990). Por otro lado, se ha observado que en los hábitats formados por la dinámica de regeneración del bosque afectan la probabilidad que tienen las semillas de ser atacadas. En algunos de estos hábitats se producen micrositios que funcionan como refugios para las semillas dado que la probabilidad de ataque disminuye. Asimismo, la hojarasca que cae del dosel cubriendo las semillas, puede coadyuvar a disminuir la probabilidad de ataque que sufren las semillas por sus granívoros.

De acuerdo a estas ideas, al parecer la granivoría es un factor que puede regular el tamaño de las poblaciones de árboles (p.ej. Clark y Clark, 1984; Schupp, 1988) y los hábitats del mosaico de regeneración, así como la hojarasca, pueden ser factores importantes en mantener a salvo de los granívoros a cierto nivel de semillas producidos por una población de plantas.

El presente estudio es parte de un proyecto general sobre la ecología de poblaciones de la palma *Astrocaryum mexicanum* Liebm. iniciado por José Sarukhán en 1975 (Sarukhán, 1978, 1980). Las diásporas unisemilladas de esta palma, que se referirán de aquí en adelante como semillas, poseen características que las vuelven un material muy útil en el estudio ecológico de la interacción semilla-granívoro tales como: su gran tamaño (4-5 cm de

diámetro), fácil manipulación, y la gran cantidad de información que se tiene sobre su biología (Piñero y Sarukhán, 1992).

El presente trabajo se enfoca a evaluar el efecto de dos variables que se han ya detectados como importantes en la interacción granívoro-semilla, a saber, la densidad de las semillas y el hábitat donde ocurre la interacción. A diferencia de los demás trabajos sobre el tema, el presente contempla una tercera variable la cual hasta el momento no se había considerado. Esta variable tiene que ver con el arreglo espacial de las semillas producto del arreglo espacial de las plantas progenitoras. Alrededor de estas evaluaciones, también se exploran hipótesis sobre factores que favorecen en las semillas la posibilidad de escapar al ataque por granívoros. A continuación, a manera de antecedentes se presenta una síntesis de las ideas y trabajos más importantes para la presente investigación.

ANTECEDENTES

La granivoría y la densidad de semillas

Generalmente, la densidad de semillas que existe en el suelo muestra una distribución espacial heterogénea. Tal distribución tiene un gran efecto sobre la intensidad de remoción por granívoros que sufren las semillas. El nivel de tal heterogeneidad depende de factores tales como los siguientes:

i) *La distribución espacial de los árboles reproductivos.* En una misma población de árboles reproductivos, cuando los individuos ocurren de manera agregada, como sucede en la mayoría de las especies arbóreas tropicales (Hubbell y Foster, 1983), es esperable que la densidad de semillas en el suelo exhiba una varianza espacial mayor que si estos individuos se encuentran distribuidos al azar o de manera uniforme.

ii) *La variación inter-individual en el número de semillas producido por cosecha.* Considerando un mismo patrón de distribución de plantas reproductivas, si esta variación es amplia (por ejemplo, cuando muchas plantas producen pocas semillas y unas cuantas muchas semillas), la densidad de semillas en el suelo tendría un patrón espacial muy heterogéneo. Por el contrario, si la variación en fecundidad es pequeña (por ejemplo, cuando la mayoría de las plantas producen una cantidad similar de semillas) la densidad de semillas en el suelo tendería a ser espacialmente homogénea. La variación en fecundidad, en algunos casos, está fuertemente determinada por el ambiente. Por ejemplo, en la palma *Astrocaryum mexicanum* se ha observado que los individuos que se encuentran en los claros del bosque producen tres veces más frutos que aquellos que se encuentran bajo doseles cerrados (donde muchas palmas no fructifican). Tal diferencia determina que exista en el suelo una distribución heterogénea en la densidad de estas semillas (Piñero y Sarukhán 1982; Sarukhán et al. 1984).

iii) *La sincronía en la fructificación entre individuos.* Si los individuos de una misma población fructifican y tiran sus semillas en un ámbito de tiempo corto, la densidad espacial de semillas en el suelo tendería a ser homogénea. Por el contrario, si la fructificación es fuertemente asincrónica la densidad de semillas en el suelo tendería a ser heterogénea.

iv) *La amplitud de dispersión de las semillas.* Si se mantiene fijo el patrón de distribución espacial de las plantas progenitoras, entre mayor es la amplitud de dispersión de semillas la distribución de las mismas al depositarse en el suelo tendería a ser homogénea. Pero si tal amplitud es reducida, la densidad de semillas en el suelo tendería a ser heterogénea.

La variación en uno o varios de estos componentes puede definir el grado de heterogeneidad de la densidad de semillas en el suelo, el nivel de

remoción de semillas post-dispersión y, como consecuencia, el patrón de distribución espacial de las plántulas y, a largo plazo, aquel de las plantas adultas (Janzen, 1970; Connell, 1971; Oyama, 1984).

Remoción de semillas y el mosaico de regeneración

En las selvas, la caída de árboles y las subsecuentes fases de regeneración natural del bosque (Brokaw, 1985; Martínez-Ramos, 1985) generan un mosaico de diversos hábitats tales como claros, bordes de los claros, sitios sucesionales y bosque maduro (Denslow, 1987). Dentro de cada uno de estos hábitats las semillas pueden tener diferentes probabilidades de ser atacadas por granívoros (Augspurger, 1983, 1984; Webb y Willson, 1985; Schupp, 1988, 1989; Illescas, 1987).

Lo anterior parece deberse a que estos hábitats contrastan tanto en condiciones físicas (humedad, temperatura, radiación), como en la estructura del paisaje (ramas, troncos y hojarasca sobre el suelo), los cuales pueden afectar la actividad del granívoro. Por ejemplo, en los claros la cantidad de ramas y troncos que se encuentran en el suelo es mayor que en el bosque maduro (Martínez-Ramos, 1985). Se ha propuesto que los claros pueden ser sitios que protegen a los roedores de sus depredadores, de manera que la remoción de semillas sufrida por algunas especies de árboles es significativamente mayor en los claros que en los hábitats de bosque cerrado (Schupp, 1989).

Algunos estudios muestran que el nivel de remoción que sufren las semillas en diferentes hábitats del mosaico de regeneración varía de una especie a otra. El cuadro 2 muestra la variación inter-específica encontrada en la remoción de semillas entre diferentes hábitats del mosaico de regeneración para varios bosques tropicales. Puede notarse que algunas especies sufren

mayor remoción en los claros que en el bosque maduro, en otras la tendencia es opuesta y en otras más la remoción es igual entre estos hábitats. Un trabajo ilustrativo sobre este punto es el elaborado por Samper (1992), quien realizó una serie de estudios sobre la remoción de semillas por vertebrados de varias especies de árboles en un bosque mesófilo tropical Colombiano, en la región denominada "La Planada". Él observó que según el hábitat (claros, bordes de claros y sitios maduros), el nivel de granivoría que sufrió cada especie varió notablemente entre los hábitats sin seguir una tendencia común (Cuadro 2).

Los resultados de estos estudios indican que el mosaico de regeneración natural del bosque contiene hábitats que parecen funcionar como "refugios" para las semillas, en donde la probabilidad de ser removidas disminuye notablemente. (Webb et al., 1985; Schupp, 1988 y 1989; Willson et al., 1990). Por lo tanto, el nivel de depredación que sufren las semillas de una población de árboles puede ser el resultado de la interacción entre los efectos causados por la densidad de semillas y el mosaico de regeneración.

Estrategias de "escape" a la granivoría

A diferencia de los animales, las semillas no pueden correr o esconderse dentro de una madriguera para escapar de sus depredadores. De tal forma, se conocen algunas "estrategias" que aparentemente evolucionaron en las plantas como medios de escapar al ataque de los granívoros.

La intensidad de ataque de un granívoro a las semillas es mediado por la posición que guardan estas respecto a la planta materna y por la densidad con la que se presentan las semillas al removedor. Según Janzen (1970) y Connell (1971), se pueden plantear dos hipótesis al respecto: i) depredación dependiente de la densidad, siendo mayor la intensidad de ataque en semillas que se encuentran agregadas y ii) depredación dependiente de la distancia,

siendo menor la intensidad de ataque a medida que la distancia al progenitor aumenta. La dispersión que tienen las semillas, por lo tanto, es muy importante, ya que tiende a disminuir estos dos posibles riesgos de mortalidad (How et al., 1982). Clark y Clark (1984) revisaron veinticuatro estudios que evaluaron las hipótesis de Janzen (1970) y Connell (1971). En esa revisión se encontró más evidencias en apoyo a las hipótesis que en su contra (Clark y Clark, 1984).

La producción masiva y sincrónica de semillas que se observa en algunas poblaciones de árboles (Silvertown, 1980), se ha interpretado como una estrategia de evasión a la granivoría. La idea descansa en el hecho de que los granívoros poseen niveles de "saciación" que limitan la cantidad de semillas que pueden manipular y finalmente consumir. Por arriba de este nivel, un granívoro no puede seguir consumiendo más semillas, de manera que aumenta la proporción de la cosecha de semillas producidas por una planta que escapa a la remoción (Janzen, 1978). Estas ideas se han asociado con el consecuente efecto producido por la presencia de años de máxima fructificación en las poblaciones de árboles, conocidos como años semilleros ("mast seeding years") (Silvertown, 1980). En dichos años, comúnmente se observan los niveles mínimos de remoción de semillas (Janzen, 1975; Schupp, 1990; Silvertown, 1980).

Otra posible "estrategia" de evasión a la granivoría se relaciona con periodos asincrónicos, alternados y no predecibles de fructificación (Ramírez y Arrollo, 1987). Esta asincronía reproductiva en los árboles puede ocasionar que los granívoros no se ajusten a los periodos de producción de semillas debido a que la disponibilidad de estas en el suelo se vuelve impredecible. Por lo tanto, la probabilidad de encuentro con semillas se ve disminuido y el gasto

energético que tienen que realizar los granívoros para encontrarlas se incrementa (Piñero y Sarukhán, 1982).

Caída de hojarasca

La probabilidad de sobrevivencia de una semilla depende de la probabilidad de ser encontrada por sus granívoros, lo cual depende, a su vez, del tiempo de germinación, de la densidad de los granívoros y de la conducta de estos para detectar las semillas (Price et. al., 1986; Molofsky et. al., 1992). La posibilidad de encuentro se ve afectada por la hojarasca (Price et. al., 1986). Con el tiempo, las semillas depositadas en el suelo tienden a ser cubiertas por la hojarasca que cae del dosel. Se ha mostrado que la hojarasca disminuye la intensidad de remoción de las semillas. Samper (1993), elaboró un estudio en el cual observó el efecto de la hojarasca en la remoción, de varias especies de semillas, en una selva Colombiana. Los resultados mostraron que la mayoría de las especies de semillas que se encontraban bajo la hojarasca tenían menor posibilidad de ser removidas que las semillas que no estaban cubiertas (Samper, 1993).

OBJETIVOS

Con el presente estudio se trata de contribuir al entendimiento de la dinámica granívoro-semilla en sistemas tropicales. A diferencia de los trabajos hasta ahora realizados sobre el tema, el presente estudio incorpora el análisis del efecto producido por la distribución espacial de la población de plantas reproductivas sobre la tasa de remoción. Como se mencionó anteriormente, tal distribución es una fuente importante en la variación de la densidad de semillas que se exhibe a los granívoros. También se analizará el efecto de distintos hábitats, promovida por la dinámica del mosaico de regeneración, de la

hojarasca que cae del dosel y de la posible dispersión secundaria de las semillas, sobre la probabilidad y la tasa de remoción de semillas. Además, se evaluará la existencia de una densidad de semillas umbral sobre la cual los granívoros alcanzan un nivel de saciación.

Con el empleo de un sistema experimental, se llevó a cabo la evaluación de las siguientes hipótesis relacionadas con factores que permiten a las semillas aumentar la probabilidad de escapar a la remoción. Tales hipótesis fueron:

i) Hipótesis de "refugio". Esta hipótesis, propuesta inicialmente por Gauss (1954), propone la existencia de sitios donde la probabilidad de depredación es significativamente menor al promedio poblacional (Gauss, 1954). En las selvas tropicales, el mosaico de regeneración natural del bosque y la hojarasca proporcionan micrositos donde la probabilidad de remoción de una semilla puede ser menor al promedio poblacional (Schupp, 1988a; Samper, 1992)

ii) Hipótesis de "saciación". Esta hipótesis postula que un número de presas disponibles excede la cantidad que puede manejar y consumir un depredador por unidad de tiempo (Holling, 1965). En el caso de las semillas, se ha observado que cuando existen densidades altas en el suelo la probabilidad que tienen las semillas de escapar a la granivoría es mayor que cuando se encuentran a bajas densidades (Silvertown, 1980).

iii) Hipótesis de "dispersión". Las semillas que son dispersadas fuera de los sitios de alta densidad o de la cercanía al progenitor, tienen una mayor probabilidad de escapar a la remoción que aquellas que caen bajo o cerca de la planta materna (Janzen, 1970; Connell, 1971).

Para abordar el objetivo general y las hipótesis planteadas, se usó como sistema de estudio a las semillas (diásporas) de la palma tropical *Astrocaryum*

mexicanum y a su gremio de granívoros. Específicamente, los objetivos de este trabajo son:

i) Documentar la dinámica y el nivel de remoción, que sufren las semillas de la palma *Astrocaryum mexicanum* en el suelo.

ii) Determinar el efecto que tiene el mosaico de regeneración (claros y bosque maduro), la densidad de semillas (dispuestas de manera aisladas y en grupo), la hojarasca, y el arreglo espacial de palmas reproductivas sobre la tasa de remoción semillas.

iv) Explorar como es la intensidad de remoción en función de la disponibilidad de las semillas.

iii) Identificar cuál es el hábitat (claros o bosque maduro) y la densidad en el cuál una semilla tiene la mayor probabilidad de escapar a la granivoría.

