



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOLOGIA

Consecuencias ecológicas de la variación
interespecífica en las curvas de dispersión de
semillas en una selva alta perennifolia

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:

Mario Alberto González Méndez



000227065



México, D.F.

1995

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central

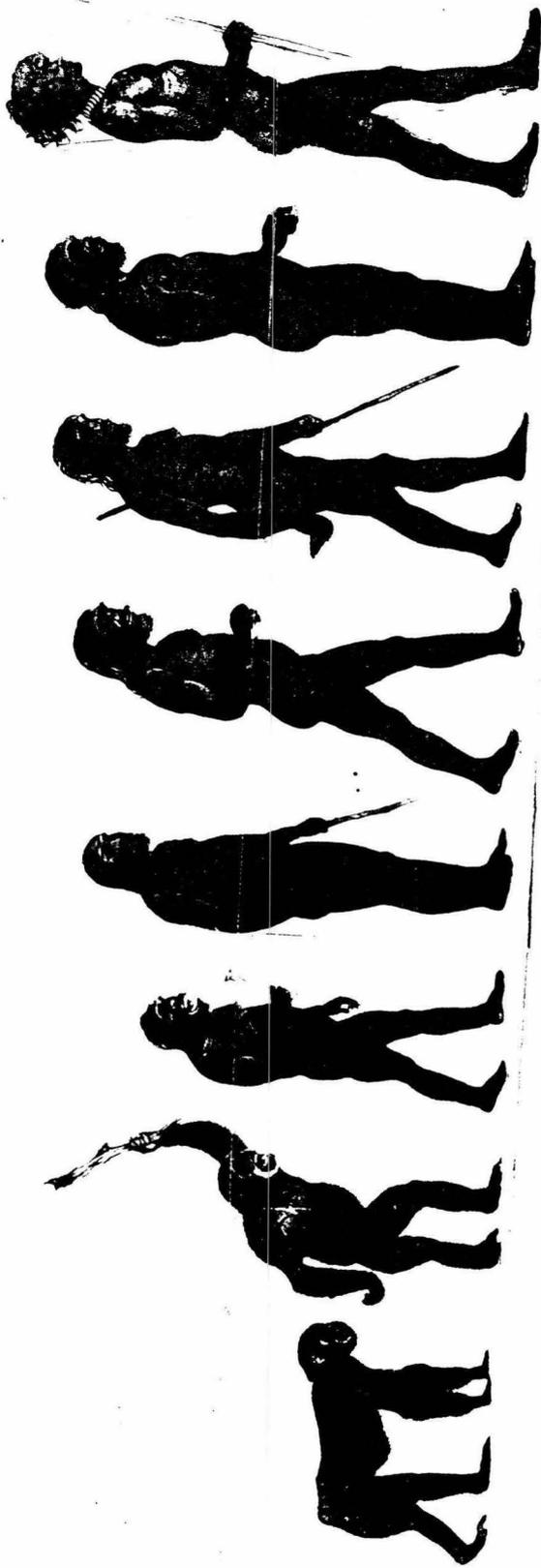


UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Primero, se irguió para atemorizar a sus atacantes.
Después, fabricó las primeras herramientas golpeando una simple piedra para afilarla y cortar la carne de sus presas en vez de desgarrarla con sus dientes.
2.5 millones de años después sigue destrozando a la naturaleza con su tecnología.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: Consecuencias ecológicas
de la variación interespecífica de las curvas de dispersión de semillas en
una selva alta perennifolia

realizado por González Méndez Mario Alberto

con número de cuenta 8453254-9 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Miguel Martínez Ramos

Propietario

Dr. César Augusto Domínguez Pérez Tejada

Propietario

Dra. Alma Delfina Lucía Crozco Serovia

Suplente

Dra. María Elena Álvarez-Buylla Rojas

Suplente

Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa

Consejo Departamental de Biología

A mi "Ma" doña Guadalupe y a "Popo" Don Porfirio mis padres, que me apoyaron todo el tiempo y me dieron su amor y confianza.

A mis hermanos: Jesús, Artemio, Luz María y Guadalupe.

A Emmanuel Jossaffath, Elí de Jesús y Omar "El Negro".

A la memoria de Doña Maxi

Agradezco al Dr. Miguel Martínez Ramos la dirección del presente trabajo, ya que sin sus acertados y esporádicos consejos este trabajo no estaría casi completo.

Al Dr. César Domínguez, a la Dra. Alma Orozco, a la Dra. Elena Alvarez-Buylla Roces y a la Dra. Ana Elena Mendoza Ochoa por formar parte del comité evaluador.

Así mismo quiero agradecer a Renée González Montagut y a Alison Lingane todo su apoyo en el campo ya que son ellas las responsables directas del trabajo en el campo, mil gracias queridísimas amigas.

A Graciela García Guzmán me apoyó durante todo este tiempo dándome ideas locas que seguí e hizo una primera revisión del trabajo.

Santiago Sinaca Colín tiene gran parte de la culpa del presente trabajo, ya que sin su ayuda este sería poco menos que imposible.

Mis amigos Ana María Velasco Velasco, Rosario Rodríguez Guillen, Norberto Nieto Vázquez, Sergio Villarreal Muñoz de Cote, Teresa Hernández Valdez, Norma Resalía Spíndola Félix y Ramón Alfredo Delgado González con quienes compartí las locuras de la carrera.

Jacobo Wissman Harari, Olga Smeke Hamui, Esther Hop Tuachi, José Entebi Sitton, Uri Sherem Chernitzky, Rachel Dabbah Kassin, Issac Azark Levy, Sarah Ruzanzky Cherem, Jaime Entebi Cassab, Guy de Saint Cyr, Pierre Duval y Andre Desarmaux gracias por su amistad de todos estos años y por ser mis amigos y compañeros de juegos desde la infancia.

Y por supuesto a Claudia Hausenberg Barbón por todo su amor y paciencia en todo este tiempo.

César Edgardo Rodríguez Ortega, me ayudo a obtener las buenisimas transparencias del presente trabajo.

Al Laboratorio de Poblaciones y Comunidades Tropicales del Centro de Ecología de la UNAM y a todas aquellas insoportables y escandalosas mujeres (Lumalí, Silvia, Aída, Angeles y visitas inesperadas) que están en él interrumpiendo el trabajo de los demás. Pienso que no sería igual sin ellas ya que el trabajo estaría mucho mejor. Olimpia Meza Villanueva que forma parte del grupo de las personas que sí trabajan.

Pero sobre todo agradezco a todas aquellas personas que no me ayudaron en el campo ni en el laboratorio, ¡¡¡gracias por no haberme estorbado!!!

René López Uribe, mi queridísimo amigo que me dio alientos estas últimas semanas, por su paciencia y amistad, Gracias... René.

Y a ti... que siempre estuviste conmigo, va este trabajo con todo mi amor.

1	Introducción	1
2	Antecedentes	4
2.1	Aspectos ecológicos generales sobre la dispersión de semillas	5
2.2	Sombra de semillas, curvas de dispersión y algunos modelos relacionados	6
2.3	La dispersión de semillas como un componente de la historia de vida de los árboles tropicales	8
2.4	Hipótesis ecológicas sobre la dispersión de semillas	10
2.4.1	Hipótesis de escape	11
2.4.2	Hipótesis de colonización	11
2.4.3	Hipótesis de dispersión dirigida	11
2.4.4	Reducción de la competencia entre parientes	12
2.4.5	Colonización de sitios seguros (modelo de Green, 1983)	12
3	Objetivos	16
4	Materiales y métodos	18
4.1	Sitio de estudio	19
4.2	Metodología	20
4.2.1	Parcelas de estudio	20
4.2.2	Colecta de semillas	20
4.2.3	Especies de estudio	20
4.2.4	Caracterizaron de la sombra de semillas por especie	21
4.2.5	Ajuste a modelos sobre curvas de dispersión de semillas	24
4.2.6	Evaluación de disyuntivas demográficas	24
4.2.7	Exploración de las hipótesis relacionadas con el papel ecológico de la dispersión de semillas	26
i	Hipótesis de escape	26
ii	Reducción de la densidad de plántulas hermanas bajo la copa de árboles progenitores	26
iii	Hipótesis de colonización (modelo de Green)	26
5.0	Resultados	28
5.1	Descripción de la variación interespecífica en la sombra de semillas.	29
5.2	Curvas de dispersión de semillas	33
5.3	Disyuntivas (trade offs) entre dispersión de semillas y atributos de historia de vida	33
5.3.1	Relación entre la amplitud de dispersión de semillas y el tamaño de las semillas	37
5.3.2	Relación entre amplitud de dispersión de semillas (NCD) y la sobrevivencia de las plántulas	38
5.3.3	Relación entre la fecundidad y la probabilidad de muerte de los adultos	40

5.4	Análisis de las curvas de dispersión de semillas en el contexto de las hipótesis de escape, colonización y competencia entre plántulas hermanas	41
5.4.1	Dispersión de semillas y escape de la vecindad de la planta materna	41
5.4.2	Hipótesis de colonización (modelo de Green)	45
5.4.3	Competencia entre plántulas hermanas	51
6.0	Discusión	54
6.1	Bondad del método empleado para caracterizar la sombra de semillas y analizar curvas de dispersión	55
6.2	Variación interespecífica en la sombra de semillas	56
6.3	Curvas de dispersión	57
6.4	Disyuntivas entre la dispersión y los atributos de historia de vida	58
6.5	Exploración de algunas hipótesis sobre los beneficios ecológicos que confiere a la plantas la dispersión de semillas	62
6.5.1	Hipótesis de escape a depredadores	62
6.5.2	Hipótesis de reducción de la competencia entre plántulas hermanas	63
6.5.3	Hipótesis de colonización	64
7.0	Conciusiones	66
8.0	Referencias	67
	Anexo	77

Resumen

Se compararon las tasas de dispersión de semillas de trece especies de árboles de la selva de Los Tuxtlas Ver., y se evaluaron las hipótesis de escape a los depredadores y colonización de sitios favorables al establecimiento de plántulas.

En base a estas hipótesis, que son frecuentemente usadas para analizar las ventajas que confiere la dispersión de semilla, pero rara vez se cuantifican las curvas de dispersión que pueden ser importantes para la evaluación de dichas hipótesis.

Para cada una de las trece especies se aplicó un modelo exponencial a la relación entre la cantidad de semillas por trampa (tamaño = 1m^2 , sesenta trampas por especie) y la distancia al árbol reproductivo más cercano; con esto se estimó la tasa de dispersión de las semillas y la distancia máxima que alcanzan las mismas, así como la cantidad de semillas dispersadas por cada evento reproductivo. El modelo explicó entre un 6% y un 51% ($p < 0.01$) de la variación encontrada.

El área de dispersión se relacionó de manera inversa con el tamaño de la semilla ($p < 0.05$) y de manera positiva con la cantidad de semillas producidas. Para las especies que producen semillas y en gran abundancia las semillas son depositadas en claros de la selva en cantidades hasta con tres órdenes de magnitud más que las especies que producen semillas grandes y en cantidades pequeñas.

Dado que las semillas de estas especies no dan lugar a plántulas en la sombra, el presente trabajo muestra la ventaja de la dispersión en relación a la hipótesis de colonización.

1. INTRODUCCIÓN

Una de las interacciones bióticas más notables en los bosques tropicales húmedos es la frugivoría (Snow, 1971; Mac Key, 1975). En estas selvas, un gran número de especies de mamíferos y aves frugívoras interactúan con una diversa comunidad de especies vegetales que producen frutos carnosos o semillas ariladas. Los frugívoros usan como alimento parte de las estructuras reproductivas de las plantas y al consumirlas pueden favorecer la dispersión de sus semillas. Aproximadamente, el 75% de las especies de selvas húmedas exhiben atributos que sugieren adaptaciones a la dispersión por vertebrados (Frankie *et al.*, 1974; Baker *et al.*, 1983; Knaight y Siegrfried, 1983). El resto, producen semillas dispersadas por factores abióticos tales como el viento, el agua, la gravedad (Fleming, 1979; Frankie, *op. cit.*; Hartshorn, 1980; Opler *et al.*, 1980).

Desde el punto de vista ecológico, la dispersión de las semillas puede conferir varias ventajas: i) reduce los riesgos de mortalidad que la progenie puede experimentar en la vecindad de la planta materna (*sensu* Janzen, 1970; Howe y Desteven, 1979; Howe, 1980; Howe *et al.*, 1985; Augspurger, 1983), ii) aumenta las probabilidades que tiene la progenie de colonizar sitios donde la disponibilidad de recursos es elevado (Green, 1983; Murray, 1988), iii) reduce la posibilidad de interacciones competitivas madre-hijo y entre plantas hermanas (Dirzo y Domínguez, 1986). A nivel de la población, la dispersión de las semillas favorece el flujo de genes y disminuye efectos demográficos negativos de fenómenos dependientes de la densidad (Willson, 1992).

En las plantas, la capacidad para dispersar semillas presumiblemente ha evolucionado de manera correlacionada con otros atributos de historia (Silvertown y Lovett Doust, 1993). Se ha postulado, bajo el principio de asignación de recursos (Cody, 1966), que aumentos evolutivos en la habilidad de dispersión ha tenido como compensación una disminución en la capacidad de sobrevivencia de la progenie bajo condiciones limitantes de recursos y una disminución en la duración total del ciclo de vida (Harper, 1977). También se postula que un aumento de la habilidad de dispersión a sido acompañado por aumentos en la cantidad de recursos asignados a la reproducción y una reducción de los recursos maternos asignados a cada semilla, y que por el contrario un aumento en la calidad de la progenie (por ejemplo, vigor de la semilla) ha sido acompañado de una reducción en la capacidad de dispersión. Se ha propuesto que las plantas que presentan amplia dispersión se caracterizan también por producir una copiosa cantidad de semillas de tamaño pequeño que dan lugar a plantas con altas tasas de mortalidad. Estas características favorecen la habilidad de colonizar hábitats que son ricos en recursos pero efímeros (MacArthur y Wilson, 1967). Por el contrario, las plantas con pobre habilidad de dispersión tendrían una baja producción de semillas con presupuestos de recursos maternos elevados. Estas características favorecen la capacidad de la progenie para sobrevivir y reproducirse bajo condiciones limitantes en recursos (MacArthur y Wilson, 1967). Este tipo de expectativas pueden ser evaluadas usando un enfoque comparativo si se posee información sobre la capacidad de dispersión de semillas e información demográfica para un grupo grande de especies.

Existe una literatura considerable sobre el tema de la dispersión de semillas en selvas húmedas (por ejemplo, Jackson 1978, trabajos en Estrada y Fleming, 1986). Sin embargo, la mayoría de esta literatura se relaciona con aspectos de relevancia comunitaria. Los estudios dedicados al análisis cuantitativo de las curvas de dispersión de semillas de plantas individuales son escasos (por ejemplo, Dirzo y Domínguez, 1986; Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Howe, 1990; Willson, 1992; Augspurger y Franson, 1993). Las curvas de dispersión pueden representarse a través de modelos analíticos (por ejemplo, curvas de tipo exponencial y potencial con pendiente negativa) cuyos parámetros pueden ser útiles en el análisis de las hipótesis sobre las ventajas que confiere a las plantas la dispersión de semillas (Dirzo y Domínguez, 1986; Willson, 1992). Asimismo, estas curvas permiten la exploración de las disyuntivas propuestas entre la dispersión de semillas y otros atributos de historia de vida. Parámetros tales como la tasa de dispersión (número de semillas que caen por unidad de área y de tiempo) y la densidad de semillas que cae en el punto espacial ocupado por la planta materna son importantes a este respecto. Por ejemplo: i) la distancia máxima de dispersión (que puede usarse para estimar el área total de dispersión) determina el número de semillas que caen en distintos hábitats dentro de un mosaico ambiental. ii) La proporción de semillas (respecto al total producido) que se dispersan a diferentes radios fuera de la vecindad de la planta materna da una idea de los "servicios" que ofrece la dispersión como un factor que disminuye la mortalidad de la progenie debido a los agentes que operan dentro de tal vecindad. iii) La densidad de semillas bajo la copa del árbol materno en presencia de la dispersión (**DD**) puede compararse con la densidad de semillas que resultaría en ausencia de la misma (**DA**); el cociente **DD/DA** es un índice de la magnitud por la cual la dispersión reduce la densidad y la interacción potencial de plántulas hermanas.

El presente estudio tuvo como primer objetivo la caracterización de la "sombra" de semillas de árboles que representan a quince especies (ecológicamente) diferentes de la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Estas especies resultaron las más abundantes en un estudio previo sobre la lluvia de semillas en la comunidad de Los Tuxtlas (Soto, 1992). Como segundo objetivo, se estimó el valor de los parámetros de un modelo exponencial negativo que fue usado para describir formalmente las curvas de dispersión de semillas (cambio en la densidad de semillas que ingresan al suelo como función de la distancia al árbol productor de las mismas) de estas especies. Finalmente, un tercer objetivo fue el de evaluar algunos aspectos de las hipótesis sobre las ventajas ecológicas que confiere a las plantas la dispersión de semillas. Este objetivo se abordó utilizando la información aportada por las curvas de dispersión de semillas obtenidas para cada especie de estudio.

A continuación se presenta una sección de antecedentes que se ha desarrollado abarcando los siguientes temas: 1) aspectos ecológicos generales sobre la dispersión de semillas en selvas altas, 2) conceptos sobre sombras de semillas y modelos formales que describen curvas de dispersión de semillas, 3) relaciones conflictivas entre atributos de la dispersión de semillas y otras características de historia de vida, 4) hipótesis que se han planteado para explicar la importancia de la frugivoría y la dispersión de semillas desde un enfoque fitocéntrico.

2. ANTECEDENTES

2.1. Aspectos ecológicos generales sobre la dispersión de semillas

Las estructuras morfológicas de las semillas y frutos que favorecen su dispersión son, con frecuencia, fáciles de reconocerse y de interpretarse (Krener, 1898; Ridley, 1930; van der Pijl, 1982). Las diásporas de dispersión anemócora presentan alas, penachos o plumas con las que la resistencia al viento es mayor y su transporte es factible. Las semillas que son transportadas por animales, tienen apéndices o cubiertas comestibles (arilos o pulpa carnosa) las cuales son ingeridas por los dispersores que las regurgitan o expulsan posteriormente (Sork, 1983; Price y Jenkins, 1986). Sin embargo, algunas de las características que se han modificado para la dispersión (como la flotabilidad de las semillas hidrócoras) no son tan obvias.

Hay estructuras modificadas que presentan algunas semillas, como son los ganchos o los revestimientos pegajosos que se adhieren a la piel o a las plumas de los animales. Otras plantas dispersan sus semillas de forma mecánica, por la apertura explosiva de frutos higroscópicos. Algunas especies combinan dos o incluso tres modos de dispersión (Westoby y Rice, 1981; Clifford y Monteith, 1989; Stamp y Lucas, 1990). Las plantas del género *Disporum* utilizan aves y hormiga en su dispersión y aquellas de *Petalostigma pubescens* dispersan sus semillas a través de la participación de aves, hormigas y medios balísticos (Willson, 1992).

En las selvas húmedas los dos síndromes de dispersión predominantes son zoócoria y anemócoria (Van der Pijl, 1982). En general, en diferentes selvas húmedas del mundo, la zoócoria se observa en tres cuartas partes de la comunidad arbórea, la anemócoria en un 20% de las especies y otros síndromes de dispersión ocurren en sólo un 5% de las especies (Harshorn, 1978; Ibarra y Oyama, 1993). Algunas especies producen frutos y/o semillas grandes que caen al suelo sólo por la acción de la gravedad (barócoria). Contadas especies producen frutos higroscópicos que explotan al producirse diferencias en el nivel de humedad del aire, lo que hace que las semillas sean expulsadas con gran fuerza (balócoria). El potencial de dispersión que provee cada uno de los diferentes vectores varía grandemente. Por ejemplo, las semillas dispersadas por vertebrados y por el viento pueden generar una sombra de semillas relativamente amplia, en tanto la sombra generada por la dispersión a través de hormigas y por medios balísticos no tiene gran extensión (Willson, 1992).

El vector de dispersión determina en gran medida el lugar donde se depositan las semillas (Schupp *et al.*, 1989). Por ejemplo, el viento deposita las semillas en la dirección que este sigue, generalmente dando lugar a una lluvia de semillas en forma de franjas o lengüetas (Schupp *et al.*, 1989). Las diferencias en la temperatura del aire existente entre el bosque cerrado y los sitios con el dosel abierto favorece vientos que se mueven hacia los claros. Esto parece explicar la tendencia de que las semillas anemócoras lleguen a depositarse con mayor abundancia en los claros (Franson y Augspurger, 1988; Feisenger *et al.*, 1989). Por el contrario, las semillas grandes de dispersión zoócora tienden a depositarse con mayor proporción en los sitios cerrados (Schupp *et al.*, 1989, Augspurger y Franson,

1988). Al parecer, algunos frugívoros evitan los claros recién formados ya sea porque los claros ofrecen pocos sitios de percha y/o alimento, o bien porque representan sitios con alto riesgo de depredación (Smith, 1975; Van Dorp, 1985; Feisinger *et al.*, 1989). La dispersión de las semillas por frugívoros es favorecida por las siguientes características de las diásporas: i) frutos con tamaño suficientemente grande para ser manejados por sus dispersores. ii) frutos con altos valores del cociente de volumen de pulpa/volumen de semillas. iii) frutos con bajos contenidos de metabolitos secundarios defensivos y iv) accesibilidad de los frutos a los frugívoros (Van Dorp, 1985).

2.2. Sombra de semillas, curvas de dispersión y algunos modelos relacionados

La variación espacial en la densidad de semillas alrededor de la planta progenitora es llamada "sombra de semillas" (Janzen, 1971). El término también puede usarse para referirse a la distribución espacial de semillas alrededor de varios árboles reproductivos coespecíficos (Willson, 1992). La sombra de semillas de los árboles puede distribuirse a través de dos dimensiones horizontales (aquella de las plantas epífitas puede representarse en una tercera dimensión vertical, Willson, 1992). En general, se consideran dos factores en la descripción de la sombra de semillas: i) la relación entre el número de semillas, y/o la densidad de estas, con respecto a la distancia a la planta progenitora y ii) la direccionalidad de la sombra de semillas, que es mínima cuando la sombra es simétrica o es máxima cuando la sombra se dispone en un solo eje (por ejemplo, en diásporas anemócoras este eje está dado por la dirección de los vientos que imperan en el sitio; Willson, 1992). La direccionalidad de la sombra de semillas es importante para contestar preguntas ecológicas relacionadas con los efectos producidos por factores de mortalidad que operan dependiendo de la distancia entre la progenie y el árbol progenitor. Cuando la sombra de semillas es de tipo leptokúrtica (existe un valor modal elevado de densidad de semillas después del origen de la planta materna), se considera que es monótonamente decreciente después del valor modal, describiéndose como una curva exponencial con pendiente negativa (Okubo y Levin, 1989).

Janzen (1970) propuso un modelo en el cual la cantidad de semillas que caen por unidad de área disminuye al aumentar la distancia con respecto al progenitor. En general, se han propuesto cuatro modelos analíticos (Figura 1) para describir las curvas de dispersión de semillas (Okubo y Levin, 1989; Willson 1992). Todos los modelos establecen una relación negativa entre el número de semillas y la distancia al progenitor, suponiendo que la cantidad máxima de semillas cae en o cerca del lugar de origen de la planta materna. Dos de estos modelos suponen un decaimiento exponencial del número de semillas con la distancia y los otros dos un decaimiento de tipo potencial. Para cada caso, una versión describe el decaimiento de semillas de manera proporcional y la otra en términos absolutos. Los modelos son los siguientes:

Modelos exponenciales:

Distribución proporcional: $PS = e^{-bD}$

Distribución absoluta: $S = Ae^{-bD}$

Donde: PS es la proporción de semillas que ha caído hasta la distancia D , respecto al punto de origen de la planta materna. S es el número de semillas que caen por unidad de área, b es la tasa de decaimiento.