La Figura 1 muestra un esquema de la estructura conceptual del trabajo, remarcando los factores que presumiblemente afectan la transición demográfica de una semilla hacia el estadio de plántula en el contexto de la granivoría. Como ya se ha mencionado anteriormente, los claros aumentan la producción de frutos de las palmas. La fecundidad puede permanecer alta, aún cuando el dosel se ha cerrado, por más de 10 años (Martínez-Ramos, et al., 1988). En el bosque maduro, o en un claro recién abierto donde la reproducción ocurrió previamente, la producción de diásporas en las palmas es bajo. Por lo tanto, existen claros y sitios maduros con palmas altamente reproductivas y otros con palmas con una baja productividad de diásporas. Al separarse las infrutescencias de la palma madre y caer al suelo por gravedad, el impacto causado por la caída, o bien por efectos de microtopografía, separa algunas semillas del resto del grupo. Las semillas pueden quedar aisladas también debido a la dispersión secundaria llevada a

SEMILLAS EN LA PALMA → SEMILLAS EN EL SUELO → PLANTULAS

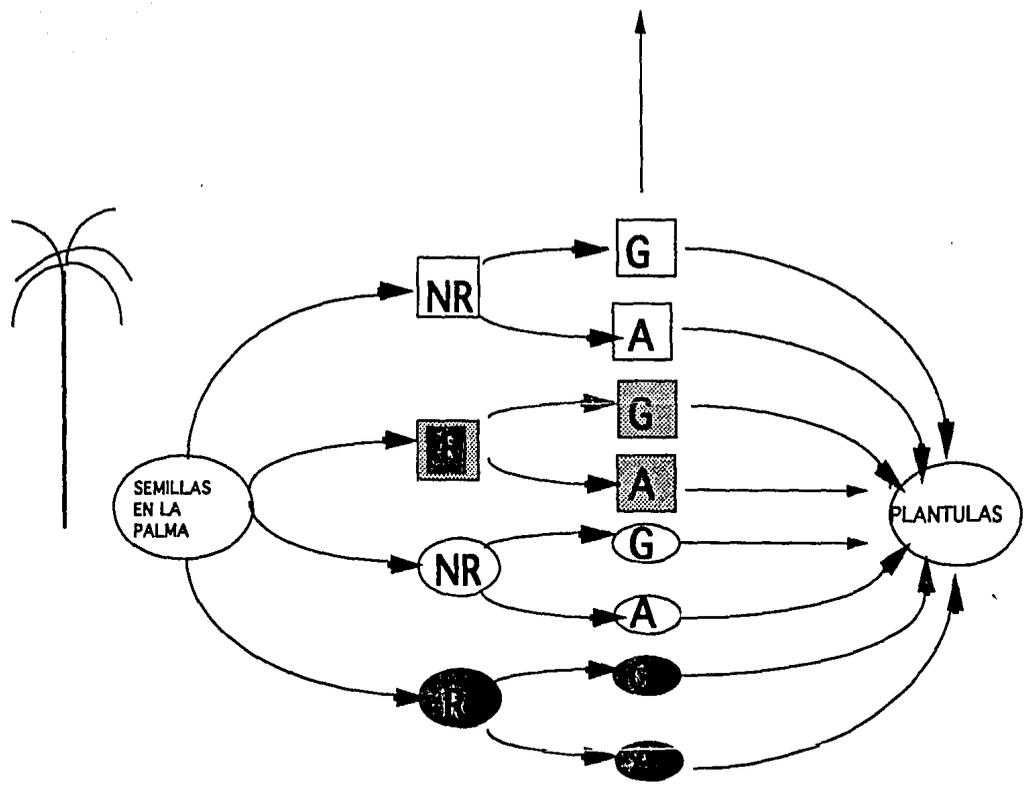


Figura 1. Esquema conceptual que indica los factores abordados en el presente estudio como posibles mediadores de la dinámica de remoción post-dispersión de semillas de La palma tropical *Astrocaryum mexicanum*..

	= Semillas en claros no reproductivos		= Semillas en sitios maduros no reproductivos
	= Semillas en claros reproductivos		= Semillas en sitios maduros reproductivos

NR = Vecindarios no reproductivos
 R = Vecindarios reproductivos

G = Semillas en grupo (n=25)
 A = Semillas aisladas

cabo por algunos mamíferos (Eguiarte et al., 1993). De esta manera se puede esperar una alta heterogeneidad espacial en la densidad de semillas en el suelo de los diferentes hábitats del mosaico de regeneración (ver Figura 1).

Finalmente, cabe remarcar que dado que una semilla removida no siempre es depredada, en este trabajo se entenderá por remoción como el traslado de una semilla efectuada por su granívoro suponiendo que ésta es, en última instancia, es depredada. Sin embargo, puede haber la posibilidad de que la semilla sea abandonada por el granívoro en un estado viable, es decir, que sea dispersada secundariamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Astrocaryum mexicanum Liebm. (Palmae, Arecoidae)

Esta palma, llamada locamente "chocho", ha sido foco de diversos estudios ecológicos en la región de "Los Tuxtlas", Ver. (Martínez-Ramos et al., 1988; Mendoza et al., 1987; Piñero et al., 1977; Sarukhán, 1978; Sarukhán, 1980; Sarukhán et al., 1984; Sarukhán et al., 1985; Pérez-Ishiwara, 1989; Dayer, 1990; Enriquez, 1991). *Astrocaryum mexicanum* es la especie arbórea más abundante en la selva de Los Tuxtlas, con densidades de hasta 1,200 individuos adultos (> 1 m de altura) por hectárea. Se desarrolla en el sotobosque (< 10 m de altura) y alcanza edades mayores a 130 años (Piñero et al., 1984).

Durante los meses de mayo a octubre, un individuo puede producir, en promedio, una infrutescencia bajo condiciones de sombra y hasta cinco dentro de los claros de la selva (Martínez-Ramos et al., 1988). Cada infrutescencia (panícula) presenta un número aproximado de 23 frutos, que en promedio no varía significativamente entre años ni entre sitios (Piñero y Sarukhán, 1982). El fruto es una nuez, en la cuál solo hay una sola semilla. Mide entre 3 a 4 cm de largo y aproximadamente 2.5 cm de diámetro. Estas semillas son ricas en lípidos y están densamente cubierta por espinas. Una vez que caen al suelo, las semillas tardan entre 4 a 8 meses en germinar (Figura 2).

Las palmas que fructifican se encuentran distribuidas espacialmente de manera agregada (Piñero y Sarukhán, 1984; Enriquez, 1991). Tal agregación parece reflejar la heterogeneidad lumínica que afecta la actividad reproductiva de la palma *Astrocaryum mexicanum* (Sarukhán et al., 1984). En los claros

grandes, existe una mayor densidad de palmas reproductivas que en los sitios "cerrados" de la selva (Martínez-Ramos et. al., 1988). En los sitios maduros, sin embargo, las palmas reproductivas se encuentran también agregadas, presumiblemente porque existen pequeños claros que estimulan la fructificación de unos cuantas palmas. En los sitios maduros de la selva es posible detectar agrupaciones de tres a cinco palmas reproductivas y algunas otras aisladas, rodeadas por palmas no reproductivas (Figura 3). Se ha observado que la población de esta palma presenta una asincronía en el momento de la reproducción dentro y entre años (Piñero y Sarukhán, 1982; Martínez-Ramos et. al., 1988). La agregación de los individuos reproductivos, la asincronía en la producción de frutos y su dispersión por gravedad, dan como resultado, densidades de semillas notablemente heterogéneas a nivel del suelo. En este sentido, pueden reconocerse vecindarios de palmas reproductivas donde la densidad de semillas es alta, y vecindarios de palmas no reproductivas, donde la densidad de semillas es baja (Figura 3).

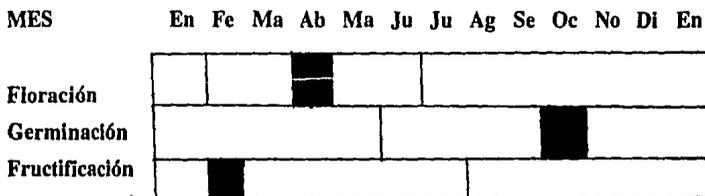


Figura 2. Tendencias fenológicas de la población de *Astrocaryum mexicanum* en Los "Tuxtlas Veracruz". Según M. Martínez-Ramos (datos no publicados). Las tres barras corresponden a los meses en los cuales la población de *A. mexicanum* se encuentra en floración, fructificación y las semillas germinando. Los cuadros negros dentro de las barras corresponden al pico en el cual se observa un mayor número de individuos fructificando, floreciendo o las semillas se encuentran germinando.

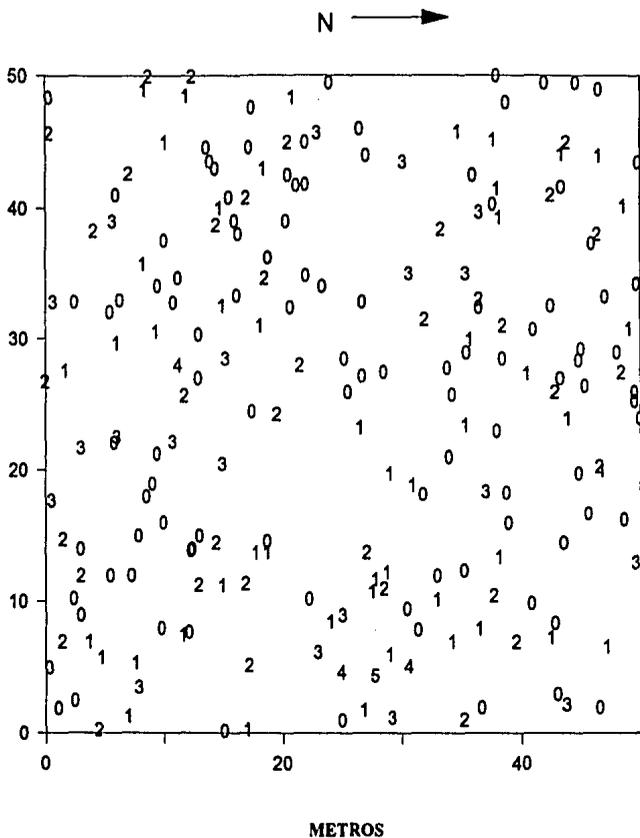


Figura 2. Distribución espacial de individuos reproductivos y no reproductivos de la palma *Astrocarium mexicanum*, en 2500 m² en Los Tuxtlas Veracruz, par el año de 1990. Los números indican las infrutescencias producidas por cada individuo ese año. 0= individuos no reproductivos 1,2,3,4 y 5 = individuos reproductivos. (Datos de A. Enriquez, no publicados)

Remoción de semillas en *Astrocaryum mexicanum*

Las semillas de *Astrocaryum mexicanum* sufren una fuerte remoción tanto antes como después de su dispersión. Se ha reportado que la ardilla arborícola *Sciurus aureogaster* remueve cerca del 50% de las semillas producidas por una palma antes de que estas caigan al suelo (Sarukhán, 1978). También se ha observado que los frutos son atacados por la larva de dípteros (Tephritidae) que emergen un mes después de que se han desarrollado las semillas (Andrade, 1989).

La remoción que sufren las semillas de *Astrocaryum mexicanum* en el suelo es llevada a cabo por diferentes roedores: los ratones *Heteromys desmarestianus* y *Peromyscus mexicanum*, el serete (*Dasyprocta punctata*), el tepescuintle (*Aguti paca*) y la ardilla (*Sciurus depeii*), entre otros (Coates-Estrada y Estrada, 1986; Martínez-Gallardo, 1988, 1994; Eguiarte et. al., 1990). La remoción total por cosecha de semillas provocada por estos mamíferos es mayor al 90% (Sarukhán, 1976). También se ha notado que algunos de estos animales funcionan como vectores de dispersión secundaria de las semillas (Martínez-Gallardo, 1988; Eguiarte et. al., 1993).

Estudios preliminares han notado que la remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* es mayor bajo sitios maduros de la selva que en los claros producidos por la caída de árboles (Martínez-Ramos et al., 1988; Martínez-Gallardo, 1988). Esta diferencia, notable unos días después de que caen las semillas, se atenúa a medida que pasa el tiempo.

Sitio de estudio.

El presente trabajo se llevó a cabo en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (Instituto de Biología, UNAM), ubicada al sureste del estado de Veracruz (95° y 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte). Esta reserva de 700 ha de selva alta perennifolia (sensu Miranda y Hernández-X, 1963) cubre un ámbito altitudinal que va de 150 a 530 msnm (Lot-Helgueras, 1976). El clima es cálido-húmedo, con un promedio de precipitación anual de 4,725 mm y una temperatura media anual de 23.70 °C. En otros trabajos se pueden encontrar detalles sobre el clima (Soto, 1976), suelos (Bongers et al., 1988), vegetación (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1987), estructura de la selva (Bongers et al., 1988) y ecología general (Gómez-Pompa y Del Amo, 1985).

La selva en la Estación posee una dinámica importante de formación de claros por la caída de árboles. La tasa de ocurrencia de aperturas del dosel varía desde un claro $\leq 100 \text{ m}^2 \text{ ha año}^{-1}$ hasta uno mayor a $500 \text{ m}^2 \text{ ha } 15 \text{ años}^{-1}$ (Martínez-Ramos et al. 1988). Por unidad de superficie, el mosaico de regeneración natural de la selva en Los Tuxtlas se conforma, proporcionalmente, de 0.02 en fase de claros (< 1 año desde la caída de los árboles), 0.34 en fase de construcción (1 a 35 años) y 0.65 en fase de madurez (>35 años) (Martínez-Ramos et. al., 1988).

Sistema experimental principal

Se colectó un total de 2, 520 diásporas de la palma *Astrocaryum mexicanum*.. Por una prueba de flotación en agua, se separaron las semillas viables (que no flotan) de las semillas inviables (que flotan). Esta prueba se verificó, abriendo algunas semillas al azar, para luego observar la condición en la que se encontraba el embrión. Los resultados mostraron que el 99% de

las diásporas que flotaban se encontraban huecas, con el embrión muerto o podrido, mientras que las que no flotaban presentaron un embrión aparentemente sano.

Se hizo una mezcla al azar de todas las semillas (vanas y buenas) y se formaron grupos de 25 semillas, simulando la densidad que se puede encontrar en el suelo. Estos grupos tuvieron una proporción de semillas vanas que varió entre 0 % a 31 %, que representó el ámbito de semillas inviables que se pueden encontrar por infrutescencia (J. Rodríguez, observaciones personales). Se marcaron con un pequeño punto negro de pintura indeleble a las semillas vanas y a las sanas se les marcó con dos puntos negros.

Se eligieron tres sitios en la selva que presentaron claros en el dosel, con tamaños mayores a 200 m² y con dos o menos años de haberse abierto por la caída de árboles completos. Estos claros estuvieron rodeados por vegetación madura. Dentro de cada sitio, se instaló el sistema experimental, pareando un claro y un sitio maduro (sitios con dosel cerrado 10-15 m distanciados de los bordes de los claros). Así, los ambientes "claro" y "maduro" quedaron contiguos asegurando la mayor semejanza en otras variables no controladas, como por ejemplo la comunidad de granívoros.

El sistema experimental incluyó tres variables:

1) *Hábitats del mosaico de regeneración*; dividido en: i) claros del dosel formados por la caída de árboles, definidos aquí como "claro" (C) y ii) sitios con el dosel cerrado, definidos como sitios "maduros"(M).

2) *Arreglo espacial de palmas reproductivas*; incluyó dos variantes: i) "vecindario de palmas reproductivas" (VR), formado por un grupo experimental de 25 semillas bajo la copa de una palma adulta central, rodeada de otras cuatro palmas (periféricas), cada una con un grupo de 20 semillas dispuesto en su base y ii) "vecindario de palmas no reproductiva" (VNR),

formado por un grupo experimental de 25 semillas bajo la copa de una palma adulta central, rodeada de otras cuatro palmas adultas sin semillas. En ambos casos, previamente al establecimiento del experimento, se eliminó de cada vecindario todas las semillas que se encontraban en el suelo y en las palmas.

3) *Densidad de semillas*; incluyó dos niveles: i) semillas en grupo, cada grupo constituido por 25 semillas (G) y ii) semillas aisladas (A), las cuales fueron dispuestas al azar dentro de cada vecindario (Figura 4).

En total, se usaron 900 semillas en los grupos dispuestos bajo las palmas centrales, 180 se establecieron de manera aislada y 1, 440 se colocaron en los grupos dispuestos bajo las palmas periféricas que constituyeron los vecindarios reproductivos.

Dentro de cada ambiente, se ubicaron tres réplicas de cada tipo de vecindario, y dentro de cada vecindario se colocaron las semillas en grupo (25) y las 5 aisladas. De esta manera se tuvieron tres réplicas de cada ambiente (tres claros y tres maduros), 18 de cada tipo de vecindario y 36 de cada densidad (Figura 4).

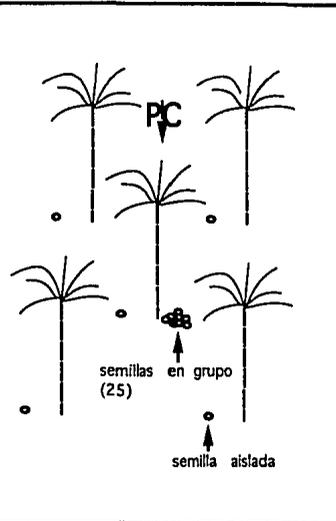
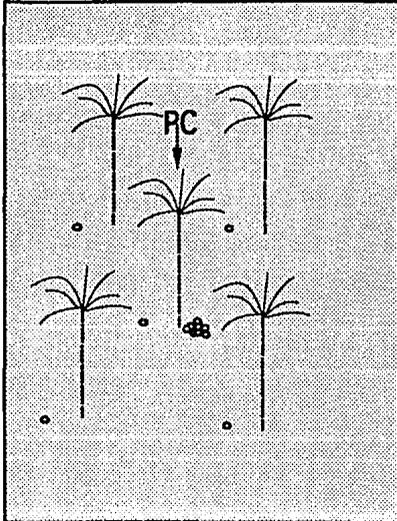
El experimento se montó el 1 de octubre de 1989, fecha que coincidió con el pico caída de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas (Figura 2). A partir de esta fecha, se hicieron seis conteos de las semillas remanentes, los tres primeros cada quince días y los tres últimos cada mes. El último censo culminó el primero de abril de 1990.

Experimento de hojarasca

En octubre de 1990 se seleccionaron cuatro sitios en la selva. Dos se encontraban en claros y dos en sitios maduros. Cada sitio tenía ocho palmas de *Astrocaryum mexicanum* elegidas al azar, las cuales se marcaron con un pequeño listón de plástico para su fácil reconocimiento. Bajo la copa de cada

Sitios maduros (N = 3) Claros (N = 3)

vecindarios no
reproductivos (N = 3)



vecindarios
reproductivos (N = 3)

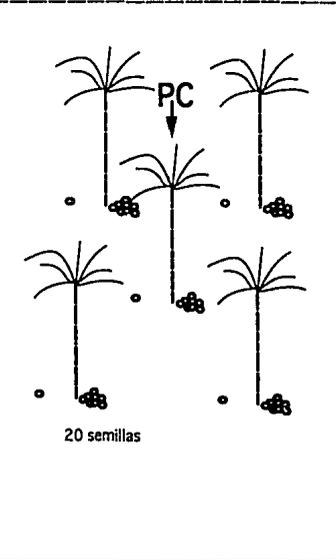
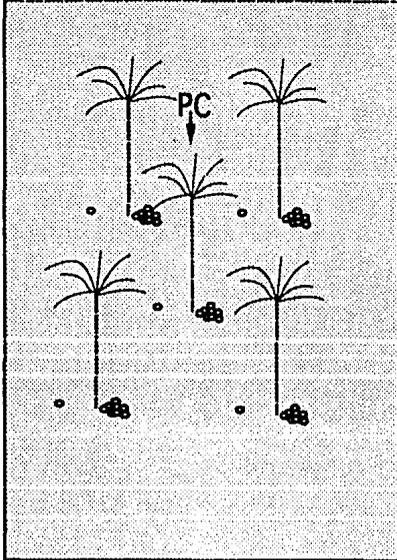


Figura 4. Diseño experimental principal usado en el estudio de la remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtles, Veracruz. Las siglas PC indican las palmas centrales, rodeadas por cuatro palmas periféricas.

palma, se colocó un grupo de 20 semillas "sanas" (según la prueba de flotación). Las semillas de cuatro palmas elegidas al azar en cada sitios se cubrieron con hojarasca y las de las otras cuatro se dejaron expuestas sin hojarasca. En total se usaron 720 semillas. El registro de las semillas se realizó diariamente a lo largo de una semana. En cada registro se contaban las semillas remanentes y se colocaba de nuevo el número de semillas que fueron removidas. De esta forma se mantenía un número constante de 20 semillas cada día. El mismo experimento se repitió en los siguientes dos meses. Para cada mes se ocuparon diferentes sitios ya que así se podría evitar una conducta de aprendizaje del depredador hacia los sitios.

Análisis de los datos y prueba de hipótesis

Dinámica general de la remoción de semillas

Para analizar la dinámica de remoción general, se estimó a cada intervalo de tiempo (cada 15 días, el primer mes y posteriormente cada mes hasta cumplir 150 días), la proporción de semillas remanentes de la densidad inicial de semillas. La tasa promedio de remoción se estimó mediante un modelo exponencial que relaciona al número de semillas remanentes como función del tiempo. El modelo empleado fue:

$$\text{SNR}_t = e^{(a-d \cdot t + c \cdot t^2)},$$

Donde SNR_t es el número de semillas remanentes a lo largo del tiempo, e es la base de los logaritmos naturales, a es el coeficiente de la pendiente promedio de la curva de sobrevivencia, d es la tasa promedio de remoción de semillas, c es un factor de corrección de d , y t^2 , es el tiempo al cuadrado. Si $c > 0$, la tasa de remoción que sufren las semillas al inicio es mayor que la tasa de remoción promedio, es decir, la tasa de remoción de

semillas tiende a disminuir a medida que el tiempo transcurre. La curva de remoción resultante al graficar el logaritmo natural de SNR_t versus el tiempo es de tipo cóncava. Si $c < 0$, entonces la tasa de remoción se incrementa con el tiempo, el modelo describe una curva de remoción convexa. Finalmente, si $c = 0$, la tasa de remoción es constante (igual a d), entonces la curva de remoción es lineal (ver detalles en Valiente-Banuet, 1991).

La bondad de ajuste del modelo y la significancia estadística de los valores estimados para d y c se evaluó a través del paquete estadístico GLIM (Headly, 1988). El ajuste del modelo se llevó a cabo a través de un análisis de devianza que consideró un error tipo poisson y una función de unión tipo logarítmico.

Efecto de cada variable y su interacción sobre la tasa de remoción de semillas

Para evaluar el efecto aislado de cada variable independiente (hábitat, tipo de vecindario y densidad) sobre la tasa de remoción de semillas se usó un modelo exponencial semejante al descrito en la sección anterior. El modelo se ajustó a través del paquete GLIM y el efecto de cada variable independiente (o factor) sobre la tasa de remoción se evaluó a través de la devianza explicada por la interacción entre el factor tiempo y la variable en cuestión. De igual manera, los efectos de la interacción entre las variables sobre la tasa de remoción se evaluaron a través de un modelo exponencial que consideró la interacción entre el factor tiempo y las variables independientes. Cuando la variable dependiente es discreta, como en el presente caso (es decir, el número de semillas remanentes), la devianza explicada por estos modelos equivalente a un valor aproximado de X^2 con $\Pi f-1$ grados de libertad, donde f es el número de niveles incluidos en cada variable independiente (Headly 1988), en

este caso dos para tipo de vecindario, dos para el hábitat y dos para la densidad.

La bondad de ajuste del modelo y la significancia estadística de los valores estimados para los coeficientes se evaluó a través del paquete estadístico GLIM (Headly 1988). Las pruebas de hipótesis correspondientes a los tratamientos y a las interacciones, se evaluaron bajo un nivel de significancia menor a 5%. El ajuste del modelo se hizo a través de un análisis de devianza que consideró un error tipo poisson y una función de unión tipo logarítmico (Headly, 1988).

Antes de desarrollar los modelos se evaluó si existían efectos de bloque atribuibles a los tres sitios usados como replicas de los ambientes claro y sitio maduro. Con un modelo similar al anterior, se comprobó que no existía este efecto. Por lo tanto, se sumaron los grupos de semillas de los tres sitios pertenecientes a cada tratamiento. De esta manera, el número de semillas iniciales introducidos al modelo para cada tratamiento fue de 225, en el caso de las semillas centrales, y de 45, para el caso de las semillas aisladas.

Efecto de la hojarasca en la remoción de semillas

Para evaluar el efecto de la hojarasca en la remoción de semillas, entre hábitats diferentes (claro y bosque maduro) se recurrió a una prueba de X^2 , para probar la hipótesis nula de que la remoción de semillas es independiente de la presencia de hojarasca sobre las mismas y de la interacción entre la hojarasca y los hábitats.

Remoción de semillas en función de la densidad

Para describir como es afectada la sobrevivencia de las semilla en función de su disponibilidad, se relacionó la cantidad de semillas removidas

(CSR) por unidad de tiempo, como función de la cantidad de semillas inicialmente ofrecida (CSI). Se contabilizó el número de semillas presentes en cada uno de los montones de semillas inicialmente colocados a cada intervalo de tiempo, el cuál dio el porcentaje de remoción (PR). De esta forma se obtuvo la tasa de remoción diaria sufrida por las semillas a través de la siguiente relación $TRD = 1 - [(1 - PR)^{1/T}]$.

Probabilidad de permanencia y densidad de las semillas a los 150 días

El efecto de cada una de las tres variables independientes analizadas sobre la probabilidad de las semillas de no ser removida después de 150 días, se evaluó a través de un modelo lineal generalizado que consideró un error tipo binomial y una función de unión logístico. El modelo empleado tiene la siguiente expresión (Headly, 1988):

$$PP = e^{1+H+V+D} / (1 + e^{1+H+V+D})$$

Donde PP es la probabilidad de permanencia, e es la base de los logaritmos naturales, y H, V y D son coeficientes que definen los efectos del hábitat, el tipo de vecindario y de la densidad sobre PP.

Finalmente, se obtuvo la densidad de semillas remanentes después de 150 días en cada uno de los tratamientos que consideró el experimento principal. Con este propósito, se obtuvo el área promedio que cubría cada vecindarios (25 m²) y la densidad se calculó dividiendo el número de semillas remanentes al término del experimento entre tal área.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Dinámica global de la remoción de semillas

Porcentaje de remoción total

Al término de los 150 días que duró el presente estudio, el 95% de la densidad total de semillas, fue removida. Este resultado es consistente con los resultados obtenidos por otros estudios que han evaluado el nivel de remoción de semillas que sufre la palma *Astrocaryum mexicanum* en la selva de Los Tuxtlas. Los valores de remoción post-dispersión reportados varían entre 90% y 95% (Sarukhán 1978, 1988; Piñero et al., 1984; Martínez-Ramos et al., 1988). Dado que estos valores se obtuvieron en diferentes años, la elevada remoción que sufren las semillas de la palma *A. mexicanum* en el suelo es consistentemente alta a lo largo del tiempo.

Para otras especies arbóreas de selvas húmedas, se han encontrado valores de remoción de semillas por mamíferos terrestres que oscilan entre 0 y 100%. El Cuadro 1 concentra valores porcentuales de remoción de semillas de árboles por mamíferos, obtenidos por varios autores en varios bosques tropicales perennifolios. De acuerdo con estos datos, y tomando las reservas necesarias al comparar información proveniente de estudios que han usado diferentes metodologías y criterios para evaluar la remoción de semillas, *Astrocaryum mexicanum* se encuentra entre las especies que experimentan mayor porcentaje de remoción de semillas post-dispersión. Puede notarse también que un mismo porcentaje de remoción ocurre en especies cuyas semillas permanecen diferentes tiempos expuestas a los removedores y que a un mismo intervalo de tiempo pueden ocurrir diferentes porcentajes de remoción (Cuadro 1).

Suponiendo que existe una reducción exponencial de las semillas que no son removidas con el tiempo, es posible estimar la tasa promedio de remoción diaria (TRD), usando la información contenida en el Cuadro 1, a través de la relación $TRD = 1 - [(1-PR)]^{1/T}$. Esta tasa promedio es comparable directamente entre especies. Sin embargo, la comparación debe tomarse con reservas dado que existen muchos factores (como por ejemplo el hábitat o la densidad de semillas) no controlados que pueden afectar el valor de esta tasa aún dentro de una especie. Como puede observarse en la Figura 5, la mayoría de las especies experimentaron 60% ó más de remoción, pero la tasa de remoción difirió notablemente entre ellas. Dentro de esta relación *A. mexicanum* presenta una tasa de remoción diaria relativamente baja pero una remoción global alta.

Posiblemente, la tasa de remoción se relaciona con el tiempo que permanecen las semillas expuestas a los depredadores antes de germinar. Se ha notado que las especies que tienen tiempos de germinación largos sufren tasas de remoción relativamente bajas, en comparación con aquellas que tienden a germinar en tiempos cortos (Samper, 1992). Las semillas de *Astrocaryum mexicanum* tienen un periodo relativamente largo de germinación la cual puede extenderse hasta los ocho meses (Piñero et al. 1984). Sin embargo, las tasas de remoción disminuyen notablemente a través del tiempo. Existen otras explicaciones al porque la tasa de remoción es en promedio baja como se verá más adelante.

El alto nivel de remoción que sufren las semillas de *Astrocaryum mexicanum* refleja en parte la preferencia que tienen los granívoros hacia estas semillas. En pruebas experimentales de selectividad, las semillas de *A. mexicanum* resultaron estar entre las de mayor preferencia por los ratones

Cuadro 1. Valores porcentuales de remoción de semillas (PR) en el suelo por mamíferos en varias especies arbóreas de bosques húmedos tropicales. TD es el tiempo total durante el cual se observó la remoción. En paréntesis se muestra el tamaño de muestra (número de semillas) utilizado en cada estudio (PR).

Especie	Localidad	PR (%)	TD	Fuente
<i>Virola nobilis</i>	Panamá	61 (50)	168	Forget y Milleron (1991)
<i>Virola nobilis</i>	Panamá	41 (1,408)	168	Howe et al. (1985)
<i>Scheelea rostrata</i>	Panamá	63 (11,428)	?	Bradford y Smith (1977)
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Costa Rica	98 (872)	46	Janzen (1982)
<i>Dipterix panamensis</i>	Panamá	93-99 (320)	28	Forget (1993)
<i>Dipterix sp.</i>	Panamá	36-98 (?)	?	De Stevens and Putz (1984)
<i>Gustavia superba</i>	Panamá	85-97 (?)	?	Sork (1967)
<i>Gustavia superba</i>	Panamá	85 (400)	28	Forget (1992)
<i>Faramea occidentalis</i>	Panamá	70 (576)	28	Schupp (1988a,b)
<i>Welfia georgii</i>	Costa Rica	80 (65)	35	Schupp y Frost (1989)
<i>Astrocaryum macrocalyx</i>	Perú	95 (300)	365	Terborgh et al. (1993)
<i>Bertholletia excelsa</i>	Perú	99 (128)	365	"
<i>Calatola venezolana</i>	Perú	99 (24)	65	"
<i>Dipetix micrantha</i>	Perú	97 (72)	365	"
<i>Hymeneae courbaril</i>	Perú	75 (64)	365	"
<i>Casearia sp.</i>	Colombia	66 (720)	20	Samper (1992)
<i>Cyphomandra sp.</i>	Colombia	94 (450)	11	"
<i>Faramea affinis</i>	Colombia	75 (900)	13	"
<i>Geissanthus sp.</i>	Colombia	97 (1,800)	30	"
<i>Geonoma weberbauerii</i>	Colombia	77 (1,200)	22	"
<i>Guatteria sp.</i>	Colombia	53 (1,200)	17	"
<i>Hevetia sp.</i>	Colombia	71 (360)	12	"
<i>Inga sp.</i>	Colombia	95 (1,500)	24	"
<i>Myrcia sp.</i>	Colombia	9 (720)	28	"

Continuación.....