Modelos potenciales:

Distribución proporcional: $PS = D^{-b}$, para toda $D > 0$

Distribución absoluta: $S = AD^{-b}$, para toda $D > 0$

Donde PS es la proporción de la cosecha de semillas que ha caído hasta la distancia D , respecto al punto de origen de la planta materna. S es el número de semillas que caen por unidad de área en la distancia D . En todos los modelos, b define una tasa de decaimiento. En el modelo exponencial, A define el número de semillas que en la distancia cero y en el modelo potencial el número de semillas que caen en la distancia de radio uno. Para el caso de los modelos potenciales, la función no se encuentra definida cuando D es adopta el valor de cero. Esto equivale a suponer que la caída de las semillas comienza a partir de un punto que se encuentra alejado a una unidad de distancia respecto al punto de origen de la planta progenitora. El modelo potencial describe una recta con pendiente negativa en una gráfica log-log, mientras que el modelo exponencial define una recta de pendiente negativa en una gráfica semi-log (Figura 1).

Entre los estudios que han propuesto modelos analíticos para entender el fenómeno de dispersión de semillas se encuentra el realizado por Okubo y Levin (1989). Estos autores compararon varios modelos que analizan el potencial de dispersión por medio del viento. En estos modelos, la tasa de dispersión depende de las características aerodinámicas y el peso de las diásporas así como de la velocidad del viento. Sin embargo, en general con este tipo de modelos se pueden extrapolar curvas de dispersión de semillas, independientemente del vector de dispersión (Wilson, 1992). Variaciones en estas características permiten comparar el efecto relativo de la morfología de las diásporas y del ambiente sobre la amplitud de dispersión (Okubo y Levin, 1989; Augspurger, 1988; Augspurger y Franson, 1993).

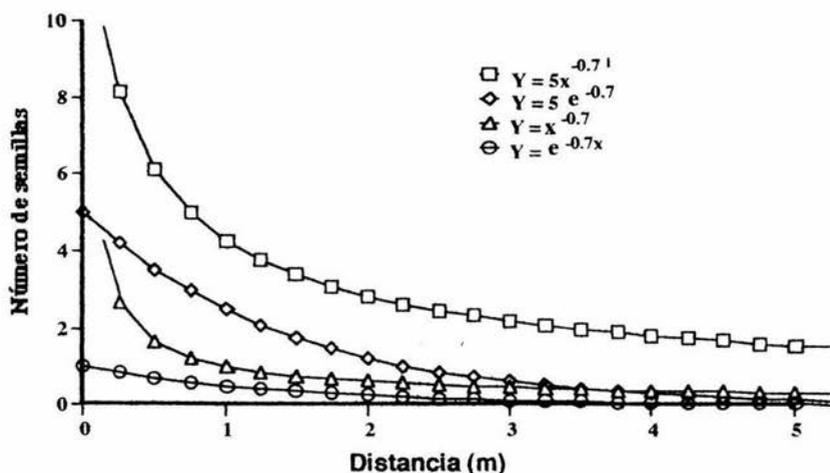


Figura 1. Modelos analíticos propuestos para describir curvas de dispersión de semillas (Okubo y Levin, 1989).

2.3. La dispersión de semillas como un componente de la historia de vida de los árboles tropicales

Dentro de la comunidad de árboles de una selva, las especies que demandan altos niveles de luz para regenerarse tienden a presentar una mayor capacidad de dispersión de semillas que las especies que pueden regenerarse bajo la sombra (p. ej., Jackson, 1981). Las primeras son denominadas especies "pioneras", las cuales se caracterizan por poseer ciclos de vida cortos, rápido crecimiento y establecerse y madurar solo en los claros (Vázquez-Yanes, 1980; Brokaw, 1982). A los árboles pioneros se les considera como "cicatrizales" del dosel (Vázquez-Yanes, 1980) y como núcleos facilitadores de la sucesión (Van Dorp, 1985). En parte, este papel que tienen estas especies en la sucesión de la comunidad depende de i) la copiosa lluvia de semillas que producen estos árboles (como producto de sus altos valores de fecundidad; ver por ejemplo Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992) y ii) la amplia diseminación de sus semillas que ocurre a través medios eficientes de dispersión zoócora o anemócora (Budowsky, 1965; Vázquez-Yanes, 1980a).

En contraste con los árboles pioneros, los árboles de especies tolerantes a la sombra (también llamadas "persistentes"; Denslow 1987) poseen ciclos de vida largos, crecen a ritmos lentos, maduran a edades avanzadas y producen un bajo número de frutos por cosecha (Jackson, 1981; Carabias, 1985). Las semillas de estas especies tienden a ser grandes y se caracterizan por tener cortos periodos de

latencia o carecer de ellos (Ng, 1978; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1984). Estas semillas tienden a ser dispersadas por frugívoros que sólo se alimentan de los frutos de una o pocas especies de plantas (Howe y Estabrook, 1977). Limitaciones de tipo anatómico (tamaños de picos, mandíbulas y tractos digestivos) y fisiológico (la incapacidad de utilizar fibras y otras estructuras de protección de las semillas) de muchos de estos animales, determinan que las semillas grandes tiendan a ser regurgitadas o desechadas bajo la copa o en las cercanías de la planta materna (Levy 1986; Augspurger, 1984; Martínez del Río y Restrepo, 1993). Por lo tanto, las semillas de las especies persistente tienden a ser dispersadas a distancias menores que aquellas de las especies pioneras.

La gran variación interespecífica que existe en los tamaños de las semillas (de hasta ocho ordenes de magnitud; Foster y Janson, 1983; Ibarra y Oyama, 1993) sugiere que también debe existir un ámbito de variación interespecífica importante en la amplitud dispersión si existiese una relación entre el tamaño de las semillas y su capacidad de dispersión. La amplia diseminación de las pequeñas semillas de los árboles pioneros y la pobre dispersión experimentada por las semillas grandes de algunas especies tolerantes (Jackson, 1981), representan los extremos de un posible gradiente de dispersión de semillas presente a nivel de la comunidad.

La capacidad de dispersión de semillas presenta disyuntivas ("trade-offs") con otros atributos de historias de vida de las plantas, entre ellas con el tamaño de las semillas y atributos demográficos de las plantas. A nivel de las comunidades, se ha establecido una relación negativa entre el tamaño de las semillas y la sobrevivencia de las plántulas bajo ambientes limitantes en recursos (Salisbury, 1942; Grime y Jeffrey, 1965; Ng, 1978, 1980; Foster, 1986). La idea que subyace a esta relación es que a medida que el tamaño de la semillas aumenta la cantidad de recursos que la planta materna asigna por semilla es mayor, de manera que las plántulas disponen con más energía y recursos durante su etapa inicial de desarrollo (Fenner, 1985). En contraparte, un aumento evolutivo en el tamaño de la semilla debería reducir la capacidad de dispersión (Silvertown y Lovett Doust 1993).

La base funcional de tales disyuntivas puede explicarse en el contexto de la llamada teoría de la asignación de recursos (Lack, 1947; Cody, 1966; Stearns, 1992). Esta teoría establece que los organismos asignan de manera comprometida la energía disponible en tres funciones básicas: mantenimiento, crecimiento y reproducción. Para sobrevivir un organismo debe contar con la energía mínima para cubrir sus demandas metabólicas básicas. Si existe un excedente de energía el organismo puede asignarla al crecimiento o a la reproducción pero la asignación a una función será a costa de la otra.

La teoría propone que en ambientes limitados en recursos han evolucionado estrategias de asignación que aumentan la habilidad competitiva de las especies a través de una alta inversión a las funciones de mantenimiento. Como consecuencia, estos organismos deberían exhibir bajas tasas de mortalidad, crecimiento y reproducción. Por el contrario, en ambientes efímeros y ricos en recursos, la teoría propone que han evolucionado estrategias de asignación con altos presupuestos de energía asignados hacia el crecimiento y reproducción. Esta estrategia permite colonizar y explotar rápidamente

estos ambientes efímeros. Como consecuencia, estos organismos deberían exhibir altas tasas de mortalidad, crecimiento y reproducción (Stearns, 1992).

La manera en la que se reparte la energía asignada a un evento reproductivo entre la progenie producida se encuentra también mediada por disyuntivas demográficas. En ambientes en los que la progenie se enfrenta a condiciones limitantes de recursos, la estrategia óptima (que maximiza la adecuación individual de las especies) es la repartición de la energía asignada a la reproducción entre pocos hijos. En consecuencia, se reduce la capacidad de dispersión pero aumenta la sobrevivencia de la progenie. En ambientes efímeros, no limitantes en recursos, la estrategia óptima es la repartición de la energía asignada a la reproducción entre muchos hijos, que *per capita* reciben una cantidad pequeña de recursos maternos. En consecuencia, la amplitud de dispersión (habilidad de colonización) aumenta, pero disminuye la sobrevivencia de la progenie bajo condiciones limitantes de recursos (Silvertown y Lovett Doust, 1992; Stearns, 1992).

De acuerdo con las ideas anteriores, se debería esperar que las especies arbóreas que exhiben amplia dispersión de semillas posean también tamaños pequeños de semillas y altas tasas de mortalidad, crecimiento y fecundidad. Estas especies se encontrarían asociadas con ambientes perturbados, que son efímeros pero ricos en recursos (tales como los claros de la selva). En el otro extremo, se debería esperar que las especies arbóreas que exhiben pobre dispersión posean también tamaños grandes de semillas y bajas tasas de mortalidad, crecimiento y fecundidad. Estas especies se encontrarían asociadas con ambientes persistentes que son limitantes en recursos (tales como los que ocurren en el sotobosque de las selvas).

2.4. Hipótesis ecológicas sobre la dispersión de semillas

La semilla es la estructura fundamental de dispersión en las plantas de reproducción sexual. Esta es una unidad móvil y generalmente de bajo peso, que usualmente requiere de poca energía para transportarse. La dispersión juega un papel importante dentro de la dinámica de las poblaciones vegetales, favorece la colonización de nuevos hábitats, el mantenimiento de las poblaciones ya establecidas e incrementa el flujo genético (Harper, 1977; Ehrlich y Raven, 1969; Janzen, 1983b; Begon *et al.*, 1986; Dirzo y Domínguez, 1986). Por otro lado, la actividad de los enemigos naturales de las semillas y plantas es un factor que puede ser determinante para la dinámica de las poblaciones. Se ha planteado que la dispersión de semillas actúa como un medio que favorece la posibilidad de escapar a los depredadores de semillas y plántulas (Janzen, 1970).

Para entender el fenómeno de la dispersión de semillas desde un punto de vista ecológico, Howe y Smallwood (1982) sintetizaron en tres hipótesis el papel que juega la dispersión de semillas en el reclutamiento de plantas.

2.4.1. Hipótesis de escape

La mortalidad de las semillas y plántulas es generalmente muy elevada bajo la copa materna y se reduce lejos de ella. La mortalidad es causada por depredadores y/o patógenos hospedero-específicos cuya intensidad de daño aumenta de manera positiva con la densidad poblacional de la progenie o de manera inversa con la distancia a la planta materna. Los depredadores y patógenos que actúan sobre las semillas dispersadas, y los herbívoros que se alimentan de las plántulas, frecuentemente están concentrados cerca de los adultos reproductivos donde los recursos que usan estos organismos son más abundantes (Janzen, 1970; Howe y Smallwood, 1982; Willson, 1992). Bajo este escenario, la hipótesis de escape establece que la dispersión disminuye la mortalidad de la progenie asociada a la vecindad de la planta progenitora. La dispersión aumenta la probabilidad de que las semillas lleguen a sitios donde las presiones de depredación disminuyen.

2.4.2. Hipótesis de colonización

En ambientes heterogéneos, donde los hábitats de elevada calidad en recursos son escasos, se espera que la dispersión de semillas aumente la probabilidad de que estas caigan en los sitios de buena calidad (Howe y Smallwood, 1982; Green, 1983). La dispersión generalmente tiende a mejorar la probabilidad de que al menos una de las semillas de la cosecha del progenitor llegue a un sitio apropiado (Hamilton y May, 1977; Comins, *et al.*, 1980).

Para el caso de las selvas húmedas, esta hipótesis podría establecerse en términos de la habilidad de las especies para colonizar los claros de la selva. Los claros son sitios relativamente pequeños (<500 m²), lumínicamente ricos y de baja frecuencia espacial (Chazdon y Fetcher, 1984; Brokaw, 1985; Clark, 1992).

2.4.3. Hipótesis de dispersión dirigida

Las semillas dispersadas son llevadas por su vector (exclusivamente zoócoro) a sitios donde la probabilidad de establecimiento y desarrollo de las plantas es máxima (sitios con condiciones óptimas). Se puede decir que las semillas tienen una direccionalidad en su dispersión que depende de los hábitos del dispersor (Howe y Smallwood, 1982).

2.4.4 Reducción de la competencia entre parientes

Las semillas que caen bajo la copa del árbol progenitor dan lugar a plántulas que se encuentran limitadas en recursos. Esto puede deberse a: i) la interferencia lumínica causada por el follaje de la planta madre, ii) una reducción en la disponibilidad de nutrientes minerales debido a la asimilación de estos por parte de la planta progenitora y iii) una densidad elevada de plántulas hijas que demandan recursos similares (Howe y Smallwood, 1982; Clark y Clark, 1984). Por lo tanto, es esperable la existencia de fenómenos de competencia asimétrica local entre la progenie y su planta materna y simétrica entre miembros de la progenie. Al haber una relación estrecha de parentesco entre las plántulas (hermanas o medias hermanas) que emergen de la cosecha de semillas que cae bajo la copa de una planta materna, es esperable que estos individuos estén sujetos a una competencia más severa que las plántulas provenientes de otras familias genéticas o más aún, de plántulas que provienen de plantas maternas hetero-específicas (Ellstrand y Antonovics, 1985; Mc Call, *et al.*, 1989).

Otra desventaja potencial de la alta densidad de plantas hermanas es la probabilidad del entrecruzamiento consanguíneo al llegar al estado reproductivo (Ghiselin, 1979). Además, los ataques por parásitos y patógenos gene-específicos puede ser más probables cuando plantas hermanas crecen muy cerca uno del otro (Willson, 1992). La dispersión de semillas reduce los riesgos genéticos negativos del apiñamiento de plantas que provienen de los mismos padres.

2.4.5. Colonización de sitios seguros (modelo de Green, 1983)

La germinación y el establecimiento de las plántulas son eventos que pueden depender de situaciones ambientales muy específicas. Cuando estas situaciones ocurren con una frecuencia espacial baja, la dispersión de semillas se convierte en un componente muy importante en el ciclo vida de una planta.

Harper (1977) definió como sitios seguros ("safe sites") a aquellas localidades donde las semillas tienen la mayor probabilidad de desarrollarse hasta la madurez. Los sitios seguros varían entre las especies y entre las poblaciones genéticamente diferentes de una misma especie (Fenner, 1985). La amplitud de tolerancia fisiológica de las semillas a los gradientes físico-químicos que operan a nivel del suelo, determina el ámbito espacial en el cual la germinación puede ocurrir. Así mismo, las plántulas (y plantas de otros estadios de vida) pueden desarrollarse solo bajo las condiciones ambientales (por ejemplo, temperatura, humedad, pH) que no excedan su amplitud de tolerancia fisiológica. Además, los enemigos naturales tales como depredadores de semillas y plántulas, y la baja disponibilidad (o ausencia) de recursos esenciales, pueden restringir el ámbito espacial dentro del cual las plantas pueden completar su ciclo de vida. La idea de sitios seguros es una abstracción que combina tres aspectos de la biología de las especies i) sitios en los que las condiciones ambientales se encuentran dentro del ámbito

de tolerancia de una especie, ii) sitios en los que se presentan niveles no limitantes de recursos y iii) sitios en los cuales las plantas se encuentran "libres" de la acción letal de enemigos naturales (Harper, 1977).

Desde una perspectiva evolutiva, se esperaría que una amplia dispersión de semillas tuviera un alto valor selectivo si los requerimientos de germinación y sobrevivencia dependen de condiciones físicas y niveles de recursos que ocurren con una baja frecuencia espacial. Es decir, la dispersión de semillas podría ser favorable si aumenta la posibilidad de ocupar un sitio seguro. De manera contraria, la dispersión de semillas debería tener un bajo valor selectivo si las plantas han evolucionado atributos que les permiten desarrollarse bajo situaciones ambientales que se presentan con una frecuencia espacial elevada. Es decir, la dispersión de semillas no debería ser importante cuando la frecuencia de sitios seguros es alta.

La variación de las curvas de dispersión de semillas observada entre especies de plantas (Willson, 1993) tiene una explicación parcial en términos de la relación entre la amplitud de dispersión y la frecuencia de sitios seguros (Green, 1983). El número de semillas dentro de sitios seguros aumenta con el área de dispersión (Figura 2), suponiendo que la densidad de los sitios seguros dentro del área se mantiene constante (es decir, si se supone que la ocurrencia de sitios seguros en el espacio es aleatoria). Bajo esta suposición, el logaritmo del número de sitios seguros presentes en un área circular crece linealmente a medida que la distancia máxima de dispersión de semillas (R) aumenta (Figura 2).

En el modelo, la densidad de sitios seguros está reflejada de manera directa por la pendiente de la recta que relaciona al número de sitios seguros con respecto a R . Entre mayor es la densidad de sitios seguros mayor es la pendiente y *vice versa* (Figura 2). Bajo esta suposición, al aumentar R se incrementa el número de semillas que caen en sitios seguros. Para una especie con gran número de sitios seguros, una amplia dispersión no es importante. Mientras que para especies que dependen de sitios seguros de baja densidad espacial la dispersión es una variable importante para el desarrollo de las mismas (Figura 2).

Para explicar el modelo, considérese dos ambientes hipotéticos, uno con una densidad de sitios seguros muy baja (ambiente 1) y el otro muy alta (ambiente 2; Figura 2). Bajo el ambiente 1, aumentos en R aumentan la cantidad de semillas depositadas en sitios seguros (caso de especie A). Bajo el ambiente de tipo 2, sin embargo, R deja de ser una variable importante para el establecimiento de las plantas. La dispersión de semillas puede ser un atributo desfavorable si la inversión energética que se asigna a las partes de la planta que determinan la dispersión de las semillas (ramillas, frutos, arilos, accesorios reproductivos) excede los beneficios que provee a la planta materna y a la progenie la dispersión. Este beneficio puede ser bajo, o nulo, cuando existe una frecuencia muy elevada de sitios seguros. Por lo tanto una planta con R reducida tendría ventaja en un escenario con alta frecuencia de sitios a salvo (caso de especie B en la Figura 2).

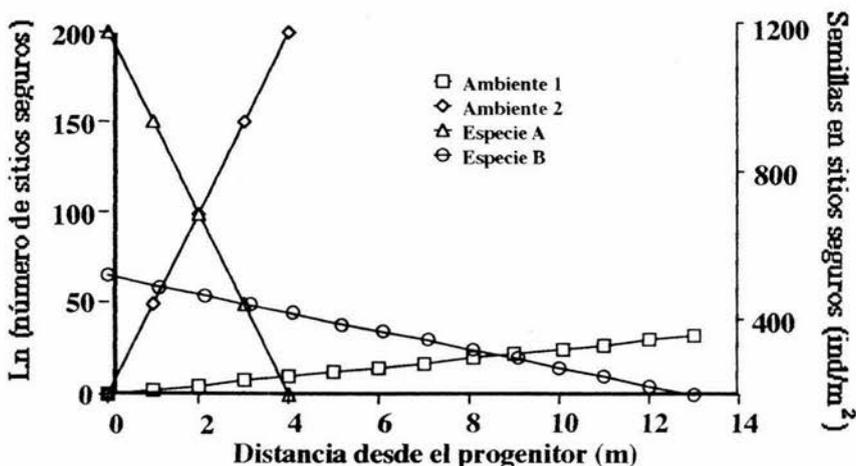


Figura 2. Modelo propuesto para analizar la relación entre las curvas de dispersión y la colonización de sitios seguros ("safe sites"; Green, 1983). Ver texto para más detalles.

Desde el punto de vista de la comunidad, el modelo puede establecer predicciones tales como las siguientes. Para especies que requieren de sitios seguros que ocurren en densidades bajas y que son demográficamente equivalentes (tasas de mortalidad y crecimiento similares), se esperaría que la especie con mayor R debería tener una mejor representación en la comunidad. Por otro lado, se esperaría que aquellas especies que se regeneran bajo una amplia gama de situaciones ambientales deberían mostrar una dispersión estrecha de semillas mientras que aquellas especies que se regeneran en sitios muy específicos deberían mostrar una dispersión amplia de semillas.

Para el caso de árboles tropicales existe evidencia empírica y experimental de que la luz es un recurso limitante en la regeneración de estas plantas (Chazdon, 1988). También existe evidencia de que las especies tienen diferentes amplitudes de respuesta fisiológica (en relación con la germinación y la ganancia de carbono de las plántulas) al gradiente lumínico que ocurre en el sotobosque. Muchas especies pueden germinar, establecerse y crecer bajo condiciones de sombra pero otras germinan y se desarrollan solo bajo los claros del dosel, donde los niveles de luz son elevados (Whitmore, 1989). Al parecer tanto la cantidad de semillas producidas por árbol durante un evento reproductivo, como el tamaño de las semillas producidas se encuentran relacionados negativamente con el ámbito de dispersión y con el ámbito de tolerancia fisiológica de los árboles (Foster y Janson, 1985, Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992).

Generalmente, las especies que producen semillas pequeñas requieren de sitios abiertos (con abundantes cantidades de luz) para germinar y desarrollarse. Dado que estos sitios abiertos son temporal y espacialmente raros (Brokaw, 1985), puede pensarse que la amplia dispersión de semillas pequeñas co-evolucionó acoplada con aquellos atributos fisiológicos que permiten el uso de elevados niveles de luz. Desde la perspectiva del modelo de Green (1983), las especies productoras de una abundante cantidad de semillas pequeñas, que están condicionadas en su regeneración a una densidad baja de sitios seguros, deberían mostrar una amplia de dispersión de semillas.

Por otro lado, existen muchas especies arbóreas cuyas semillas germinan en la sombra y las plántulas sobreviven y crecen favorecidos por pequeños haces de luz que se filtran por el dosel del bosque (Chazdon, 1988). Estas especies poseen mecanismos fisiológicos que les permiten germinar, establecerse, y madurar bajo un amplio gradiente de condiciones lumínicas. Generalmente estos árboles producen cosechas reducidas de semillas grandes. Considerando el modelo de Green (1983), estas especies deberían mostrar una amplitud de dispersión reducida ya que las condiciones de regeneración son espacialmente frecuentes. A nivel interespecífico, existe evidencia de que las semillas pequeñas tienden a ser dispersadas con mayor amplitud que las semillas grandes (Janson, 1983).

3. OBJETIVOS

El presente trabajo tiene como propósitos:

1) Caracterizar la sombra de semillas de un grupo de especies representativas de la comunidad arbórea de la selva de Los Tuxtlas, Ver.

2) Estimar parámetros de las curvas de dispersión de semillas de estas especies (distancias máximas de dispersión, tasas de dispersión) considerando un modelo exponencial negativo.