Especie	Localidad	PR (%) TD	Fuente
<i>Nectandra sp.</i>	Colombia	100 (1,200)	2 "
<i>Prestoea purpurea</i>	Colombia	31 (1,800)	12 "
<i>Sapium sp.</i>	Colombia	83 (1,200)	24 "
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	México	63 (900)	5 Martínez-Gallardo (1988)
<i>Brosimum alicastrum</i>	México	76 (900)	5 "
<i>Nectandra ambigens</i>	México	70 (900)	5 "
<i>Omphalea oleifera</i>	México	0 (900)	5 "
<i>Nectandra ambigens</i>	México	90 (100)	112 Estrada y Coates-Estrada (1986)
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	México	82 (1,000)	81 Rodríguez et al. (1993)
<i>Brosimum alicastrum</i>	México	17 (18)	? Estrada y Coates-Estrada (1986)
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	México	54 (57)	? "
<i>Poulsenia armata</i>	México	53 (77)	? "
<i>Diallum guianense</i>	México	100 (15)	? "
<i>Dussia mexicana</i>	México	100 (10)	? "
<i>Cordia stellifera</i>	México	55 (40)	? "
<i>Spondias mombin</i>	México	10 (10)	? "
<i>Rollinia jimenezii</i>	México	76 (29)	? "
<i>Chamaedorea tepejilote</i>	México	60 (732)	60 Oyama (1991)
<i>Trichillia mariana</i>	México	70 (500)	14 Dirzo (1987)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	90 (1,800)	? Sarukhán (1980)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	97 (?)	? Dirzo (1987)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	80 (518)	30 Martínez-Ramos et al. (1988)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	60 (900)	5 Martínez-Gallardo (1988)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	95 (1,400)	150 este trabajo

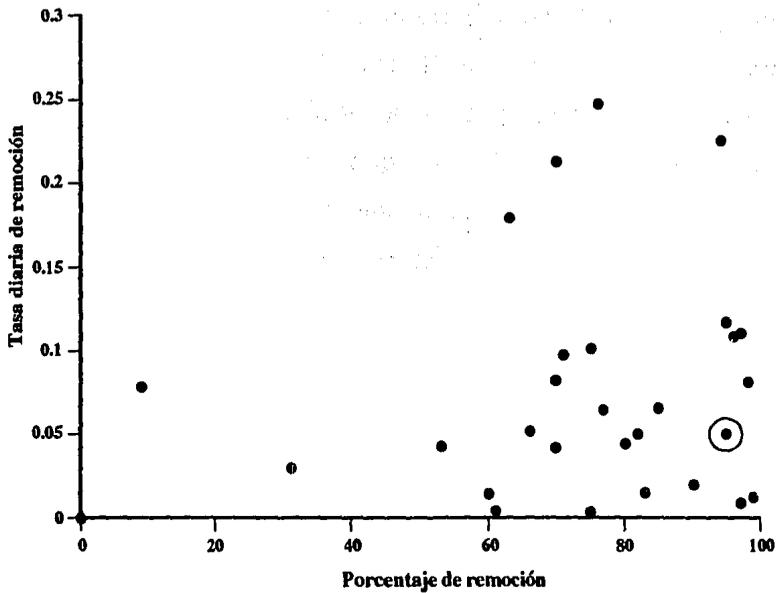


Figura 4. Relación entre dos componentes de la dinámica de remoción de semillas para un conjunto de especies arbóreas de bosque húmedo tropical. Los valores fueron obtenidos del Cuadro 1. El círculo señala los valores correspondientes a *Astrocaryum mexicanum*.

Heteromys desmarestianus y *Peromyscus mexicanus*, los granívoros mamíferos más abundantes en Los Tuxtlas (Martínez-Gallardo, 1988; Sánchez-Cordero y Martínez-Gallardo, Ms).

Posiblemente, tal preferencia se deba principalmente a que las semillas de la palma son ricas en lípidos, y proporcionan un rendimiento positivo para tales granívoros (Martínez-Gallardo, 1988). Por otro lado, se ha observado que cuando las semillas están disponibles en el suelo, la actividad reproductiva en *Heteromys desmarestianus* empieza. Aparentemente por eso, el recurso alimenticio aportado por las semillas de la palma puede ser importante para el gasto reproductivo de los ratones (Sánchez-Cordero, 1993; Sánchez-Cordero y Fleming, 1993).

Dinámica de remoción de semillas

La curva que describe el cambio del número de semillas sobrevivientes de la remoción a través del tiempo fue del tipo exponencial negativo (Figura 6a). La tasa de remoción promedio por día, estimada por el modelo ajustado, fue de $(-0.06 \text{ semilla día}^{-1})$. Este modelo presentó un término cuadrático positivo (0.00026), que fue estadísticamente significativo ($X^2= 223$; $P<0.001$), lo que indica que la tasa de remoción de semillas fue más intensa al principio del experimento que al final. De hecho, después de los 60 días la tasa de remoción fue cercana a cero (Figura 6a). Así, la intensidad de remoción (k_x) fue máxima durante los primeros 15 días (Figura 6b), ya que el valor de este índice se redujo a menos de la mitad y se mantuvo constante después de los 60 días.

Dado que al inicio del experimento la densidad de semillas fue alta y esta decreció con el tiempo (al no existir una fuente adicional de semillas en los sitios experimentales), el cambio temporal de la tasa de remoción de semillas

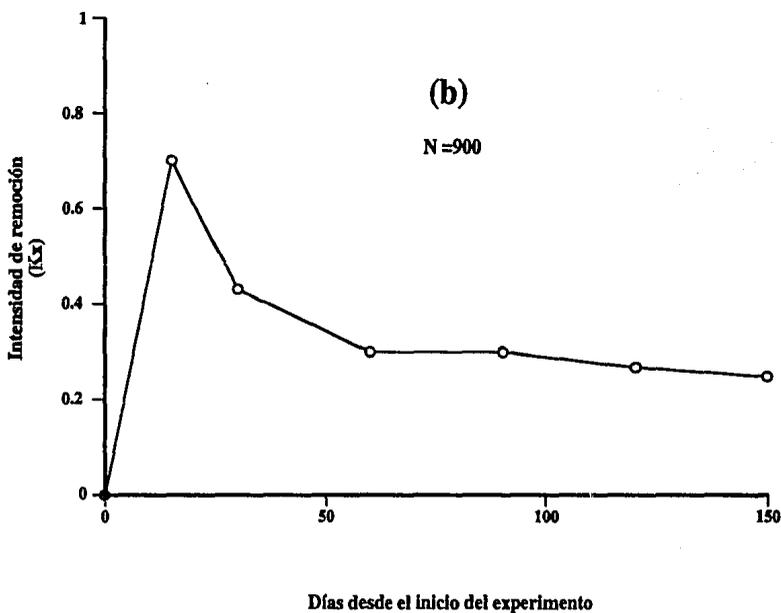
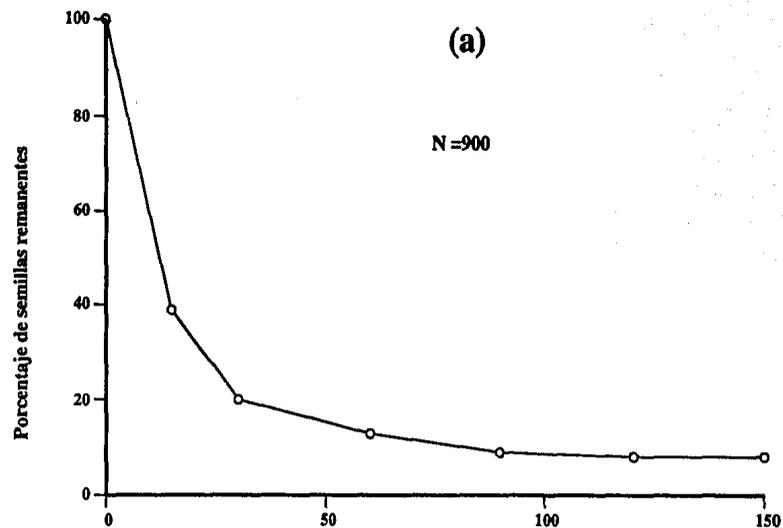


Figura 6. Dinámica general de remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas, Veracruz. (a) Curva de decaimiento de la población de semillas; (b) intensidad de remoción a un cierto tiempo específico [$k = \log N(t+1) - \log N(t)$].

parece obedecer a un efecto dependiente de la densidad. Tal efecto puede deberse, a que los granívoros seleccionan sitios con densidades elevadas de semillas (Janzen, 1970; Price et al., 1986). Esto puede estar relacionado con el hecho de que los granívoros sufren gastos de energía en la búsqueda y el manejo de las semillas. Los gastos son bajos en sitios de alta disponibilidad de semillas comparado con aquel realizando en sitios donde tal disponibilidad es baja (Price et al., 1986).

Las ideas anteriores son reforzadas por la relación positiva encontrada entre la proporción de semillas removidas diariamente y el número de semillas (Figura 7). Esta relación refleja, para el ámbito de densidades de semillas estudiado, que la remoción de semillas podría ser un proceso de mortalidad dependiente de la densidad que opera sobre la población de *Astrocaryum mexicanum*.. La función estadística que mejor se ajusta a esta relación es asintótica (Figura 7), lo que significa que a partir de cierta densidad, que en el caso estudiado fue alrededor de 25, la proporción de semillas removidas al día permanece constante. Aparentemente, este resultado refleja también la densidad de semillas (agrupadas) a la cual la remoción llega a su máxima intensidad. La cantidad de semillas que caen al suelo bajo las plantas progenitoras es alrededor de veinte (Sarukhán 1978). Por lo tanto, no sabemos si esta densidad observada asegura que algunas semillas escapen a la depredación.

Patrones similares, donde la tasa de remoción decrece con el tiempo, se han encontrado para otras especies arbóreas tropicales como en *Welfia georgii* en Finca La Selva, Costa Rica (Schupp 1989), en *Guatteria sp.* (Annonaceae) y en *Sapium sp.* (Euphorbiaceae) en La Planada, Colombia (Samper 1992). Las semillas de todas estas especies son atacadas por mamíferos terrestres. Sin embargo, se han observado otros patrones en los que la tasa de remoción

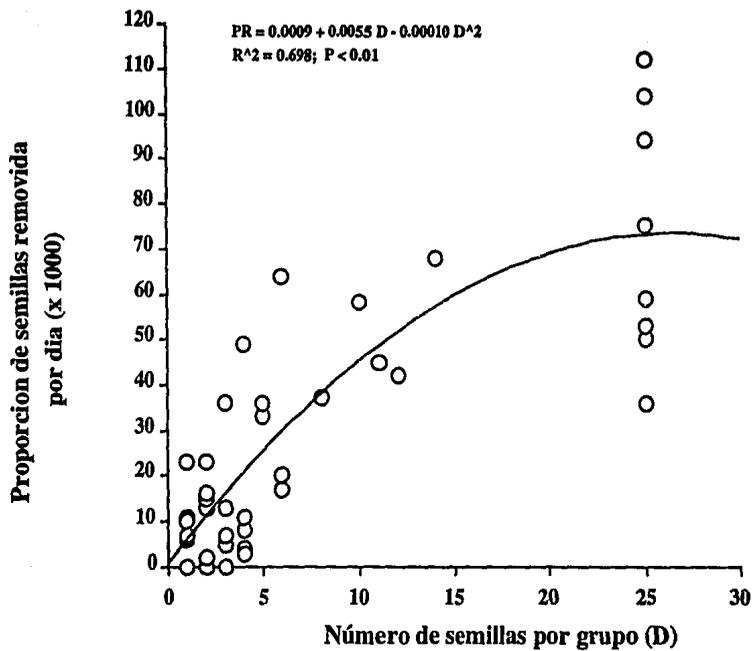


Figura 7. Relación entre la densidad y la remoción de semillas de la palma *Astrocaryum mexicanum* por mamíferos terrestres en Los Tuxtlas, Veracruz.

permanece constante a través del tiempo e inclusive en algunos casos la tasa aumenta con el tiempo (Samper 1992). Las causas a esta variedad de patrones de remoción de semillas son todavía inciertas.

Semillas vanas y buenas

La posibilidad de seguir individualmente las semillas de distinta calidad (vanas vs sanas) permitió hacer un trabajo adicional sobre la remoción de las semillas. Como puede observarse en la Figura 8, la proporción de semillas vanas aumentó significativamente entre las semillas remanentes después de los primeros 15 días. Este aumento coincidió con la disminución en la tasa de remoción. Este resultado sugiere que a altas disponibilidades de semillas, los granívoros seleccionan semillas sanas, pero a bajas densidades los granívoros remueven semillas de manera no selectiva. De esa forma, la probabilidad que tienen las semillas sanas de escapar a la remoción puede aumentar si estas se encuentran rodeadas de semillas vanas.

Efecto de la hojarasca sobre la remoción de semillas

Otro posible factor involucrado en la reducción en las tasas de remoción de semillas a través el tiempo es la hojarasca. Dado que con el tiempo se acumula hojarasca sobre las semillas remanentes, existe la posibilidad de que estas escapen a la detección de los granívoros por tal barrera física y posiblemente química (Price y Jenkins, 1986). En el experimento que se realizó para evaluar el efecto de la hojarasca sobre la remoción de las semillas se encontró apoyo a esta idea (Figura 9). Aquellas semillas que fueron cubiertas con hojarasca sufrieron menor remoción que aquellas que se dejaron expuestas ($X^2= 6.59$; $P< 0.025$). Se ha planteado que los roedores dependen en gran medida del sentido del olfato para detectar las

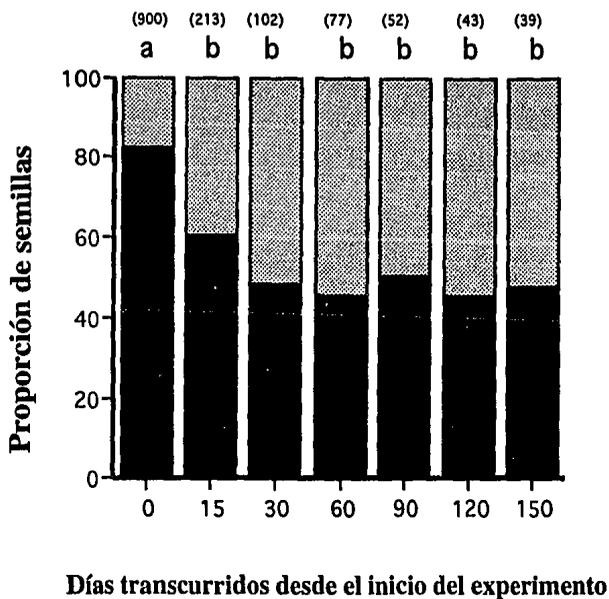


Figura 8. Cambio en la representación de semillas sanas y vanas (semillas no viables), de la palma *Astrocaryum mexicanum* a lo largo del tiempo, en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Las letras iguales sobre las barras denotan que no existen diferencias significativas en la proporción de semillas sanas y vanas ($P > 0.05$). Los números en paréntesis corresponden al total de semillas remanentes a cada fecha.

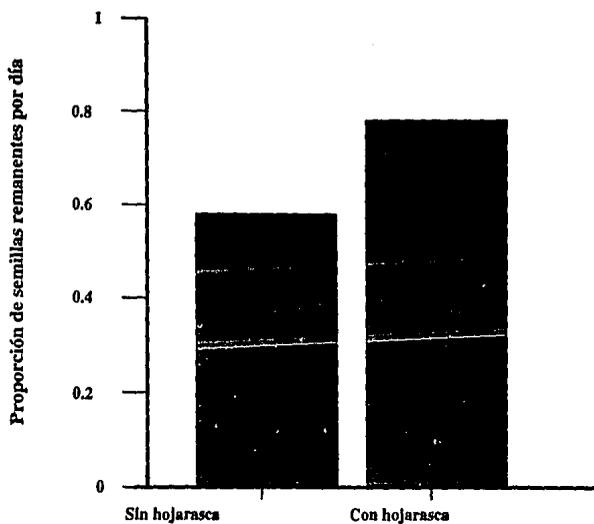


Figura 9. Efecto de la hojarasca sobre la remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas, Veracruz. Las diferencias son estadísticamente significativas ($p < 0.05$), de acuerdo a una prueba de X^2 .

semillas. Estando las semillas cubiertas por la hojarasca, el olor que éstas desprenden se ve disminuido o bien eliminado por las hojas en descomposición (Price y Jenkins, 1986). Resultados semejantes se han encontrado con semillas de otras especies arbóreas tropicales (Molofky y Augspurger 1992, Samper 1992).

Efecto de la densidad, el vecindario de palmas reproductivas y no reproductivas y el ambiente sobre la tasa de remoción.

Efecto de la densidad de semillas

Al comparar solamente las curvas de sobrevivencia entre semillas en grupo y aisladas, no se encontró un efecto significativo ($X^2 = 3.46$, $P > 0.05$) de la densidad sobre la tasa de remoción al término del experimento (Figura 10).

Según el modelo ajustado por el GLIM, el tratamiento de densidad explicó sólo el 0.15 % de la desviación total. Las semillas que se dispusieron en grupo, tendieron sin embargo a sufrir una tasa de remoción mayor (-0.062 semillas día⁻¹) que las semillas que se dispusieron aisladas fuera de la copa de las palmas adultas (-0.048 semillas día⁻¹). Al igual que ocurrió con la dinámica de remoción global, el efecto de la densidad fue notablemente mayor en los primeros 30 días del experimento, mientras que al final del mismo este efecto se vio disminuido (Figura 10). Así, el término cuadrático de la curva fue significativo ($X^2 = 4.05$, $P < 0.05$) de manera que la remoción inicial fue mayor ($t = 2.0$, g.l. = 1, $P < 0.05$) en las semillas en grupo (0.00027 semillas día⁻²) que en las aisladas (0.00019 semillas día⁻²).

La probabilidad de permanencia de las semillas después de 150 días, sin embargo, fue estadísticamente mayor en las semillas aisladas (0.10) que en las agrupadas (0.016) cuando se agruparon todos los vecindarios y los hábitats

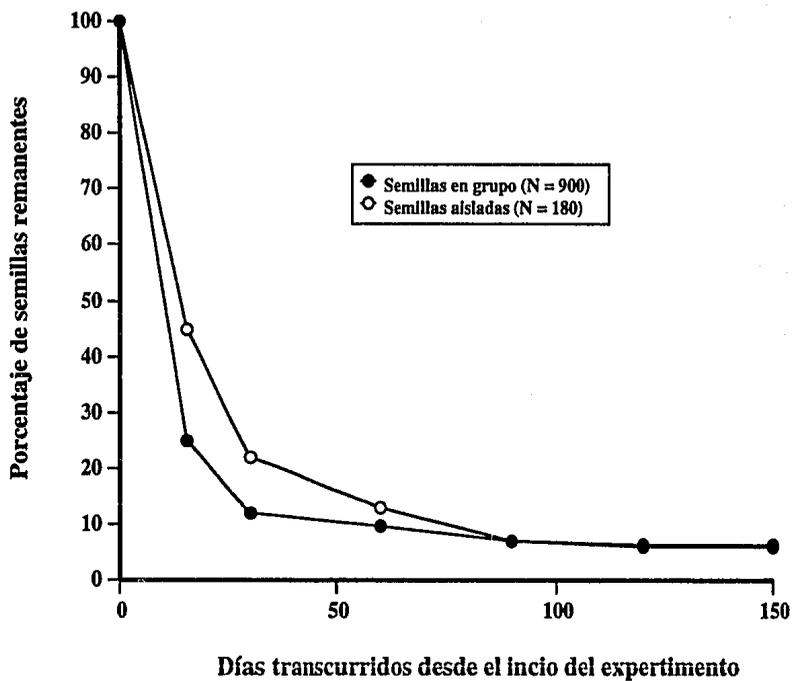


Figura 10. Decaimiento de la población de semillas de *Astrocarium mexicanum* , como resultado de la granivoría, cuando las semillas se encontraron en grupos (25 semillas por grupo) y de manera aislada.

($X^2 = 31.5$; $P < 0.01$). Por lo tanto, este resultado apoya la hipótesis de escape (Janzen, 1970) en donde la probabilidad de escapar a la remoción aumenta con la distancia al progenitor y disminuye con la densidad. En *A. mexicanum*, a diferencia de muchas especies arbóreas, no forma una sombra de semillas que se adelgaza en densidad a medida que aumenta la distancia al árbol progenitor como producto de una dispersión primaria. En el caso de las palmas, las semillas caen por gravedad en conglomerados y la dispersión secundaria es principalmente una de las formas en la que las semillas salen de este conglomerado, y de la vecindad inmediata a la planta materna. Sin embargo, también cabe la posibilidad de que las semillas salgan del conglomerado simplemente por rodamiento debido al efecto de la microtopografía del suelo. Es importante notar que el alejamiento de las semillas respecto a la planta materna que se simuló, no fue mayor a 3 m, ya que en promedio se a observado que es esta la distancia máxima en la dispersión secundaria (Eguiarte et. al., 1994).

Efecto del hábitat

Como se mencionó anteriormente, la heterogeneidad ambiental producida por la dinámica de regeneración natural, es un factor importante que puede modificar la intensidad de remoción que sufren las semillas por parte de granívoros. El análisis de GLIM mostró una interacción significativa entre el factor tiempo y el hábitat ($X^2 = 3.67$; $P < 0.10$). De esta manera, la tasa de remoción de semillas en los sitios maduros (- 0.070 semilla día⁻¹), fue significativamente mayor ($t = 2.69$; g.l. = 1; $P < 0.05$) que aquella encontrada en los claros (-0.058 semilla día⁻¹).

El efecto del hábitat sobre la tasa de remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* fue inicialmente muy fuerte pero disminuyó hasta prácticamente desaparecer con el tiempo (Figura 11a). Así, la tasa inicial de

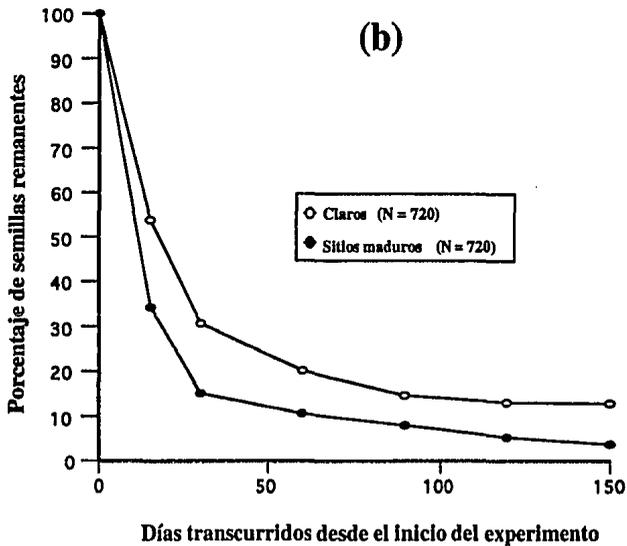
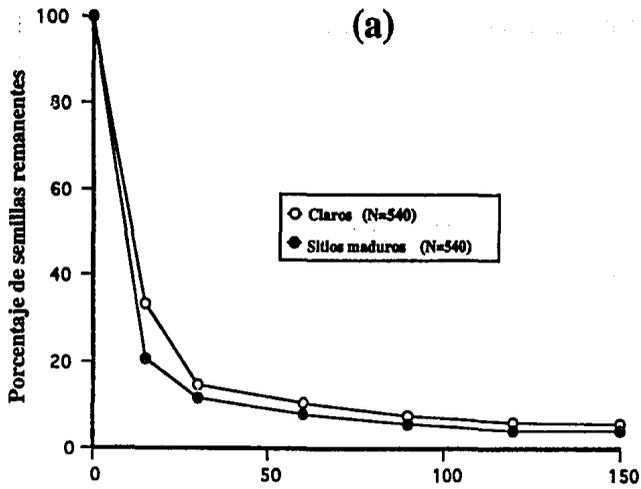


Figura 11. Diferencias en el decaimiento de la población de semillas de *Astrocaryum mexicanum* causado por la granivoría entre dos habitats contrastantes de la selva de Los Tuxtlas, para: a) la población total de semillas centrales y aisladas y b) para las semillas de las palmas periféricas de los vecindarios reproductivos.

remoción, sugerida por el término cuadrático del modelo ajustado, mostró tener un efecto significativo más fuerte con el hábitat ($X^2 = 4.84$, $P < 0.05$). De esta manera, la tasa de remoción inicial fue significativamente mayor ($t = 2.19$; g.l. = 1; $P < 0.05$) en los sitios maduros (0.00035 semilla día⁻²) que en los claros (0.00028 semilla día⁻²). Cuando se analizó la remoción de semillas entre hábitats, considerando solamente las semillas de las palmas periféricas que constituían los vecindarios reproductivos, se encontró una diferencia significativa entre los hábitats ($X^2 = 78$; $P < 0.001$), la cual permaneció a través de todo el tiempo que duró el experimento (Figura 11b). La tasa de remoción de las semillas que se encuentran en los claros (-0.053 semillas día⁻¹) fue significativamente menor que en las semillas dispuestas en el bosque maduro (0.085 semillas día⁻¹). Sin embargo, cuando se evaluó la probabilidad de permanencia de las semillas después de 150 días no se encontraron diferencias significativas entre los hábitats ($X^2 = 2.65$; $P > 0.01$). No obstante, existió una mayor probabilidad de escapar a la remoción en las semillas que se encontraron en los claros (0.027) que en los sitios maduros (0.017).

Webb y Willson (1985) encontraron en las semillas de *Prunus* sp, una baja remoción en claros comparado con sitios cerrados en un bosque templado de Estados Unidos. Sin embargo, estos resultados contrastan con otros, donde la remoción más intensa de semillas se observa en claros (p. ej. Schupp y Frost, 1989 y Schupp, 1988). También existen estudios que muestran que la remoción entre hábitats varía de una especie a otra (Cuadro 2). Quizá lo único que es claro hasta ahora es que para varias especies la heterogeneidad ambiental creada por la formación de claros, afecta el nivel de remoción que sufren las semillas.

Una posible explicación al por qué la tasa de remoción de semillas observada en los claros fue menor que en los sitios cerrados, es que en los

Cuadro 2. Resultados de la evaluación del efecto que tiene el tipo de hábitat sobre la remoción de semillas de diferentes especies de plantas. Las especies seguidas por (h) son herbáceas, por (Ar) especies arbustivas y el resto son arbóreas de bosques húmedos tropicales.

Especie	Localidad	Habitat			Fuente
		Claro	Borde	Maduro	
<i>Farama occidentalis</i>	Panamá	+	-		Schupp (1988)
<i>Welfia georgii</i>	Costa Rica	+	-		Schupp y Smith (1989)
<i>Uvulera grandifolia</i> (h)	Estados Unidos	-	+		Webb y Wilson (1985)
<i>Prunus avium</i> (Ar)	Estados Unidos	-	+		Webb y Wilson (1985)
<i>Geissantus sp</i>	Colombia	+	-		Samper (1992)
<i>Inga sp.</i>	Colombia	-	+		"
<i>Prestoea purpurea</i>	Colombia	-	+		"
<i>Casearia sp.</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Cyphomandra sp.</i> (Ar)	Colombia	=	=	=	"
<i>Farama affinis</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Geonoma weberbauerii</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Gutteria sp.</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Myrcia sp.</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Sapium sp.</i>	Colombia	=	=	=	"
<i>Poulsenia armata</i>	México	-	+		Martínez-Gallardo (1992)
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	México	-	+		"
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	México	=	=		Rodríguez et al. (1993)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	-	+		Martínez-Ramos et al. (1988)
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	México	-	+		Este trabajo

El simbolos + significa que existe una mayor remoción de semillas en ese ambiente, comparado con los otros dos. El símbolo - significa que la remoción es menor en ese ambiente y el símbolo = significa que la remoción es igual para cada ambiente.

claros las semillas son menos accesibles o conspicuas para los granívoros. En este sentido, los claros pueden funcionar como un refugio para las semillas. Los claros son sitios donde existe una gran cantidad de hojarasca, ramas y troncos sobre el suelo debido a la caída de árboles ó de sus fragmentos. Posiblemente, las semillas encontradas debajo de estos fragmentos son menos evidentes y/o accesibles para el removedor como puede ocurrir con la presencia de hojarasca (Samper, 1992). Sin embargo, dado que en este trabajo las semillas no se colocaron debajo de estos fragmentos es improbable que esto influyese en los resultados obtenidos. Si acaso, los fragmentos de árboles caídos y el ramaje depositado en los claros pudo ser obstáculo para el movimiento de algunos removedores grandes de semillas (tales como tepezquintles, jabalíes, seretes y posiblemente ardillas) pero no para otros pequeños (tales como ratones).

Otra posible explicación es que los removedores evitan los claros debido a que en ellos quedan más expuestos a sus depredadores. Por ejemplo, existen observaciones que sugieren que hay una mayor incidencia de serpientes nahuyacas (*Bothrops asper*), que son uno de los depredadores más abundantes de pequeños roedores en Los Tuxtlas, en los claros que en el bosque maduro (Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo, datos no publicados; R. Vogth, com. pers). Sin embargo, existe una controversia respecto a esta idea. Schupp (1988) usó un argumentó similar pero en el sentido contrario. Propuso que los fragmentos (ramas y follaje), depositados en los claros proporcionan escondrijos que protegen a los removedores de semillas de *Faramaea occidentalis* de sus depredadores. Por lo tanto, él sugirió que la mayor remoción en los claros puede explicarse por la mayor densidad de los granívoros que es esperable encontrar en esos hábitats. En este sentido, la densidad de removedores que se encuentran en los claros puede ser importante

en afectar la tasa de remoción de las semillas. Se ha documentado en la selva de Los Tuxtlas que el ratón *Heteromys desmarestianus* se encuentra en menor proporción en claros que en sitios maduros y *Peromyscus mexicanus* se encuentra en mayor proporción en claros que en sitios maduros (Sánchez-Cordero y Martínez Gallardo, Ms.). Posiblemente, el nivel de remoción de las semillas en el suelo este determinado por la especie de granívoro que se encuentre en cada hábitat. Ciertamente, todas estas especulaciones aguardan estudios formales sobre la conducta y ecología de los granívoros.

Efecto del tipo de vecindario de palmas reproductivas

Se encontró un efecto significativo en el tipo de vecindario, tanto sobre la tasa de remoción promedio de semillas en grupo ($X^2 = 25.33$, $P < 0.001$) como para la tasa de remoción inicial sugerida por el término cuadrático ($X^2 = 11.05$, $P < 0.01$) (Figura 12). La tasa promedio de remoción de semillas dentro de los vecindarios reproductivos fue significativamente mayor (-0.076 semillas día^{-1}) que en los vecindarios no reproductivos (-0.055 semillas día^{-1}) ($t = 4.68$; g.l. = 1; $P < 0.001$). Asimismo, la tasa de remoción inicial fue significativamente mayor en los vecindarios reproductivos (0.00037 semillas día^{-2}) que en los no reproductivos (0.00027 semilla día^{-2} ; $t = 3.33$; g.l.= 1; $P < 0.001$). Asimismo, la probabilidad global que tienen las semillas de no ser removidas a los 150 días de estar expuestas a la remoción, fue significativamente mayor ($X^2 = 15.4$; $P < 0.01$) en los vecindarios no reproductivos (0.046) que en los reproductivos (0.016).