3) Explorar, a nivel comparativo entre especies, algunas de las disyuntivas de historia de vida que se han propuesto entre la dispersión de semillas y atributos demográficos de las semillas, plántulas y árboles adultos. En particular, se explorarán las siguientes disyuntivas:

- i. La amplitud de dispersión de las semillas disminuye al aumentar del tamaño de las semillas.
- ii. La dispersión aumenta al disminuir la sobrevivencia de plántulas bajo condiciones de sombra.
- iii. La amplitud de dispersión está correlacionada de manera positiva con la producción de semillas (fecundidad) de las plantas.
- iv. La producción de semillas de manera negativa con la tasa de mortalidad de las plantas adultas.

4) Usando los parámetros de las curvas de dispersión, se pretende explorar algunas de las hipótesis sobre las ventajas ecológicas que confiere a las plantas la dispersión de semillas. Las hipótesis particulares a explorar son:

i. Hipótesis de escape. Se estimó el porcentaje de la cosecha total de semillas dispersadas que cae fuera de la vecindad de la planta materna (área cubierta por la proyección de la copa de estas plantas) y a distintas distancias de la misma.

ii. Hipótesis de reducción en la intensidad de competencia entre plántulas hermanas. Se evaluó la proporción por la cual la densidad de semillas que cae bajo la copa de la planta materna disminuye por efectos de la dispersión de semillas.

iii. Hipótesis de colonización. Se evaluó la cantidad de semillas que caen en claros recién formados por la caída natural de árboles como función de la amplitud de la dispersión y la producción de semillas.

4. MATERIALES Y MÉTODOS



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

4.1. Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", localizada en la vertiente del Golfo de México, al sudeste del Estado de Veracruz y enclavada en las estivaciones del Volcán San Martín Tuxtla (Lot-Helgueras, 1976). La estación se encuentra al centro de la región llamada "Los Tuxtlas", aproximadamente entre las coordenadas 95° 04' y 95° 09' de longitud oeste y los 18° 34' y 18° 36' de latitud norte, con una altitud que va desde los 150 hasta 530 m.s.n.m. (Lot-Helgueras, 1976). La estación protege una superficie total de 700 ha de selva alta perennifolia.

Soto (1976) estableció que en la región de "Los Tuxtlas" se encuentra un clima cálido-húmedo. Sin embargo, Ibarra-Manríquez (1985) menciona que no hay registros climáticos precisos de largo plazo que permitan caracterizar con propiedad el clima de la localidad de la Estación. El compara los datos de precipitación de la Estación de Biología (1972-1981) con los datos de la estación meteorológica de Coyame, la más cercana, y concluye que ambos sitios presentan un tipo de clima caracterizado por una precipitación media anual mayor de 4,500 mm. y un temperatura promedio anual de 24 °C (para más detalles del clima ver Estrada *et al.*, 1985).

El tipo de vegetación predominante en la Estación es "selva alta perennifolia" (*sensu* Miranda y Hernández X., 1963) o "bosque tropical perennifolio" (*sensu* Rzedowsky, 1968). Se han descrito más de 200 especies de árboles y cerca de 1,000 de plantas vasculares (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1986). El bosque tiene una altura promedio de 25 m pero ocurren algunos árboles emergentes que sobrepasan los 30 m (Bongers *et al.*, 1988). La comunidad de especies arborescentes se puede caracterizar con tres especies que dominan diferentes niveles del bosque: la palma *Astrocaryum mexicanum*, entre 1 y 10 m de altura, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, entre 10 y 20 m. de altura, y *Nectandra ambigens* por arriba de los 20 m. *Cecropia obtusifolia* y *Heliconia appendiculata* dominan la comunidad de árboles pioneros que crecen en los claros de la selva (Alvarez-Buylla, 1986; Nuñez-Farfán, 1986). Detalles sobre la estructura y composición de la vegetación se pueden encontrar en varios trabajos (Piñero *et al.*, 1977; Oyama, 1987; Bongers *et al.*, 1988; Popma y Bongers, 1988)

La selva de Los Tuxtlas es dinámica en relación al proceso natural de regeneración del bosque. Se ha estimado que el dosel tiene una rotación promedio de 50 años pero se ha encontrado que esta rotación puede variar desde 25 hasta 400 años dependiendo de la topografía, composición de árboles y cercanía a los bordes de la selva (Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero 1988; Martínez-Ramos *et al.*, 1988). En promedio, los claros producidos por la caída reciente de árboles (≤ 1 año) ocupan un 2% de la superficie, mientras que parches de entre 2 y 32 años ocupan un 35% y parches de mayor edad un 66% (Martínez-Ramos, Sarukhán y Piñero, 1988). Claros grandes ($> 300 \text{ m}^2$) se presentan en áreas mayores a 15 ha cada año (uno cada 15 años en una hectárea), mientras que varios claros pequeños ($< 50 \text{ m}^2$) se abren cada año en una hectárea.

4.2. Metodología

4.2.1. Parcelas de estudio

En un área de 4-ha se escogieron cinco sitios relativamente planos donde se establecieron cinco parcelas de 576 m² (24 m x 24 m). Tres sitios se localizaron en zonas de selva madura y dos en zonas en fase de construcción (áreas con árboles pioneros pero sin claros en el dosel; ver Martínez-Ramos, 1991 para más detalles).

4.2.2. Colecta de las semillas

Dentro de cada parcela se colocaron al azar doce trampas colectoras de semillas. Las trampas fueron de forma cuadrada con una dimensión de 1 m² y consistieron de una malla de tela de organza soportada por una malla de mosquitero, ambas suspendidas por cuatro estacas de aluminio de 1 m de altura y 2.5 cm. de ancho. En la parte media de cada estaca se colocó una placa de lamina que pretendió actuar como barrera para evitar que posibles depredadores llegaran hasta las semillas.

Se hicieron cosechas mensuales del material colectado en las trampas, iniciando el mes de junio de 1988 y finalizando el mes de mayo de 1989. El material colectado se examinó en el laboratorio. Se separaron la hojarasca, las ramas y las semillas. Las ramas y hojarasca fueron desechadas después de haber sido deshidratadas y pesadas para otros estudios. Las semillas se separaron usando tamices de diferentes aperturas de malla. Se determinó la identidad taxonómica de cada semilla a nivel de especie usando como referencia el semillario de la Estación Los Tuxtlas y el del Herbario Nacional MEXU. En algunos casos sólo se llegó a nivel de género en la identificación. Después de que las semillas de cada especie fueron contadas (por trampa y por mes de colecta), éstas se colocaron en bolsas de papel indicando la fecha de colecta, número del sitio, número de la trampa y nombre de la especie. Además, a cada semilla se le midió el diámetro mayor, se pesó y se observó si contaba con alguna estructura especializada para el vuelo como son las alas, penachos, etcétera.

4.2.3. Especies de estudio

En el presente estudio sólo se tomaron en cuenta a las especies arbóreas que tuvieron una frecuencia de ocurrencia mayor o igual al 25% de las trampas, esto es, que sus semillas se encontraron en un mínimo de quince trampas en el transcurso del año que duró el estudio. Esto se hizo con el propósito de tratar de disminuir posibles efectos de tamaño de muestra.

El Cuadro 1 muestra la lista de especies seleccionadas y algunas de sus características ecológicas generales. Dos de las 15 especies estudiadas tres fueron especies pioneras, el resto fueron especies tolerantes a la sombra (persistentes o clímax) que se dividieron a su vez en: i) cinco especies cuyas máximas alturas no rebasan los 20 m y ii) ocho especies que ocupan el dosel más alto de la selva. Tres especies producen frutos anemócoros y el resto produce frutos carnosos o semillas ariladas (Cuadro 1).

El Cuadro 2 resume algunas características de los árboles de las especies elegidas en este trabajo.

4.2.4. Caracterización de la sombra de semillas por especie

En los alrededores de las cinco parcelas de estudio se localizaron a los árboles de las especies de estudio que fructificaron durante el año en que se registró la lluvia de semillas. Estos árboles fueron los más cercanos a las trampas colectares de semillas en cada sitio de estudio. De la búsqueda, se localizaron en total: tres árboles de *Bursera simaruba*; cinco de *Cecropia obtusifolia*; tres de *Cordia megalantha*; tres de *Coussapoa purpusii*; cinco de *Cymbopetalum baillonii*, cinco de *Dendropanax arboreus*; cuatro de *Heliocarpus appendiculatus*; cinco de *Nectandra ambigens*; cinco de *Pleuranthodendron lindeni*; cuatro de *Poulsenia armata*; cuatro de *Pseudolmedia oxyphyllaria*; tres de *Robinsonella mirandae*; dos de *Sapium nitidum*; tres de *Spondias radlkoferii* y cuatro de *Stemmadenia donnell-smithii*. Se supuso que estos árboles fueron aquellos que con mayor probabilidad fueron la fuente de las semillas capturadas en las trampas durante el año de estudio. La Figura 3 muestra la distribución espacial de las trampas y de los árboles seleccionados para las 15 especies de estudio.

Para cada árbol de la especie *x* se midió la distancia entre éste y cada una de las trampas que contuvieron semillas de dicha especie. Se estimó la altura de cada árbol así como la longitud y orientación de sus cuatro ramas más largas (en ocasiones, tres cuando la copa se proyectaba hacia un solo lado). Con estos datos se obtuvo la distancia entre una trampa dada y el centro de la copa de cada árbol. Para cada especie se obtuvo gráficamente la relación entre el número total anual de semillas capturadas por trampa y la distancia al árbol maduro (que produjo frutos ese año) más cercano a cada trampa. Para validar la elección de los árboles más cercanos a cada trampa (supuestamente los progenitores de las semillas colectadas) se verificó, a través de un análisis de varianza (ANOVA), que la distancia promedio entre el árbol elegido y las trampas fuese significativamente menor que aquella entre otros árboles vecinos y las trampas (ver Anexo 1 para detalles).

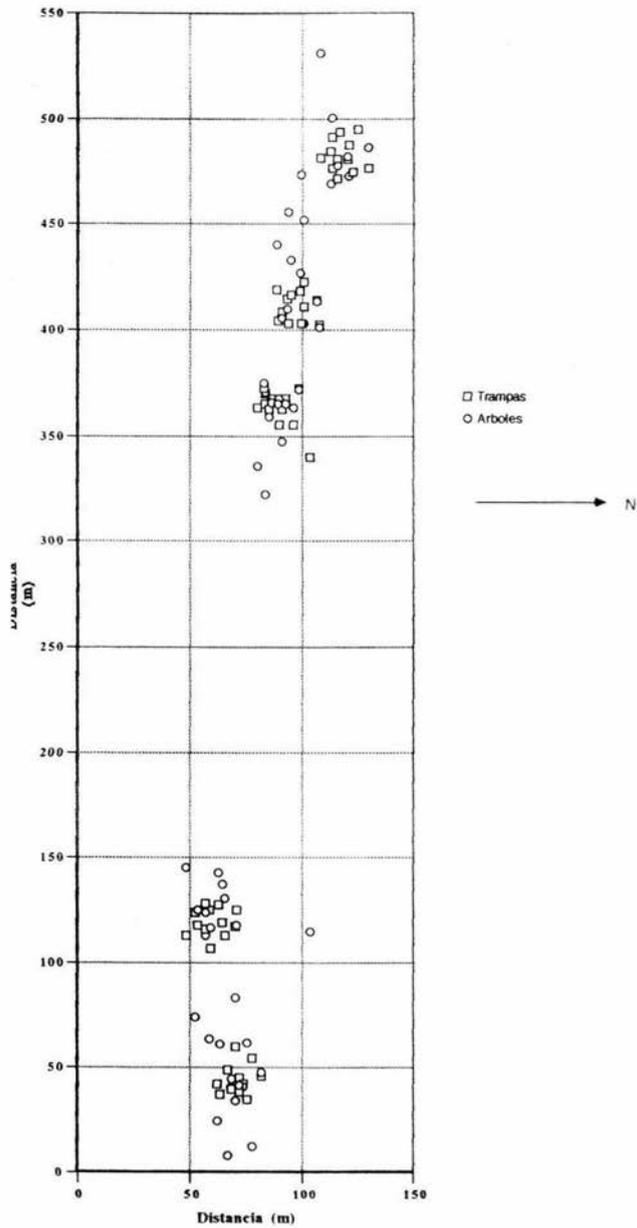


Figura 3. Localización de las trampas colectoras de semillas y árboles reproductivos en los 5 sitios de estudio en La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz.

Cuadro 1. Especies con las que se realizó el trabajo, así como el estatus sucesional al que pertenece, el autor y la familia.

Especie	Autor	Clave	Familia	Estatus sucesional
<i>Bursera simaruba</i>	(L.) Sarg.	BUSI	Burseraceae	Tolerante
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Bertol.	CEOB	Moraceae	Pionera
<i>Cordiamegalantha</i>	Blake	COME	Boraginaceae	Tolerante
<i>Coussapoa purpusii</i>	Standley	COPU	Moraceae	Tolerante
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	R.E. Fries	CYBA	Annonaceae	Tolerante
<i>Dendropanax arboreus</i>	Decne y Planchon	DEAR	Araliaceae	Tolerante
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	(Turcz.)	HEAP	Tilidaeae	Pionera
<i>Nectandra ambigens</i>	(Blake)	NEAM	Lauraceae	Tolerante
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	(Turcz.)	PLLI	Flacourtiaceae	Tolerante
<i>Poulsenia armata</i>	Standley	POAR	Moraceae	Tolerante
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	J.D. Smith	PSOX	Moraceae	Tolerante
<i>Robinsonella mirandae</i>	Gómez-Pompa	ROMI	Malvaceae	Tolerante
<i>Sapium nitidum</i>	(Monach.) Lundell	SANI	Euphorbiaceae	Tolerante
<i>Spondias radlkoferii</i>	J.D. Smith	SPRA	Anacardiaceae	Tolerante
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	(Rose ex. D. Smith) Woodson	STDO	Apocynaceae	Tolerante

Cuadro 2. Datos merísticos promedio para los individuos de las especies estudiadas. **N.I.** = número de individuos reproductivos para los cinco sitios, **A** = Altura promedio, **DAP** = diámetro a la altura del pecho promedio, **RC** = radio promedio de la copa, **C** = cobertura promedio de la copa.

Especie	N.I.	A (m)	DAP (m)	RC (m)	C (m ²)
BUSI	3	28.3	0.83	7.7	187.1
CEOB	5	19.6	0.42	4.6	67.3
COME	4	25.7	1.26	8.0	202.9
COPU	3	16.3	0.38	8.7	239.9
CYBA	5	16.6	0.43	5.9	111.2
DEAR	5	14.4	0.41	6.6	140.8
HEAP	4	17.5	0.50	7.4	171.0
NEAM	5	26.4	0.79	9.8	302.8
PLLI	5	12.0	0.33	5.0	77.7
POAR	4	24.0	0.70	7.2	160.5
PSOX	4	21.0	0.35	4.7	70.4
ROMI	3	22.0	0.51	6.2	121.7
SANI	2	28.0	0.50	6.5	132.0
SPRA	3	19.3	1.13	7.6	182.1
STDO	4	12.3	0.28	6.5	131.9

4.2.5. Ajuste a modelos sobre curvas de dispersión de semillas

Con el propósito de obtener curvas de dispersión de semillas por especie, el número de semillas por trampa en función de la distancia al árbol en fructificación fue ajustado al modelo exponencial.

$$S = F_0 e^{-t D}$$

Donde S es el número de semillas que caen por unidad de área, F_0 es la densidad de semillas que cae en el origen de la planta materna, t es la tasa de decaimiento de las semillas, D es la distancia desde el árbol progenitor.

El ajuste se llevó a cabo a través de un análisis de devianza de acuerdo con la rutina del paquete estadístico GLIM (Generalized Linear Models; McCullagh y Nelder, 1983). El análisis de ajuste consideró un error tipo Poisson y una función de unión tipo logarítmica. Una vez linearizado el modelo tiene la forma de:

$$\ln S = \ln F_0 - tD.$$

El modelo ajustado, dio estimaciones de F_0 , parámetro que indica en realidad la densidad de semillas que cae en el punto de origen de la planta materna) y de t que es la tasa de dispersión (la reducción en la densidad de semillas por unidad de distancia). La hipótesis nula que propone que no existe relación entre la densidad de semillas y la distancia al árbol en fruto se rechazó si el valor de X^2 aportado por el análisis de devianza fue significativo a un nivel de $P < 0.05$.

4.2.6. Evaluación de disyuntivas demográficas

Para llevar a cabo estas correlaciones se usaron tres variables resultantes de las curvas de dispersión: la tasa de dispersión (t), la amplitud de dispersión y la "fecundidad" (ver más adelante para su estimación).

La tasa de dispersión se definió anteriormente como la pendiente de la curva de dispersión e indica el factor por el cual la densidad de semillas se reduce a medida que aumenta la distancia al árbol progenitor.

Se calcularon tres índices de la amplitud de dispersión (R). Primero, la distancia máxima de dispersión indica aquella distancia entre el origen del árbol progenitor y el punto en el que la densidad de

semillas es igual a 1. Esta distancia determina el límite de la sombra de semillas y se calculó de acuerdo a la siguiente relación:

$$D_{\max} = F_0/t$$

Donde F_0 es la densidad de semillas que cae en el punto de origen de la planta materna y t es la tasa de dispersión. Suponiendo que la sombra de semillas se distribuye en un área circular que tiene como radio a D_{\max} se estimó un índice de área de dispersión como:

$$AD = \pi(D_{\max})^2$$

Se obtuvo otro índice de la amplitud de dispersión (**NCD**) que mide el número de veces que las semillas se alejan del vecindario ocupado por un árbol reproductivo en términos relativos (**NCD**), tomando como unidad de distancia el radio promedio de la copa (**RC**) de los árboles reproductivos. De esta manera, se calculó D_{\max} / RC como un índice de dispersión ponderado por el tamaño de los árboles.

La “fecundidad” se estimó como la cosecha total de semillas por árbol (**CS**), estimada de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$CS = \pi D_{\max} \left(\sum_{D=0}^{D=D_{\max}} e^{-(F_0 \cdot t) D} \right)$$

La fuente de los datos sobre el tamaño de las semillas por especie proviene de Ibarra y Oyama (1992). La sobrevivencia en la sombra de las plántulas de cada especie fue obtenida de Martínez-Ramos (1991). Los datos de mortalidad de árboles adultos ($dap > 10$ cm.) se obtuvieron de la base de datos de M. Martínez-Ramos (datos no publicados) que incluye información sobre reclutamiento y mortalidad de árboles ($dap > 1$ cm) de las 80 especies arbóreas del dosel medio y alto más abundantes en Los Tuxtlas.

Esta base de datos se ha obtenido del seguimiento de una parcela de 5-ha establecida en 1982.

Para evaluar las disyuntivas de atributos de historia de vida, se llevaron a cabo análisis de correlación no paramétrica por rangos (Sperman rank-correlation) tomando $P < 0.05$ como el nivel de significancia estadística. Se evaluó la relación entre la amplitud de dispersión *versus* tamaño de semilla, dispersión *versus* sobrevivencia de las plantas en sombra, dispersión *versus* fecundidad y fecundidad *versus* mortalidad de árboles adultos.

4.2.7. Exploración de las hipótesis ecológicas sobre el papel de la dispersión de semillas

i. Hipótesis de escape

Se calculó la proporción de la cosecha total de semillas que se aleja a uno, dos, tres, i radios de la copa de la planta "progenitora". Para hacer esto, se supuso que la sombra de semillas de un árbol abarca un área circular cuyo radio es D_{\max} y que la cosecha total es CS (ver arriba). De esta manera, la cosecha de semillas (CS_i) que cae a una distancia i del árbol progenitor se encuentra expresada como:

$$CS_i = \pi D_{\max}^2 \left(\sum_{D=0}^{D=i} e^{-(F_0 - t) D} \right)$$

Y la cantidad de semillas que cae en la franja que abarca una distancia de i a $i+1$ es $CS_i - CS_{i+1}$. Finalmente, la proporción que representa esta cantidad respecto a la cosecha total es $(CS_i - CS_{i+1}) / CS$.

ii. Reducción de la densidad de plántulas hermanas bajo la copa de árboles progenitores

Para evaluar en que grado la dispersión disminuye la densidad de semillas que cae bajo la copa de árboles progenitores se llevó a cabo el siguiente procedimiento. Primero, suponiendo que no existe dispersión alguna, la cosecha total de semillas CS (ver arriba) se dividió entre el área promedio de la copa de los árboles reproductivos. El producto estima la densidad de semillas bajo la copa de un árbol en ausencia de dispersión (DAD). En segundo lugar, se calculó la densidad de semillas que cayó bajo la copa de los árboles a partir de las curvas de dispersión (ver arriba). Esta es la densidad de semillas bajo las copas de los árboles en presencia de la dispersión (DD). Entonces, el factor por el cual la dispersión reduce la densidad de semillas bajo la copa de los árboles progenitores es $F = (DD) / (DAD)$, o bien, el número de veces que la densidad es reducida es $1 / F$. Este procedimiento se llevó a cabo para cada especie por separado.

iii. Hipótesis de colonización (modelo Green)

Se relacionó la curva de dispersión obtenida para cada especie (ver arriba) con una función lineal que define el número acumulado de claros respecto a la distancia al árbol progenitor. Se supuso que esta

función lineal describe la cantidad sitios seguros (*sensu* Harper, 1977) sobre la cual se deposita la progenie de un árbol que se dispersa sus semillas dentro de una área circular de radio i . Para la selva de Los Tuxtlas, se ha estimado que la tasa de apertura equivale a 2.4 claros mayores de 5 m^2 por hectárea por año, que en promedio representan una proporción de 0.02 del área del bosque (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986). Por lo tanto, el área de claros (**AC**) que cubre la sombra de semillas (**A**) es:

$$\mathbf{AC = A \times 0.02}$$

5. RESULTADOS

5.1. Descripción de la variación interespecífica en la sombra de semillas

La Figura 4 muestra la gráfica de las sombras de dispersión de semillas de las 15 especies arbóreas de estudio. Puede notarse que la cantidad de semillas por trampa tendió a reducirse a medida que aumentó la distancia a los árboles adultos. No obstante, en todas las especies esta tendencia ocurrió con una notable variación. Para el caso de *Bursera simaruba*, y en menor grado para *Coussapoa purpusii*, la sombra de semillas se ve truncada hacia distancias cercanas al árbol. Esto se debió a que no hubo trampas dentro de este ámbito.

La Figura 4 muestra también una notable variación entre las especies respecto a tres componentes de la sombra de semillas. El primer componente tiene que ver con la cantidad de semillas que cae cerca del punto de origen de los árboles progenitores y que en parte refleja el valor de fecundidad de los árboles (ver más adelante). Entre los extremos, existió una diferencia entre las especies de seis ordenes de magnitud en la densidad de semillas cerca del origen de las plantas maternas, con *Cecropia obtusifolia* en el extremo de densidad mas alto y *Poulsenia armata* en el extremo inferior.

El segundo componente de la sombra de semillas que mostró una gran variación interespecífica fue la distancia máxima sobre la cual se detectaron semillas. Existió una variación de cinco veces entre los extremos representados por *Cecropia obtusifolia*, con la distancia máxima (124 m), y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, con la distancia mínima (22 m).

El tercer componente tiene que ver con la homogeneidad espacial con la que ocurrió la sombra de semillas. En *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*, todas las trampas capturaron semillas. Es decir, estos árboles tapizaron de manera más o menos "homogénea" el piso de la selva con semillas. En contraste, en la sombra de semillas de especies como *Cymbopetalum baillonii* y *Pleuranthodendron* de detectaron muchas trampas que no capturaron semillas. Es decir, estos árboles depositan en el suelo de la selva sus semillas de manera "heterogénea"; en algunos puntos caen muchas semillas pero en muchos otros no se deposita ninguna. Otras especies, como *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Sapium nitidum*, y en menor grado *Nectandra ambigens*, presentaron un arreglo espacial de semillas intermedio ya que bajo la copa de los árboles progenitores la sombra de semillas fue homogénea pero fuera de las copas fue heterogénea.

La variación interespecífica en las sombras de semillas observadas puede reconocerse por el hecho de que si se combinan los componentes de fecundidad, distancia máxima de dispersión y homogeneidad de distribución espacial de las semillas prácticamente ninguna especie se parece a otra.

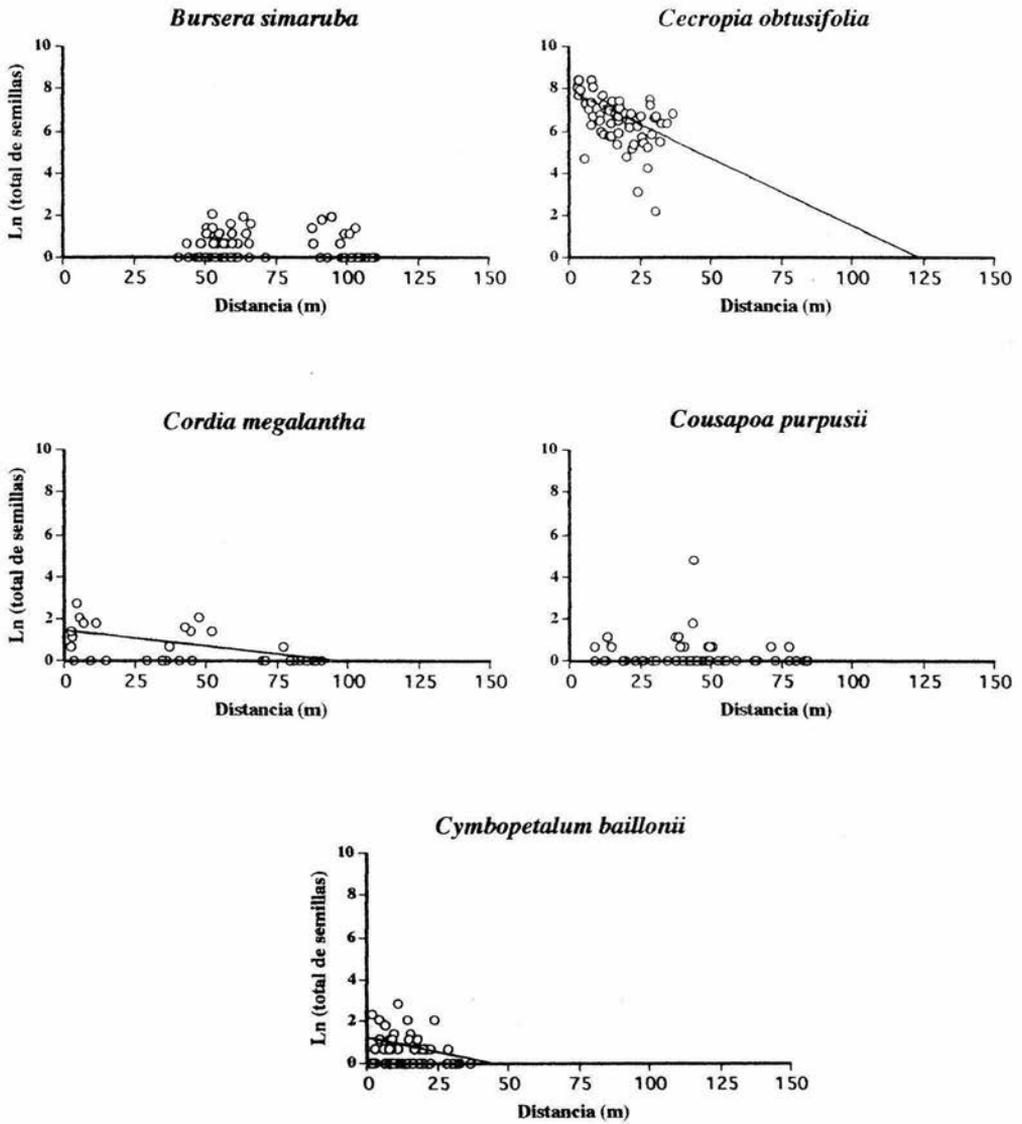


Figura 4. Variación interespecífica en la sombra de semillas de la comunidad arbórea estudiada en la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas, Veracruz.

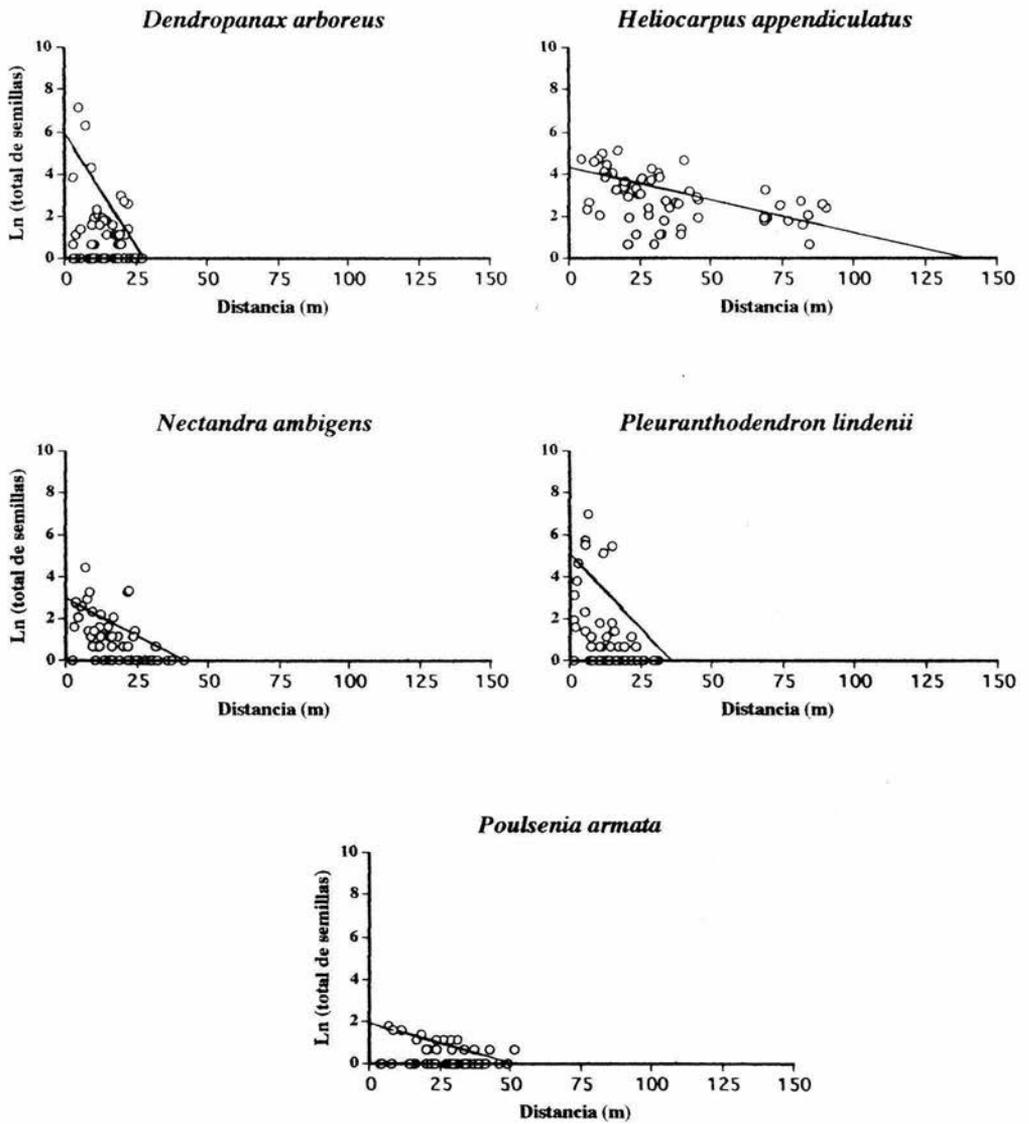


Figura 4. Continuación.

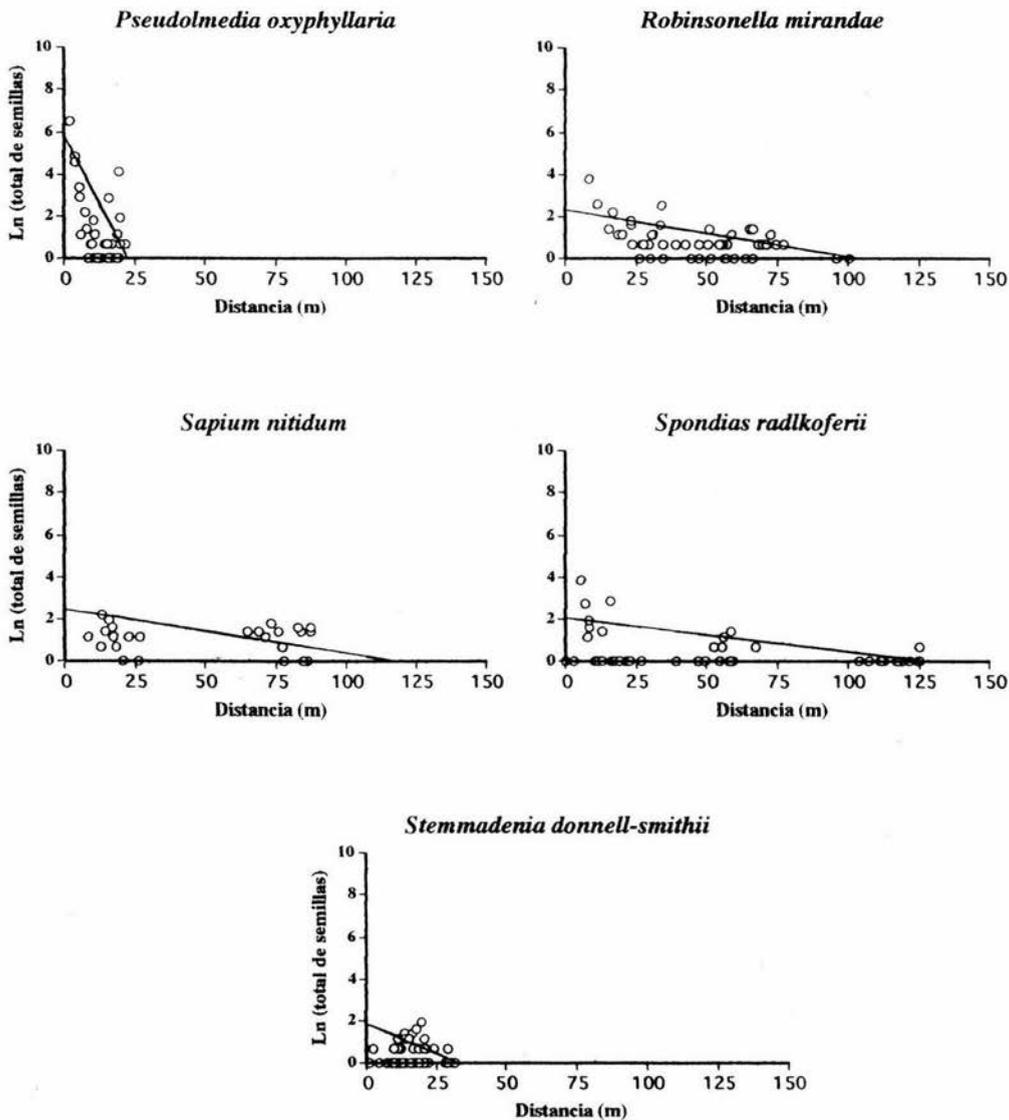


Figura 4. Continuación.

5.2. Curvas de dispersión de semillas.

El Cuadro 3 muestra los valores de la ordenada al origen (F_0) y la pendiente (t) de las curvas de dispersión resultantes al ajustar el modelo exponencial negativo $NS = e^{(F_0 - tD)}$ a los datos de la densidad de semillas en función de la distancia al árbol progenitor. Para *Bursera simaruba* y *Coussapoa purpusii* no se llevó a cabo el ajuste respectivo debido a la carencia de datos de densidad de semillas en la cercanía de los árboles progenitores.

Para el resto de las especies el ajuste al modelo exponencial negativo resultó significativo (Cuadro 3). En la Figura 4 se muestra las curvas ajustadas a la sombra de semillas de cada especie. La bondad de ajuste, sin embargo, varió entre las especies. Todos los valores estimados de ordenada al origen y pendiente fueron estadísticamente diferentes de cero ($P < 0.05$). Para algunas fue considerablemente alto, como en el caso de *Pseudolmedia oxyphyllaria* en el cual el modelo explicó más del 50% de la variación en la cantidad de semillas por trampa mientras que en otras, como en *Cymbopetalum baillonii* en el que explicó sólo el 6% de la variación.

La ordenada al origen (F_0) varió en siete ordenes de magnitud, *Cecropia obtusifolia* tuvo el máximo valor y *Cymbopetalum baillonii* el mínimo. La pendiente (tasa de dispersión) varió sólo en un orden de magnitud, *Dendropanax arboreus* tuvo la pendiente mayor (menor tasa de dispersión) y *Cordia megalantha* la pendiente menor (mayor tasa de dispersión).

5.3. Disyuntivas (trade offs) entre dispersión de semillas y atributos de historia de vida

El Cuadro 4 muestra los valores estimados para diferentes índices de amplitud de dispersión de semillas y el valor de fecundidad promedio (cosecha total de semillas dispersadas por árbol promedio) para las especies de estudio. La distancia máxima de dispersión y el número de copas se correlacionaron de manera estrecha ($r = 0.93$, g.l. = 13, $P < 0.001$). Por lo tanto estos dos índices son equivalentes. No obstante, se eligió usar, de aquí en adelante, como índice de amplitud de dispersión el número de copas alejadas en los análisis siguientes dado que pondera la distancia máxima de dispersión de acuerdo al tamaño de los árboles.

El Cuadro 5 muestra los valores estimados al tamaño promedio de las semillas, la sobrevivencia de plántulas en la sombra y la de mortalidad de los adultos para estas especies. Dado que el peso y el volumen de las semillas se encuentran fuertemente correlacionados ($r = 0.98$, g.l. = 13, $P < 0.001$), de aquí en adelante sólo se usará el peso como indicador del tamaño de la semilla dado que esta es una variable más exacta en su medición.

Cuadro 3. Valores estimados de los parámetros del modelo exponencial ($\ln(NS) = Fo - tD$) ajustado a las curvas de dispersión de semillas para cada especie estudiada en Los Tuxtlas, Veracruz. Fo : ordenada al origen, t : pendiente, I.C. intervalo de confianza ($p < 0.05$). Se muestra el valor de Chi cuadrado y el porcentaje de la devianza en la densidad de semillas por trampa explicada por la distancia al árbol progenitor (r^2) resultantes del ajuste al modelo exponencial negativo realizado con el paquete GLIM. * señala ajustes significativos con $p < 0.05$ y ** señala ajustes significativos con $p < 0.01$.

Especie	Fo	I.C. (2 e.e.)	t	I.C. (2 e.e.)	X ²	r ²
CEOB	7.94	0.02	-0.064	0.002	17802.00	0.37**
COME	1.45	0.28	-0.015	0.006	23.85	0.21**
CYBA	1.23	0.31	-0.027	0.022	7.11	0.06*
DEAR	5.90	0.08	-0.214	0.010	3437.00	0.31**
HEAP	4.34	0.08	-0.031	0.002	5.99.10	0.31**
NEAM	2.80	0.20	-0.067	0.014	657.99	0.19**
PLLI	5.07	0.07	-0.142	0.008	1741.00	0.17**
POAR	1.91	0.34	-0.037	0.012	43.57	0.19**
PSOX	5.81	0.11	-0.259	0.014	2639.80	0.51**
ROMI	2.29	0.28	-0.023	0.006	72.34	0.29**
SANI	2.47	0.21	-0.021	0.004	105.30	0.18**
SPRA	2.05	0.14	-0.017	0.004	89.20	0.10*
STDO	1.87	0.32	-0.057	0.018	3.75	0.20**

Cuadro 4. Estimaciones sobre amplitud de dispersión de semillas y fecundidad para 15 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. D_{max} : Distancia máxima de dispersión, **NCD**: número de copas alejadas (D_{max}/RC , donde **RC** es el radio promedio de cobertura por árbol en metros), **AD**: área de dispersión, **CS**: cosecha total de semillas por árbol promedio (fecundidad).

Especie	D_{max} (m)	R.C.	NCD	AD (Ha)	CS
CEOB	124.1	4.6	26.8	4.84	4150197
COME	96.7	8.0	12.0	2.94	50455
CYBA	45.6	5.9	7.7	0.69	9924
DEAR	27.6	6.6	4.1	0.24	4830
HEAP	140.0	7.4	19.0	6.10	459457
NEAM	41.8	9.8	4.3	0.55	16916
PLLI	35.7	5.0	7.2	0.40	43477
POAR	51.6	7.2	7.2	0.84	16377
PSOX	22.4	4.7	4.7	0.16	27824
ROMI	99.6	6.2	16.0	3.11	76863
SANI	117.6	6.5	18.2	4.35	116723
SPRA	120.6	7.6	15.9	4.57	101264
STDO	32.8	6.5	5.1	0.34	6613

Cuadro 5. Valores del tamaño promedio de las semillas (Ibarra-Manríquez y Oyama, 1991), la probabilidad anual de sobrevivencia de las plántulas en la sombra (**PSPL**, ind/ind/año); Martínez-Ramos, 1991) y la probabilidad de muerte de árboles adultos (**PMA**, ind/ind/año) en ocho años ($dap \geq 10$ cm.) para las especies de estudio en la selva de Los Tuxtlas, Ver. El tamaño de las semillas se expresa como el logaritmo del peso seco (gr.) promedio por semilla (**PS**) y del volumen promedio (cm^3) por semilla (**VS**).

Especie	LOG (PS)	LOG (VS)	PSPL %	PMA %
BUSI	-2.21	5.17	---	0
CEOB	-7.01	-0.31	0	39
COPU	-7.01	-0.31	---	---
COME	-2.21	5.17	---	---
CYBA	-0.80	6.63	60	12
DEAR	4.71	2.57	---	22
HEAP	-6.50	0.41	0	68
NEAM	0.59	8.44	67	17
PLLI	-3.08	5.20	49	---
POAR	-2.47	5.17	36	14
PSOX	-0.69	7.04	81	2
ROMI	-6.21	1.22	---	---
SANI	-1.90	4.18	---	---
SPRA	0.66	8.97	---	18
STDO	-2.66	4.37	24	15

Al llevar a cabo el análisis de correlación entre la amplitud de dispersión de semillas (**NCD**), la fecundidad (**CS**) y la sobrevivencia de las plántulas a la sombra se encontraron los siguientes resultados:

5.3.1. Relación entre amplitud de dispersión de semillas y el tamaño de las semillas

Existió una relación negativa significativa entre la amplitud de dispersión y el peso de las semillas (Figura 5). La relación que se ajustó mejor a los datos es de tipo potencial negativo (log-log), es decir, el efecto de disminuir el tamaño de las semillas sobre la amplitud de dispersión es muy fuerte a tamaños de semillas pequeños pero es muy débil a tamaños de semillas grandes. Así, *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Robinsonella mirandae*, que son las especies que presentan las semillas de menor tamaño, presentaron grandes amplitudes de dispersión, mientras que especies que producen semillas con pesos mayores de 0.1 gr., como *Cymbopetalum baillonii*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* y *Nectandra ambigens*, tuvieron mucho menor amplitud de dispersión pero las diferencias entre estas últimas especies son mucho menos notorias.

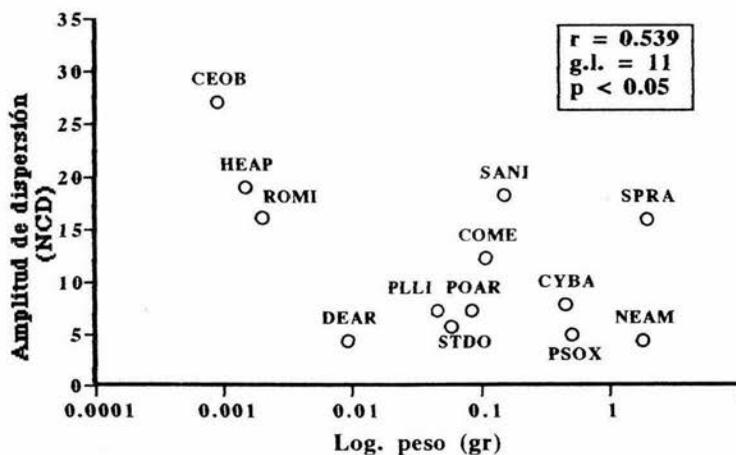


Figura 5. Relación entre la amplitud de dispersión y el peso promedio de la semilla para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Nótese la escala logarítmica en el eje de las X's.

Existen tres especies que se salieron de la relación. *Dendropanax arboreus* estuvo muy por debajo de la curva ajustada mientras que *Sapium nitidum* y *Spondias radlkoferii* estuvieron muy por arriba.

La relación entre el número de copas dispersadas y el tamaño de las semillas se relacionó con una disminución significativa en la fecundidad. En la Figura 6 se muestra una relación log-log entre la

fecundidad y el tamaño de la semillas. Por lo tanto, las especies que dispersan ampliamente sus semillas tienen una elevada fecundidad y tamaños de semillas pequeños, como es el caso de *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus* y *Robinsonella mirandae*, mientras que las especies que dispersan pobremente sus semillas tienen baja fecundidad y tamaños grandes de semillas, como es el caso de *Nectandra ambigens*, *Pseudolmedia oxyphyllaria*, y *Spondias radlkoferii*.

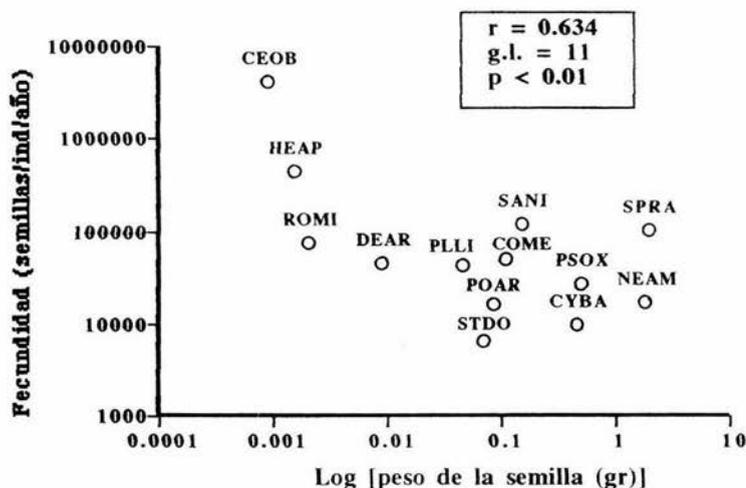


Figura 6. Relación entre la fecundidad (cantidad de semillas dispersadas por cosecha) y el peso promedio de las semillas para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Nótese la escala logarítmica para ambos ejes.