Se ha discutido que una fructificación asincrónica en una población de árboles, hace que las semillas de plantas individuales sean impredecibles para el granívoro en tiempo y espacio (Ramírez y Arrollo, 1987). En este sentido, según los resultados obtenidos, puede esperarse que los individuos que tiran los

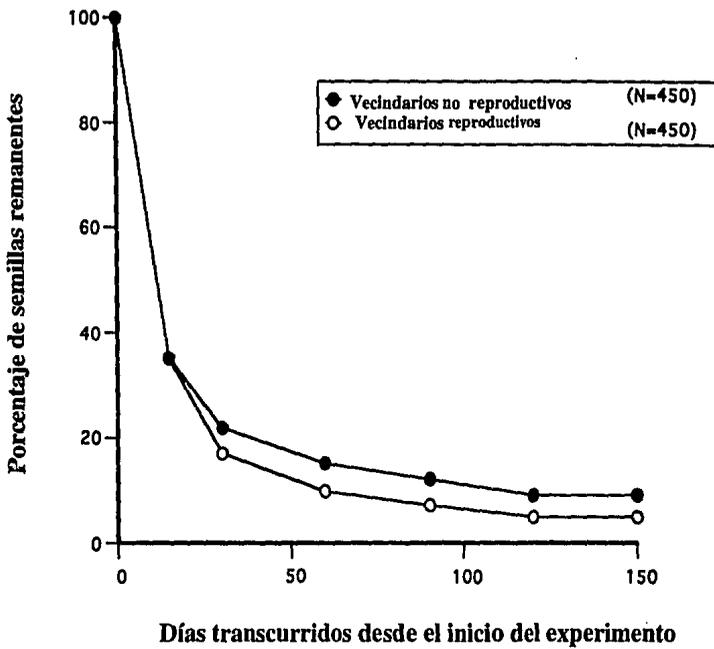


Figura 12. Decaimiento de la poblacion de semillas de *Astrocaryum mexicanum*, causado por la granivoría, cuando las semillas en grupo se dispusieron en sitios de alta y baja productividad de semillas.

frutos tardíamente, dentro del periodo de fructificación de la población, tengan una mayor probabilidad de escapar a la remoción que aquellos individuos que tiran los frutos durante el pico de fructificación. Por un lado, el removedor puede estar ya saciado y, por el otro, las semillas podrían ser menos evidentes al ocurrir dentro de sitios con una baja disponibilidad de semillas (Wright, 1990). Dado que en los vecindarios reproductivos se dispusieron cuatro veces más semillas, los resultados anteriores apoyan también la idea de que la remoción de semillas que opera en *Astrocaryum mexicanum* ocurre de manera dependiente de la densidad. Por otro lado, estos resultados sugieren que los individuos que fructifican asincrónicamente, con respecto a sus vecinos, tienen un menor riesgo de remoción de sus semillas. Sin embargo, debe evaluarse en estudios futuros si esta asincronía espacial, detectada a la escala de 600 m² en *Astrocaryum mexicanum* por Piñero y Sarukhán (1982), puede actuar como una estrategia fenológica que disminuye el riesgo de ataque en las semillas.

Efecto de la interacción entre el ambiente, la densidad de semillas y el tipo de vecindario

Los resultados del modelo que consideró la interacción entre estos tres factores se concentran en los Cuadros 4 y 5. El efecto de la interacción entre el hábitat, el tipo de vecindario y la densidad de semillas sobre la tasa de remoción fue significativo a un nivel de $P < 0.10$ (Cuadro 4). Las tasas de remoción más lentas se encontraron en los vecindarios no reproductivos ubicados dentro de los claros, sin importar si las semillas se dispusieron en grupo o de manera aislada. Estas tasas fueron estadísticamente iguales a los otros tratamientos, que incluyeron vecindarios no reproductivos. Sin embargo, otra tasa lenta de remoción se encontró en las semillas aisladas que se

Cuadro 4. Resultado del análisis de devianza para evaluar el efecto aislado y la interacción del hábitat (H), el tipo de vecindario de palmas reproductivas (V) y de la densidad (D) sobre las tasas de remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas Ver. Se muestran los grados de libertad (g.l.), el valor aproximado de X^2 , y la proporción de devianza explicado (r^2) por el modelo de GLIM. Las interacciones posibles entre los factores que no aparecen en la tabla no fueron significativas ($P > 0.10$).

Fuente	g.l	X^2	r^2	P
Tiempo (t)	1	1865	0.491	<0.001
Tiempo x tiempo (t^2)	1	343	0.090	<0.001
Hábitat (H)	1	8	0.002	<0.020
Vecindario (V)	1	19.2	0.005	<0.001
Densidad (D)	1	724	0.190	<0.001
D x V	1	5.1	0.001	<0.005
t x H	1	3.0	0.001	<0.10
t x V	1	26.7	0.007	<0.001
t x V x D	1	3.55	0.001	<0.10
t x A x V x D	1	3.50	0.001	<0.10
t^2 x H	1	5.05	0.001	<0.05
t^2 x V	1	13.54	0.003	<0.001
t^2 x D	1	14.52	0.003	<0.001
t^2 x V x D	1	6.30	0.001	<0.02
Todo el modelo	14	3036	0.800	<0.001
Error	489	773.4		
Total	503	3809.4		

Cuadro 5. Tasas diarias de remoción de semillas bajo diferentes ambientes, vecindarios de palmas reproductivas y densidades de semillas. Se muestran la tasa promedio (término lineal [T]) y la tasa inicial (término cuadrático [T2]). Las letras contiguas a los errores estandar, unen los tratamientos que no difieren estadísticamente ($P < 0.01$). Las siglas significan: C= claro, M= sitios maduros, NR= vecindarios no reproductivos, R= vecindarios reproductivos, G= semillas en grupo (25), A= semillas aisladas.

VECINDARIO						
SITIO	DENSIDAD	T.R.D (T) e.e		T.R.D. (T2) e. e		
C	R	G	-0.079 + 0.007	c	0.00040 + 0.00005	b
		A	-0.052 + 0.004	b	0.00029 + 0.00011	ab
C	NR	G	-0.046 + 0.004	a	0.00021 + 0.00003	a
		A	-0.0046 + 0.010	ab	0.00021 + 0.00009	a
M	R	G	-0.096 + 0.010	d	0.00052 + 0.00006	c
		A	-0.095 + 0.022	bcd	0.00052 + 0.00015	c
M	NR	G	-0.064 + 0.006	ab	0.00032 + 0.00004	b
		A	-0.050 + 0.014	ab	0.00032 + 0.00004	b

colocaron dentro de vecindarios reproductivos que se establecieron dentro de los claros (Cuadro 5). Por otro lado, las tasas de remoción más rápidas ocurrieron en vecindarios reproductivos que se encontraban en sitios maduros, sin importar si las semillas estuvieron inicialmente agrupadas o aisladas (Cuadro 5). Se detectaron tasas estadísticamente iguales en semillas dispuestas en grupo dentro de los vecindarios no reproductivos de los sitios maduros, así como en aquellas que se dispusieron en grupo dentro de vecindarios reproductivos en claros (Cuadro 5).

Se obtuvieron resultados básicamente iguales a los anteriores considerando las tasas iniciales de remoción (ver término cuadrático en el Cuadro 5). Los valores significativamente más altos de remoción inicial ocurrieron en sitios maduros con alta disponibilidad de semillas (vecindarios reproductivos), mientras que los más bajos se observaron en las semillas que se dispusieron en claros dentro de vecindarios no reproductivos.

Cuando se analizó el efecto de la interacción entre el tipo de vecindario y el hábitat sobre la probabilidad de permanencia de las semillas después de 150 días, se detectó un efecto de la interacción significativo ($X^2 = 8.4$; $gl = 1$; $P < 0.01$) (Figura 13). La mayor probabilidad se registró en las semillas dispuestas en los claros, sin importar el vecindario reproductivo, así como en el hábitat maduro bajo vecindarios no reproductivos. La menor probabilidad de escapar a la remoción se registró en las semillas que se dispusieron en los sitios maduros dentro de los vecindarios de palmas reproductivas (Figura 13).

Los resultados anteriores muestran que; i) los granívoros remueven semillas con mayor intensidad en sitios donde la disponibilidad de semillas es alta (vecindarios reproductivos), ii) el efecto del hábitat es importante sólo cuando las semillas se encuentran aislada dentro de la vecindad de varias

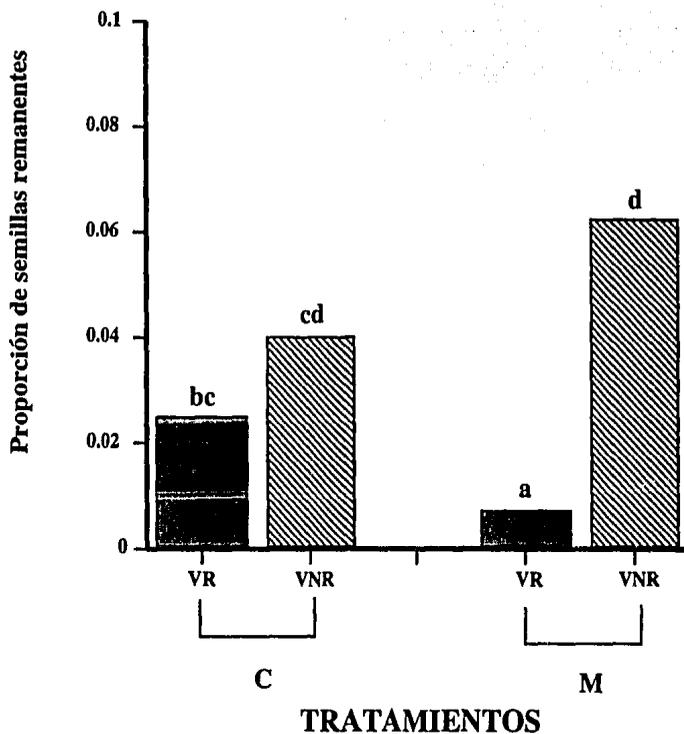


Figura 13. Proporción de semillas que escaparon a la granivoría después de 150 días, bajo hábitats y densidades diferentes en la selva de Los Tuxtlas Ver. Las letras iguales sobre las barras indican que no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos ($P > 0.05$). C = Claros, M = Maduro, VR = Vecindarios reproductivos, VNR = Vecindarios no reproductivos.

palmas reproductivas y iii) las tasas de remoción son mayores en los sitios maduros que en los claros.

Efecto de la hojarasca en el mosaico ambiental

Una fuente de variación ambiental entre los hábitats es la cantidad de hojarasca que puede caer sobre las semillas. En los sitios maduros existe una mayor productividad de hojarasca que en los claros, mientras que en los bordes parece ocurrir una situación intermedia (Samper 1992). En este sentido, Samper (1992) en La Planada, una selva Colombiana, mostró que para varias especies existía una mayor remoción de semillas en claros y sus bordes, que en sitios maduros donde las semillas tuvieron mayor probabilidad de ser cubiertas por la hojarasca. En el presente estudio, la remoción de semillas fue estadísticamente igual entre hábitats maduros y claros ($X^2 = 1.40$, N.S.) cuando las semillas fueron cubiertas de hojarasca (Figura, 14) Sin embargo, como se vió anteriormente, las semillas que estuvieron expuestas sin hojarasca, se observó una remoción estadísticamente mayor en los hábitats maduros que en los claros (Figura 9; $X^2 = 6.74$, $P < 0.001$). Parece ser que el efecto del ambiente y el de la hojarasca son compensatorios dado que la hojarasca no tuvo efecto sobre la remoción de semillas en los claros pero la disminuye en los sitios maduros.

La mayoría de los estudios sobre granivoría, se han restringido a evaluar el efecto de la densidad de semillas (p.ej. Wilson y Janzen, 1972; Bradford y Smith, 1977; Zimmerman, 1980; Stapanian et. al., 1984) sobre la intensidad de remoción que éstas sufren. Existen pocos estudios que han evaluado el efecto de la interacción de la densidad con otros factores sobre la tasa de remoción de semillas. Uno de ellos fue realizado por Schupp y Frost (1989) con la palma *Welfia georgii* en el cual se vió que la tasa de remoción

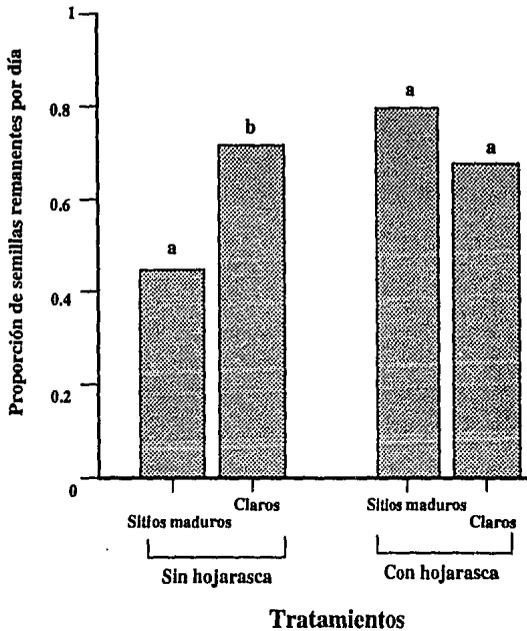


Figura 14. Efectos de la hojarasca y el habitat sobre la remoción de semillas de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas, Veracruz. Las letras diferentes sobre las barras de las comparaciones pareadas indican diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$), de acuerdo a pruebas de X^2

de las semillas era función del hábitat y de la cercanía al árbol progenitor. Los resultados de dicho estudio mostraron que las semillas que se encontraban lejos del árbol progenitor y bajo las condiciones del sotobosque de sitios maduros tuvieron una mayor probabilidad de escapar a la depredación que las semillas que se encontraban cerca al progenitor y en sitios de dosel abierto. Este resultado contrasta en algo con los obtenidos con *Astrocaryum mexicanum*, ya que la mayor probabilidad de remoción que sufren las semillas se encontró en sitios maduros bajo palmas reproductivas (tratamientos **M-VR** en Cuadro 5), mientras que en las semillas que se encontraban en claros, relativamente alejadas de las palmas reproductivas (tratamiento **C-VNR**), la probabilidad de remoción fue menor.

Por otro lado, Willson y Whelan (1990) trabajaron con especies de semillas diferentes, observando el efecto de diversos factores ambientales (hábitat, estacionalidad, localización) sobre la tasa de remoción de semillas. Dichos autores encontraron que existe una mayor remoción de semillas cuando éstas se encuentran agrupadas en altas densidades que cuando estas ocurren a bajas densidades. La magnitud de este efecto de densidad para una especie dada, sin embargo, varió entre hábitats, dentro de ellos y de un tiempo a otro, de tal forma que el nivel de granivoría pareció ocurrir de manera impredecible en espacio y tiempo para cada especie. Para el caso de *Astrocaryum mexicanum*, sin embargo, la variación inter-anual y entre hábitats en la magnitud de la remoción de semillas, parece ser pequeña; estas semillas sufren elevadas tasas de remoción (> 90 % por año y hábitat) en el espacio y a través del tiempo. En este sentido, la granivoría parece actuar como un factor de mortalidad consistente y predecible en el ciclo de vida de esta palma (Piñero y Sarukhán 1982).

A diferencia de los trabajos que se han dedicado a entender la dinámica de remoción de semillas post-dispersión ninguno, a mi conocimiento, ha tomado en cuenta el posible papel que juega el patrón espacial que tiene la población de árboles reproductivos, en determinar la dinámica de remoción que sufren las semillas. El presente estudio muestra que este atributo puede ser el factor más importante en determinar el grado de remoción que sufren las semillas. El patrón espacial de palmas reproductivas determina un primer nivel en la densidad de semillas, que para el caso de *Astrocaryum mexicanum*, fue el principal factor en determinar el grado de remoción que sufren estas. El fenómeno dependiente de la densidad en la remoción de semillas que se observó puede ser acentuado por el patrón agregado de palmas reproductivas, sin importar las condiciones ambientales donde estas se encuentran.

Los pocos estudios que han abordado el efecto de la interacción de varios factores, sobre el fenómeno de remoción de semillas, han tocado apenas la aparente complejidad que existe en la interacción entre las semillas y sus granívoros. Es necesario desarrollar más estudios ecológicos de este tipo, los cuales nos permitan discernir y detectar patrones en los niveles de granivoría y darnos a entender sus posibles causas.