5.3.2. Relación entre y amplitud de dispersión (NCD) de semillas y la sobrevivencia de las plántulas

Se encontró una relación negativa entre la probabilidad anual de sobrevivencia de las plántulas en la sombra y la NCD (Figura 7). La curva que mejor se ajusto a esta relación fue de tipo semi-log. Esta relación implica que la reducción en la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas es fuerte cuando se varía la NCD en su ámbito de valores pequeños y es débil cuando se varía la NCD en su ámbitos de valores elevados. *Stemmadenia donnell-smithii* fue la única especie que se sale notablemente de esta relación.

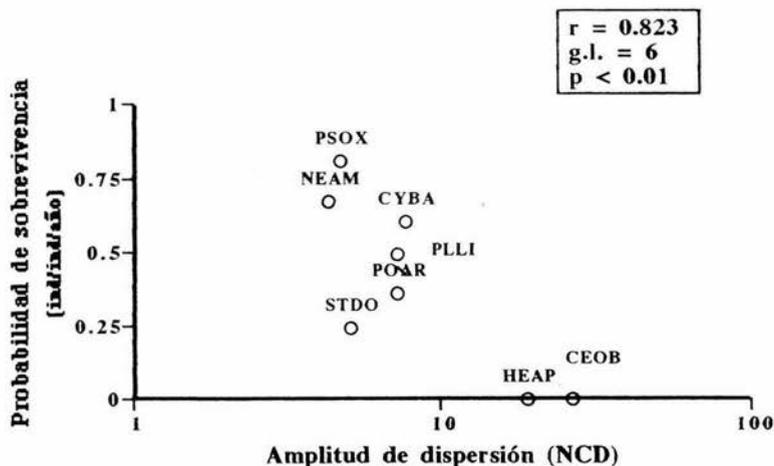


Figura 7. Relación entre la probabilidad anual de sobrevivencia de las plántulas en la sombra y la amplitud de dispersión para 8 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Nótese la escala logarítmica en el eje de las X's.

En la relación anterior subyace otra entre la sobrevivencia de las plántulas en la sombra y el peso de la semilla, el cual refleja en parte la cantidad de recursos maternos con que dispone una plántula para iniciar su desarrollo (Feneer, 1985). Puede observarse en la Figura 8 una relación negativa entre estas variables. La relación es semilogarítmica indicando que la sobrevivencia aumenta solo cuando los recursos maternos (peso de la semilla) aumentan de manera importante. Por lo tanto, las especies que producen semillas pequeñas se dispersan ampliamente pero sus plántulas tienen bajas probabilidades de sobrevivir en la sombra mientras que las especies que producen semillas grandes se dispersan pobremente pero poseen altas probabilidades de sobrevivencia en la sombra.

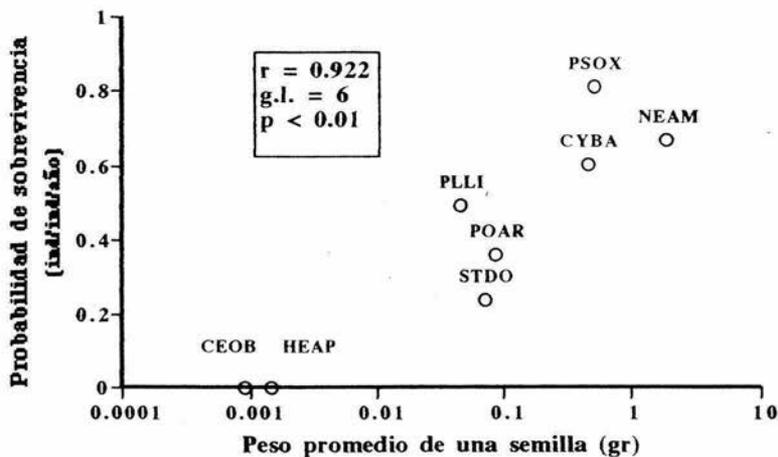


Figura 8. Relación entre la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas bajo la sombra y el peso de las semillas en un grupo de 8 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Nótese la escala logarítmica en el eje de las X's.

5.3.3. Relación entre la fecundidad y la probabilidad de muerte de los adultos

Se encontró una relación potencial positiva (semi-log) entre la probabilidad de muerte de los adultos en ocho años y la fecundidad (Figura 9). Esto quiere decir que las especies cuyos individuos adultos presentan cada año una producción copiosa de semillas tienen mayor probabilidad de morir que aquellos de las especies que presentan una baja producción de semillas. En esta relación estoy suponiendo que la fecundidad es un índice de esfuerzo reproductivo. Claramente, especies como *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* representan el extremo superior (alta fecundidad y alta mortalidad) de esta relación y especies como *Nectandra ambigens*, *Pseudolmedia oxyphyllaria* el extremo inferior (baja fecundidad y baja mortalidad).

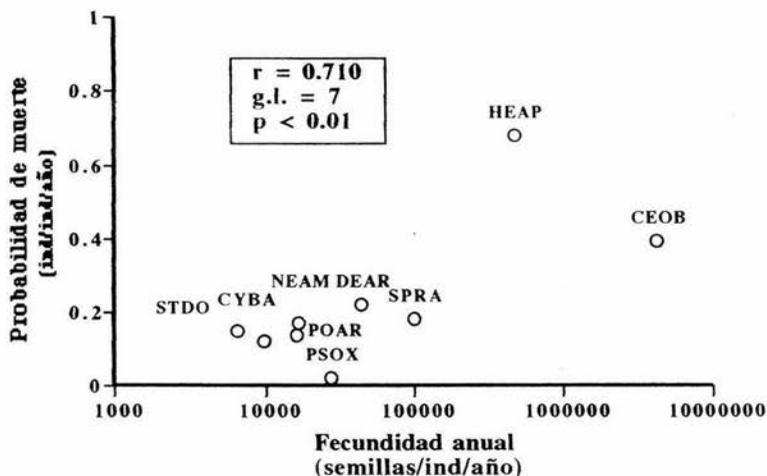


Figura 9. Relación entre la probabilidad de muerte de los individuos adultos y la fecundidad anual para un grupo de 9 especies arbóreas de las selva de Los Tuxtlas, Ver.

5.4. Análisis de las curvas de dispersión de semillas en el contexto de las hipótesis de escape, colonización y competencia entre plántulas hermanas

5.4.1. Dispersión de semillas y escape de la vecindad de la planta materna.

La probabilidad que tiene una semilla de escapar a factores de mortalidad (depredación, enfermedades) que actúan bajo la copa del progenitor, o en su vecindad, aumenta con la distancia de dispersión (Janzen, 1970). En este contexto, una variable que es interesante de analizar es la proporción de la cosecha total de semillas que son dispersadas a distancias mayores a esta vecindad.

La Figura 10 muestra, para cada una de las 13 especies analizadas, la proporción del total de las semillas dispersadas que se depositaron con (PDD) respecto al árbol progenitor. En algunas especies tales como *Cordia megalantha*, *Robinsonella mirandae*, *Sapium nitidum* y *Spondias radlkoferii* la lluvia de semillas se repartió de manera muy homogénea, cayendo más del 95% de la cosecha total a distancias mayores a dos radios del árbol progenitor.

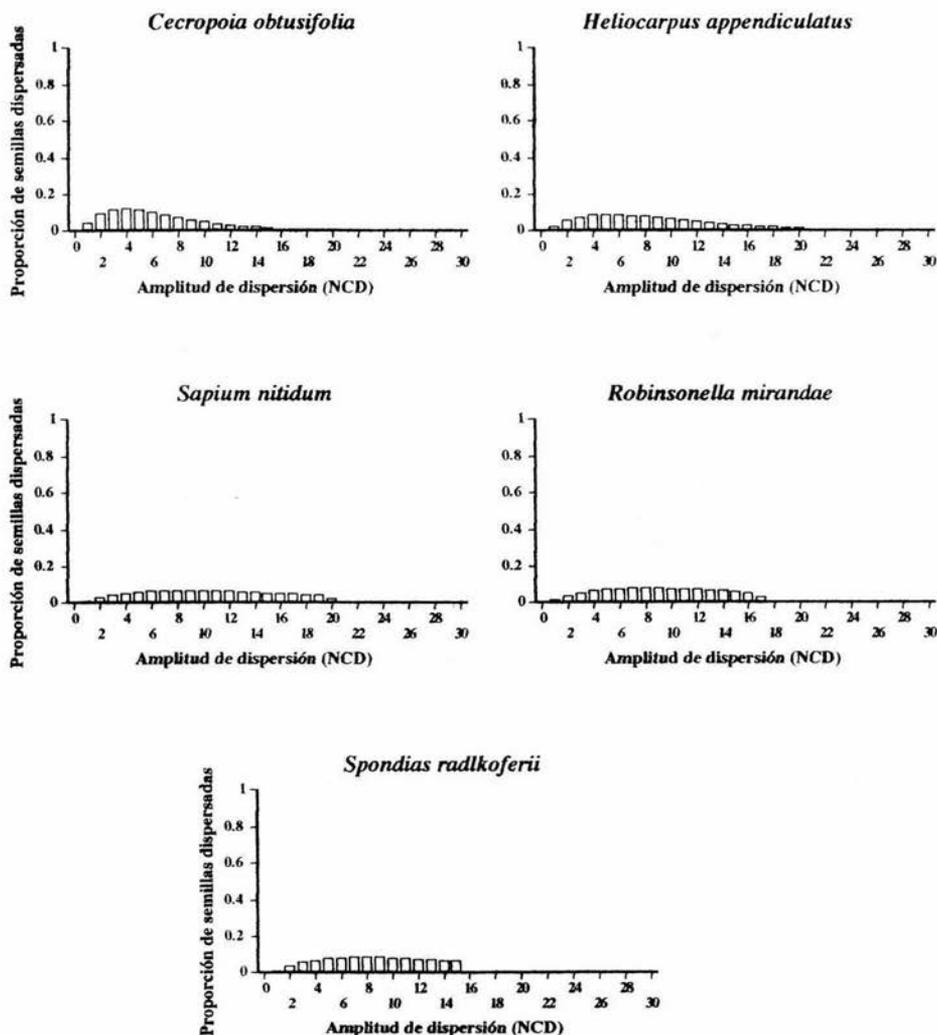


Figura 10. Relación entre la proporción de semillas y la amplitud de dispersión para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Las especies se han ordenado de mayor a menor amplitud de dispersión.

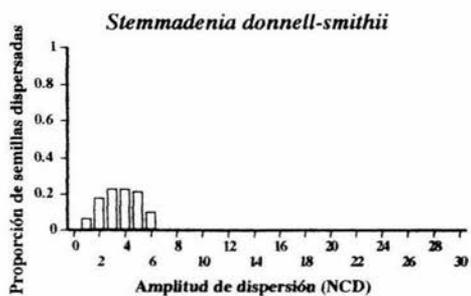
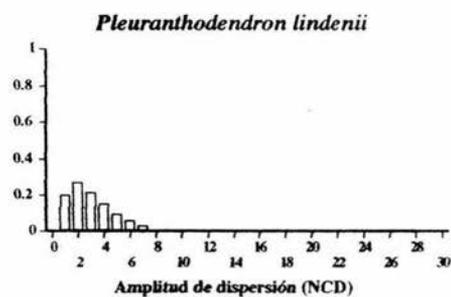
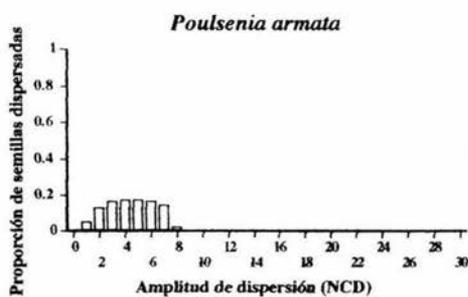
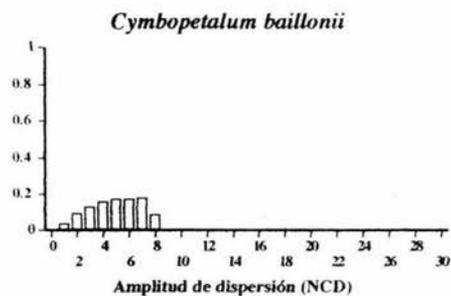
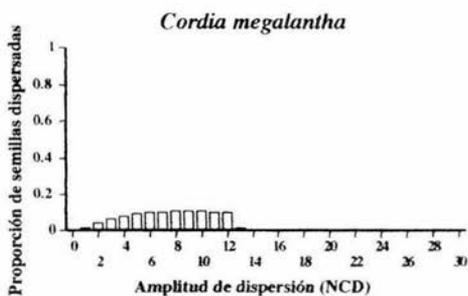


Figura 10. Continuación.

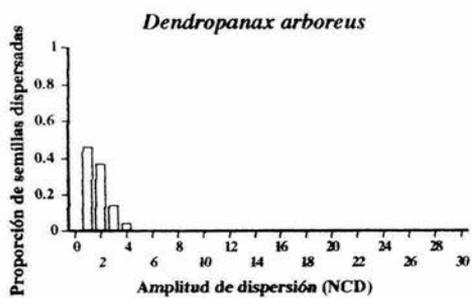
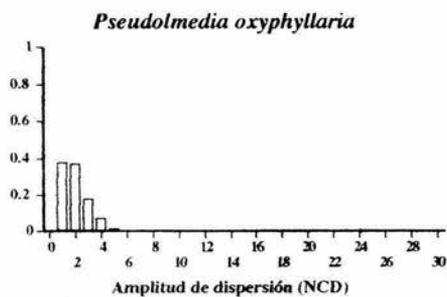
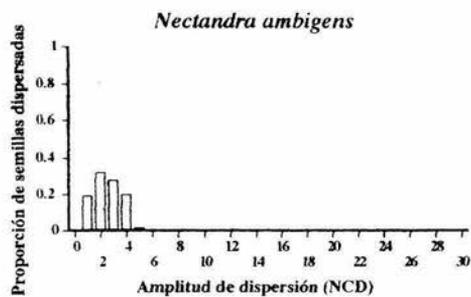


Figura 10. Continuación.

En las demás especies existió un valor modal de **PDD**. Visto de otra manera, este valor modal indica la distancia donde es más probable que caiga una semilla después de ser dispersada. De acuerdo con esto, las especies pueden ubicarse en tres grupos: i) aquellas en el que el valor modal estuvo localizado a distancias muy alejadas del árbol progenitor (más de cuatro radios) y en las que el porcentaje de semillas que fue dispersado a más de dos radios del árbol progenitor fue > 85% (*Cecropia obtusifolia*, *Cymbopetalum baillonii*), ii) aquellas en que el valor modal se localizo a 3 radios del progenitor y en el que el porcentaje de semillas que se dispersó a más de dos radios del progenitor fue < 50% (*Pleuranthodendron lindenii* y *Nectandra ambigens*) y iii) aquellas en el que el valor modal se encontró bajo la copa del árbol progenitor y el porcentaje de semillas que se dispersó a más de los dos primeros radios fue < 30% (*Dendropanax arboreus* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*).

Bajo la suposición de que las semillas (y las plántulas a las que dan lugar) que caen a una distancia de dos o menos radios, respecto al origen del árbol progenitor, sufren con mayor probabilidad el ataque de enemigos naturales, los resultados anteriores sugieren que la cosecha de semillas de las especies que forman los grupos ii y iii tendería a verse en mayor grado afectado por tales enemigos naturales.

5.4.2. Hipótesis de colonización (modelo de Green)

Como se esperaba de acuerdo al modelo propuesto por Green (1983), las especies con la misma pendiente pero con diferente fecundidad (cosecha total de semillas dispersadas) difieren en la cantidad de semillas que son depositadas en los claros. Las especies con mayor fecundidad tuvieron una mayor cantidad de semillas que caen en los claros (Figura 11). Por otro lado, las especies que son iguales en fecundidad pero con diferente tasa de dispersión difirieron en la cantidad de semillas depositadas en los claros (Figura 11).

Entre mayor es la pendiente de la curva de dispersión (es decir, una tasa más rápida de caída se semillas) menor es el área de claros sobre la cual se dispersan las semillas. La Figura 12 muestra que esta relación es de tipo semilogarítmico lo que sugiere que cambios pequeños en la tasa de dispersión producen cambios grandes en el área de claros colonizada. El área colonizada se ve limitada por la tasa de dispersión. Sin embargo, la tasa de caída de semillas es baja, la variación entre especies en el área de claros colonizada tiende a ser independiente de esta variable (Figura 12).

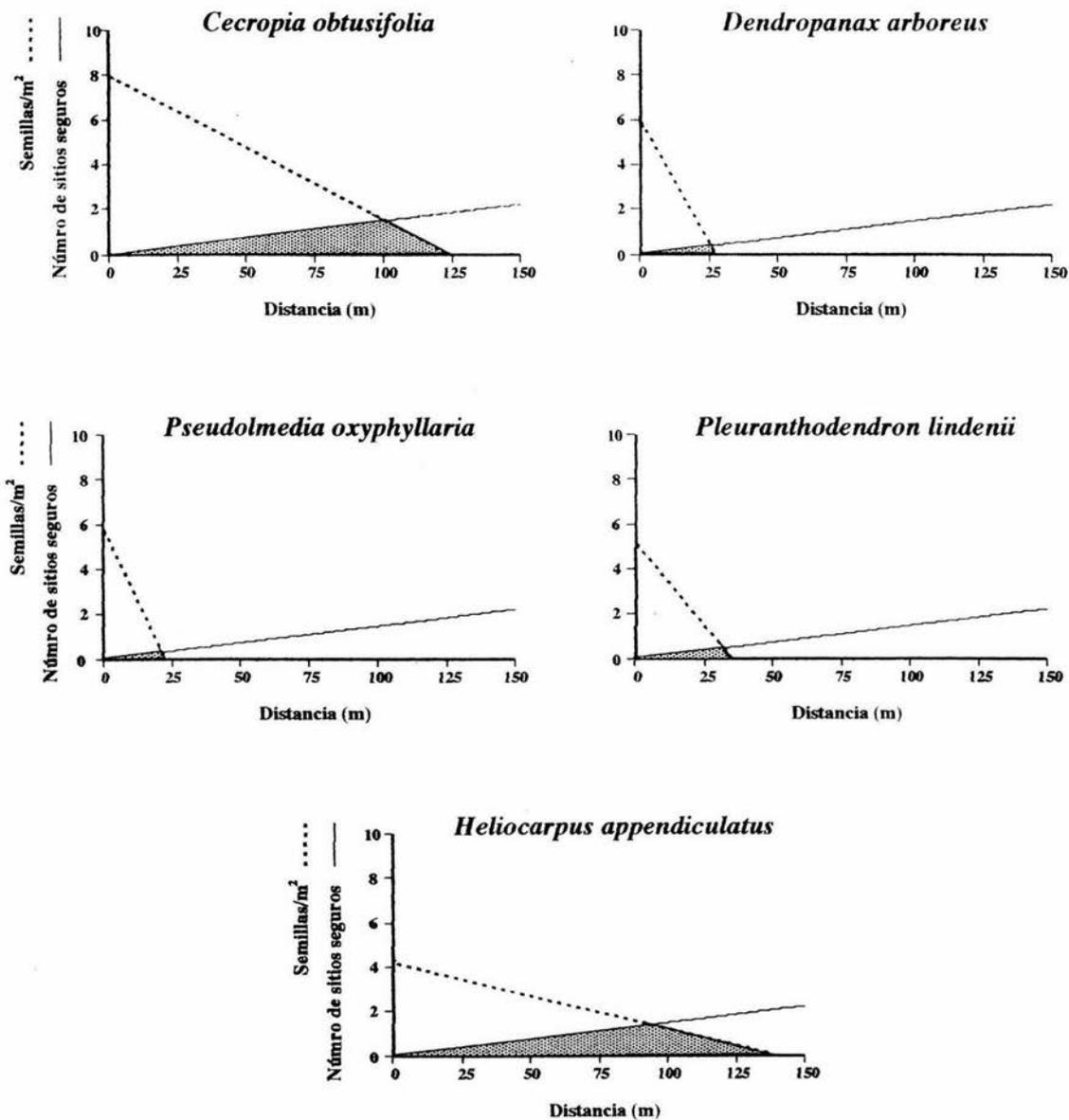


Figura 11. Relación entre dispersión de semillas y el número de sitios seguros (*sensu* Green, 1983) para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Se define como sitio seguro a claros $\geq 100 \text{ m}^2$.

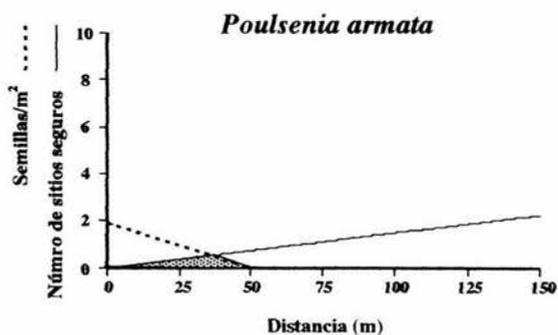
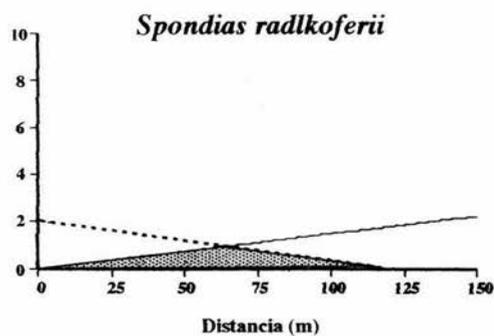
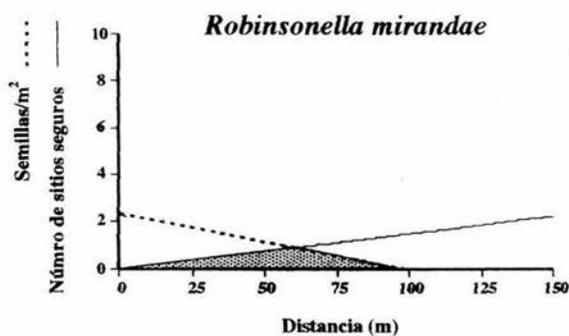
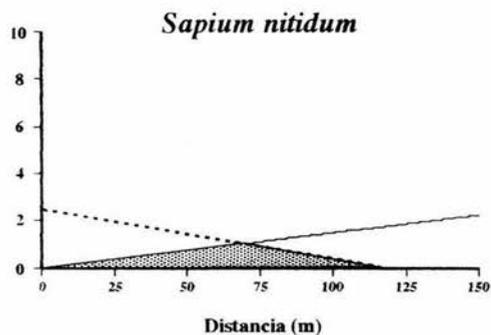
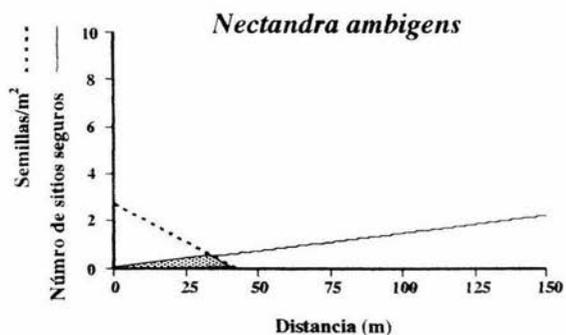


Figura 11. Continuación.

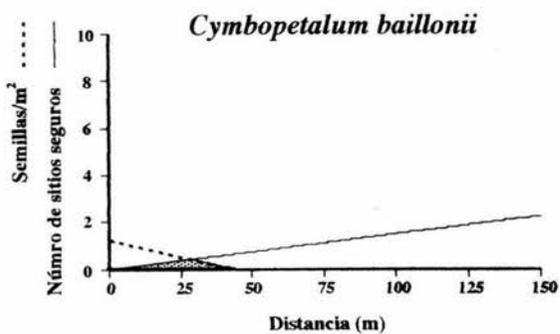
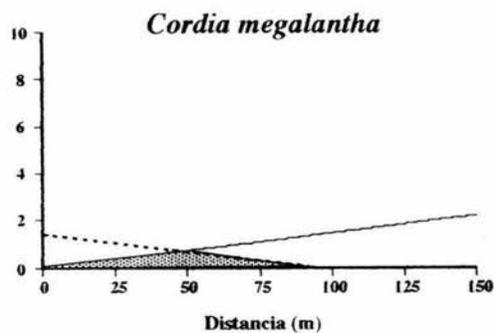
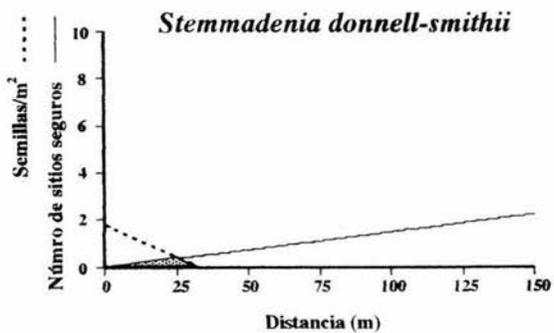


Figura 11. Continuación.

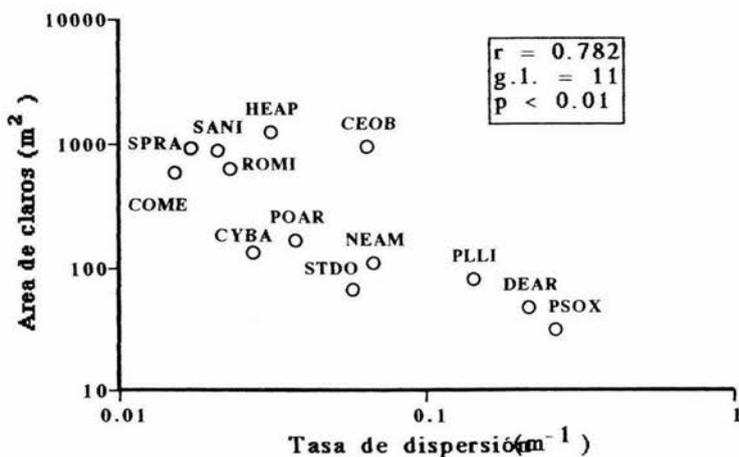


Figura 12. Relación entre el área colonizable en claros y la tasa de dispersión para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. Nótese la escala logarítmica para ambos ejes. La tasa de dispersión denota la proporción con que decae la densidad de semillas por unidad de distancia (en metros).

Así mismo, entre mayor es la cosecha total de semillas dispersada ("fecundidad") mayor es área de claros colonizada. La Figura 13 muestra que esta relación es potencial (log-log), es decir, que los cambios entre estas variables son proporcionales. Esto es cierto hasta un valor de fecundidad aproximado de 100,000 semillas ya que después de este valor el área de claros colonizada se mantiene constante (Figura 13).

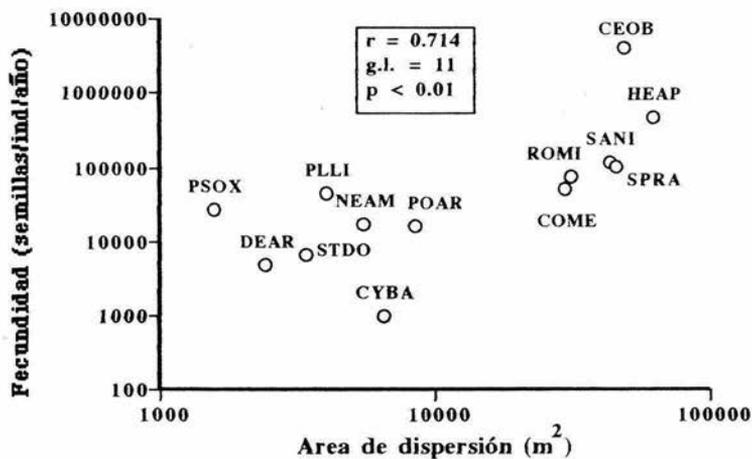


Figura 13. La relación log-log entre la fecundidad anual (total de semillas dispersadas por evento reproductivo) y el área de dispersión para 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver.

Todos estos resultados muestran que la capacidad de las plantas para depositar semillas en los claros depende de la combinación de una alta fecundidad y una tasa baja de caída de semillas. Dado que se encontró que estas variables no se correlacionan ($r = 0.18$, g.l. = 11, N.S.), es decir son independientes, las especies podrían aumentar el área de claros colonizada a través de reducir la tasa de caída de semillas, la fecundidad o bien ambas.

Cuadro 6. Valores estimados por especie de la densidad de semillas que cae en los claros en Los Tuxtlas, Ver. **AC** = área de claro (m²); **TSS** = total de semillas en los claros; **DSC** = densidad de semillas en claros

Especie	A.C. (m ²)	TSS	DSC (sem/m ²)
<i>Cecropia obtusifolia</i>	996.10	83164	83.49
<i>Cordia megalantha</i>	591.19	1009	1.71
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	127.19	199	1.56
<i>Dendropanax arboreus</i>	45.80	897	19.59
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	231.50	9189	39.69
<i>Nectandra ambigens</i>	105.02	338	3.22
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	81.43	870	10.68
<i>Poulsenia armata</i>	157.08	328	2.09
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	341.00	556	1.63
<i>Robinsonella mirandae</i>	615.82	1538	2.50
<i>Sapium nitidum</i>	860.11	2334	2.71
<i>Spondias radlkoferii</i>	904.78	2025	2.24
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	64.34	132	2.05

5.4.3. Competencia entre plántulas hermanas

El nivel de interacción competitiva (o interferencia) entre plántulas hermanas establecidas bajo la copa del árbol progenitor, puede depender de la densidad inicial de semillas que caen como producto de la dispersión (denominada aquí como densidad potencial de plántulas). Una dispersión pobre aumenta la densidad de semillas mientras que una dispersión amplia la disminuye. El Cuadro 7 muestra el cambio en la densidad de semillas bajo la copa de los árboles progenitores debido a la dispersión respecto a una situación hipotética sin dispersión. Este cambio se define como el factor de reducción de la densidad debido a la dispersión ($1/F$ = número de veces que la densidad potencial de plántulas es reducida por la dispersión). Existió un ámbito de $1/F$ entre 1.5 (en *Nectandra ambigens*) y 99.3 (en *Sapium nitidum*). En general, el $1/F$ disminuyó significativamente con la tasa de dispersión (Figura 14), pero *Nectandra ambigens* se apartó notablemente de esta relación.

Cuadro 7. Efecto de la dispersión de semillas sobre la densidad potencial de plántulas bajo la copa de árboles progenitores en trece especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver. **AC** = área de cobertura promedio por especie; **SBCD** = número estimado de semillas que caen bajo la copa en presencia de dispersión de semillas; **SBCSD** = número estimado de semillas que se depositan bajo la copa suponiendo que no existe dispersión de semillas; **DD** = densidad de semillas con dispersión (**SBCD/AC**); **DAD** = densidad de semillas sin dispersión (**SBCSD/AC**); **1/F** = factor de reducción de la densidad de plántulas potenciales debido a la dispersión (**DD/DAD**).

Especie	AC (m ²)	SBCD	SBCSD	DD	DAD	1/F
<i>Cecropia obtusifolia</i>	67.3	173033	5128969	2669	76458	29.6
<i>Cordiamegalantha</i>	203.1	786	50455	4	248	64.2
<i>Cymbopetalum baillonii</i>	111.2	341	9924	3	89	29.1
<i>Dendropanax arboreus</i>	140.6	20581	44862	146	319	2.2
<i>Heliocarpus appendiculatus</i>	171.1	10031	456230	59	2666	45.5
<i>Nectandra ambigens</i>	303.0	14548	21452	48	71	1.5
<i>Pleuranthodendron lindenii</i>	77.9	4512	43477	58	558	9.6
<i>Poulsenia armata</i>	160.6	859	16377	5	102	19.1
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	70.3	10299	27824	147	359	2.7
<i>Robinsonella mirandae</i>	121.9	1007	76859	8	631	76.3
<i>Sapium nitidum</i>	131.9	1176	116723	9	885	99.3
<i>Spondias radlkoferii</i>	181.9	1425	112371	8	618	78.8
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	131.9	410	6613	3	50	16.1

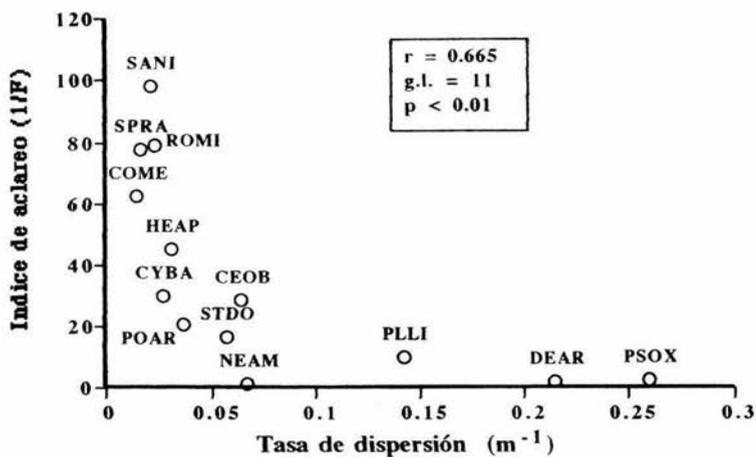


Figura 14. Relación entre la proporción por la que la densidad potencial de plántulas disminuye (índice de aclareo, F) como función de la tasa de dispersión de semillas para un grupo de 13 especies arbóreas de la selva de Los Tuxtlas, Ver.

6. DISCUSIÓN



**BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGÍA**

6.1 Bondad del método empleado para caracterizar la sombra de semillas y analizar curvas de dispersión de semillas

La gran diversidad de especies arbóreas, la baja densidad poblacional de la mayoría de esas especies (Hubbell y Foster, 1983; Bongers *et al.*, 1988; Gentry, 1992) y la dificultad para identificar al árbol progenitor de las semillas que caen al suelo, hacen difícil el análisis de la sombra de semillas a nivel de árboles individuales en las selvas húmedas. La metodología empleada en este estudio (es decir, establecimiento al azar de trampas colectoras de semillas en diferentes sitios y la determinación de la distancia que separa a éstas de los árboles en fructificación más cercanos) supera, en parte, estos obstáculos. En 13 de las 15 especies estudiadas se pudo obtener una estimación de la curva de dispersión de semillas. La bondad estadística de estas estimaciones fue, en su mayoría, satisfactoria ($P < 0.01$) y los análisis que se derivaron de tales estimaciones (discutidos más adelante) fueron robustos. No obstante, en algunos casos el método empleado no permitió registrar semillas a través de todo el ámbito de distancias de dispersión posibles. Por ejemplo, en *Cecropia obtusifolia* la dispersión de semillas puede alcanzar más de cien metros (Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990); sin embargo, el método empleado no fue adecuado para detectar árboles reproductivos de esta especie a más de 40 m de las trampas. Algo semejante ocurrió con *Heliocarpus appendiculatus*, pero en este caso se detectaron árboles hasta 80 m de las trampas. Por el contrario, la lejanía de las trampas a árboles reproductivos impidió estimar las curvas de dispersión de semillas en dos especies (*Bursera simaruba* y *Coussapoa purpusii*) como puede notarse en la Figura 4. Estas especies presentan densidades poblacionales de árboles maduros mucho menores que el resto de las especies estudiadas (T. Hernández, com. pers.) de modo que la probabilidad de coincidencia entre uno de estos árboles y una trampa dispuesta al azar es relativamente baja.

El método empleado para estimar las curvas de dispersión parece ser sensible a la densidad de las poblaciones de árboles reproductivos y amplitud de la dispersión de semillas. Cuando la densidad de la población aumenta, la distancia entre las trampas y los árboles reproductivos se acorta y si la amplitud de dispersión de las semillas es grande entonces el método puede producir errores en la estimación de las colas de las curvas de dispersión. Cuando la densidad poblacional se reduce, la distancia entre árboles y trampas aumenta y no es posible registrar la caída de semillas cerca de los árboles reproductivos. En ese caso no es posible obtener estimaciones sobre las curvas de dispersión. En tal situación, es necesario establecer trampas en las cercanías de los árboles reproductivos. Cuando la densidad poblacional de árboles reproductivos es relativamente alta y la amplitud de dispersión es reducida el método usado provee de estimaciones aceptables de las curvas de dispersión de semillas como ocurrió en 13 de las 15 especies estudiadas (Figura 4).

La estimación adecuada de la cola de una curva de dispersión es importante, por ejemplo, cuando se quiere analizar el flujo de genes (Willson, 1992), cuando se trata de definir el ámbito espacial sobre el cual avanza la progenie de una planta, o cuando se trata de definir el número de semillas que caen en

parches favorables al reclutamiento que son espacialmente muy infrecuentes (Harper, 1977; Willson, 1992). Para los propósitos comparativos del presente estudio, a nivel de la comunidad, estos aspectos no fueron fundamentales.

6.2. Variación interespecífica en la sombra de semillas

El ámbito de variación interespecífica observada en la amplitud de la sombra de semillas tuvo en el extremo mayor a los árboles pioneros *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus* y, en su extremo menor a los árboles tolerantes a la sombra *Nectandra ambigens* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*. Entre estos extremos se encontró un "continuo" entre las once especies restantes (Figura 4). Como se discute más adelante, esta variación se correlaciona, a nivel interespecífico, con atributos tales como el tamaño de la cosecha de semillas, el tamaño de las semillas y el manejo que reciben los frutos y las semillas por parte de los agentes de dispersión.

La variación interespecífica observada en la homogeneidad de la sombra de semillas es producto, entre otros factores, de los vectores de dispersión y de la forma en la que las semillas son desechadas por el dispersor. Las semillas que se dispersan anemócoramente tienden a caer de manera homogénea, ya que el viento provoca que las semillas se distribuyan azarosamente dentro del área que abarca la sombra de semillas (Schupp *et al.*, 1979). Por el contrario, las semillas dispersadas por frugívoros que consumen frutos que contienen gran cantidad de semillas pequeñas, tienden a caer al suelo en la forma de cargas fecales (Loiselle, 1990) y la sombra de semillas resultante tiende a ser "heterogénea". Así, en las especies de dispersión zoócora la forma en la que caen las semillas depende del comportamiento postalimentación de los vectores. Algunos frugívoros consumen los frutos sin dispersar las semillas, como posiblemente lo hacen aquellos que se alimentan de *Dendropanax arboreus* y *Pleuranthodendron lindenii*. La sombra de semillas de estos árboles se forma de agregaciones de semillas que caen principalmente bajo el árbol progenitor. En otros casos, los frugívoros ingieren las semillas, defecándolas o regurjitándolas en sitios distantes del progenitor. Posiblemente, los animales que comen los frutos de *Sapium nitidum* son de este tipo, los cuales tienden a formar sombras de semillas amplias y heterogéneas (Figura 4).

Sin embargo, la sombra de semillas puede homogeneizarse si las cargas fecales son espacialmente muy frecuentes, como parece ser el caso en *Cecropia obtusifolia*. Por último, las semillas grandes (como aquellas de *Nectandra ambigens* y *Cymbopetalum baillonii*), embebidas en frutos grandes que son manejadas por aves y mamíferos con picos o mandíbulas especiales para el consumo de tales frutos, son simplemente regurgitadas o desechadas después de que la pulpa o el arilo ha sido comido (Stiles y White, 1986; Chapman, 1989; Howe, 1986; Martínez del Río y Restrepo, 1993). En estos casos, las semillas tienden a caer al suelo de manera individual, bajo la copa del árbol progenitor, creándose una sombra de semillas espacialmente reducida y heterogénea.

La forma en la que caen las semillas al suelo tiene consecuencias importantes sobre el destino demográfico de las mismas. Cuando las semillas caen de manera agregada se genera un aumento en la posibilidad de interacción competitiva entre plántulas hermanas, un aumento en la posibilidad de ataque de depredadores y microorganismos patógenos y una reducción de la proporción de semillas que llegan a sitios favorables al reclutamiento (Loiselle 1990; Willson, 1993).

6.3. Curvas de dispersión

Las curvas de dispersión resultan del movimiento de las semillas fuera de la planta materna, debido a la acción de un vector de dispersión. De los cuatro modelos analíticos propuestos en la literatura para describir las curvas de dispersión de semillas (Willson, 1993 a y b), se eligió en el presente estudio el modelo exponencial negativo ($S = Ae^{-bD}$), el cual describe la densidad de semillas que caen al suelo como una función de la distancia a la planta materna. Se prefirió este modelo debido a que los modelos potenciales ($S = AD^{-b}$) no permiten estimar la densidad de semillas que caen en el punto de origen de la planta materna (es decir, cuando $D = 0$) y sobrestiman la densidad de semillas dispersadas en la cercanía de la planta materna (es decir, cuando $D \geq 0$). Por otro lado, si bien los modelos que describen las curvas de dispersión en términos relativos son muy útiles en la comparación de muchas curvas, se prefirió un modelo absoluto debido a que los modelos relativos requieren de un conocimiento previo de la cosecha total de semillas producida por una planta (Willson, 1993a), información que era desconocida al inicio del presente estudio. El modelo exponencial empleado permitió estimar la cosecha total de semillas dispersadas, así como la densidad de semillas que caen al origen del supuesto árbol padre y la tasa de dispersión de semillas. Todas estas variables muy útiles para el análisis sobre hipótesis ecológicas y evolutivas en las que se involucra a la dispersión de semillas.

En general, el modelo empleado se ajustó de manera estadísticamente significativa a los datos empíricos obtenidos (Cuadro 3). De acuerdo con este modelo, la distancia máxima de dispersión dependió de la fecundidad de las plantas y de la tasa de dispersión. Por ejemplo, la elevada distancia máxima de dispersión estimada para *Cecropia obtusifolia* se debió a la enorme cantidad de semillas pequeñas que produce (durante un ciclo anual). En este caso, la gran amplitud de dispersión es facilitada por el diverso grupo de animales frugívoros que dispersan profusamente estas semillas; este grupo está constituido por aproximadamente cuarenta especies de aves y mamíferos se alimentan de los frutos de este árbol (Estrada *et al.*, 1984). Las semillas de *Cecropia obtusifolia* son de tamaño pequeño (1.5 mm. de largo) y pasan fácilmente por el tracto digestivo de estos animales sin ser dañadas (Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1986). En contraste, la gran distancia máxima de dispersión estimada para *Heliocarpus appendiculatus* dependió de una tasa baja de dispersión de las diásporas más que de la producción de una copiosa producción de semillas (Cuadro 4). Este árbol produce frutos pequeños que (0.5 cm. de largo) y ligeros que son dispersadas por los fuertes vientos secos que ocurren en Los

Tuxtlas durante la transición de la época invernal a la de secas. Cada uno de estos frutos posee de 1 a 2 semillas minúsculas (de menos de 1.5 mm de largo). Así, aunque los vectores de dispersión son totalmente diferentes, tanto *Cecropia obtusifolia* como *Heliocarpus appendiculatus* se estimó un ámbito de dispersión semejante. Resultados similares se pueden observar al comparar la amplitud de dispersión estimada para *Sapium nitidum*, cuyas semillas se dispersan a través de animales, y *Cordia megalantha*, cuyas semillas se dispersan a través del viento. Para ambas especies se estimó una distancia máxima de dispersión de alrededor de 100 m (Cuadro 4). Estos resultados muestran como diferentes especies pueden lograr una amplitud de dispersión semejante a través de distintos medios.

Una especie anemócora que también demanda de espacios abiertos para regenerarse es *Robinsonella mirandae*, árbol que ocupa el dosel alto de la selva y que es abundante en acahuales de edad sucesional avanzada (Purata, 1986). Aún cuando la cosecha total de semillas estimada para este árbol fue mucho menor que aquellas estimadas para *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*, la lenta tasa de dispersión permite a sus semillas diseminarse a través de grandes áreas (Cuadro 3 y Figura 4). Tanto *Heliocarpus appendiculatus* como *Robinsonella mirandae* presentan un sólo evento reproductivo al año, a diferencia de *Cecropia obtusifolia* que produce semillas durante todo el año (Nuñez-Farfán 1985, Alvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). La gran distancia de dispersión máxima estimada para estas especies es congruente con la observación de que ellas requieren colonizar claros grandes para persistir en el bosque (Martínez-Ramos, 1985).

Por otro lado, la rápida tasa de caída de semillas y la reducida distancia máxima de dispersión estimada para especies que son consideradas como tolerantes a la sombra, tales como *Pseudolmedia oxyphyllaria*, *Cymbopetalum baillonii* y *Nectandra ambigens*, son congruentes con la idea de que este tipo de especies poseen una pobre dispersión (Martínez-Ramos, 1985). Estas especies presentan síndromes de dispersión zoócora y tamaños grandes de semillas. Solo aves y mamíferos con picos (por ejemplo, tucanes) o mandíbulas grandes (como las del murciélago *Artibeus jamaicensis* y las del mono aullador *Allouata palliata*) pueden manipular los frutos y semillas relativamente grandes (> 1.5 cm de largo) que producen estos árboles. En general, las semillas grandes tienden a ser regurgitadas o expulsadas de manera rápida por estos animales (Levey, 1986).

6.4. Disyuntivas entre la dispersión y los atributos de la historia de vida

Las expectativas que se tenían respecto a las "disyuntivas" entre la amplitud de dispersión y el tamaño de las semillas, la cosecha de semillas producida por evento reproductivo ("fecundidad") y la sobrevivencia de las plántulas en la sombra, y entre la cosecha anual de semillas (usado como índice indirecto del esfuerzo reproductivo) y la mortalidad de los adultos fueron apoyadas por los resultados obtenidos (Figura 9). Sin embargo, en la mayoría de las relaciones exploradas se tuvieron casos

(especies) que se apartaron de manera notoria de las disyuntivas esperadas. Por ejemplo, en el caso de la disyuntiva entre amplitud de dispersión y tamaño de las semillas, *Dendropanax arboreus*, *Sapium nitidum* y *Spondias radlkoferii* se apartaron de manera notable de la relación negativa esperada. La amplitud de dispersión estimada para las dos últimas especies fue mayor que la esperada de acuerdo con el peso promedio de sus semillas, mientras que para la primera especie la estimación fue menor que la esperada (Figura 5).

En el caso de *Spondias radlkoferii* la sobrestimación pudo deberse, en parte, a que en la correlación se consideró como peso de la semillas a la diáspora de dispersión (una nuez con cuatro semillas pequeñas que no se separan de manera fácil de su cubierta fibrosa) más que al peso de las semillas mismas. Si se usa el peso de las semillas, *Spondias radlkoferii* quedaría dentro de la relación esperada. Sin embargo, lo que realmente se dispersa es la nuez y la gran movilidad de los animales que se alimentan de las drupas dulces de este árbol (tales como murciélagos, monos y aves grandes) pueden explicar su gran amplitud de dispersión (ver más adelante).