Remoción como función de la disponibilidad de semillas expuestas a la granivoría:

La cantidad de semillas removidas en función de la cantidad ofrecida a los granívoros se muestra en las Figura 15. La relación entre estas variables se ajustó notablemente ($r^2 = 97.8\%$) a una curva de tipo sigmoide (función polinomial de tercer grado). Tal curva sugiere una respuesta general de tipo III, propuesto por Holling (1965) (Hassell y Comins, 1978). Teóricamente, este tipo de respuesta funcional se produce al variar la eficiencia con la que

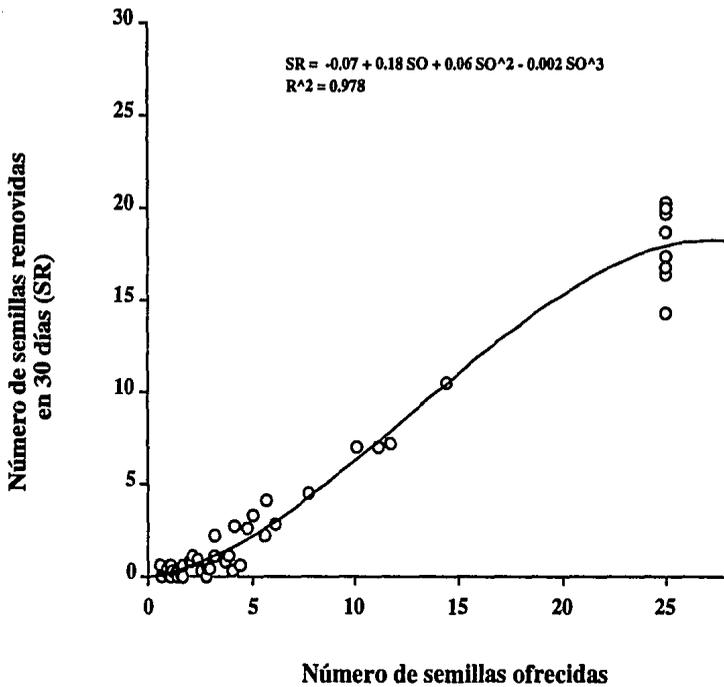


Figura 15. Remoción de semillas en función a la densidad de semillas, por parte del gremio de granívoros terrestres de la palma *Astrocaryum mexicanum* , en Los Tuxtlas Veracruz.

un depredador ataca a sus presas, cuando ocurren cambios en la disponibilidad de presas. A densidades bajas de presas, la probabilidad de ataque es menor y aumenta cuando el número de presas se incrementa, hasta una cierta densidad en la que el depredador ya no puede atacar más presas debido a que el tiempo disponible para atacarlas se ha agotado, por aquel que implica el manejo y consumo de las presas ya atrapadas (Hassell y Comins, 1978). Esta idea parece ser apoyada en el caso de estudio por el hecho de que, como anteriormente se discutió, la proporción diaria de semillas removidas (variable que puede estimar la probabilidad de ataque del granívoro) aumenta con la densidad hasta llegar a su máximo valor con 25 semillas. Al parecer la curva a esta densidad, llega a una asíntota, pero se necesitan más estudios para determinar si con densidades mayores a esta (25 semillas), la probabilidad de remoción permanece constante.

Los resultados anteriores, sin embargo, pueden estar sujetos a varias objeciones. Primero, las respuestas funcionales representan patrones sobre la conducta de depredadores individuales (Begon y Mortimer, 1981). Con el presente estudio no es posible asignar la remoción observada a granívoros individuales sino más bien al grupo de vertebrados que se alimentan de las semillas de *Astrocaryum mexicanum*. El tiempo empleado para observar los eventos de remoción fue tan largo (30 días), que seguramente que la remoción se debió a un grupo de granívoros y no a uno solo. Segundo, dado que este gremio incluye especies que probablemente difieren en su conducta de búsqueda, manejo y procesamiento de las presas, la supuesta respuesta funcional observada, podría representar una mezcla de varias conductas. De aquí que se requieren estudios futuros para determinar si el patrón de remoción que sufren las semillas observado en la Figura 15 se mantiene a nivel de granívoros individuales y no a un grupo como se observó.

No obstante lo anterior, el patrón obtenido sugiere eventos importantes dentro de la relación depredador-presa para el sistema de estudio de la dinámica poblacional de *Astrocaryum mexicanum*. Los granívoros parecen necesitar de una densidad mínima de semillas, sobre la cual la habilidad de ataque a las semillas se incrementa notablemente. Dada esta situación, una reducción en la densidad de semillas conduce a un aumento en la probabilidad de escapar a la remoción. Sería interesante determinar que puede provocar (por ejemplo, algún factor visual u olfatorio) el hecho de que los animales en cuestión sean poco hábiles en encontrar semillas a bajas densidades. En el extremo de alta densidad de semillas, parece que las poblaciones de granívoros pueden no verse saciadas. De esta manera, parece que la ineficiencia de los granívoros para detectar semillas a bajas densidades es un factor crucial para la dinámica poblacional de *Astrocaryum mexicanum*.

Discusión general

Papel de la remoción de semillas en la dinámica de la población y el comportamiento de fructificación de *Astrocaryum mexicanum*

El elevado nivel de remoción (muerte) que infligen los mamíferos granívoros sobre las semillas en el suelo, parece ser uno de los factores principales que determinan la densidad poblacional, al menos en el estadio de plántula, de *Astrocaryum mexicanum* en Los Tuxtlas (Piñero y Sarukhán, 1982). El presente estudio muestra que el nivel de remoción puede variar dependiendo del ambiente y de la densidad de semillas. El ambiente de los claros, una baja disponibilidad de semillas y la caída de hojarasca, son factores importantes que disminuyen la probabilidad de remoción. Los claros, particularmente aquellos en los que existe una baja actividad reproductiva de las palmas y la hojarasca, pueden considerarse como "refugios" para las semillas. Por lo tanto, la posibilidad que tienen las semillas de escapar a la remoción, puede depender de la ocurrencia que tienen estos "refugios" dentro de la selva y de la probabilidad que tienen las semillas de llegar a ellos.

Dado que en *Astrocaryum mexicanum* la dispersión de las semillas ocurre por gravedad, la probabilidad de que las semillas ocurran en los claros está determinada por la probabilidad que tienen las palmas reproductivas de ser afectadas por la apertura de un claro. Si tomamos en cuenta que en Los Tuxtlas el 2% de la superficie total de la selva está representado por claros, entonces estos sitios parecerían perder relevancia en funcionar como "refugios" para las semillas. Sin embargo, la mayor disponibilidad de recursos lumínicos de los claros permite aumentar más de dos veces la producción de semillas de las palmas, en relación con aquellas que se encuentran en los sitios cerrados de la selva (Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero 1988). En

combinación con una menor remoción de semillas, este aumento en fecundidad promueve un mayor reclutamiento de plántulas en los claros. De esta manera, los claros definen el grado de agregación de los individuos observado en esta especie, ya que la densidad de las plántulas y juveniles en los claros es mayor que en los sitios cerrados de la selva (Enriquez, 1991; M. Martínez-Ramos, com. pers.).

Dentro de los sitios maduros, es esperable que el mayor reclutamiento de plántulas ocurra en los sitios donde la densidad de palmas reproductivas es bajo, dado que en estas circunstancias la remoción de semillas fue menor. Esta expectativa parece ser apoyada por el hecho de que en estos sitios las poblaciones de la palma tienden a mostrar tasas de crecimiento mayores que los sitios con una alta densidad de palmas reproductivas (Piñero et al., 1984, Piñero et al., 1985, Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero 1988). Datos no publicados sobre la relación entre la probabilidad de la transición semilla-plántula y la cantidad de semillas producidas por sitio apoyan esta expectativa. La Figura 16 muestra que esta probabilidad decrece a medida que la cantidad de semillas producidas aumenta (M. Martínez-Ramos, D. Piñero y J. Sarukhán, datos no publicados). Este presumible mecanismo poblacional dependiente de la densidad y su importancia para la dinámica global de la población de *Astrocaryum mexicanum* debería ser sujeto de un estudio futuro específico.

La conducta de remoción de semillas dependiente de la densidad observada en los granívoros podría actuar como una posible presión de selección sobre el tiempo de fructificación (maduración de los frutos) de los individuos de *Astrocaryum mexicanum*. La gran variación en el tiempo de maduración de frutos observada entre los individuos que fructifican dentro de un año dado y la enorme variación inter-anual en la fructificación observada a nivel de la población (Piñero y Sarukhán, 1982), podrían reflejar la existencia

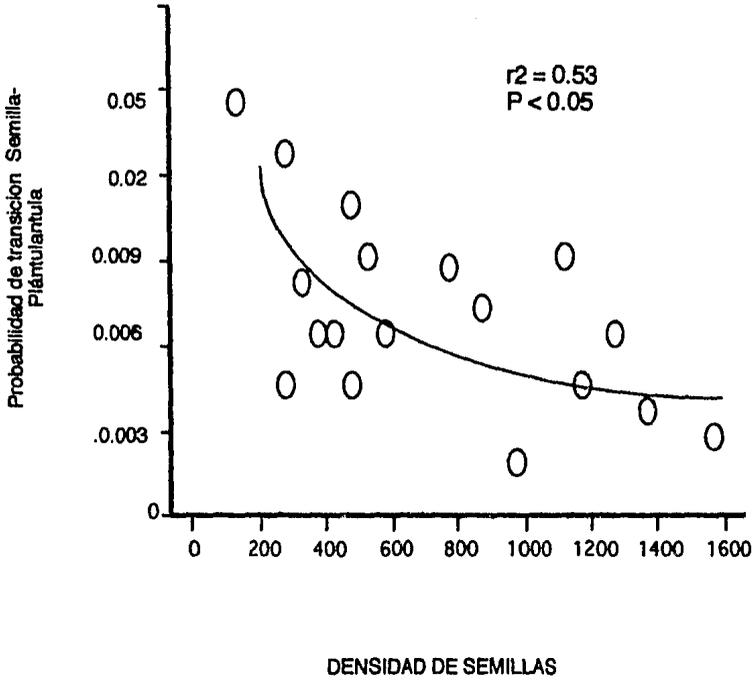


Figura. 16 Probabilidad de transición que tienen las semillas de la palma tropical *Astrocarium mexicanum* de pasar al estadio de plántulas, bajo diferentes densidades en la selva de Los Tuxtlas.

de un mecanismo fenológico que relaja el intenso grado de remoción que sufren las semillas. Bajo este contexto, es esperable que las semillas que maduran y caen después del pico de fructificación (es decir, tardíamente) tengan una mayor probabilidad de escapar a la granivoría, ya que la densidad de semillas en el suelo para ese periodo es muy bajo. Por otro lado, una conducta supra-anual asincrónica de fructificación debería tender a disminuir la densidad de semillas en el suelo. Entonces, si el tiempo y programa supra-anual de fructificación de las palmas están parcialmente determinados genéticamente, debería esperarse una presión de selección a favor de los genotipos que fructifican tardíamente o de manera irregular entre años. Estas conductas de fructificación asincrónica pueden favorecer la adecuación de las palmas a través de aumentar la sobrevivencia de la progenie.

Wright (1990) usó argumentos semejantes para explicar la amplia variación observada en el tiempo de maduración de los frutos entre individuos de *Scheelea zonensis* en Panamá, cuyas semillas son intensamente depredadas por el brúquido *Caryobruchus giganteus*. Tanto en este como en el caso de *Astrocaryum mexicanum*, sin embargo, no existe información sobre la bases genéticas de la variación poblacional en los programas fenológicos de fructificación y, como lo señala Wright (1990), el largo periodo para alcanzar el estadio reproductivo en *A. mexicanum* y *S. zonensis* haría difícil separar las causas ambientales de las genéticas de tal variación.

Parece ser que los granívoros que interactúan con el estadio de semillas de la palma *Astrocaryum mexicanum* no son lo suficientemente hábiles en detectar semillas que se encuentran a bajas densidades, o aquellas que están ocultas bajo la hojarasca. Posiblemente, la hojarasca forma una barrera al olfato o a la visión de estos animales (Price y Jenkins, 1986). Otra posibilidad es que la búsqueda de semillas esparcidas, implique costos energéticos (o de

riesgo a depredación) mayores a los beneficios obtenidos. Evidentemente, para elucidar estos aspectos hacen falta estudios sobre la ecología de la conducta de estos granívoros.

El presente estudio abre posibilidades a otros que investiguen: i) el papel que juega la remoción de semillas dependiente del hábitat y denso-dependiente sobre la dinámica global de la población de palmas y ii) el significado adaptativo de las conductas fenológicas de fructificación de *Astrocaryum mexicanum* a la luz de la interacción semilla-granívoro.

CONCLUSIONES

Las diásporas de *Astrocaryum mexicanum* sufrieron una remoción muy fuerte, quedando a los 150 días un porcentaje de semillas no removidas del 5% ($n = 900$). En promedio, tal remoción ocurrió a una tasa exponencial diaria de 0.060 semillas día^{-1} . La densidad de semillas no removidas a los 150 días de estar expuestas a la granivoría fue de 0.06 m^{-2} (6 en 100 m^{-2}).

Estas tasas y porcentajes de remoción varían según el hábitat, el patrón de distribución de las palmas reproductivas y la densidad de semillas (Figura 17). En los claros se observaron las menores tasas de remoción. Las semillas que se encontraban a bajas densidades y en claros tuvieron la menor probabilidad de ser atacadas por los granívoros a los 150 días (ver Figura 13). El efecto aislado en las semillas solo se observó, sin embargo, cuando estas se compararon con las semillas en grupo en los vecindarios reproductivos.

Cuando se toma en cuenta a las semillas que constituyeron los vecindarios reproductivos el efecto aislado es muy importante. Dentro de los claros se observan las mayores densidades de semillas al término de los 150 días que duró el experimento. Esto se debió a una combinación de una remoción intermedia de semillas y una elevada cantidad inicial de las mismas (Figura 17). Por el contrario, la mínima densidad se encontró en el bosque maduro (Figura 17), inclusive en los sitios en los que se dispusieron muchas semillas (vecindarios reproductivos). Esto se debió a la elevada remoción de semillas que existió en el bosque maduro. De todos los resultados obtenidos destaca en importancia la densidad de semillas. La conducta dependiente de la densidad de los granívoros por lo tanto, es importante en definir la transición semilla-plántula en la palma *Astrocaryum mexicanum*.