Para los casos de *Dendropanax arboreus* y *Sapium nitidum* no es claro el por qué se apartan de la relación negativa esperada. Por supuesto, errores inherentes al método empleado para estimar las curvas dispersión están involucrados en tales puntos disparados. Por ejemplo, en la relación negativa entre la probabilidad de sobrevivencia de las plántulas en la sombra y la amplitud de dispersión de semillas ilustrada en la Figura 7, es notorio que una subestimación de la amplitud de dispersión para *Stemmadenia donnell-smithii* hizo que esta especie estuviese fuera de la relación esperada. Se sabe que las plántulas de éste árbol tienen muy baja probabilidad de sobrevivir por periodos mayores a un año bajo el dosel cerrado de la selva (Martínez-Ramos, 1991). Por lo tanto, de acuerdo con la probabilidad anual de sobrevivencia de las plántulas en la sombra estimada por Martínez-Ramos en Los Tuxtlas (1991), se esperaría que la dispersión de *Stemmadenia donnell-smithii* fuese hasta dos veces mayor a la que se estimó en el presente estudio (ver Figura 7).

Una fuente importante de la variación interespecífica observada dentro de las disyuntivas de historia de vida exploradas, son los aspectos biológicos particulares que existen entre las plantas y sus dispersores frugívoros. Esto es evidente cuando se compara la amplitud de dispersión estimada para especies que tienen un tamaño promedio de semillas semejante pero que difieren en el tipo y la calidad nutricional del fruto. Por ejemplo, *Stemmadenia donnell-smithii* (árbol que produce semillas que pesan en seco en promedio 0.07 gr.) tuvo una menor amplitud de dispersión que *Poulsenia armata*, (árbol que produce semillas que en promedio pesan 0.08 gr.). Es posible que la mayor dispersión en *Poulsenia armata* se debió a que su gremio de frugívoros (el cual incluye aves, murciélagos y mamíferos arborícolas) es más diverso que el de *Stemmadenia donnell-smithii*, que solo incluye aves (Cruz, 1981; MacDiarmid et al., 1977, Estrada y Coates-Estrada, 1987; Orozco-Segovia y Vázquez-Yanes, 1982). *Poulsenia armata* produce drupas de color café, carnosas, jugosas y dulces, que poseen alrededor de 12 semillas, mientras que *Stemmadenia donnell-smithii* produce bayas que se abren ventralmente, exponiendo hasta 195 semillas cubiertas por un arilo rojo, rico en lípidos.

Otro caso de llamar atención es el representado por *Nectandra ambigens* y *Spondias radlkoferii*. El peso seco promedio de las semillas de estas dos especies varía entre 1.8 y 1.93 gr., sin embargo, se estimó para *Spondias radlkoferii* una amplitud de dispersión tres veces mayor que la de *Nectandra ambigens*. Es posible que esta diferencia se deba también a la calidad nutricional de los frutos. *Spondias radlkoferii* produce drupas amarillo-rojizas, ricas en azúcares, que son consumidas por una gran variedad de murciélagos, mamíferos arborícolas y aves. En contraste, *Nectandra ambigens* produce drupas de color negro, carnosas y ricas en lípidos y proteínas que son consumidos por monos (Estrada y Coates-Estrada, 1986) y pocas especies de aves de tamaño grande (por ejemplo tucanes). Howe y Estabrook (1977), siguiendo el esquema propuesto por Snow (1966), sugirieron que el gremio de frugívoros que se asocian a plantas que producen frutos de bajo valor nutricional (es decir, ricos en azúcares pero pobres en proteínas y lípidos) es de índole generalista y más diverso que aquel que se asocia a plantas que producen frutos de alto valor nutricional (es decir, ricos en proteínas y lípidos), cuyas semillas se supone son dispersadas por aves especialistas. Quizá en este esquema caen *Nectandra ambigens* (con un gremio poco diverso de frugívoros especialistas) y *Spondias radlkoferii* (con un gremio diverso de frugívoros generalistas).

Finalmente, otro caso de llamar atención es el de *Cymbopetalum baillonii* y *Pseudolmedia oxyphyllaria*, árboles que producen semillas que pesan en seco entre 0.45 y 0.50 gr. Se estimó una amplitud de dispersión dos veces mayor en *Cymbopetalum baillonii* que en *Pseudolmedia oxyphyllaria*, aún ajustando la distancia máxima de dispersión por el tamaño de las copas de estos árboles (Cuadro 4). Se sabe que cuando menos 23 especies de aves consumen el rico (en lípidos, carbohidratos y proteínas) arilo de las semillas de *Cymbopetalum baillonii* (incluyendo algunas de aves de gran tamaño, como *Ramphastus sulfuratus*), muchas de las cuales dispersan ampliamente las semillas de este árbol (Coates-Estrada y Estrada, 1988). No existe un estudio detallado de los frugívoros de *Pseudolmedia oxyphyllaria*, pero se sabe que monos (Estrada y Coates-Estrada, 1986), murciélagos (Orozco-Segovia *et al*, 1985) y algunas especies de aves consumen las drupas rojas y dulces, unisemilladas, que produce este árbol. En este caso, la calidad nutricional de los frutos y arilos no parece explicar las diferencias en la amplitud de dispersión entre estas especies, sino quizá la morfología de las semillas. Herrera (1982) propuso que el largo más que el ancho de una semilla limita el paso de esta a través de los tractos digestivos de los frugívoros y, por lo tanto, su posibilidad de ser transportada endozoócoramente. En el caso en cuestión, las semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria* (ancho máximo promedio 12 mm) son esféricas y 38% más anchas que las de semillas alargadas de *Cymbopetalum baillonii* (ancho máximo promedio 7.5 mm, largo promedio 15 mm; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos dat. no publicados). Por esta razón, es esperable que las semillas de *Cymbopetalum baillonii* tiendan a ser, en mayor grado, dispersadas endozoócoramente (y por lo tanto posee una mayor amplitud de dispersión) que las semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria*.

No obstante que las relaciones exploradas apoyan las disyuntivas entre la amplitud de dispersión y otros componentes de historias de vida, estas relaciones se deben considerar con precaución. Primero, como ya se mencionó anteriormente, el tamaño de la muestra de especies empleado (13) es pequeño considerando el número de especies (cerca de 200) que compone a la comunidad de árboles en la selva de Los Tuxtlas. Un aumento en el tamaño de la muestra puede fortalecer a las relaciones encontradas pero también podrían debilitarlas o aún hacerlas desaparecer. Quizá, por el momento, el argumento más importante que puede dar apoyo a las relaciones encontradas, con tan pequeño tamaño de muestra, es el hecho de que en esta muestra se incluyó a especies con fuertes contrastes ecológicos, como ya se discutió anteriormente.

Otro problema importante es el relacionado con la interpretación de las disyuntivas exploradas en el contexto de la teoría de la evolución de las historia de vida. Usando el método comparativo uno puede hacer inferencias evolutivas a dos niveles. Por un lado, podemos inferir procesos de radiación adaptativa cuando se comparan especies que supuestamente emergieron de un ancestro común. Por otro lado, se pueden hacer inferencias sobre procesos de convergencia cuando se comparan especies que tuvieron diferente ascendencia filogenética (Stearns, 1992; Silvertown *et al.*, 1993). Ya que en el análisis de las disyuntivas entre los atributos de historia de vida analizadas no se consideró la relación filogenética de las especies estudiadas, no es posible separar los posibles procesos de radiación de aquellos de convergencia.

La coevolución esperada por la teoría de evolución de las historias de vida en plantas, entre la capacidad de dispersión y otros atributos de historia de vida de las mismas, sería apoyada si existiesen relaciones significativas entre estos atributos comparando especies que pertenecen a un tronco filogenético común (Stearns, 1992). Este podría ser el caso entre las especies de *Cecropia*, *Poulsenia* y *Pseudolmedia* estudiadas. Estos géneros se ubican dentro de la familia Moraceae y supuestamente radiaron a partir del género ancestral *Morus*. Los árboles de *Cecropia* (representado en el presente estudio por la especie *obtusifolia*) producen millones de semillas pequeñas que se dispersan ampliamente y que dan lugar a plántulas que solo sobreviven y maduran en sitios abiertos (Cuadros 4 y 5). Por el contrario, *Pseudolmedia* (representada en el presente estudio por la especie *oxyphyllaria*) produce mucho menos semillas relativamente grandes que se dispersan de manera pobre y cuyas plántulas sobreviven y crecen en sitios sombreados (Cuadros 4 y 5). *Poulsenia* presenta atributos intermedios. Este parece ser un caso de radiación adaptativa en atributos de historia de vida.

Un caso de clara convergencia evolutiva es el representado por *Cecropia obtusifolia* (Moraceae) y *Heliocarpus appendiculatus* (Tiliaceae). Ambas especies tienen muy amplia dispersión, semillas pequeñas, plántulas que mueren en la sombra y árboles con altas tasas de mortalidad en la fase adulta (Cuadros 4 y 5), no obstante que ascienden de líneas filogenéticas totalmente diferentes. Por lo tanto, las relaciones encontradas en el presente estudio confunden aspectos de radiación y convergencia evolutiva.

En trabajos futuros, el análisis de disyuntivas de historia de vida a través del método comparativo debería tener como variable fundamental de estudio el parentesco filogenético de las especies.

6.5. Exploración de algunas hipótesis sobre los beneficios ecológicos que confiere a las plantas la dispersión de semillas

El presente estudio no pretendió poner a prueba las hipótesis de escape, competencia y colonización, sino explorar algunos de sus enunciados y/o componentes.

6.5.1. Hipótesis de escape a depredadores

El uso de las curvas de dispersión permitió estimar el porcentaje de la progenie que es dispersada fuera de la vecindad de la planta progenitora, donde supuestamente operarían con mayor intensidad agentes bióticos de mortalidad, tales como depredadores, patógenos y parásitos hospedero-específicos (Janzen, 1970; Connell, 1971). Para especies que producen semillas pequeñas, tales como *Cecropia obtusifolia*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Spondias radlkoferii*, *Robinsonella mirandae* y *Sapium nitidum*, se estimaron valores muy elevados de la proporción de semillas (> 85% de la cosecha total de semillas) que se dispersan más allá de dos radios de cobertura del árbol materno (Figura 4b). Sin embargo, dado que las plántulas que producen estas semillas mueren bajo cualquier condición de sombra, cerca o lejos de las plantas progenitoras, estos porcentajes deben interpretarse bajo otro contexto (por ejemplo en términos de la habilidad de estos árboles para colonizar sitios abiertos) y no bajo la hipótesis de escape a depredadores.

El resto de las especies estudiadas producen plántulas que si sobreviven por tiempos variados bajo condiciones de sombra. Entre estas especies el tamaño de las semillas varía de manera notable (de 1.8 gr (peso seco) para *Nectandra ambigens* hasta 0.45 gr. para *Pleuranthodendron lindenii*). Asimismo, la dispersión y la sobrevivencia de las plántulas en la sombra también varía de manera importante (Figura 8). El porcentaje de semillas dispersadas fuera de la copa materna (a más de dos radios de la copa del árbol materno) fue elevado para estas especies y varió entre 30% (*Pseudolmedia oxyphyllaria*) y 73% (*Pleuranthodendron lindenii*). Si se sostiene que la depredación de semillas y la muerte de plántulas disminuye con la distancia al árbol progenitor en todas estas especies, estos resultados resaltan la gran importancia de la dispersión de semillas como un medio de escape a tal riesgo de muerte. Sin embargo, es necesario determinar en estudios futuros la naturaleza precisa de la relación entre la probabilidad de muerte de la progenie y la distancia al progenitor en cada caso.

Podría suponerse que las semillas relativamente pequeñas de *Pleuranthodendron lindenii*, las cuales están contenidos en frutos carnosos, tienen una tasa lenta de dispersión (y por lo tanto un gran ámbito de dispersión). Sin embargo, de acuerdo con nuestros resultados, esto no es así ya que la distancia máxima de dispersión estimada para las semillas de los árboles de esta especie fue de tan sólo 36 m (Figura 4). Esto es congruente con la observación de campo de que los árboles adultos de *Pleuranthodendron lindenii* producen tapetes de plántulas en las cercanías de los árboles progenitores y que frecuentemente estas plántulas muestran daños notorios por herbívoros y patógenos (observaciones personales). Asimismo, las semillas o plántulas de los árboles para las que se estimó menores porcentajes de dispersión fuera de la copa materna, presentan frecuentemente daños notorios por insectos (*Nectandra ambigens*, Córdoba, 1985), fuerte remoción de semillas por mamíferos (por ejemplo, más del 90% en menos de dos meses en *Pseudolmedia oxyphyllaria*, Rodríguez, et al., 1993) u hongos patógenos (*Nectandra ambigens*, García, 1989).

6.5.2. Hipótesis de reducción de la competencia entre plántulas hermanas

El uso de las curvas de dispersión permitió evaluar el papel de la dispersión en reducir la densidad de semillas que potencialmente pueden establecerse como plántulas. Los resultados obtenidos sugieren que la dispersión puede jugar un papel crucial en este sentido ya que la reducción varió entre 1.5 a casi 100 veces (Cuadro 8). Al igual que con el caso de la hipótesis de escape, estos resultados deben interpretarse de manera cuidadosa. El mayor efecto de la dispersión sobre la densidad potencial de plántulas se concentró, principalmente, en las especies de amplia dispersión y alta producción de semillas pequeñas (es decir, *Sapium nitidum*, *Spondias radlkoferii*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Robinsonella mirandae* y *Cecropia obtusifolia*), las cuales, como se señaló anteriormente, producen plántulas que mueren en la sombra (por limitaciones fisiológicas bajo condiciones de reducida disponibilidad lumínica), muy probablemente de manera independiente a la densidad de plántulas. Por lo tanto, para estas especies una reducción de la densidad de semillas que caen bajo la copa materna debe interpretarse en términos de la capacidad de estos árboles para dispersar ampliamente sus semillas y maximizar las posibilidades de colonización de los escasos sitios ricos en luz que existen dentro de la selva.

Para el resto de especies estudiadas, que si producen plántulas que sobreviven y crecen en condiciones de sombra, una reducción en densidad de plántulas puede ser importante en las posibilidades que tiene una planta materna de producir progenie que llegue a establecerse como un adulto reproductivo. En este sentido, es esperable que las plántulas que producen los árboles que tienen una baja capacidad de dispersión sufran de una mayor interacción competitiva intrafamiliar. En este caso caerían *Nectandra ambigens*, cuya densidad de semillas que cae bajo la copa de los árboles padres sólo se reduce un 50% debido a la dispersión, y en menor grado *Dendropanax arboreus* (120% de

reducción) y *Pseudolmedia oxyphyllaria* (170% de reducción). Es interesante notar que las plántulas de *Nectandra ambigens* forman tapetes de plántulas con densidades de hasta más de 100 individuos por metro cuadrado, que en el lapso de 3 años mueren (Martínez-Ramos, 1991); es difícil encontrar individuos juveniles bajo la copa de los árboles paternos. En parte, tal mortalidad puede deberse al daño que reciben las plántulas por herbívoros y patógenos pero también por la interacción misma entre plántulas hermanas, lo cual amerita un estudio particular.

Para *Dendropanax arboreus* no es posible que ocurran este tipo de fenómenos. Las plántulas son relativamente pequeñas y experimentan altas tasas de muerte bajo condiciones de sombra (observaciones personales). En cambio, bajo las copas de árboles femeninos de *Pseudolmedia oxyphyllaria* es fácil notar tapetes de plántulas pero de densidades mucho menores a los de *Nectandra ambigens* (Martínez-Ramos, 1991). En este caso, la fuerte remoción de semillas (> 90% bajo la planta progenitora) que sufren las semillas de *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Rodríguez *et al.*, 1993) produce que la densidad potencial de plántulas se reduzca aún más que aquella esperada por efectos de la dispersión de semillas. Este ejemplo ilustra el papel que juega la interacción entre los dispersores y removedores de semillas como mediadores de la densidad de plántulas hermanas bajo la copa de la planta madre.

Para otras de las especies estudiadas, que producen plántulas que sobreviven en la sombra, el alto valor de reducción de la densidad de plántulas potenciales debido a la dispersión es congruente con la observación de que, en general, existe una densidad baja de plántulas bajo la copa de los árboles progenitores (claramente en *Poulsenia armata* y *Stemmadenia donnell-smithii*). Para otras especies, tales como *Cordia megalantha* y *Pleuranthodendron lindenii*, los servicios de la dispersión como un medio de reducción en la densidad de plántulas hermanas podría no ser obvia ya que es común observar bajo los árboles progenitores de estas especies tapetes densos de plántulas. Sin embargo, los altos valores de reducción en la densidad potencial de plántulas debido a la dispersión, que se estimaron para estas especies, sugieren que tal densidad de plántulas podría ser mucho mayor. Estudios experimentales que manipulen la densidad de plántulas hermanas y evalúen sus efectos sobre la sobrevivencia y el crecimiento de las mismas, bajo condiciones de sombra, son necesarios para evaluar el valor real de la dispersión como un medio de reducción de competencia entre plantas familiares.

6.5.3. Hipótesis de colonización

De los dos parámetros que definen una curva de dispersión, la tasa de caída de semillas, más que el número de semillas que cae en el origen de la planta materna, determinó el área total en claros colonizables. Así, el área total en claros estimada para la sombra de semillas de *Cecropia obtusifolia* fue menor que aquella de *Helicarpus appendiculatus*, no obstante que para la primera se estimó una producción de semillas dispersadas por año un orden de magnitud mayor a la de la segunda. La colonización de sitios seguros está condicionada al número de semillas que en ellos caen y a la

capacidad de las plantas que emergen de estas semillas para establecerse y madurar. En este sentido, la cosecha total de semillas dispersadas determina la densidad de semillas que caen en los claros.

Para las especies fuertemente demandantes de luz, tales como *Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*, el área total de un bosque que se encuentra en fase de claro es limitado. Las semillas de estas especies tienen que dispersarse fuera de la planta madre distancias largas (≥ 100 m) para maximizar el arribo a claros grandes (Martínez-Ramos y Alvarez-Buylla, 1986). Los resultados encontrados en el presente estudio sugiere que la amplia dispersión de semillas observada en *Robinsonella mirandae*, *Spondias radkoferii*, *Sapium nitidum* y *Cordia megalantha*, y en menor grado *Poulsenia armata*, favorece el arribo de sus semillas a los sitios del bosque que son ricos en recursos lumínicos (Figura 10). Estas especies, si bien no son fuertemente demandantes de luz, se favorecen en su desarrollo a nivel de plántulas por la apertura de claros (Popma y Bongers, 1988; observaciones personales). Por el contrario, las especies con semillas que se dispersan cubriendo una reducida porción del área en claros poseen plántulas que se desarrollan bien en la sombra y tienen una respuesta relativamente menor a la apertura de claros, como es el caso de *Pseudolmedia oxyphyllaria* (Popma y Bongers, 1988). Para muchas de las especies de selva madura el número de "sitios seguros" (en términos del ambiente lumínico) es prácticamente ilimitado considerando que cualquier lugar, aún bajo sombra, es un buen sitio para la germinación y el establecimiento de las plántulas. Sin embargo, para estas especies los sitios seguros deberían caracterizarse no en términos del ambiente lumínico solamente, sino considerando otros factores (como los bióticos de depredación sensu lato) que pueden condicionar fuertemente la sobrevivencia y desarrollo de las plántulas hacia el estado reproductivo. Por ejemplo, si la depredación es intensa en la cercanía del árbol materno y baja en las lejanías de este, los sitios seguros pueden concebirse como áreas alejadas a cierta distancia del árbol progenitor. Dado que este tipo de relaciones puede ser muy variada entre especies, el concepto de sitio seguro puede ser muy laxo y su utilidad puede verse comprometida. Este es un tema para futuras discusiones sobre el significado y utilidad del concepto de sitio seguro, el cual queda fuera del presente estudio.

7. CONCLUSIONES

1. Este estudio mostró una notable variación interespecífica en la sombra de semillas producida por árboles representativos de la comunidad arbórea de la selva húmeda de los Tuxtlas, Veracruz.

2. Un modelo exponencial negativo mostró que las tasas de dispersión, la amplitud de dispersión y la cosecha de semillas dispersadas por evento reproductivo (una posible medida de fecundidad) varían en órdenes de magnitud entre árboles de diferentes especies.

3. El sistema estudiado mostró disyuntivas (trade offs) entre estos componentes (amplitud de dispersión y fecundidad) de la dispersión de semillas y otros atributos de historia de vida de los árboles. Así, entre las especies, la amplitud de dispersión varió de manera inversa con el tamaño de las semillas, la sobrevivencia de las plántulas y con la sobrevivencia de los árboles adultos.

4. El análisis de las curvas de dispersión, en el contexto de las hipótesis sobre las ventajas ecológicas que confiere la dispersión de semillas a las plantas, indicó que la dispersión: i) disminuye notablemente (desde un 30% hasta un 90%) el porcentaje de las semillas que caen bajo la vecindad de los árboles maternos, donde presumiblemente actúan de manera más intensa los factores que causan la muerte de las semillas y plántulas; ii) disminuye (desde 1.5 hasta un 99.3 veces) la densidad potencial de plántulas hermanas que podrían ejercer entre sí efectos competitivos; y iii) aumenta, en función de la amplitud de dispersión, la colonización del área del bosque que se encuentra en condiciones del dosel abierto.

5. El presente estudio muestra que la fecundidad, pero no la tasa de dispersión, influye de manera positiva en la densidad de semillas que son depositadas en los claros. Por el contrario, la tasa de dispersión, más no la fecundidad, es importante en determinar el porcentaje de la cosecha de semillas que se aleja del posible foco de acción de los enemigos naturales que operan en la vecindad del árbol progenitor.

8. REFERENCIAS

- Alvarez-Buylla, E. 1986. Demografía y dinámica poblacional de *Cecropia obtusifolia*, Bertol (Moraceae) en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325
- Alvarez-Buylla, E. y M. Martínez-Ramos. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of pioneer climax paradigm. *Journal of Ecology*
- Augsburger, C.K. 1983a. Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, y the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology* 71: 759-771.
- Augsburger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology* 72: 777-795
- Augsburger, C.K. y S.E. Franson. 1988. Input of wind-dispersed seeds into light-gaps and forest sites in Neotropical forest. *Journal of Tropical Ecology* 4: 239-252
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1986. Ecology individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications. USA. pp. 18-20
- Beker, H.G., Bawa, K.S., Frankie, G.W., Opler, P.A. 1983. Reproductive biology of plants in tropical forest. En: Golley, F.B. (ed.). *Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. Elsevier Scientific publishing Co. Amsterdam, Oxford, New York. pp. 183-215.
- Bensal, R.P. y N. Sen. 1981. Dispersal strategies in plants of Indian desert. *J. of Arid Environments* 4: 3-14
- Bongers, F., G.A. Popma, J. Meave y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowly Rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* 74: 55-58
- Brokaw, N.V.L. 1982. On the definition of treefall gaps and its effects on measures of forest dynamics. *Biotropica* 11: 158-160
- Brokaw, N.V.L. 1985. Caída de árboles: frecuencia, cronología y consecuencias. En: Leight, G. E. Jr, S.A. Rand y D.M. Windsor (eds.) *Ecología de un bosque tropical. Ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. STRI, República de Panamá. 546 pp.
- Budowsky, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15: 40-42
- Caley, M.J. 1991. A null model for testing distributions of seed dispersal distances. *American Naturalist*. 138(2): 524-532
- Carabias, J. 1985. Fonología de árboles tropicales. En: *Regeneración de selvas II*. A. Gómez-Pompa y S. del Amo (eds.), pp. 62-82. C.E.C.S.A. Editorial México, D.F.