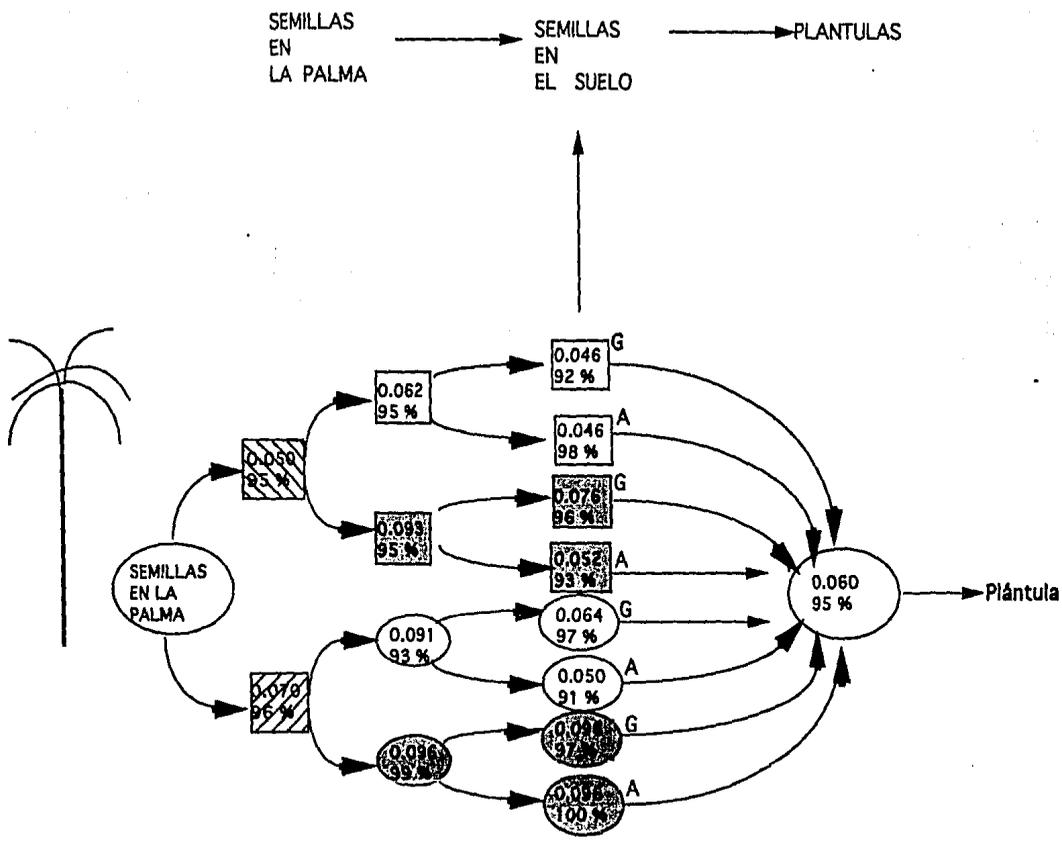


Figura 17. Porcentajes y tasas de remoción diaria, encontrados para las semillas en el suelo, de la palma tropical *Astrocaryum mexicanum*, bajo ambientes y densidades diferentes.

- | | | | |
|---|---------------------------------------|---|---|
|  | = Semillas en claros no reproductivos |  | = Semillas en sitios maduros no reproductivos |
|  | = Semillas en claros reproductivos |  | = Semillas en sitios maduros reproductivos |
|  | = Semillas en sitios maduros |  | = Semillas en claros |
| G | = Semillas en grupo (n=25) |  | ← Porcentaje de remoción |
| A | = Semillas aisladas |  | ← Tasa de remoción diaria |

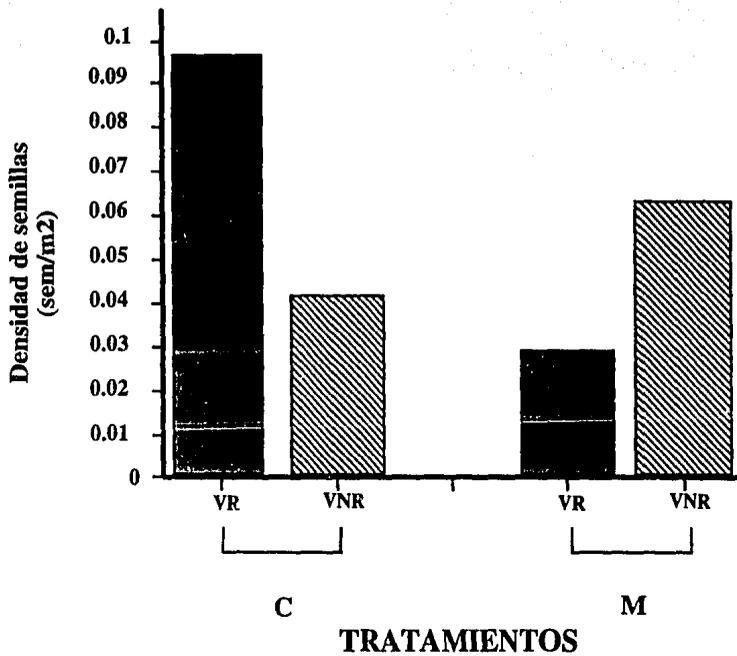


Figura 18. Densidad de semillas que escapa a la granivoría después de 150 días, bajo hábitats y densidades diferentes en la selva de Los Tuxtlas Ver. C = Claros, M = Maduro, VR = Vecindarios reproductivos, VNR = Vecindarios no reproductivos.

Conclusiones puntuales

1. La hojarasca es un factor que aumenta para las semillas la probabilidad de escapar a la remoción por granívoros.
2. La probabilidad de una semilla de escapar a la remoción es máxima cuando la densidad de semillas tiene valores menores a 0.06 m^{-2} .
3. El patrón de distribución espacial de las palmas reproductivas generan distintas densidades de semillas que resultan cruciales en las probabilidades de que una semilla sea removida. La agregación de palmas aumenta la densidad local y la intensidad de remoción en el bosque maduro pero aumenta la densidad de semillas que tienen alta probabilidad de transitar a la etapa de plántula.
4. Las semillas aisladas tienen mayor probabilidad de escapar a la remoción que las agrupadas. La dispersión secundaria, que tiende a aislar a las semillas, puede por lo tanto desempeñar un papel muy importante para la probabilidad que tiene una semilla de transitar al estadio de plántula,
4. Existe una conducta de remoción dependiente de la densidad de semillas en los granívoros de *Astrocaryum mexicanum*..
5. El patrón de distribución espacial de las palmas reproductivas generan distintas densidades de semillas que resultan cruciales en las probabilidades de que una semilla sea removida.
- '5. La conducta dependiente de la densidad de los granívoros, la asincronía reproductiva y los claros de la selva, son factores importantes que permiten a las semillas escapar a la remoción y por lo tanto incrementar su reclutamiento a plántulas. Todos estos factores pueden contribuir al mantenimiento de la población de *Astrocaryum mexicanum* en la selva de Los Tuxtlas, Ver.

LITERATURA CITADA

- Andrade, O. 1989. Cultivo de insectos depredadores de propágulos de árboles tropicales en Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Augspurger, C.K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71: 759-771.
- Augspurger, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- Begon, M. y Mortimer, M. 1981. *Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications, London.
- Bongers, F., Pompa, J., Meave, J., y Carabias, J. 1988. Structure and floristic composition on the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México, *Vegetatio* 74: 55-88.
- Bradford, D. F. y C. C. Smith. 1977. Seed predation and seed number in *Scheelea* palm fruits. *Ecology* 58: 667-673.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Treefall, regrowth, and community structure in tropical forest. En: S.T. A. Pickett y P.S. White (eds), pages 53-69. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Inc Orlando, Florida.
- Búrquez, A., J. Sarukhán, y A.L. Pedroza, 1987. Floral biology of a primary forest palm *Astrocaryum mexicanum* Liebm. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 407-419.
- Clark, D.A., y D.B. Clark. 1984. Seedling dynamics of a tropical rain forest: evaluation of the Janzen-Connell model. *Amer Nat.* 124: 769-788.
- Coates-Estrada, R., y A. Estrada. 1986. Manual de identificación de Campo de los Mamíferos de la Estación de Biología "Los Tuxtlas", Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: P.J. den Boer y G.R. Gradwell (eds). pags 298- 310. Dynamics of populations. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands.
- Denslow, J. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 18: 432-451.
- Dirzo, R. y Domínguez, A. C. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantage of dispersal. En: A. Estrada y T. H. Fleming (eds), pags 237- 249. Frugivores and seed dispersal.. Dr. Junk Publishers, La Haya, Netherlands.
- Dyer, G.A. 1990. Interferencia lumínica de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. (Palmae) en el sotobosque e implicaciones sobre la comunidad de plántulas y árboles jóvenes en Los Tuxtlas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Eguiarte L. E. 1990. Genética de poblaciones de *Astrocaryum mexicanum* Liebm. en Los Tuxtlas Veracruz. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Eguiarte L. E., A., Búrquez, J. Rodríguez, M. Martínez-Ramos, J. Sarukhán y D. Piñero, 1993, Direct and indirect estimates of neighborhood and effective population size in an tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. Evolution 47 (1): 75-87.
- Enriquez, A. A., 1991. Variación espacial en los patrones demográficos de una palma tropical. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall. New York, EUA.
- Forget, P.-M. 1992. Seed Removal and seed fate in *Gustavia superba* (Lecythidaceae) Biotropica 24(3): 408-414.

- Forget, M.P. 1993. Post-dispersal predation and scatterhoarding of *Dipterix panamensis* (Papilionaceae) seeds by rodents in Panama.
- Gómez-Pompa, A. y Del Almo, S. 1985. (eds). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Vol II. Alhambra, México.
- Hassell, M. P. y Comins H.N. 1978. Sigmoid functional responses and population stability. *Theoretical population Biology*. 14: 62- 7.
- Holling, C. S. 1965. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 48: 1-86.
- Howe, H. F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 201-218.
- Howe, H. F., E.W. Schupp. y L. C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Virola surinamensis*). *Ecology* 66 (3): 781-791.
- Hubbell, S. P. and R. B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation.. En. S.L. Sutton, T. C. Whitmore, and A. C. Chadwick (eds), pags 25-41 *Tropical rain forest: Ecology and Managemet*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Ibarra, G. y Sinaca-Colfn, S. 1987. Listados florísticos de México VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. *Inst. Biol. UNAM*.
- Illescas, H. 1987. Algunos aspectos de la ecología post-dispersión de semillas de una especie arbórea *Trichilia martiana* (Meliaceae). En la selva de los Tuxtlas Ver. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México.

- Janzen, D.H., 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23: 1-27.
- Janzen, D. H., 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D. H., 1971. Escape of *Cassia grandis* L. beans from predator in time and space. *Ecology* 52: 964-979.
- Janzen, D. H., 1975. Behavior of *Hymenea courbaril* when its seed predator is absent. *Science* 189: 145-147.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: presente, pasado, y futuro. En. A. Gómez-Pompa, S. Del Amo, C. Vázquez-Yanes y A. Batuda Investigaciones sobre regeneración de selvas altas en Veracruz, México.. (eds.), pags. 31-69. CECSA, INIREB, México, D.F., México.
- Martínez-Gallardo, 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 Profesional ENEP, Zaragoza, UNAM. México.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos de vida de los árboles tropicales y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En, A. Gómez -Pompa and S. Almo (eds.), pags 191-239. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz II. Alhambra, México.
- Martínez-Ramos, M., J. Sarukhán, y D. Piñero. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gaps dynamics: The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas rain

- forest. En Davy, J. Hutchings, and A.R. Watkinson (eds), pags. 293-313. Blackwell, London, UK.
- Martínez-Ramos, M. E. Alvarez-Buylla, y J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gaps dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda de México. Tesis Doctoral. UCPyP-CCH, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Mendoza, A., D. Piñero, y J. Sarukhán. 1987. Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545-554.
- Miranda, F. y Hernández X., E. 1963. Los tipos de vegetación y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 29: 29-179.
- Molofsky, J. y C.K. Augspurger. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology*, 73 (1). 68-77.
- Oyama, K. 1984. Biología comparativa entre individuos masculinos y femeninos de *Chamedora tepejilote* (Palmae). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Oyama, K. 1991. Seed predation by a curculionid beetle on the dioecious Palm *Chamedora tepejilote*. *Principes* 35 (3). 156-160.
- Piñero, D., J., Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas *Astrocaryum mexicanum* Liebm. Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 37: 69-118.
- Piñero, D., M., Martínez-Ramos, y J. Sarukhán. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and sensitivity analysis of its finite relative rate of increase. *J. Ecol.* 72: 977-991.

- Piñero, D., y J. Sarukhán. 1982. Reproductive behaviour and its individual variability in a tropical palm, *Astrocaryum mexicanum*. *J. Ecol.* 72: 461-471.
- Piñero, D., M., Martínez-Ramos, A., Mendoza, E., Alvarez-Buylla, y J. Sarukhán. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes* 30: 108-116.
- Price, M.V. y S. Jenkins. 1986. Seed Dispersal. En R. Murray (ed), pags 191-231. *Rodent as seed Consumers and Dispersal*. The University of Wollongong, New South Wales.
- Ramírez N. y M. K. Arollo. 1987. Variación espacial y temporal de la depredación de semillas de *Copaifera pubbiflora* Benth. (Leguminosae: Caesalpinioideae) en Venezuela. *Biotropica* 19 (1): 31-39.
- Rzedowski, J.R. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Sarukhán, J., 1978. Studies on the demography of tropical trees. En: P.B Tomlinson y H. Zimmemann. (eds), pags 163-184. *Tropical trees and living systems*. 163-184. Cambridge University Press. Cambridge.
- Sánchez-Cordero y R. Martínez-Gallardo. Manuscrito. Post-dispersal fruit and seed removal by forest dwelling-rodents in a lowland rainforest in México.
- Samper, C. 1992. Natural Disturbance and plant establishment in an Andean cloud forest. Tesis Doctoral. Harvard University. Massachusetts, EUA.
- Sarukhán, J. 1980. Demographic problems in tropical systems En: O. Solbrig (ed), pags 163-184. *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell, Oxford, UK.

- Sarukhán, J., M. Martínez-Ramos y D. Piñero. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. En: R. Dirzo and J. Sarukhán (ed), pags. 83- 106. Perspectives in Plant Population Ecology. Sinauer, Sunderland, Ma USA.
- Sarukhán, K. J., D. Piñero and M. Martínez-Ramos. 1985. Plant demography: a community level interpretation.. En: J. White (eds), pags 17-31. Studies in plant demography: a festschrift for John L. Harper. Acad. Press., London, UK.
- Schupp, E. W. 1988a. Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos* 51: 525-530.
- Schupp, E. W. 1988b. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* (Berlin) 76: 525- 530.
- Schupp, E. W. y E.J. Frost. 1989. Differential predation of *Welfia georgii* seeds in treefall gaps and in the forest understory.
- Schupp, E. W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation, and recruitment of a neotropical tree. *Ecology* 71 (2): 504-515.
- Silvertown, J.W. 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J.Linn. Soc*: 14, 235-250.
- Silvertown, J.W. 1982. Introduction to plant population biology. Logman London.
- Smith, N. 1989. Seed survival in the palm *Astrocaryum standelyanum*: evidence for dependence upon its seed dispersers. *Biotropica*, 21: 50-56.
- Soto, E. M. 1976. Algunos aspectos Climáticos de agregación de "Los Tuxtlas". En Gómez-Pompa, A. et, al., (eds.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz. CECSA, CNEA, INIREB. México, D.F.

- Stapanian, M. A. y C. C. Smith. 1984. Density-dependent survival of scatterhoarded nuts: an experimental approach. *Ecology* 65 (5): 1387-1396.
- Thompson, J. N. 1985. Postdispersal seed predation in *Lomatium* spp (Umbelliferae) variation among individuals and species. *Ecology* 66 (5): 1608-1616.
- Valiente, A. 1991. Dinámica de establecimiento de cactáceas: patrones generales y consecuencias de los procesos de facilitación por plantas nodriza en desiertos. Tesis de Doctoral. UACPyP-CCH, Centro de Ecología, UNAM. México.
- Webb, S.L., y M.F. Willson. 1985. Spatial heterogeneity in postdispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* (Berl.) 67: 150-153.
- Willson, M.F. 1988. Spatial heterogeneity of post-dispersal survivorship of Queensland rainforest seeds. *Aust. J. Ecol.* 13: 137-147.
- Willson, M.F. y C. J. Whelan. 1990. Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season, and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Willson, D. E., y D.H. Janzen. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from parent palm. *Ecology*, 53 3: 954-959.
- Wright, J.S. 1990. Cumulative satiation of a seed predator over the fruiting season of its host. *Oikos*, 58: 272-276
- Zimmerman, M. 1980. Reproduction in *Polemonium*: pre-dispersal seed predation. *Ecology* 61 3: 502-506.