- Chapman, C.A. 1989. Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds. *Biotropica* 21: 148-154
- Chazdon, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18: 1-63
- Chazdon, R.L. y N. Fetcher. 1984. Photosynthetic light environment in a lowly tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564
- Chizón, S.E. 1984. Relación suelo-vegetación en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (un análisis de la distribución de los diferentes tipos de suelo en relación con la cubierta vegetal que soporta). Tesis profesional, ENEP Zaragoza. UNAM
- Clark, D.A. y D.B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: Evaluation of the Janzen-Conell Model. *Am. Nat.* 124: 769-788
- Cody, M.L. 1966. A general theory clutch size. *Evolution* 20: 174-184.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. En: *Dynamics of population density* Boer, P.J. y G.R. Gradwell (eds.). Pudoc Wageningen pp. 298-312.
- Comins, H.N., Hamilton, W.D. y May, R.M. 1980. Evolutionary stable dispersal strategies. *Journal of Theoretical Biology* 82: 205-230.
- Córdova, B. 1985. Demografía de árboles tropicales: En: Gómez-Pompa, A. Y S. del Amo. (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de las selvas altas en Veracruz, México*. Vol. II. Alhambra, México. pp. 103-128.
- Cruz, A. 1981. Bird activity y seed dispersal by *Artibeus jamaicensis* in the llanos Venezuela. *Biotropica* 13: 70-76
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 432-451.
- Dirzo, R. y C.A. Domínguez. 1986. Seed shadows, seed perdition and the advantages of dispersal. En: Estrada, A. y T.H. Fleming (eds.) *Frugivores and seed dispersal in the tropics*. W. Junk Publishers, The Netherlands pp. 237-250
- Ehrlich, P.R. y P.H. Raven, 1965. Butterflies and plants: a study in coevolution: *Evolution* 18: 586-608
- Ellstrand, N.C. y Antonovics, J. 1985. Experimental sites of the evolutionary significance of sexual reproduction. II. A test of the density-dependent selection hypothesis. *Evolution* 39: 657-666.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada, C. Vázquez-Yanes y A. Orozco-Segovia. 1984. Comparison of frugivory by howling monkey (*Alouatta palliata*) and bats (*Artibeus jamaicensis*) in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Amer. Journal. of Primatology* 7: 3-13

- Estrada, A. y T.H. Fleming. (eds.). 1986. Frugivores and seed dispersal. Dr. Junk, Dordrecht.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 1986. Frugivory by howling monkeys (*Alouatta palliata*) at Los Tuxtlas, Mexico. Dispersal and fate of seeds. En: Estrada, A. y Th. Fleming (eds.), Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Pub. Dodrecht. pp. 333-346.
- Estrada, A., R. Coates-Estrada y M. Martínez-Ramos. 1985. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: un recurso para el estudio y conservación de las selvas de trópico húmedo. En: Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Gómez Pompa, A. y S del Amo (eds.)
- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman y Hall, New York, EUA. 151 pp.
- Fleming, T.H. 1979. Do tropical frugivores compete for food? *Am. Zool.* 19: 1157-1172
- Foster, S.A y C.H. Janson. 1985. The relationship between seed size y establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780
- Frankie, G.W., H.G. Baker y P.A. Opler. 1974. Comparative phonological studies of trees wet and dry forest in the low lands of Costa Rica. *J. Ecology* 62: 881-919
- García-Guzmán, G. 1990. Estudio sobre la ecología de patógenos en el follaje de plantas de la selva de Los Tuxtlas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ghiselin, M. T. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press, Berkley.
- Green, 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia (Berl.)* 56: 356-358.
- Grime, J.P. y D.W. Jeffry. 1965. Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *J. Ecol.* 53: 621-642.
- Hamilton, W.D. y May, R.M. 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature* 269: 578-581.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, N.Y. 892 pp.
- Harshorn, G. 1978. Tree falls and tropical forest dynamics tropical trees as living systems. P.B. Tomlinson y Zimmerman, M.H. (eds.) pp. 617-638 Cambridge University Press. Cambridge, EUA
- Hartshorn, G. 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica* 12(suppl.): 22-30
- Herrera, A. 1982. Seasonal variation in the quality of fruits y diffuse coevolution between plant and avian disperses. *Ecology* 63: 773-785.
- Howe, H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. En: Murray, D.R. (ed.), Seed dispersal. Academic Press, Sidney, pp. 123-190.
- Howe, H.F. 1980. Monkey dispersal and wasre of a Neotropical fruit. *Ecology*, 6(4): 944-959

- Howe, H.F. 1990. Seed dispersal by birds and mammals: implications for seedling demography. En: Bawa, K.S. y M. Hadley (eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Man and the biosphere series, volume 7. UNESCO/Parthenon
- Howe, H.F. y Desteven, D. 1979. Fruit production, migrant bird vitiation, and seed dispersal of *Guarea glabra* in Panama. *Oecologia* 39: 185-196.
- Howe, H.F. y G.A. van de Kerckhove. 1979. Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology* 60: 180-189
- Howe, H.F. y G.F. Estabrook. 1977. On interespecific competition for avian disperses in tropical trees. *Am. Nat.* 111: 1817-1832
- Howe, H.F. y J. Smallwood. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13: 201-228
- Howe, H.F., E.W. Schupp and L.C. Westley. 1985. Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree (*Viola surinamensis*). *Ecology*, 66(3): 781- 791
- Hubbell, S.P. y R.B. Foster. 1983. Diversity of canopy trees in a neotropical forest y implications for conservation. En: Sutton, S.T.C. Whitmore y A. Chadwick (eds.), *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell. Oxford. pp. 25-41
- Ibarra-Manríquez, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis profesional. (Biología) Facultad de Ciencias. UNAM.
- Ibarra-Manríquez, G. y S. Sinaca. 1987. Listados florísticos de México. VII. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. Instituto de Biología. UNAM.
- Ibarra-Manríquez, G. y K. Oyama. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of Mexican rain forest trees. *Am. J. Bot.* 79: 383-391.
- Jackson, J.F. 1981. Seed size as a correlate of temporal and spatial patterns seed fall in a neotropical forest. *Biotropica* 13: 121-130
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science* 219: 187-189.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forest. *Amer. Natur.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. 1971. Seed perdition by animals. *Ann Rev. of Ecol. Sys.* 2: 465-492
- Janzen, D.H. 1983. Dispersal of seeds by vertebrate guts. En: Futuyama, D.J. y M. Slatkin (eds.), *Coevolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA. pp. 232-262.
- Knight, R.S. y Siegfried, W.R. 1983. Inter-relationships between type, size, and colour of fruits y dispersal in Southern African trees. *Oecologia* 56: 405-412.

- Krener, A. 1898. The natural history of plants: their form, growth, reproduction and distribution. (English translation by Oliver, F.W.) 2 vols. Holt New York
- Lack, D. 1947. The significance of clutch size. *Ibis* 89: 302-352.
- Levey, D.J. 1986. Methods of seed processing by birds and seed deposition patterns. En: Estrada, A, y T.H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*, Junk, Dordrecht, pp. 147-158.
- Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest gaps and distributions of understory birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089
- Loiselle, B..A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- Lot-Helgueras, A. 1976. La Estación de Biología Tropical los Tuxtlas: Pasado, presente y futuro. En: A. Gómez-Pompa *etal* (eds.) *Investigación sobre la regeneración de las Selvas Altas en Veracruz, México*. C.E.C.S.A. México. pp. 31-69.
- Mac Arthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- MacCullagh, P. y J.A. Nelder. 1983. *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres
- McDiarmid, R.W., R.E. Ricklefs y M.C. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* (Apocinaceae) by birds. *Biotropica* 9: 9-25
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. En: Gilbert, L.E. Y P.H. Raven (eds.). *Coevolution of animals and plants*. Univ. Texas Press, Austin. pp. 159-191.
- Martínez del Río, C. y C. Restrepo. 1993. Ecological and behavioral consequences of digestion in frugivorous animals. *Vegetatio* 107: 205-216.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales y regeneración de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Alhambra. pp. 191-239.
- Martínez-Ramos, M. 1991. *Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical*. Tesis Doctoral UNAM. 142 pp.
- Martínez-Ramos, M. y E. Alvarez-Buylla. 1986. Seed dispersal and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, Mexico. En: Estrada A. y T.H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk Pub. Dordrecht. pp. 333-346.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla, J. Sarukhán y D. Piñero. 1988b. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical rain forest. *J. Ecol.* 76:700-716
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 29: 19-179

- Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecol. Monogr.* 58: 271-298.
- Ng, F.S.P. 1978. Strategies of establishment in Malaysian Forest trees. En: P.B. Tomlison y M.H. Zimmerman (eds.), *Tropical trees as living systems*. pp. 138-162. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Ng, F.S.P. 1980. Germination ecology of Malaysian woody plants. *Malay For.* 43: 406-437.
- Núñez-Farfan, J. 1986. Aspectos ecológicos de especies pioneras en una selva húmeda de México. Tesis (Biología). Facultad de Ciencias, UNAM
- Okubo, A. y S.A. Levin. 1989. A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology* 70: 1081-1083.
- Opler, P.A., H.G. Beher y G.W. Frankie. 1980. Plant reproductive characteristics during secondary succession in Neotropical lowland forest ecosystems. *Biotropica* 12 (suppl.): 40-46
- Orozco-Segovia, A. y C. Vázquez-Yanes. 1982. Plants fruit bat interactions in a tropical rain forest area, Southeastern México. *Brenesia* 19/20: 137-149
- Oyama N.K. 1987. Demografía y dinámica poblacional de *Chaemedora tepeljilote* Liebm. Palmae en la selva de los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Pijl, L. van der. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 2^{ed}. Springer Verlag. N.Y. 162 p.
- Piñero, D., J. Sarukhán y E. González. 1977. Estudios demográficos en plantas: *Astrocarium mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 37: 69-118.
- Popma, J. y F. Bongers. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of rain forest species. *Oecologia* 75: 625-632
- Price, M.V. y H. Jenkins. 1986. Rodents as seed consumers y disperses. En: Murray, D.R. (Ed). *Seed dispersal*. Academic press. Harbor Brace Jouanovich Publishers. N.Y. pp. 191-235.
- Purata, S.E. 1986. Floristic y structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropic Ecology*. 2. pp. 257-276
- Ridley, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the word*. L. Reeve y Co. Ashford, Kent, England. 744 pp.
- Rios Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Asoc. Mex. Geol. Petro. Bol.* 4: 325-376
- Rodríguez, J., G. Dyer y M. Martínez. 1993. El papel de la heterogeneidad ambiental y la densidad en la remoción de semillas de una especie arbórea tropical. *Memorias del XII Congreso Nacional de Botánica, Merida Yucatan*.

- Rzedowsky, J. 1978. La vegetación de México. Ed. LIMUSA. México
- Salisbury, E.J. 1942. The reproductive capacity of plants. G. Bell y Sons, London.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger y D.J. Levey. 1989. Arrival y survival En tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562-564.
- Silvertown, J.W. y Lovett Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Silvertown, J.W., M. Franco, I. Pizanty, y A. Mendoza. 1993. Comparative plant demography: relative importance of live cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81:
- Smith, A.J. 1975. Invasion y ecesis of birds-disseminated woody plants in a temperate forest sere. *Ecology* 56: 19-34.
- Snow, D.W. 1966. A possible factor in the evolution of fruiting species in a tropical forest. *Oikos* 15:274-281
- Snow, D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating in birds. *Ibis* 113: 194-202.
- Sork, V.L. 1983. Mammalian seed dispersal of pignut hickory during three fruiting seasons. *Ecology* 64: 1049-1056.
- Soto, E.M. 1976. Algunos aspectos climáticos de la región de los Tuxtlas, Veracruz. En: Gómez-Pompa, A. *et al.*, (eds.) Investigación sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. C.E.C.S.A. México. pp. 70-110.
- Soto, A. 1992. Patrones espaciales y temporales de la lluvia de semillas de grupos de árboles en una selva húmeda de México. Tesis profesional. Facultad de Ciencias UNAM. México.
- Stamp, N.E. y Lucas J.R. 1990. Spatial patterns, dispersal distances of explosively dispersing plants in Florida Sandhill vegetation. *Journal of Ecology* 78: 589-600.
- van Dorp, D. 1985. Frugivoría y dispersión de semillas por aves. En: Gómez-Pompa (Ed), Regeneración de selvas II. Compañía Editorial Continental, S.A. México.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1984. Ecophysiology of the seed germination in the tropical humid forest of the word: A review. En: Medina, E. H. Mooney y C. Vázquez-Yanes. (eds.). Physiological ecology of plants in the wet tropics. pp. 37-50. Dr. Junk Publishers, The Hague. Netherlands.
- Vázquez-Yanes, C. 1980. Notas sobre la ecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Trop. Ecology* 21: 103-112
- Waser, P.M. 1985. Does competition drive dispersal? *Ecology* 66: 1170-1175

- Westoby, M. y Rice, B. 1981. A note on combing two methods of dispersal for distance. *Australian Journal of Ecology* 6: 189-192.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3): 536-538
- Willson, F.M. 1992. The ecology of seed dispersal. En: Fenner, M. (ed.). *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. C.B.A. International. Willingford, Oxon. UK
- Willson, M.F. 1993a. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-280.
- Willson, M.F. 993b. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio* 107/108: 261-278
- Zar, H.J. 1974. *Bioestatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. USA.

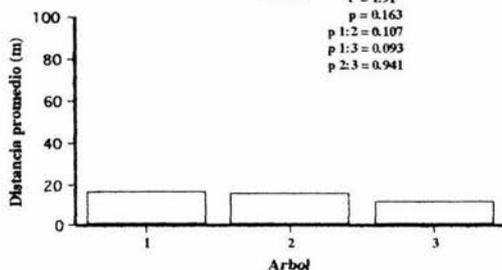
ANEXO

Anexo. Análisis de varianza (ANOVA), para los individuos reproductivos cercanos a los cinco sitios de estudio donde se realizó el presente estudio. Los árboles que presentan un menor promedio en la distancia son los que se escogieron para realizar el trabajo.

Cecropia obtusifolia

Sitio 1

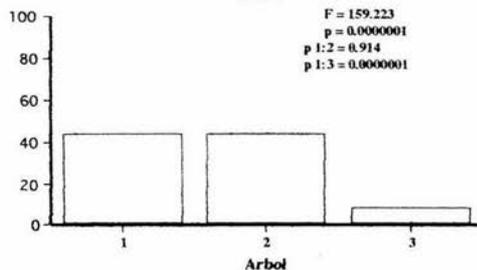
F = 1.91
p = 0.163
p 1:2 = 0.107
p 1:3 = 0.093
p 2:3 = 0.941



Cecropia obtusifolia

Sitio 5

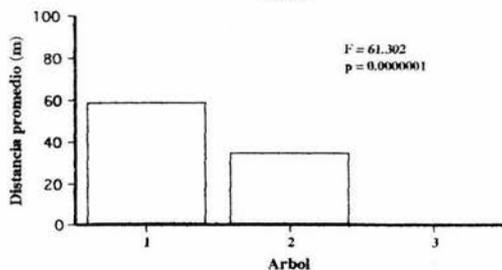
F = 159.223
p = 0.0000001
p 1:2 = 0.914
p 1:3 = 0.0000001



Cordia megalantha

Sitio 2

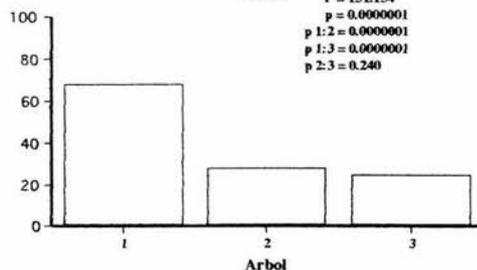
F = 61.302
p = 0.0000001



Cousapoa purpusii

Sitio 2

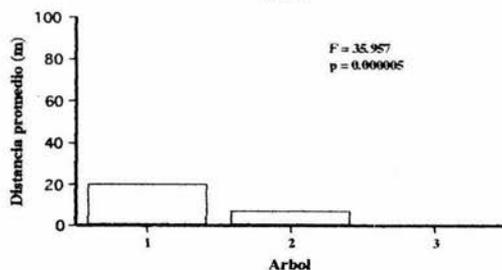
F = 151.154
p = 0.0000001
p 1:2 = 0.0000001
p 1:3 = 0.0000001
p 2:3 = 0.240



Cymbopetalum baillonii

Sitio 1

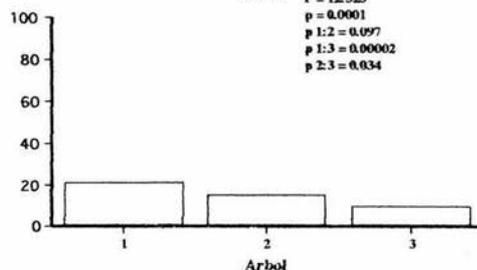
F = 35.957
p = 0.0000005



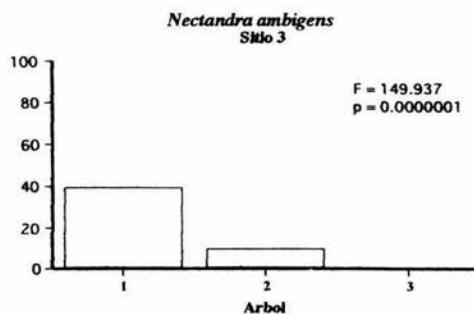
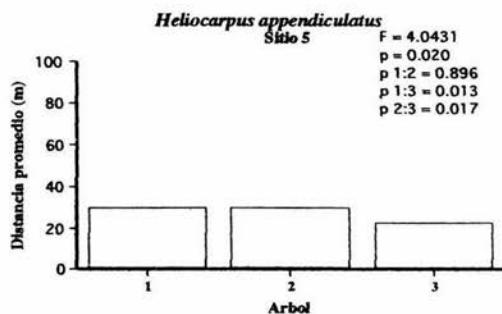
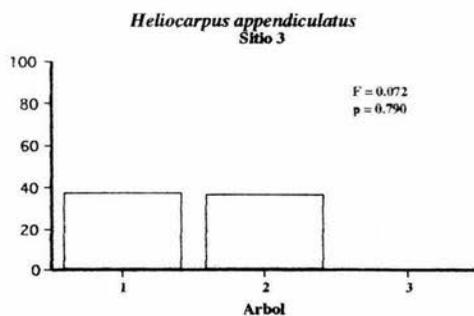
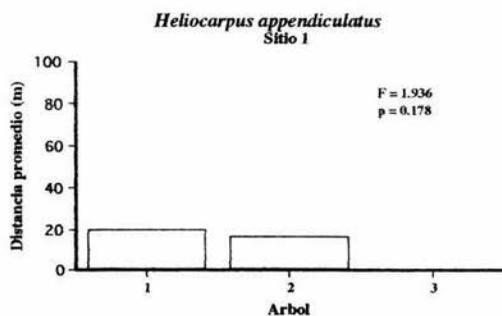
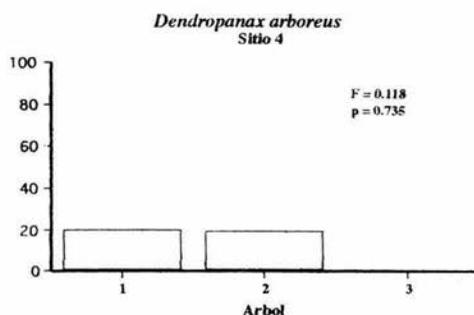
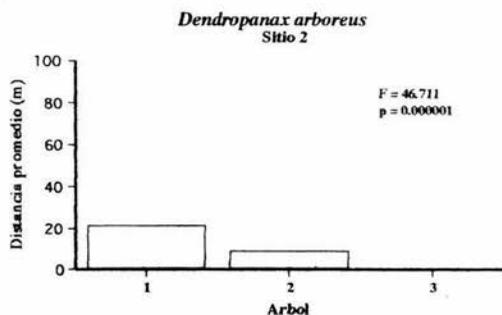
Cymbopetalum baillonii

Sitio 2

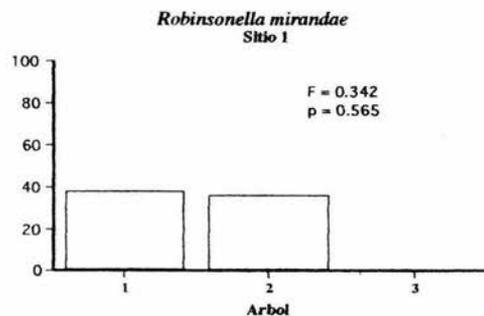
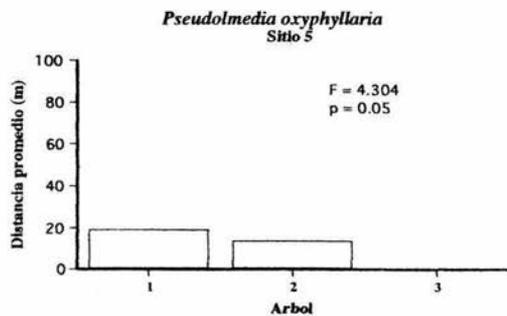
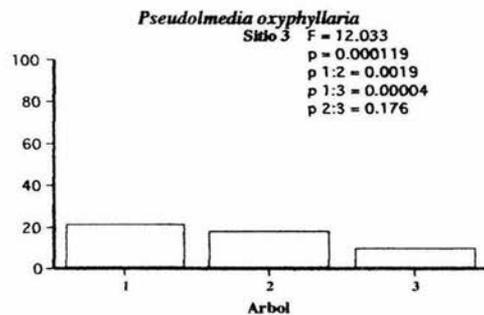
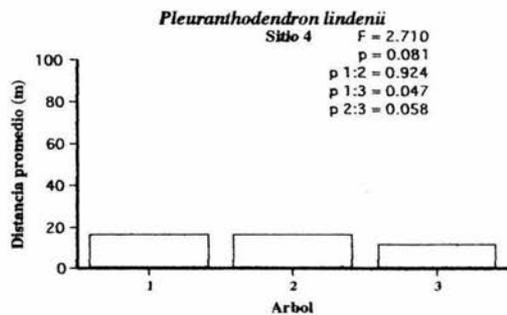
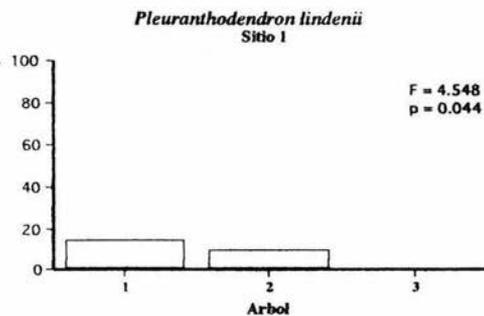
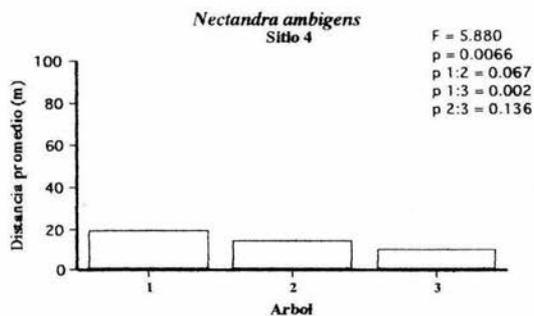
F = 12.323
p = 0.0001
p 1:2 = 0.097
p 1:3 = 0.000002
p 2:3 = 0.034



Anexo. Continuación.



Anexo. Continuación.



GMM
855D
1995



378



FECHA

UNAM

FECHA DE DEVOLUCIÓN

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO